

00377

44



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO *Herichthys*  
Baird y Girard, 1854 (Teleostei: Cichlidae)

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

XAVIER GILBERTO VALENCIA DÍAZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. SHELTON PLEASANTS APPLIGATE

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

México, D.F.

MAYO 2003

A



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**PAGINACION**

**DISCONTINUA**



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de marzo de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno(a) Valencia Díaz Xavier Gilberto, con número de cuenta 91117768, y número de expediente 0, con la tesis titulada: "Análisis filogenético del género *Herichthys* Baird y Girard, 1854 (Teleostei: Cichlidae).", bajo la dirección de la Dr. Shelton Pleasants Applegate.

Presidente:	Dr. Shelton Pleasants Applegate
Vocal:	Dr. Gerardo Pérez Ponce de León
Secretario:	Dr. Juan José Morrone Lupi
Suplente:	Dr. Constantino de Jesús Macías García
Suplente:	Dr. Atilano Contreras Ramos

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de mayo de 2003

  
Dra. Tila María Pérez Ortiz  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

6

Durante el desarrollo de la presente investigación se contó con el apoyo de la beca-crédito de manutención con número de registro 158277 otorgada por el CONACYT.

**Miembros del comité tutorial:**

Dr. Applegate Shelton Pleasants

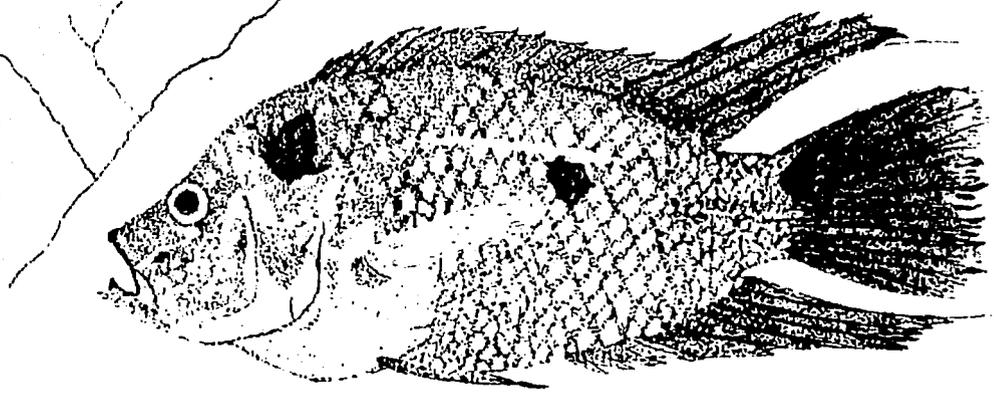
Dr. Juan José Morrone Lupi

Dr. Constantino de Jesús Macias Ordóñez

C

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

C. *H. muriei* *H. angulatum* *H. cornuta* *H. labridens*



Xavier  
2003

D

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	
REVISIÓN HISTÓRICA DEL GÉNERO <i>Cichlasoma</i>	4
REVISIÓN HISTÓRICA DEL SUBGÉNERO <i>Herichthys</i>	6
OBJETIVOS	8
MÉTODOS	9
RESULTADOS	
MERÍSTICA	12
DESCRIPCIÓN DE CARACTERES	18
FILOGENIA DEL SUBGÉNERO	35
DISCUSIÓN	39
CONCLUSIONES	44
LITERATURA CITADA	45
APÉNDICE	49

## RESUMEN

Se realizó un análisis cladístico empleando 32 caracteres morfológicos, para determinar si existe evidencia de monofilia en las seis especies consideradas el subgénero de peces dulceacuícolas *Herichthys* (*Cichlasoma*: Labroidei). Los caracteres se obtuvieron principalmente de la osteología del cráneo, cintura pélvica y complejo hipural con la técnica de transparentación y tinción de cartílago y hueso. Del análisis resultaron tres cladogramas igualmente parsimoniosos. Los análisis se efectuaron con el algoritmo de búsqueda exhaustiva ie\* del programa Hennig 86. Las formas del proceso dorsal del urohial, del interhial, del proceso alveolar y del lóbulo anteroventral de la premaxila resultaron ser caracteres sinapomórficos para las especies del grupo interno. Esto indica la posibilidad de considerar *H. carpinte*, *H. cyanoguttatum*, *H. labridens* y *H. minckleyi* como un grupo monofilético pues *Thorichthys meeki*, *Petenia splendida*, y *Archocentrus octofasciatus* se ubican como grupos hermanos de *Herichthys*. Las especies "*Cichlasoma*" *bocourti* y "*C.*" *pearsei*, consideradas históricamente como integrantes de *Herichthys*, se ubicaron fuera del grupo interno, ya que la forma de la dentición de la mandíbula superior e inferior resultó ser un carácter homoplásico.

## INTRODUCCIÓN

Uno de los componentes ícticos más diversos en ambientes dulceacuícolas son los representantes de la familia Cichlidae, la cual pertenece al orden Perciformes. Las estimaciones del número de especies oscilan entre 1300 (Nelson, 1994) a 1800 especies (Bussing, 1998). Son peces secundarios que se caracterizan por una fosa nasal a cada lado, la ausencia de dientes en los palatinos, la unión sutural de los faríngeos inferiores, el número reducido de radios branquiostegos, la línea lateral interrumpida en dos secciones y las aletas dorsal y anal compuestas por espinas y radios que varían de acuerdo al género y la especie (aunque no siempre es un carácter constante en todos los grupos). Son conocidos por su capacidad de explotar una amplia diversidad de ambientes, característica derivada de la especiación explosiva (Sturmbauer, 1998) como la que ocurre en los grandes lagos de África, que lleva consigo eventos de convergencia evolutiva (Sültmann y Mayer, 1997).

La distribución de la familia (Fig. 1) corresponde al tipo gondwánico (Stiassny, 1991), que incluye África, donde han alcanzado una importante diversificación, el sur de la India y Ceilán. En el Continente Americano está limitada al norte por la cuenca del río Bravo, EE.UU. y al sur por el río Negro en la Patagonia, Argentina (Kullander, 1998).

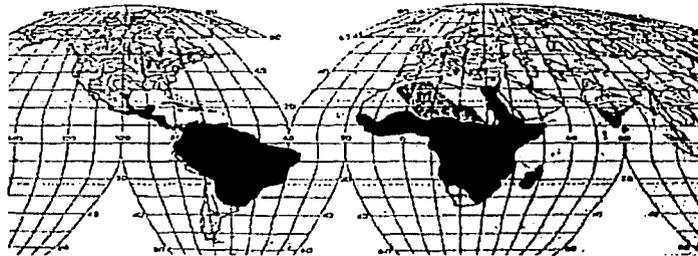


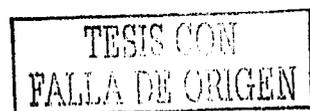
Fig. 1. Mapa de distribución de la familia Cichlidae, los límites al norte y sur de América coinciden con el género "*Cichlasoma*".

El género "*Cichlasoma*" (Swainson, 1839) tiene una historia taxonómica conflictiva. El estudio que realizó Kullander (1983) restringió el género a 12

especies de distribución sudamericana relacionadas, con la especie *C. bimaculatum* (Linnaeus, 1758) con base en el patrón de escamas predorsales una a tres, la inserción del ligamento de Baudelot en el miodomo y cuatro aberturas en el canal dental lateral. Las demás especies pertenecientes hasta ese momento al género "*Cichlasoma*" *sensu lato*<sup>1</sup> quedaron sin una ubicación taxonómica. Se han realizado varios intentos de clasificar estas especies, tomando como base las cinco secciones propuestas por Regan (1906-1908) y otros autores y otorgarles la categoría de género. Sin embargo, solo *Thorichthys* (Meek, 1904), *Archocentrus* (Gill, 1877), *Herichthys* (Baird & Girard 1854) y *Astatheros* han demostrado ser monofiléticos (Miller y Nelson, 1961; Miller, 1996; Bussing, 1998; Miller y Norris, 2000), queda entonces pendiente la revisión de todas las secciones y géneros afines a *Cichlasoma sensu stricto*.

*Herichthys* (Baird & Girard, 1854) fue descrito inicialmente como género, caracterizado principalmente por poseer cuerpo comprimido; la región frontal convexa; dientes pequeños, subcónicos y simples; la fila anterior conspicua; el labio inferior entero y cinco radios branquiostegos. Regan (1905) incluyó en *Herichthys* las especies "*C. bocourti* (Vaillant y Pellegrin, 1902) (endémica del lago Izabal en la parte occidental de Guatemala), "*C. cyanoguttatum* (Baird y Girard, 1854) (especie que tiene la distribución más al norte de toda la familia en Texas, EE.UU) y "*C. carpinte* (Jordan y Snyder, 1899) (de la Laguna del Carpintero, en la parte alta de la cuenca del río Pánuco). En la actualidad estas especies además de "*C. pearsei* (Hubbs, 1936) (de la cuenca del río Usumacinta) y "*C. labridens* (Pellegrin, 1903) (de la cuenca del río Pánuco), son consideradas un subgénero o sección de "*Cichlasoma*", por lo que en el presente estudio se realizó un análisis filogenético con 32 caracteres morfológicos, con el objetivo de conocer si el subgénero *Herichthys* es monofilético y con estos resultados proveer evidencia que resulte en una clasificación más coherente con la historia evolutiva de ex *Cichlasoma*. Como grupos externos se incluyeron especies de los géneros *Torichthys*, *Archocentrus* y *Petenia*.

<sup>1</sup> En sentido amplio se usará "*Cichlasoma*", entre comillas.



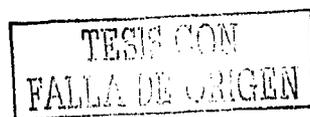
## ANTECEDENTES

### Revisión histórica del género *Cichlasoma*

El panorama histórico completo del género *Cichlasoma* puede encontrarse en la revisión realizada por Kullander (1983). Este autor mencionó que la publicación póstuma de Georg Marcgravius' (1648) incluyó la figura del cíclido americano *Acara brasiliensibus*, que sin duda fue la primera especie que se describió del género y que estudios posteriores demostraron que se trataba de *Cichlasoma bimaculatum*. El primer ictiólogo en utilizar el nombre *Cichlasoma* fue Swainson, a finales del siglo XIX, al cambiar el de *Cichlaurus* en un catálogo de los peces del mundo, hecho que provocó el uso indistinto de los nombres *Cichlaurus* y *Cichlasoma* por varios autores.

En la obra *Biología Centrali-Americana* (Regan, 1905-1908), y en la revisión de *Cichlasoma* y géneros afines realizada por el mismo autor de los cíclidos de América Central (Regan, 1905), se consideró a *Cichlasoma* constituido por las secciones *Theraps*, *Archocentrus*, *Astatheros*, *Thorichthys* y *Parapetenia* (Regan, 1905). En este mismo estudio además de *Cichlasoma*, se otorgó categoría de género a *Herichthys*. Dicha división ha sido utilizada por los ictiólogos como secciones, géneros o subgéneros (Bussing, 1975). Regan (1905) consideró a *Cichlosoma*<sup>2</sup> constituido por el subgénero *Cichlosoma* y dentro de éste las secciones *Cichlosoma*, *mesonauta*, sección 3, sección 4, *Archocentrus*, *Theraps* Günther, 1862 y *Astatheros*. También consideró como géneros afines de *Cichlosoma* a *Petenia*, *Herichthys*, *Netroplus*, *Herotilapia* Pellegrin, 1904, *Uaru* Heckel, 1840, *Symphysodom* Heckel, 1840 y *Pterophyllum* Heckel, 1840. Esta clasificación se basó principalmente en la forma y combinación de los tipos de dientes de la mandíbula, el número de espinas en la aleta anal y el tamaño de la espina premaxilar.

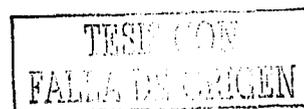
<sup>2</sup>. En la Revisión realizada por Regan para los cíclidos de América Central el autor cambió el nombre del género *Cichlasoma* por *Cichlosoma*



En lo que respecta al intento de conocer las relaciones filogenéticas de las especies pertenecientes al género *Cichlasoma* y géneros afines, se han realizado varios estudios. Cichocki (1976) presentó un estudio filogenético con 62 caracteres, muchos de estos multiestado, mostrando las relaciones de 47 especies de cíclidos de Madagascar (3), África (5), Sudamérica (30), Centroamérica (8) y Norteamérica (1). La mayor aportación del estudio de Cichocki es el reconocimiento de las formas plesiomórficas que corresponden a los cíclidos de Madagascar y la India, además de ser el primer trabajo en estos peces que utiliza un marco conceptual filogenético.

El análisis realizado por Kullander (1983) cambió completamente la forma de concebir al género *Cichlasoma*, al restringir a solo 12 especies las integrantes de éste (*C. amazonarum* Kullander, 1983, *C. araguaiense* Kullander, 1983, *C. bimaculatum*, *C. boliviense* Kullander, 1983, *C. dimerus* (Heckel, 1840), *C. orientale* Kullander, 1983, *C. orinocense* Kullander, 1983, *C. paranaense* Kullander, 1983, *C. portalegrense* (Hensel, 1870), *C. pusillum* Kullander, 1983, *C. santifranciscense* Kullander, 1983 y *C. taenia* Bennet, 1830). Quedan entonces las restantes especies (cerca de 90) sin ubicación taxonómica cierta. Los caracteres que sustentan la hipótesis de Kullander son la presencia de un patrón de escamas predorsales en una o tres series, la forma de inserción del ligamento de Baudelot en el miodomo y los cuatro poros que se presentan en el canal dental lateral.

Recientemente se han realizado dos estudios con caracteres moleculares. La primera investigación (Roe *et al.*, 1997), con poblaciones de *Archocentrus*, *Amphilophus*, *Theraps*, *Thorichthys*, *Nandopsis* (Cuvier y Valenciennes, 1831), *Herichthys* y *Cichlasoma sensu stricto*, donde se analizó la secuencia completa de citocromo b (Fig. 2). En este trabajo se sustentó el subgénero *Thorichthys* como un grupo natural y *Amphilophus* como parafilético, con los peces filtradores de sustrato y depredadores generalizados formando clados separados, no hermanos. El segundo estudio (Martin y Birmingham, 1998), también se realizó con citocromo b y pone en duda la existencia de *Archocentrus* como un grupo natural. En el caso que se quiera considerar así, la recomendación es excluir a las especies *Archocentrus sajica* (Bussing, 1974) y *A. Mirnae* Loisele, 1997.



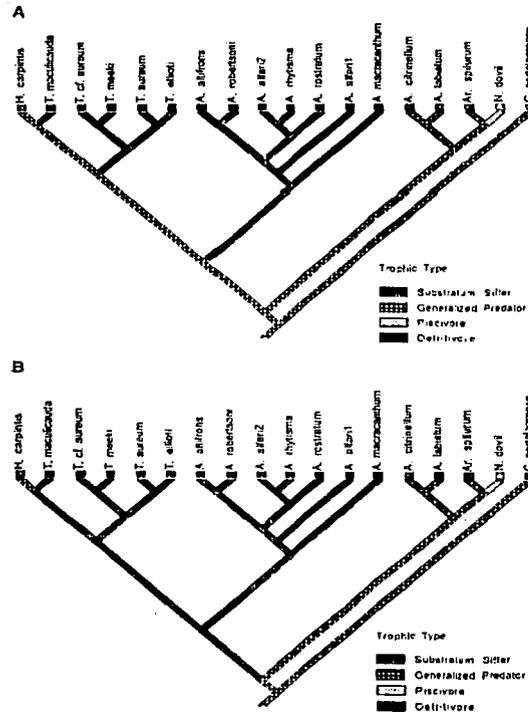
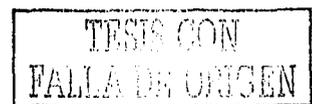


Fig. 2. Cladogramas presentados en el estudio molecular de Roe *et al.* (1997).

**Revisión histórica del subgénero *Herichthys*.**

Baird y Girard (1854) fueron los autores de la descripción del entonces considerado género *Herichthys*. Los caracteres en que se basó este estudio fueron la forma del cuerpo comprimida, la región frontal convexa, los dientes pequeños, subcónicos y simples, el labio inferior continuo, cinco radios



branquiostegos, las aletas anal y dorsal con los últimos radios alargados, la caudal redondeada, escamas grandes y la línea lateral interrumpida posteriormente. Estos autores consideraron que *Herichthys* está fuertemente relacionado con el género *Heros*, del cual difiere en la forma de la dentición.

Regan (1905) consideró como especies del género *Herichthys* a "C". *bocourti* (endémica del lago Izábal en la parte occidental de Guatemala), "C". *cyanoguttatum* (especie que tiene la distribución más al norte de toda la familia) y "C". *carpinte* (de la Laguna del Carpintero, en la parte alta de la cuenca del río Pánuco).

Pocos estudios se han realizado para conocer las relaciones filogenéticas del subgénero *Herichthys* con otras secciones pertenecientes a *Cichlasoma*. Miller y Norris (2000) mencionaron que existe evidencia de ser un grupo monofilético. Otro ictiólogo que mencionó la existencia de *Herichthys* como grupo natural es Artigas-Azas quien consideró tres subgrupos para el género, el primero constituido por las especies *H. carpintis*, *H. cyanoguttatum*, *H. minckleyi*, *H. tamasopoensis* y una nueva especie del río Cazonces; el segundo subgrupo con la especie *H. bartoni* (Bean, 1892) y el tercero con las especies *H. panctosticus*, *H. stendaichneri* Jordan y Snyder, 1899, *H. tamul* y una nueva especie *H. aff blue*, relacionadas con *Herichthys labridens* (Pellegrin, 1903). Esta información puede consultarse de forma electrónica en la siguiente dirección <http://cichlidae.com/>.

## OBJETIVOS

### General

Reconocer las relaciones de parentesco entre las especies consideradas dentro del subgénero *Herichthys*, perteneciente al género *Cichlasoma sensu lato*.

### Particulares

Reconocer los caracteres sinapomórficos que definen las relaciones evolutivas de las especies de *Herichthys*.

Contrastar mediante un análisis cladístico la hipótesis de monofilia del subgénero *Herichthys*.

**MÉTODOS****EJEMPLARES EXAMINADOS**

Los ejemplares proceden de distintas colecciones de peces: "*Cichlasoma*" *bocourti* de la Universidad de San Carlos, Guatemala (USC-G); "*C.* *pearsei*" de la Colección de peces Del Colegio de la Frontera Sur, unidad San Cristóbal de las Casas, Chiapas (ECO-SCP); *Herichthys carpintis* y *H. labridens* del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas (ITCV-P); *H. cyanoguttatum* de la Colección Nacional de peces del Instituto de Biología, UNAM (IBUNAM-P) y de la Colección de Peces Dulceacuícolas, IPN (IPN-P); *T. meeki*, *H. minckleyi*, *A. octofasciatus* y *Petenia splendida* son ejemplares que se encontraban depositados en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología, UNAM (IBUNAM-P).

***C. cyanoguttatum***

IPN-P773, Río Chiquito, Presa Mampostería, Nuevo León (3); IPN-P867, Laguna de Tequesquitengo, Morelos (2); IPN-P4756, Río Pánuco, El Carpintero, San Luis Potosí (1); IPN-P3494, Río Tempoal, Veracruz (2); IPN-P4973, Río Amajac, Pánuco, SLP (3).

IBUNAM-P254 (11); IBUNAM-P1241 (6); IBUNAM-P2472 (1); IBUNAM-P2758 (2); IBUNAM-P4946 (1); IBUNAM-P4947 (1); IBUNAM-P4948 (2); IBUNAM-P4949 (1); IBUNAM-P4950 (2); IBUNAM-P4951 (1)

***C. bocourti***

USC-G9789, El Golfete, margen noroccidental, en el Biotopo Protegido "Chocon, Machacas", Izabal, Guatemala (2); USC-G1073, El Golfete, margen noroccidental, en el Biotopo Protegido "Chocon, Machacas", Izabal, Guatemala (1); USC-G7847, Río "Creek", Biotopo Protegido "Chocon, Machacas", Livingston, Guatemala (1); USC-G1748, Laguna "El Salvador", Biotopo Protegido "Chocon, Machacas", Izabal, Guatemala (1).

***C. pearsei***

ECO-SCP1080, Río Lacanja, bajando Bonampak, Chiapas (1); ECO-SCP2935, El Encajonado, Presa Mal Paso, Chiapas (1); ECO-SCP1055, Río Lacanja, Chiapas (1); ECO-SCP2108, Río Lacantum, en Boca Lacantum, Chiapas (1); ECO-

SCP2027, Río Lacanja, Estación intermedia, Chiapas (1); ECO-SCP2635, Río San Pedro, Chiapas (1); ECO-SCP2633, Arroyo Lagarto, Playon, Chiapas (1); ECO-SCP651, Boca Arroyo del Lagartero, Zamora Pico de Oro, Chiapas (1); ECO-SCP1241, Río Lacanja, Est intermedia, Chiapas (1); ECO-SCP2641, Arroyo Timbal, Chis (1); ECO-SCP851, Río Lacanja, Bonampak, Chis (1).

***C. carpinte***

ITCV-P97, Río Guayalejo, Tamaulipas (1); ITCV-P79, Ocampo, Tamaulipas (8); ITCV-P21 San Antonio Rayon, Laguna "La Culebra", Tamaulipas (3).

***C. labridens***

ITCV-P27, Río Guayalejo, Tamaulipas (5); ITCV-P121, Río Guayalejo, Los Nogales, Jaumave, Tamaulipas (4).

***A. octofasciatus***

IBUNAM-P9573, La Abundancia, Calakmul, Campeche (1).

***Th. meeki***

IBUNAM-P9578, La Abundancia, Calakmul, Campeche (1).

***H. mincleyi***

IBUNAM-P8864, Rancho Orozco, Cuatro Ciénegas, Coahuila (4), IBUNAM-P8819 (3); IBUNAM-P8818 (3); IBUNAM-P8865, Yuritze, Cuatro Ciénegas, Coahuila (3).

***P. splendida***

IBUNAM-P9093, Presa Miguel Alemán, Oaxaca (1).

**TRANSPARENTACIÓN Y TINCIÓN**

La matriz se construyó con caracteres morfológicos, principalmente osteológicos, partiendo de los estudios realizados con anterioridad por Cichocki (1956), Stiassny (1991) y Kullander (1983). Se utilizó la técnica de transparentación y tinción de cartilago y hueso (Taylor y Van Dyke, 1985). La cual es altamente utilizada en estudios de biología comparada (Song y Parenti, 1995). Esta técnica consiste en la digestión del tejido conectivo de los paquetes musculares de los organismos por una sustancia alcalina como el hidróxido de



potasio o por una enzima como la tripsina, para posteriormente teñir cartilago o hueso con azul de alciano y alizarina roja. La efectividad de la técnica depende de muchos factores, como el tamaño del ejemplar, el tiempo de fijado, el tiempo de conservación, la temperatura y la concentración de la enzima (Potthof, 1983).

Cuando la transparentación y tinción de los ejemplares fue satisfactoria, se procedió a desarmar el basicráneo, neurocráneo y cinturas pélvica y pectoral, para comparar la morfología de cada uno de los huesos que constituyen estas estructuras. Para ello se utilizó un microscopio marca Zeiss, modelo Stemi SV6. Alternativamente se elaboró una base de datos merísticos que incluyen número de radios y espinas de las aletas dorsal, anal y pélvica, además del número de branquiespinas totales del primer arco branquial y número de escamas de la línea lateral, para la descripción de morfología externa de las especies.

### ANÁLISIS CLADÍSTICO

Los caracteres fueron analizados bajo un marco conceptual filogenético, que supone la búsqueda de relaciones de parentesco con base en la identificación de caracteres homólogos (Mayden y Wiley, 1992). El método del cladismo busca la comparación de observaciones, en este caso caracteres de los taxones, e identifica cuál es el carácter primitivo o plesiomórfico y cuál el derivado o apomórfico. La polarización de los caracteres se realizó con el criterio de comparación con el grupo externo (Maddison *et al.*, 1984), para lo que se analizaron las especies de *Archocentrus octofasciatus*, *Thorichthys meeki* y *Petenia splendida*. Debido al número de caracteres obtenidos de la osteología y merística se optó por formular una búsqueda exhaustiva con el algoritmo ie\* del programa de computo Hennig, 86 (Farris, 1988), tratando a los caracteres como no aditivos. La edición de los cladogramas se realizó con el programa WinClada, ver 0.9.99 y con el programa NONA; en este caso se llevó a cabo una búsqueda heurística con 600 réplicas y una retención de 600 cladogramas por réplica, también se consideró caracteres como no aditivos.

**RESULTADOS****MERÍSTICA**

El número de escamas en la línea lateral (carácter A), el número de branquiespinas totales en el primer arco branquial (carácter B), el número de radios y espinas en la aleta dorsal (carácter C y D respectivamente) y el número de radios en la aleta anal (carácter E), obtenidos directamente de los ejemplares (Fig. 3.) y literatura especializada (Jordan y Everman, 1900; Regan, 1905; Hubbs, 1936; Álvarez del Villar, 1970, Hasse, 1981; Greenfield y Thomerson, 1997, Rodiles, 1998 y Schmitter-Soto, 1998) se muestran en las siguientes tablas.

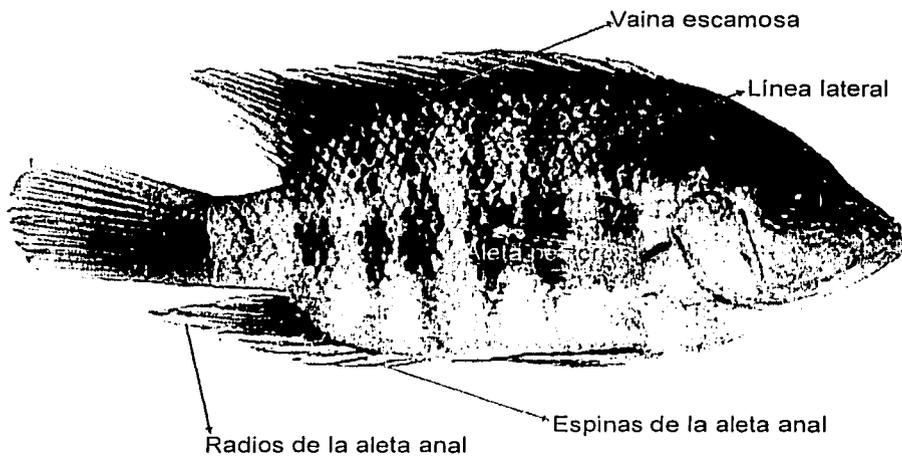


Fig. 3. Morfología externa de un ciclido

## Carácter A

Tabla 1. Frecuencia del número de escamas en la línea lateral en las especies de *Herichthys*, *Archocentrus*, *Thorichthys* y *Petenia*.

Especies/Nº de escamas	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
<i>H. bocourti</i>								X	1	1	3		
<i>H. pearsei</i>						X			4	1	2	2	1
<i>H. cyanoguttatum</i>	1	4	7	10	5	6	X	X	X				
<i>H. carpinte</i>		1	6	3		2							
<i>H. labridens</i>					2	1		1					
<i>A. octofasciatus</i>				X	1	X	X						
<i>T. meeki</i>	X		8	1	6								
<i>P. splendida</i>										X	X	X	X
<i>H. minckleyi</i>						1	4	1	6		1		
X Datos obtenidos de la literatura.													

## Carácter B

Tabla 2. Frecuencia del número de branquiespinas en las especies de <i>Herichthys</i> , <i>Archocentrus</i> , <i>Thorichthys</i> y <i>Petenia</i> .													
Especie/Número de branquiespinas.	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>H. bocourti</i>						1	2		2				
<i>H. pearsei</i>					1	2	3	4					
<i>H. cyanoguttatum</i>			2	8	17	9	2						
<i>H. carpinte</i>				1	5	5	1						
<i>H. labridens</i>						4		1					
<i>A. octofasciatus</i>					X	X	X	X					
<i>T. meeki</i>								X	X	X	X	X	X
<i>P. splendida</i>											X		
<i>H. minckleyi</i>	SD												
X Datos obtenidos de la literatura, SD dato faltante.													

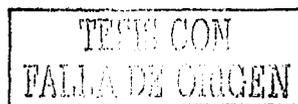
## Carácter C

Tabla 3. Frecuencia del número de radios en la aleta dorsal en las especies de <i>Herichthys</i> , <i>Archocentrus</i> , <i>Thorichthys</i> y <i>Petenia</i> .										
Especie/ número de radios en la aleta dorsal.	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<i>H. bocourti</i>							2	2	1	

<i>Cont.....Tabla 3</i>									
<i>H.pearsei</i>						1	6	4	
<i>H. cyanoguttatum</i>			2	27	7	1			
<i>H.carpinte</i>			3	7	2				
<i>H.labridens</i>				2	3				
<i>A. octofasciatus</i>	X	X	X	X					
<i>T. meeki</i>		X	X	X					
<i>P. splendida</i>						X	X		
<i>H. minckleyi</i>	SD								
X Datos obtenidos de la literatura, SD dato faltante.									

**Carácter D**

Tabla 4. Frecuencia del número de espinas en la aleta dorsal de las especies de <i>Herichthys</i> , <i>Archocentrus</i> , <i>Thorichthys</i> y <i>Petenia</i> .								
Especie/ número de espinas	13	14	15	16	17	18	19	
<i>H. bocourti</i>				2	3			
<i>H.pearsei</i>			1	6	4			
<i>H. cyanoguttatum</i>			2	32	4			
<i>H.carpinte</i>				11	1			
<i>H.labridens</i>				5				
<i>A. octofasciatus</i>					X	X	X	
<i>T. meeki</i>			X	X	X			
<i>P. splendida</i>		X	X	X				
<i>H. minckleyi</i>	SD							
X Datos obtenidos de la literatura, SD dato faltante.								



## Carácter E.

Tabla 5. Frecuencia del número de radios en la aleta anal de las especies de <i>Herichthys</i> , <i>Archocentrus</i> , <i>Thorichthys</i> y <i>Petenia</i> .										
Especie/número de radios en la aleta anal	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
<i>H. bocourti</i>						2	3			
<i>H. pearsei</i>				1	5	4	1			
<i>H. cyanoguttatum</i>		2	23	6						
<i>H. carpinte</i>			4	8						
<i>H. labridens</i>				3	2					
<i>A. octofasciatus</i>			X	X						
<i>T. meeki</i>		X	X	X	X					
<i>P. splendida</i>				X	X	X				
<i>H. minckleyi</i>	SD									
X Datos obtenidos de la literatura, SD dato faltante.										

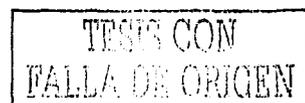
FILOGENIA

La matriz para el análisis filogenético muestra los 32 caracteres derivados de la descripción de osteología, morfología externa y merística (Fig. 4). Esta se codificó como lo exige el procedimiento para ser leída por el programa Hennig 86.

```
xread
'herichthys'
32 9
splendida
000000000000000000000000000000000000
bocourti
01020111141204110131112111232000
pearsei
01020111131103110151112114232000
cyanoguttatum
?1021111121114310132111212232001
carpinte
01021112121012310122111211232000
labridens
01020111122112120152113211232011
octofasciatus
11021101053013210140013113222101
meeki
1011111111?001122111112111111001
mincleyi
01021111142011321112111211032001
cc -0,1,2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13,14, 15, 16,17,18,19,20,21,22,
23,24,25,26,27,28,29,30,31;
;

proc /;
```

Fig. 4. Matriz de caracteres y especies, donde *Th. meeki*, *A. octofasciatus* y *P. splendida* son los grupos externos, el comando cc –implica que estos caracteres se consideraron como no aditivos y ? como dato faltante.



Descripción de caracteres

LISTA DE CARACTERES DE LA MATRIZ

**MORFOLOGÍA EXTERNA** Fig. 3**Carácter 0.** Tabla 6

Número de espinas en la aleta anal:

Estado 0= 4 a 6

Estado 1= 7 a 10

Tabla 6. Frecuencia del número espinas en la aleta anal en las especies de *Herichthys*, *Archocentrus*, *Thorichthys* y *Petenia*.

Especie/Número de espinas	4	5	6	7	8	9	10
<i>H. bocourti</i>		5					
<i>H. pearsei</i>	1	10					
<i>H. cyanoguttatum</i>		29	9	X			
<i>H. carpinte</i>		10	2				
<i>H. labridens</i>		4	1				
<i>A. octofasciatus</i>				X	X	X	X
<i>T. meeki</i>				X	X	X	X
<i>P. splendida</i>	X	X	X				
<i>H. minckleyi</i>	2	10	1				
X Datos obtenidos de la literatura.							

**Carácter 1**

Vaina escamosa:

Estado 0= ausente.

Estado 1= presente.

**Carácter 2**

Longitud de la aleta pectoral con respecto a la anal:

Estado 0= no alcanza el origen de la anal.

Estado 1= alcanza al menos la porción espinosa de la anal.

**ANGULOARTICULAR (Fig. 5)**

**Carácter 3.**

Relación entre ancho y alto de la base del anguloarticular:

Estado 0= más ancho que alto.

Estado 1= de igual longitud.

Estado 2= más alto que ancho.

**Carácter 4.**

Tamaño de la espina subdorsal del anguloarticular:

Estado 0= corta.

Estado 1= larga.

**Carácter 5.**

Dirección de la espina dorsal del anguloarticular:

Estado 0= anterior.

Estado 1= dorsal.

**Carácter 6.**

Forma de la espina dorsal del anguloarticular:

Estado 0= delgada.

Estado 1= ancha.

**Carácter 7.**

Forma del borde inferior izquierdo de la base del anguloarticular:

Estado 0= forma 0 (*Petenia*).

Estado 1= forma 1

Estado 2= forma 2

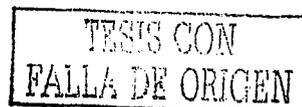
Estado 3= forma 3 (*carpinte*).

**Carácter 8.**

Dirección del vértice superior posterior del anguloarticular:

Estado 0= dorsal.

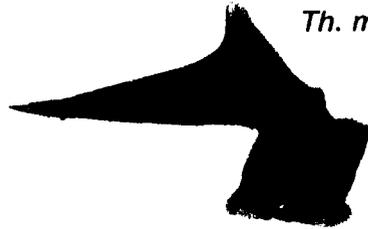
Estado 1= posterior.



*P. splendida*



*Th. meeki*



*H. carpinte*



*H. labridens*

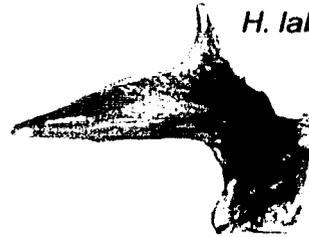


Fig. 5. Anguloarticular.

### PREOPÉRCULO (Fig. 6)

#### Carácter 9.

Grados del ángulo formado entre los canales internos del preopérculo:

Estado 0= 118

Estado 1= 99

Estado 2= 97

Estado 3= 94

Estado 4= 91

Estado 5= 83

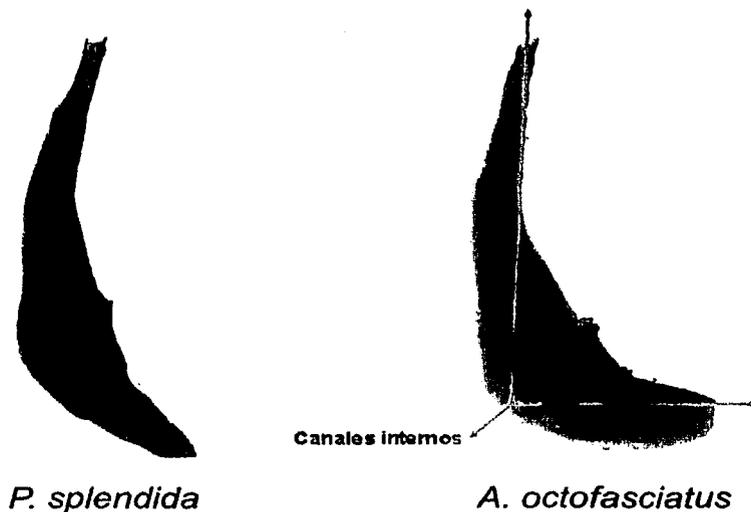


Fig. 6. Canales internos del preopérculo.

**DIENTES PREMAXILARES (Fig. 7)**

**Carácter 10.**

Tipos de dientes de la serie externa de la premaxila:

Estado 0= viliformes y cónicos.

Estado 1= laminares y progresivamente mayores hacia el centro.

Estado 2= cónicos y progresivamente mayores hacia el centro.

Estado 3= cónicos y el par central abruptamente mayor.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



*H. bocourti*



*A. octofasciatus*



*H. labridens*

Fig. 7. Dientes premaxilares.

**EPIBRANQUIAL 1 (Fig. 8)**

**Carácter 11.**

Forma del epibranchial 1:

Estado 0= forma 0

Estado 1= forma 1

Estado 2= forma 2

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



*A. octofasciatus*



*H. cyanoguttatum*



*"Cichlasoma" bocourti*

Fig. 8. Epibranquial 1.

**INTEROPÉRCULO (Fig. 9)**

**Carácter 12.**

Borde superior del interopérculo con un angostamiento:

Estado 0= muy pronunciado.

Estado 1= poco pronunciado.

**Carácter 13.**

Proporción entre el lóbulo anterior y el lóbulo posterior del interopérculo:

Estado 0= 0.94

Estado 1= 1.2

Estado 2= 1.5

Estado 3= 1.7

Estado 4= 1.8

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

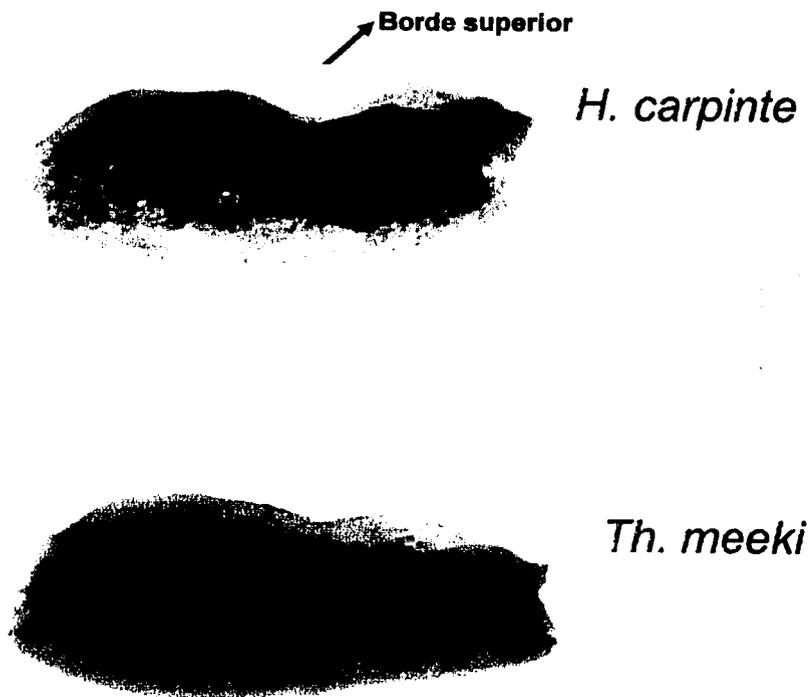


Fig. 9. Preopérculo.

**UROHIAL (Fig. 10)**

**Carácter 14**

Forma del proceso dorsal del urohial:

Estado 0= forma 0

Estado 1= forma 1

Estado 2= forma 2

Estado 3= forma 3

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

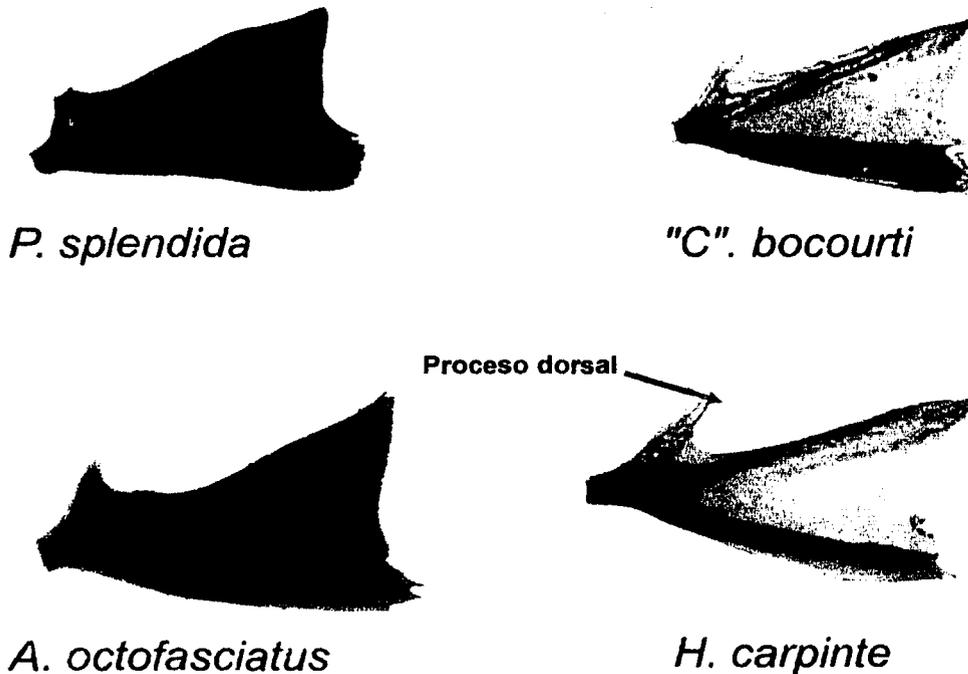


Fig. 10. Urohial.

**LACRIMAL E INFRAORBITALES (Fig. 11)**

**Carácter 15**

Relación entre ancho y alto de los lados del lacrimal:

Estado 0= más alto que ancho.

Estado 1= de igual longitud el ancho y el alto

Estado 2= más ancho que alto.

**Carácter 16**

Longitud de la espina anterodorsal del lacrimal:

Estado 0= larga, sobrepasa el borde anterior del lacrimal.

Estado 1= mediana, de igual longitud al borde anterior del lacrimal.

Estado 2= chica, de menor longitud que el borde anterior del lacrimal.

**Carácter 17**

Ubicación de la inserción del primer infraorbital:

Estado 0= en el vértice antero-ventral del lacrimal.

Estado 1= sobre el borde ventral del lacrimal.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**Carácter 20**

Dirección de la espina del lacrimal:

Estado 0= posterior.

Estado 1= anterior.

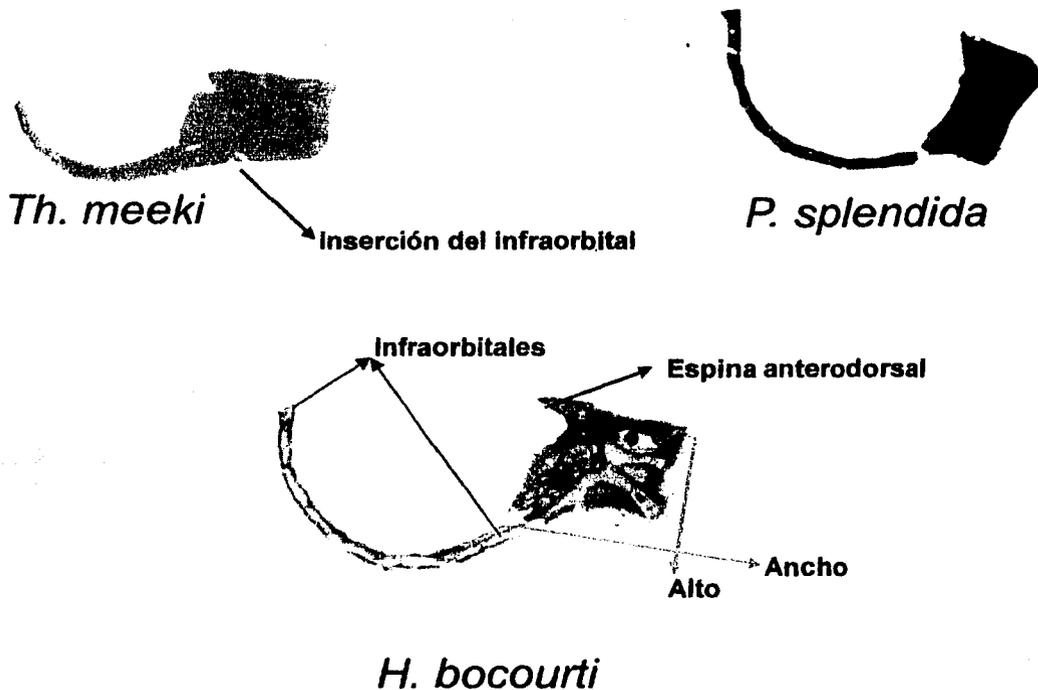


Fig. 11. lacrimal e infraorbitales.

**HIOIDES (Fig. 12)**

**Carácter 18**

Ángulo formado por el borde superior del hioides y el inicio de su parte anterior:

Estado 0= 3

Estado 1= 11

Estado 2= 17

Estado 3= 20

Estado 4= 24

Estado 5= 26

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

**Carácter 19**

Forma del interhial:

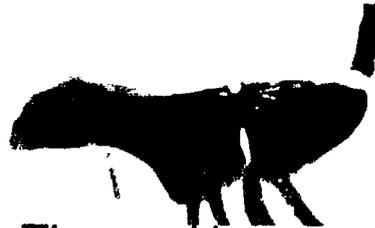
Estado 0= forma 0

Estado 1= forma 1

Estado 2= forma 2



*P. splendida*



*Th. meeki*

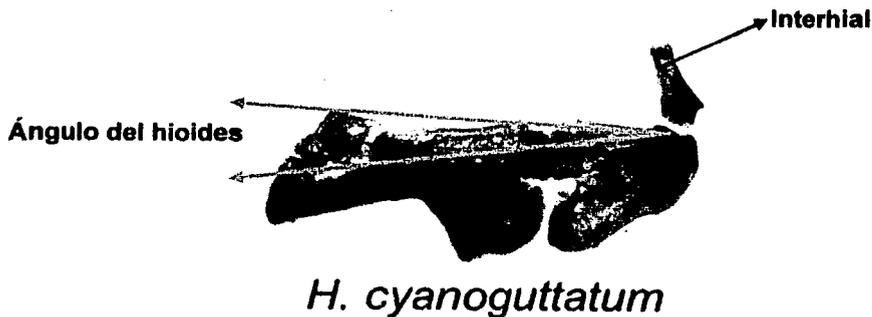


Fig. 12. Hioides e interhial.

**PREMAXILA (Fig. 13)**

**Carácter 21**

Proporción entre la espina premaxilar y el proceso alveolar:

Estado 0= más de dos veces.

Estado 1= menos de dos veces.

**Carácter 22**

Forma del proceso alveolar de la premaxila:

Estado 0= forma 0

Estado 1= forma 1

Estado 2= forma 2

Estado 3= forma 3

TESIS CON  
PALLA DE ORIGEN

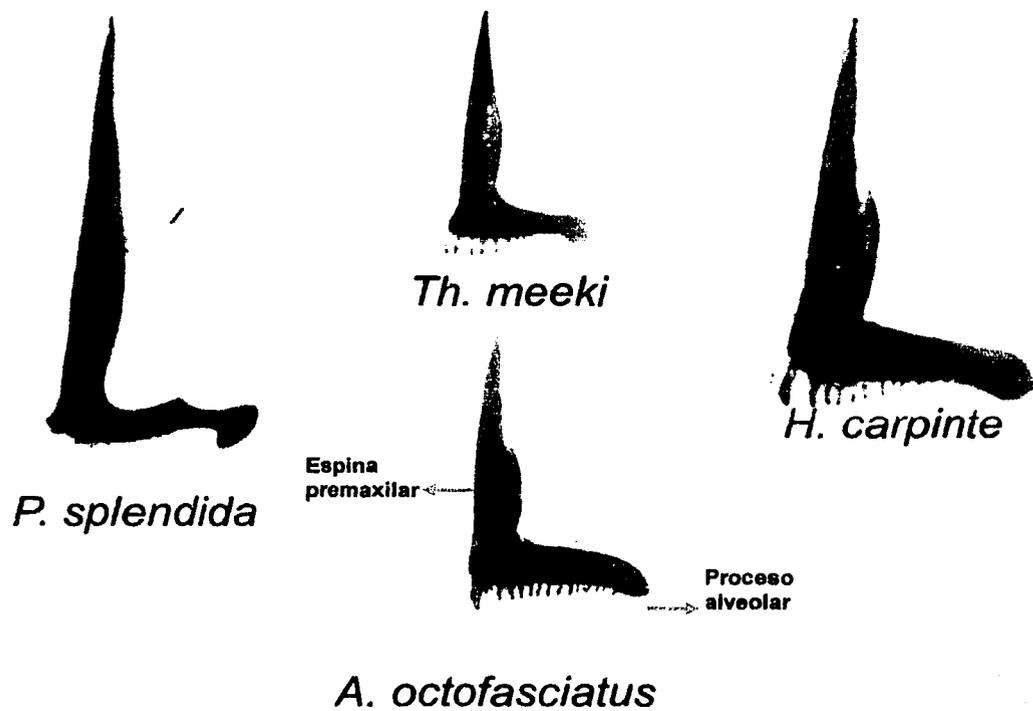


Fig. 13. Premaxila.

**MAXILA (Fig. 14)**

**Carácter 23**

Forma del lóbulo antero-ventral de la maxila:

Estado 0= forma 0

Estado 1= forma 1

Estado 2= forma 2

**Carácter 24**

Proporción del proceso dorsal más el proceso caudal entre el proceso premaxilar:

Estado 0= más de dos veces.

Estado 1= menos de dos veces.

TESIS CON  
FAMILIA DE ORIGEN

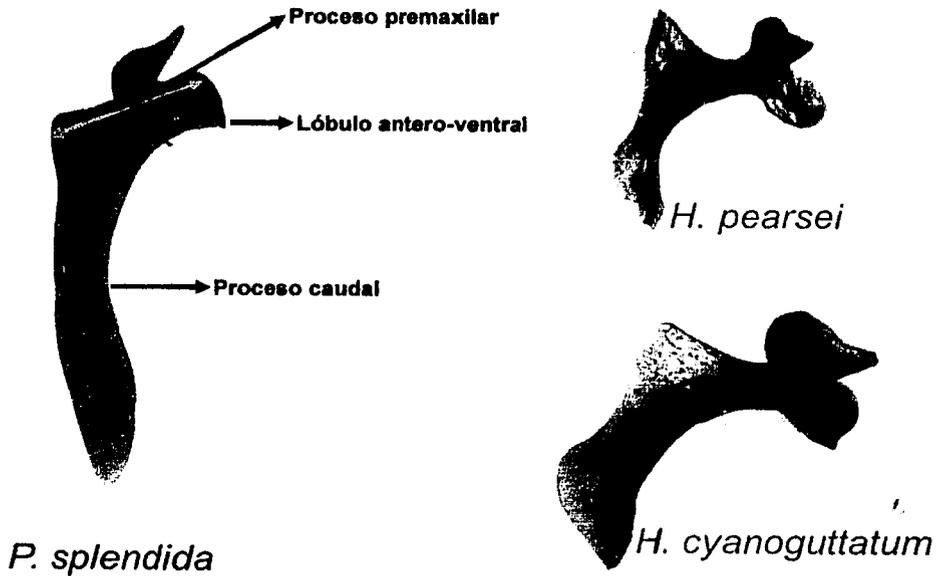


Fig. 14. Maxila

**ESQUELETO BRANQUIAL (Fig. 15)**

**Carácter 25**

Forma del glosohial:

Estado 0= forma 0

Estado 1= forma 1

Estado 2= forma 2

Estado 3= forma 3

Estado 4= forma 4

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



*P. splendida*



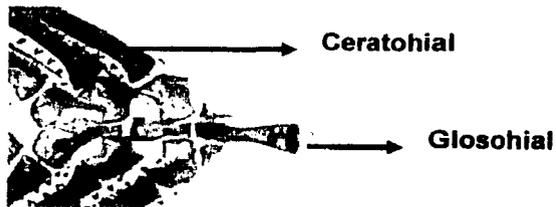
*'C'. bocourti*



*H. cyanoguttatum*



*A. octofasciatus*



*H. pearsei*

Fig. 15. Esqueleto branquial

**Carácter 26 (Fig. 16)**

Número de placas de dientes sobre el ceratohial 4:

Estado 0= 4

Estado 1= 5

Estado 2= 3

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

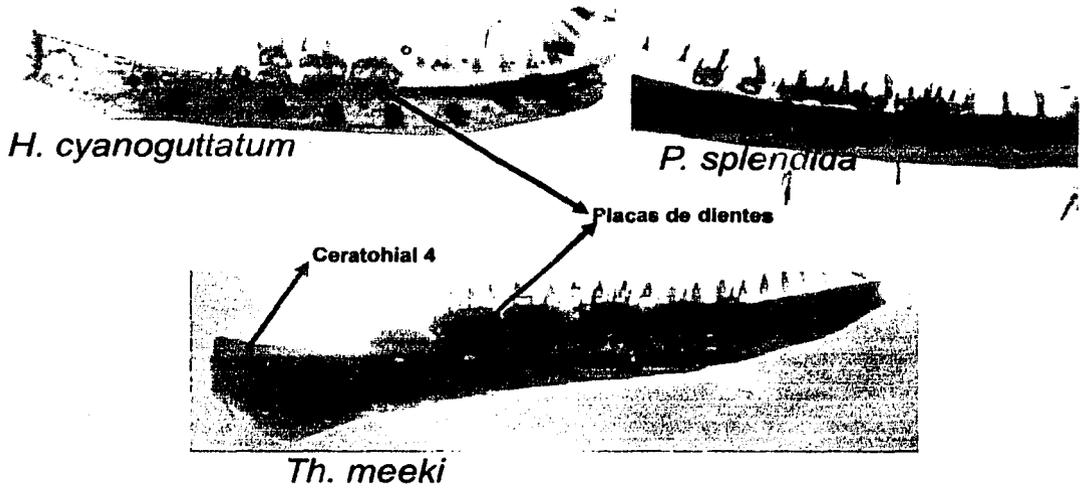


Fig. 16. Ceratohial 4

**PALATINO (Fig.17)**

**Carácter 27**

Forma del palatino:

Estado 0= forma 0

Estado 1= forma 1

Estado 2= forma 2

Estado 3= forma 3



Fig. 17. Palatino.

**PLACAS FARÍNGEAS (Fig.18)**

**Carácter 28**

Ángulo formado entre las dos subplacas faríngeas inferiores:

Estado 0= 50-55

Estado 1= 60-65

Estado 2= 70-75



*"C". bocourti*



*H. carpinte*

Fig. 18. Placas faríngeas inferiores.

**ALETA CAUDAL (Fig.19)**

**Carácter 29**

Forma del borde posterior del coracoides:

Estado 0= triangular

Estado 1= espiniforme

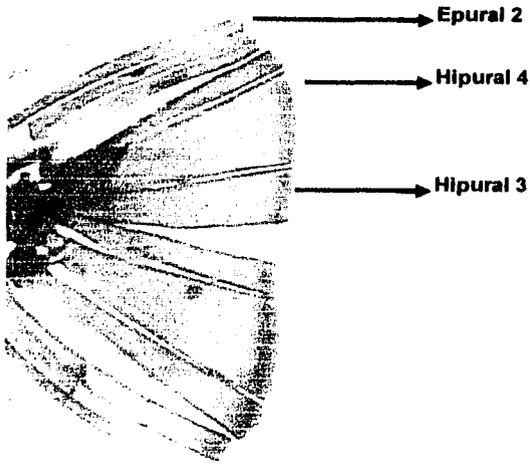
**Carácter 30**

Hipurales 3 y 4:

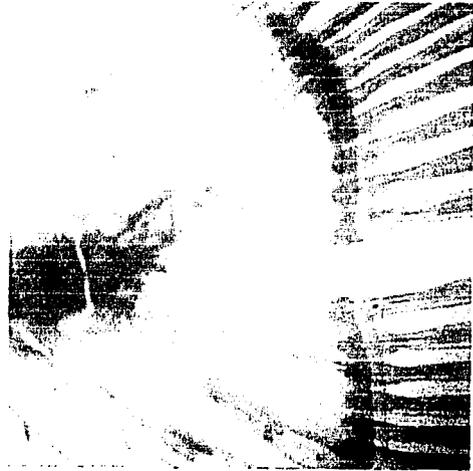
Estado 0= fusionados.

Estado 1= no fusionados.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



*H. cyanoguttatum*



*H. labridens*

Fig. 19. Complejo hipural.

**Carácter 31 (Fig.20)**

Forma del epural 2:

Estado 0= forma 0

Estado 1= forma 1

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

*P. splendida*



Epural 2

*H. cyanoguttatum*



Fig. 20. Detalle del complejo hipural donde se muestra la forma del epural 2.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

FILOGENIA DEL SUBGÉNERO.

La búsqueda exhaustiva en la matriz de 32 caracteres produjo tres cladogramas, Figs 21, 22 y 23 respectivamente con el mismo número de pasos 80, índice de consistencia (IC)= 0.78 y un índice de retención (IR)= 0.54. En la Fig 24 se muestra el cladograma de consenso estricto.

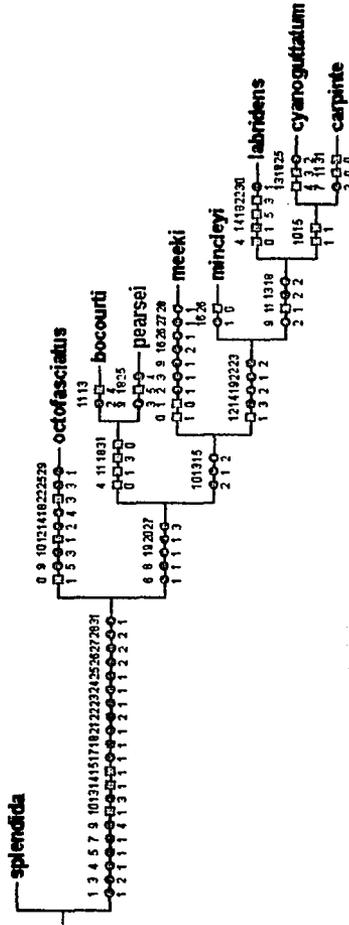


Fig. 21. Cladograma 1 que muestra las relaciones genealógicas de las especies de *Herichthys* con *Archocentrus*, *Thorichthys* y *Petenia*. Los cuadros denotan homoplasia, los círculos sinapomorfias o autapomorfias, los números a la derecha el estado de carácter y a la izquierda el número carácter.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

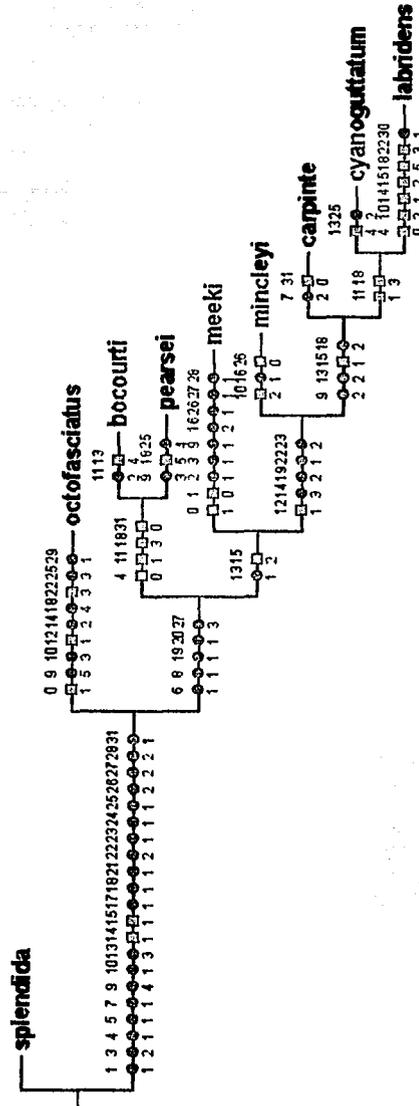
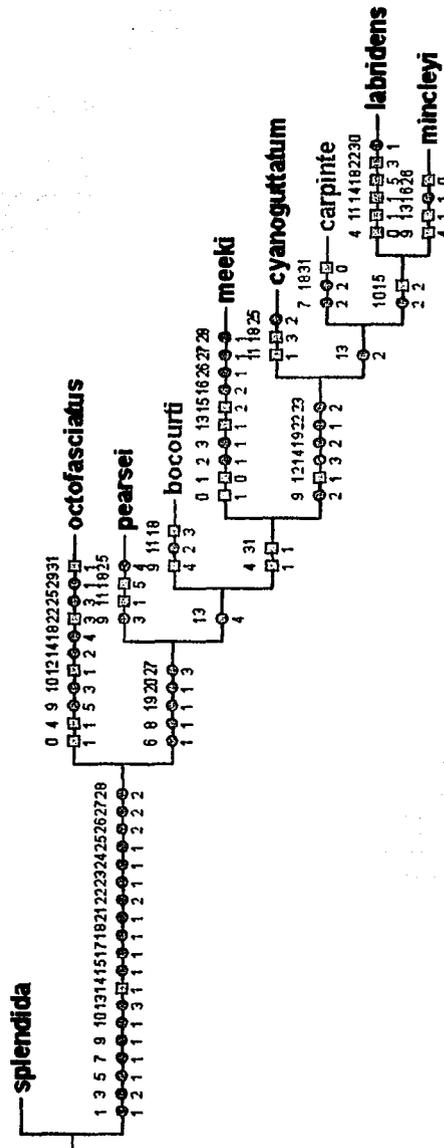


Fig. 22. Cladograma 2 que muestra las relaciones genealógicas de las especies de *Herichthys* con *Archocentrus*, *Thorichthys* y *Petenia*. Misma simbología que en Fig. 21.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Fig. 23. Cladograma 3 que muestra las relaciones genealógicas de las especies de *Herichthys* con *Archocentrus*, *Thorichthys* y *Petenia*. Misma simbología que en Fig. 21.



## DISCUSIÓN

### Taxonomía de *Cichlasoma*

Un alto número de especies de cíclidos de América Central y México fueron asignadas al género *Cichlasoma* o géneros afines como *Heros*, *Herichthys*, *Paranetroplus* y *Netroplus*. La diversidad específica alcanzó aproximadamente 105 especies, sin embargo pocas hipótesis se plantearon acerca de las relaciones de parentesco que existían entre las especies que componían al género.

Los estudios realizados por el ictiólogo C.T. Regan (1905-1908; 1905) fueron los primeros intentos para proponer una clasificación, basada principalmente en morfología y morfometría externa. Uno de los inconvenientes que presentaron estos agrupamientos fue el peso que se le otorgó a ciertos caracteres, como la forma de la dentición de la mandíbula, el número de espinas que conforman la aleta anal y la forma del cuerpo, provocando que conforme se describieron más especies los agrupamientos perdieran su validez. Pese a esto, grupos como *Thorichthys*, *Herichthys*, *Archocentrus* y *Amphilophus* han demostrado evidencia de monofilia.

Otro estudio que es necesario mencionar, lo realizó el ictiólogo sueco Sven O. Kullander (1983), quien hizo la redefinición del género *Cichlasoma sensu stricto* basado en el patrón de escamas predorsales triseriales o uniseriales considerado como carácter apomórfico, la inserción del ligamento de Baudelot dentro del basioccipital en el miodomo y la presencia de cuatro aberturas conocidas como foraminas en el canal dental lateral, cuando la mayoría de los cíclidos tienen cinco.

La problemática de asignar sólo 12 especies fuertemente relacionadas con la especie *Cichlasoma bimaculatum* es la incertidumbre en la ubicación de las restantes 90 especies, aún cuando las secciones antes mencionadas hayan demostrado ser monofiléticas y ahora se consideran como géneros válidos. La revisión de las relaciones de otras secciones, como *Theraps*, *Paratheraps*, *Nandopsis*, *Parachromis*, *Astatheros* y *Parapetenia*, queda pendiente y la recomendación hasta ahora es considerar como géneros válidos a *Thorichthys*, *Herichthys*, *Archocentrus* y *Amphilophus*.

### Taxonomía de *Herichthys*

El estado taxonómico de *Herichthys* nunca se estableció de una manera clara, debido a que en diversos estudios se consideró como una sección o subgénero subordinado a *Cichlasoma* y en los primeros estudios como un género válido. Otro problema es el desconocimiento de las especies que constituyen al grupo y las relaciones internas.

El alto grado de solapamiento y el número limitado de ejemplares en algunas especies son las razones por las cuales los caracteres merísticos no se incluyeron en la matriz de datos filogenéticos. Sólo se pueden reconocer tendencias como un mayor número de escamas que componen la línea lateral y radios en las aletas dorsal y anal en las especies "*C. bocourti*", "*C. pearsei*" y *Petenia splendida*.

El número de espinas en la aleta anal se ha utilizado históricamente como uno de los caracteres más importantes para distinguir a *Cichlasoma* (con más de tres) de géneros afines e incluso para relaciones infragenéricas (Pellegrin, 1904). Actualmente se ha demostrado que el número de espinas es informativo solo hasta cierto grado, ya que incluso cinco especies de las 12 integrantes de *Cichlasoma sensu stricto* poseen tres espinas, mientras que, en las restantes el conteo varía de cuatro a ocho, en las especies analizadas solo *Archocentrus octofasciatus* y *Thorichthys meeki* mostraron un mayor número de espinas (de 7 a 10) en la aleta anal comportándose este estado de carácter como homoplasia.

La vaina escamosa ausente es uno de los caracteres que define a *Thorichthys* (Kullander, 1983), los cladogramas resultantes de este análisis muestran este estado en *P. splendida* como un paralelismo, esto se debe a que históricamente se consideró *Petenia* como un género distinto a *Cichlasoma* mientras que a *Thorichthys* como una sección de *Cichlasoma*.

Uno de los criterios de clasificación de los grupos de cíclidos de Centroamérica es la morfología trófica. Cabría preguntarse si ésta determina la evolución de las características morfológicas, sobre todo aquellas asociadas como son basicráneo, condocráneo y esplacnocráneo. Uno de los caracteres en que se

basó la descripción original y que sin duda tuvo peso en la misma fue la forma de la dentición, las formas laminares y cónicas se muestran como homoplasia en los tres cladogramas. No es raro encontrar que las estructuras osteológicas que participan directamente en la alimentación se muestren como características polimórficas.

La forma del proceso dorsal del urohial, la forma del interhial, la forma del proceso alveolar de la premaxila y la forma del proceso del lóbulo antero ventral de la maxila son caracteres sinapomórficos en los cuatro cladogramas que resultan de este análisis, incluyendo el consenso estricto para la rama que sustenta las especies de *Herichthys*. Estos caracteres están relacionados con la forma del cráneo y al menos la maxila a la morfología trófica de las especies integrantes de esta rama, ya que incluso en una sola especie como *H. minckleyi* hay especies moluscívoras, detritívoras y carnívoras (Kornfield y Taylor, 1983). Las distintas manifestaciones en estas características se podrían considerar como estados transicionales de especiación (Hulsey y García de León, 2002) lo que explicaría en parte los distintos tipos de dientes faríngeos en *H. minckleyi*. La estructura que contiene a los dientes faríngeos son las placas faríngeas, de las cuales se cree tienen un papel importante en la diversificación de estos peces (Liem, 1991). En este análisis no se encontró secuencia lógica en el ángulo que forman estas placas.

### CLADOGRAMAS 1, 2 Y 3

Pocas diferencias hay entre los tres cladogramas resultantes del análisis, el número de grados del ángulo formado entre los canales internos del preopérculo (83) en el cladograma 3 es homoplásico, mientras que en los dos anteriores es autapomórfico. La proporción entre el lóbulo anterior y el lóbulo posterior del interopérculo también se comporta como homoplasia o sinapomorfía en distintos cladogramas. La distribución de las especies del grupo interno es distinta en los tres cladogramas, esto se refleja como una politomía en el consenso estricto y se puede deber al reciente tiempo de formación de este grupo de peces.

La forma del interhial y la forma del lóbulo antero ventral de la maxila, son caracteres que después del análisis mostraron una secuencia lógica, las formas plesiomórficas están en los grupos hermanos *Thorichthys*, *Archocentrus* y *Petenia*, mientras que las formas derivadas en el grupo interno.

La posibilidad a explotar una gran variedad de ambientes es resultado de la especiación explosiva en los cíclidos (Sturnbauer, 1998). Esto se refleja en la cantidad de hábitos alimenticios que presentan. Se pueden encontrar en sintopía y simpatria dos especies de linajes distintos y con características morfológicas similares tanto en forma y función. Esta forma de homoplasia es un problema al definir caracteres homólogos. La pregunta aquí es si esta plasticidad morfológica, que aparentemente muestran los miembros de esta familia, está generando linajes o si los estados que se observan de un carácter son en realidad pequeños cambios de un plan básico presente en varias ramas (Stiassny, 1991).

La distribución de las especies en el análisis se limita al noreste de México, son todas ellas habitantes de la cuenca del río Pánuco, río Moctezuma, río Verde y de las pozas de Cuatro Ciénegas (Espinosa *et al.*, 1993). Esta evidencia biogeográfica sirve para considerar a *Herichthys* como especies de un mismo linaje con la corrección de considerar también a *H. tamasopoensis*, *H. pantosticum*, *H. steindachneri*, *H. bartoni* y *H. tamul* como parte de este género.

Hasta este momento se han discutido características asociadas con la morfología trófica como resultado de la formación de linajes en un periodo de tiempo corto, proceso evolutivo conocido como especiación explosiva. Una explicación adicional al escaso número de caracteres sinapomórficos que sustentan algunas secciones integrantes de *Cichlasoma sensu lato* y *Herichthys* es la reciente formación de estos clados. Por otra parte datos moleculares sugieren la hipótesis de una invasión en el Mioceno tardío hasta América Central (Roe *et al.*, 1998). Otro factor que podría tener efectos importantes sobre la formación de linajes mediante la interrupción de flujo génico es la selección sexual, caracteres etológicos como la elaborada conducta de cortejo y cuidado parental (Conkel, 1997) es evidencia de la formación de unidades evolutivas.

Incluso se ha propuesto la redefinición de varias secciones ponderando este tipo de caracteres en *Herichthys* incluye especies con barras verticales cortas o manchas negras ubicadas por debajo de la línea media y un único patrón de coloración visible durante la temporada de crianza en el cual la mitad dorsal de la cabeza y la región anterior se torna de color gris (Kullander, 1996).

Como comentario final se debe considerar que la formación de linajes no está condicionada a un solo factor. Es en todo caso la combinación de varias presiones de selección la que esta originando dicha diversidad, reconocida como secciones, subgéneros o incluso géneros. La morfología trófica tiene su papel preponderante, ya que determina en cierta medida la forma, de características como los huesos faríngeos y resuelve ramas como *Thorichthys*, pero no explica la convergencia de hábitos alimenticios en *Herichthys* en donde se observan especies moluscívoras, detritívoras y carnívoras. La especiación ecológica tiene hasta aquí cierto significado, sin embargo, la interrupción del flujo génico como parte del proceso de especiación se explica con modelos de selección sexual basados principalmente en caracteres etológicos.

Es por tanto la combinación de la adaptación ecológica, la interrupción del flujo génico por selección sexual y la historia biogeográfica quienes proveen evidencia suficiente para obtener hipótesis más robustas del proceso de formación de linajes y sus relaciones de parentesco de las especies de cíclidos de América Central.

## CONCLUSIONES

- 1) Cuatro caracteres sustentan el grupo formado por las especies de *Herichthys*, estos son las formas del lóbulo anteroventral y del proceso dorsal de la premaxila, del proceso dorsal del urohial y del interhial; al menos los caracteres asociados con la maxila tienen relación directa con la morfología trófica.
- 2) La distribución del género *Herichthys* esta limitada al norte por la cuenca del río Bravo y al sur por el río Santa Ana en Veracruz; la congruencia biogeográfica queda condicionada a la integración en un clado de las especies *H. tamasopoensis*, *H. pantosticum*, *H. steindachneri*, *H. bartoni* y *H. tamul*.
- 3) Se considera al género *Thorichthys* como posible grupo hermano de *Herichthys*. En todos los cladogramas resultantes del análisis aparece como tal.
- 4) Derivado de la problemática taxonómica de *Cichlasoma* se considera a *Herichthys* un género válido, compuesto por las especies *H. cyanoguttatum*, *H. carpinte*, *H. labridens* y *H. minckleyi*, así mismo se incluyen las especies *H. tamasopoensis*, *H. pantosticum*, *H. steindachneri*, *H. bartoni* y *H. tamul*, a la espera de encontrar mayor evidencia filogenética.
- 5) Se excluyen del género *Herichthys* las especies "*Cichlasoma*" *pearsei* y "*C.*" *bocourti*.

## PERSPECTIVAS A FUTURO

La evidencia morfológica y la adaptación ecológica tienen un significado importante como fuente de especiación explosiva en este grupo de peces, además de estos factores la selección sexual asociada a caracteres etológicos como patrones de cuidado parental y coloración, contribuyen de manera determinante en este proceso. Es por esto que estudios enfocados a esclarecer estos aspectos aportarían datos importantes para conocer la evolución de estos peces.

**Agradecimientos:**

Por el préstamo de ejemplares al Dr. Herman Kihn de la Universidad de San Carlos, Guatemala; Dr. Edmundo Díaz Pardo del Instituto Politécnico Nacional; Dra. Lourdes Lozano Vilano, Universidad Autónoma de Nuevo León; Dr. Francisco García de León, Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria y Dra. Roció Rodiles, El Colegio de la Frontera Sur SCLC.

Por la asesoría para la toma de fotografías en papel al M en C. Alejandro Martínez Mena, Lab de Microcine, Facultad de Ciencias. UNAM

Al comité tutorial y revisores por sus correcciones al escrito y su vigilancia durante los trabajos de investigación Dr. Juan José Morrone Lupi (Juanjo); Dr. Constantino de Jesús Macías Ordóñez; Dr. Applegate Shelton Pleasants; Dr. Atilano Contreras Ramos y Dr. Gerardo Pérez Ponce de León.

A mis amigos y compañeros Edith Zarate, Oscar Cruz, Claudia Sánchez, José León, José Luis Villaruel, Angélica Daza, Leticia Huidobro, Rosalía Cordero, Héctor Espinosa, Nicolás Álvarez, Edith Sánchez, Idalf Añorve y Luis Zambrano.

A todos aquellos que admiran y respetan el hecho infinitamente azaroso y multifactorial de la evolución.

Principalmente a mi familia.

**LITERATURA CITADA**

- Álvarez Del Villar, J. 1970. Peces mexicanos (claves). Secr. Industr. Comerc., México. 166 pp.
- Baird , F. S y C. Girard: 1854. descriptions of new species of fishes collected in Texas, New Mexico and Sonora, by Mr. John Clark, on the U.S. and Mexican Boundary Survey, and in Texas by Capt. Stewart Van Vliet, U.S.A. Second Part. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 7: 24-29.
- Bussing, W. A. 1998. Peces de las aguas Continentales de Costa Rica. 2ª ed. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 468 pp.
- Bussing, W. A. y M. Martín 1975. Systematic status, variation and distribution of four middle American cichlid fishes belonging to the *Amphilophus* species group, genus *Cichlasoma*. *Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles* 269: 1-41.
- Cichocki, F.P. 1976. Cladistic history of cichlid fishes and reproductive strategies of the American genera *Acarichthys*, *Biotodoma* and *Geophagus*. Vol 1. Unpublished Ph.D. thesis, University of Michigan. Ann Arbor, Mich.
- Conkel, D. 1997. Cichids of North & Central America. T.H.F. Publications. U.S.A. 64 pp.
- Espinosa Pérez, H., M.T. Gaspar Dillanes y P. Fuentes.Mata. 1993. Listados Faunísticos de México III. Los peces dulceacuícolas mexicanos. Inst. Biol. UNAM, México. 99 pp.
- Greenfield, W. D. y J. E. Thomerson. 1997. Fishes of the continental waters of Belize. University Press of Florida, Coral Gables. 310 pp.
- Hasse, J. J. 1981. Characters, synonymy and distribution of the middle American cichlid fish *Cichlasoma meeki*. *Copeia* 1981 (1): 210-212.
- Hubbs, C. L. 1936. Fishes of the Yucatan Peninsula. Carnegie Inst. Wash. Publ. 457: 157-287.

- Hulsey, C.D. y F. García de León. 2002. Polymorphism in the cichlid fish *Herichthys minckleyi*. Proceedings of Desert Fishes Council., San Luis Potosí, p. 39.
- Jordan, D. S. y B. W. Everman. 1896-1900. The fishes of north and middle America: a descriptive catalogue of the fishes of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. *Bull. U.S. Natl. Mus.*, 47: 1-1333.
- Kullander, S.O. 1983. A revision of the South American cichlid genus *Cichlasoma* (Teleostei: Cichlidae). Swedish Museum of Natural History. Stockholm. 296 pp.
- Kullander, S.O. 1998. A Phylogeny and Classification of the South American Cichlidae. Pp. 461-498 in Malabarba, L.R & R. E. Reis (eds), Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. EDIPUCRS. Brazil. 603 pp.
- Kornfield, I. y J. N. Taylor, 1983. A new species of polymorphic fish, *Cichlasoma minckleyi*, from Cuatro Ciénegas, México. (Teleostei: Cichlidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 1983 (2): 253-269.
- Liem, K.F. 1991. Functional morphology. In M.H. A. Keenleyside (ed), Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology, and Evolution. Chapman and Hall. New York. pp. 129-150.
- Martin, P, A. y Bermingham, E. 1998 Systematics and evolution of lower Central American Cichlids inferred from analysis of cytochrome b gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 9:192-203.
- Maddison, W. P., W. P., M.J. Donoghue y D.R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.*, 33 (1): 83-103.
- Mayden, E. L y E.O Wiley. 1992. The fundamentals of phylogenetic systematics. 114-185 pp. In: Mayden R.L, (ed). *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. Stanford University Press. California. 969 pp.
- Miller, R. R. 1996. *Theraps wesseli* A New Species of Cichlid Fish. *Trop. Fish Hobbyist*, 179-183.

- Miller, R. R. y S.M. Norris. 1996. A taxonomic evaluation of *Herichthys*, a section of "*Cichlasoma*" (Cichlidae). *Proceedings of Desert Fishes Council.*, La Paz, p. 65.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World*. 3<sup>a</sup> ed. John Wiley & Sons, Nueva York. 600 pp.
- Pellegrin, J. 1904. Contribution a l' étude anatomique, biologique et taxinomique des poisson de la famille des Cichlides. *Mem. Soc. Zool. France* 16: 41-399.
- Potthoff, T. 1983. Clearing and staining techniques. 35-37 pp. *In*: Moser, H.G., Richards, W. J., Cohen, D.m., Fahay, M.p., Kendall, A. W. Jr y Richardson, S. L, (eds). *Ontogeny and systematics of fishes*. Based on an international symposium dedicated to the memory of Albert Halvor Ahlstrom. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol.
- Regan, C.T. 1905. A revision of the fishes of the American cichlid genus *Ciclosoma* and of the allied genera. *Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 7)* v. 16 (nos. 91-94): 60-77, 225-243, 316-340, 433-445.
- Regan, C.T. 1906-1908. Pisces. *In* *Biología Centrali-Americana*. 203 pp.
- Rodiles, H. R. y S. D. Cisneros. 1998. Guía de Peces del Río Lacanjá, Selva Lacandona, Chiapas, México. ECOSUR, San Cristóbal de las Casas. 68 pp.
- Roe, J. K., Conkel, D y Liderad, C. 1997. Molecular systematics of middle American cichlids fishes and the evolution of trophic-types in "*Cichlasoma (Amphilophus)*" and "*C. (Thorichthys)*". *Mol. Phylogenet. Evol.*, 7:366-376.
- Schmitter-Soto, J. J. 1998. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. ECOSUR, San Cristóbal de las Casas. 239 pp.
- Song, J y L. R. Parenti. 1995. Clearing and Staining Whole Fish Specimens for Simultaneous Demonstration of Bone, and Nerve. *Copeia* (1): 114-118.
- Stiassny, M.L.J. 1991. Phylogenetic relationships of the family Cichlidae: An overview. *In* M.H.A. Keenleyside. (ed), "*Cichlid Fishes. Behavior, Ecology, and Evolution*". Chapman & Hall, London. pp. 1-35.

- Sturmbauer, C. 1998. Explosive speciation in cichlid fishes of the African Great Lakes: a dynamic model of adaptative radiation. *J Fish Biol.* 1998 (53): 18-36.
- Sültmann, H y W.E.Mayer. 1997. Reconstruction of Cichlid Fish Phylogeny Using Nuclear DNA Markers. P. 25-35 *In* T. Kocher. D y C. Stepien. A. (eds), *Molecular Systematics of fishes.* Academic Press, California.
- Taylor, W.R y Van Dyke. G.C. 1985. Revised procedures fot staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* 9 (2): 107-119.

## APÉNDICE

Phylum Chordata

Subclase Neopterygii

Orden Perciformes

Suborden Labroidei

Familia Cichlidae

*Herichthys cyanoguttatum* (Baird y Girard, 1854)*Herichthys carpinte* (Jordan y Snyder, 1899)*Herichthys labridens* (Pellegrin, 1903)*Herichthys minckleyi* Kornfield y Taylor, 1983Diagnosis de *Herichthys* Baird y Girard, 1854

Las especies que integran al género *Herichthys* presentan patrones de variación morfológica complejos en general muestran un patrón de coloración con barras verticales cortas o manchas negras ubicadas por debajo de la línea media y un único patrón de coloración visible durante la temporada de crianza en el cual la mitad dorsal de la cabeza y la región anterior se torna de color gris (Kullander, 1996). El cuerpo es comprimido, la región frontal convexa, la boca es de pequeña a mediana y el hocico es poco protusible, ambas mandíbulas son iguales en el extremo anterior, aunque en *Herichthys cyanoguttatum* la inferior puede ser ligeramente más grande. El lóbulo anteroventral de la maxila en su parte anterior forma una espina y el proceso dorsal del urohial es espiniforme y largo.

***H cyanoguttatum*** (Baird y Girard, 1854)

D. XV-XVII 10-12. A V-VII 8-9, línea lateral con 25-33 escamas seis filas de escamas en la mejilla, con 6 a 8 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Los dientes de ambas mandíbulas son progresivamente mayores hacia el centro, el par central no es abruptamente mayor a los demás son en la mayoría de los casos cónicos o subcónicos, algunos de los dientes son laminares, un corte

transversal de tales piezas sería elíptico, con el eje antero posterior menor que el transversal. El cuerpo es oval, moderadamente comprimido, altura máxima del cuerpo 2.2 veces en la longitud patrón; borde inferior del pedúnculo caudal, tres cuartos a igual a la altura del propio pedúnculo. La región interorbital es ligeramente deprimida, perfil ligeramente curvado, ojos pequeños diámetro ocular 4.5 veces en la longitud cefálica, boca pequeña mandíbulas iguales en el extremo anterior, o la inferior un poco más sobresaliente, el maxilar no se extiende hasta el orbital, longitud cefálica 3 veces en la longitud patrón. La aleta caudal es redondeada o subtruncada, el ápice de las aletas pectorales no llega al origen de la anal, la base de la aleta anal y/o dorsal con vaina escamosa. Sin banda oscura longitudinal; puede haber en su lugar barras transversales con cuatro a seis manchas oscuras en forma de lunares, la primera es más prominente; mancha oscura en la base de la aleta caudal; color oscuro a verde olivo, con muchos puntos pequeños de color azul a blanco; los adultos presentan líneas de puntos verde-azules en la cabeza, cuerpo y aletas con manchas azules pequeñas, algunas veces una mancha negra en la mitad de la aleta dorsal en la parte espinosa y otra bajo de esa mancha. Se distribuye en ríos del sureste de Texas y noroeste de México.

***H. carpinte*** (Jordan y Snyder, 1899)

D 9 a 11, A V-VI línea lateral con 26 a 36 escamas, de 8 a 11 branquiespinas totales en el primer arco branquial. Dientes subcónicos, progresivamente mayores hacia el centro, el par central no es abruptamente mayor a los demás. El cuerpo es ligeramente elongado, similar en la forma a *H. cyanoguttatum*. El perfil es convexo, los ojos medianos, el labio inferior con freno y las mandíbulas iguales en el extremo anterior. La aleta pectoral la mayoría de las veces no alcanza el origen del ano, en algunas ocasiones apenas y alcanza a este, la aleta caudal es subtruncada o truncada, la base de las aletas dorsal y/o anal con vaina escamosa. Con cuatro a seis manchas o barras oscuras, la primera es más fuerte y van desde la mitad del cuerpo hasta el pedúnculo caudal, presenta manchas pequeñas y medianas de color turquesa distribuidas en todo el cuerpo, incluso en la aleta

dorsal. Nor-Oriente de México, Laguna del Carpintero Tampico y Laguna de la Media Luna San Luis Potosí, río Guayalejo, Tamaulipas.

***H. labridens*** (Pellegrin, 1903)

D. XV-XVI 10-11; A.V-VI 8-9 línea lateral con 29 a 32 escamas, 6 a 8 branquiespinas en la rama inferior del arco branquial. Con todos los dientes cónicos o subcónicos, dientes de la serie externa, en la mandíbula superior, progresivamente mayores hacia el centro, el par central no es abruptamente mayor que los demás. Pliegue del labio inferior no continuo. Altura del cuerpo 3 o mas veces en la longitud patrón, pedúnculo caudal de  $\frac{3}{4}$  a igual de la longitud de la altura. Diámetro del ojo 4 a 5 veces en la longitud cefálica, ancho del interorbital 3 veces en la longitud cefálica, mandíbulas iguales en el extremo anterior, el maxilar no se extiende hasta el orbital. La aleta pectoral no se extiende más allá del origen de la aleta anal; caudal redondeada, truncada o subtruncada el ápice de las aletas pectorales no llega al origen de la aleta anal; base de la aleta dorsal y/o anal con vaina escamosa. Aleta dorsal con usualmente 5 o 6 barras transversales en la parte posterior del cuerpo, la parte ventral de la cabeza y cuerpo algunas veces negruzcas, sin banda oscura longitudinal puede haber en su lugar barras transversales, lunares o ambos. Cuenca del Río Pánuco.

***H. minckleyi*** Kornfield y Taylor. 1983

D XV-VII 9-12; A IV-VI 7-9, primer arco branquial con 11 a 13 espinas branquiales incluyendo rudimentos, rama superior con 7-9 branquiespinas. 28 a 32 escamas en la línea lateral. El cuerpo es relativamente robusto y alargado, la altura 2.2 a 2.5 veces en la longitud patrón. La cabeza es corta, el perfil es cóncavo y la boca relativamente pequeña, las mandíbulas son de la misma longitud anteriormente, el freno del labio inferior es reducido o ausente. La aleta pectoral alcanza o llega hasta la primera espina anal. Endémica de Cuatro Ciénegas, Coahuila.