

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS**
INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Factores determinantes del tamaño corporal en
Funduloidea (Atherinomorpha, Cyprinodontiformes),
desde una perspectiva macroecológica y evolutiva

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

MANUEL ANGEL GALEANA RIVERA

Director

DR. WILFREDO ANTONIO MATAMOROS ORTEGA

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS. UNICACH



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Febrero de 2024



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS
SECRETARÍA GENERAL
DIRECCIÓN DE SERVICIOS ESCOLARES
DEPARTAMENTO DE CERTIFICACIÓN ESCOLAR
AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Lugar: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas;
Fecha: 07 de febrero de 2024

C. Manuel Ángel Galeana Rivera

Pasante del Programa Educativo de: Licenciatura en Biología

Realizado el análisis y revisión correspondiente a su trabajo recepcional denominado:

Factores determinantes del tamaño corporal en Funduloidea

(Atherinomorpha, Cyprinodontiformes), desde una perspectiva macroecológica y evolutiva

En la modalidad de: Tesis Profesional

Nos permitimos hacer de su conocimiento que esta Comisión Revisora considera que dicho documento reúne los requisitos y méritos necesarios para que proceda a la impresión correspondiente, y de esta manera se encuentre en condiciones de proceder con el trámite que le permita sustentar su Examen Profesional.

ATENTAMENTE

Revisores

Dra. Ruth Percino Daniel

Mtra. Erika Cecilia Pérez Ovando

Dr. Wilfredo Antonio Matamoros Ortega

Firmas:

[Firma]
[Firma]
Wilfredo A. Matamoros

Ccp. Expediente

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE CUADROS	i
ÍNDICE DE FIGURAS	ii
RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
I. INTRODUCCIÓN	1
II. MARCO TEÓRICO.....	3
2. 1 SUPERFAMILIA FUNDULOIDEA	3
2.1.1. Fundulidae	3
2.1.2. Goodeidae	4
2.1.3. Profundulidae.....	5
2.1.4. Cyprinodontidae.....	6
2.2. REGLA DE BERGMANN	6
2.3. SISTEMÁTICA	9
2.4. FILOGENÉTICA MOLECULAR.....	10
2.5. MODELOS DE EVOLUCIÓN DE CARACTERES CONTINUOS	12
2.5.1. Movimiento browniano	13
2.5.2. Modelos derivados del movimiento Browniano	15
2.6. ESTIMACIÓN DE CARACTERES ANCESTRALES	16
2.7. SEÑAL FILOGENÉTICA Y CONSERVADURISMO FILOGENÉTICO	18
III. ANTECEDENTES	21
IV. OBJETIVOS.....	33
4.1. GENERAL.....	33
4.2. ESPECÍFICOS	33
V. ÁREA DE ESTUDIO	34
VI. MÉTODOS.....	36
6.1. ADQUISICIÓN DE DATOS	36
6.2. RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA.....	37
6.2.1. Estimación de tiempos de divergencia.....	38
6.3. SEÑAL FILOGENÉTICA	41
6.4. PREDICTORES FILOGENÉTICOS	42

6.5. VARIABLES AMBIENTALES	43
6.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	43
VII. RESULTADOS	45
7.1. ADQUISICIÓN DE DATOS	45
7.2. RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA.....	47
7.2.1. Estimación de tiempos de divergencia.....	49
7.3. SEÑAL FILOGENÉTICA	52
7.4. PREDICTORES FILOGENÉTICOS DEL TAMAÑO CORPORAL	53
7.5. PREDICTORES AMBIENTALES	54
7.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	55
VIII. DISCUSIÓN	57
IX. CONCLUSIONES	61
X. RECOMENDACIONES.....	64
XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES	64
XII. ANEXOS.....	80

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Edad de los fósiles empleados en la estimación de los tiempos de divergencia ajustados a los diferentes parámetros de los <i>priors</i> en BEAST v2.6.3... 39	39
Cuadro 2. Tiempo de divergencia de las diferentes familias de Funduloidea determinados en BEAST v2.6.3..... 50	50

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Árbol filogenético presentado por Darwin (1857) en "El origen de la Especies" ..	10
Figura 2. 100 replicas de una simulación bajo movimiento browniano; modificado de Revell y Harmon (2022) ..	13
Figura 3. Distribución de la superfamilia Funduloidea dividida en celdas de 1° x 1°.	34
Figura 4. Diagramas de caja y bigote de las longitudes máximas de los géneros de Funduloidea; las familias están codificadas por colores. Los puntos a la izquierda y a la derecha de las cajas indican valores atípicos de la distribución.....	45
Figura 5. Distribución espacial de la longitud máxima en ensamblajes de Funduloidea, cada celda representa la media de la longitud máxima de todas las especies presentes en la celda. Inserto: Regresión entre la latitud y la longitud máxima de los miembros de la superfamilia Funduloidea, la zona biogeográfica correspondiente a cada celda está coloreada.....	46
Figura 6. Filogenia calibrada en el tiempo de Funduloidea usando BEAST2 v2.6.3..	48
Figura 7. Estimación de caracteres ancestrales de la longitud máxima de los miembros de la superfamilia Funduloidea utilizando máxima verosimilitud; las familias se muestran con etiquetas ..	51
Figura 8. Representación de la señal filogenética (PSR). Puntos en negrita: Curva de longitud máxima en Funduloidea obtenida mediante modelos de regresión filogenética secuencial de vectores propios. La línea continua muestra la relación esperada entre la varianza explicada de la longitud máxima y la proporción relativa de la filogenia bajo un modelo de evolución de movimiento browniano. La línea discontinua representa la curva prevista en ausencia de señal filogenética ..	52
Figura 9. A) Diagrama de dispersión de las coordenadas principales de la estructura filogenética (PCPS) de los ejes principales calculados para los ensamblajes de la superfamilia Funduloidea. Los sitios están coloreados según su zona biogeográfica, y los centroides de estas zonas se muestran con líneas que represent	

desviación estándar de los centroides de cada eje. Las figuras sin color corresponden a las especies clasificadas de acuerdo a su familia. La proximidad entre los puntos de las familias y de las zonas biogeográficas muestra la relación entre ellas; por ejemplo EUA se caracteriza por tener sitios con especies pertenecientes a Fundulidae. Los ejes PCPS 1 y PCPS 4 representan conjuntamente el 55,4% de la varianza total B) Patrón geográfico del primer eje de la estructura filogenética (PCPS 1), la barra de escala muestra la variación en el eje ortogonal, de valores negativos a positivos..... 54

Figura 10. Resultados de la partición de la varianza de la longitud máxima de los ensamblajes de Funduloidea frente a la composición filogenética, las variables bioclimáticas, la latitud y los filtros espaciales. Cada elipse representa un conjunto de variables explicativas. Las zonas de intersección entre elipses muestran la varianza particionada explicada por la intercorrelación de las diferentes combinaciones de conjuntos o fracciones compartidas; las zonas sin intersección muestran la fracción de varianza explicada para cada conjunto de variables sin ningún componente compartido..... 55

RESUMEN

El objetivo principal de este estudio fue investigar los patrones de tamaño corporal en peces de la superfamilia Funduloidea; formada por las familias Fundulidae, Cyprinodontidae, Goodeidae y Profundulidae. En concreto, se pretende a) entender cómo ha evolucionado el tamaño corporal en el grupo, b) cómo este carácter varía a lo largo de su área de distribución geográfica, es decir, si la superfamilia sigue la regla de Bergmann y c) cómo intervienen los factores ambientales a escala continental en la determinación de dichos patrones. Para el primer objetivo, se construyó un árbol filogenético para la superfamilia y se utilizaron las coordenadas principales de la estructura filogenética para integrar la distribución geográfica de los linajes como una variable numérica y utilizarla junto con las variables ambientales y la latitud como predictores de la variación geográfica del tamaño corporal. Para el objetivo b) se documentó la longitud total máxima (como medida del tamaño corporal) en especies y ensamblajes de Funduloidea, en una cuadrícula de un grado por un grado de longitud y latitud a lo largo de América, evaluando la relación tamaño corporal y latitud por medio de regresiones lineales. Finalmente para evaluar la contribución relativa de los predictores se realizó un análisis de partición de varianza. Los resultados sugieren que: 1- El tamaño corporal en Funduloidea mostró una relación lineal positiva con la latitud ($r= 0,69$), consistente con la regla de Bergmann. 2- El procedimiento de partición de la varianza mostró que la estructura filogenética y las variables bioclimáticas están fuertemente correlacionadas y explican conjuntamente la mayor parte de la variación en el tamaño corporal. Aunque la temperatura y la latitud son fuertes predictores de la distribución geográfica del tamaño corporal en los peces funduloideos, como postula la regla de Bergmann, la distribución de los linajes en el espacio sigue siendo responsable de este patrón. Este estudio contribuye en hacer un vínculo entre la biogeografía del grupo de estudio con la evolución del tamaño corporal y resalta la importancia de integrar la información filogenética con los análisis macroecológicos para tener un mejor entendimiento de patrones a gran escala geográfica.

ABSTRACT

The main objective of this study was to investigate the patterns of body size in fishes of the superfamily Funduloidea, which is composed of the families Fundulidae, Cyprinodontidae, Goodeidae, and Profundulidae. We wanted to understand, a) how body size has evolved within the group, b) how this trait varies across its geographical distribution, and c) how environmental variables at a continental scale play a role in determining these patterns. Maximum total length (as a measure of body size) in species and assemblages of Funduloidea was documented for one-degree-by-one-degree grid cells across America..

In order to understand the effect of the evolutionary history of Funduloidea on body size, we constructed a phylogenetic tree and we used Principal Coordinates of Phylogenetic Structure to integrate the geographic distribution of lineages as a numerical variable. This variable, along with environmental variables and latitude, were used as predictors of geographic variation in body size. The relative contribution of these predictors was assessed through variance partitioning analysis. Our results suggest that: 1- body size in Funduloidea showed a positive linear relationship with latitude ($r= 0.69$), consistent with Bergmann's rule. 2- Variance partitioning analysis showed that phylogenetic structure and bioclimatic variables are strongly correlated and together explain the majority of the variation in body size. Although temperature and latitude are strong predictors of the geographic distribution of body size in Funduloidean fishes, as Bergmann's rule postulates, the distribution of lineages in space remains responsible for this pattern.

These results link the biogeography of the group to the evolution of body size and highlight the importance of integrating phylogenetic information with macroecological analyses to better understand these patterns on a large geographic scale.

I. INTRODUCCIÓN

Los patrones geográficos relacionados con rasgos ecológicos y biológicos a gran escala han sido objeto de investigación a lo largo del último siglo (Gaston *et al.*, 2008). Con la aparición de las llamadas "reglas ecogeográficas", que son, generalizaciones empíricas que describen paralelismos entre la variación morfológica y las características fisiográficas (Mayr, 1956), surge un nuevo campo de investigación denominado "macroecología" (Brown y Maurer, 1989); el cual se centra en cuestiones ecológicas en escalas espaciales y temporales amplias, con el objetivo de proporcionar una descripción estadística de los patrones observados (Diniz-Filho *et al.*, 2013). La macroecología está en constante crecimiento y en los últimos años se ha visto influenciada por la incorporación de factores evolutivos para explicar patrones espaciales (Diniz-Filho *et al.*, 2013; Villalobos *et al.*, 2020).

En este estudio, se pretende determinar si el grupo de estudio, la superfamilia Funduloidea sigue una de las reglas ecogeográficas que describe la relación del tamaño del cuerpo con la latitud: la regla de Bergmann, la cual relaciona el tamaño corporal con la temperatura y la latitud y predice que los animales más grandes habitan en latitudes más altas donde existen temperaturas más frías, mientras que, los animales más pequeños viven en latitudes más bajas en entornos más cálidos (Meiri, 2011). Han pasado ciento setenta y cinco años desde que Carl Bergmann identificó este patrón (Bergmann, 1874), y este tema aun genera mucho interés, especialmente sobre la validez de la regla en diversos grupos taxonómicos, así como en los mecanismos subyacentes que generan este patrón. Con cientos de artículos publicados, los investigadores han evaluado la regla de Bergmann en mamíferos terrestres, mamíferos marinos, aves, arácnidos, insectos, anfibios, lagartijas, serpientes, entre otros grupos, tanto a nivel intraespecífico como interespecífico (Salewski y Watt, 2017; Watt *et al.*, 2010). Sin embargo, los estudios que evalúan esta regla en peces son escasos.

La superfamilia Funduloidea *sensu* Costa (1998) incluía a las familias Profundulidae (*killifishes* de América Media), Fundulidae (*topminnows*) y Goodeidae

(*splitfins*). Sin embargo, estudios sistemáticos recientes recuperan a Cyprinodontidae (pupfishes; incluido *Cubanichthys*) como parte de la superfamilia, situada como el grupo hermano de Fundulidae (Ghezelayagh *et al.*, 2022; Piller *et al.*, 2022). Funduloidea está compuesta por peces de agua dulce de tamaño mediano a pequeño, que habitan principalmente en América del Norte, con una especie presente en Venezuela (*Cyprinodon dearborni*). El grupo no ha recibido mucha atención en comparación con otros Cyprinodontiformes y su historia evolutiva, así como biogeográfica es escasamente comprendida. No fue hasta hace unos años que se comenzó a entender mejor las relaciones filogenéticas entre los Cyprinodontiformes, mediante la incorporación de análisis filogenéticos comparativos (Ghezelayagh *et al.*, 2022; Piller *et al.*, 2022), lo que ha resultado en patrones diferentes a los inferidos solo a partir de la morfología.

El objetivo de este estudio es identificar y comprender cómo varía el tamaño corporal geográficamente en los peces funduloideos. Con este fin, se identificaron los patrones filogenéticos y geográficos relacionados con el tamaño corporal y se evaluó la contribución de los factores ambientales e históricos en la determinación de esos patrones. Primero, se calculó la señal filogenética del tamaño corporal entre las especies de la superfamilia para dilucidar cómo ha evolucionado el carácter dentro del grupo. Además, se utilizó un procedimiento de partición de la varianza para estimar la contribución de los factores ambientales, la estructura filogenética y la latitud en la determinación del tamaño corporal promedio de las comunidades de peces funduloideos en su distribución geográfica. Se espera que, además de dilucidar los patrones macroecológicos evolutivos en este grupo de peces, este estudio promueva continuar investigando la regla de Bergmann en otros grupos de peces para lograr un mejor entendimiento de los procesos determinantes de este patrón.

II. MARCO TEÓRICO

2.1. SUPERFAMILIA FUNDULOIDEA

Funduloidea es una superfamilia de peces dulceacuícolas que actualmente cuenta con aproximadamente 162 especies válidas, en 29 géneros y 4 familias (Froese and Pauly, 2022). Fue propuesta por primera vez por Costa (1998), y su distribución abarca gran parte de Norteamérica, desde una pequeña porción del sureste de Canadá, frontera con Estados Unidos hasta el Norte de El Salvador y el centro de Honduras, además de las Antillas y el norte de Venezuela. Los miembros de esta superfamilia se caracterizan por ser de tamaño relativamente pequeño, con un rango de longitud total que oscila entre 27-200 mm. Su morfología se caracteriza por presentar un proceso dorsal de la maxila que es vestigial, el proceso ventral de la maxila abruptamente curvado ventralmente, la región del mesemoideo distintivamente anterior o lateral al etmoideo y presentan una boca terminal (Costa, 1998).

2.1.1. Fundulidae

La familia Fundulidae se encuentra distribuida en una gran extensión de América del norte, la mayoría de sus miembros se localizan desde la zona fronteriza del sureste de Canadá hasta Estados Unidos; sin embargo, algunas especies se encuentran en México, Cuba y Bermudas (Ghedotti y Davis, 2013). La familia comprende 40 especies en tres géneros: *Leptolucania* (una especie), *Lucania* (tres especies) y *Fundulus* (36 especies) (Cashner *et al.*, 2020), siendo *Leptolucania* el único género monotípico. El género *Fundulus* es el más diverso y se divide en cuatro subgéneros: *Fundulus*, *Zygonectes*, *Plancterus* y *Wileyichthys* (Ghedotti y Davis, 2013; Cashner *et al.*, 2020).

La mayoría de las especies de Fundulidae son de hábitos dulceacuícolas, aunque muchas pueden llegar a tolerar salinidades altas, inclusive tres veces más altas que la salinidad marina promedio como *Fundulus Grandis* (Ghedotti y Davis, 2013). Morfológicamente, los integrantes de esta familia presentan un tamaño relativamente pequeño, que oscila entre los 27-180 mm de longitud patrón, como lo

son generalmente la mayoría de peces Cyprinodontiformes (Cashner *et al.*, 2020). A diferencia de las demás familias, Fundulidae se caracteriza por poseer los radios ventrales dirigidos hacia la parte anterior de los maxilares, la mayoría de las veces con ganchos pronunciados (Gosline, 1949; Parenti, 1981). Asimismo, únicamente poseen una aleta dorsal, que generalmente se localiza muy atrás del cuerpo, la aleta caudal suele ser redondeada o truncada. Las escamas suelen ser principalmente cicloides y su perfil dorsal es relativamente plano, desde el hocico hasta la aleta dorsal (Cashner *et al.*, 2020).

Fundulidae es una de las familias con mayor registro fósil en el Oeste de Estados Unidos, hasta el momento, se han registrado seis especies (†*Fundulus lariversi*, †*F. curryi*, †*F. davidae*, †*F. eulepis*, †*F. detillae*, †*F. nevadensis*), aunque únicamente tres de ellas son las que cuentan con material conservado que puede codificarse para estudios con enfoques filogenéticos, entre ellas: *F. lariversi*, *F. detillae*, *F. nevadensis*: (Ghedotti y Davis, 2017).

2.1.2. Goodeidae

Los goodeidos son una familia de peces endémicos de América del Norte que se conforman por 47 especies válidas (Webb, 2020; Fricke *et al.*, 2021). Este grupo se encuentra dividido en dos subfamilias que se encuentran distribuidas en dos áreas disyuntivas: la subfamilia Empetrichthyinae, que se distribuye en el desierto de Mojave y sobre la Gran Cuenca del Oeste de Estados Unidos, y la subfamilia Goodeinae que, a diferencia de la anterior, se distribuyen sobre la meseta central de México (Foster *et al.*, 2018).

La subfamilia Empetrichthyinae incluye únicamente dos géneros (*Crenichthys* y *Empetrichthys*) con solo tres especies, que habitan en ambientes homogéneos (es decir, ambientes que no varían tanto en cuanto a su composición de propiedades estructurales, físicas, químicas y biológicas), son exclusivamente ovíparos y de hábitos oportunistas omnívoros (Lynn, 2016). Morfológicamente, los miembros de ambos géneros, se diagnostican por la forma derivada del primer epibranchio y por no presentar aletas pélvicas y soportes para las aletas, además de carecer de dimorfismo sexual (Parenti, 1981; Lynn, 2016).

Por otro lado, Goodeinae comprende alrededor de 42 especies, las cuales están contenidas en 18 géneros exclusivamente vivíparos, que habitan en ambientes heterogéneos, típicamente en sitios como lagos, canales, arroyos y grandes ríos (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2010).

La evidente diferencia en cuanto a la historia de vida, la biología y la cantidad de especies existentes entre Empetrichthyinae y Goodeinae, han generado una fuerte inclinación por descubrir las causas que han provocado esta disyuntiva en su diversificación a pesar de ser grupos hermanos (Lynn, 2016; Foster *et al.*, 2018). Hasta el momento se han encontrado seis especies fósiles, de las cuales únicamente dos de ellas han sido apropiadamente descritas (†*Empectrichthys erdisi* y †*Tapatia occidentalis*) (Miller y Smith, 1986).

2.1.3. Profundulidae

La familia Profundulidae es la menos numerosa dentro de Funduloidea, actualmente se reconocen 13 especies válidas, que se dividen en dos géneros (*Tlaloc* y *Profundulus*), con la reciente adición de *Profundulus chimalapensis* (Del Moral-Flores *et al.*, 2020) y *Profundulus adani* (Domínguez-Cisneros *et al.*, 2021), que sería la décimo tercera especie descrita. La distribución de esta familia se encuentra restringida a Centroamérica, desde el estado de Guerrero (México) hasta Honduras. Inicialmente, la taxonomía de Profundulidae era debatida, pues se reconocía únicamente al género *Profundulus* que inclusive fue sinonimizado en sus inicios y por mucho tiempo con *Fundulus* (Morcillo, 2004).

En cuanto a su taxonomía, Profundulidae se diagnostica por la siguiente combinación de caracteres morfológicos: un gran número de branquiespinas en el primer arco branquial y una fosa autoptetorica de gran tamaño, la cual es un carácter apomórfico dentro de la familia (Parenti, 1981). Hasta el momento, existen muy pocos estudios que se enfoquen en estudiar la biología de la familia, la mayor parte de las investigaciones se enfocan en aspectos relacionados a su taxonomía (Cashner, 2020).

2.1.4. Cyprinodontidae

La familia Cyprinodontidae comprende siete géneros y 57 especies válidas (Froese y Pauly, 2022), originalmente esta familia incluía la subfamilia Orestinae, y no se consideraba parte de la superfamilia Funduloidea descrita por Costa, (1998). Sin embargo, el estudio reciente de Piller *et al.*, (2022) recupera a Cyprinodontidae como clado hermano de Fundulidae, haciéndolo parte de Funduloidea, mientras que, Orestinae se encuentra más cercanamente emparentado con otras familias de Cyprinodontiformes.

Los Cyprinodóntidos se distribuyen desde América de Norte, América media, las Antillas y el Norte de Sudamérica, habitan en agua dulce y en aguas salobres costeras, tienen una muy conocida resistencia a la salinidad, *Cyprinodon variegatus* ha sido encontrado viviendo a la salinidad más alta reportada para un teleosteo del nuevo mundo, a salinidades tan altas como 142‰ (Nordlie, 1985).

2.2. REGLA DE BERGMANN

La ecología es a menudo criticada porque comúnmente carece de definiciones operativas claras, lo que da lugar a que distintos investigadores desarrollen definiciones independientes, cuando esto sucede, esencialmente el concepto se vuelve ineficaz y se denomina “cúmulo de conceptos” (Watt *et al.*, 2010), la regla de Bergmann es uno de estos cúmulos de conceptos y ha sido reformulada por diversos autores desde su descripción en 1847.

Karl Georg Lucas Bergmann describió en 1847 un patrón en el cual las “razas” de especies de vertebrados de sangre caliente que vivían en climas más fríos tendían a ser más grandes que las “razas” de esas mismas especies que habitaban climas cálidos, así mismo propone un proceso por el cual se generaba este patrón, Bergmann argumentaba que los animales grandes pierden menos calor en relación con su masa, por lo que tamaños más grandes suponen una adaptación para conservar energía en ambientes fríos (Watt *et al.*, 2010). El trabajo de Bergmann (1847) fue originalmente escrito en alemán, y debido a su antigüedad en los años

50s era difícil de leer y traducir para los investigadores de esa época, por lo que esta definición común de la regla usada hasta hoy en día fue la interpretación de Mayr (1956, 1963), que a su vez fue la interpretación y reformulación que hizo Rensch (1938).

El trabajo de Bergmann (1847) originalmente menciona que “si hubiera géneros en los que las especies se distinguieran, en la medida de lo posible, solo por su tamaño, todas las especies más pequeñas necesitarían un clima más cálido”, lo que apunta que Bergmann describió el patrón de su investigación en la escala interespecífica, mientras que, la reformulación que hace Rensch (1938) se refiere a “razas”, que puede interpretarse en una escala intraespecífica; estas interpretaciones llevaron a una serie de autores a reformularse la regla de Bergmann.

Algunos autores como Atkinson (1994) y Jones *et al.* (2005), describen la regla bajo una aproximación un tanto distinta que es también muy popular hoy en día, para ellos la regla de Bergmann es la tendencia de los animales que viven a latitudes más altas a tener cuerpos más grandes que los que viven en latitudes más bajas. Esta definición considera la relación inversamente proporcional entre la latitud y la temperatura media sin considerar las variaciones altitudinales de la temperatura y otros factores que propician variación en la temperatura a una misma latitud.

En general, las variantes de la regla de Bergmann obedecen a dos escalas distintas, llevando al debate si la regla de Bergmann aplican o solo deben analizarse en una escala infraespecífica o supraespecífica, además, existe debate si la regla debería estar restringida a especies endotermos de acuerdo al patrón que propuso Bergmann o si la regla aplica a ectotermos (Meiri, 2011).

Autores como Watt *et al.* (2010) argumentan que la regla de Bergmann debería estar restringida al nivel interespecífico en especies endotermas como originalmente describió Bergmann, apuntando que aunque otros taxones exhiban una relación proporcional entre el tamaño y la temperatura, la regla de Bergmann implica un mecanismo basado en la endotermia para cumplirse. Otro punto que tocan estos autores es la confusión entre los términos endotermo y homeotermo, que son

usados comúnmente como sinónimos. Los términos endotermo y ectotermo se refieren a la procedencia del calor corporal, mientras que, los términos homeotermos y poiquilotermos hacen referencia a la capacidad de controlar la temperatura corporal, así, algunos ectotermos pueden considerarse homeotermos si controlan su temperatura modificando su comportamiento o produciendo calor a través de la actividad muscular (Watt *et al.*, 2010). La confusión de los términos surge ya que el propio Bergmann refiere la palabra homeotermos, pero utiliza el término “sangre caliente” haciendo alusión a la endotermia.

Por otro lado, Meiri, (2011) señala como innecesario particionar el nombre de la regla de Bergmann en distintos conceptos dependiendo de la escala taxonómica, el mecanismo o la naturaleza fisiológica del grupo de estudio, siendo que en general la regla relaciona la temperatura y latitud con el tamaño del cuerpo y como otras reglas ecogeográficas, el patrón observado no depende de un único mecanismo. El autor describe entonces la regla de Bergmann como un patrón ecogeográfico, no como un proceso y lo define como la tendencia de los organismos a ser más grandes a bajas temperaturas y latitudes altas, mientras que, son más pequeños a latitudes bajas y temperaturas más altas (Meiri, 2011).

Los métodos actuales para analizar la validez de la regla de Bergmann en diferentes grupos se basan principalmente en dos aproximaciones, los enfoques multiespecíficos y los enfoques basados en ensamblajes; los enfoques multiespecíficos tratan cada especie como un dato independiente y que consiste en obtener una única medida espacial para cada especie (normalmente el punto medio latitudinal de su área de distribución geográfica) y luego trazar estos puntos medios frente a los tamaños corporales de las especie utilizando regresión lineal simple para examinar la correlación del tamaño corporal y la latitud (o temperatura) entre especies.

Por el contrario, los estudios basados en ensamblajes exploran patrones geográficos dentro de cuadrículas que cubren la región de estudio y combinan la presencia o ausencia de especies en las celdas con sus tamaños corporales para obtener valores de tamaño corporal medio por celda (normalmente medias

geométricas transformadas logarítmicamente). Blackburn y Hawkins (2004) lo denominaron "enfoque comunitario", ya que estas investigaciones examinan la distribución espacial de los estadísticos de resumen del tamaño corporal en los ensamblajes faunísticos (celdas de la cuadrícula) de una región biogeográfica concreta. Por lo tanto, las unidades de análisis en los enfoques de especies cruzadas son especies individuales, mientras que, en los métodos basados en ensamblajes son medidas del tamaño corporal medio de todas las especies que se dan dentro de las celdas cuadrículadas.

2.3. SISTEMÁTICA

La sistemática es la disciplina que se encarga de estudiar la diversidad biológica a través de su historia evolutiva, trata de entender las posibles causas que pudieron provocar la diversificación de las especies, teniendo en cuenta tres objetivos principales: describir, clasificar y ordenar la biodiversidad (Contreras-Ramos *et al.*, 2007). Hasta el momento, la sistemática ha sido considerada como la disciplina más elemental dentro de la biología, debido a que permite sistematizar y recabar toda información que se conozca de las especies, formando así un sistema general de entendimiento que vinculan muchas otras disciplinas (Morrone, 2013).

Antes de que la sistemática llegara a consolidarse como una disciplina, en la antigüedad muchas de las culturas paleolíticas se interesaban por clasificar toda aquella flora y fauna que les rodeaba y les resultaba de utilidad, generando de esta manera un vínculo con los seres vivos que fue desarrollándose con el paso del tiempo (López-Ochoterena y Serrano-Limón, 1991). Uno de los primeros naturalistas interesados en encontrar una manera de clasificar y ordenar la diversidad fue Carl Linneo, quien a mediados del siglo XVIII desarrolló un sistema de clasificación natural en el cual agrupaba a los organismos de acuerdo con similitudes de ciertos caracteres de tipo sexual (Stearn, 1959). Posteriormente, Darwin (1857) estableció las raíces del pensamiento evolutivo, pues propuso la idea de que el origen de los seres vivos provenía de un ancestro en común, y que el sistema de clasificación natural es genealógico, ilustrando por primera vez un árbol filogenético con ramas

bifurcadas que mostraba las relaciones parentales entre las especies y su origen de un ancestro común (Figura 1) (Frost, 1994).

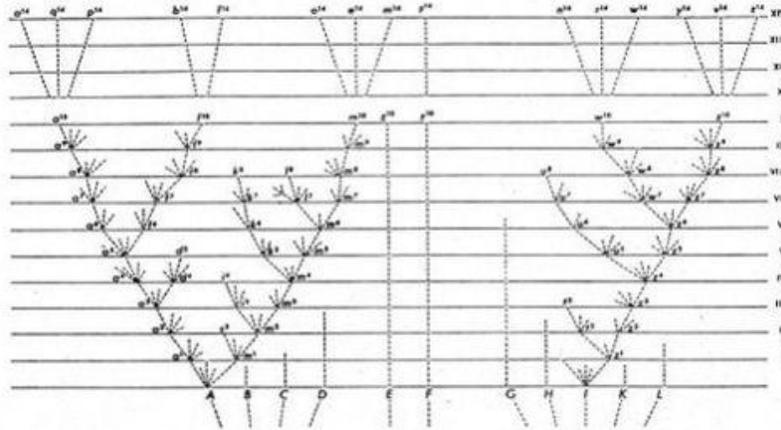


Figura 1. Árbol filogenético presentado por Darwin (1857) en "El origen de la Especies".

En los últimos 50 años, la sistemática ha podido avanzar progresivamente gracias a la implementación de métodos cuantitativos para construir clasificaciones, por ejemplo, la construcción de filogenias que han sido fuertemente apoyadas por datos moleculares de ADN (Martínez, 1997; Stuessy, 2020). Esta subdisciplina, conocida como sistemática filogenética, se basa principalmente en la idea de agrupar taxones en busca de grupos monofiléticos, con base en similitudes de caracteres que pueden ser morfológicos, fisiológicos, químicos, etológicos, ecológicos, genéticos o geográficos. Dicha propuesta fue realizada por Willi Henning (1966) quien nombró a este sistema como cladística (Contreras-Ramos *et al.*, 2007), sistema precursor de la filogenética molecular como la conocemos hoy en día.

2.4. FILOGENÉTICA MOLECULAR

La filogenética molecular consiste en estudiar y comprender aquellas relaciones evolutivas que existen entre los seres vivos y junto con ello conocer los tiempos en los que pudo haber ocurrido la diversificación de cualquier especie en particular (Ajawatanawong, 2016). El genoma, es el empaquetamiento donde se encuentra

contenido el material genético. A lo largo del tiempo los genomas evolucionan debido a cambios que pueden ser a nivel molecular, en la secuencia de nucleótidos, lo que permite que cada especie sea diferente, y debido a esta diferencia se pueda llegar a inferir una aproximación de que tan reciente dos genomas en comparación pudieron haber compartido un ancestro común (Brown, 2002). Por lo que, los análisis comparativos de las secuencias moleculares se han convertido en el método con mayor peso para estimar las relaciones evolutivas entre las especies (Abascal *et al.*, 2014).

Las técnicas iniciales de análisis de comparaciones de caracteres entre las especies para conocer la posición y relaciones sistemáticas que ocupa una especie en un grupo fueron realizadas con base a pruebas inmunológicas, electroforesis de proteínas, etc. Finalmente, el ADN se convirtió en la molécula principal para estos estudios, debido a que éste produce más información filogenética que las proteínas (Brown, 2002). Las técnicas más recientes usan análisis de secuencias de ADN y de la misma manera pueden utilizarse marcadores genéticos, que son más específicos y que pueden usarse para diversos tipos de estudios.

Las primeras nociones acerca de emplear secuencias moleculares para poder inferir las relaciones genealógicas entre las especies, fue propuesta por primera vez por Francis y Crick (1958), y posteriormente la idea fue reforzada por Zuckerkandly y Pauling (1962), quienes proponían que el tiempo en el cual pudo haber divergido una especie podría estimarse a partir de comparar las distancias o diferencias entre dichas secuencias (Pace *et al.*, 2012; Abascal *et al.*, 2014). En un principio, los árboles filogenéticos tenían el único objetivo de poder representar cuáles eran aquellas relaciones de parentesco entre los organismos de objeto de estudio bajo contextos evolutivos. Sin embargo, en la actualidad su aplicación va mucho más allá de esto, puesto que también comprende diversos cuestionamientos biológicos, tales como: historia de poblaciones, la evolución y dinámica epidemiológica de patógenos, las relaciones entre parálogos de una familia de genes, clasificar metagenómica de secuencias, entre otros. (Yang y Rannala, 2012).

2.5. MODELOS DE EVOLUCIÓN DE CARACTERES CONTINUOS

Los caracteres continuos son aquellos que pueden ser medidos en una escala numérica, como la longitud, el peso, la altura, etc. Estos caracteres suelen estar influenciados por la interacción entre factores genéticos y ambientales, lo que hace que su evolución sea más compleja que la de los caracteres discretos (Adams y Collyer, 2019).

Los modelos de evolución de caracteres continuos son herramientas utilizadas en la biología evolutiva y la genética para comprender cómo los caracteres o rasgos cambian a lo largo del tiempo en las especies. Estos modelos se basan en supuestos y principios estadísticos para simular y analizar la evolución de características cuantitativas o continuas. Estos modelos asumen que los caracteres continuos están influenciados por la interacción entre factores genéticos y ambientales. La evolución de estos caracteres se puede describir mediante ecuaciones matemáticas que representan cambios en los valores del carácter a lo largo del tiempo, considerando procesos como la selección natural, la deriva genética, la migración y la mutación (Revell and Harmon, 2022).

Existen varios enfoques y modelos para estudiar la evolución de caracteres continuos, incluyendo el modelo de cambio gradual, el modelo de cambio puntual y el modelo de cambio adaptativo. Estos modelos permiten realizar inferencias sobre los procesos evolutivos que podrían haber dado lugar a la diversidad de caracteres observados en las especies actuales (Revell y Harmon, 2022).

Los modelos de evolución de caracteres continuos son una herramienta poderosa para investigar preguntas relacionadas con la adaptación, la divergencia de especies, la plasticidad fenotípica y otros aspectos de la evolución biológica. Al utilizar datos empíricos y técnicas estadísticas, estos modelos nos ayudan a comprender cómo los caracteres cuantitativos evolucionan y cómo contribuyen a la diversidad y adaptación de las especies (Revell y Harmon, 2022).

2.5.1. Movimiento browniano

La historia del movimiento browniano comienza en 1827, cuando Robert Brown, estudiando al microscopio partículas de polen de la planta *Clarkia pulchella* flotando en el agua, observó que dentro de las vacuolas de los granos de polen existían diminutas partículas con movimientos nerviosos. Al repetir el experimento con partículas de polvo, concluyó que el movimiento no se debía a que las partículas de polen estuvieran "vivas", aunque no explicó el origen del movimiento. El movimiento browniano en resumen es el movimiento aleatorio que se observa en las partículas que se hallan en un medio fluido (líquido o gaseoso), como resultado de choques contra las moléculas de dicho fluido (Feynmann, 1970).

El movimiento browniano se puede emplear para modelar la evolución de un carácter de valor continuo a través del tiempo. Además este movimiento es un ejemplo de un modelo de "paseo aleatorio" porque el valor del rasgo cambia aleatoriamente, tanto en dirección como en distancia, en cualquier intervalo de tiempo (Figura 2).

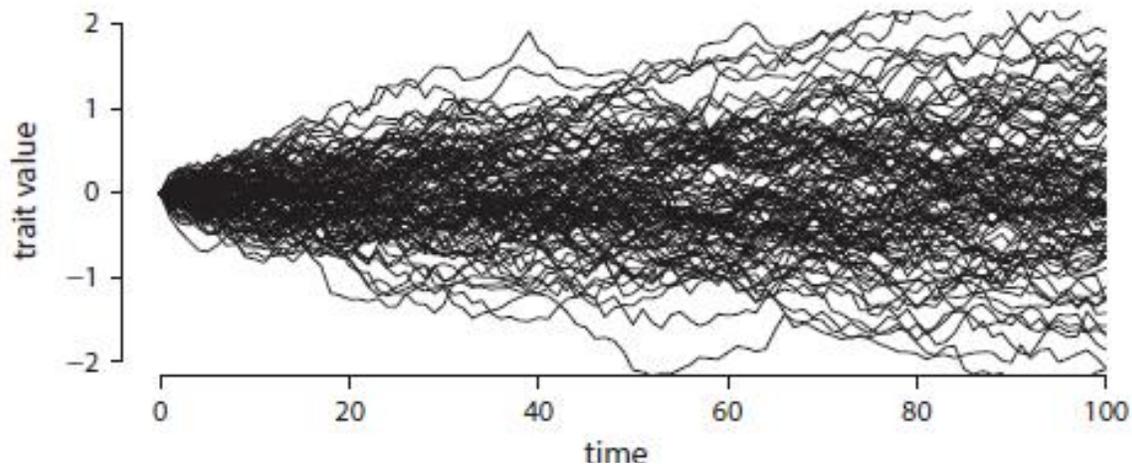


Figura 2. 100 réplicas de una simulación bajo movimiento browniano; modificado de Revell y Harmon (2022).

El movimiento browniano ha sido explicado de forma simplista de la siguiente forma: imaginemos el movimiento de un gran balón sobre una multitud en un estadio, cuando el balón pasa por encima de la multitud, la gente lo empuja desde muchas

direcciones, la suma de estas pequeñas fuerzas determina el movimiento del balón y podemos predecirlo. La idea central de este ejemplo es que el movimiento del objeto se debe a la suma de un gran número de fuerzas aleatorias muy pequeñas. Esta idea es una parte clave de los modelos biológicos de evolución bajo movimiento browniano (Harmon, 2021).

El movimiento browniano es un modelo popular en la biología comparativa porque capta la forma en que los rasgos pueden evolucionar en una gama razonablemente amplia de escenarios. Sin embargo, quizá la principal razón del predominio del movimiento browniano como modelo es que tiene algunas propiedades estadísticas muy convenientes que permiten realizar análisis y cálculos relativamente sencillos sobre los árboles (Harmon, 2021).

Cuando se modela la evolución utilizando el movimiento browniano, normalmente se está discutiendo la dinámica del valor medio del carácter. Es decir, imaginamos que se puede medir una muestra de los individuos de una población y estimar el valor medio del rasgo. Se modela el valor medio del rasgo a través del tiempo con un proceso de movimiento browniano. Los modelos de movimiento browniano pueden describirse completamente mediante dos parámetros. El primero es el valor inicial del rasgo medio de la población, este es el valor del rasgo medio que se ve en la población ancestral al comienzo de la simulación, antes de que se produzca cualquier cambio de rasgo. El segundo parámetro del movimiento browniano es el parámetro de la tasa evolutiva, σ . Este parámetro determina la rapidez con la que los rasgos caminan aleatoriamente en el tiempo (Revell and Harmon, 2022).

El núcleo del movimiento browniano es la distribución normal. Una distribución normal puede describirse mediante dos parámetros, la media y la varianza. En el movimiento browniano, los cambios en los valores de los rasgos a lo largo de cualquier intervalo de tiempo se extraen siempre de una distribución normal con media 0 y varianza proporcional al producto de la tasa de evolución y la duración del tiempo (varianza = $\sigma^2 t$). Otra forma de decir esto de forma más sencilla es que siempre se puede describir la cantidad de cambio que cabe esperar bajo el

movimiento browniano utilizando distribuciones normales. Estas distribuciones normales para los cambios esperados tienen una media de cero y se amplían a medida que el intervalo de tiempo que consideramos se hace más largo (Harmon, 2021).

Para simular la evolución del movimiento browniano en los árboles, se utiliza las propiedades del modelo browniano. Para cada rama del árbol, se puede extraer una distribución normal para determinar la evolución que se produce en esa rama. A continuación, se suman estos cambios evolutivos para obtener los estados de los caracteres en cada nodo y punta del árbol (Harmon, 2021).

2.5.2. Modelos derivados del movimiento Browniano

El movimiento browniano es muy común en la biología comparativa; de hecho, un gran número de métodos comparativos que los investigadores utilizan para los rasgos continuos suponen que los rasgos evolucionan según un modelo de movimiento browniano. El alcance de otros modelos más allá del movimiento browniano que se pueden utilizar para modelar datos de rasgos continuos en los árboles es algo limitado. Sin embargo, se están desarrollando cada vez más métodos que se liberan de esta limitación, haciendo que el campo vaya más allá del movimiento browniano (Harmon, 2021).

Uhlenbeck y Ornstein (1930) proponen un modelo para predecir la velocidad del movimiento difuso de una partícula en intervalos de tiempo pequeños. Luego de un choque, una partícula no se detiene después de cambiar de posición, moviéndose de forma continua a medida que pierde velocidad. A diferencia de un simple movimiento browniano, el modelo Ornstein-Uhlenbeck sí es capaz de capturar esta pérdida de velocidad.

Por ejemplo, supongamos que un rasgo tiene algún valor óptimo, y que cuando la media de la población difiere del óptimo, la población experimentará una selección hacia el óptimo. Cuando los rasgos evolucionan bajo una selección estabilizadora con un óptimo constante, el patrón de rasgos a través del tiempo

puede describirse mediante un modelo de Ornstein-Uhlenbeck. No obstante, cabe mencionar que éste es sólo uno (de los muchos) modelos que siguen un proceso Ornstein-Uhlenbeck en escalas de tiempo largas. En otras palabras, aunque este modelo pueda describirse bajo el proceso Ornstein-Uhlenbeck, no se puede hacer inferencias en la otra dirección y afirmar que si un carácter sigue un proceso Ornstein-Uhlenbeck significa que nuestra población está bajo una selección estabilizadora constante (Hansen, 1997).

Muchos otros modelos han sido descritos para describir matemáticamente el cambio evolutivo en los caracteres, el modelo de ruido blanco (“White Noise”) y el modelo de ráfaga temprana (“Early Burst”) son ejemplo de ello, el primero usado para describir ausencia de un patrón filogenético en la evolución del carácter y el segundo para modelar eventos de radiación adaptativa en la filogenia de un grupo (Revell and Harmon, 2022).

2.6. ESTIMACIÓN DE CARACTERES ANCESTRALES

La reconstrucción de estados ancestrales o estimación de caracteres ancestrales es una herramienta fundamental en la biología evolutiva que permite a los investigadores comprender cómo han evolucionado ciertos rasgos a lo largo del tiempo. Esta técnica se basa en la idea de que los organismos actuales son el resultado de una larga historia evolutiva, y que esta historia puede ser representada por un árbol filogenético. El objetivo de la reconstrucción de estados ancestrales es estimar los valores de un rasgo en cada nodo interno del árbol filogenético, utilizando información sobre los valores del rasgo en las especies actuales y un modelo de evolución del rasgo (Omland, 1999).

La reconstrucción de estados ancestrales ofrece una poderosa herramienta para estudiar las trayectorias evolutivas, como el número de veces que ha evolucionado un fenotipo concreto, estimar el momento aproximado en que se han producido los principales acontecimientos evolutivos, inferir los fenotipos que faltan de los principales acontecimientos evolutivos y deducir los valores fenotípicos fósiles

descubiertos (Goolsby, 2017). Así mismo, puede ser utilizado para realizar la predicción filogenética, en la que los valores fenotípicos de los taxones no observados o incompletamente muestreados se estiman basándose en el modelo evolutivo y la posición filogenética relativa (Garland e Ives, 2000).

Al igual que otros métodos filogenéticos comparativos, la reconstrucción de estados ancestrales es cada vez más lenta y exigente desde el punto de vista computacional a medida que aumenta el número de especies; por lo que se han desarrollado varios métodos para reconstruir los caracteres ancestrales, incluidos los basados en la parsimonia (Clemente *et al.*, 2009), en métodos bayesianos (Pagel *et al.*, 2004) y en estimación de máxima verosimilitud (Adams y Collyer, 2019). Tomando como entrada la filogenia de un conjunto de organismos (dada como un árbol con longitudes de ramas) y sus estados de carácter, un método de reconstrucción debe inferir, con la mayor precisión posible, los estados de caracteres de los organismos ancestrales.

Los métodos de reconstrucción se dividen en dos clases principales: los métodos basados en el principio de parsimonia, cuya idea general es imputar los valores faltantes del árbol minimizando la suma de distancias entre los ancestros y sus descendientes directos, y los métodos basados en modelos estocásticos de evolución de caracteres, como el movimiento Browniano para rasgos continuos (Royer-Carenzi y Didier, 2016). Un punto importante es que los enfoques estocásticos tienen en cuenta los tiempos de divergencia (longitudes de ramas), mientras que, los métodos parsimoniosos no lo hacen (Royer-Carenzi y Didier, 2016). Además, los enfoques estocásticos pueden proporcionar distribuciones de probabilidad de los estados ancestrales reconstruidos, tomando en cuenta su incertidumbre y se pueden utilizar para desarrollar pruebas de hipótesis e intervalos de confianza (Royer-Carenzi y Didier, 2016).

2.7. SEÑAL FILOGENÉTICA Y CONSERVADURISMO FILOGENÉTICO

Darwin (1859) escribió que las especies de un mismo género suelen tener algunas similitudes en hábitos y constitución, los ecólogos a lo largo de los años se han preguntado hasta qué punto se cumple esta similitud ecológica y/o morfológica. La interacción entre los procesos ecológicos y evolutivos impulsa la distribución y la dinámica de la biodiversidad (Ricklefs 1987; Lavergne *et al.* 2010). Los árboles filogenéticos y la distribución de las características ecológicas de las especies a lo largo de estos árboles son una muestra de estos procesos (Webb *et al.* 2002); el estudio de estos procesos que ligan la similitud filogenética con la similitud de caracteres se ha estudiado desde dos aproximaciones distintas, pero no excluyentes la una de la otra, por un lado, bajo el concepto de señal filogenética y por otro el conservadurismo filogenético.

La señal filogenética es un concepto que ha tomado diversos significados y diversos nombres que tratan de reflejar procesos similares. Antes del surgimiento de la teoría sintética de la evolución, existía el término “inercia filogenética” (Grehan y Ainsworth, 1985), que estaba relacionado con las teorías de la evolución ortogénica, estas teorías afirmaban que la evolución posee su propio impulso interno inexorable, que fuerza a los linajes a superar los límites de la selección natural, por lo que, la inercia filogenética se usaba como una analogía a la inercia física y establecía que una vez que los organismos comenzaban a evolucionar en una dirección particular tendían a mantenerse evolucionando en la misma dirección (Burt, 2001).

Posteriormente, el término fue modificado por diversos autores, por ejemplo, para Ridley (1983) la inercia filogenética simplemente se manifiesta cuando un carácter es compartido entre especies estrechamente relacionadas; mientras que, para Edwards y Neem (1993), la inercia filogenética ocurre cuando un estado de carácter persiste en un linaje después de un cese de las fuerzas selectivas que se cree que los han producido o mantenido, o a través de episodios de oscilaciones ambientales selectivas importantes, es decir, se trata de la tendencia de los estados

de carácter de resistirse al cambio aun con la existencia de perturbaciones ambientales.

Burt (2001) resucita la analogía con la inercia física y explica que la inercia filogenética se trata de un patrón en vez de un proceso, por el cual un carácter con un estado de carácter invariable permanecerá sin cambios y un carácter que experimente un cambio direccional consistente mantendrá ese patrón evolutivo a lo largo de las ramas de un árbol filogenético a menos que una fuerza evolutiva actúe sobre estos.

Blomberg y Garland (2002) finalmente proponen el concepto hasta hoy día más aceptado que deciden nombrar “señal filogenética” y la definen como la tendencia de las especies emparentadas a parecerse entre sí más de lo que se parecen a especies extraídas al azar del mismo árbol filogenético; la importancia de su definición recae en que la señal filogenética no implica directamente la ausencia de acción de fuerzas evolutivas o la resistencia de los caracteres a estas, como lo consideran las definiciones de inercia filogenética, sino que múltiples procesos pueden llevar a que las especies estrechamente relacionadas se parezcan entre sí, por ejemplo la evolución bajo modelos evolutivos tan simples como el movimiento browniano o la acción de la deriva genética aleatoria por sí sola a lo largo de una filogenia jerárquica (Blomberg y Garland, 2002).

La señal filogenética se ha utilizado para investigar cuestiones en una amplia gama de áreas de investigación, como: ¿Cuál es el grado de correlación que existe entre determinados rasgos (Felsenstein 1985)? ¿Qué procesos impulsan la formación de comunidades (Webb *et al.* 2002)? ¿Se conservan los nichos a lo largo de las filogenias (Losos 2008)? o ¿se observan agrupaciones de especies con alta vulnerabilidad al cambio climático en la filogenia (Thuiller *et al.* 2011)?

Junto con los diferentes tipos de aplicaciones, se ha propuesto una variedad de índices para medir y comprobar la señal filogenética de forma cuantitativa. Aunque todos los índices que se han desarrollado para cuantificar y comprobar la señal filogenética, se calculan siguiendo distintos enfoques, por lo que todos estos

índices miden diferentes aspectos de la señal filogenética y se ha demostrado que responden de forma diferente a diferentes factores, entre ellos la información filogenética imprecisa, los tamaños de muestra bajos y a la ausencia de información sobre la longitud de las ramas (Blomberg, Garland e Ives 2003; Cavender-Bares, Keen y Miles 2006).

III. ANTECEDENTES

Uno de los primeros estudios en la sistemática y taxonomía de los Cyprinodontiformes se remontan a Hubbs (1924), quien proporcionó una clasificación del orden con base a similitudes de caracteres osteológicos, en donde se consideraban únicamente siete familias: Cyprinodontidae, Poeciliidae, Adrianichthyidae, Phallostethidae, Goodeidae, Amblyopsidae y Anablepidae. Cabe destacar, que en ese entonces algunos de los géneros incluidos, entre ellos, *Fundulus* y *Profundulus* no existían dentro de una propia familia (Hubbs, 1924).

La historia sistemática de los Cyprinodóntidos se mantuvo estable, hasta años más tarde cuando Parenti (1981), llevó a cabo un estudio en el que examinó la biogeografía y filogenia de Cyprinodontiformes, en el cual realizó análisis filogenéticos cladísticos, basado en caracteres osteológicos. Aunque las relaciones filogenéticas entre las familias no eran tan precisas, el origen de los cyprinodóntidos se situó en el Triásico, hace aproximadamente 200 Ma durante la separación de Gondwana y Laurasia (Parenti, 1981). Asimismo, Profundulidae se posicionaba como una de las familias más ancestrales y cercana a Fundulidae. En cuanto a las relaciones de parentesco inter-familiares, Parenti (1981) indica que los cyprinodóntidos del oeste de América del Norte guardan una estrecha relación con los peces que se encuentran en Centro América.

Goodeidae fue la primera familia reconocida como un grupo natural por Hubbs (1924), más adelante Hubbs y Turner (1939), hicieron una revisión basada en caracteres morfológicos, dicha revisión pasó a ser como una de las integraciones más completas sobre la sistemática de la familia, sin embargo, Grudzien y Turner (1992) en un análisis de aloenzimas en el que se incluyó 26 especies de Goodeidos, obtuvo como resultado relaciones de emparentamiento más congruentes entre las especies, a diferencia de los resultados que se obtenían en aquel entonces con caracteres morfológicos. Además, *Empetrichthys* se recupera como un género dentro de Goodeidae y no como un género totalmente distante a la familia (Grudzien y Turner, 1992). Mismos resultados, coinciden con la revisión de Parenti (1981), en la

que sugiere que tanto *Empetrichthys* como *Crenichthys* eran dos géneros hermanos que a su vez estaban estrechamente relacionados con los Goodeidos.

En las últimas tres décadas, la inferencia sistemática adquirió mayor soporte a causa de la implementación de estudios de evidencia total, en los que caracteres morfológicos y moleculares se analizan simultáneamente (Jones *et al.*, 1993). Por ejemplo, Webb y Rush (1998) realizaron un análisis en el cual se combinó caracteres morfológicos y moleculares utilizando el gen citocromo oxidasa subunidad I (COI), en este análisis se usaron 31 de las especies de Goodeinae, dos *Empetrichthys* y ocho especies para el grupo externo. Posteriormente, se reconstruyó una filogenia añadiendo mayor cantidad de especies (Webb *et al.*, 2004): 34 Goodeinae 2 *Empetrichthyinae* y miembros de la familia *Profundulidae* en el grupo externo (Webb *et al.*, 2004).

Estos autores concluyeron que los tiempos de divergencia entre *Profundulidae* y *Goodeidae*, se remontan a hace aproximadamente 16 Ma (Webb *et al.*, 2004), y que la divergencia entre *Goodeinae* y *Empetrichthyinae* posiblemente pudo haber ocurrido hace 16.5 Ma durante el Mioceno (Webb, 2020). Misma investigación, llegó a coincidir con Doadrio y Domínguez- Domínguez (2004), en el cual los tiempos de divergencia entre las dos subfamilias de Goodeidos se presentan durante el Mioceno medio.

Otros estudios mucho más específicos, se han enfocado en descubrir la posición filogenética y taxonómica específicamente para algunos de los géneros de la familia en particular, entre los cuales se encuentran ciertas investigaciones que ofrecen una síntesis actualizada de la sistemática y taxonomía de *Chapalichthys* (Piller *et al.*, 2020); la exploración filogenética para conocer las relaciones entre especies de los géneros *Crenichthys* y *Empetrichthys* (Campbell y Piller 2017). Así como, estudio acerca de la filogenia de *Ilyodon* y una investigación referente a su biogeografía histórica (Beltrán-López *et al.*, 2017; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2010). Además, de un análisis sobre la filogeografía de *Xenotoca eiseni* con una visión conservacionista (Piller *et al.*, 2015).

La familia Profundulidae, se caracteriza por ser la menos diversa, y por ser el grupo hermano más cercano a Goodeidae (Costa, 1998). Anteriormente, en estudios realizados con base a caracteres morfológicos se recobraba como un grupo basal en el suborden Cyprinodontoides (Parenti, 1981). Esta familia se encuentra distribuida en Centroamérica y el sur de México, región donde se sugiere que probablemente se originó, durante el Plioceno o Pleistoceno (Miller, 1995). Anteriormente, Profundulidae incluía un único género nominal que a su vez se dividía en dos subgéneros: *Profundulus* y *Tlaloc* (Doadrio *et al.*, 1999). Por mucho tiempo, *Tlaloc* fue posicionado dentro de la tribu Rivuli (Alvarez y Carranza, 1951), más adelante se colocó en *Profundulus* (Miller, 1955).

A pesar de que los análisis morfológicos habían ya sugerido diferencias entre *Profundulus* y *Tlaloc* (González-Díaz *et al.*, 2014), existían ciertas inconsistencias en cuanto a su determinación, debido a la similitud de sus caracteres osteológicos. Sin embargo, otros estudios que empleaban tanto caracteres moleculares como morfológicos sugerían que ambos subgéneros debían ser considerados como géneros distintivos (Matamoros *et al.*, 2012; González-Díaz *et al.*, 2014).

Poco más tarde Morcillo *et al.*, (2016), en un estudio donde se emplearon genes mitocondriales y nucleares, proponen que ambos subgéneros deben ser reconocidos como géneros distintivos, y, por lo tanto, *Tlaloc* pasa a ser reconocido como un género válido. Mismo estudio, indica que el origen de la familia pudo haber ocurrido hace aproximadamente 26 Ma durante el Oligoceno y que sus mayores eventos de diversificación posiblemente ocurrieron a partir del Mioceno. Además, en lo que respecta a la sistemática de Profundulidae, Morcillo *et al.*, (2016) sugieren que podría haber dos escenarios taxonómicos para la familia: en el primer escenario proponen cinco especies de *Profundulus* y tres de *Tlaloc*; y en el segundo escenario plantean la idea de ocho especies de *Profundulus* y dos especies de *Tlaloc*. Hasta el momento, se consideran 13 especies válidas (Fricke *et al.*, 2021) incluyendo la reciente incorporación de *Profundulus chimalapensis* y la décimo tercera especie *Profundulus adani* (Del Moral-Flores *et al.*, 2020; Domínguez-Cisneros *et al.*, 2021).

Fundulidae es la segunda familia con mayor número de especies, y es probablemente la que presentó mayores problemas filogenéticos y sistemáticos en la antigüedad (Ghedotti y Davis, 2013). Parenti (1981), reconoció que la familia se conformaba por cinco géneros: *Fundulus*, *Adinia*, *Leptolucania*, *Lucania* y *Plancterus*, además del género extinto †*Parafundulus*. A pesar de ello, esta clasificación era controversial debido a que Wiley (1986) no consideraba a *Fundulus* como un grupo natural en vista de que no encontró suficientes caracteres morfológicos para diagnosticarla. Al igual que el resto de las investigaciones mencionadas anteriormente de la sistemática y filogenia de las demás familias, algunos de los análisis moleculares han coincidido con resultados de hipótesis que se han realizado basados en la morfología. Sin embargo, en otros casos, los análisis moleculares han sustentado nuevas hipótesis, diferentes a las apoyadas por datos morfológicos (Parenti, 2005).

Las exploraciones durante los 90' y a principios de los 2000, marcaron el inicio de la sistemática molecular para Fundulidae (Bernardi *et al.*, 1995; Grady *et al.*, 2001; Cashner *et al.*, 2020). Los análisis filogenéticos con el uso del gen mitocondrial citocromo b (Grady *et al.*, 2001), sugirieron que las relaciones entre las especies diferían con las relaciones recuperadas por Wiley (1986), aunque algunos géneros y muchos de los subgéneros resultaban ser no monofiléticos (Grady *et al.*, 2001). Más tarde, un análisis de evidencia total que incluyó especies fósiles, datos de comportamiento y algunas especies de la superfamilia Funduloidea arrojó como resultado la monofilia de *Fundulidae*, *Lucania* y *Leptolucania* (Ghedotti y Davis, 2013; Ghedotti y Davis, 2017).

Además, de acuerdo con la reconstrucción filogenética recuperada por Ghedotti y Davis (2017), la familia Cyprinodontidae se encuentra justamente inmersa dentro de la superfamilia Funduloidea, con una posición estrechamente relacionada al grupo hermano *Profundulidae* y *Goodeidae*. No obstante, estos resultados muestran que Funduloidea (*sensu* Costa 1998) no es un grupo que está conformado únicamente por tres familias, sino que más bien el grupo está constituido por cuatro familias (Fundulidae, Cyprinodontidae, Profundulidae y Goodeidae), por ende,

Funduloidea (*sensu* Costa 1998) puede considerarse no-monofiletica. En cuanto a los tiempos de divergencia, el origen de Fundulidae parece haber sido hace aproximadamente 40 Ma, justamente a inicios del Oligoceno, por lo tanto, hasta ahora se puede concluir que la familia más ancestral es Fundulidae y no Profundulidae como se propuso anteriormente por Parenti (1981).

Finalmente, Piller *et al.* (2022) y Ghezelayagh *et al.* (2022) realizaron estudios genómicos y comprobaron la posición de Cyprinodontidae como grupo hermano de Fundulidae y a *Cubanichthys* como hermano del clado formado por Goodeidae y Profundulidae.

Por otro lado, respecto a los patrones macroecológicos y macroevolutivos existe una cantidad limitada de artículos que prueban la validez en la regla de Bergmann en organismos poiquiloterms especialmente en peces.

Ray (1960) fue de los primeros en proponer que los organismos poiquiloterms también siguen la regla de Bergmann. En su estudio se realizaron experimentos en condiciones controladas de temperatura en cuatro especies de algas del género *Chlamydomonas*, una especie de protozoo del género *Tetrahymena*, una especie de nematodo del género *Cephalobus*, cuatro especies del género *Drosophila*, una especie de pez: *Xiphophorus maculatus* y dos especies de anuros: *Bufo boreas* y *Rana sylvatica*; el diseño experimental en la especie de pez consistió en mantener ejemplares de peces en tanques a temperaturas de 14°, 20°, 25° y 29°C, se criaron 6 ejemplares por tanque desde su nacimiento hasta alcanzar la madurez sexual. Este estudio no encontró un gradiente de temperatura y tamaño, negando la validez de la regla de Bergmann, sin embargo, encontró que los ejemplares mantenidos a temperaturas más bajas alcanzaban la madurez sexual más tempranamente, derivando en un ciclo de vida más largo que les permitía alcanzar una mayor talla.

Lindsey (1966) recopiló datos de 75 estudios sobre la distribución del tamaño de los ectoterms y las clasificó en regiones de acuerdo a su latitud. Para peces dulceacuícolas encontró una asociación entre la latitud y el tamaño del cuerpo, se

observó que existía una mayor proporción de especies más grandes en la zona ártica, mientras que, había una mayor proporción de especies más pequeñas en la región tropical. Sin embargo, el autor apunta a que el patrón identificado corresponde al resultado de muestras arbitrarias de la fauna total en cada zona latitudinal.

Atkinson (1994) revisó de forma crítica los datos sobre el efecto de la temperatura en el tamaño de los ectotermos y descubrió que una parte significativa de los estudios, que abarcaban 92 especies diferentes, incluyendo protistas, moscas y vertebrados. Se observó que los organismos crecían más cuando se criaban a temperaturas más bajas, el análisis de Atkinson de 109 estudios descubrió que los organismos crecían más a temperaturas más bajas en el 83,5% de los casos estudiados; su revisión solo incluyó un estudio enfocado en peces, el trabajo de Sekai *et al.* (1985), en el que se estudiaron el desarrollo larval y metamorfosis de un pez de agua salada en condiciones de laboratorio y encontraron que las larvas maduraban más rápido a temperaturas más elevadas.

Van Voorhies (1996) intentó definir un mecanismo general para explicar los patrones de Bergmann descritos por Ray (1960) y Atkinson (1994), para ello puso a prueba la hipótesis de que el tamaño celular de los ectotermos que se desarrollan a baja temperatura es mayor que el de sus homólogos de alta temperatura. Experimentó con el desarrollo del nemátodo *Caenorhabditis elegans*, criado a diferentes temperaturas, al que midió el tamaño de sus células y huevos. También usó como modelo experimental a híbridos de peces de *Oreochromis aureus* y *Oreochromis mossambicus*, a los que mantuvo creciendo por dos años en acuarios a 18° y 32°C, para finalmente medir el tamaño de sus eritrocitos sin encontrar una correlación entre el tamaño de los eritrocitos y el tamaño total de los peces.

Belk y Houston (2001), recolectaron datos de tamaño del cuerpo a diferente edad de 18 especies de América del norte expresados en forma de largo total, para analizar la tendencia entre el tamaño del cuerpo y la latitud a nivel intraespecífico. Sus resultados mostraron una tendencia negativa del tamaño corporal con la latitud, mientras que, encontraron que a mayor latitud aumentaba la edad máxima alcanzada por la mayoría de las especies analizadas.

Knouft y Page (2003) utilizaron las relaciones filogenéticas de las especies existentes, para demostrar que cinco de las nueve familias de peces de agua dulce de Norteamérica muestran una tendencia evolutiva a la disminución del tamaño corporal. Estas tendencias son el resultado de la posición basal de las especies grandes y de la posición más derivada de las especies pequeñas dentro de las familias. Estas tendencias pueden estar causadas por la invasión de pequeños arroyos y el subsiguiente aislamiento y especiación. Este patrón, potencialmente influido por las tasas de dispersión en función del tamaño y el alto porcentaje de arroyos pequeños en Norteamérica, sugiere un escenario que pudo dar lugar a la distribución de frecuencias de tamaño de los peces de agua dulce norteamericanos sesgado hacia la derecha.

Queiroz y Ashton (2004) fueron los primeros en tratar de incorporar un componente evolutivo a los estudios de la regla de Bergmann, ellos colectaron datos de la relación entre el tamaño del cuerpo y la latitud para 352 especies de tetrápodos; utilizaron el coeficiente de correlación de Pearson como el carácter en su forma continua y también lo codificaron en forma discreta bajo tres categorías: regla de Bergmann, inverso de la regla de Bergmann y dudoso; para el carácter en sus dos formas calcularon la señal filogenética y realizaron una reconstrucción de caracteres ancestrales. Sus resultados fueron contrastantes en la forma en que codificaron el carácter, en su forma discreta existe una alta señal filogenética y la reconstrucción de caracteres ancestrales arrojó que la regla de Bergmann es el estado ancestral más probable del grupo corona de los tetrápodos y de la mayoría de los grupos de tetrápodos, por otro lado, el carácter en su forma continua no muestra una señal filogenética significativa ni resultados congruentes en la reconstrucción de estados ancestrales.

Fisher *et al.* (2010) examinaron la variación espacial y temporal del tamaño de los peces marinos del océano Atlántico noroccidental utilizando una base de datos con identidades, abundancias y masas de especies de peces marinos de 27 224 muestras recogidas en campañas de arrastre independientes de la pesca a lo largo de tres décadas. Encontraron que el tamaño corporal medio agregado de las

especies de peces muestreadas mostró un aumento progresivo desde latitudes bajas a altas a lo largo de las décadas de 1970 y 1980, patrón consistente con la regla de Bergmann. Sin embargo, también encontraron que a principios de la década de 1980 el patrón latitudinal de aumento del tamaño corporal comenzó a erosionarse y, en 1991 se eliminó el gradiente en el tamaño medio de los peces y las tallas medias habían disminuido drásticamente. Esta homogeneización de las tallas en todas las latitudes representaría una ruptura de la regla de Bergmann causados por los efectos de la sobrepesca en el ecosistema durante las últimas décadas.

Albert y Johnson (2011) evaluaron las tendencias de la diversidad de tamaños y la evolución de los peces empleando información paleontológica, macroecológica y filogenética. Utilizaron un enfoque que mide las tasas de evolución del tamaño dentro de un marco filogenético formal y reconstrucción de caracteres ancestrales. Sus resultados muestran que las principales características de la diversidad de tamaños corporales en los peces vivos (media, moda, rango y desviación estándar), se establecieron relativamente pronto, cuando los vertebrados habían alcanzado aproximadamente el 23% de su edad actual. Los patrones de evolución del tamaño en los peces fósiles a lo largo del Fanerozoico son similares a los del propio tamaño absoluto. El rango de valores de cambio de tamaño a lo largo de las ramas de la filogenia de peces fósiles aumentó rápidamente durante el Paleozoico temprano, y después no mostró ningún cambio direccional durante el resto del Fanerozoico.

Griffiths (2012) documentó la variación a escala continental y regional en las distribuciones de tamaño de los peces de agua dulce de América del Norte y examinó algunas explicaciones energéticas, evolutivas y biogeográficas de estos patrones. Entre sus resultados encontraron que, a escala continental, los peces de río especialistas muestran una distribución unimodal, sesgada a la derecha, mientras que, las especies generalistas de hábitat y las lacustres presentan distribuciones de tamaño bimodales, con una ligera preponderancia de especies de tamaño pequeño. La mayoría de las especies de gran tamaño fueron migratorias. Las especies residentes, a diferencia de las migratorias, mostraron un aumento latitudinal en el tamaño medio, pero el aumento de tamaño en todas las especies fue más

pronunciado porque la importancia de las grandes especies migratorias aumenta con la latitud. Las distribuciones de tallas cambian de poseer una asimetría positiva (tamaños corporales grandes) a una asimetría negativa con el aumento de la latitud.

En este estudio, el tamaño corporal máximo no cambia con el aumento de la riqueza de las familias, pero el tamaño mínimo disminuye y la asimetría aumenta, lo que concuerda con la diversificación de las especies pequeñas. Así, la recolonización postglaciar por especies grandes, generalistas en cuanto al hábitat y migratorias parece ser el principal determinante de las tendencias latitudinales de la distribución de tamaños (Griffiths, 2012).

Rypel (2014) recolectó datos del peso máximo de 29 especies de peces dulceacuícolas y registros de la distribución de cada especie; calculó las correlaciones del peso máximo con la latitud, la temperatura y la elevación. Este estudio encontró que el 72% de las especies mostraron patrones macroecológicos significativos de tamaño corporal de alguna variedad, fuesen consistentes con la regla de Bergmann o el inverso a ella. Así mismo el autor propone que existe un vínculo importante y relativamente inexplorado entre los requisitos térmicos de las especies y la evolución de la variación del tamaño corporal, pues todas las especies examinadas que expresaron la regla de Bergmann eran especies de agua fría o templada mientras que las especies que mostraron la regla de Bergmann inversa eran especies de aguas cálidas.

Jacquemin y Doll (2015) realizaron un estudio en 62 especies de peces de agua dulce de la familia Catostomidae, colectaron datos de latitud, tamaño corporal máximo y tamaño del área de distribución geográfica que analizaron usando estadística bayesiana, no encontraron patrones significativos entre el tamaño del cuerpo y la latitud por lo que rechazan la validez de la regla de Bergmann, aunque si encuentran una relación entre el área de distribución y la latitud.

Adhikari (2015) realizó el análisis más completo de la presencia de la regla de Bergmann entre los peces de agua dulce en todo el mundo en diferentes niveles tróficos. Recolectó datos de presencia de 9613 especies, que correspondían al 85%

de especies en el mundo y que clasificó de acuerdo con las 344 ecorregiones a nivel mundial. Para evaluar la aplicabilidad de la regla de Bergmann en general realizó una regresión del tamaño corporal medio de las especies en función de la latitud del centroide de cada ecorregión, por separado para los hemisferios norte y sur, así mismo estudió la validez de la regla de Bergmann de acuerdo con el nivel trófico de los peces; para ello los clasificó en cuatro categorías de acuerdo a un índice de posición trófica en: herbívoros, omnívoros, carnívoros y depredadores de alto nivel. Para cada nivel realizó una regresión lineal entre el tamaño del cuerpo medio por ecorregión y la latitud media.

Para evaluar los mecanismos que daban origen al patrón de tamaño del cuerpo el estudio también calculó las medias de las ecorregiones para cuatro variables medioambientales: temperatura media anual, temperatura mínima, estacionalidad de la temperatura y el caudal de los ríos, finalmente comprobó la asociación básica de cada una de estas variables con la media del tamaño del cuerpo de los peces por ecorregión mediante regresiones por mínimos cuadrados ordinarios.

Sus resultados mostraron una fuerte asociación positiva entre el tamaño medio del cuerpo y la latitud en el hemisferio norte, mientras que, en el hemisferio sur no encontró una asociación, probablemente debido a un tamaño de muestra más pequeño en comparación con el utilizado para el hemisferio norte. El análisis de cada grupo trófico de peces por separado de este estudio mostró diferencias significativas en los patrones latitudinales de tamaño corporal. Los consumidores primarios no siguieron la regla de Bergmann, mientras que, los tamaños corporales de los omnívoros y los depredadores de alto nivel mostraron un aumento moderado con la latitud, finalmente los carnívoros de nivel medio muestran la mayor fuerza en relación a la regla de Bergmann de todos los grupos tróficos.

Respecto a la importancia de las variables ambientales en la determinación del patrón geográfico del tamaño del cuerpo, Adhikari (2015) encuentra que tres de las cuatro variables mostraron una importancia alta como predictores, exceptuando al

caudal de los ríos, de estas la temperatura media anual mostró la relación lineal más fuerte con el tamaño del cuerpo.

La relevancia del estudio de Adhikari (2015) recae en que estas diferencias de fuerza de la regla de Bergmann en diferentes niveles tróficos puede ayudar a explicar algunos de los resultados contradictorios de evaluaciones anteriores de la regla de Bergmann en peces de agua dulce, que tienen una cobertura geográfica y taxonómica restringida. Mientras que, la escala mundial de las correlaciones con las variables ambientales de la regla de Bergmann apoya que los procesos que dan forma a este patrón son una respuesta adaptativa a las bajas temperaturas y reflejan procesos evolutivos más que reglas ecológicas de los ensamblajes de peces.

Siepielski *et al.* (2019) realizaron un meta-análisis de la asociación entre las estimaciones anuales de la selección direccional del tamaño de poblaciones y las temperaturas medias anuales, con el fin de analizar la hipótesis que plantea que los organismos reducen su tamaño corporal como una respuesta evolutiva al cambio climático. Este trabajo recopiló una base de datos de estudios que investigaron la selección fenotípica de rasgos cuantitativos de poblaciones silvestres, que disponían de dos o más estimaciones anuales de selección de una población determinada.

La base de datos con la que trabajaron consistió en medidas estandarizadas de coeficientes de selección: gradientes y diferenciales e incluyeron 24 estudios con una duración de 13 años cada uno y de 22 especies (4 de peces). Sus resultados no mostraron evidencia alguna de asociación entre los aumentos de temperatura y la selección para la reducción del tamaño corporal. De hecho, encontraron que la selección sobre el tamaño corporal ha seguido una tendencia positiva. Estos patrones muestran que las respuestas evolutivas adaptativas a las presiones de selección modificadas impuestas por un clima más cálido, como cabría esperar según la regla de Bergmann, probablemente no sean una explicación general de los recientes descensos del tamaño corporal de algunos grupos.

Rollinson y Rowe (2018) colectaron datos de tamaño, rango de distribución y temperatura medioambiental de este para 270 especies de salamandras, clasificaron

a las especies de acuerdo con su modo de vida en acuáticas, semiacuáticas y terrestres con el fin de responder si la limitación de oxígeno impulsa la evolución del tamaño pequeño en las especies con respiración acuática. Encontraron pruebas que el tamaño corporal medio de las salamandras acuáticas que respiran cutánea y/o branquialmente disminuye de forma relativamente fuerte con el incremento de la temperatura ambiental, en comparación con el tamaño de las salamandras acuáticas que pueden respirar por vía aérea y con el tamaño corporal de las salamandras semiacuáticas y terrestres.

También mencionan que sus hallazgos apoyan la hipótesis MASROS (*Maintain Aerobic Scope and Regular Oxyge Supply*), la cual sugiere que la tasa metabólica aumenta más rápidamente con la temperatura que la difusión del oxígeno y como resultado los sistemas de intercambio gaseoso que impliquen la difusión del oxígeno probablemente tengan dificultades para mantener el suministro de oxígeno en ambientes cálidos

IV. OBJETIVOS

4.1. GENERAL

Describir los patrones geográficos y evolutivos del tamaño corporal en los peces de la superfamilia Funduloidea y los factores ambientales e históricos que determinan de estos patrones.

4.2. ESPECÍFICOS

- Determinar si la superfamilia Funduloidea sigue la regla de Bergmann.
- Analizar la señal filogenética en el tamaño del cuerpo en la superfamilia Funduloidea.
- Examinar la variación en el tamaño del cuerpo de los linajes a lo largo de la historia evolutiva de Funduloidea.
- Cuantificar la contribución de la estructura filogenética, la latitud y las variables climáticas en la determinación del tamaño del cuerpo en los ensamblajes de la superfamilia Funduloidea.

4.3. HIPÓTESIS

La superfamilia Funduloidea seguirá la regla de Bergmann y el tamaño del cuerpo medio de los ensamblajes de estos peces tendrá una correlación lineal alta con la latitud.

V. ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio comprende la extensión geográfica de la distribución de la superfamilia Funduloidea, a lo largo de América del Norte, Centroamérica, Las Antillas y el norte de Venezuela, esta área fue dividida en 1076 celdas de $1^\circ \times 1^\circ$ (~110 km x 110 km), de las cuales se colectaron datos presencia de especies para que cada celda representara un ensamblaje de peces para análisis macroecológico (Figura 3).

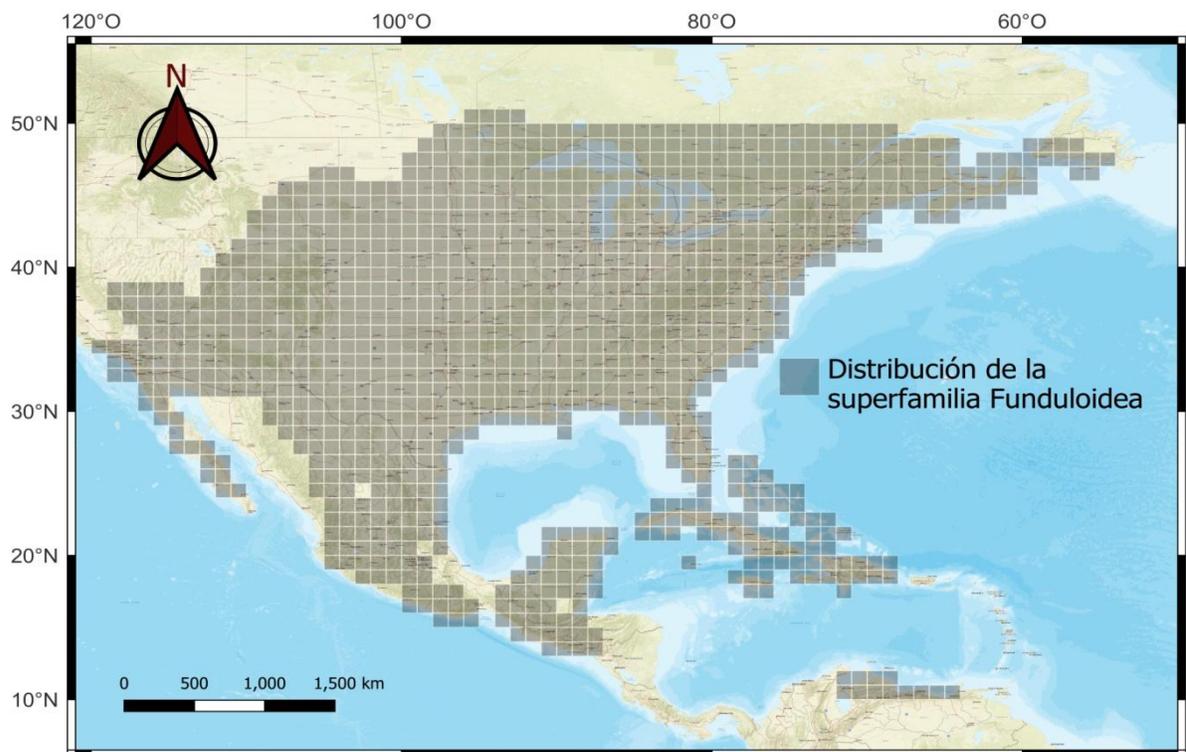


Figura 3. Distribución de la superfamilia Funduloidea dividida en celdas de $1^\circ \times 1^\circ$ de latitud y longitud

Esta zona de estudio tiene una peculiaridad sumamente importante, debido a que en ella se encuentra la confluencia entre las regiones Neártica y Neotropical, que se distinguen por poseer características propias tanto biológicas y fisiográficas como climáticas (Vivó, 1943; Escalante, 2009). La región Neotropical comprende un área que abarca Centroamérica y gran parte de Sudamérica, el clima de esta región se

caracteriza por ser tropical húmedo y subhúmedo, además, su fisiografía comprende principalmente cordilleras, serranías y mesetas volcánicas, siendo entre las más conocidas la Sierra Madre de México y Guatemala y el Eje Neovolcánico Transversal (Morrone, 2001; Hartshon, 2004).

Por otra parte, la región Neártica se encuentra en la parte de Norteamérica, conformada por Canadá, Estados Unidos y el norte de México (Rico *et al.*, 2022). Mantiene una composición de climas templados y fríos, aunque, también existen zonas con climas áridos subtropicales que son más específicos del sur de Estados Unidos y el norte de México (Morrone, 2001; Morrone, 2005). Entre ambas bioregiones, existe una peculiaridad muy importante, debido a que entre ellas se localiza la línea divisoria entre las biotas neárticas y neotropicales (Rico *et al.*, 2022). Esta zona de traslape ha sido denominada como la zona de transición mexicana, ya que en ella se presenta un área de superposición biótica entre miembros del componente Neártico y Neotropical (Morrone y Márquez, 2001; Halffter, 2003; Morrone, 2004; Miguez-Gutiérrez *et al.*, 2013).

Dentro de la distribución de Funduloidea, la familia Fundulidae tiene un rango de distribución, que inicia desde el sureste de Canadá (cerca del límite con la frontera de Estados Unidos), y se extiende hacia la costa este y centro-oeste de Estados Unidos (incluyendo la cuenca del Mississippi), y continúa hacia el sureste abarcando Texas y Arizona (Ghedotti y Davis, 2013). Otros miembros de Fundulidae, se localizan en la zona oeste de Estados Unidos y México, específicamente en California y Baja California, y otros fundúlidos tienen una distribución disyuntiva que ocurre en la Península de Yucatán (Ghedotti y Davis, 2013; Cashner *et al.*, 2020).

Finalmente, Goodeidae tiene una distribución notoriamente restringida al centro de México, específicamente en la Meseta Central y áreas adyacentes, además de dos especies con distribución disyuntiva en el estado de Nevada, Estados Unidos (Webb, 2020) (Figura 2). Finalmente, la familia Profundulidae, presenta una distribución que va desde el estado de Guerrero en México, pasando por Guatemala, hasta regiones del norte de El Salvador, y el centro y occidente de Honduras (Morcillo, 2004; Morcillo *et al.*, 2016).

VI. MÉTODOS

6.1. RECOPIACIÓN DE DATOS

Se utilizó la longitud como medida del tamaño corporal, debido a que es la medida más frecuentemente reportada para los peces y solamente fueron seleccionados los datos expresados en longitud total (LT.), una medida tomada desde la punta del hocico hasta la punta del lóbulo más largo de la aleta caudal, ya que la mayoría de los datos se reportan utilizando esta medida. Se obtuvo la longitud máxima registrada de 132 de las 162 especies de la superfamilia Funduloidea investigadas en este estudio, basándonos en los datos disponibles en FishBase (Froese y Pauly, 2022). Para las 16 especies que no estaban listadas en FishBase o que tenían su longitud máxima expresada en longitud estándar en lugar de LT., se calculó la LT. máxima reportada midiendo fotografías proporcionadas en las descripciones originales de las especies, que incluían barras de escala, utilizando el software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012).

Se obtuvieron registros de presencia para todas las especies estudiadas utilizando el repositorio “Global Biodiversity International Facility” (GBIF, 2022). Los registros de presencia fueron depurados eliminando registros duplicados y aquellos que no correspondían a la distribución conocida de cada especie (valores atípicos). Una vez que los datos estuvieron depurados, se crearon mapas de distribución para cada especie, trazando polígonos convexos con registros para cada especie, según lo recomendado por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Murray y Rodríguez, 2017). Posteriormente, se dividió la extensión total de la distribución de la superfamilia Funduloidea en una rejilla de celdas $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ (~111 x 111 km) y se construyó una matriz de presencia/ausencia con un umbral de ocupación de celda del 5%, para tener en cuenta especies con una distribución restringida utilizando el software “Spatial Analysis of Macroecology” (SAMv.4.0; Rangel *et al.*, 2010).

En la rejilla, cada celda representaba un ensamblaje de peces, y se calculó la longitud máxima promedio de los peces funduloideos en cada ensamblaje para

mapear la variación geográfica en el tamaño corporal. Para probar la regla de Bergmann, se realizó un análisis de regresión simple utilizando la longitud máxima promedio por ensamblaje como variable dependiente y la latitud como variable independiente (DuBose *et al.*, 2022; Gérard *et al.*, 2018; Olalla-Tárraga *et al.*, 2010). Todos los procedimientos se realizaron utilizando el software SAM v.4.0. Para examinar los resultados de manera más clara, se categorizó el área de estudio según las zonas biogeográficas importantes de América del Norte. Clasificamos el sur de Canadá como parte de la zona de los Estados Unidos. La zona de México se encuentra al norte del cinturón volcánico transmexicano hasta la frontera con Estados Unidos; la zona Maya incluye el sur de México, al sur del Cinturón Volcánico Transmexicano, incluyendo Guatemala, El Salvador y Honduras. Finalmente, las zonas de las Antillas y Venezuela se refieren la primera a las Antillas Mayores y las Antillas Menores, mientras que la segunda al territorio político de Venezuela.

6.2. RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA

Se realizó una reconstrucción filogenética para la superfamilia Funduloidea basada en un muestreo taxonómico de 134 taxones internos (especies de Funduloidea) y cuatro especies como grupos externos, dos especies pertenecientes al orden Atheriniformes (*Atherinomorus stipes* y *Atherinella alvarezi*) y dos especies pertenecientes a los Beloniformes (*Petalichthys capensis* y *Hemiramphus balao*). Se utilizaron datos comparativos de secuencias de ADN de dos genes nucleares y tres genes mitocondriales: recombinación activadora (RAG1), glicosiltransferasa (Glyt), citocromo b (Cytb), citocromo oxidasa 1 (COI) y subunidad 2 de la NADH deshidrogenasa (ND2), todas las secuencias fueron colectadas en GenBank (Benson *et al.*, 2013), alineadas por separado para cada gen en el programa MUSCLE (Edgar, 2004) implementado en MEGA X v10.0.5 (Kumar *et al.*, 2018), para luego ser concatenados en el programa Mesquite v3.61 (Maddison y Maddison, 2003).

Las secuencias por cada gen fueron analizadas en Jmodeltest v2.1.10 (Darriba *et al.*, 2012) con el objetivo de estimar y obtener el modelo sustitución nucleotídica de mejor ajuste para cada gen, esto bajo el criterio de información

bayesiana (BIC). Finalmente, se realizó un análisis filogenético bajo inferencia bayesiana en el programa Mr. Bayes v3.2.7 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Para este procedimiento, se aplicó el algoritmo de cadena de Markov de Monte Carlo (MCMC), el cual fue ejecutado a cinco millones de generaciones, muestreando cada 1 000 iteraciones, ejecutando cuatro corridas simultáneas. Se verificó que el análisis obtuviera una desviación estándar promedio de frecuencias divididas menor a 0.01, posteriormente, se corroboró la convergencia a través de Tracer v1.7.1 (Bouckaert *et al.*, 2019).

6.2.1. Estimación de tiempos de divergencia

La estimación de tiempos de divergencia mediante la datación molecular nos permite generar hipótesis acerca del tiempo en el cual posiblemente surgió la separación de clados emparentados que provienen de un ancestro en común (Rutschmann, 2006). Para averiguar las edades aproximadas de los nodos, se generó un árbol bayesiano calibrado en el tiempo con el uso del programa BEAST v2.6.3 (Bouckaert *et al.*, 2019).

Los archivos de entrada fueron creados en BEAST v2.6.3 en el que se especificaron cuatro particiones (uno por cada gen). En este análisis, se emplearon los modelos evolutivos obtenidos en jModeltest v2.1.2 (Darriba *et al.*, 2012), y fueron colocados para cada partición de la misma manera que en el procedimiento de la reconstrucción filogenética: GTR para los genes COI y ND2; y HKY para los genes Cytb, Glyt y RAG1. Asimismo, el análisis se realizó empleando un modelo de reloj relajado asumiendo diferentes tasas de sustitución, bajo el modelo de Especiación-Nacimiento-Muerte el cual asume tasas de especiación y extinción constantes (Drummond *et al.*, 2016).

Para la datación del árbol, se incluyeron cinco especies fósiles propuestos en estudios previos †*Fundulus detillae*, †*F. lariversi* y †*F. nevadensis* (Ghedotti y Davis, 2017), †*Empretichthys erdisi*† y †*Tapatia occidentalis* (Webb, 2020), los cuales se emplearon como puntos de calibración para dos familias (Fundulidae y Goodeidae)

(Cuadro 1). Los *priors* fueron ajustados a una distribución log normal y los rangos de las calibraciones fueron colocados con base a las edades de los registros fósiles (Cuadro 1). Se decidió ejecutar los parámetros de Cadena de Monte Carlo de Markov (MCMC) a 30 millones de generaciones muestreados cada 3 000 generaciones, realizando así cuatro corridas independientes con los mismos parámetros en el programa BEAST v2.6.3 (Bouckaert *et al.*, 2019).

Se comprobó la convergencia de cadenas y el tamaño de muestreo efectivo suficiente (>200) en Tracer v1.7.1 (Bouckaert *et al.*, 2019) y se usó LogCombiner v2.6.3 (Drummond y Rambaut, 2007) para combinar las réplicas descartando el 25% de quemados por cada ejecución. Se empleó TreeAnnotator v2.6.3 (Drummond y Rambaut, 2007) para obtener el árbol de máxima credibilidad de clados (MMC) y el árbol de consenso generado fue visualizado en FigTree (Rambaut, 2010).

Finalmente, el árbol generado fue visualizado en FigTree v1.4.4. (Rambaut, 2010). Para inferir como ha sido la evolución del tamaño corporal en Funduloidea, realizamos un procedimiento de reconstrucción de estado ancestral con un enfoque de Máxima Verosimilitud bajo un modelo de evolución de movimiento Browniano (Schluter *et al.*, 1997) utilizando el paquete "phytools" (Revell, 2013) en R v.4.1.0 (R Core Team, 2021).

Cuadro 1. Edad de los fósiles empleados en la estimación de los tiempos de divergencia ajustados a los diferentes parámetros de los *priors* en BEAUti v2.6.3.

Fósil	Edad	Especies incluidas	Cita
† <i>Fundulus detillae</i>	2.6 Ma	<i>Fundulus zebrainus</i>	(Ghedotti y Davis, 2017)
		<i>Fundulus kansae</i>	
† <i>Fundulus</i>		<i>Fundulus lima</i>	(Ghedotti y Davis,

<i>nevadensis</i>	8 Ma	<i>Fundulus parvipinnis</i>	2017)
† <i>Fundulus lariversi</i>	16.2 Ma	<i>Fundulus grandis</i>	(Ghedotti y Davis, 2017)
		<i>Fundulus grandissimus</i>	
		<i>Fundulus heteroclitus</i>	
		<i>Fundulus confluentus</i>	
		<i>Fundulus pulvereus</i>	
		<i>Fundulus jenkinsi</i>	
† <i>Empetrichthys erdisi</i>	3.5 Ma	<i>Empetrichthys latos</i>	(Webb, 2020)
† <i>Tapatia occidentalis</i>	9 - 5 Ma	<i>Allotoca catarinae</i>	(Webb, 2020)
		<i>Allotoca diazi</i>	
		<i>Allotoca dugesii</i>	
		<i>Allotoca goslinei</i>	
		<i>Allotoca maculata</i>	
		<i>Allotoca meeki</i>	
		<i>Allotoca regalis</i>	
		<i>Allotoca zacapuensis</i>	

6.3. SEÑAL FILOGENÉTICA

Para detectar la presencia de señal filogenética en el tamaño corporal, se construyó una curva de Representación de Señal Filogenética (PSR; Diniz-Filho *et al.*, 2012). Primero, se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) en una matriz de distancia filogenética doblemente centrada a partir de la filogenia de la superfamilia inferida en este estudio. Se extrajeron los vectores propios y los valores propios correspondientes del PCoA. Los vectores propios representan patrones particulares de relaciones entre especies, y aquellos vectores propios con valores propios más altos representan las mayores distancias filogenéticas; mientras que, los vectores propios con valores propios más bajos están asociados con distancias filogenéticas más pequeñas (Diniz-Filho *et al.*, 2012). Luego se utilizaron los vectores propios previamente extraídos en una serie de modelos de Regresión de Vectores Propios Filogenéticos (PVR; Diniz-Filho *et al.*, 1998).

El procedimiento PVR consistió en un modelo de regresión múltiple de mínimos cuadrados estándar, donde algunos de los vectores propios se usaron como variables explicativas y el tamaño corporal promedio por celda se usó como variable de respuesta siguiendo a Diniz-Filho *et al.* (2012). Se ejecutó el primer PVR de la serie con el vector propio con el valor propio más alto, y a medida que se calcularon los PVR subsiguientes, se fueron añadiendo sucesivamente más vectores propios al modelo hasta que se recuperó un PVR que incluyó todos los vectores propios extraídos. Finalmente, se calculó el coeficiente de determinación (R^2) en función de los valores propios acumulativos para cada PVR para construir la curva de representación de señal filogenética (Diniz Filho *et al.*, 2012).

La curva de PSR permite visualizar la presencia de señal filogenética, así como determinar si el rasgo experimenta desviaciones de un modelo de evolución de movimiento Browniano. Se espera una relación lineal entre la varianza explicada del rasgo y la proporción de la filogenia representada para cada PVR (es decir, los valores propios acumulativos) en un rasgo sin otros procesos que afecten su evolución en cualquier escala filogenética y el proceso calcula un modelo nulo para la relación en ausencia de señal filogenética (Diniz-Filho *et al.*, 2012). Además del PSR,

se comparó el ajuste relativo de los modelos evolutivos de Ornstein-Uhlenbeck y movimiento Browniano a la variación en el tamaño corporal utilizando el criterio de información de Akaike (AIC). Los procedimientos de prueba de señal filogenética se realizaron utilizando el paquete de R "PVR" (Santos *et al.*, 2013) y el ajuste del modelo con el paquete de R "Geiger" (Pennell *et al.*, 2014).

6.4. PREDICTORES FILOGENÉTICOS

Para integrar la información filogenética como un predictor del patrón geográfico en el tamaño corporal, se calculó la estructura filogenética en las 1076 agrupaciones de peces (es decir, el número de celdas de 1°x1°). Para esto, utilizamos el método de ponderación difusa (Pillar y Duarte, 2010), que calcula una matriz P que describe un conjunto de comunidades mediante las incidencias ponderadas por la filogenia de las especies (Duarte *et al.*, 2016).

Al realizar un PCoA en la matriz P, se calcularon las Coordenadas Principales de la Estructura Filogenética (PCPS; Duarte, 2011). Cada PCPS es un eje ortogonal que representa un gradiente filogenético a lo largo de la distribución de las especies en el conjunto de datos. Las PCPS con los valores propios más altos describen un gradiente relacionado con los nodos más profundos (es decir, las familias en este caso) en el árbol filogenético. A medida que disminuyen los valores propios de las otras PCPS, se describen gradientes filogenéticos más finos relacionados con nodos superficiales (es decir, géneros y especies en este estudio) (Duarte *et al.*, 2012).

El procedimiento PCPS permite explorar la distribución de clados en una metacomunidad y permite analizar la asociación entre la distribución de diferentes clados y los caracteres de interés. Por lo tanto, pudimos rastrear cómo las especies presentes en una comunidad y su parentesco afectan el tamaño corporal promedio de esta comunidad. Para elegir entre los predictores filogenéticos, realizamos un procedimiento de *forward selection* (Blanchet *et al.*, 2008), con los 288 PCPS generados, y retuvimos aquellos PCPS que explicaban de forma significativa la variación en el tamaño corporal. Generamos los PCPS y realizamos el procedimiento

forward selection con los paquetes de R "PCPS" (Debastiani y Duarte, 2014) y "packfor" (Blanchet *et al.*, 2008), respectivamente.

6.5. VARIABLES AMBIENTALES

Para investigar los predictores ambientales de los patrones geográficos en el tamaño corporal, se utilizaron las 19 variables bioclimáticas de Worldclim (Fick y Hijmans, 2017). Todas las variables se compilaron en nuestra matriz principal de datos de ensamblajes de peces calculando el valor promedio de las variables para cada celda de 1°x1°. Para obtener un subconjunto parsimonioso de predictores ambientales del tamaño corporal, se realizó un procedimiento de *forward selection* y retuvimos las variables significativas. De las variables retenidas, se calculó la presencia de multicolinealidad calculando el Factor de Inflación de la Varianza (VIF). Solo las variables con un $VIF < 10$ se mantuvieron para un análisis posterior. Se utilizaron los paquete de R "packfor" para realizar el procedimiento de *forward selection* y el paquete "car" para el cálculo del VIF (Fox y Weisberg, 2019).

6.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para evaluar la presencia de autocorrelación espacial en el tamaño corporal de las agrupaciones de peces, se realizó un correlograma de I de Moran con un número igual de pares dentro de las clases y el número predeterminado de clases proporcionado por SAM v.4. La autocorrelación espacial en sí no se considera un factor importante de sesgo en el análisis estadístico (Hawkins, 2012), pero el ruido espacial en la variación residual de las variables de respuesta modeladas se conoce como una fuente de inflación en los grados de libertad que deben controlarse adecuadamente (Duarte *et al.*, 2014; Peres-Neto y Legendre, 2010).

Los análisis de vectores propios de la estructura espacial nos permiten generar un conjunto de vectores (filtros espaciales) que se pueden agregar a los modelos y que son ortogonales a las variables ya presentes en el modelo. Esta

técnica elimina la autocorrelación espacial residual sin la posible distorsión generada al introducir colinearidad o cambios de escala (Hawkins, 2012).

Dado que nuestra variable de respuesta presenta correlación espacial positiva, se generaron filtros espaciales utilizando Mapas de Vectores propios de Moran basados en distancia (dbMEM; Borcard y Legendre, 2002). Este método calcula un PCoA en una matriz de distancia truncada entre sitios y retiene los vectores propios que modelan la correlación espacial positiva. Luego, se realizó un procedimiento de *forward selection* utilizando las 387 variables dbMEM generadas como factores explicativos de latitud, predictores ambientales y filogenéticos, utilizando el paquete R "packfor" (Blanchet *et al.*, 2008). El procedimiento de *forward selection* eligió 50 dbMEM relacionados con los predictores; por lo tanto, los 337 vectores propios no seleccionados se usaron como covariables para tratar la inflación causada por la autocorrelación espacial en nuestra variable de respuesta (Duarte *et al.*, 2014).

Para cuantificar la contribución de los diferentes conjuntos de variables en la conformación del patrón espacial del tamaño corporal en los miembros de la superfamilia Funduloidea, se modeló la contribución de cada conjunto de variables predictoras obtenidas (latitud, variables bioclimáticas, estructura filogenética y filtros espaciales) con un análisis de partición de la varianza (Borcard *et al.*, 1992). Este procedimiento permitió cuantificar la variación explicada por todos los subconjuntos de variables mientras se controlaba el efecto de los otros subconjuntos. Dado que los conjuntos de datos explicativos generalmente no son ortogonales, alguna variación se explica conjuntamente por dos o más conjuntos (Borcard *et al.*, 2018). Se realizó la partición de la varianza con el paquete de R "vegan" (Oksanen *et al.*, 2020).

VII. RESULTADOS

7.1. TAMAÑO CORPORAL

La longitud total máxima reportada para los miembros de la superfamilia Funduloidea varió de 3 cm a 20 cm (Figura 4), con una media de 7.52 cm; las familias

Cyprinodontidae, Goodeidae, Profundulidae y Fundulidae tuvieron una longitud media total de 5.8 (± 1.78 DE), 7.0 (± 2.27 DE), 8.4 (± 1.65 DE) y 9.6 cm (± 4.41 DE),

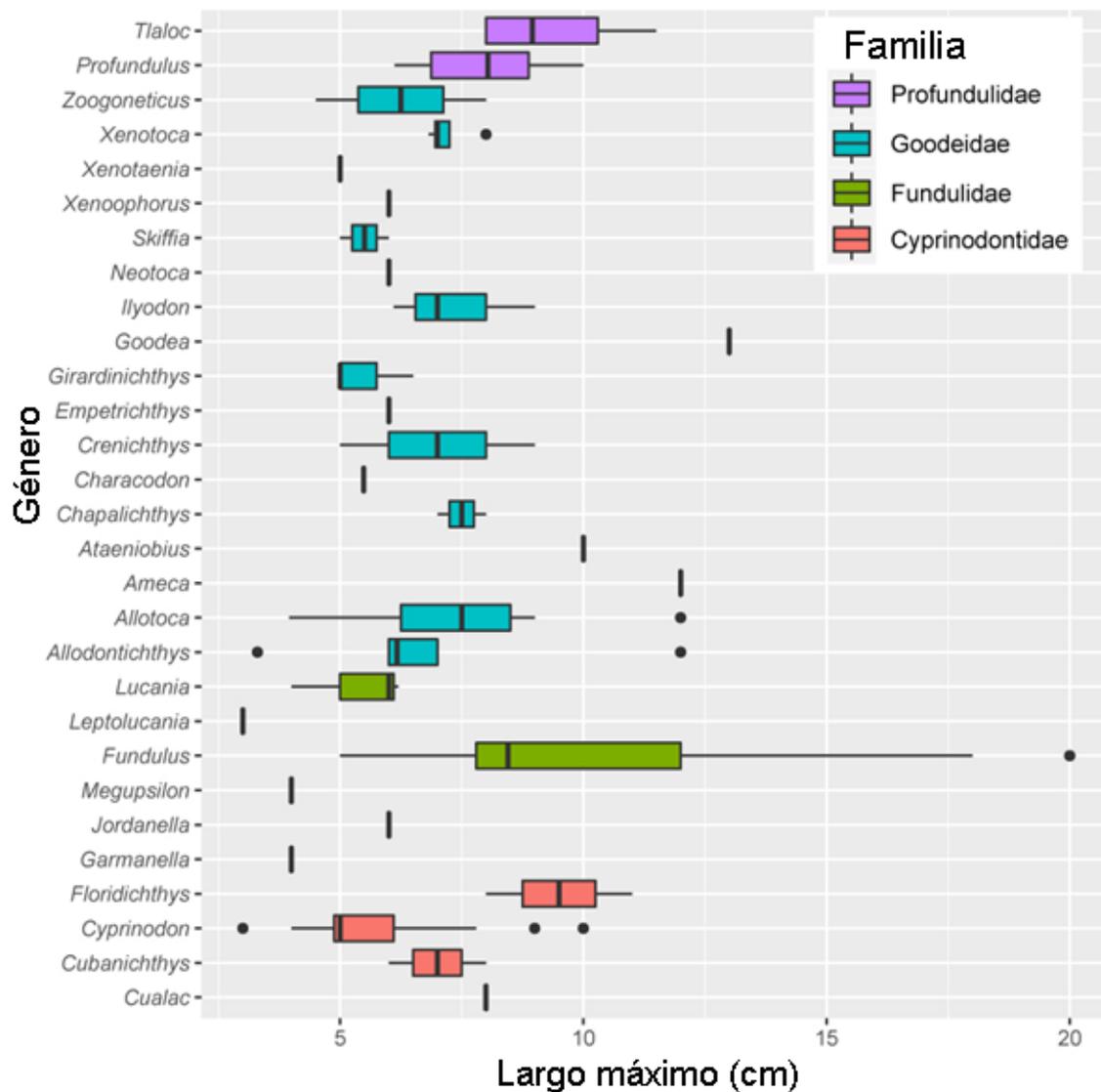


Figura 4. Diagramas de caja y bigote de las longitudes máximas de los géneros de Funduloidea; las familias están codificadas por colores. Los puntos a la izquierda y a la derecha de las cajas indican valores atípicos de la distribución

respectivamente. Entre los géneros, *Fundulus* incluye las especies más grandes y muestra la mayor variabilidad (Figura 4, Media=10.17, DE= 4.3), mientras que, las especies más pequeñas pertenecen a *Leptolucania* (Fundulidae; Media=3), *Cyprinodon* (Cyprinodontidae; Media=5.66) y *Allodontichthys* (Goodeidae; Media=6.89).

Se obtuvieron 1076 celdas de 1° x 1° de latitud y longitud en toda la distribución de la superfamilia Funduloidea, desde el sur de Canadá hasta el norte de Venezuela (Figura 4). La longitud total máxima media por celda varió de 4 cm a 20 cm. Los resultados del análisis de regresión lineal mostraron una relación lineal positiva y moderadamente fuerte entre la longitud media y la latitud ($r= 0.69$, Figura 5). El coeficiente de determinación resultante ($R^2= 0.48$, Figura 5) sugiere que el 48% de la variabilidad en la longitud media en toda la distribución de Funduloidea se explica por la latitud, correspondiendo a la expectativa de la regla de Bergmann.

La región de los EE. UU. está compuesta principalmente por celdas que

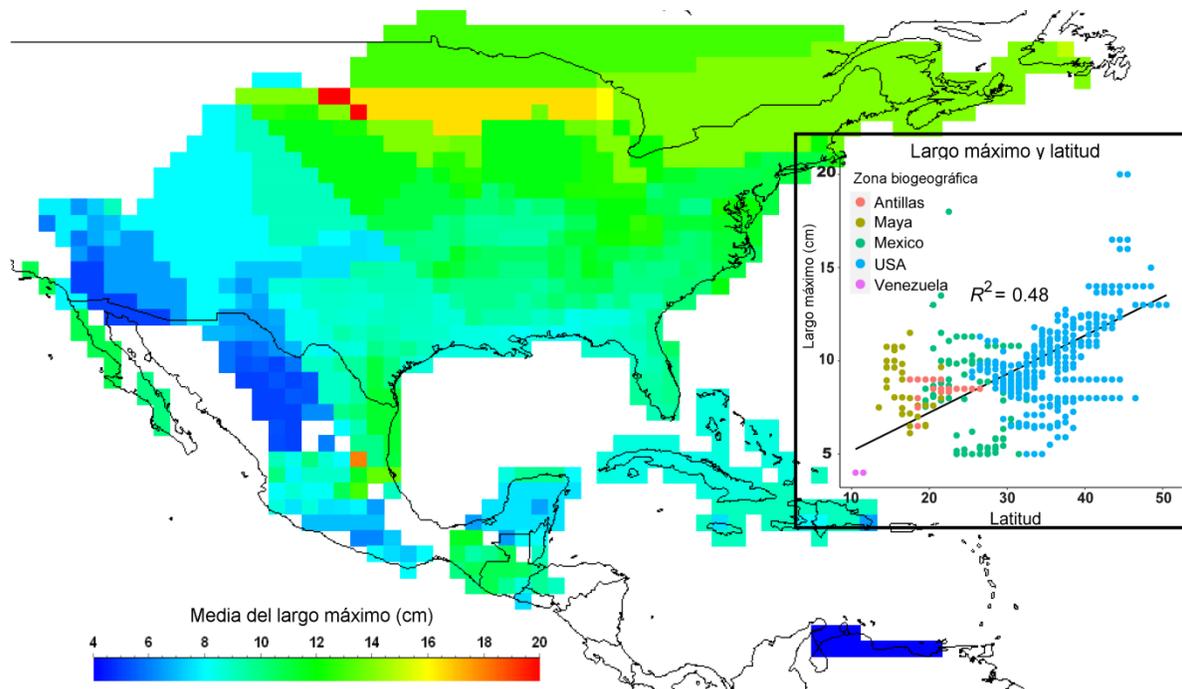


Figura 5. Distribución espacial de la longitud máxima en ensamblajes de Funduloidea, cada celda representa la media de la longitud máxima de todas las especies presentes en la celda. Cuadro insertado: Regresión entre la latitud y la longitud máxima de los miembros de la superfamilia Funduloidea, la zona biogeográfica correspondiente a cada celda está coloreada

albergaban, en promedio, comunidades con peces de tamaño mediano a grande, pero dentro de la misma región, la prevalencia de peces de tamaño más pequeño fue notable en el sur de los EE. UU. En México, al norte del Cinturón Volcánico Transmexicano, prevalecían los peces funduloides más pequeños, excepto en una celda que alberga una especie de gran tamaño (*Goodea atripinis*). En la región maya del sur de México y América Central, observamos una tendencia hacia peces de tamaño pequeño a mediano. Este patrón fue impulsado por los profundúlidos que tienden a tener tamaños medianos.

Por otro lado, en la península de Yucatán encontramos el fundúlido más grande (*Fundulus grandissimus*), pero esta área también albergó una serie de miembros del género *Cyprinodon* que tienden a tener LT. más pequeñas. La Figura 5 también muestra un grupo de celdas con un LT. promedio pequeño en Venezuela. Esto se debe a *C. dearborni*; sin embargo, un gran número de celdas que muestran LT más pequeñas se encuentran en el norte de México y el sur de los EE. UU., impulsadas por la presencia de peces cyprinodóntidos.

7.2. RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA

Se obtuvo un total de 381 secuencias de 135 especies que representan las cuatro familias dentro de Funduloidea (85% de las especies válidas de la superfamilia) y el grupo externo (Anexo 1). La alineación concatenada consistió en un total de 5 189 pb (54 secuencias con 1 561 pb para RAG1; 49 secuencias con 937 pb para Glyt; 60 secuencias con 1 045 pb para ND2; 116 secuencias con 1 141 pb para Cytb y 102 secuencias de 652 pb para COI) (Anexo 1).

La topología del árbol bayesiano muestra que tres de las familias dentro de Funduloidea; Fundulidae, Goodeidae y Profundulidae son monofiléticas (Figura 6). Cyprinodontidae mostró ser parafilético, pues el género *Cubanichthys* es hermano del clado formado por Profundulidae y Goodeidae, tanto Profundulidae como Goodeidae, se recuperan como grupos hermanos, que a su vez se encuentran como

un clado hermano de la familia Fundulidae y Cyprinodontidae, los cuales se encuentra en posición más basal (Figura 6).

La mayoría de los géneros resultaron ser resueltos y monofiléticos, mostrando muy pocas politomias. Algunos de los miembros de Goodeidae y Profundulidae presentaron valores de soporte <0.7 (*Girardinichthys turneri*, *Neotoca bilineata* y *Allotoca maculata*). Asimismo, los géneros *Empetrichthys* y *Crenichthys* mostraron ser monofiléticos, manteniendo así cierta congruencia con su área de distribución disyuntiva entre Estados Unidos, además de que dichas especies se encuentran dentro de la subfamilia Empetrichthyinae de Goodeidae. Finalmente, con relación a la familia Profundulidae, el clado basal corresponde al género *Tlaloc*, el cual se muestra completamente resuelto, contrario a *Profundulus* que se recuperó con una politomía y un valor de soporte <0.7 de probabilidad posterior en la rama de *P. kreiseri* y *P. guatemalensis*. Mientras que, la familia Cyprinodontidae presenta algunos nodos basales del género *Cyprinodon* con probabilidades posteriores <0.75 .

En contraste a ello, Fundulidae arrojó una filogenia completamente resuelta, aunque, es importante mencionar que en esta sección del árbol se presentaron los valores de soporte más bajos para algunas de las especies de *Fundulus* (*F. notti*, *F. escambie*, *F. dispar* y *F. blaire*). A pesar de ello, se reconoce la monofilia del clado el cual incluye además de *Fundulus*, a los géneros *Lucania* y *Leptolucania*, siendo este último género el que presenta mayor longitud de rama (Figura 6).

7.2.1. Estimación de tiempos de divergencia

El análisis de datación molecular bajo inferencia bayesiana sugiere que la superfamilia Funduloidea pudo haber divergido durante el Paleoceno, hace aproximadamente 61.7 Ma. Los tiempos estimados de los principales nodos que indican la divergencia de las familias se incluyen en el cuadro 2.

Dentro de la superfamilia, el árbol presenta dos clados que divergen durante el Eoceno tardío, hace 55 Ma, el primero daría origen a Fundulidae como la familia más ancestral, que pudo haber divergido durante Eoceno tardío hace ~43.6 Ma (Cuadro 2).

Cuadro 2. Tiempo de divergencia de las diferentes familias de Funduloidea determinados en BEAST v2.6.3.

Clado	Edad del nodo Ma	Height_95% HPD
Funduloidea	61.76	48.53-76.99
Fundulidae- Cyprinodontidae	55.09	45.10-72.34
Cyprinodontidae	39.96	28.54-52.27
Fundulidae	43.69	33.62-54.22
Goodeidae- Profundulidae- Cubanichthys	55.94	43.07-70.49
Goodeidae- Profundulidae-	37.76	27.81-48.44
Profundulidae	28.33	19.65-37.42
Goodeidae	21.15	15.61-27.02

Más tarde, surgiría su grupo hermano Cyprinodontidae hace ~39.9 Ma; En el segundo clado surge una posterior divergencia a partir de la separación de Profundulidae-Goodeidae, los cuales se consideran que pudieron haber divergido de su ancestro común durante el Eoceno temprano hace ~37.7 Ma. Por otro lado, se estima que el ancestro común más reciente (ACMR) de Profundulidae vivió en el Oligoceno tardío (~28.3 Ma), mientras que el origen de los Goodeidos parece haber sido más reciente durante el Mioceno tardío hace ~21.15 Ma, obteniendo así a Goodeidae como la familia más joven.

Los resultados del análisis de reconstrucción de caracteres ancestrales sugieren que la distribución del tamaño corporal a lo largo del árbol filogenético

muestra una tendencia hacia peces de tamaño pequeño y mediano (Figura 7). El ancestro común más reciente de la superfamilia probablemente fue, en promedio, un pez de tamaño mediano (~7.14 cm). Este resultado no difiere mucho de las longitudes ancestrales de las ramas de las familias (Fundulidae = 7.18 cm, Cyprinodontidae= 6.77 cm, Goodeidae= 7.03 cm y Profundulidae = 7.97 cm).

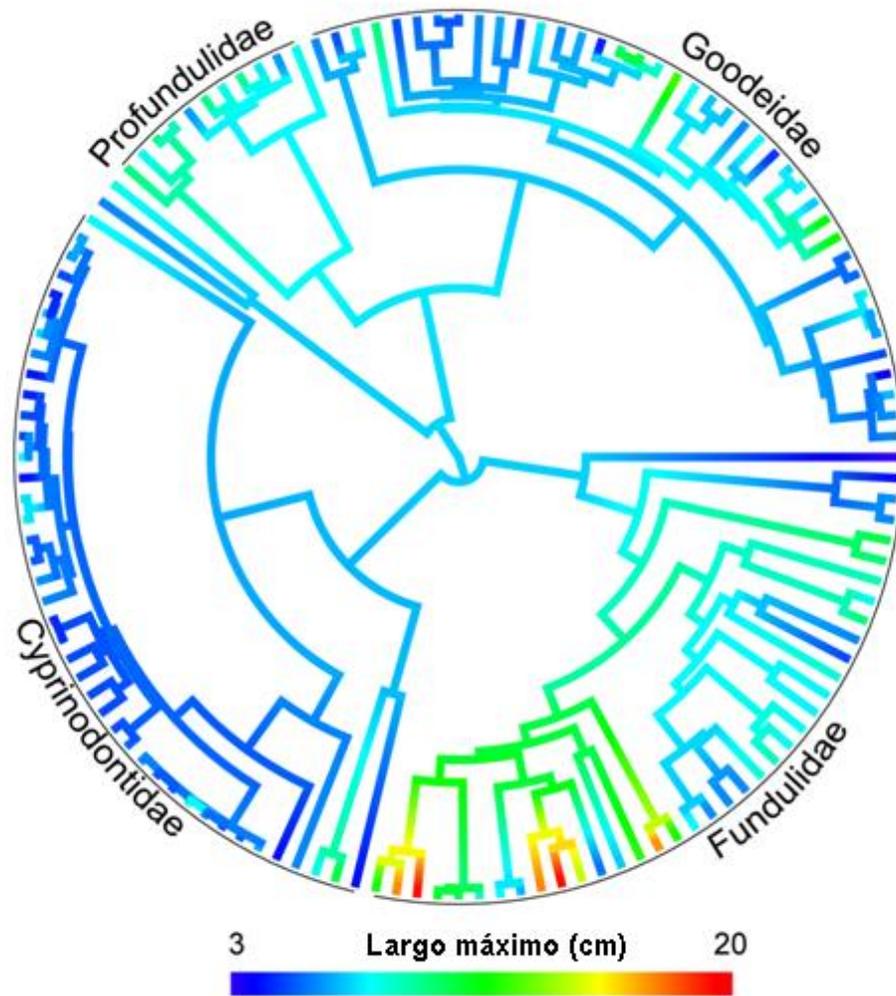


Figura 7. Estimación de caracteres ancestrales de la longitud máxima de los miembros de la superfamilia Funduloidea utilizando máxima verosimilitud; las familias se muestran con etiquetas.

A medida que nos acercamos a las terminales del árbol, la longitud ancestral tiende a aumentar en todas las familias excepto en Cyprinodontidae, que incluye en gran medida peces de tamaños más pequeños, correspondiendo a tamaños

ancestrales de 5 a 6.5 cm. Por otro lado, Fundulidae fue la familia con los miembros más grandes (Figura 7), que correspondieron a longitudes de 10 a 15 cm.

7.3. SEÑAL FILOGENÉTICA

Los resultados del PSR muestran la existencia de señal filogenética, produciendo una curva exponencial (Figura 8), que difiere de forma significativa de las expectativas en ausencia de señal filogenética ($P < .001$). La curva producida se

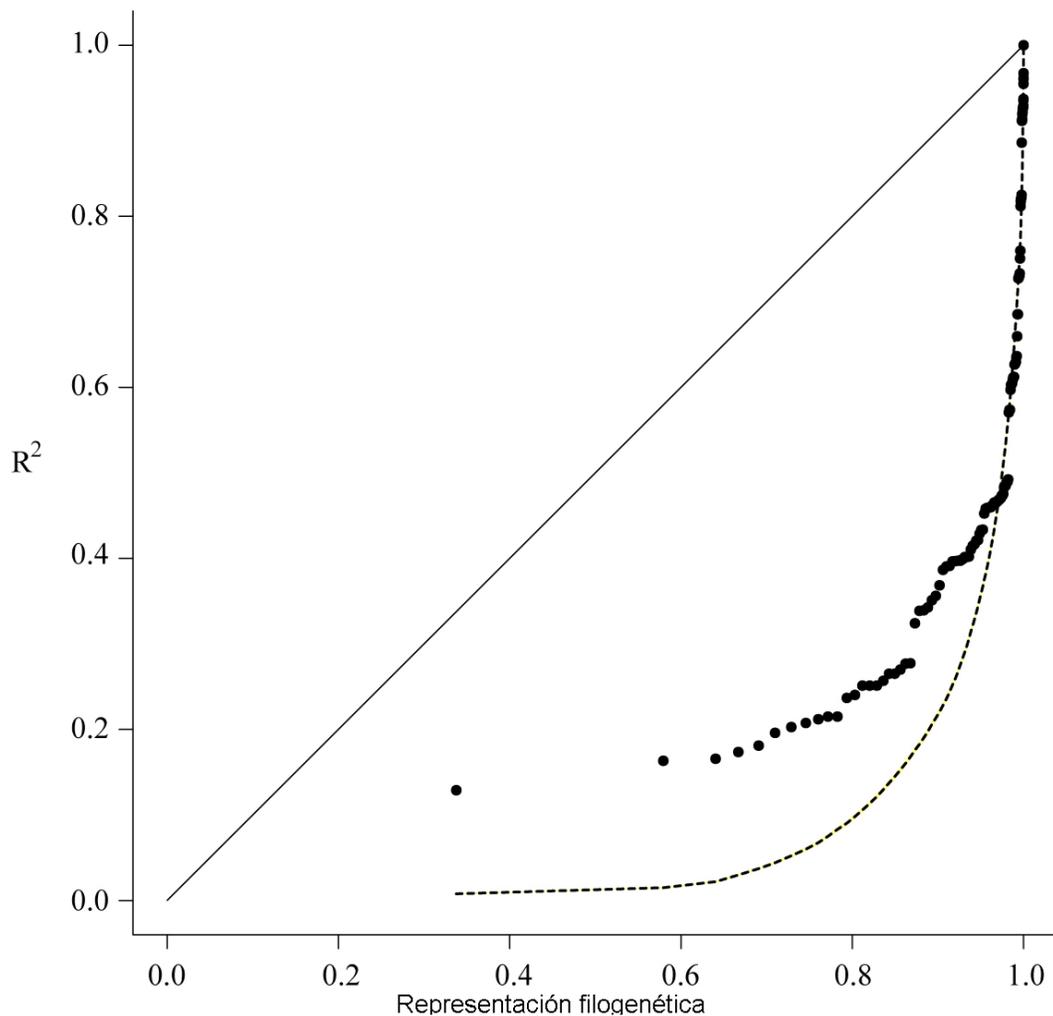


Figura 8. Representación de la señal filogenética (PSR). Puntos en negrita: Curva de longitud máxima en Funduloidea obtenida mediante modelos de regresión filogenética secuencial de vectores propios. La línea continua muestra la relación esperada entre la varianza explicada de la longitud máxima y la proporción relativa de la filogenia bajo un modelo de evolución de movimiento browniano. La línea discontinua representa la curva prevista en ausencia de señal filogenética.

desvió de la expectativa del movimiento Browniano, que se esperaba fuera una línea de 45°. En cambio, el PSR cayó entre la línea esperada bajo el movimiento Browniano y la línea producida por el modelo nulo, indicando que el tamaño corporal sigue un modelo de proceso Ornstein-Uhlenbeck. Este resultado puede interpretarse como una señal filogenética débil (Diniz-Filho *et al.*, 2012). Además, las comparaciones entre los modelos de evolución del movimiento Browniano y Ornstein-Uhlenbeck utilizando el ajuste de modelos mostró resultados similares al PSR. Los análisis AIC indicaron que la variación del tamaño corporal era consistente con un proceso Ornstein-Uhlenbeck (AIC para movimiento Browniano = 715.98, AIC para Ornstein-Uhlenbeck = 665.22).

7.4. PREDICTORES FILOGENÉTICOS DEL TAMAÑO CORPORAL

El procedimiento de Coordenadas Principales de la Estructura Filogenética generó 288 PCPS. La selección hacia adelante identificó 12 PCPS como predictores significativos de los patrones geográficos en el tamaño corporal, de los cuales PCPS1, PCPS 4 y PCPS3 fueron los predictores más importantes, con valores R^2 de 0.44, 0.24 y 0.05, respectivamente. El gráfico de dispersión de la ordenación entre PCPS1 y PCPS4 (Figura 9A) muestra la asociación entre las zonas y las familias. El PCPS1 representó el 51.13% de la estructura filogenética y describió un gradiente relacionado con las familias en Funduloidea. Los puntos correspondientes a especies de las mismas familias están cerca entre sí formando grupos, mientras que los puntos de diferentes familias no se superponen. Fundulidae, que son casi exclusivos de los EE. UU., se agruparon en la zona negativa de PCPS1, mientras que en el extremo positivo de PCPS1 encontramos las familias Profundulidae y Goodeidae completamente superpuestas en el espacio multivariado. También hubo un gradiente geográfico en PCPS1, con las regiones más al norte en el lado negativo de PCPS1 y las regiones más al sur en el lado positivo de PCPS1. Las celdas coloreadas en el mapa según PCPS1 (Figura 9b) muestran la distribución relativa de los clados de Funduloidea, representando específicamente la composición de las especies según sus familias en las comunidades. Las celdas azules correspondientes a puntuaciones

negativas se caracterizaron por la presencia de especies de Fundulidae. Las comunidades con puntuaciones negativas constituyen la península de Baja California y la mayor parte de la zona de los EE. UU. Las celdas blancas restantes, con puntuaciones cercanas a cero en la porción sureste de los EE. UU. englobaban especies tanto de Fundulidae como de Cyprinodontidae. Por último, las celdas de color rojo oscuro corresponden a comunidades que contienen principalmente especies de Cyprinodontidae, mientras que las comunidades de color rojo claro tienen especies de Profundulidae o Goodeidae.

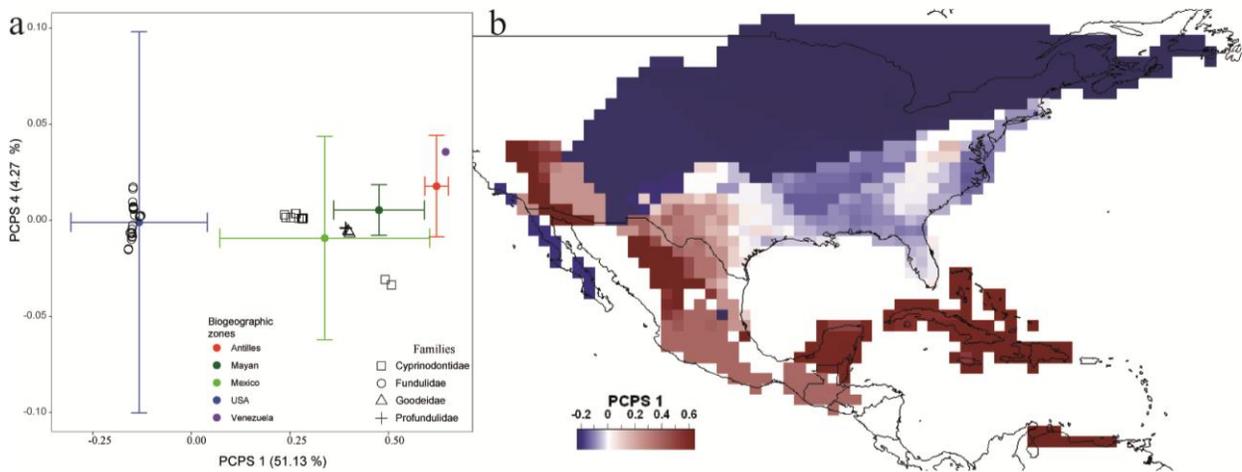


Figura 9. a) Diagrama de dispersión de las coordenadas principales de la estructura filogenética (PCPS) de los ejes principales calculados para los ensamblajes de la superfamilia Funduloidea. Los sitios están coloreados según su zona biogeográfica, y los centroides de estas zonas se muestran con líneas que representan una desviación estándar de los centroides de cada eje. Las figuras sin color corresponden a las especies clasificadas de acuerdo a su familia. La proximidad entre los puntos de las familias y de las zonas biogeográficas muestra la relación entre ellas; por ejemplo, EUA se caracteriza por tener sitios con especies pertenecientes a Fundulidae. Los ejes PCPS 1 y PCPS 4 representan conjuntamente el 55,4% de la varianza total. b) Patrón geográfico del primer eje de la estructura filogenética (PCPS 1), la barra de escala muestra la variación en el eje ortogonal, de valores negativos a positivos.

7.5. PREDICTORES AMBIENTALES

De las 19 variables bioclimáticas, el procedimiento de selección hacia adelante eligió ocho variables como factores que probablemente son responsables del patrón

espacial del tamaño corporal. Debido a la multicolinealidad, solo se retuvieron seis variables: isoterma (bio3), rango diario medio (bio2), temperatura media del trimestre más seco (bio9), precipitación del mes más húmedo (bio13), precipitación del mes más seco (bio14) y estacionalidad de precipitación (bio15). La isoterma y el rango diario medio mostraron los valores R^2 más altos con 0.48 y 0.12, respectivamente, mientras que los valores R^2 para las variables restantes fueron <0.07 .

7.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los resultados del análisis de partición de la varianza se representan en un diagrama de Venn (Figura 10), donde los cuatro conjuntos de variables (estructura filogenética, variables bioclimáticas, latitud y filtros espaciales),

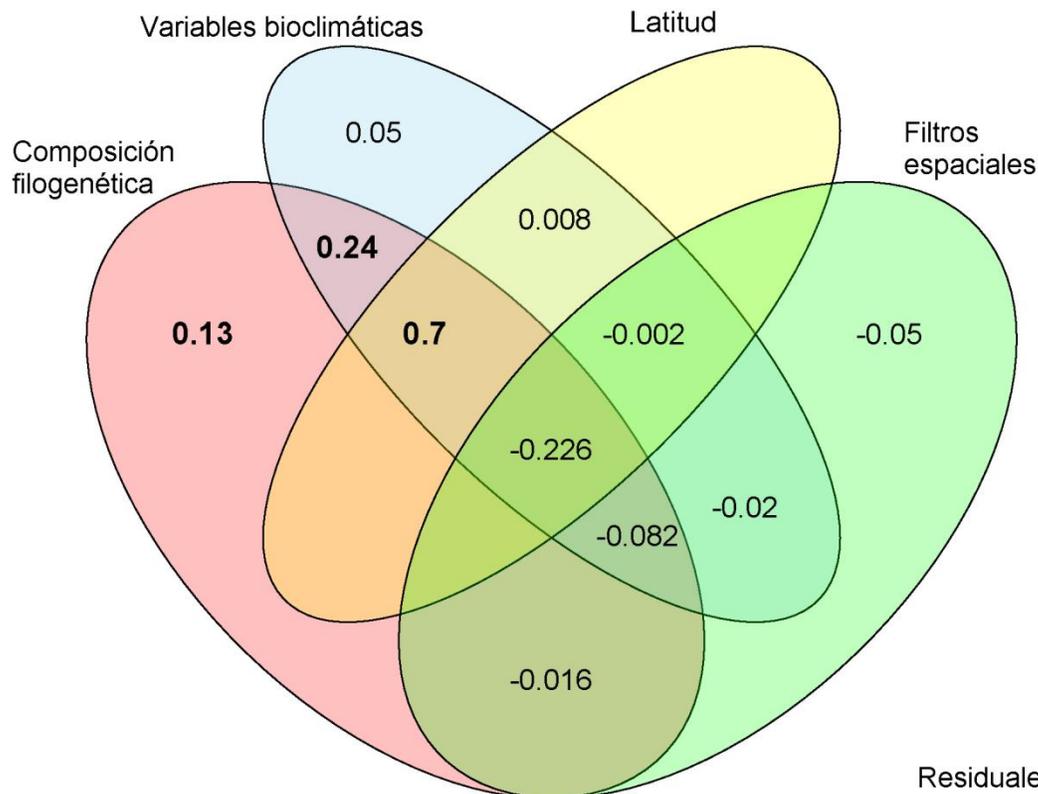


Figura 10. Resultados de la partición de la varianza de la longitud máxima de los ensamblajes de Funduloidea frente a la composición filogenética, las variables bioclimáticas, la latitud y los filtros espaciales. Cada elipse representa un conjunto de variables explicativas. Las zonas de intersección entre elipses muestran la varianza particionada explicada por la intercorrelación de las diferentes combinaciones de conjuntos o fracciones compartidas; las zonas sin intersección muestran la fracción de varianza explicada para cada conjunto de variables sin ningún componente compartido.

variables bioclimáticas, latitud y filtros espaciales) se representan como elipses que se interceptan entre sí. Los valores en las elipses corresponden al coeficiente de determinación ajustado (R^2_{adj}) y muestran el porcentaje de variación en el patrón espacial del tamaño corporal explicado por los predictores. La suma de los coeficientes de determinación ajustados y los residuos es igual a uno; los R^2_{adj} negativos deben considerarse durante las sumas, sin embargo, un valor negativo se puede interpretar como ausencia de varianza explicada en el patrón espacial del tamaño corporal (Borcard *et al.*, 1992). Cuando se considera cada conjunto de variables de manera independiente, cada uno de los conjuntos demostró ser un predictor importante del patrón de tamaño corporal. Por ejemplo, la estructura filogenética explicó el 87% de la variación, las variables bioclimáticas representaron el 70% y la latitud el 47%. Sin embargo, una vez que se evaluó la interacción de los conjuntos de variables, los resultados cambian de manera interesante.

En primer lugar, la tendencia lineal previamente detectada en el análisis de regresión simple entre la latitud y el tamaño corporal ($R^2= 0.48$), al utilizar la partición de la varianza, dio como resultado un valor extremadamente bajo de varianza explicada (0.0004). Las variables bioclimáticas también explicaron poca variación de manera independiente de otras variables, representando solo el 2% de la varianza explicada. Mientras que, la estructura filogenética representó solo el 22% de la varianza; esta característica sola explicó la mayor varianza. Al observarse los resultados combinados del procedimiento de partición de la varianza, se percató que la combinación de la estructura filogenética, las variables bioclimáticas y la latitud explicaba el 66% de la varianza en el tamaño corporal. La segunda varianza más grande fue del 34% basada en la combinación de la estructura filogenética y las variables bioclimáticas.

VIII. DISCUSIÓN

En este estudio, se investigó la historia evolutiva de los peces de la superfamilia Funduloidea y se examinó la variación en el tamaño corporal en relación con factores geográficos y ambientales. El análisis filogenético mostró que las familias Goodeidae + Profundulidae forman el clado hermano de Fundulidae + Cyprinodontidae, y que *Cubanichthys* es parafilético (Figura 6); relaciones que concuerdan fundamentalmente con las encontradas por Ghezelayagh *et al.* (2022) y Piller *et al.* (2022). Los peces funduloideos tienen tamaños corporales más pequeños en comparación con el resto de los peces de agua dulce de América del Norte (Griffiths, 2012). A pesar de la moderada variabilidad entre los miembros del grupo, se observa una distribución con asimetría positiva de los tamaños corporales en todo el grupo, como se reporta para muchos taxones (Clauset y Erwin, 2008).

El tema del conservadurismo filogenético se ha centrado en el estudio de la conservación de nichos ecológicos, describiéndolos como un rasgo continuo (Münkemüller *et al.*, 2015); por lo tanto, la teoría y los métodos utilizados para detectar el conservadurismo filogenético de los nichos son plausibles en el contexto de otros rasgos continuos de importancia biológica, como el tamaño corporal. Así, es posible definir el conservadurismo filogenético de rasgos como la tendencia de las especies filogenéticamente relacionadas a parecerse más entre sí de lo esperado bajo la deriva neutral (Losos, 2008).

La señal filogenética es la tendencia de las especies relacionadas a parecerse más entre sí que las especies seleccionadas al azar del mismo árbol (Münkemüller *et al.*, 2012). Las medidas clásicas de la señal filogenética, como K de Bloomberg y lambda de Pagel, se han utilizado en el pasado para identificar la presencia de conservación; sin embargo, esas medidas se consideran inapropiadas ya que no pueden identificar el conservadurismo resultante de un proceso de estasis evolutiva (Revell *et al.*, 2008). El método PSR, que explora patrones filogenéticos de la evolución de rasgos que pueden interpretarse en términos de señal filogenética y modelos evolutivos, parece ser más consistente en identificar el conservadurismo de

rasgos (Peixoto *et al.*, 2017). Los resultados indican la existencia de una señal filogenética en la evolución del tamaño corporal en la superfamilia Funduloidea, ya que el carácter no está distribuido al azar en todo el árbol; sin embargo, la señal filogenética es débil y en lugar de seguir un modelo de evolución del movimiento Browniano, es consistente con un proceso de Ornstein-Uhlenbeck, lo que respalda la presencia del conservadurismo del tamaño corporal y la existencia de procesos que ralentizan la evolución del tamaño corporal en el grupo.

Uno de los principales hallazgos de este estudio es la existencia de una correlación entre el tamaño corporal promedio en Funduloidea y el gradiente latitudinal, con tamaños en promedio más grandes encontrados en la parte noreste de la distribución del grupo, mientras que, peces en promedio más pequeños se encontraron en latitudes más bajas, un patrón consistente con la regla de Bergmann. Existe un debate fuerte sobre si la regla de Bergmann debe restringirse a niveles intraespecíficos o interespecíficos y aplicarse solo a animales homeotérmicos o incluir a los poiquiloterms también. Siguiendo a Meiri (2011), se debe considerar a la regla de Bergmann como un patrón en el que los atributos fisiológicos y los niveles taxonómicos específicos no son relevantes para establecer el respaldo al patrón.

La regla de Bergmann a menudo se identifica mediante la prueba de la presencia de una relación lineal positiva entre el tamaño corporal promedio de las comunidades y la latitud, y asumiendo que la temperatura media anual está estructurada espacialmente en el gradiente latitudinal (Belk y Houston, 2002; Gérard *et al.*, 2018). Sin embargo, en este estudio también se analizó cómo diferentes variables impulsan los patrones en el tamaño corporal. Los resultados de este estudio muestran que la isothermalidad (bio 3) y el rango diurno medio (bio 2) son predictores importantes del tamaño corporal en los peces funduloideos.

La isothermalidad es una medida de la heterogeneidad de la temperatura, y es una combinación de dos variables que reflejan la variación temporal en la temperatura (rango diurno y rango anual). Los valores de isoterma son más altos cerca del ecuador, donde las estaciones son menos marcadas y la fluctuación diaria de la temperatura alcanza la misma magnitud que la variación total de la temperatura

anual. La isoterma más baja se encuentra en latitudes más altas ya que estas dos variables divergen y las estaciones están bien definidas (O'Donnell e Ignizio, 2012).

Aunque bio3 y bio2 son mediciones derivadas de la temperatura, ambos reflejan la variabilidad de la temperatura en un área, en lugar de ser una medida absoluta de que tan fría o cálida puede llegar a ser el área. Los resultados de este estudio respaldan que los miembros de la superfamilia Funduloidea siguen la regla de Bergmann; siendo que la variabilidad de la temperatura parece ser más importante que la temperatura media anual en la determinación del tamaño corporal de estos peces.

Se han sugerido diferentes mecanismos sobre cómo la temperatura da forma a los patrones de variación en el tamaño corporal en los poiquiloterms (Adhikari, 2015). Un primer mecanismo, basado en comparaciones intraespecíficas, sugiere que los poiquiloterms maduran más tarde en temperaturas más frías debido a tasas metabólicas más bajas (Atkinson, 1994; Sibly y Atkinson, 1994), lo que conduce a tamaños corporales más grandes en entornos más fríos.

Un segundo mecanismo sugiere que los poiquiloterms muestran termorregulación conductual, en la que utilizan preferentemente microhábitats cálidos durante la temporada fría y que tales respuestas conductuales a la temperatura pueden permitirles aumentar su temperatura corporal, pero con el riesgo de una mayor exposición a los depredadores, lo que lleva a una presión de selección para tamaños corporales más grandes en climas que requieren dicha termorregulación conductual (Adhikari, 2015).

Por otro lado, la variación temporal en la temperatura, como la isothermalidad, la estacionalidad del clima y la temperatura mínima anual también desempeña un papel clave en la formación del tamaño corporal. La estacionalidad del clima y la temperatura mínima anual causan fluctuaciones en la disponibilidad de alimentos, y en las latitudes más altas producen estaciones más largas y severas con baja disponibilidad de alimentos, lo que puede aumentar la mortalidad invernal dependiente del tamaño (Hurst, 2007); Estas variables seleccionan en contra de las

especies pequeñas debido a su menor masa, metabolismo y capacidad de almacenamiento de energía más baja (Adhikari, 2015).

La mayoría de los estudios sobre la regla de Bergmann se han centrado en entornos terrestres, mientras que los estudios para áreas acuáticas, específicamente de agua dulce, siguen siendo escasos. Adhikari (2015) realizó el análisis más completo de la presencia de la regla de Bergmann entre los peces de agua dulce en todo el mundo en diferentes niveles tróficos. Encontró que los peces de agua dulce del hemisferio norte siguen la regla de Bergmann; entre ellos, los carnívoros de nivel medio muestran el patrón más fuerte de todos los grupos tróficos. Los miembros de la superfamilia Funduloidea exhiben diferentes dietas según su tamaño. Los peces más grandes como *Fundulus grandis* (LT=18cm) se alimentan principalmente de cangrejos, isópodos, insectos y otros invertebrados, y consumen regularmente algas bentónicas (Froese y Pauly, 2022; Rozas y LaSalle, 1990). Las especies más pequeñas como *Cyprinodon dearborni* (LT=4cm) se alimentan de cianobacterias, camarones salinos y copépodos (Kristensen, 1970).

Pocos estudios sobre la variación en el tamaño corporal geográfico a nivel de comunidad han tenido en cuenta la estructura filogenética, a pesar de la evidencia de que es un paso necesario para un estudio sólido de este patrón (Maestri *et al.*, 2016). Los resultados de este estudio ilustran que analizar diferentes variables de manera independiente entre sí, como se ha hecho tradicionalmente con la latitud mediante una regresión lineal, ofrece una visión pequeña y limitada para explicar los patrones observados. En contraste, la integración de múltiples variables para estudiar sus interacciones puede ofrecer una visión más amplia y una explicación más sólida de los patrones.

El análisis de partición de la varianza reveló cómo la tendencia entre la latitud y el tamaño corporal es el resultado de la temperatura estructurada a lo largo del gradiente latitudinal, y la temperatura no estructurada a lo largo de dicho gradiente aún es relevante para el modelo. Sin embargo, la temperatura no es el único predictor para este carácter; la distribución biogeográfica de los linajes es un fuerte predictor del tamaño corporal por comunidad y está correlacionada con la

temperatura. Además este estudio ha mostrado que el tamaño corporal es un rasgo bajo conservadurismo, con factores evolutivos que ralentizan el grado de cambio que los peces Funduloideos han experimentado como resultado de la adaptación a los entornos. Con este estudio, se contribuye a un mejor entendimiento sobre los patrones macroecológicos de la evolución del tamaño corporal de los Funduloideos, no obstante, surgen distintas preguntas a contestar para investigación futura, por ejemplo: ¿Qué está causando la correlación entre las variables bioclimáticas y la estructura filogenética y cómo ha dado forma la variación de la temperatura y el conservadurismo filogenético a los patrones que se han identificado aquí?

La especiación y la dispersión de los diferentes linajes de estos peces parecen estar actuando en la evolución del tamaño corporal y la estructura de los ensamblajes. Es posible hipotetizar que, dado que los miembros de Fundulidae se originaron en áreas más cálidas y posteriormente colonizaron y se diversificaron en ambientes más fríos, se encontraron con presiones que seleccionaban tamaños más grandes. Las familias que se originaron en latitudes más bajas y se diversificaron en la misma área no tuvieron que lidiar con este cambio de nicho, conservando su tamaño corporal ancestral debido al conservadurismo filogenético. Además, la temperatura podría estar moldeando directamente esta trayectoria, de una manera desconocida e influyendo en cómo se estructuran los ensamblajes. De cualquier manera, la investigación futura centrada en la biogeografía del grupo es necesaria para comprender más profundamente los patrones que se han identificado en este estudio.

Este estudio demuestra cómo las preguntas ecológicas como la variación del tamaño del cuerpo de un taxón en escalas continentales no se pueden generalizar a procesos resultantes de variables individuales, los resultados en el análisis de partición de la varianza demuestran como estos procesos ecológicos son probablemente el resultado de la interacción de fuerzas en diferentes escalas, extrínsecas e intrínsecas de los organismos, por lo que es importante tomar la mayor cantidad de variables en cuenta al analizar los predictores de un patrón ecológico.

IX. CONCLUSIONES

- Las especies de la superfamilia Funduloidea siguen la regla de Bergmann.
- El tamaño del cuerpo en Funduloidea presenta baja señal filogenética y conservadurismo filogenético.
- El tamaño del cuerpo es explicado de mejor manera por la combinación de las variables: estructura filogenética, latitud y las variables bioclimáticas.
- Tomar en cuenta la evolución en los estudios macroecológicos es un paso necesario para elucidar los procesos subyacentes a los patrones biológicos como el tamaño del cuerpo.

X. RECOMENDACIONES

- Explorar a nivel experimental la influencia de la temperatura en el desarrollo y el tamaño corporal de peces de la superfamilia Funduloidea.
- Es necesario expandir los taxones de peces en los que se evalúen los patrones geográficos del tamaño del cuerpo tomando en consideración aspectos evolutivos.
- Analizar la regla de Bergmann utilizando diferentes enfoques y definir criterios específicos que aprueben su validez

XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Abascal, F., Irisarri, I. y Zardoya, R. 2014. Filogenia y evolución molecular. En: Abascal, F., Aguirre, A., Andres-Leon, E., Bajic, D., Calabuig, B., Cortés-Cabrera, I., Dotu, I., Fernández, H., Santos, B., García-Jiménez, R., Irisarri, I., Jiménez-Lozano, N., J. Klett, R. Mendez, A. Morreale, A. Pascual-Garca, A. Perona, A. Sebastian, M. Stich, S. Tarazona, I. Yruela y R. Zardoya. (Eds) *Bioinformática con Ñ*. CreateSpace Pp. 231–259.
- Adams, D. C., Collyer, M. L. 2019. Phylogenetic comparative methods and the evolution of multivariate phenotypes. *Annual Review in Ecology Evoution and Systematics*. 50: 405–425. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110218-024555
- Adhikari, S. 2015. World-wide body size patterns in freshwater fish by geography, size class, trophic level, and taxonomy. Phd Dissertation. Wright State University. https://corescholar.libraries.wright.edu/etd_all/1436. Consultado el 10 de octubre de 2022.
- Ajawatanawong, P. 2016. Molecular phylogenetic: Concepts for a newcomer. *Advances in Biochemical Engineering/Biotechnology*. 160: 185-196.
- Albert, J. S. y Johnson, D. M. 2012. Diversity and evolution of body size in fishes. *Evolutionary Biology*. 39: 324-340
- Álvarez, J. y Carranza, J. 1951. Descripción de un género y especie nuevos de peces ciprinodóntidos procedentes de Chiapas (México). *Ciencia*. 11 (1-2): 40-42
- Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms?. *Advances in Ecological Research*. 25: 1-58.
- Belk, M. C. y Houston, D. D. 2002. Bergmann's rule in ectotherms: a test using freshwater fishes. *American Naturalist*. 160 (6): 803–808. Doi: 10.1086/343880
- Benson, D. A., Cavanaugh M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J. y Sayers, E. W. 2013. GenBank. *Nucleic Acids Res*. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov> Consultado el 28 de noviembre de 2021.
- Bergmann, K.G. 1847. Über die Verhältnisse der wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien*, 3: 595– 708.

- Bernardi, J. y Powers, B. 1995. Phylogenetic relationships among nine species from the genus *Fundulus* (Cyprinodontiformes, Fundulidae) inferred from sequences of the cytochrome b Gene. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. 20 (40): 469–473.
- Blackburn, T. M. y Hawkins, B. A. 2004. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. *Ecography*. 27 (6): 715-724.
- Blanchet, F. G., Legendre, P. y Borcard, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*. 89 (9): 2623-2632.
- Blomberg, S. P. y Garland, T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*. 15: 899–910.
- Blomberg, S. P., Garland Jr, T. e Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57 (4): 717-745.
- Borcard, D., Legendre, P. y Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*. 73 (3). doi: 10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x
- Borcard, D., & Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*. 153(1–2): 51–68. doi: 10.1016/S0304-3800(01)00501-4
- Borcard, D., Gillet, F. y Legendre, P. 2018. Numerical ecology with R. Segunda edición. Springer International Publishing. 440 pp. doi: 10.1007/978-3-319-71404-2.
- Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A. y Drummond, A. J. 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS computational biology*, 15 (4): 1-28.
- Brown, J. H., y Maurer, B. A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*. 243 (4895): 1145–1150. doi: 10.1126/science.243.4895.1145
- Burt, B.B. 2001. Evolutionary stasis, constraint and other terminology describing

- evolutionary patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*. 72: 509–517.
- Campbell, D. y Piller, K. 2017. Let 's jump in: A phylogenetic study of the great basin springfishes and poolfishes, *Crenichthys* and *Empetrichthys* (Cyprinodontiformes:Goodeidae). *Plos One*. 12 (10): 1–21.
- Cashner, R., Schaefer, J., Warren, M., Echelle, A., Galvez, F. y Ghedotti, M. 2020. Fundulidae: Topminnows. En: Warren L. Melvin y Burr, B. *Freshwater fishes of north america*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, United states. Pp. 549-608.
- Cavender-Bares, J., Keen, A. y Miles, B. 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*. 87 (7): S109-S122.
- Clauset, A. y Erwin, D. H. 2008. The evolution and distribution of species body size. *Science*. 321 (5887): 399–401.doi: 10.1126/SCIENCE.1157534/SUPPL_FILE/ CLAUSET_SOM.PDF
- Clemente, J.C., Ikeo, K., Valiente, G., Gojobori, T. 2009. Optimized ancestral state reconstruction using Sankoff parsimony. *BMC Bioinformatics*. 10 (51):1-10 . doi: 10.1186/1471-2105-10-51
- Contreras-Ramos, A., Cuevas-Cardona, Goyenechea, I. e Iturbe, I. 2007. La sistemática, base del conocimiento de la biodiversidad. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México.
- Costa W., J. E. 1998. Phylogeny and classification of the Cyprinodontiformes (Euteleostei: Atherinomorpha): a reappraisal. En: Malabarba, R., Reis R., Lucena, L. y Lucena C. (Editores), *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. pp. 537–560.
- Crick, F. H. C. 1958. The biological replication of macro- molecules. *Society for Experimental Biology*. 12:138–163
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R. y Posada, D. 2012. JModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9 (8): 772.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray. London. 502 pp.

- Del Moral-Flores, L., López-Segovia, E. y Hernández-Arellano, T. 2020. *Profundulus chimalapensis*, una nueva especie de pez ciprinodóntido (Cyprinodontiformes: Profundulidae) del Río Coatzacoalcos, México. *Revista de Biología Tropical*. 68 (4): 1185-1197.
- Debastiani, V. J. y Duarte L., D. S. 2014. PCPS – an R-package for exploring phylogenetic eigenvectors across metacommunities. *Frontiers of Biogeography*. 6 (3): 144-148. doi: 10.21425/F5FBG22943
- Diniz-Filho J., A. F., De SanT'Ana C., E. R., y Bini, L. M. 1998. An eigenvector method for stimating phylogenetic inertia. *Evolution*. 52 (5): 1247–1262. doi: 10.1111/J.1558-5646.1998.TB02006.X
- Diniz-Filho J., A. F., Rangel, T. F., Santos, T., y Bini, L. M. 2012. Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regressions. *Evolution*. 66 (4): 1079–1090. doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01499.x
- Diniz-Filho J., A. F., Gouveia, S. F. y Lima-Ribeiro, M. S. 2013. Evolutionary macroecology. *Frontiers of Biogeography*. 5 (3): 1–6. Doi: 10.21425/F5FBG18886
- Doadrio, I., Carmona, J., Martínez, E., y De Sostoa, A. 1999. Genetic variation and taxonomic analysis of the subgenus *Profundulus*. *Journal of Fish Biology*. 55 (4): 751–766.
- Doadrio, I., y Domínguez-Domínguez, O. 2004. Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 31 (2): 416–430.
- Domínguez-Cisneros, S., Velázquez-Velázquez, E., McMahan, C. y Matamoros, W. 2021. A new species Killifishes of the genus *Profundulus* (Atherinomorpha: Profundulidae) from the upper reachers of the Papaloapan river in the mexican state of Oaxaca. *Ichthyology y Herpetology*. 109(4): 949-957.
- Domínguez-Domínguez, O., Pedraza-lara, C., Perea, S., Pérez-rodríguez, R., Hugo, V., Pérez-ponce, G., León, D., y Brooks, D. 2010. Historical Biogeography of the Goodeinae (Cyprinodontiforms). *Viviparus Fishes II*. 33-74

- Drummond, A. J. y Stadler, T. 2016. Bayesian phylogenetic estimation of fossil ages. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*. 371 (1699): 1:14.
- Drummond, A. J. y Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC evolutionary biology*, 7 (1): 1-8.
- Duarte L., D. S. 2011. Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos*. 120 (2): 208–215. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18898.x
- Duarte L., D. S., Prieto, P. V. y Pillar, V. D. 2012. Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic structure in Brazilian *Araucaria* forests. *Ecography*. 35 (10): 952–960. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.07193.x
- Duarte L., D. S., Both, C., Debastiani, V. J., Carlucci, M. B., Gonçalves, L. O., Cappelatti, L., Seger, G. D. S., Bastazini, V. A. G., Brum, F. T., Salengue, E. V. y Bernardo-Silva, J. S. 2014. Climate effects on amphibian distributions depend on phylogenetic resolution and the biogeographical history of taxa. *Global Ecology and Biogeography*. 23(2): 213–222. doi: 10.1111/geb.12089
- Duarte L., D. S., Debastiani, V. J., Freitas, A. V. L. y Pillar, V. D. 2016. Dissecting phylogenetic fuzzy weighting: theory and application in metacommunity phylogenetics. *Methods in Ecology and Evolution*. 7 (8): 937–946. doi: 10.1111/2041-210X.12547
- DuBose, T. P., Patten, M. A., Holt, A. S. y Vaughn, C. C. 2022. Latitudinal variation in freshwater mussel potential maximum length in Eastern North America. *Freshwater Biology*. doi: 10.1111/FWB.13898.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res*. 32: 1792–1797.
- Edwards, S. V. y Naeem, S. 1993. The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *The American Naturalist*. 141 (5): 754-789.
- Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 80: 551–560
- Fick, S. E. y Hijmans, R. J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 37 (12): 4302–4315. doi: 10.1002/JOC.5086

- Fisher, J. A., Frank, K. T. y Leggett, W. C. 2010. Breaking Bergmann's rule: truncation of Northwest Atlantic marine fish body sizes. *Ecology*. 91 (9): 2499-2505
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*. 125 (1):1-15.
- Feynman, R. 1970. The Feynman lectures on physics. Addison Wesley Longman. Massachusetts, United States. 1152 pp. ISBN: 978-0-201-02115-8.
- Fox, J. y Weisberg, S. 2019. An R companion to applied regression. Sage publications. 602 pp.
- Foster, K. L., y Piller, K. R. 2018. Disentangling the drivers of diversification in an imperiled group of freshwater fishes (Cyprinodontiformes: Goodeidae). *BMC Evolutionary Biology*. 18 (1): 1–12
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. y Fong, J. D. 2021. Especies por familia / subfamilia. <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp> Consultado el 21 de mayo de 2021
- Froese, R. y Pauly, D. 2022. fishbase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Consultado el 20 de enero de 2023.
- Frost, D. R., y Arnold, K. 1994. A consideration of epistemology in systematic biology. *Cladistics* 10: 259–294
- Garland, T., E Ives, A. R. (2000). Using the past to predict the present: Confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *American Naturalist*. 155: 346–364
- Gaston, K. J., Chown, S. L. y Evans, K. L. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*. 35 (3): 483–500. doi: 10.1111/J.1365-2699.2007.01772.X
- Gaston, K. J. y Fuller, R. A. 2009. The sizes of species' geographic ranges. *Journal of Applied Ecology*. 46 (1): 1–9. doi: 10.1111/J.1365-2664.2008.01596.X
- GBIF. 2022. Global biodiversity information facility data portal. GBIF Occurrence Download. doi: 10.15468/dl.w8ezds. Consultado el 22 de diciembre de 2021.
- Gérard, M., Vanderplanck, M., Franzen, M., Kuhlmann, M., Potts, S. G., Rasmont, P., Schweiger, O. y Michez, D. 2018. Patterns of size variation in bees at a

- continental scale: does Bergmann's rule apply? *Oikos*. 127 (8): 1095–1103.
doi: 10.1111/OIK.05260
- Ghedotti, M. y Davis, M. 2013. Phylogeny, classification, and evolution of salinity tolerance of the north american Topminnows and Killifishes, family Fundulidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Fieldiana Life and Earth Sciences*. 7: 1–65.
- Ghedotti, M. y Davis, M. 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.
- Ghezelayagh, A., Harrington, R. C., Burress, E. D., Campbell, M. A., Buckner, J. C., Chakrabarty, P., Glass, J. R., McCraney, W. T., Unmack, P. J., Thacker, C. E., Alfaro, M. E., Friedman, S. T., Ludt, W. B., Cowman, P. F., Friedman, M., Price, S. A., Dornburg, A., Faircloth, B. C., Wainwright, P. C. y Near, T. J. 2022. Prolonged morphological expansion of spiny-rayed fishes following the end-Cretaceous. *Nature Ecology & Evolution*. 6 (8): 1–10. doi: 10.1038/s41559-022-01801-3
- Goolsby, E. W. 2017. Rapid maximum likelihood ancestral state reconstruction of continuous characters: a rerooting-free algorithm. *Ecology and Evolution*. 7: 2791–2797. doi: 10.1002/ece3.2837
- González-Díaz, A. A., Díaz-Pardo, E., Soria-Barreto, M., y Martínez-Ramírez, E. 2014. Diferencias osteológicas entre los subgéneros *Profundulus* y *Tlaloc* (Teleostei: Profundulidae). *International Journal of Morphology*. 32 (3): 1074–1078.
- Gosline, W. 1949. The sensory canal of the head in some cyprinodont fishes, with particular reference to the genus *Fundulus*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*. 519: 1–17.
- Grady, J., Coykendall, D., Collete, B. y Quattro, J. 2001. Taxonomic diversity, origin, and conservation status of Bermuda killifishes (*Fundulus*) based on mitochondrial cytochrome b phylogenies. *Conservation Genetics*. 2: 41–52.
- Grehan, J. R. y Ainsworth, R. 1985. Orthogenesis and evolution. *Systematic*

- zoology*. 34 (2): 174-192.
- Griffiths, D. 2012. Body size distributions in North American freshwater fish: Large-scale factors. *Global Ecology and Biogeography*. 21(3): 383–392. doi: 10.1111/J.1466-8238.2011.00680.X
- Grudzien, A. y Turner, B. 1992. Biochemical systematics of the viviparous fish family Goodeidae. *Journal of Fish Biology*. 40: 801-814
- Halfpeter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. En: Morrone, J. y Llorente, J. Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía (Eds.). Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. Pp. 87-97.
- Hartshorn, G. 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. En: Guariguata, M. y Kattan, G. Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales (Eds). Libro Universitario Regional. Estados Unidos. Pp. 59–81
- Hansen, T. F. 1997. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution*. 51 (5): 1341–1351. doi: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb01457.x
- Harmon, L. J. 2021. Phylogenetic Comparative Methods. [https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Evolutionary_Developmental_Biology/Phylogenetic_Comparative_Methods_\(Harmon\)](https://bio.libretexts.org/Bookshelves/Evolutionary_Developmental_Biology/Phylogenetic_Comparative_Methods_(Harmon)). Consultado el 10 de mayo de 2023.
- Hawkins, B. A. 2012. Eight (and a half) deadly sins of spatial analysis. *Journal of Biogeography*. 39 (1): 1–9. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02637.x
- Hubbs, C. 1924. Studies of the Fishes of the Order Cyprinodontes. Museum of Zoology. University of Michigan. Estados Unidos.
- Hubbs, C. y Turner, C. 1939. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes XVI una revisión de the Goodeidae. *Museum of zoology*. University of Michigan. Estados Unidos.
- Huelsenbeck, J. y Ronquist, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17 (8): 754–755.
- Hurst, T. P. 2007. Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of Fish Biology*. 71 (2): 315–345. doi: 10.1111/J.1095-8649.2007.01596.X

- Jacquemin, S. J. y Doll, J. C. 2015. Macroecology of North American suckers (Catostomidae): tests of Bergmann's and Rapoport's rules. *Ecology and Evolution*. 5 (18): 3895-3904.
- Jones, T., Kluge, A. y Wolf, A. 1993. When theories and methodologies clash a phylogenetic reanalysis of the north american ambystomatid salamanders caudata ambystomatidae. *Systematic Biology*. 42 (1): 92–102.
- Jones, J., Gibb, C. E., Millard, S. C., Barg, J. J., Katharine Girvan, M., Lisa Veit, M., y Robertson, R. J. 2005. Multiple selection pressures generate adherence to Bergmann's rule in a Neotropical migratory songbird. *Journal of Biogeography*. 32 (10): 1827-1833.
- Knouft, J. H. y Page, L. M. (2003). The evolution of body size in extant groups of North American freshwater fishes: speciation, size distributions, and Cope's rule. *The American Naturalist*. 161 (3): 413-421.
- Kristensen, I. 1970. Competition in three cyprinodont fish species in the Netherlands Antilles. *Studies on the fauna of Curaçao and other caribbean islands*. 32 (1): 82–101.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. y Tamura, K. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*. 35 (6): 1547–1549.
- Lavergne, S., Mouquet, N., Thuiller, W. y Ronce, O. 2010. Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. 41: 321-350.
- Lindsey, C. C. 1966. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. *Evolution*. 20 (4): 456-465.
- López-Ochoterena, E. y Serrano-Limón, G. 1991. Notas sobre la Sistemática y Filogenia de Protozoarios. *Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 1:13
- Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*. 11 (10): 995–1003. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x

- Lynn, K. 2016. Bodysize evolution and trophotaenial variation within the goodeidae. Southeastern Louisiana University Hammond. Louisiana. Estados Unidos.
- Maestri, R., Luza, A., de Barros, L. D., Hartz, S. M., Ferrari, A., de Freitas, R. O., y Duarte L., D. S. 2016. Geographical variation of body size in sigmodontine rodents depends on both environment and phylogenetic composition of communities. *Journal of Biogeography*. 43 (6): 1192–1202. doi: 10.1111/jbi.12718.
- Maddison, W. y Maddison, D. 2007. Mesquite 2. A Modular System for Evolutionary Analysis. <http://www.mesquiteproject.org>. Consultado el: 28 de noviembre de 2021.
- Martínez, M. 1997. Sistemática molecular: comparación entre diferentes métodos y sus aplicaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 60: 123–136.
- Matamoros, W., Schaefer, J. y Hernández, C. 2012. *Profundulus kreiseri*, a new species of Profundulidae (Teleostei, Cyprinodontiformes) from northwestern Honduras. *Zookeys*. 62:49–62.
- Mayr, E. 1956. Geographical Character Gradients and Climatic Adaptation. *Evolution*. 10 (1): 105. doi: 10.2307/2406103
- Meiri, S. 2011. Bergmann's Rule - what's in a name?. *Global Ecology and Biogeography*. 20 (1): 203–207. doi: 10.1111/J.1466-8238.2010.00577.X
- Miguez-Gutiérrez, Castillo, J., Márquez, J. y Goyenechea, I. 2013. Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84: 215-224.
- Miller, R. 1955. A Systematic Review of the Middle American Fishes of the Genus *Profundulus*. Museum of Zoology, University of Michigan. 92: 1-86.
- Miller, R. R. y Smith, M. L. 1986. Origin and geography of the fishes of central Mexico, En: Wiley, E. O. y Hoccut, C. (editores). The zoogeography of north american freshwater fishes. New York. Estados Unidos. p. 487–517
- Morcillo, F. 2004. El género *Profundulus* Hubbs, 1924 (Actinopterygii: Profundulidae): Sistemática, filogenia y biogeografía. Memoria presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias. Universidad Autónoma de México. México, DF.
- Morcillo, F., Ornelas-García, C., Alcaraz, L., Matamoros, W. y Doadrio, I. 2016.

- Phylogenetic relationships and evolutionary history of the Mesoamerican endemic freshwater fish family Profundulidae (Cyprinodontiformes: Actinopterygii). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 94: 242–251.
- Morrone J. y Márquez, J. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*. 28: 635-650.
- Morrone, J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis SEA. Vol. 3. México. 53 Pp
- Morrone, J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*. 48:149-162..
- Morrone, J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista mexicana de Biodiversidad*. 76 (2): 207-252.
- Morrone, J. 2013. Sistemática: métodos, fundamentos y aplicaciones. Universidad Autónoma de México. México. 505 pp.
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K. y Thuiller, W. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*. 3 (4): 743–756. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x
- Münkemüller, T., Boucher, F. C., Thuiller, W. y Lavergne, S. 2015. Phylogenetic niche conservatism – common pitfalls and ways forward. *Functional Ecology*. 29 (5): 627–639. doi: 10.1111/1365-2435.12388
- Murray, N. J. y Rodríguez, J. P. 2017. Guidelines for the application of IUCN red list of ecosystems categories and criteria, version 1.1. Gland, Suecia. 110 pp. doi: 10.2305/IUCN.CH.2016.RLE.3.en
- Nordlie, F. G. 1985. Osmotic regulation in the sheepshead minnow *Cyprinodon variegatus* Lacepede. *Journal of Fish Biology*. 26 (2): 161-170
- O'Donnell, M.S., e Ignizio, D.A. 2012. Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. U.S. Geological Survey Data Series 691. Reston, Virginia 10 pp.
- Oksanen, J., Guillaume, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P., O'Hara, R. B., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, M. H. H.,

- Szoecs, E. y Wagner, H. 2020. Vegan: community ecology package. *R Foundation for Statistical Computing*. <https://cran.r-project.org/package=vegan> Consultado el 10 de enero de 2022.
- Olalla-Tárraga, M. Á., Bini, L. M., Diniz-Filho J., A. F. y Rodríguez, M. Á. 2010. Cross-species and assemblage-based approaches to Bergmann's rule and the biogeography of body size in *Plethodon* salamanders of eastern North America. *Ecography*. 33 (2): 362–368. doi: 10.1111/j.1600-0587.2010.06244.x
- Omland, K. E. 1999. The assumptions and challenges of ancestral state reconstructions. *Systematic biology*, 48 (3): 604-611.
- Pace, N. R., Sapp, J. y Goldenfeld, N. 2012. Phylogeny and beyond: Scientific, historical, and conceptual significance of the first tree of life. *Classic Perspective*. 109 (4): 1011–1018.
- Pagel, M., Meade, A. y Barker, D. 2004. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic Biology*. 53: 673–684. doi: 10.1080/10635150490522232
- Parenti, L. 1981. A Phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiforms fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 168: 335–557.
- Parenti, L. 2005. The Phylogeny of Atherinomorphs: Evolution of a Novel Fish Reproductive System. En *Viviparous Fishes: Proceedings of the I and II International Symposia on Livebearing Fishes*, edited by Uribe, M. and Grier, Harry J. New Life Publications, FL. 13–30.
- Peixoto, F. P., Villalobos, F. y Cianciaruso, M. V. 2017. Phylogenetic conservatism of climatic niche in bats. *Global Ecology and Biogeography*. 26 (9): 1055–1065. doi: 10.1111/geb.12618
- Pennell, M. W., Eastman, J. M., Slater, G. J., Brown, J. W., Uyeda, J. C., FitzJohn, R. G., Alfaro, M. E. y Harmon, L. J. 2014. geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*. 30: 2216–2218.
- Peres-Neto, P. R. y Legendre, P. 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography*. 19

- (2): 174–184. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00506.x
- Pillar, V. D., y Duarte L., D. S. 2010. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*. 13 (5): 587–596. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01456.x
- Piller, K., Devin, B, John, L. y Mercado-silva, N. 2020. Systematics and taxonomy of *Chapalichthys* (Cyprinodontiformes: Goodeidae), a small genus of live-bearers from central Mexico. *Copeia*. 4: 1004–11
- Piller, K., Parker, E., Lemmon, A. y Lemmon, E. 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: 1-15 doi: 10.1016/j.ympev.2022.107482
- Queiroz, A. D., Ashton, K. G. (2004). The phylogeny of a species-level tendency: species heritability and possible deep origins of Bergmann's rule in tetrapods. *Evolution*, 58(8), 1674-1684.
- R Core Team. 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. En: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/> Consultado el 10 de junio de 2021.
- Rangel, T. F., Diniz-Filho J., A. F. y Bini, L. M. 2010. SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*. 33 (1): 46–50. doi: 10.1111/J.1600-0587.2009.06299.X
- Rambaut, A. 2010. FigTree v1.3.1. Tree figure drawing tool. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>. Consultado el: 28 de noviembre de 2021.
- Ray, C. 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of morphology*. 106 (1): 85-108.
- Rensch, B. 1938. Some problems of geographical variation and species-formation. *Proceedings of the Linnean Society of London*. 150 (4): 275–285. doi:10.1111/j.1095-8312.1938.tb00182k.x
- Revell, L. J., Harmon, L. J. y Collar, D. C. 2008. Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate. *Systematic Biology*. 57 (4): 591–601. doi: 10.1080/10635150802302427

- Revell, L. J. 2013. Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies. *Methods in Ecology and Evolution*. 4 (8): 754–759. doi: 10.1111/2041-210X.12066
- Revell, L.J. y Harmon, L.J. 2022. *Phylogenetic Comparative Methods in R*. Princeton University Press. New jersey, Unites States. 440 pp.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*. 235 (4785): 167-171.
- Ridley, M. 1983. *The Explanation of Organic Diversity: the Comparative Method and Adaptations for Mating*. Oxford University Press, Oxford. 272 pp.
- Rollinson, N. y Rowe, L. 2018. Temperature-dependent oxygen limitation and the rise of Bergmann's rule in species with aquatic respiration. *Evolution*. 72 (4): 977-988.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. P. 2003. MRBAYES 3: bayesian phylogenetic inference under fixed models. *Bioinformatics*. 19: 1572–1574.
- Rozas, L. P. y LaSalle, M. W. 1990. A comparison of the diets of Gulf killifish, *Fundulus grandis* Baird and Girard, entering and leaving a Mississippi brackish marsh. *Estuaries*. 13 (3): 332–336. doi: 10.2307/1351924
- Royer-Carenzi, M. y Didier, G. 2016. A comparison of ancestral state reconstruction methods for quantitative characters. *Journal of Theoretical Biology*. 404: 126–142. doi: 10.1016/j.jtbi.2016.05.029
- Rypel, A. L. 2014. The cold-water connection: Bergmann's rule in North American freshwater fishes. *The American Naturalist*. 183 (1): 147-156.
- Salewski, V. y Watt, C. 2017. Bergmann's rule: a biophysiological rule examined in birds. *Oikos*. 126 (2). doi: 10.1111/OIK.03698
- Santos, T., Diniz-Filho J., A. F., Rangel, T. F. y Bini, L. M. 2013. PVR: Computes phylogenetic eigenvectors regression (PVR) and phylogenetic signal-representation curve (PSR) (with null and Brownian expectations). R package version 0.3. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org> Consultado el 10 de Febrero de 2022)
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A. y Ludwig, D. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptative radiation. *Evolution*. 51 (6): 1699–1711. doi: 10.1111/J.1558-

5646.1997.TB05095.X

- Schneider, C. A., Rasband, W. S. y Eliceiri, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*. 9 (7): 671–675. doi: 10.1038/nmeth.2089
- Seikai, T., Tanangonan, J.B. y Tanaka M. 1986. Temperature influence on larval growth and metamorphosis of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in the laboratory. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisher*. 52 (6): 977-982.
- Sibly, R. M. y Atkinson, D. 1994. How rearing temperature affects optimal adult size in ectotherms. *Functional Ecology*. 8 (4): 486. doi: 10.2307/2390073
- Siepielski, A. M., Morrissey, M. B., Carlson, S. M., Francis, C. D., Kingsolver, J. G., Whitney, K. D. y Kruuk, L. E. 2019. No evidence that warmer temperatures are associated with selection for smaller body sizes. *Proceedings of the Royal Society B*. 286 (1907): 1-10.
- Stearn, W. T. 1959. The background of Linnaeus's contributions to the nomenclature and methods of systematic biology. *Systematic Biology*. 8 (1): 4–22.
- Thuiller, W., Lavergne, S., Roquet, C., Boulangeat, I., Lafourcade, B. y Araujo, M. B. 2011. Consequences of climate change on the tree of life in Europe. *Nature*. 470 (7335): 531-534.
- Van Voorhies, W. A. 1996. Bergmann size clines: a simple explanation for their occurrence in ectotherms. *Evolution*. 50 (3): 1259-1264.
- Villalobos, F., Pinto-Ledezma, J. N. y Diniz-Filho J., A. F. 2020. evolutionary macroecology and the geographical patterns of neotropical diversification. En: Rull, V. y Carnaval A. (Editores). Neotropical diversification: patterns and processes. Springer Cham. pp. 85–101. doi: 10.1007/978-3-030-31167-4_5
- Vivó, J. 1943. Los Límites Biogeográficos en América y la Zona Cultural Mesoamericana. *Revista Geográfica*. 7 (9): 109–131.
- Watt, C., Mitchell, S. y Salewski, V. 2010. Bergmann's rule; A concept cluster?. *Oikos*. 119 (1): 89–100. doi: 10.1111/J.1600-0706.2009.17959.X
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A. y Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*. 33 (1):

475-505.

- Webb, S., Graves, J., Macias-Garcia, C., Magurran, A., Foighil, D. y Ritchie, M. 2004. Molecular Phylogeny of the Livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 30 (3): 527–44.
- Webb, S. y Rush, R. 1998. *Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca drainage of México and rediagnosis the genere. *Occasional Papers of the Museum of Zoology the University of Michigan*. 725: 1-24.
- Webb, S. 2020. Goodeidae: Goodeids. En: Warren L. y Burr, B. 2020. Freshwater fishes of north america (Editores). Johns Hopkins University Press, Baltimore, United States. Pp. 508-548.
- Wiley, E. 1986. A Study of the Evolutionary Relationships of *Fundulus* Topminnows (Teleostei: Fundulidae). *American Society of Zoologists*. 26: 121–130.
- Yang, Z., y Rannala, B. 2012. Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Reviews Genetics*. 13: 303–314
- Zuckerkandl, E. y Pauling, E. 1965. Molecules as documents of evolutionary history., *Journal of Theoretical Biology*. 8 (2): 357–366.

XII. ANEXOS

ANEXO 1.

Tabla 1. Códigos de acceso de GenBank para la superfamilia Funduloidea y su grupo externo						
Familia	Especie	Marcador genético				
		RAG1	glyt	ND2	cytb	CO1
Fundulidae	<i>Fundulus bifax</i>	-	-	-	KC204759	-
Fundulidae	<i>Fundulus blairae</i>	GQ119862	GQ119776	-	GQ119687	JN026619
Fundulidae	<i>Fundulus catenatus</i>	GQ119865	GQ119780	-	GQ119691	JN026621
Fundulidae	<i>Fundulus chrysotus</i>	GQ119867	GQ119782	-	GQ119693	HQ579039
Fundulidae	<i>Fundulus cingulatus</i>	KJ697282	GQ119788	KJ697212	GQ119699	HQ557444
Fundulidae	<i>Fundulus confluentus</i>	GQ119873	GQ119789	-	GQ119700	JQ842472
Fundulidae	<i>Fundulus diaphanus</i>	GQ119875	GQ119791	FJ445395	GQ119702	EU524058
Fundulidae	<i>Fundulus dispar</i>	GQ119881	GQ119797	-	GQ119708	HQ557217
Fundulidae	<i>Fundulus escambiae</i>	GQ119883	GQ119799	-	GQ119710	HQ557447
Fundulidae	<i>Fundulus euryzonus</i>		GQ119801		GQ119712	JN026649
Fundulidae	<i>Fundulus grandis</i>	GQ119886	GQ119804	FJ445397	GQ119715	HQ557162
Fundulidae	<i>Fundulus grandissimus</i>	-	-	-	-	HQ564611
Fundulidae	<i>Fundulus heteroclitus</i>	GQ119889	GQ119807	JF895753	GQ119718	EU524630
Fundulidae	<i>Fundulus jenkinsi</i>	-	GQ119809	-	GQ119720	HQ557160
Fundulidae	<i>Fundulus julisia</i>	GQ119891	GQ119811	-	GQ119722	-
Fundulidae	<i>Fundulus kansae</i>	GQ119893	GQ119813	-	GQ119724	JN026653
Fundulidae	<i>Fundulus lima</i>	GQ119898	GQ119818	-	GQ119730	HQ579118
Fundulidae	<i>Fundulus lineolatus</i>	GQ119896	GQ119816	-	GQ119728	JN026657
Fundulidae	<i>Fundulus luciae</i>	GQ119900	GQ119820	-	GQ119732	MT456118
Fundulidae	<i>Fundulus majalis</i>	GQ119903	GQ119823	-	GQ119735	MT900612
Fundulidae	<i>Fundulus notatus</i>	GQ119906	GQ119826	NC_028293	GQ119738	EU524064
Fundulidae	<i>Fundulus nottii</i>	GQ119905	GQ119825	-	GQ119737	-

Fundulidae	<i>Fundulus olivaceus</i>	GQ11991 1	GQ11983 1	AP006776	GQ11974 3	JN026673
Fundulidae	<i>Fundulus parvipinnis</i>	GQ11991 5	GQ11983 5	-	GQ11974 7	GU44032 4
Fundulidae	<i>Fundulus pulvereus</i>	GQ11991 6	GQ11983 6	-	GQ11974 8	-
Fundulidae	<i>Fundulus rathbuni</i>	GQ11991 8	GQ11983 8	-	GQ11975 0	-
Fundulidae	<i>Fundulus rubrifrons</i>	GQ11992 0	GQ11984 2	-	GQ11975 4	HQ93701 7
Fundulidae	<i>Fundulus sciadicus</i>	GQ11992 2	GQ11984 4	-	GQ11975 6	JN026679
Fundulidae	<i>Fundulus seminolis</i>	GQ11992 6	GQ11984 8	-	GQ11976 1	-
Fundulidae	<i>Fundulus similis</i>	GQ11992 3	GQ11984 5	-	GQ11975 7	HQ55715 8
Fundulidae	<i>Fundulus stellifer</i>	GQ11992 8	GQ11985 0	-	GQ11976 3	JN026687
Fundulidae	<i>Fundulus waccamensis</i>	-	-	-	-	JN026688
Fundulidae	<i>Fundulus xenicus</i>	GQ11985 8	GQ11977 1	-	GQ11968 0	JN024716
Fundulidae	<i>Fundulus zebrinus</i>	GQ11993 0	GQ11985 2	-	GQ11976 5	JN026695
Fundulidae	<i>Leptolucania ommata</i>	KY92710 0	KY92707 2	-	-	HQ55745 7
Fundulidae	<i>Lucania goodei</i>	GQ11993 3	GQ11985 5	KJ697222	GQ11976 8	HQ55744 9
Fundulidae	<i>Lucania interioris</i>	-	-	-	KF99997 0	-
Fundulidae	<i>Lucania parva</i>	GQ11993 4	GQ11985 6	-	GQ11976 9	HQ57904 6
Goodeidae	<i>Allodontichthys hubbsi</i>	KY20462 4	-	-	AF51083 5	AY356553
Goodeidae	<i>Allodontichthys polylepis</i>	-	-	-	AF51083 9	AY356555
Goodeidae	<i>Allodontichthys tamazulae</i>	KY20462 7	-	-	AF51083 7	AY356556
Goodeidae	<i>Allodontichthys zonistius</i>	-	-	-	AF51084 0	AY356558
Goodeidae	<i>Allophorus robustus</i>	-	-	-	AF51080 9	AY356561
Goodeidae	<i>Allotoca catarinae</i>	-	-	-	AF51079 4	AY356562
Goodeidae	<i>Allotoca diazi</i>	-	-	-	AF51079 0	AY356554
Goodeidae	<i>Allotoca dugesii</i>	-	-	-	AF51080 1	AY356557
Goodeidae	<i>Allotoca goslinei</i>	-	-	-	AF51080 0	AY356559
Goodeidae	<i>Allotoca maculata</i>	-	-	-	-	AY356560
Goodeidae	<i>Allotoca meeki</i>	-	-	-	AF51079 1	-
Goodeidae	<i>Allotoca regalis</i>	-	-	-	MK52281 1	AY356563

Goodeidae	<i>Allotoca zacapuensis</i>	-	-	-	AF510789	-
Goodeidae	<i>Ameca splendens</i>	-	-	-	AF510818	AY356564
Goodeidae	<i>Ataeniobius toweri</i>	-	KJ696986	KJ697203	AF510779	AY356566
Goodeidae	<i>Chapalichthys encaustus</i>	-	-	-	AF510814	AY356570
Goodeidae	<i>Chapalichthys pardalis</i>	-	KJ696990	KJ697204	MK522822	AY356567
Goodeidae	<i>Characodon audax</i>	-	-	-	AF510823	AY356568
Goodeidae	<i>Characodon lateralis</i>	KY927098	KY927070	-	AF510820	AY356569
Goodeidae	<i>Crenichthys baileyi</i>	FJ185089	-	KY014104	AF510819	AY356571
Goodeidae	<i>Crenichthys nevadae</i>	KJ697278	KJ696992	KJ697205	MF578426	-
Goodeidae	<i>Empetrichthys latos</i>	-	-	-	MF578454	AY356573
Goodeidae	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	-	-	-	AF510784	AY356576
Goodeidae	<i>Girardinichthys turneri</i>	-	-	-	AF510841	AY356578
Goodeidae	<i>Girardinichthys viviparus</i>	KJ697286	KJ697004	KJ697216	AF510788	AY356575
Goodeidae	<i>Goodea atripinnis</i>	-	-	-	AF510774	AY356577
Goodeidae	<i>Ilyodon cortesae</i>	KY204619	-	-	KF638480	KY118890
Goodeidae	<i>Ilyodon furcidens</i>	KJ697288	KJ697008	KJ697218	AF510831	AY356579
Goodeidae	<i>Ilyodon whitei</i>	KY204623	-	-	AF510831	AY356580
Goodeidae	<i>Neotoca bilineata</i>	-	-	KJ878752	AF510748	AY356583
Goodeidae	<i>Skiffia francesae</i>	-	-	-	AF510845	AY356582
Goodeidae	<i>Skiffia lermae</i>	-	-	-	AF510780	AY356584
Goodeidae	<i>Skiffia multipunctata</i>	KJ697345	KJ697078	-	AF510843	AY356585
Goodeidae	<i>Xenophorus captivus</i>	KJ697346	KJ697082	KJ697247	AF510758	AY356586
Goodeidae	<i>Xenotaenia resolanae</i>	-	-	-	AF510825	AY356590
Goodeidae	<i>Xenotoca doadrioi</i>	-	-	-	MK522835	-
Goodeidae	<i>Xenotoca eiseni</i>	KJ697348	KJ697084	AP006777	AF510764	AY356587
Goodeidae	<i>Xenotoca melanosoma</i>	-	-	-	AF510760	AY356588
Goodeidae	<i>Xenotoca variata</i>	-	-	-	AF510803	AY356589

Goodeidae	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	KJ69734 9	KJ69708 5	KJ697265	AF51075 1	AY356592
Goodeidae	<i>Zoogoneticus tequila</i>	-	-	-	AF51075 7	AY356591
Profundulidae	<i>Profundulus kreiseri</i>		GQ11977 0	MH11409 0	MH14435 9	168_COI
Profundulidae	<i>Profundulus adani</i>	-	-	-	-	2845
Profundulidae	<i>Profundulus balsanus</i>				KX61158 6	KX611579
Profundulidae	<i>Profundulus guatemalensis</i>	GQ11985 7	-	KJ878766	AY15556 8	2703
Profundulidae	<i>Profundulus mixtlanensis</i>	-	-	MH11408 7	MH14435 7	MH11409 6
Profundulidae	<i>Profundulus oaxacae</i>	-	-	-	JQ25493 3	KX611584
Profundulidae	<i>Profundulus parentiae</i>	-	-	MH11408 6	MH14435 1	MH11409 1
Profundulidae	<i>Profundulus punctatus</i>	-	-	KJ878768	AY15556 6	KX611585
Profundulidae	<i>Tlaloac candalarius</i>	-	-	-	JQ25493 1	KX632152
Profundulidae	<i>Tlaloac hildebrandi</i>	-	-	KJ878778	JQ25493 2	KX632151
Profundulidae	<i>Tlaloac labialis</i>	-	KJ69707 4	KJ878785	AY15556 7	AY356596
Profundulidae	<i>Tlaloac portillorum</i>	-	-	KJ878788	JQ25493 0	2750_COI
Cyprinodontidae	<i>Cualac tessellatus</i>	-	-	AY902109	AY90205 1	-
Cyprinodontidae	<i>Cubanichthys cubensis</i>	-	KJ69699 3	KJ697206	KJ696795	FN545582
Cyprinodontidae	<i>Cubanichthys pengelleyi</i>	-	KJ69699 4	KJ697207	KJ69679 6	AY356593
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon albivelis</i>	-	-	AY902164	AY90210 6	-
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon alvarezii</i>		-	AY902139	AY90208 1	
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon artifrons</i>	-	-	AY902111	AY90205 4	EU751787
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon atrorus</i>	EU08636 7	-	AY902157	AY90209 9	HQ57323 3
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon beltrani</i>	-	-	-	-	GU80689 4
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon bifasciatus</i>	EU08636 8	-	AY902156	AY90209 8	-
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon bobmilleri</i>	-	-	-	-	HQ57331 6
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon bondi</i>			DQ21810 3	AY90206 6	-
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon bovinus</i>	-	-	AY902133	AY90207 5	-
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon dearborni</i>	GQ18099 4	-	GQ18101 8	AY90206 4	-
Cyprinodontidae	<i>Cyprinodon diabolis</i>	-	-	AF028309	-	-

ae						
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon elegans</i>	-	-	AY902135	AY90207 7	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon esconditus</i>	-	-	-	-	HQ56461 9
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon eximius</i>	-	-	AY902145	AY90208 7	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon fontinalis</i>	-	-	AY902160	AY90210 2	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon higuey</i>	-	-	DQ21812 2	-	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon julimes</i>	-	-		KF53733 8	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon labiosus</i>	-	-	-	-	HQ56460 0
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon macrolepis</i>	-	-	AY902140	AY90208 2	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon macularius</i>	-	-	AY902161	AY90210 3	LC154812
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon maya</i>	-	-	-	-	HQ56462 3
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon meeki</i>	-	-	AY902153	AY90209 5	
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon nazas</i>	-	-	AY902151	AY90209 3	GU80697 0
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon nevadensis</i>	-	-	AF028307	-	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon nichollsi</i>	-	-	DQ21811 8	-	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon pecosensis</i>			AY902131	AY90207 2	
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon pisteri</i>	-	-	AY902163	AY90210 5	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon radiosus</i>	-	-	AY902165	-	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon rubrofluviatilis</i>	-	-	AY902127	-	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon salinus</i>	-	-	AF028300	-	-
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon simus</i>	-	-	-	-	HQ57582 1
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon suavium</i>	-	-	-	-	HQ56461 5
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon tularosa</i>	-	-	AY902123	AY90206 5	
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon variegatus</i>	-	-	JN651689	KJ696797	MT456225
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon verecundus</i>	-	-	-	-	HQ56462 0
Cyprinodontid ae	<i>Cyprinodon veronicae</i>	-	-	AY902137	AY90207 9	-
Cyprinodontid ae	<i>Floridichthys carpio</i>	-	-	AF449345	KJ69679 9	JQ842470
Cyprinodontid	<i>Floridichthys polyommus</i>	-	-	-	-	GU67271

ae						3
Cyprinodontid ae	<i>Jordanella floridae</i>	KJ84468 3	KJ84463 5	KJ697221	-	HQ93703 4
Cyprinodontid ae	<i>Megupsilon aporus</i>	-	-	AY902110	AY90205 2	-
Atherinidae	<i>Atherinomorus stipes</i>	JQ28206 8	-	MF92456 5	JQ28202 3	HM37987 0
Atheripsidae	<i>Atherinella alvarezi</i>	KC66942 4	-	KC736417	KC73637 4	MT888377
Belonidae	<i>Petalichthy copensis</i>	KY19865 9	-	-	AY69350 6	JF494139
Hemiramphida e	<i>Hemiramphus balao</i>	KY19872 6	-	-	KY19853 2	HQ99193 4