



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

“Biogeografía evolutiva de la
familia Goodeidae (Cyprinodontiformes)”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A

PABLO GESUNDHEIT MONTERO

DIRECTOR DE TESIS
DR. CONSTANTINO MACIAS GARCIA



2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES Y ENSEÑANZA DE QUÍMICA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: PABLO GESUNDHEIT
MONTERO

FECHA: 17-06-04

FIRMA: P. Sundheit

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Biogeografía Evolutiva de la Familia Goodeidae (Cyprinodontiformes)"

realizado por Gesundheit Montero Pablo

con número de cuenta 09754555-6 , quien cubrió los créditos de la carrera de:

Biología
Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Constantino Macías García

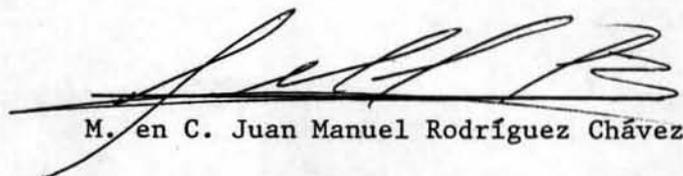
Propietario Dr. Juan José Morrone Lupi

Propietario Dr. Jorge Llorente Bousquets

Suplente Dr. Héctor Arita Watanabe

Suplente Dr. Jorge López Blanco

Consejo Departamental de Biología


M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar al Dr. Constantino Macias por dirigir este trabajo de tesis, por proveerme de todos los recursos necesarios para elaborarlo (y hasta más), por su ayuda en todos los aspectos del mismo –desde el más técnico hasta el más conceptual– y por la libertad con la que me permitió trabajar. También por todas las pláticas extra-biogeografía y extra-biología que sostuvimos durante la elaboración de este trabajo, por su humor y buena disposición y por mostrarme a través de su trabajo todas las facetas del quehacer académico.

Agradezco al Dr. Juan José Morrone su ayuda con el análisis de parsimonia de Brooks, sus comentarios y correcciones, su pronta revisión y el dejarme ilustrar una de sus revisiones.

Agradezco al Dr. Jorge Llorente su cuidadosa revisión del manuscrito. Sus correcciones y sugerencias mejoraron la presentación y forma de este trabajo de manera importante.

Al Dr. Héctor Arita le agradezco sus correcciones, sugerencias y comentarios generales así como su pronta revisión.

Al Dr. Jorge López Blanco le agradezco sus sugerencias y correcciones en lo referente a geología y geografía y su pronta revisión.

Agradezco a David Kidd por introducirme al *Arc8*, por su ayuda en la elaboración de los mapas de paleohidrografía, por las pláticas sobre metodología en biogeografía histórica y por su tiempo y paciencia. También agradezco al Dr. Mike Ritchie por permitirme una estancia en su laboratorio.

A mis amigos de la Facultad, especialmente a Diego, Daniel, Víctor, Gibrán, Beto y Rodrigo por hacer mi paso por allí más que llevadero, por todos los buenos ratos y por lo aprendido. Un abrazo.

Gracias a mis compañeros del Laboratorio de Conducta Animal: Misha, Alejandro, Alex, Claudia, Miguel, César, Omar, a Edgar por su ayuda en general y a Itzia por su valiosa ayuda con el SIG, por ceder tantas veces la computadora y por su buen humor.

A Irene por su ayuda, por su cariño, su tacto y su presencia.

Quiero agradecer también a Luis Zambrano por su ayuda y confianza y a Pilar Rodríguez por su amistad e interés.

A Gibrán, Nicolás, Alejandra y Javier les agradezco su apoyo y confianza.

Quiero aprovechar este espacio para agradecer también a Gerardo Rivas, Juan Carlos Zamora, Aldo Valera, Pedro García, Aurora Zlotnik, Joaquín Cifuentes, Aldi de Oyarzabal, Juan Núñez, Raúl Cueva, Miguel Angel Palomino y Tere Valverde por el empeño que pusieron al impartir sus materias y por haberlas hecho al mismo tiempo una experiencia placentera.

A mi familia por su apoyo, y de manera especial a mi abuelo Mariano por fomentar mis intereses.

ÍNDICE

RESÚMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
Biogeografía	2
<i>Biogeografía</i>	2
<i>Biogeografía histórica y ecológica</i>	2
<i>Tipos de estudio biogeográfico y breve desarrollo histórico</i>	2
<i>Biogeografía y evolución</i>	3
<i>Biogeografía de México</i>	4
La familia Goodeidae	4
OBJETIVOS	4
HIPÓTESIS	5
MÉTODO	6
FILOGENIA Y REGISTRO FÓSIL	7
Filogenia	7
Registro fósil	7
GEOGRAFÍA DEL ALTIPLANO MEXICANO	10
El Altiplano Mexicano	10
La cuenca del sistema Lerma-Santiago	12
Cuencas periféricas	12
<i>Río Pánuco y Cuenca de México</i>	12
<i>Río Balsas</i>	12
<i>Lagos michoacanos</i>	12
<i>Lagos de Sayula</i>	12
<i>Ríos de la vertiente pacífica</i>	13
<i>Río San Pedro Mezquital</i>	13
HISTORIA GEOGRÁFICA DEL ALTIPLANO MEXICANO	13
Panorama general	13
La cuenca del río Lerma y cuencas periféricas	15
<i>Lagos michoacanos</i>	19
<i>La Cuenca de México</i>	20
<i>Cuencas de la Mesa del Norte</i>	20

DISTRIBUCIÓN	21
El Área de distribución	21
Distribución	21
<i>Ambiente físico y hábitat</i>	21
<i>Generalidades</i>	22
<i>Base de datos</i>	28
<i>Distribución</i>	28
<i>Distribución y filogenia</i>	35
BIOGEOGRAFÍA	43
La ictiofauna continental mexicana	43
Biogeografía de peces de agua dulce	44
Dispersión y vicarianza	44
RESULTADOS	46
Curva de descubrimientos	46
Los eventos de especiación en el tiempo	47
Análisis de parsimonia de Brooks	48
<i>Relaciones entre áreas</i>	48
Historia de las especies	57
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	60
REFERENCIAS	64
APÉNDICE	71

ÍNDICE DE MAPAS

La frontera entre las regiones Neártica y Neotropical	5
Localidades fosilíferas	9
Hipsometría del área de estudio	11
Provincias fisiográficas en el área de estudio	11
Hidrografía del área de estudio	14
Cuencas hidrográficas en el área de estudio	14
Paleohidrografía, Mioceno Temprano-Medio	18
Paleohidrografía, Mioceno Tardío-Plioceno Temprano	18
Paleohidrografía, lago Jalisco	19
Cuencas ocupadas por goodeinos	23
Distribución sobre hidrografía	29
Distribución sobre hipsometría	29
Distribución del género <i>Allodontichthys</i>	36
Distribución de <i>Ilyodon furcidens</i> y <i>Xenotaenia resolanae</i>	36
Distribución de <i>Ilyodon whitei</i>	37
Distribución de <i>Goodea atripinnis</i>	37
Distribución de <i>Allophorus robustus</i> y del género <i>Chapalichthys</i>	38
Distribución de <i>Ameca splendens</i> y <i>Xenotoca variata</i>	38
Distribución de <i>Xenophorus captivus</i> y del género <i>Xenotichthys</i>	39
Distribución del género <i>Zoogoneticus</i>	39
Distribución de <i>Ataeniobius toweri</i> y del género <i>Characodon</i>	40
Distribución del género <i>Allotoca</i>	40
Distribución de <i>Hubbsina turneri</i> y del género <i>Girardinichthys</i>	41
Distribución del género <i>Skiffia</i>	41
Las tribus de la subfamilia Goodeinae	42
Regionalización ictiológica de México	43
Distribución del género <i>Chirostoma</i>	62

RESÚMEN

La familia Goodeidae es un grupo monofilético y diverso de peces dulceacuícolas distribuidos mayoritariamente en la Mesa Central del Altiplano Mexicano y Eje Neovolcánico. El complejo relieve de estas provincias es resultado de una historia de intensa actividad geológica y cambio geográfico, cambio que ha involucrado necesariamente a la red hidrográfica en el área y a sus habitantes. La edad mínima del grupo está dada por la especie fósil *Tapatia occidentalis*, hallada en depósitos del Mioceno Tardío o Pleistoceno Temprano. Se puso a prueba la hipótesis que las distribuciones de las especies de la familia son debidas principalmente a vicarianza geográfica generando cladogramas de áreas mediante Análisis de Parsimonia de Brooks. Para tal fin se utilizaron una filogenia molecular reciente y la información distribucional. Las cuencas hidrográficas fueron usadas como áreas de endemismo. Previamente se analizó el progreso temporal de las descripciones y descubrimientos de las especies para conocer el estatus de recolecta del grupo. Se generaron mapas de distribución para las especies de la familia con un Sistema de Información Geográfica, utilizando registros de varias colecciones disponibles en línea. Se reconstruyó parcialmente la historia geográfica de la zona de distribución con énfasis en los cuerpos de agua. Se exploró someramente la distribución de los eventos de especiación en el tiempo. Se buscaron correlatos entre eventos de cambio geográfico y eventos de especiación; se utilizaron para ello fechas de divergencia previamente calculadas para la filogenia mencionada mediante un reloj molecular. Se reconstruyeron parcialmente las historias de los linajes de la familia.

La curva de descubrimiento de especies sugiere que la familia está bastante bien recolectada. En los cladogramas de áreas generados se encontró una cantidad considerable de homoplasia, debida seguramente a la ocurrencia natural de extinción y dispersión, y cuya proporción muy probablemente disminuiría si fueran incluidos en el análisis más grupos. El tipo de distribución de la familia Goodeidae y la escasez de filogenias publicadas hace difícil la inclusión de grupos adicionales. La vicarianza en los cuerpos de agua puede ocurrir como consecuencia de varios fenómenos geodinámicos: el vulcanismo, la orogenia y el levantamiento o hundimiento; y la dispersión solamente por captura fluvial. Ambos procesos han jugado un papel importante en la historia filogenética y distribucional de la familia. El conocimiento geológico de la zona de estudio es aún parcial en espacio y tiempo por lo que resulta difícil identificar los eventos causantes de especiación y la historia de la familia puede ser reconstruida sólo hasta cierto nivel de resolución.

INTRODUCCIÓN

Biogeografía

Biogeografía. La biogeografía es la disciplina biológica que busca explicar la distribución geográfica de los organismos a través del tiempo. Se puede hablar de una biogeografía descriptiva, cuyo quehacer es la caracterización de dichas distribuciones, y de una biogeografía interpretativa, cuyo fin es dar explicación a las mismas. La caracterización y la interpretación son fases sucesivas de un trabajo biogeográfico.

Biogeografía histórica y ecológica. La biogeografía interpretativa ha sido tradicionalmente dividida en dos áreas: la biogeografía histórica y la biogeografía ecológica. La primera considera una escala espacio-temporal grande, es decir tiempo evolutivo y espacio regional o mayor (continental, hemisférico, planetario). Además suele involucrar a grupos taxonómicos supraespecíficos, incluso con afinidades filogenéticas y ecológicas distintas, e invoca procesos de largo término que, por lo mismo, han operado mayormente en el pasado. Las glaciaciones, la deriva continental y los grandes procesos geodinámicos son ejemplos de eventos usados por la biogeografía histórica para explicar las distribuciones actuales de los organismos. Esta disciplina se relaciona de manera estrecha con las ciencias de la Tierra, con la paleontología y con la sistemática. La biogeografía ecológica, en cambio, suele operar a una escala de tiempo menor (justamente: tiempo ecológico) y a menudo a una escala espacial regional o menor. Los estudios de este tipo de biogeografía suelen abarcar un número menor de especies que los de biogeografía histórica, y los mecanismos a través de los cuales explica las distribuciones de los organismos, principalmente las interacciones bióticas y los parámetros abióticos del ambiente, operan en el presente.

Aunque la distinción entre biogeografía histórica y ecológica es útil y fundamentada, resulta conveniente no perder de vista que en última instancia ambas son aproximaciones al estudio de un mismo fenómeno. Las distribuciones de los organismos son producto de fuerzas distintas que actúan en el presente y que han actuado en el pasado, unas sobre las otras, para dar un resultado final. Los factores históricos que influyeron en el pasado sobre la distribución de algún grupo particular pueden en el presente seguir actuando, y factores ecológicos como los que en el presente determinan su distribución seguramente actuaron también en el pasado, y a lo largo de toda su historia. Algunas disciplinas de aparición reciente como la filogeografía, la geografía ecológica y la macroecología han incorporado elementos de ambos enfoques al suyo.

Tipos de estudio biogeográfico y breve desarrollo histórico. El campo de estudio biogeográfico puede ser dividido en tres áreas según su objeto de estudio (Espinosa y Llorente 1993): 1) los estudios sobre la variación geográfica de la riqueza de especies y 2) sobre la distribución geográfica de las formas de vida, que caen en el ámbito de la biogeografía ecológica, y 3) los estudios sobre la distribución geográfica de taxones, que caen mayormente en el ámbito de la biogeografía histórica. La naturaleza del presente trabajo es de este último tipo, siendo el taxón bajo estudio la familia de peces Goodeidae. Los estudios sobre la distribución geográfica de taxones han sido abordados por cinco disciplinas de la biogeografía, la primera de carácter ecológico y las demás de carácter histórico: la biogeografía fenética, la biogeografía de la dispersión, la panbiogeografía, la biogeografía filogenética y la biogeografía cladística.

La biogeografía fenética se encarga de estudiar las áreas de distribución en términos de forma, tamaño, barreras asociadas, etc. y de clasificar las distintas biotas con base en su similitud general. La biogeografía de la dispersión busca encontrar las zonas o localidades geográficas donde se originaron las especies (los centros de origen) y reconstruir la ruta a través de la cual se dispersaron a partir de ese centro para ocupar un área, actualmente o en el pasado. Asimismo, estudia el endemismo generado cuando presume que más de un taxón ha seguido la misma ruta para llegar a determinada región. En su

concepción original, el dispersionismo como escuela postulaba que la totalidad de los patrones de distribución podían ser explicados mediante dispersión, postura que ha quedado ya invalidada sin que esto signifique que las corrientes actuales nieguen la ocurrencia de la misma (Rosen 1978). Muy relacionado con el estudio de las rutas de dispersión está el estudio de los propios medios de dispersión de los organismos y de las barreras geográficas implicadas.

La biogeografía filogenética, la panbiogeografía y la biogeografía cladística son las tres escuelas biogeográficas más recientes, desarrolladas a partir de la segunda mitad del siglo XX. Las tres pueden ser consideradas enfoques filogenéticos porque toman en cuenta la filogenia de los organismos, a la cual confieren distintos grados de importancia, para desarrollar sus explicaciones. Tanto la biogeografía filogenética de Willi Hennig (1950), primera en aparecer pero de impacto demorado, como la de Brundin (1966) señalaron la necesidad de un fundamento filogenético sólido en la explicación biogeográfica. La panbiogeografía, desarrollada por Léon Croizat (1958, 1964) y posteriormente formalizada por los biogeógrafos neozelandeses R.C. Craw, J.R. Grehan y M.J. Heads, rechazó las explicaciones de la escuela dispersionista y en su lugar propuso al proceso de especiación por vicarianza geográfica (aunque no con estos términos) como el proceso que explicaría la distribución de plantas y animales sobre el globo. Croizat (1958) promovió un método más riguroso para poner a prueba las hipótesis biogeográficas (método panbiogeográfico), hizo énfasis en la influencia del cambio geográfico sobre las distribuciones de los organismos (“Gea y Biota evolucionan juntas”) y en la necesidad y conveniencia de analizar biotas enteras. La biogeografía cladística, paradigma actual, es una integración de la sistemática filogenética (cladismo) de Hennig (1950) con la panbiogeografía (biogeografía de la vicarianza) de Croizat, llevada a cabo principalmente por Gareth Nelson y Norman Platnick (Morrone 2001a, Espinosa *et al.* 2002). La escuela adopta la idea de concordancia entre patrón biogeográfico y patrón filogenético y la pone a prueba utilizando la metodología cladista. La concordancia, como la biogeografía de la vicarianza propone, se debe a que los procesos de vicarianza geográfica afectan a biotas enteras y resultan en patrones generalizados de distribución, reconocibles como consecuencia de la especiación por ellos promovida. Las áreas de endemismo son tratadas en el análisis biogeográfico cladista de forma análoga a las especies en el análisis filogenético y representadas en cladogramas llamados cladogramas de áreas (Platnick y Nelson 1978).

La panbiogeografía y la biogeografía cladística, los enfoques más recientes y de mayor influencia y aceptación actual, comparten algunos fundamentos teóricos aunque difieren en sus metodologías y en el énfasis que cada uno da a los procesos involucrados. La panbiogeografía se centra en el análisis geográfico y admite influencia mutua entre las evidencias filogenética y distribucional, mientras que la biogeografía cladística parte del análisis filogenético y genera una explicación geográfica con base en él. La biogeografía cladística, de mayor importancia, sigue siendo objeto de desarrollo y de discusión. La escuela requiere, particularmente, hallar maneras de incorporar eventos de dispersión, eventos de especiación simpátrica y evidencia paleontológica a su marco estructural y de análisis, que resulten satisfactorias (Ronquist 1997, Brown y Lomolino 1998).

La dinámica distribucional de los organismos a través del tiempo es un fenómeno complejo que no se ajusta a un enfoque dispersalista, panbiogeográfico, vicariancista o cladista estricto, sino que requiere de la conjunción de toda la evidencia disponible y de la atención a toda la gama de procesos involucrados para construir explicaciones satisfactorias; y puede ser abordado usando métodos analíticos distintos.

Biogeografía y evolución. Todo conjunto de organismos ocurre necesariamente en un cierto espacio geográfico, definido como el área de distribución. El escenario geográfico impone sobre los organismos ciertas condiciones que contribuyen a determinar su distribución, abundancia y procesos relacionados con éstos (como migración, flujo génico, cuellos de botella) y que al cambiar en el tiempo pueden arrastrar a los organismos a cambiar con ellas. El área de distribución es por lo tanto variable en el tiempo; y esta variación forma parte importante de la historia evolutiva de cualquier grupo.

La evolución puede ser concebida, de manera simple, como un proceso que consta de tres dimensiones: forma, espacio y tiempo. Bajo esta concepción corresponde a la ecología estudiar la relación entre forma y espacio, a la sistemática la relación entre forma y tiempo, y a la biogeografía la relación entre espacio y tiempo (Morrone 2000). Dicho de otra forma, la biogeografía estudia la dimensión espacial de la evolución. El estudio de las áreas de distribución y su historia está relacionado sobre todo con los procesos evolutivos de diferenciación y especiación y por lo tanto de generación de diversidad, y dada la escala a la que opera la biogeografía, también con la ecología de comunidades. La especiación puede ocurrir principalmente bajo dos condiciones espaciales o de distribución: simpatria y alopatría. El análisis biogeográfico puede hallar evidencia que favorezca a uno u otro modo de especiación para pares de especies particulares, y el acúmulo de estudios sugerir las frecuencias relativas de ambos en la naturaleza. También puede revelar información sobre tasas de evolución (Rosen 1978), porque si se conocen las historias de varios grupos en un área y los eventos de especiación en dichos grupos han sido atados a eventos de vicarianza geográfica en el área, las tasas en estos grupos pueden ser comparadas.

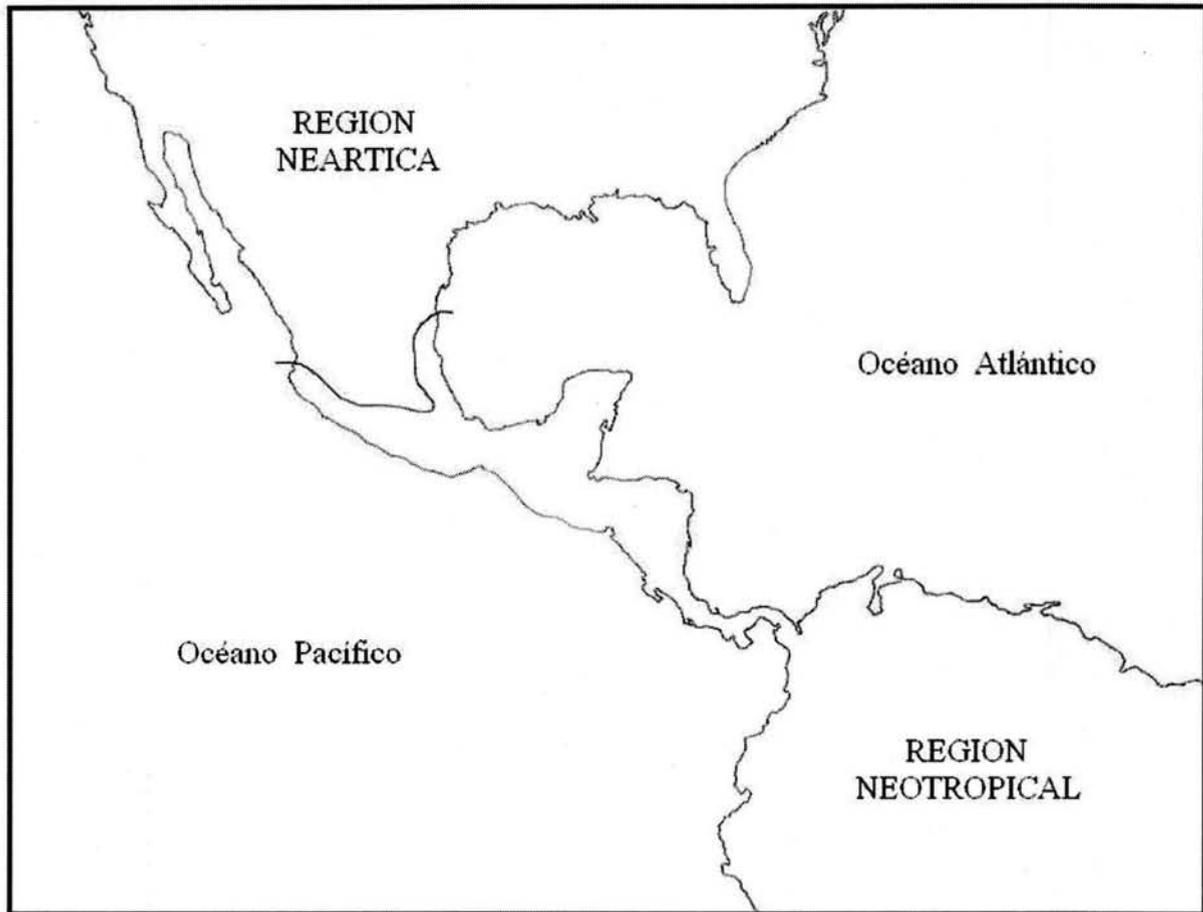
Biogeografía de México. México es un país con alta diversidad biológica, incluido en la lista de los llamados países megadiversos (Mittermeier y Goetsch 1992, Mittermeier 1998). Factores como la heterogeneidad ambiental, una geografía compleja o una historia biogeográfica particular pueden producir valores altos de diversidad, y en México concurren los tres (Flores y Gerez 1994, Toledo 1998). La alta biodiversidad en México está compuesta en mayor proporción por el componente de diversidad β — la diversidad debida al recambio de especies en el espacio— que por el componente α — la diversidad producto del número de especies (Sarukhán *et al.* 1996). Esto se debe a su vez, en buena medida, a que dentro del territorio mexicano se encuentra la transición entre las dos grandes regiones biogeográficas del continente americano, las regiones Neártica y Neotropical (Mapa 1). Esta situación confiere a la zona un interés especial. La transición entre estas regiones ocurre entre las latitudes de los 17° y 24° N, y es producto de la unión y posterior intercambio biótico entre América del Sur y América del Norte. La frontera entre regiones es más sureña a lo largo del Altiplano Mexicano y más norteña en las llanuras costeras que lo flanquean. Esta forma es evidencia de la barrera que el Altiplano, en particular el Eje Neovolcánico, ha presentado a la dispersión. A lo largo de las llanuras costeras del Pacífico y del Golfo la dispersión ha sido más fácil, y diversos grupos de origen neotropical han podido invadir zonas más norteñas a través de ellas que por las zonas montañosas.

La familia Goodeidae

La familia Goodeidae comprende unas 37 especies (Webb *et al.* 2004) de pequeños peces dulceacuícolas, distribuidos casi exclusivamente en el Altiplano Mexicano. Las especies de la subfamilia Goodeinae, encontradas exclusivamente en territorio mexicano, poseen viviparidad verdadera y exhiben una diversidad que ha llamado la atención de distintos autores, sobre todo dada la limitada extensión de su distribución. Ésta ha sido objeto de atención también por mostrar coincidencia con ciertos rasgos geológicos del Altiplano, lo que sugiere que la historia del grupo ha estado correlacionada con la historia de esta provincia fisiográfica (Miller y Smith 1986).

OBJETIVOS

El objetivo principal de este trabajo es explicar la distribución de la familia Goodeidae y sus especies a partir de la reconstrucción de su historia biogeográfica y atendiendo a ciertas características de su biogeografía ecológica.



Mapa 1. La frontera entre las regiones Neártica y Neotropical (redibujado de varias fuentes).

Como objetivos secundarios se busca:

- Contribuir al entendimiento de la historia biogeográfica de la zona de estudio y dar elementos de referencia para el estudio de otros grupos en la zona.
- Caracterizar con la mayor precisión posible la distribución histórica de las especies de la familia Goodeidae. Ésta puede ser un parámetro importante para definir el grado de amenaza sobre las mismas.
- Crear una base de datos actualizable con la información distribucional de la familia.

HIPÓTESIS

La hipótesis sobre la cual se sustenta este trabajo es que la distribución de la familia Goodeidae y sus especies es resultado principalmente de los eventos de vicarianza geográfica en la zona. Es decir, los eventos de especiación en la familia han sido en mayor parte consecuencia del aislamiento geográfico causado por eventos de vicarianza en los linajes ancestrales. La partición de esas poblaciones ancestrales

ha respondido a procesos geológicos y geomorfológicos ocurridos en el área de distribución y ha conducido a procesos de especiación alopátrida. Tanto la filogenia de la familia como la distribución actual de sus especies son producto de dichos eventos de vicarianza.

MÉTODO

En la elaboración de este trabajo se revisó la bibliografía referente a los siguientes temas: a) los fundamentos teóricos de la biogeografía histórica y su metodología de análisis, b) las descripciones de las especies de la familia y su taxonomía, c) las distintas filogenias de la misma, d) el registro fósil, e) la geografía e historia geológica de la zona de estudio, f) las hipótesis biogeográficas existentes sobre la familia, la zona y otros grupos con distribución similar, y g) los procesos geomorfológicos asociados con los cuerpos de agua lénticos y lóticos.

Se graficó el número de especies descubiertas en el tiempo para tener la certeza de que se trabajaría con un grupo bien conocido. La distribución de las especies fue caracterizada con detalle. Para la elaboración de los mapas de las áreas de distribución se construyó una base de datos con los registros de recolecta provenientes de varias colecciones. Los datos fueron en su mayor parte del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (UMMZ) y en menor proporción de otras colecciones de instituciones extranjeras, disponibles en línea a través de la base de datos NEODAT, y de recolectas propias del Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la UNAM, lugar donde se realizó este trabajo. Los registros fueron verificados y en su caso georreferidos usando cartas geográficas (escalas 1:50 000 y 1: 250 000) de la zona de estudio. La información de la base de datos fue vertida en el SIG ArcView *ver. 3.2* para generar mapas digitales, que fueron construidos usando cartografía topográfica e hidrográfica elaborada por la Conabio y disponible en línea.

Se exploró la distribución en el tiempo de los eventos de especiación en la familia. Se generaron cladogramas de áreas mediante análisis de parsimonia de Brooks (APB) (Brooks 1985, 1990, 2001) usando los programas WinClada *ver 1.00.08* (Nixon 2002) y NONA *ver 2.0* (Goloboff 1993). El análisis se basó en la filogenia molecular obtenida por Webb *et al.* (2004). En todos los casos se utilizó la opción de búsqueda heurística y solo se presentan árboles no ambiguos. Los cladogramas obtenidos fueron revisados e interpretados a la luz de la historia geográfica de la región. Las cuencas hidrográficas fueron escogidas como áreas de endemismo.

El APB es una forma extendida del análisis de parsimonia de endemismos (APE) de la metodología panbiogeográfica; incorpora no sólo información distribucional sino también filogenética. El APB encuentra el o los cladogramas de áreas más parsimoniosos dada la presencia o ausencia de cada especie en las áreas de endemismo, y reconstruye la distribución de las especies ancestrales (Brooks *et al.* 2001). Las especies cuyas distribuciones son congruentes con un escenario de vicarianza simple aparecen en el análisis como sinapomorfías y aquellas que no se ajustan, lo hacen como caracteres homoplásticos. La homoplasia biogeográfica consta de extinción (análoga a la reversión) y dispersión (análoga a la convergencia). En general, se buscan cladogramas con la menor cantidad de homoplasia, pero es indudable que en la historia de cualquier grupo ocurren eventos de dispersión y extinción, e instancias de no respuesta a la vicarianza.

La dispersión post-especiación o expansión del área de distribución y la falta de respuesta a la vicarianza producen distribuciones en las que una o más especies ocurren en más de un área, problema tipificado en la metodología biogeográfica como 'taxones ampliamente distribuidos' (*widespread taxa*). La dispersión pre-especiación, o especiación por dispersión y la especiación simpátrica generan

distribuciones en las que más de una especie ocupa un área, y este problema ha sido tipificado como 'distribución redundante' (*redundant taxa*). Estos cuatro fenómenos más la extinción, y en su caso la posible falta de detección por muestreo incompleto, fuentes adicionales de incertidumbre, ocultan el posible patrón generado por especiación vicariante. El APB permite hallar las relaciones o patrones generales entre áreas y también, al identificar aquellos casos que no se ajustan al patrón general de vicarianza, los eventos de dispersión y extinción e instancias de falta de respuesta a la vicarianza (Brooks *et al.* 2001). Brooks *et al.* (2001) han propuesto un refinamiento del método, llamado por ellos APB secundario, que permite identificar estos casos puntualmente mediante la duplicación de las áreas problemáticas, de manera que los datos debidos a vicarianza se agrupan en una de las áreas duplicadas y los datos debidos a dispersión en la otra.

FILOGENIA Y REGISTRO FÓSIL

Filogenia

La familia Goodeidae se clasifica en el orden Cyprinodontiformes (Parenti 1981, Nelson 1994). Como grupo hermano a ella se han asociado las familias Cyprinodontidae (Parenti 1981), con distribución en el suroeste de los E.U.A., América central, las Indias Orientales, norte de Sudamérica, norte de África y el Mediterráneo; y *Profundulidae* (Costa 1998, Webb *et al.* 2004), distribuida en el sureste mexicano y norte de América central. En el estudio de la sistemática interna de la familia destacan los trabajos de Hubbs y Turner (1939), Uyeno *et al.* (1983), Grudzien *et al.* (1992) y, más recientemente, Webb (1998), Webb *et al.* (2004) y Doadrio y Domínguez (en prensa). El trabajo de Webb *et al.* (2004), elaborado en colaboración con el Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología, es el fundamento filogenético y taxonómico de este trabajo.

La familia es monofilética y está dividida en las subfamilias Goodeinae y *Empetrichthyinae*. La subfamilia Goodeinae puede ser subdividida en las tribus *Allodontichthyini*, *Chapalichthyini*, *Girardinichthyini* y *Characodontini*. *Profundulus* y el grupo *Empetrichthys* + *Crenichthys* (*Empetrichthyinae*) aparecen en la filogenia como grupos hermanos alternativos al clado de los goodeinos. El grupo de los empetrichtinos, considerado antes parte de la familia *Cyprinodontidae* (Rosen 1964) o incluso una familia aparte (*Empetrichthyidae* según Miller 1986), contiene sólo dos especies vivientes, dos que podrían estar extintas (*Crenichthys nevadae* y *Empetrichthys merriami*) y una fósil, y fue incluido en la familia Goodeidae por Parenti (1981) con base en caracteres osteológicos. Siguiendo a este autor y a Costa (1998), es la familia *Profundulidae*, con su único género *Profundulus*, el grupo considerado hermano de la familia Goodeidae (Figura 1).

Recientemente se ha descrito una nueva especie de goodeido, *Allotoca zacapuensis*, endémica del lago de Zacapu (Meyer *et al.* 2001). Esta especie no se incorporó al APB, y aunque su posición en la filogenia del género *Allotoca* se desconoce, su distribución restringida permite incorporarla al análisis geográfico.

Registro fósil

El registro fósil de la familia está compuesto por los restos de seis especies actuales y dos extintas provenientes de cuatro localidades, como se muestra en la Tabla 1 y en el Mapa 2. Todos los fósiles de las especies vivientes ocurren dentro de las distribuciones actuales de las mismas y son poco informativos, indican sólo la fecha mínima de la presencia de la especie en la localidad en la que se hallan (Patterson

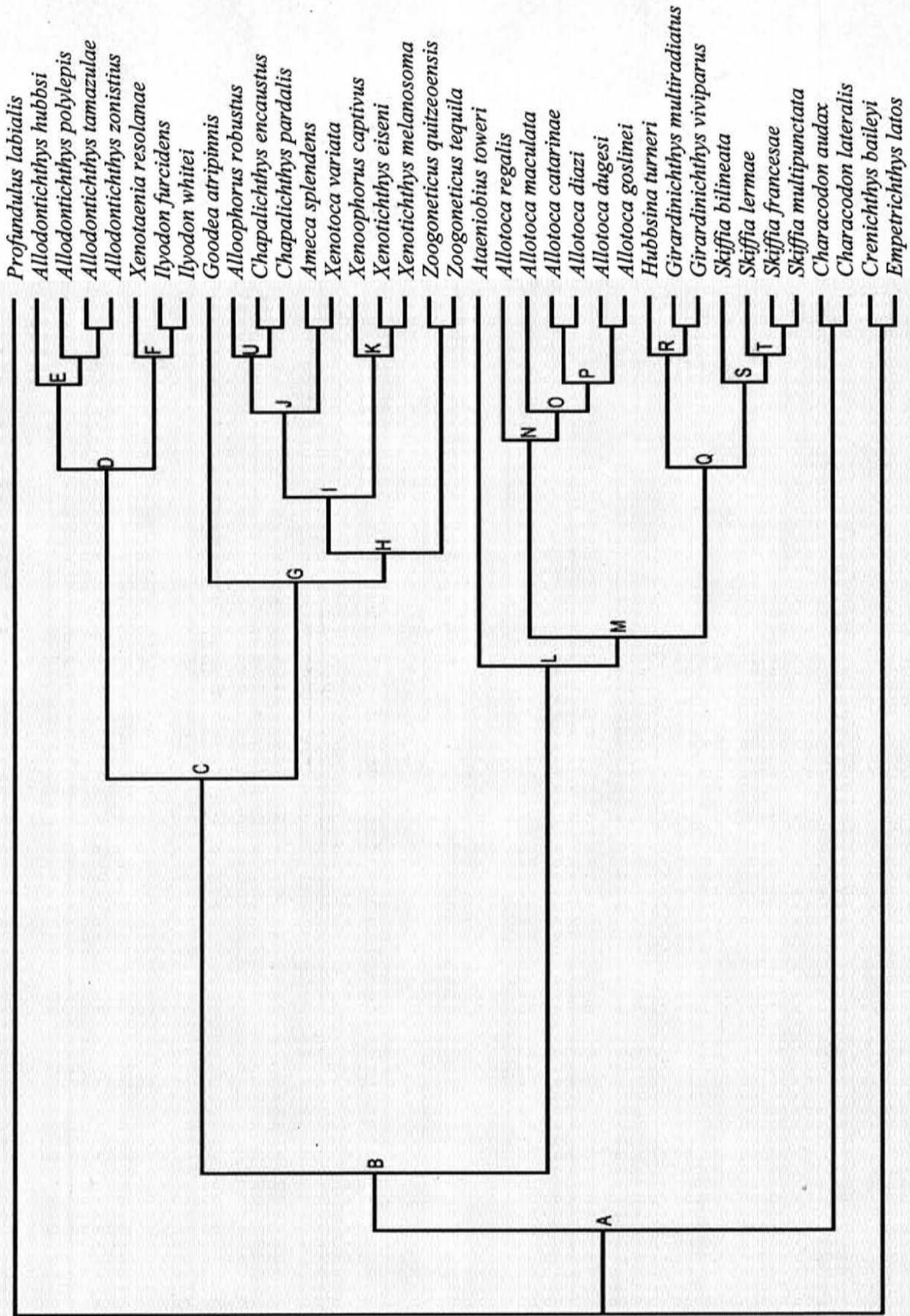
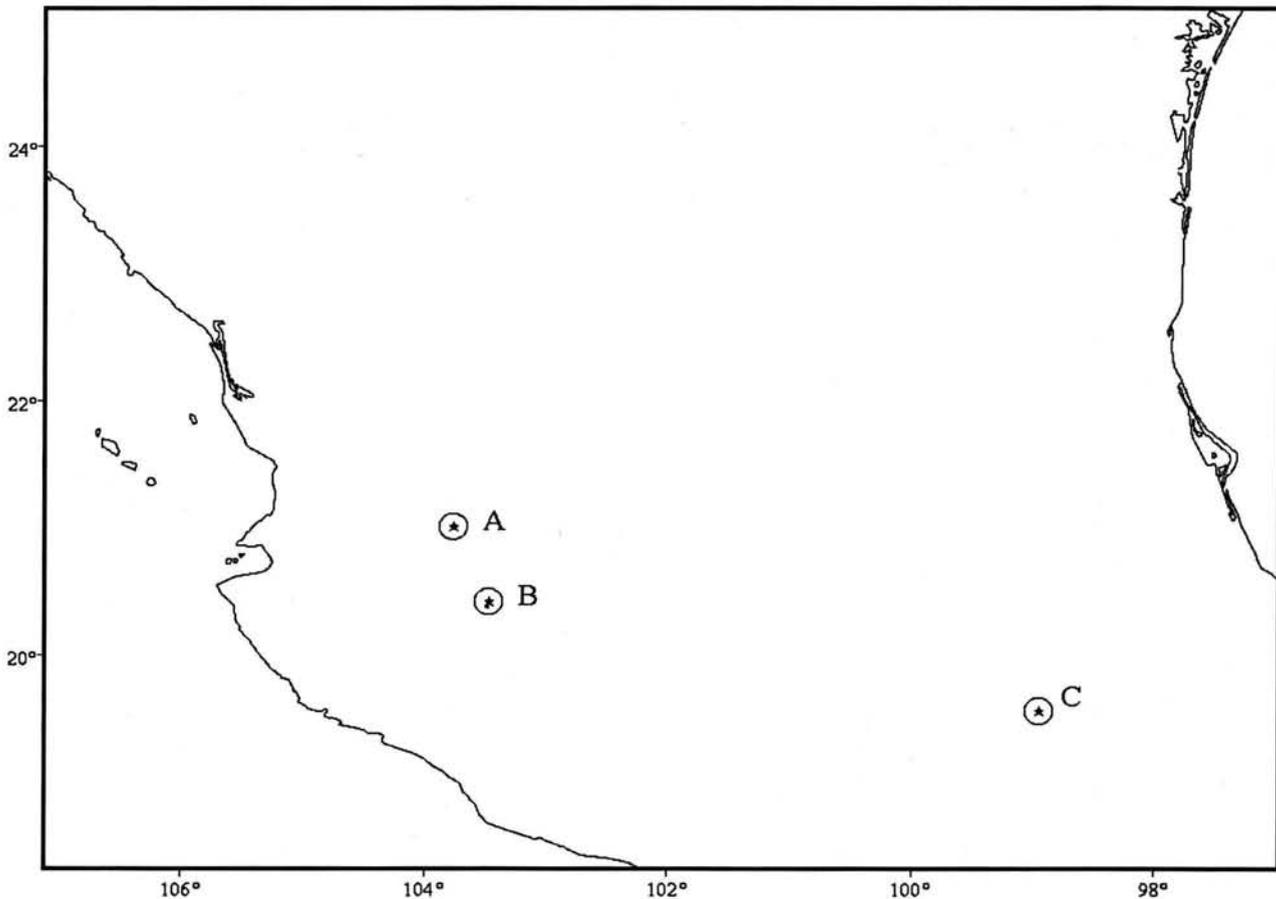


Figura 1. Arbol filogenético de la familia Goodeidae, elaborado a partir de dos segmentos del gen mitocondrial COI y región control bajo supuesto de parsimonia (tomado de Webb et al. 2004).

Tabla 1. Registro fósil de la familia Goodeidae.

ESPECIE	LOCALIDAD	EDAD
<i>Allophorus robustus</i>	Cantera de Jocotepec, Jocotepec, Jal., pertenece a la Formación Chapala, Miembro Jocotepec. Sedimentos fluviales	Pleistoceno Tardío, probablemente Sangamon Tardío-Wisconsin
<i>Ameca splendens</i>		
<i>Xenotoca sp.</i>		
<i>Goodea atripinnis</i>		
<i>Chapalichthys encaustus</i>		
<i>Girardinichthys viviparus</i>	Cerro de Tlapacoya, Edo. de Méx.	Pleistoceno Tardío, 24,000 a 14,770 aap
<i>Tapatia occidentalis</i>	Barranca de Santa Rosa, Amatitán, Jal. Formación Chapala	Mioceno Tardío – Plioceno Temprano
<i>Empetrichthys erdisi</i>	Bosque Nacional de Santa Barbara, condado de Los Angeles, California	Plioceno Medio



Mapa 2. Localidades fosilíferas de la subfamilia Goodeinae. A: Barranca de Santa Rosa, B: Cantera de Jocotepec, C: Cerro de Tlapacoya.

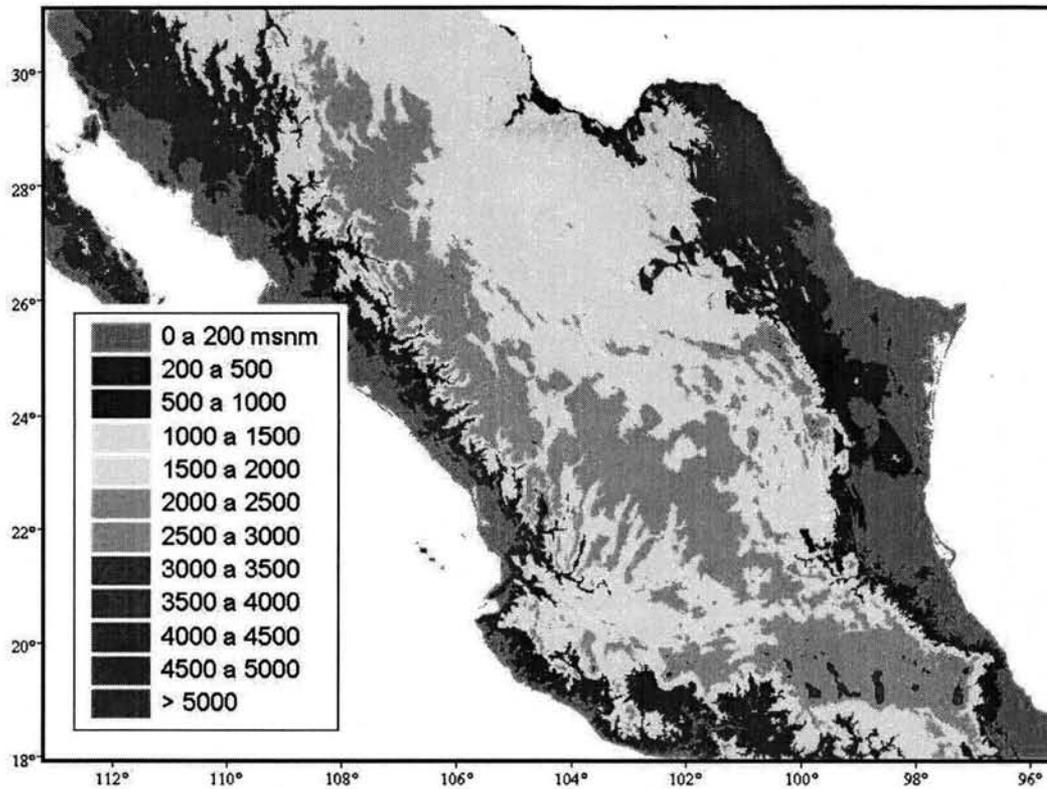
1981). El fósil de *Empetrichthys erdisi* indica la fecha mínima de la existencia del género *Empetrichthys* y su presencia en una localidad cercana a la distribución actual. La especie fósil *Tapatia occidentalis*, el registro más antiguo de un pez dulceacuícola en México, indica, de manera similar, la edad mínima del grupo de los goodeinos y su presencia dentro del área de distribución actual del grupo. El material en el que han sido hallados los ejemplares de *T. occidentalis* sugiere un ambiente lacustre de baja energía (Guzmán *et al.* 1998). Este fósil ha sido utilizado por Webb *et al.* (2004) para calibrar un reloj molecular para la familia.

GEOGRAFÍA DEL ALTIPLANO MEXICANO

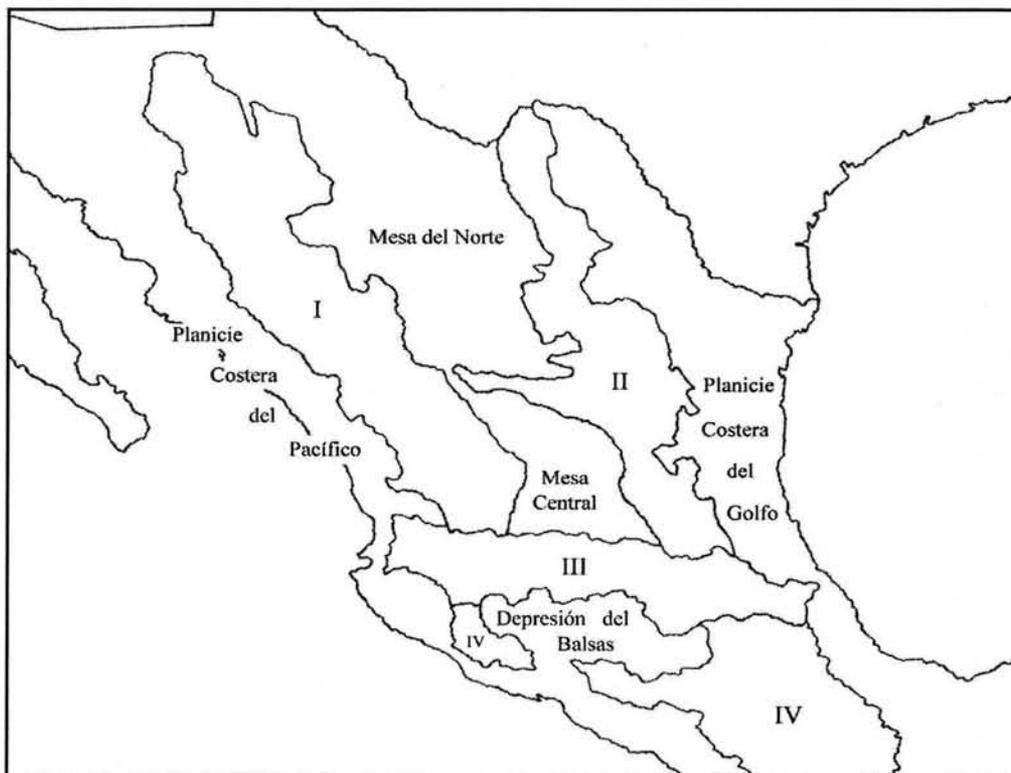
El Altiplano Mexicano

El territorio mexicano puede ser dividido de manera general en dos grandes áreas: las planicies costeras y las áreas elevadas. La transición entre ambas, constituida por serranías, suele ser abrupta, de manera que la mayoría del territorio cae en alguna de las dos categorías. La extensión de tierras elevadas más importante del territorio es la provincia fisiográfica del Altiplano Mexicano.

El Altiplano Mexicano es una meseta de gran extensión, delimitada en el norte (de manera artificial) por la frontera con los E.U.A., en el oeste por la Sierra Madre Occidental, en el este por la Sierra Madre Oriental y al sur por el Eje Neovolcánico. Su altitud promedio es de 1400 msnm aproximadamente. Tiene la mayor elevación en su zona sureste y la menor en su extremo noreste. El Altiplano es dividido en dos grandes provincias: la Mesa del Norte y la Mesa Central, mesetas separadas por dos sierras dispuestas en dirección NW-SE, las Sierras de Zacatecas y de Guanajuato (Tamayo 1962). La primera comprende al área desde el extremo norte del Altiplano hasta la latitud aproximada de los 22° N, y es continuación de la región conocida como *Basin and Range Province* del suroeste de los E.U.A. Se trata de una zona árida cuyas cuencas son endorreicas a excepción de la cuenca del Río Bravo que parcialmente contiene, y cuya altitud va de los 600 a los 1200 msnm a lo largo de su extremo norte (E a W), a los 1800 msnm en su extremo sur. La Mesa Central es de menor extensión, más húmeda, más elevada—1400 msnm en su parte oeste a 2600 msnm en el valle de Toluca— y con una topografía más complicada producto sobre todo de un vulcanismo intenso. La Mesa Central es principalmente drenada por el río Lerma y en sus límites por las corrientes altas de los ríos Pánuco, Balsas, Coahuayana, Armería, Ameca y otros menores. Dentro de la mesa se encuentra la región conocida como el Bajío, una gran depresión comprendida aproximadamente entre las ciudades de Celaya, Querétaro, Guanajuato, La Piedad y Salamanca. Se encuentran también en la mesa y en el Eje Neovolcánico las cuencas cerradas de los lagos de Yuriria, Pátzcuaro, Zirahuén, Cuitzeo, Sayula, Totolcingo, la cuenca de México y otros cuerpos menores; así como múltiples valles constituidos por lechos lacustres secos (Tamayo 1962, West 1964, Tamayo y West 1964). La Sierra Madre Oriental es una cordillera dispuesta en dirección Nor-noroeste, con una longitud de unos 1200 km, elevación promedio superior a los 1500 msnm y cuyas estructuras características son los plegamientos. Atraviesa los estados de Puebla, Querétaro, Hidalgo, San Luis Potosí, Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila. La Sierra Madre Occidental es una cordillera volcánica con orientación Nor-noroeste, de unos 1300 km de longitud y altitud promedio superior a los 2000 msnm. Es menos conocida que su contraparte oriental debido al difícil acceso de su fisiografía y atraviesa los estados de Jalisco, Nayarit, Zacatecas, Durango, Sinaloa, Chihuahua y Sonora. El Eje Neovolcánico es una meseta volcánica que ocurre más o menos a lo largo de los paralelos 19 y 20 N a través del territorio mexicano, prácticamente de costa a costa y cubriendo unos 800 km. Constituye el límite sureño del Altiplano y Mesa Central. Su altitud promedio es de 1000, 1600 y 2300 msnm en sus partes oeste, central y este respectivamente (Mapas 3 y 4). Al Eje Neovolcánico pertenecen las cordilleras más elevadas y los aparatos volcánicos más importantes del país; de oeste a este:



Mapa 3. Hipsometría del Altiplano Mexicano y áreas adyacentes (a partir de Conabio).



Mapa 4. Provincias fisiográficas en el área de estudio (redibujado de varias fuentes). I – Sierra Madre Occidental, II – Sierra Madre Oriental, III – Eje Neovolcánico, IV – Sierra Madre del Sur.

Volcán de Colima (3850 m), Nevado de Colima (4240 m), Pico de Tancitaro (3600 m), Volcán Nevado de Toluca (4600 m), Sierra de Las Cruces, Sierra del Ajusco, Sierra Nevada con sus volcanes Iztaccíhuatl (5300 m) y Popocatepetl (5400 m), Volcán La Malinche (4400 m), Cofre de Perote (4200 m) y Pico de Orizaba (5750 m) (Tamayo 1962, Tamayo y West 1964).

Suelen trazarse límites definidos entre las sierras y provincias arriba descritas, pero esto responde a fines prácticos. Los límites son un tanto arbitrarios y en realidad no existe una demarcación clara entre las mismas (Tamayo y West 1964, West 1964, De Cserna 1989).

La cuenca del sistema Lerma-Santiago

El sistema fluvial Lerma-Santiago es el mayor y más importante de la Mesa Central y Eje Neovolcánico Transversal. El río Lerma se origina en el valle de Toluca y fluye hacia el noroeste a través de una serie de valles y depresiones, atraviesa el Bajío en dirección oeste y llega finalmente a la depresión y lago de Chapala, descendiendo aproximadamente 1 km en el recorrido. El Lerma tiene a lo largo de su descenso una pendiente y flujo moderados que sólo se ven interrumpidos en dos importantes caídas, la primera después de la depresión de Tepuxtepec y la segunda después del valle de La Piedad (entre La Piedad y Yurécuaro). La primera marca la entrada al Bajío y la segunda el paso del Bajío a la depresión de Chapala. El lago de Chapala es drenado por el río Grande de Santiago, que fluye en la misma dirección general que el Lerma y que es una continuación natural fisiográfica (aunque no necesariamente geológica o biogeográfica) del mismo. Poco después de abandonar Chapala, en Juanacatlán, el río tiene una caída tras la cual abandona la mesa por el norte para atravesar la Sierra Madre Occidental y desembocar en el Océano Pacífico, al noroeste de Tepic. Ambos ríos reciben tributarios importantes provenientes sobre todo del norte a lo largo de su cauce, los ríos Verde, Juchipila, Bolaños y Huaynamota en el caso del Grande de Santiago y los ríos Turbio y Duero en el caso del Lerma (Waitz 1943, Tamayo 1962).

Cuencas periféricas

Río Pánuco y Cuenca de México. Al este de la cuenca del Lerma se encuentran las cuencas del río Pánuco y de México. La barrera entre Lerma y Pánuco la constituye la Sierra de Guanajuato y entre Lerma y Cuenca de México la Sierras de Las Cruces. El sistema del río Pánuco tiene sus orígenes en el Altiplano y atraviesa la Sierra Madre Oriental y planicie del Golfo para desembocar en el Océano Atlántico. Las cuencas del Pánuco y de México están aisladas por la Sierra de Pachuca, y aunque han sido artificialmente conectadas mediante canalización del río Tula serán consideradas cuencas separadas en este trabajo.

Río Balsas. La cuenca del río Balsas limita en toda su frontera sur y sureste a la Cuenca de México, y a la cuenca del Lerma en su frontera sur, exceptuando una sección media. El sistema está compuesto por dos grandes secciones que fluyen de oeste a este –río Tepalcatepec– y de este a oeste –río Balsas propiamente– para encontrarse en el sitio en que actualmente se erige la presa del Infiernillo, donde cambian su orientación hacia el sur, al Océano Pacífico. La cuenca está constituida por una enorme depresión y está delimitada principalmente por la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico, cordilleras sobre las cuales los afluentes del Balsas han cortado múltiples cañones.

Lagos michoacanos. Las cuencas cerradas de los lagos de Yuriria, Cuitzeo, Pátzcuaro y Zirahuén se encuentran entre las cuencas del Lerma y del Balsas. Son lagos pequeños a excepción de Cuitzeo y poco profundos a excepción de Zirahuén, situados sobre el Eje Neovolcánico. Sólo el lago de Cuitzeo es alimentado por corrientes de importancia, los ríos de Queréndaro y Grande de Morelia.

Lagos de Sayula. Al oeste de Chapala, entre la cuenca del Lerma y las cuencas del Pacífico, se encuentra la cuenca cerrada del lago de Sayula. En ella se ubican los lagos de Sayula, San Marcos,

Atotonilco, Zacoalco y Zapotlán. Son, como los lagos michoacanos, someros, y en general de extensión menor que aquellos.

Ríos de la vertiente pacífica: Coalcomán, Cihuatlán, Cuitzmala, Coahuayana, Armería, Purificación, Ameca y Huicicila. Los ríos Coahuayana, Armería y Ameca tienen sus orígenes en el extremo occidental de la Mesa Central, descienden por la serranía y desembocan en el Océano Pacífico, en las costas de Nayarit y Michoacán. Los ríos Coalcomán, Cihuatlán, Purificación, Cuitzmala y Huicicila, menores, nacen en los límites de la Mesa y fluyen en la misma dirección hasta el Océano Pacífico. Las cuencas del primer grupo colindan con la cuenca del Lerma.

Río San Pedro Mezquital. El río San Pedro Mezquital nace al norte de la ciudad de Durango y fluye en dirección general sur atravesando la Sierra Madre Occidental para desembocar en el Océano Pacífico, cerca de donde lo hace el río Grande de Santiago. La cuenca colinda al sur y sureste con la cuenca del Santiago y al norte y noroeste con las cuencas endorreicas de los ríos Nazas, Aguanaval y del lago de Santiaguillo de la Mesa del Norte (Estas dos secciones: Mapas 5 y 6).

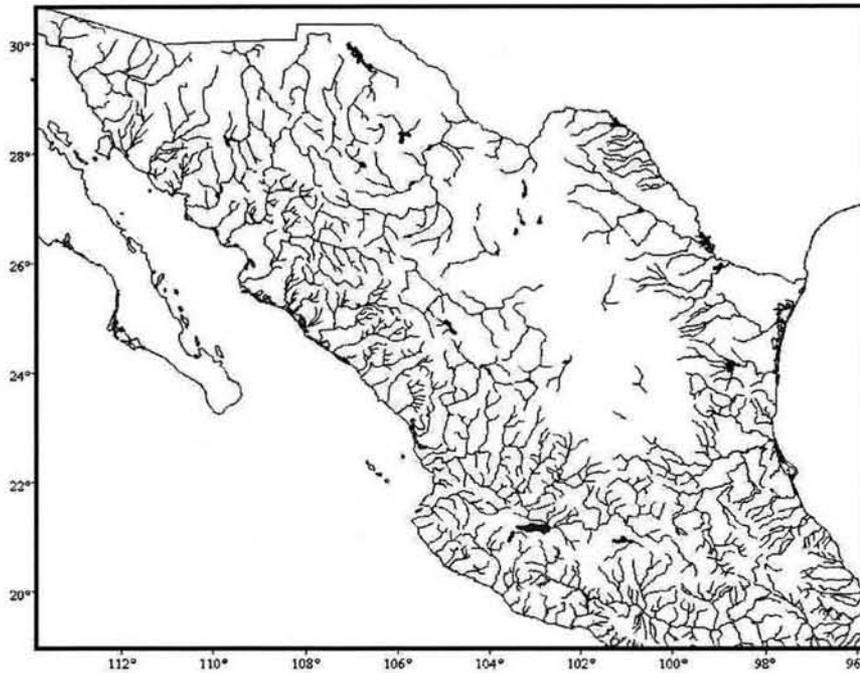
HISTORIA GEOGRÁFICA DEL ALTIPLANO MEXICANO

Los eventos de vicarianza son en buena medida reflejo y consecuencia de los cambios en la geografía y clima de un área. El Altiplano Mexicano y las cordilleras adyacentes como los conocemos en el presente son el producto de una historia geológica compleja a consecuencia de la cual las cuencas hidrográficas de la región y los organismos que las habitan se han visto afectados. La fisiografía y geología de México pueden ser consideradas de las más complejas del mundo para un área comparable, sobre todo en la zona centro del país (West 1964). La variedad de procesos geológicos y complejidad del área así como su importancia geográfica y cultural han propiciado un número de estudios geológicos, que han permitido un entendimiento y reconstrucción histórica parciales de la misma.

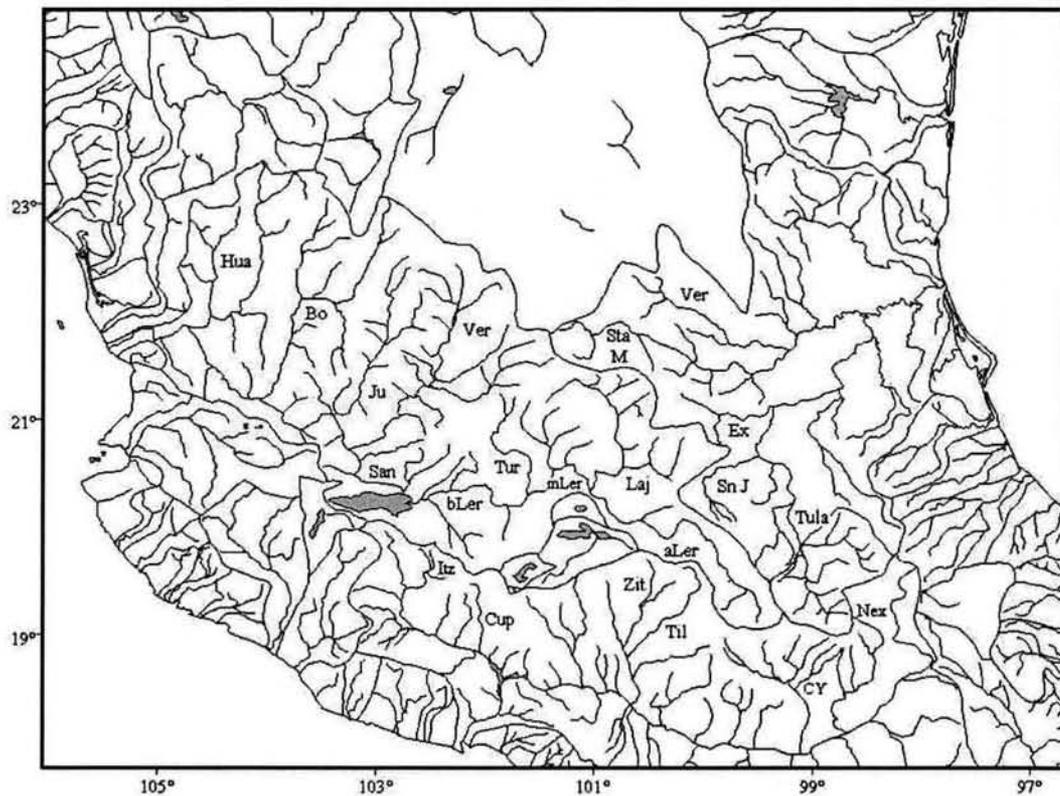
Panorama general

El Altiplano Mexicano ha recibido a lo largo de su historia importantes cantidades de materiales producto del vulcanismo, así como de materiales sedimentarios provenientes de las sierras que lo rodean y transportados por la acción erosiva del agua, que han contribuido a su formación y composición geológica, en especial en su porción sur (Maldonado-Koerdell 1964, Tamayo y West 1964, Barbour 1973, Miller y Smith 1986). Los procesos que han actuado para conformar el relieve del Altiplano Mexicano comenzaron en la era Mesozoica y continuaron durante la Cenozoica, concentrándose de manera importante en el periodo Terciario de ésta.

Al empezar el Triásico Tardío, en el área que corresponde hoy al noreste mexicano se sucedieron una serie de transgresiones marinas que llegaron a separar a la masa terrestre del continente norteamericano de las tierras caribeñas del sur. Estas transgresiones desde el este tuvieron como consecuencia el depósito de gran cantidad de sedimentos que resultaron en la formación, durante el Jurásico Tardío, de la Geosinclinal Mexicana, que persistiría durante todo el Cretácico. Durante el Cretácico Temprano existió también el Portal del Balsas, un puente marítimo que unía al Océano Atlántico y Geosinclinal Mexicana con el Océano Pacífico (Maldonado-Koerdell 1964). Quizá fue en este periodo cuando los ancestros marinos de los aterínidos (género *Chirostoma*) y lampreas (*Lampetra geminis* y *L. spadicea*) que hoy habitan la Mesa Central invadieron el área para quedar posteriormente



Mapa 5. Hidrografía del Altiplano Mexicano y áreas adyacentes (a partir de Conabio).



Mapa 6. Cuencas hidrográficas e hidrografía del área de estudio (a partir de Conabio).

Hua – río Huaynamota, Bo – río Bolanos, Ju – río Juchipila, Ver – río Verde, San – río Grande de Santiago, bLer – bajo Lerma, mLer – medio Lerma, aLer – alto Lerma, Tur – río Turbio, Laj – río de la Laja, Tula – río Tula, Sn J – río San Juan, Ex – río Extorax, Sta M – río Sta. Marta, CY – ríos Cuautla y Yauatepec, Til – río Tilostoc, Zit – río Zitácuaro, Cup – río Cupatitzio, Itz – río Itzúcaro, * - lago de Magdalena.

atrapados en aguas continentales (Barbour 1973). En el Cretácico Tardío comenzaron en el oeste el vulcanismo y los movimientos tectónicos que provocaron los primeros levantamientos y plegamientos que originarían a la Sierra Madre Occidental (Waitz 1943).

Durante el Cenozoico, fuerzas tectónicas elevaron las extensiones de tierra que se convertirían en el Altiplano Mexicano. Las líneas de costa del territorio mexicano tomaron la forma general que tienen hoy como resultado de la importante emergencia de tierras y regresión marina que prevalecieron en esta era. El Portal del Balsas y la Geosinclinal Mexicana desaparecieron, conectando así al continente norteamericano con las tierras caribeñas. Esta última dio origen mediante intensos plegamientos y movimientos tectónicos a la Sierra Madre Oriental, proceso que fue parte de la gran orogenia Larámida que originara también a las Montañas Rocallosas de los E.U.A., y que llegó a su fin hacia la parte final del Oligoceno. El vulcanismo cretácico en el oeste continuó durante el Terciario Temprano, contribuyendo a la morfogénesis de la incipiente Sierra Madre Occidental. Adquirió mayor fuerza en el Terciario Medio (Oligoceno-Mioceno), después de lo cual pasó por un periodo de atenuamiento en el Plioceno Medio y una reactivación posterior en el Tardío, provocando el continuo crecimiento de la Sierra Madre y la aparición del Eje Neovolcánico (Maldonado-Koerdell 1964, Barbour 1973). El vulcanismo pliocénico se extendió también hacia el este y originó así la sección oriental del Eje Neovolcánico. Un estudio detallado del vulcanismo post-oligocénico en el eje y área transicional con la Sierra Madre Occidental muestra picos de actividad volcánica a los 30, 23, 10 y 4 Ma antes del presente (Ferrari *et al.* 1999). El vulcanismo y formación misma de esta provincia fisiográfica están asociados con la actividad tectónica en el suelo del Océano Pacífico (particularmente en la zona de fractura Clarión). Fue también a finales del Plioceno que esta actividad tectónica provocó la formación de las depresiones de Chapala y del Balsas (Maldonado-Koerdell 1964).

En el periodo Cuaternario, durante el Pleistoceno, continuó el vulcanismo en México central, alcanzando quizás su mayor intensidad y provocando la formación de grandes volcanes. Después de este pico de actividad, el vulcanismo en el área se ha visto atenuado pero continúa de manera intermitente hasta el presente (Maldonado-Koerdell 1964, West 1964, Barbour 1973). En la zona ocurrió en este periodo un último gran evento geológico, un levantamiento generalizado, a finales del cual se establecieron los patrones generales de escurrimiento actual (Barbour 1973).

Los eventos morfogenéticos en el Altiplano Mexicano se pueden resumir en:

- Movimientos tectónicos asociados con la orogenia Larámida (Cretácico – Terciario Medio): formación de la Sierra Madre Oriental.
- Vulcanismo del Terciario Medio (oligo-miocénico): formación de la Sierra Madre Occidental y extremo oeste del Eje Neovolcánico.
- Vulcanismo plio-pleistocénico: formación de la parte este del Eje Neovolcánico y continuación de la formación de la Sierra Madre Occidental.
- Levantamiento y vulcanismo asociado del Pleistoceno Medio: últimos cambios en el relieve, probable formación de múltiples discontinuidades en la Mesa Central (Figura 2).

La cuenca del río Lerma y cuencas periféricas

Aunque no se conoce con precisión la historia de la hidrografía en el área, con cierta seguridad se puede afirmar la ocurrencia de algunos sucesos con base en evidencia geológica y biogeográfica. Esta evidencia sugiere que buen número de cuencas y subcuencas hoy contiguas a la cuenca del Lerma en algún momento del pasado fueron parte o tuvieron contacto con la misma; de forma que por ella ha drenado en una época u otra, casi la totalidad de la Mesa Central. La distribución del género de peces aterínidos

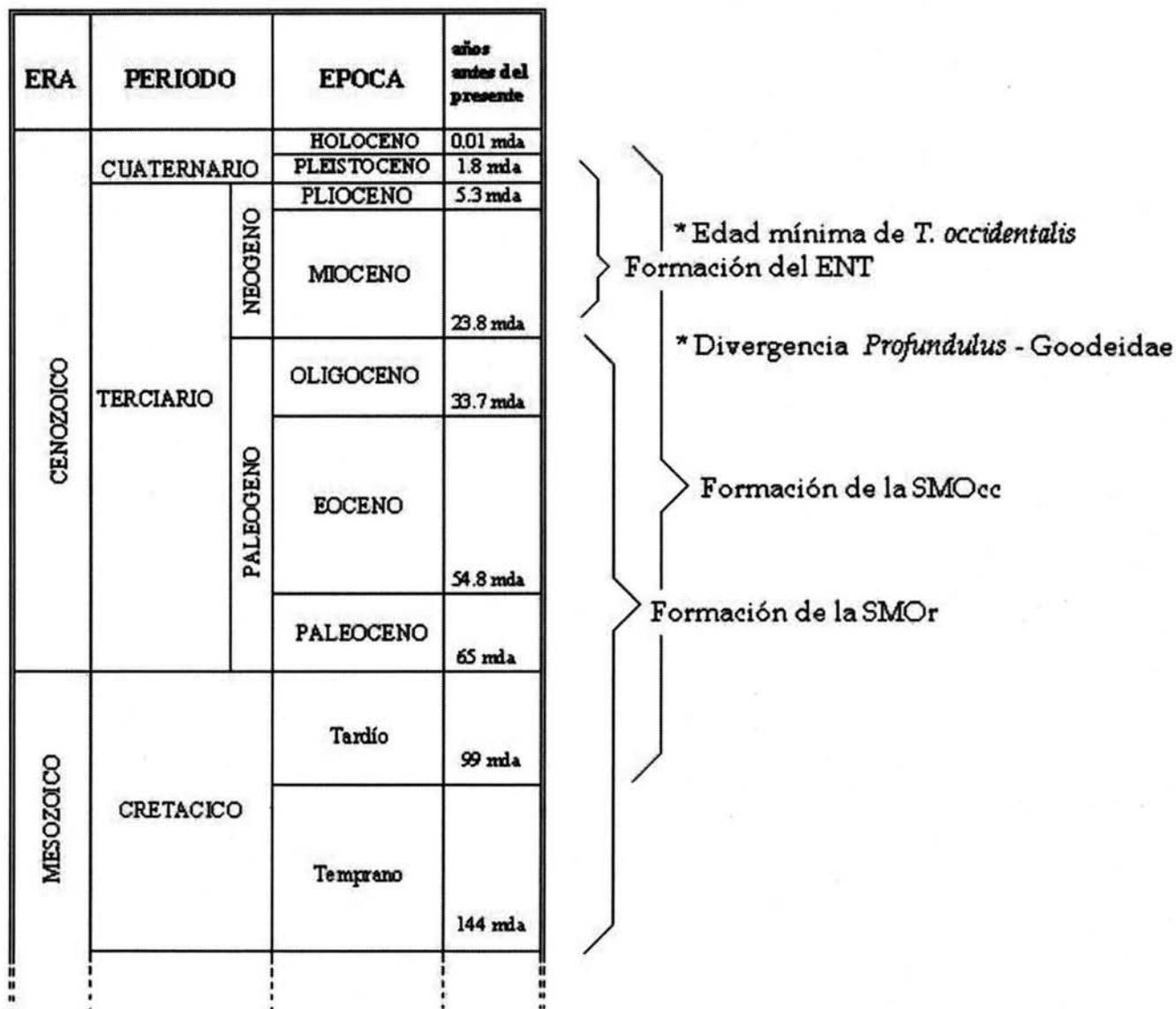


Figura 2. La formación de las principales sierras de la zona de estudio en el tiempo. La historia de la familia Goodeidae comienza por lo menos en el Mioceno Tardío.

Fuente: 1999 Geologic Time Scale, The Geological Society of America

Chirostoma en la Mesa sugiere conexiones pasadas con la cuenca del río San Pedro Mezquital, los llanos de Apan, los llanos de Puebla, la cuenca de México, los lagos michoacanos, de Sayula, de Santa María y San Pedro Lagunillas (Barbour 1973).

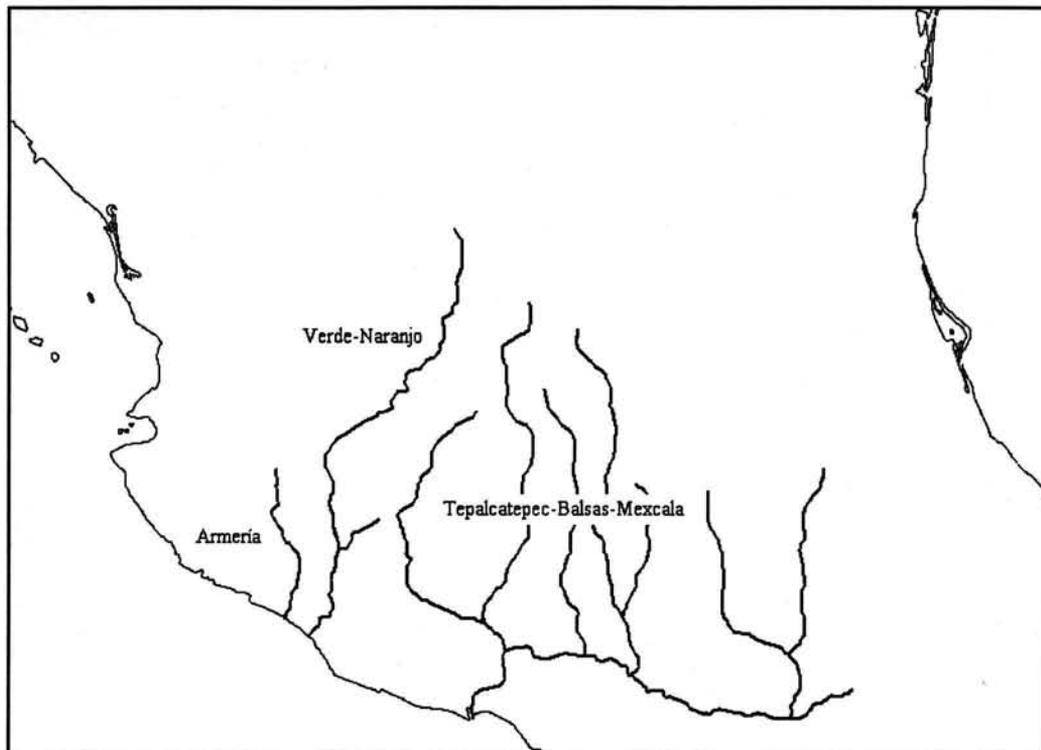
De Cserna y Román (1995) han propuesto que durante el Mioceno la zona centro-oeste de México era drenada principalmente por tres sistemas fluviales: el Tepalcatepec-Balsas-Mexcala, el Verde-Naranja y el Armería. Proponen que hacia el Mioceno Tardío y Plioceno Temprano la actividad volcánica en la zona provocó la diversión del río Verde y el nacimiento del río Grande de

Santiago, al bloquear el cauce del sistema Verde-Naranjo. La continua actividad volcánica en el área provocó el bloqueo de gran número de corrientes que fluían hacia el sur (incluyendo tributarios del antiguo Balsas), dando origen al río Lerma. Esta nueva corriente fluía hacia el oeste, drenando la zona aislada por el vulcanismo y finalmente se conectaba con el río Naranjo (Mapas 7 y 8).

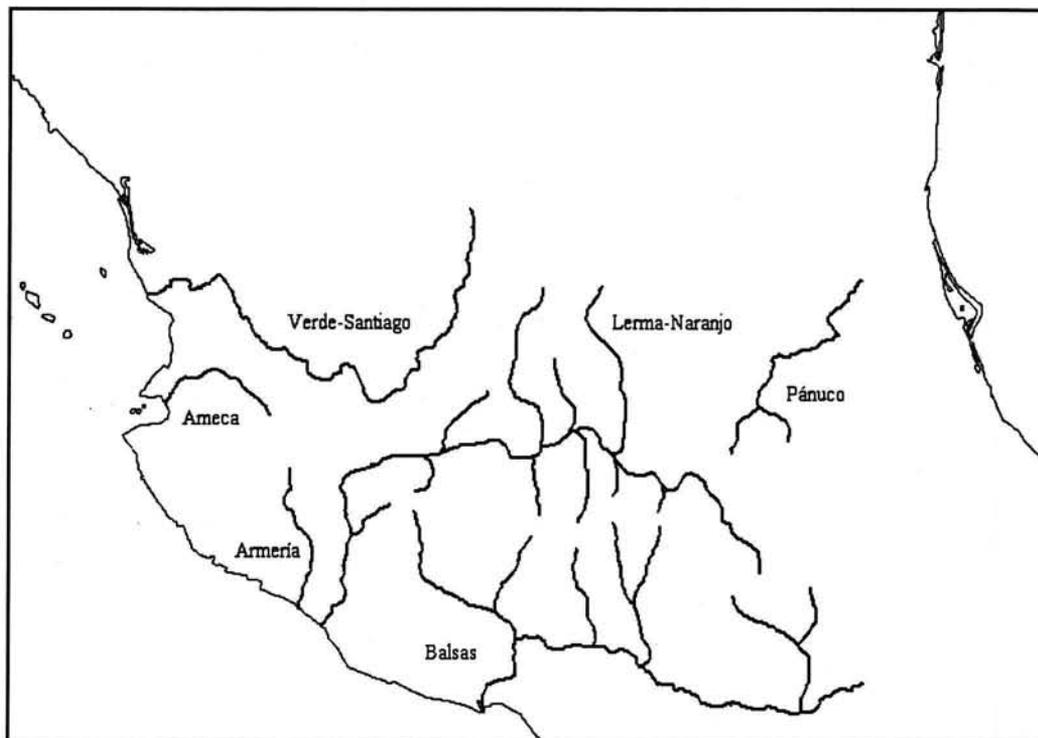
Se sabe que la cuenca ancestral del río Lerma, posiblemente así formado, contuvo una serie de lagos que se extendían en un gran cinturón lacustre (Waitz 1943, Maldonado-Koerdell 1964, Miller y Smith 1986). La primera parte de la cuenca actual del Lerma —el valle de Toluca y las llanuras al noroeste— estuvo ocupada por un extenso lago cuyos depósitos actualmente corta el río Lerma en su paso de las llanuras de Lerma a las de Ixtlahuaca (lago Tollocan según de Cserna y Román 1995). Las depresiones de Solís y de Tepuxtepec, donde hoy se encuentran las respectivas presas, fueron ocupadas en el pasado por otro extenso lago, así como la depresión de Acámbaro-San Cristóbal. Los lagos de los valles de Toluca-Ixtlahuaca, de Solís-Tepuxtepec, y de Acámbaro-San Cristóbal fueron todos seguramente de origen volcánico, formados cuando efusiones de lava de algún volcán cercano interrumpieron el cauce del antiguo Lerma, actuando como represas naturales, a través de las cuales el río eventualmente labró un nuevo camino mediante el proceso erosivo. Se conoce incluso la identidad de los aparatos cuyas emisiones provocaron la formación del lago de Acámbaro-San Cristóbal: los volcanes de Parícuaro y del Devisadero (Waitz 1943). También las depresiones del Bajío, Chapala, y Sayula estuvieron ocupadas por un gran lago como propuso Waitz (1943) o por varios lagos menores y escalonados, cuyo volumen era de cualquier forma mucho mayor al de los actuales y que dejaron depósitos sedimentarios de gran profundidad y tamaño como evidencia de su extensión (Clements 1963, Barbour 1973). Los niveles de estos lagos ancestrales estuvieron sujetos a fluctuaciones en los regímenes de flujo y de precipitación a lo largo del tiempo, que han quedado registrados en las terrazas adyacentes a sus orillas o en sus lechos secos (Clements 1963, Miller y Smith 1986). Estos cuerpos de agua probablemente tuvieron su mayor extensión durante la última etapa fluvial del Pleistoceno (West 1964) y seguramente formaron cuerpos continuos durante algunos periodos y cuerpos fragmentados durante otros.

Posteriormente, el vulcanismo volvería a transformar la hidrografía del área. Hace menos de un millón de años el cauce del antiguo Lerma fue bloqueado justo al este de donde hoy se encuentra la ciudad de Sayula. La barrera separó a las cuencas del río Naranjo-Coahuayana y del río Lerma y convirtió a esta última en una cuenca cerrada (en etapas semi-cerrada) donde apareció un lago de enorme extensión, el lago Jalisco (De Cserna y Román 1995, Mapa 9). Este lago tuvo comunicación con los ríos Ameca y Armería que lo alcanzaron mediante erosión regresiva, y de manera más importante con un tributario del río Verde que lo capturó, provocó su retroceso y desaparición y la formación del sistema Lerma-Santiago como lo conocemos hoy (Waitz 1943, West 1964, De Cserna y Román 1995). En ese momento quedaron separadas de la cuenca 'Lerma-Jalisco' las depresiones de Zacoalco-Sayula y de Magdalena-Ahualulco-Ahuisculco. Las depresiones de Zacoalco-Sayula y Magdalena se convirtieron en cuencas cerradas que al ser extendidas y poco profundas (sobre todo la primera) perdieron gran cantidad de agua por evaporación. La depresión de Ahualulco-Ahuisculco es actualmente drenada por el Ameca (Waitz 1943). La evidencia de la existencia de grandes lagos en la Mesa Central no solo es deposicional sino también fósil. Se conocen fósiles de representantes de las familias Salmonidae, Cyprinidae, Catostomidae, Ictaluridae, Goodeidae, Atherinidae y Centrarchidae provenientes de diez localidades fosilíferas (Miller y Smith 1986). Rosas-Elguera y Urrutia-Fucugauchi (1998) han propuesto, a partir del análisis de la secuencia volcano-sedimentaria en los alrededores del lago de Chapala y a diferencia de De Cserna y Román (1995), la existencia del paleolago Jalisco desde el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano, su extensión durante el Plioceno y subdivisión en el Pleistoceno.

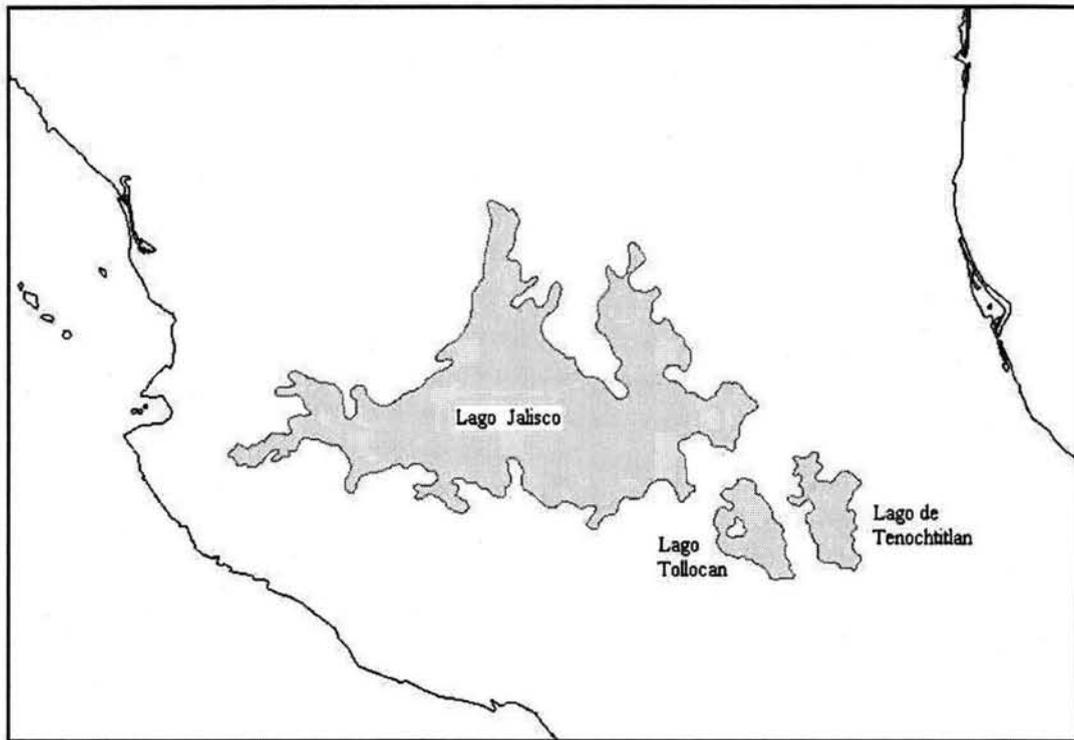
El levantamiento mesopleistocénico seguramente influyó en la evolución del sistema Lerma-Santiago. El levantamiento en sí pudo haber tenido un efecto compartamentalizador sobre la cuenca ancestral y sus lagos, a la vez que hizo más pronunciado el gradiente altitudinal entre la cuenca alta y la desembocadura (Barbour 1973). Esto último pudo contribuir a que los lagos en la cuenca fueran



Mapa 7. Paleohidrografía parcial del área de estudio en el Mioceno Temprano-Medio, según De Cserna y Román (1995). Los ríos Verde y Naranjo-Coahuayana del presente formaban un sistema continuo, el río Lerma no existía.



Mapa 8. Paleohidrografía del área de estudio en el Mioceno Tardío-Plioceno Temprano, según Cserna y Román (1995). Aparición de los ríos Lerma y Grande de Santiago. El río Naranjo formaba la parte final del Lerma.



Mapa 9. Contorno aproximado de los paleolagos Jalisco, Tollocan y Tenochtitlan en el Pleistoceno, según De Cserna y Román (1995).

progresivamente drenándose hasta desaparecer, dejando numerosos valles y lechos lacustres secos en el área. El remanente más importante de aquel complejo lacustre es el lago de Chapala, y en segundo término los lagos michoacanos. Muchos otros pequeños cuerpos de agua diseminados en la región pueden quizá también ser remanentes del paleolago Jalisco. La evidencia de levantamiento tectónico en la Mesa Central está dada por la presencia de grabens o valles estructurales, el fracturamiento e inclinación de los lechos lacustres y la presencia de fósiles de una fauna de clima más cálido al actual (West 1964, Miller y Smith 1986).

El proceso de piratería fluvial, responsable de la configuración actual del sistema Lerma-Santiago, también ha jugado un papel importante en su evolución posterior. A través de éste, corrientes de los distintos sistemas del Atlántico y Pacífico en repetidas ocasiones han capturado corrientes o secciones del Lerma. Se sabe que el río Tula ha capturado al río San Juan, que anteriormente fluía hacia al oeste y era parte del sistema del Lerma, que el río Santa Marta ha alcanzado áreas de drenaje interior, y algo similar ha ocurrido con los ríos Atoyac, Moctezuma, Verde, Ameca y San Pedro Mezquital (Meek 1904, Tamayo 1962, Tamayo y West 1964, Barbour 1973, Miller y Smith 1986).

Lagos michoacanos. Los lagos de Zirahuén, Pátzcuaro y Cuitzeo seguramente son compartimentalizaciones sucesivas de un antiguo tributario del Lerma o lago ancestral, separados por flujos de lava aparentes incluso hoy y por otros disturbios de origen volcánico (Tamayo y West 1964). Su situación geográfica, la disposición escalonada de sus altitudes (Zirahuén > Pátzcuaro > Cuitzeo) y su relación ictiofaunística parecen cofirmar que en el pasado eran parte de una sola cuenca, que fluía de Zirahuén a Pátzcuaro, de ahí a Cuitzeo y finalmente al Lerma. Incluso se encuentran valles lacustres intermedios entre ellos. La composición de especies de goodeidos y del género *Chirostoma* en el río Lerma y estos tres lagos muestra mayor afinidad entre Lerma-Cuitzeo y Pátzcuaro-Zirahuén, lo que llevó

a De Buen (1943) a sugerir que la primera separación entre estos cuerpos ocurrió entre Lerma-Cuitzeo y Pátzcuaro-Zirahuén.

El lago de Yuriria es artificial. Fue creado en el siglo XVI mediante la canalización de aguas del río Lerma hacia un valle cerrado preexistente (Tamayo 1962).

La Cuenca de México. En el Terciario Medio Temprano, el agua que fluía en el valle de México vertía seguramente hacia el sur (Tamayo 1962, Tamayo y West 1964, Barbour 1973). Las primeras manifestaciones volcánicas en el área del valle se dieron durante el Eoceno-Oligoceno, continuaron durante las edades subsecuentes y para finales del Mioceno habían resultado en la formación de las sierras de Las Cruces, Nevada y de Río Frío (Morán Zenteno y colabs. 1985). A finales del Plioceno la comunicación que pudo haber existido entre el valle y las cuencas al norte y noroeste quedó interrumpida como consecuencia del vulcanismo imperante y formación de la Sierra de Pachuca. Durante el Plioceno y Pleistoceno Temprano el valle drenaba aún hacia el sur, hacia el Balsas, probablemente a través de corrientes que fluían por las bases de la Sierra de Las Cruces en el oeste y de la Sierra Nevada en el este, a través de los valles de Cuautla y de Cuernavaca (Barbour 1973, Mooser 1975). El vulcanismo que había actuado al norte, este y oeste del valle comenzó a manifestarse en el sur y para el Pleistoceno Medio resultó en el surgimiento de la Sierra del Ajusco, una barrera al sur del valle que bloqueó la salida a los dos escurrimientos que drenaban hacia el Balsas, propiciando así la formación de lagos en el valle ahora transformado en cuenca cerrada (Barbour 1973, Morán Zenteno y colabs. 1985). Estos lagos eventualmente coalescieron y formaron el lago de Tenochtitlan o de Xochimilco. Éste probablemente tuvo comunicación por un tiempo con el Lerma hasta que la magnitud de la Sierra de Las Cruces lo impidió (Meek 1904, Tamayo 1962). Algunos investigadores creen que existe evidencia geológica de que el lago sobrepasó los límites de la cuenca y se extendió sobre la cuenca del Pánuco en algún momento del Pleistoceno Tardío, mediante una captura en su zona noroeste o por sobreflujo. Es probable también que en este tiempo existiera una conexión con los Llanos de Puebla y los Llanos de Apan por el extremo noreste de la cuenca (Barbour 1973).

Se han reconocido en la cuenca de México siete fases de vulcanismo. La primera tomó lugar a fines del eoceno y sus productos no tienen afloramientos actuales. La segunda data del oligoceno medio y está representada por afloramientos al noroeste de la cuenca. La tercera y cuarta fases corresponden al oligoceno superior y mioceno y son responsables de varias elevaciones, cerros y sierras (incluido el conjunto de las Sierras Menores) meridionales de la cuenca. La quinta fase de vulcanismo, la más importante, ocurrió a fines del mioceno y durante ella se formó el conjunto de las Sierras Mayores: Sierra de Las Cruces, Sierra de Río Frío y Sierra Nevada. Estas aislaron al valle por el oeste y este respectivamente. Las últimas dos fases ocurrieron en el cuaternario y en ellas se formaron varios cerros distribuidos al sur y norte de la cuenca. Fue durante la séptima fase, hace unos 700 000 años, que la Sierra de Chichinautzin al sur del valle provocó el cierre completo del mismo y que se formaron los volcanes Iztaccihuatl y Popocatepetl sobre la Sierra Nevada (Mooser 1975).

Cuencas de la Mesa del Norte. En la Mesa del Norte existieron durante el pleistoceno algunos lagos y cuerpos de agua que han desaparecido al ser drenados por corrientes remontantes de la vertiente pacífica o por las corrientes que fluyen hacia el este. Los lagos de Mayrán y de Santiaguillo son remanentes de cuerpos en ese entonces mucho más extensos (West 1964). Probablemente muchas corrientes del noroeste mexicano, que fluían a través de la zona en dirección este hacia el río Bravo fueron capturadas por corrientes de la Sierra Madre Occidental. La mayoría de estas corrientes desaparecieron al desecarse la mesa. Evidencia de esto es el hecho de que algunas corrientes modernas del área como el río Papagochic (Yaqui) y la parte alta del río San Pedro Mezquital guardan afinidad ictiológica con el río Bravo (Tamayo 1962).

El río San Pedro ha sido tributario del Grande de Santiago en varios momentos del pasado. La última fue hace unos 500 años cuando el último sufrió un desplazamiento de su desembocadura unos 15 km al sur (Barbour 1973).

DISTRIBUCIÓN

El Área de distribución

El área de distribución de una especie puede ser definida simplemente como el área geográfica donde ocurre, pero resulta provechoso considerar una definición más comprensiva y detallada como la que hacen Brown *et al.* (1996) desde el punto de vista ecológico: “El área de distribución es la manifestación (espacial) de interacciones complejas entre las características intrínsecas de los organismos – especialmente sus tolerancias ambientales, requerimientos de recursos, y atributos demográficos, de dispersión y de historia de vida– y las características de su ambiente extrínseco –en particular aquellas cuya variación en el espacio y tiempo limitan su distribución y abundancia”; o Zunino y Zullini (2003) desde el punto de vista histórico: “... aquella fracción del espacio geográfico donde (una) especie está presente e interactúa en forma no efímera con el ecosistema”. Los últimos autores proponen además una definición teórica que involucra no sólo las dimensiones espaciales de longitud y latitud sino también al tiempo, es decir, un concepto de área de distribución que abarca todos los momentos desde la aparición hasta la desaparición de una especie (Zunino y Zullini 2003). El área de distribución de las especies puede considerarse la unidad fundamental de la biogeografía (Brown *et al.* 1996), y sus atributos principales son: tamaño, forma, estructura interna y continuidad. Éstos están sujetos a cambios temporales que pueden ser estacionales (cíclicos), direccionales como los ocasionados por cambios climáticos, o ‘erráticos’ como los causados por los procesos de colonización y extinción local (dinámica metapoblacional).

La representación del área de distribución de una especie en un mapa está sujeta a problemas conceptuales y metodológicos que deben tenerse en cuenta al elaborar o analizar un mapa de distribución. La representación gráfica es necesariamente una abstracción, simplificada y generalizada, de la ocurrencia espacio-temporal de una especie, que puede ser más o menos detallada dependiendo de la escala y método de elaboración empleados. Existen varias formas de representar un área de distribución: mediante zonas sombreadas que engloban todos los puntos donde se ha registrado una especie, mediante la representación puntual de cada recolecta o registro, o alguna combinación o variación de éstas.

El desarrollo reciente de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) ha permitido una representación más informativa y dinámica de las áreas de distribución, así como una mayor facilidad de manejo y de análisis.

Distribución

Ambiente físico y hábitat. El sistema hídrico más importante de la Mesa Central y Eje Neovolcánico es el Lerma-Santiago. En los bordes de la Mesa fluyen también las corrientes altas de varios sistemas que finalmente desembocan en los océanos Atlántico y Pacífico, como son el Pánuco, el San Pedro Mezquital, el Ameca, el Armería, el Coahuayana, el Balsas y otros de menor importancia. Por lo general todas las corrientes sobre la Mesa, incluido el Lerma, son de cauce y flujo moderados (Tamayo 1962, West 1964, obs. pers.). En la mesa hay un buen número de lagos y cuerpos de agua menores, todos de poca profundidad. El lago más grande, el lago de Chapala, forma parte del sistema Lerma-Santiago. Los

goodeidos habitan todos los tipos de cuerpos de agua a lo largo de su área de distribución: ríos, lagos, arroyos, pozas, manantiales, zonas inundadas, y recientemente incluso canales de riego (Tabla 2 y Figuras 3-7). Son encontrados en las partes someras de flujo lento a moderado, frecuentemente asociados a la vegetación acuática (Fitzsimons 1972, Webb 1998, obs. pers.).

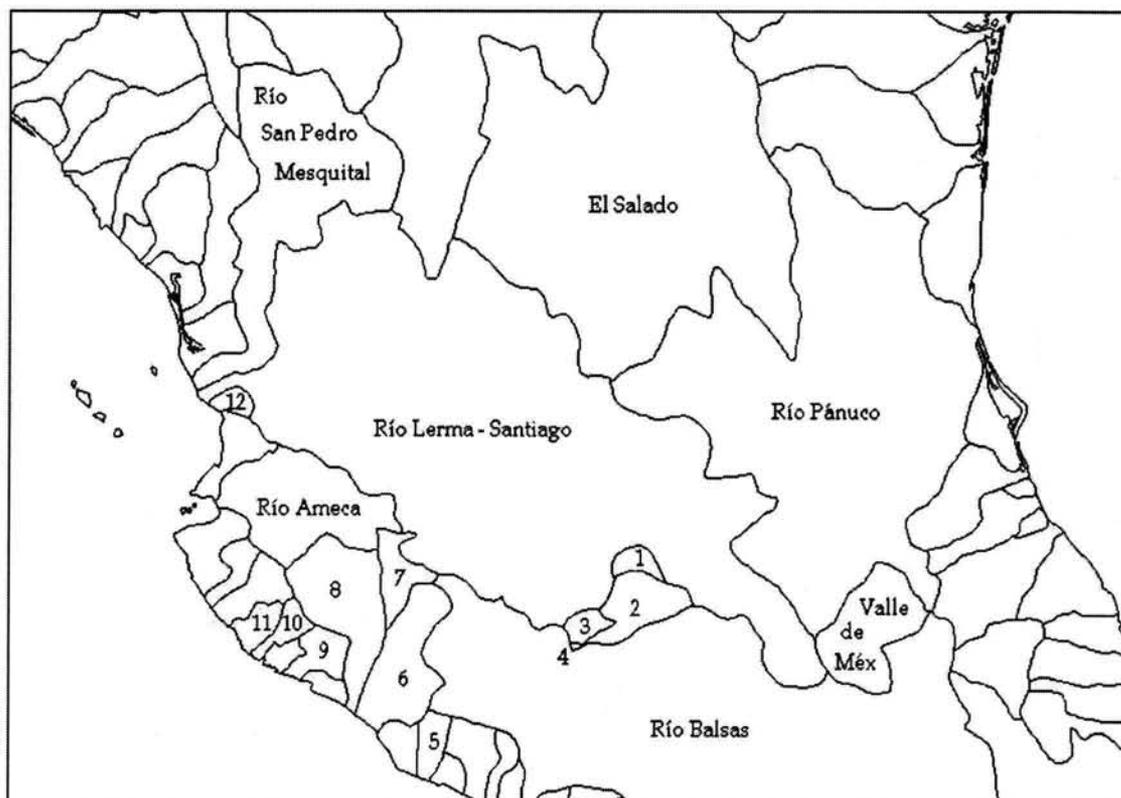
Generalidades. La familia Goodeidae se distribuye en el Altiplano Mexicano y suroeste de los E.U.A. Se pueden distinguir en ella tres elementos disyuntos: un elemento norteño, uno intermedio y uno sureño. El primero, de extensión muy restringida, ocurre en el estado de Nevada del suroeste de los E.U.A., área que es continuación natural de la Mesa del Norte. Es el elemento más distante y está constituido geográficamente por algunas pozas y manantiales desérticos. El segundo, también de extensión restringida, ocurre dentro de la Mesa del Norte en el estado de Durango y está constituido por pozas, manantiales y pequeñas corrientes en la cabecera del río San Pedro Mezquital. El tercer y más importante elemento en la distribución de los goodeidos ocupa una zona comparativamente mucho mayor, que se ubica principalmente en la Mesa Central y cuencas del Eje Neovolcánico. Algunas especies de este conjunto se distribuyen en los límites de la mesa o ligeramente más allá, en localidades con elevaciones incluso menores a los 500 msnm. Otra especie más de este grupo puede ser considerada como habitante de la Mesa del Norte. Se han registrado especies de goodeidos en un total de 20 cuencas hidrográficas, como se muestra en el Tabla 3 y en el Mapa 10.

La naturaleza del presente trabajo requiere considerar la distribución histórica de la familia. Por ello se usaron para la elaboración de la base de datos y mapas de distribución todos los registros disponibles, aun cuando no correspondan con la ocurrencia actual de las especies (Mapas 11 y 12). La distribución actual de los goodeidos es, como en muchos otros grupos, más restringida que la histórica debido a la alteración antropogénica de sus hábitats. Esta restricción suele ser, en términos más estrictos, una fragmentación. El cambio en la distribución ha ocurrido en distintas formas: por alteraciones en los sistemas hídricos a raíz de obras de ingeniería hidráulica, por introducción de especies exóticas, por contaminación de los cuerpos de agua y por expansión de las zonas urbanas. Es probable que por lo menos una especie se haya extinguido (*A. catarinae*), otra haya sido extirpada (*S. francesae*) y otra más se haya reducido a una población relictual (*Z. tequila*) como resultado de dichas actividades, además de que varias de las restantes han sufrido una contracción en su área de distribución (de la Vega-Salazar *et al.* 2003). Una de estas actividades, la ingeniería hidráulica, puede promover al menos en teoría la dispersión y el cambio en el área de distribución, al comunicar mediante canales cuerpos de agua previamente separados. Varias de las cuencas y subcuencas en el área de estudio han sido comunicadas artificialmente con cuencas o cuerpos de agua vecinos, quizás perdiendo de esta forma integridad. Entre ellas están: La Presa Hurtado y el lago Atotonilco, los lagos de Cuitzeo y de Yuriria, el lago de Zacapu y el río Angulo (río Lerma), la Cuenca de México y el río Tula, y el lago de Magdalena y algún tributario del río Grande de Santiago.

La factibilidad de dispersión secundaria a través de estas rutas artificiales así como del establecimiento en nuevas áreas a través de ellas es objeto de una investigación aparte.

VERTIENTE DEL PACÍFICO	VERTIENTE DEL ATLÁNTICO	ENDORREICAS
Río San Pedro Mezquital Río Lerma-Santiago Río Huicicila Río Ameca Río Cuitzmala Río Purificación Río Cihuatlán Río Coahuayana Río Armería Río Coalcomán Río Balsas	Río Pánuco	Valle de México Lago de Yuriria Lago de Cuitzeo Lago de Pátzcuaro Lago de Zirahuén Lagos de Sayula El Salado <i>Great Basin</i>

Tabla 3. Cuencas hidrográficas habitadas por especies de la familia Goodeidae.



Mapa 10. Cuencas hidrográficas ocupadas por especies de la subfamilia Goodeinae (a partir de Conabio)
1 – Lago de Yuriria, 2 – Lago de Cuitzeo, 3 – Lago de Pátzcuaro, 4 – Lago de Zirahuén, 5 – Río Coalcomán,
6 – Río Coahuayana, 7 – Lagos de Sayula, 8 – Río Armería, 9 – Río Cihuatlán, 10 – Río Purificación,
11 – Río Cuitzmala, 12 – Río Huicicila.

Tabla 2. Los tipos de hábitat ocupados por las especies de la familia Goodeidae, según Miller (1986) y Radda (1984). Los goodeidos ocupan prácticamente todos los hábitats disponibles en su zona de distribución.

ESPECIE	HABITAT	
	Miller 1986	Radda 1984
<i>A. hubbsi</i>	Arroyos montanos	Sustrato de arroyos y ríos de flujo rápido con fondo de grava
<i>A. polylepis</i>	Arroyos montanos (listada como <i>Allodontichthys</i> sp)	no listada
<i>A. tamazulae</i>	Arroyos montanos	Fondo de arroyos y ríos de flujo rápido
<i>A. zonistius</i>	Arroyos montanos	Arroyos y ríos de flujo rápido con fondo rocoso
<i>X. resolanae</i>	Arroyos montanos (listada como <i>Ilyodon</i> sp)	Arroyos con vegetación acuática
<i>I. furcidens</i>	Arroyos montanos	Arroyos y ríos de flujo moderado
<i>I. "xantusi"</i>	Arroyos montanos (= <i>furcidens</i>)	Arroyos y ríos de flujo rápido
<i>I. whitei</i>	Arroyos montanos	Arroyos y ríos de flujo moderado a rápido
<i>G. atripinnis</i>	Arroyos montanos y lagos	Aguas estáticas y en movimiento de todo tipo
<i>G. "luitpoldi"</i>	Lagos montanos (= <i>atripinnis</i>)	no listada
<i>G. "gracilis"</i>	Arroyos montanos (= <i>atripinnis</i>)	Aguas estáticas y en movimiento
<i>A. robustus</i>	Arroyos montanos y lagos	Zonas pantanosas en ríos, presas y lagos
<i>C. encaustus</i>	Lagos montanos	Lagos, presas y grandes ríos con poca corriente
<i>C. pardalis</i>	Arroyos montanos	Lagos y ríos
<i>A. splendens</i>	Arroyos montanos	Arroyos y manantiales
<i>X. variata</i>	Arroyos montanos y lagos	Lagos y grandes ríos con poca corriente
<i>X. captivus</i>	Arroyos montanos	Arroyos y ríos
<i>X. eiseni</i>	Grandes ríos montanos, arroyos, y lagos	Arroyos y ríos
<i>X. melanosoma</i>	Grandes ríos montanos, arroyos, y lagos	Ríos y pozas
<i>Z. quitzeoensis</i>	Arroyos montanos y lagos	Lagos, canales, ríos
<i>Z. tequila</i>	Lagos montanos (listada como <i>Zoogoneticus</i> sp)	no listada
<i>A. toweri</i>	Arroyos montanos	Aguas estáticas o con poca corriente

<i>A. regalis</i>	Arroyos montanos (listada como <i>Neophorus regalis</i>)	Arroyos
<i>A. maculata</i>	Lagos montanos	Canales, pozas, lagos, zonas pantanosas
<i>A. catarinae</i>	no listada	no listada
<i>A. diazi</i>	Arroyos montanos y lagos (listada como <i>Neophorus diazi</i>)	Presas y Lagos (listada como <i>Neophorus diazi</i>)
<i>A. dugesi</i>	Arroyos montanos y lagos	Canales, pozas, lagos
<i>A. goslinei</i>	no listada	Zonas quietas de ríos (listada como <i>Neophorus</i> sp)
<i>H. turneri</i>	Arroyos montanos y lagos	Lagos y canales (listada como <i>Girardinichthys turneri</i>)
<i>G. multiradiatus</i>	Arroyos montanos y lagos	Pozas, manantiales, presas, lagos
<i>G. viviparus</i>	Lagos montanos	Lagos, pozas
<i>S. bilineata</i>	Arroyos montanos y lagos	Pozas y canales
<i>S. lermae</i>	Arroyos montanos y lagos	Lagos, pozas, zonas pantanosas
<i>S. francesae</i>	Arroyos montanos	Pozas y manantiales
<i>S. multipunctata</i>	Arroyos montanos	Pozas y manantiales
<i>C. audax</i>	no listada	Manantiales (listada como <i>Characodon</i> sp.)
<i>C. lateralis</i>	no listada	Arroyos y manantiales claros
<i>C. baileyi</i>	no listada	no listada
<i>E. latos</i>	no listada	no listada

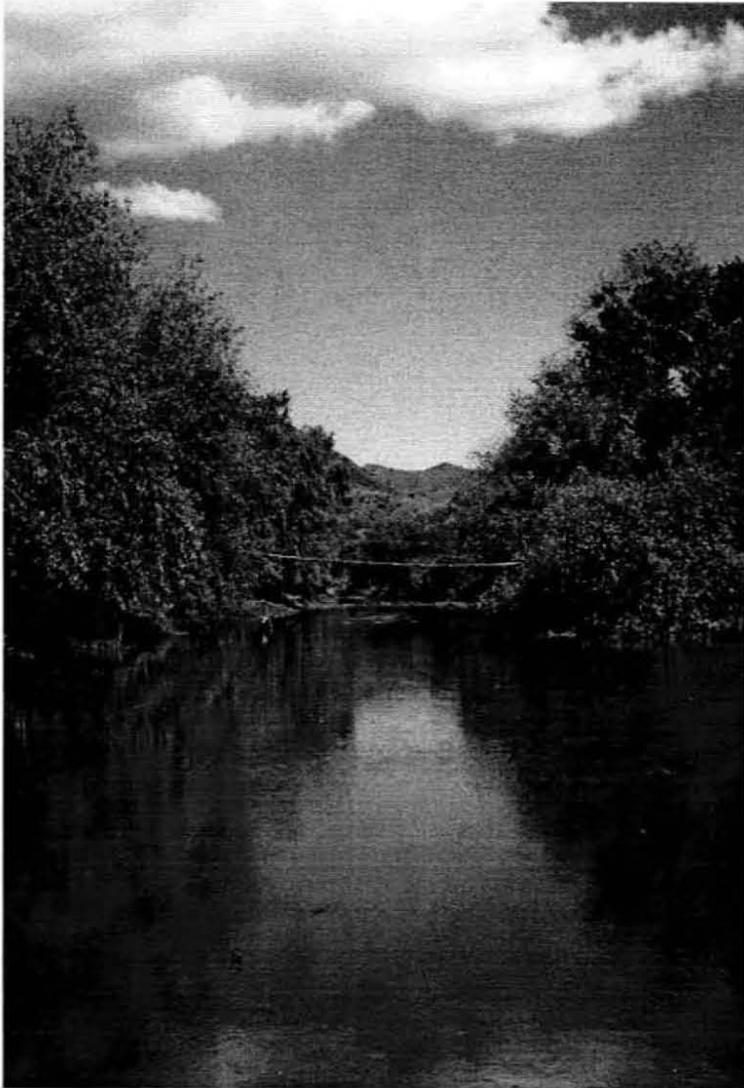


Figura 3. Río Mascota, cuenca del río Ameca, hábitat de *I. fuscidens*.



Figura 4. Arroyo en la cuenca alta del río San Pedro Mezquital, hábitat de *C. lateralis*.



Figura 5. Presa Hurtado, cuenca de Sayula, hábitat de *C. encaustus*, *X. melanosoma*, *Z. quitzeoensis* y *S. multipunctata*.



Figura 6. Ojo de agua Las Mujeres, en la cuenca alta del río San Pedro Mezquital, hábitat de *C. audax*.



Figura 7. Río Nexapa, cuenca alta del río Balsas, hábitat de *I. whitei*.

Base de datos

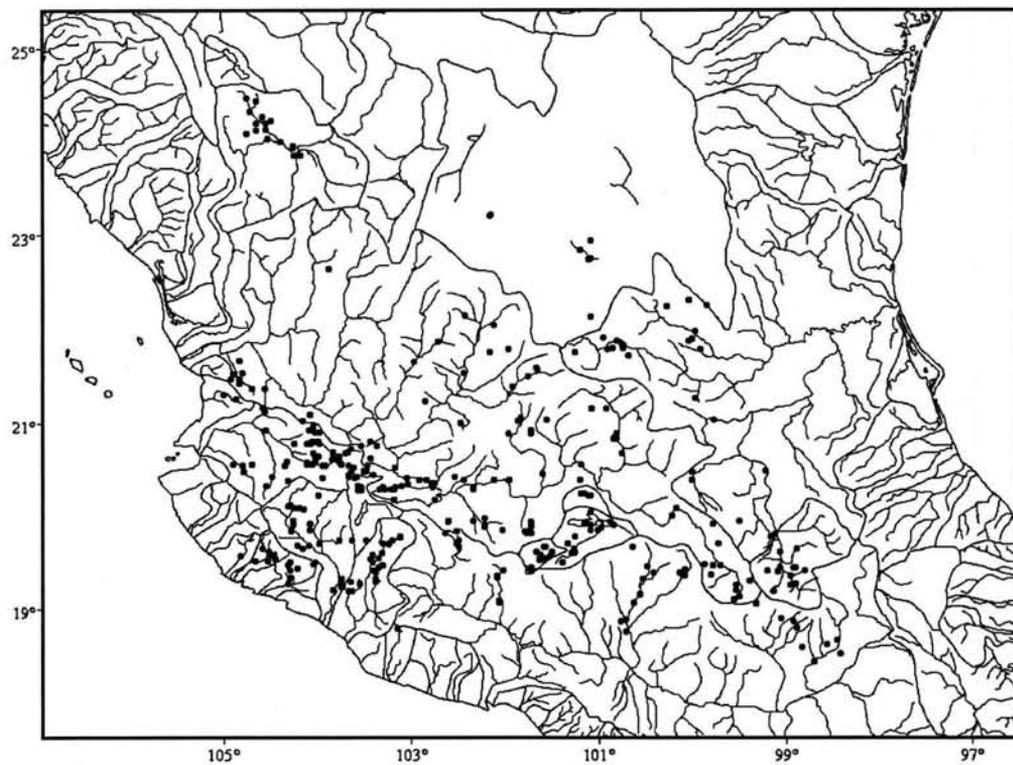
Algunos descriptores de la base de datos compilada son:

- Número de registros: 532 (UMMZ: 463 u 87%, Lab. de Conducta Animal del IE: 43 u 8%, otros: 26 o 5%)
- Número promedio de registros por especie: 15.6
- Mediana: 10.5
- Intervalo: 1 a 90
- 10 o 29% de las especies tienen cinco o menos registros
- 17 o 50% de las especies tienen diez o menos registros

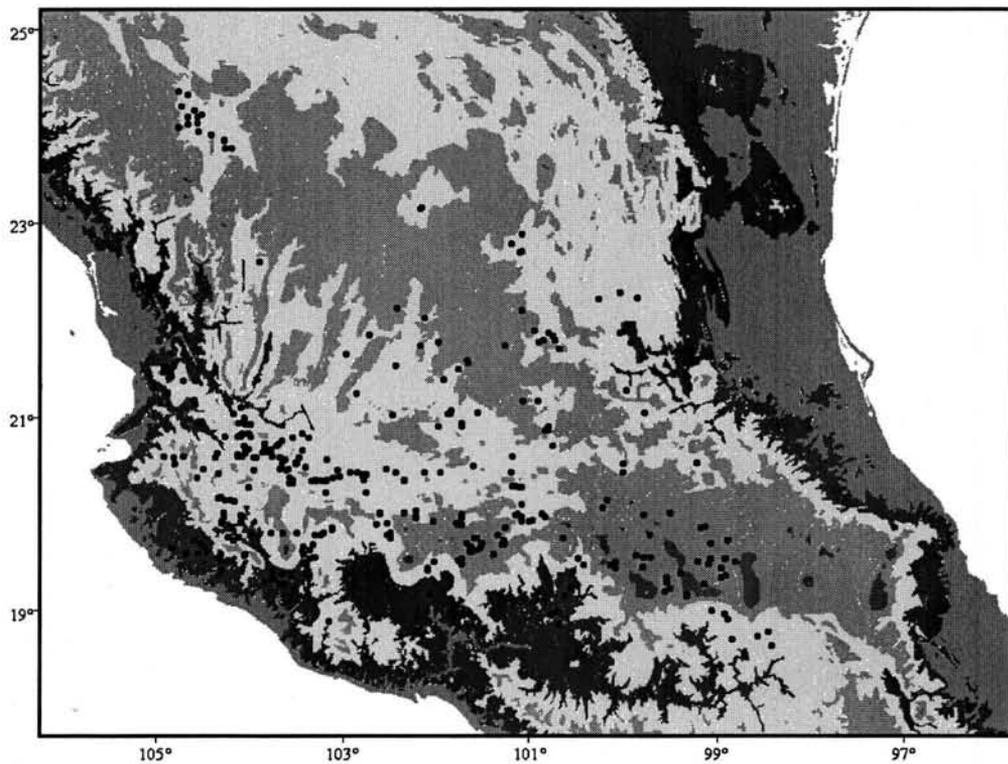
Distribución

– Extensión de la distribución

Existe una varianza considerable en la extensión de la distribución de las especies de la familia, tanto en número de cuencas ocupadas como en área geográfica cubierta, como se muestra en la Tabla 4. Se utilizó la longitud del eje mayor de las distribuciones (igual a la distancia entre los dos puntos más distantes) como una aproximación del área de distribución.



Mapa 11. Distribución de la subfamilia Goodeinae, sobre la red hidrografica (mapa base a partir de Conabio).



Mapa 12. Distribución de la subfamilia Goodeinae, sobre hipsometría (mapa base a partir de Conabio).

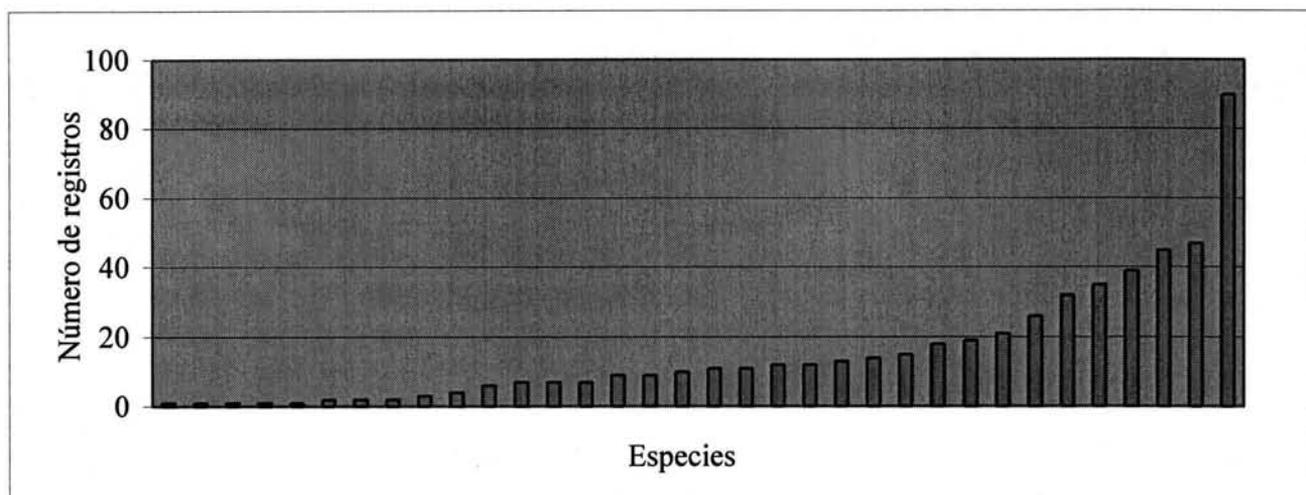


Figura 8. Número de registros de especies en la base de datos.

Tabla 4. La extensión de la distribución de las especies de la familia Goodeidae. Casi la mitad de las especies ocupan sólo una cuenca. Nótese el contraste entre las distribuciones de las especies en la categoría mayor de longitud, *I whitei* y *G. atripinnis*.

NO. DE CUENCAS OCUPADAS	LONGITUD DEL EJE MAYOR EN LA DISTRIBUCIÓN (KM)					
	1 - 8	21 - 29	58 - 93	120 - 149	181 - 352	443 - 533
1	<i>Z. tequila</i> <i>S. francesae</i> <i>A. zacapuensis</i> <i>A. catarinae</i> <i>A. regalis</i> <i>A. maculata</i> <i>C. audax</i> <i>C. pardalis</i>	<i>A. polylepis</i> <i>A. goslinei</i> <i>A. splendens</i>	<i>G. viviparus</i> <i>A. tamazulae</i> <i>A. hubbsi</i> <i>A. toweri</i> <i>C. lateralis</i>			<i>I. whitei</i>
2				<i>A. zonistius</i> <i>C. encaustus</i>	<i>X. captivus</i>	
3			<i>H. turneri</i> <i>X. resolanae</i>	<i>G. multiradiatus</i>	<i>X. melanosoma</i> <i>S. multipunctata</i>	
4			<i>S. lermiae</i> <i>A. diazi</i>		<i>X. eiseni</i> <i>S. bilineata</i>	
5					<i>Z. quitzeoensis</i> <i>I. furcidens</i>	
6					<i>A. robustus</i>	
7					<i>A. dugesi</i>	
8					<i>X. variata</i>	
9						
12						<i>G. atripinnis</i>

– Riqueza

Existe también varianza en el número de especies encontradas por cuenca como se muestra en la Tabla 5.

Tabla 5. Número de especies de goodeinos encontradas en las cuencas dentro de su área de distribución.

CUENCA	NO. SP.	CUENCA	NO. SP.	CUENCA	NO. SP.
Lerma-Santiago	13	Pánuco	6	Huicicila	2
Lerma	12	Sayula	6	San Pedro Mezquital	2
Ameca	11	Pátzcuaro	5	Cuenca de México	1
Balsas	10	Zirahuén	5	Coalcomán	1
Cuitzeo	8	Santiago	4	Purificación	1
Coahuayana	6	Armería	3	Cuitzmala	1
Yuriria	6	Cihuatlán	3		

– Endemismo

El número de especies endémicas a cada cuenca es el mostrado en la Tabla 6.

Tabla 6. Número de especies de goodeinos endémicos a las cuencas dentro de su área de distribución.

CUENCA	NO. SP.	CUENCA	NO. SP.
Ameca	6	Lerma	2
Balsas	3	Pánuco	1
Coahuayana	2	El Salado	1
San Pedro Mezquital	2	Cuenca de México	1

Ocho especies (*Z. tequila*, *S. francesae*, *A. zacapuensis*, *A. catarinae*, *A. regalis*, *A. maculata*, *C. audax* y *C. pardalis*) se encuentran en una sola localidad.

Tribu Allodontichthyini

La tribu Allodontichthyini representa la porción suroccidental de la distribución de la familia. Ocurre principalmente en las cuencas del Ameca, Coahuayana y Armería, y también en la cuenca del Balsas y en cuatro cuencas menores de la vertiente pacífica. Seis de las siete especies que la conforman ocurren en altitudes incluso inferiores a los 1000 msnm. La distribución de *I. whitei* es excepcional. Es la única especie en la familia con una distribución extendida en la cuenca del Balsas y además presenta disyunciones importantes en su distribución. La tribu se puede dividir en dos clados: el género *Allodontichthys* y el grupo *Xenotaenia* + *Ilyodon*. La distribución de *Allodontichthys* es un subconjunto de la de *Ilyodon*.

Género *Allodontichthys*

Allodontichthys hubbsi: Endémica de la cuenca del río Coahuayana (subcuencas de los ríos Tamazula y Tuxpan). Intervalo altitudinal: 800-1400 msnm.

Allodontichthys polylepis: Endémica de la cuenca del río Ameca (subcuencas de los ríos Ameca y Atenguillo). Intervalo altitudinal: 1200-1400 msnm.

Allodontichthys tamazulae: Endémica de la cuenca del río Coahuayana (subcuencas de los ríos Tamazula, Tuxpan y Barreras). Intervalo altitudinal: 800-1400 msnm.

Allodontichthys zonistius: Endémica de las cuencas de los ríos Armería (río Armería) y Coahuayana (río Salado). Intervalo altitudinal: 600-1200 msnm.

Género *Xenotaenia*

Xenotaenia resolanae: Endémica de las cuencas de los ríos Cihuatlán, Purificación y Cuitzmala. Intervalo altitudinal: 400-1200 msnm.

Genero *Ilyodon*

Ilyodon furcidens: Endémica de las cuencas de los ríos Ameca, Armería, Cihuatlán, Coahuayana y Coalcomán. Intervalo altitudinal: 400-1600 msnm.

Ilyodon whitei: Endémica de la cuenca del río Balsas, subcuencas de los ríos Itzúcaro, Cupatitzio-El Marqués (Presa de Santa Catarina), Tilostoc, Yautepec, Cuautla y Nexapa. Esta especie presenta disyunciones importantes en su distribución, que podrían o no deberse a exploración insuficiente. Su distribución es única dentro de la familia. Intervalo altitudinal: 400-1500 msnm.

Tribu Chapalichthyini

La tribu Chapalichthyini es la de más amplia distribución; se concentra en las cuencas del Lerma-Santiago, Ameca y lagos michoacanos. En esta tribu se encuentran las tres especies de mayor distribución en la familia (*G. atripinnis*, *A. robustus* y *X. variata*). *Goodea atripinnis*, en particular, puede encontrarse en cualquier lugar donde ocurra algún chapalictino con las excepciones de las cuencas de El Salado y del río Cupatitzio.

Género *Goodea*

Goodea atripinnis: Es la especie de distribución más amplia. Cuencas de los ríos Lerma-Santiago (ríos Duero, Turbio, de La Laja, lagos de Zacapu y de Camécuaro, Presa Jaripo, lago de Chapala, ríos Verde, Aguascalientes, Ancho, Juchipila, Huaynamota, Tepic, lago de Sta. María), Huicicila (río Huicicila), Ameca (ríos Ameca, Tetiteco, lago de Magdalena), Balsas (Tocumbo), Armería y Pánuco, y de los lagos de Sayula, Yuriria, Pátzcuaro, Cuitzeo y Zirahuén. Intervalo altitudinal: 1400-2200 msnm. El registro único de esta especie en la cuenca del río Huaynamota es lejano a los demás. No hay registros en la cuenca del río Bolaños. El área, los cañones de la Sierra Madre Occidental, es muy abrupta, por lo que la ausencia de registros se puede deber a falta de exploración.

Género *Allophorus*

Allophorus robustus: Ésta es otra especie de distribución amplia. Cuenca del medio y bajo Lerma (ríos Turbio y Duero, lagos de Camécuaro, Chapala y Zacapu, Presa Jaripo), en los lagos de Cuitzeo, Pátzcuaro, Zirahuén y Yuriria, Balsas (Presas San Juanico y Tarécuato y Presa Cupatitzio en la cuenca del río Cupatitzio). Intervalo altitudinal: 1400-2000 msnm.

Género *Chapalichthys*

Chapalichthys encaustus: Bajo Lerma (lago de Chapala, ríos Lerma y Duero, Presa Jaripo) y en la cuenca de Sayula (lago Hurtado). Intervalo altitudinal: 1400-1600 msnm.

Chapalichthys pardalis: Una sola localidad (Tocumbo) en la cuenca del río Balsas. Altitud: 1600 msnm.

Género *Ameca*

Ameca splendens: Cuenca del alto Ameca (ríos Ameca y Teuchitlán). Intervalo altitudinal: 1250-1300 msnm.

Género *Xenotoca*

Xenotoca variata: Es la especie con distribución más amplia después de *G. atripinnis*. Cuencas del alto Ameca (río Ameca), medio y bajo Lerma (lago de Zacapu, río Turbio), Yuriria, Cuitzeo (lago de Cuitzeo y río Gde. de Morelia), Pátzcuaro, alto Pánuco (ríos Sta. Marta y Tampaón), Sayula (prob. Atotonilco) y Santiago (ríos Aguascalientes, Verde y Tepic). Intervalo altitudinal: 1000-2000 msnm.

Género *Xenoophorus*

Xenoophorus captivus: Cuenca endorréica El Salado (en tres localidades), cuenca alta del Pánuco (río Sta. Marta). Intervalo altitudinal: 1800-2000 msnm.

Género *Xenotichthys*

Xenotichthys eiseni: Cuencas del Ameca (río Ameca y lago de Magdalena), Santiago (río Tepic), Huicicila (río Huicicila) y Coahuayana (ríos Tamazula y Tuxpan). Intervalo altitudinal: 400-1500 msnm.

Xenotichthys melanosoma: Cuencas del Ameca (río Ameca, lago de Magdalena, lago La Colorada), Sayula (Atotonilco, San Marcos, Zacoalco y Zapotlán) y Coahuayana. Intervalo altitudinal: 600-2000 msnm.

Género *Zoogoneticus*

Zoogoneticus quitzeoensis: Cuencas del Ameca (ríos Ameca y Teuchitlán), medio y bajo Lerma (ríos Duero y Turbio, lagos de Chapala, Zacapu, Presa Jaripo), Sayula (Zacoalco, San Marcos, Atotonilco, Hurtado), Balsas (Presa Tarécuato), Pátzcuaro y Cuitzeo (lago de Cuitzeo y río Grande de Morelia). Intervalo altitudinal: 1400-1800 msnm.

Zoogoneticus tequila: Está limitada a una localidad en la cuenca del Ameca (río Teuchitlán). Altitud: 1400 msnm.

Tribu Girardinichthyini

La tribu Girardinichthyini se distribuye predominantemente en la parte oriental de la distribución de la familia: cuencas de México, Lerma, Pánuco y lagos michoacanos. También se encuentra en la zona oeste de la cuenca del Ameca y algunos puntos más. La distribución de *A. dugesi* es excepcional. Ocurre, como otras especies de la tribu, en los lagos michoacanos, pero es la única presente en las cuencas de Sayula, Santiago, Pánuco (río La Laja-Santa Marta), Lerma y Verde (Grande de Santiago).

Género *Ataeniobius*

Ataeniobius toweri: Es endémica de una pequeña zona en la cuenca alta del Pánuco. Intervalo altitudinal: 1000 – 1200 msnm.

Género *Allotoca*

Allotoca regalis: Es endémica de una sola localidad en la cuenca del Balsas (Tocumbo). Altura: 1600 msnm.

Allotoca maculata: Se restringe a la subcuenca del lago de Magdalena (Ameca). Intervalo altitudinal: 1400-1600 msnm.

Allotoca catarinae: Es endémica de una sola localidad en la cuenca del Balsas (Presa Cupatitzio en el río Cupatitzio). Altura: 1600 msnm.

Allotoca diazi: Cuencas de Cuitzeo (río Grande de Morelia), Pátzcuaro, Zirahuén y una localidad en la cuenca del Balsas (Presa de Sta. Catarina-río Cupatitzio). Intervalo altitudinal: 1400-2200 msnm.

Allotoca dugesi: Cuencas de Yuriria, Cuitzeo (lago de Cuitzeo y río Grande de Morelia), Zirahuén, Pátzcuaro, Sayula (prob. San Marcos), medio Lerma (río Irapuato), Santiago (ríos Santiago y Verde) y Pánuco (río La Laja-Santa Marta). La distribución de esta especie es única. Está conformada por un componente en los lagos michoacanos, otro en la zona de Sayula-río Grande de Santiago y uno en la zona de los ríos Irapuato-La Laja-Verde. Estos tres componentes están bastante separados entre sí. Intervalo altitudinal: 1600-2200 msnm.

Allotoca goslinei: Está restringida a dos localidades en la cuenca del Ameca. Intervalo altitudinal: 1300-1400 msnm.

Allotoca zacapuensis: Es endémica del lago de Zacapu. Altura: 1970 msnm.

Género *Hubbsina*

Hubbsina turneri: Cuencas de Cuitzeo (lago de Cuitzeo y río Gde. de Morelia), Yuriria, y medio Lerma (lago de Zacapu). Intervalo altitudinal: 1800-2100 msnm.

Género *Girardinichthys*

Girardinichthys multiradiatus: Cuenca del alto Lerma, lagos de Zempoala, cuenca alta del río Tula (Pánuco) cuenca alta del Balsas (ríos Zitácuaro y Tilostoc). Intervalo altitudinal: 1800-2900 msnm.

Girardinichthys viviparus: Endémica de la cuenca de México, Xochimilco y remanentes del antiguo lago de Texcoco. Intervalo altitudinal: 1800-2800 msnm.

Género *Skiffia*

Skiffia bilineata: Cuenca baja del Lerma (lago de Chapala), de los lagos de Yuriria, Cuitzeo (lago de Cuitzeo y río Gde. de Morelia) y Sayula (prob. Atotonilco). Intervalo altitudinal: 1400-2000 msnm.

Skiffia lermae: Cuencas de los lagos de Cuitzeo (río Grande de Morelia), Pátzcuaro, Zirahuén y Zacapu (medio Lerma). Intervalo altitudinal: 2000-2200 msnm.

Skiffia francesae: Es endémica del río Teuchitlán, cuenca del Ameca. Altura: 1400 msnm.

Skiffia multipunctata: Cuenca baja del Lerma (lago de Chapala, río Duero, lago de Camécuaro), Balsas (Presa Tarécuato) y Sayula (laguna Hurtado y prob. Atotonilco). Intervalo altitudinal: 1400-2000 msnm.

Tribu Characodontini

La tribu Characodontini es endémica de la cuenca alta del río San Pedro Mezquital.

Género *Characodon*

Characodon lateralis: Cuenca alta del río San Pedro-Mezquital (ríos Mezquital y de la Saucedá y manantiales en la zona). Intervalo altitudinal: 1800-2100 msnm.

Characodon audax: Endémica de una localidad (Ojo de agua de Las Mujeres) en la cuenca alta del río San Pedro Mezquital. Altura: 2000 msnm.

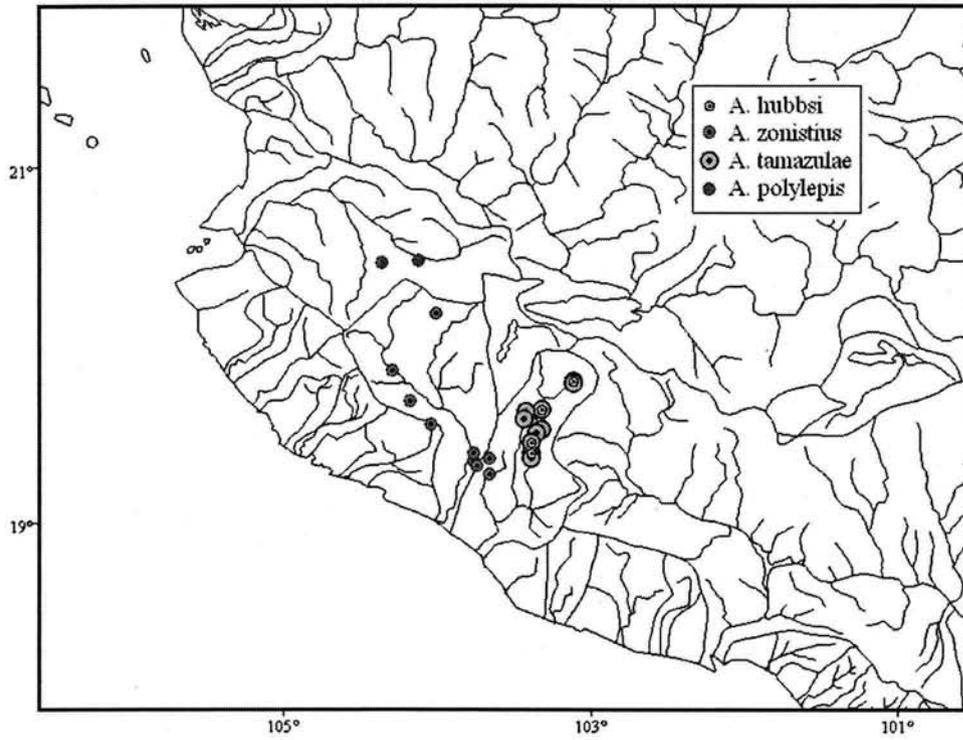
Subfamilia Empetrichthyinae

La subfamilia Empetrichthyinae, compuesta por los géneros *Empetrichthys* y *Crenichthys*, es endémica de una pequeña zona en el suroeste de los E.U.A. que pertenece a la Gran Cuenca (*Great Basin*).

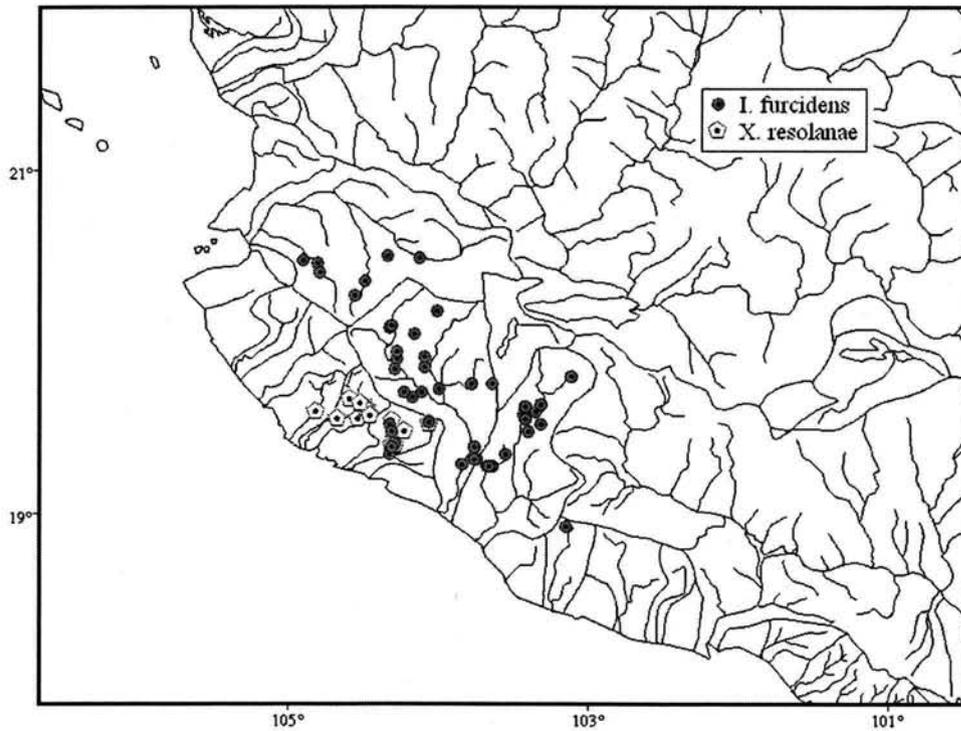
Los mapas de distribución y los datos de riqueza y endemismo permiten apreciar la importancia que tienen para el grupo las cuencas del Lerma y del Ameca. Esta última es particularmente interesante dada su menor extensión y su diversidad taxonómica: sólo en ella encontramos especies de las tres tribus de la Mesa Central. La cuenca del Balsas contiene un número elevado de especies, incluidas tres endémicas, aun cuando todas menos una de las distribuciones dentro de la misma son bastante restringidas.

Esta sección: Mapas 13-24.

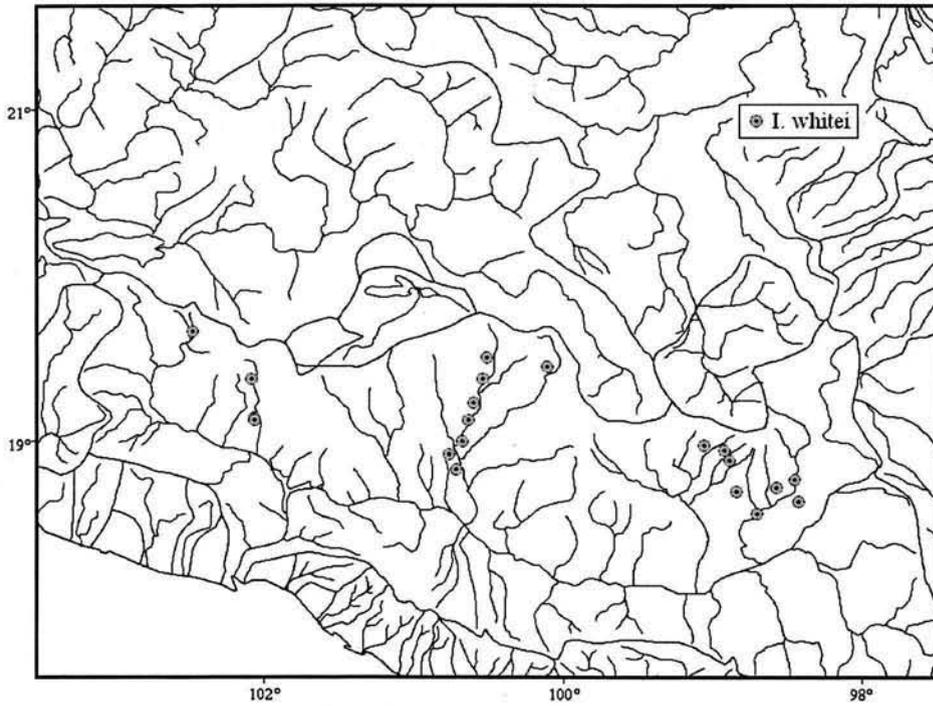
Distribución y filogenia. Existe una correspondencia clara entre distribución y filogenia para la familia a los niveles taxonómicos subfamilia y tribu. El primer grupo en separarse del tronco común de los goodeidos, los Empetrichthyinae, son un elemento claramente disyunto del resto de la familia. El siguiente grupo, los Characodontini, es también disyunto aunque no tan distante. Las tres tribus restantes conforman el grueso de la distribución de la familia; entre ellas, Allodontichthyini, de distribución pacífica y Girardinichthyini, de distribución centro-oriental, son prácticamente alopátridas (coinciden sólo en dos localidades). La tribu Chapalichthyini, de distribución centro-occidental, es parcialmente simpátrica con ambas (Mapa 25 y Figura 9). Por abajo del nivel de tribu la relación entre filogenia y distribución es menos clara, probablemente oscurecida por la ocurrencia de eventos de dispersión, extinción y falta de respuesta a la vicarianza.



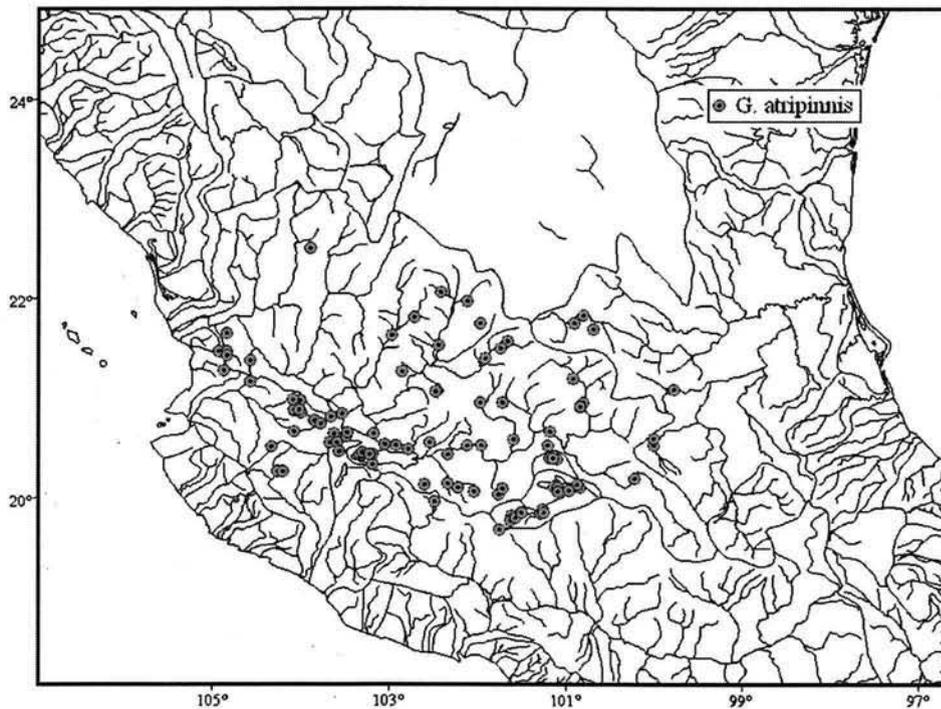
Mapa 14. Distribución de las especies del género *Allodontichthys*, en la vertiente pacífica.



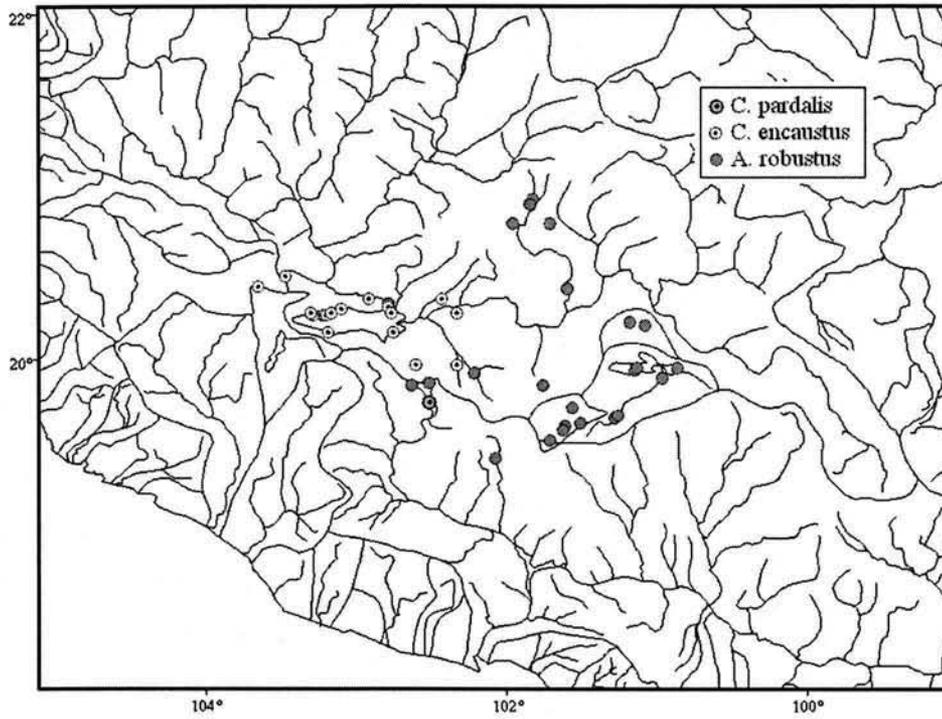
Mapa 15. Distribución de *I. furcidens* y *X. resolanae*, en la vertiente pacífica. *X. resolanae* es la especie con el rango altitudinal más bajo de la familia.



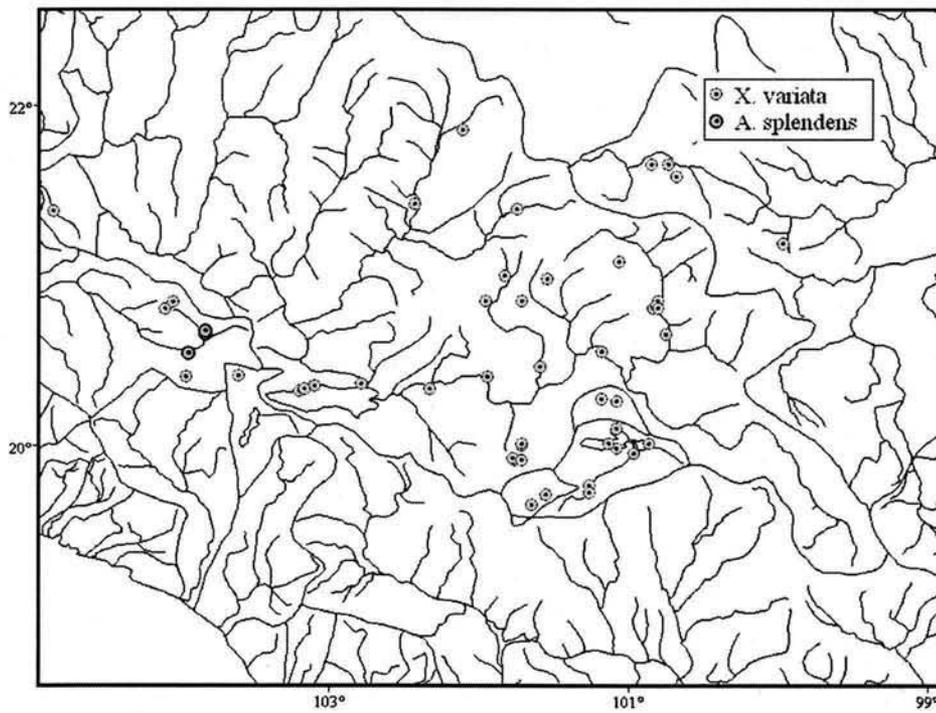
Mapa 16. Distribución de *I. whitei*. Existen disyunciones notorias en la distribución de esta especie.



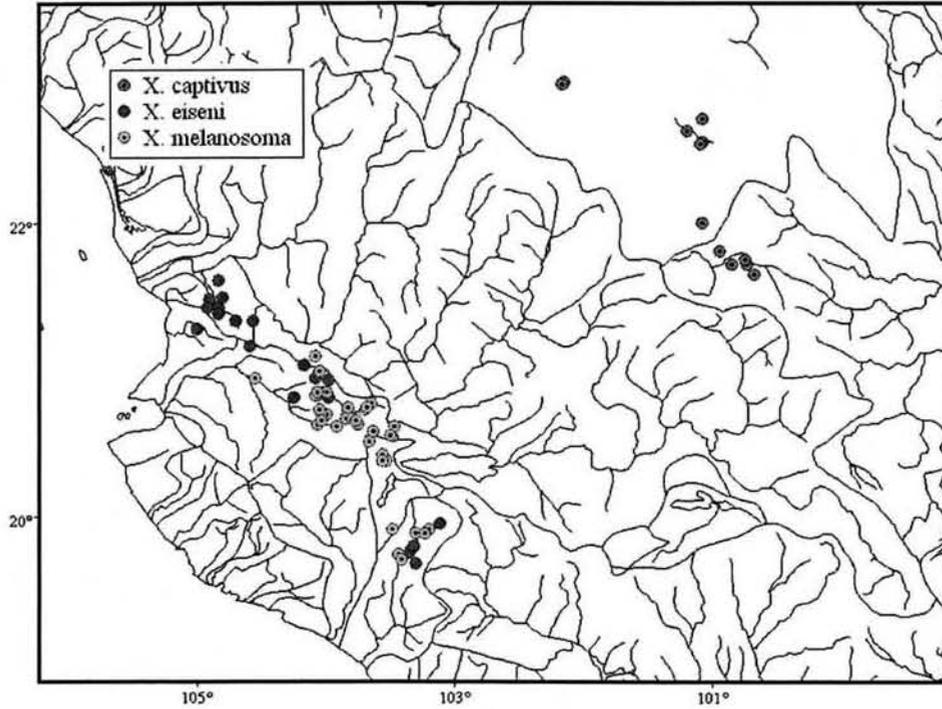
Mapa 17. Distribución de *G. atripinnis*, la especie de más amplia distribución.



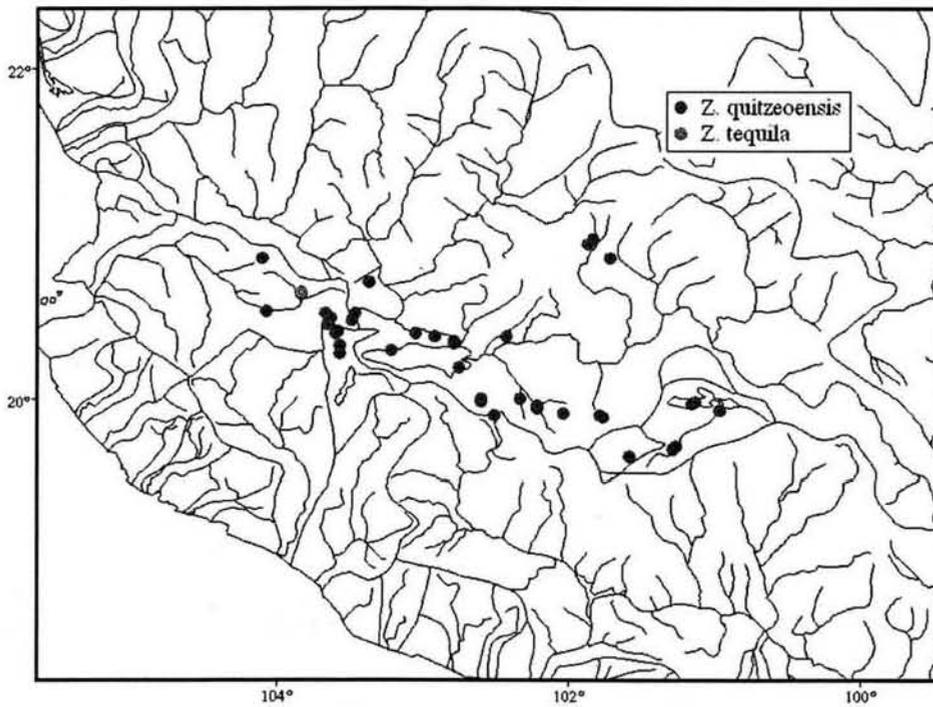
Mapa 18. Distribución de *A. robustus* y de las especies del género *Chapalichthys*.



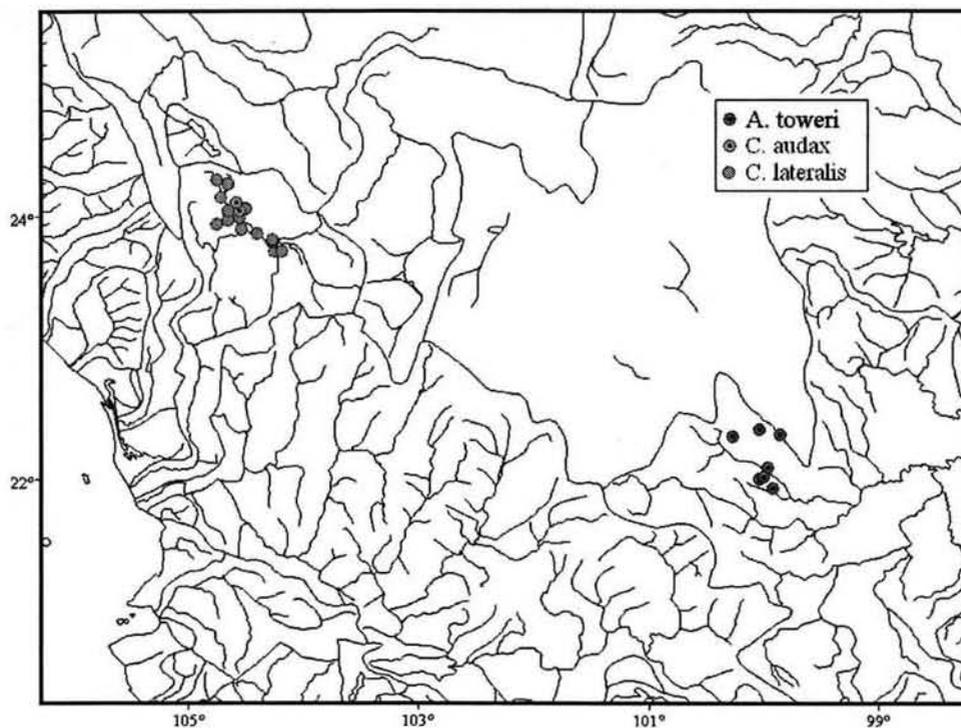
Mapa 19. Distribución de *A. splendens* y *X. variata*. La primera es restringida y la segunda muy amplia.



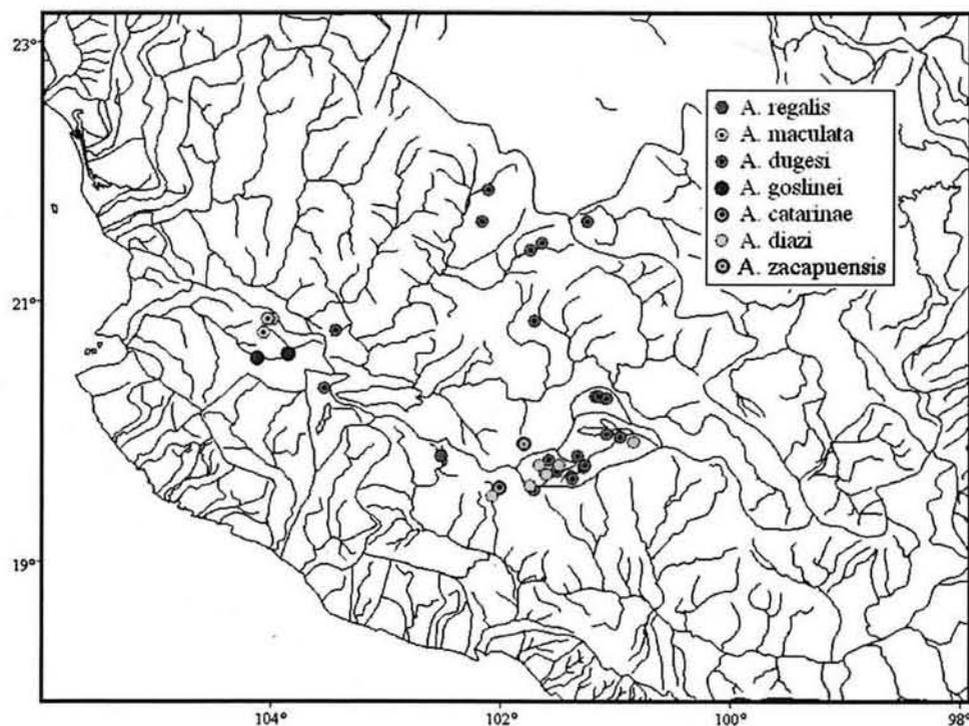
Mapa 20. Distribución de *X. captivus* y de las especies del género *Xenotichthys*. La disyunción entre estos géneros hermanos es notable. *Xenotichthys eiseni* y *X. melanosoma* son parcialmente simpátricas. *X. captivus* es un habitante de la Mesa del Norte.



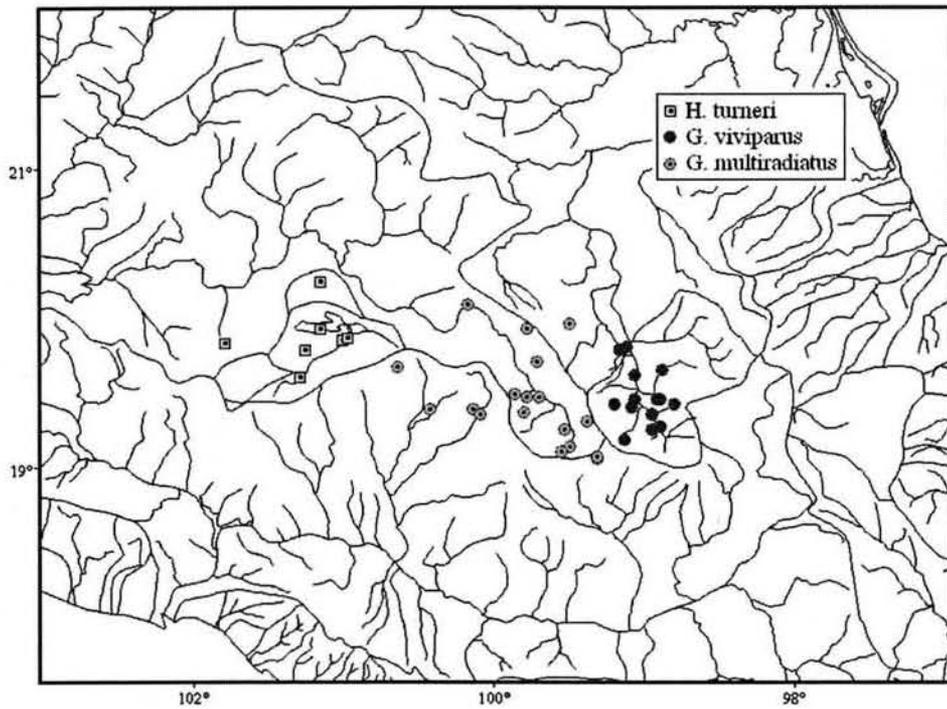
Mapa 21. Distribución de las especies del género *Zoogoneticus*, parcialmente simpátricas.



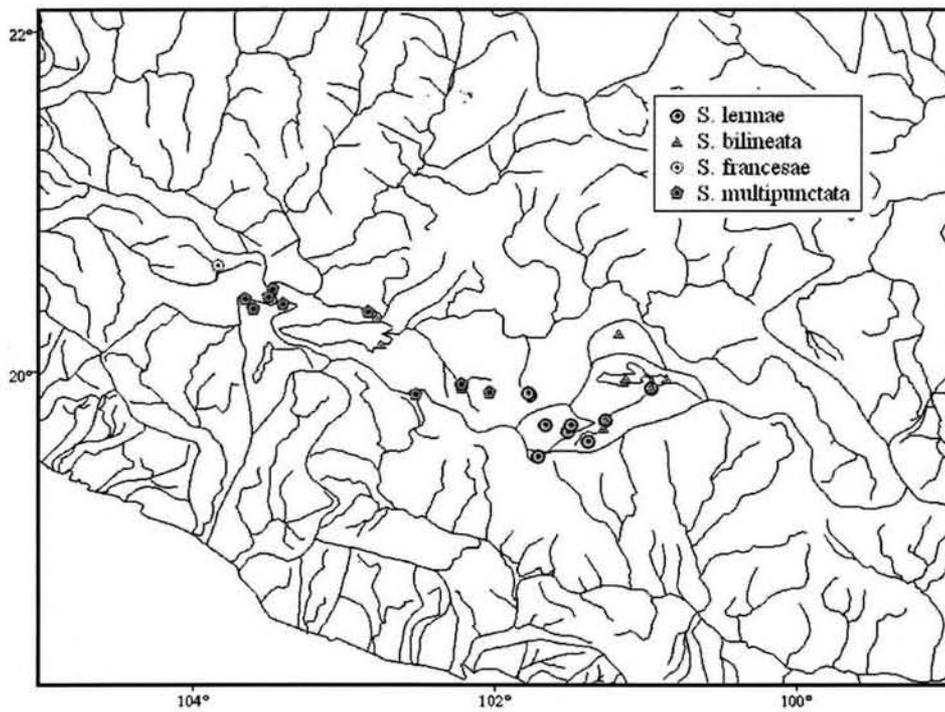
Mapa 22. Distribución de *A. toweri* y de las especies del género *Characodon*, en la Mesa del Norte.



Mapa 23. Distribución de las especies del género *Allotoca*. Este es el género más especioso y con mayor número de especies marcadamente endémicas, con la excepción notable de *A. dugesi*.



Mapa 24. Distribución de *H. turneri* y de las especies del género *Girardinichthys*, en la porción más elevada de la Mesa Central.



Mapa 25. Distribución de las especies del género *Skiffia*, a lo largo del Eje Neovolcánico.

Falta página

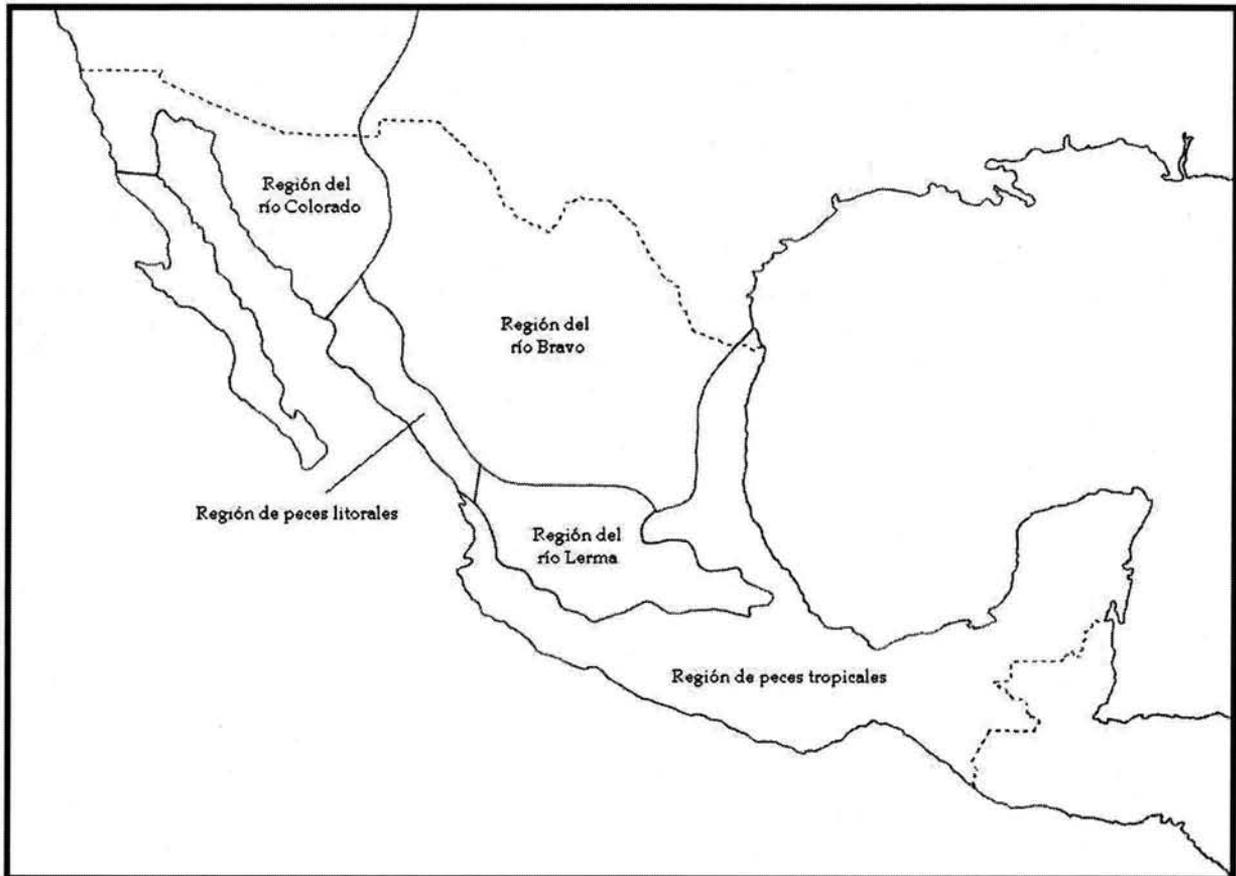
N°

42

BIOGEOGRAFÍA

La ictiofauna continental mexicana

La ictiofauna continental mexicana es rica y diversa. El número de especies de peces dulceacuícolas encontradas en México se aproxima al 60% del número de especies encontradas en los E.U.A. y Canadá juntos, territorio con un área diez veces mayor. Diversos factores han contribuido a esta riqueza, la mayoría de ellos relacionados con la situación y complejidad geográfica del país. La ictiofauna continental mexicana, considerando solo a las especies primarias, secundarias e invasores marinos, está compuesta en un 35% por especies de afinidad neotropical, en un 40% por especies de afinidad neártica, en un 15% por invasores marinos y en un 10% por especies endémicas (Miller 1986). Ha sido regionalizada por Tamayo (1962) de manera general en cinco grandes áreas: la región del río Bravo, la región del río Colorado, la región Sinaloense-Nayarita, la región del río Lerma y la región tropical del sur (Mapa 26). Las primeras dos de estas áreas pertenecen a la región Neártica, la tercera es predominantemente Neártica con cierta influencia Neotropical, la región del río Lerma es distinta y particular y la última representa la porción norte de la región Neotropical.



Mapa 26. Regionalización ictiológica de México (redibujado de Tamayo 1962).

El Altiplano Mexicano, que tiene la mayor elevación en su extremo sur, ha sido una barrera importante a la dispersión entre regiones. La Planicie Costera del Golfo ha permitido una mayor

dispersión que su contraparte del Pacífico, que es menos extensa y más interrumpida por el relieve. En ella la transición neártico-neotropical ocurre desde el río Soto la Marina hasta el Papaloapan (Espinosa *et al.* 1998). La Mesa Central es una región que ha quedado aislada por altitud al sur, este y oeste, y por aridez al norte. Este aislamiento, acompañado de una geología inestable, ha propiciado en ella el endemismo. La cuenca del río Lerma, con una proporción de endémicos del 66%, referida en buena medida a especies de las familias Goodeidae y Atherinidae (género *Chirostoma*), es la cuenca con mayor endemismo del país (Miller 1986, Miller y Smith 1986, Espinosa *et al.* 1998). Varios ictiólogos han notado que la distribución general de los peces de la cuenca coincide más con los antiguos límites geológicos de la Mesa Central que con los límites hidrográficos actuales de la cuenca (Barbour 1973, Miller y Smith 1986).

Biogeografía de peces de agua dulce

Los peces dulceacuícolas están irremediamente atados a los cuerpos de agua que habitan y por lo tanto también a los procesos de cambio ecológico y geográfico que éstos experimenten. Los cuerpos de agua son elementos dinámicos y cambiantes del paisaje. Ocurren dentro de unidades fisiográficas más o menos discretas y separadas por barreras geográficas de magnitud variable, las cuencas hidrográficas. Las cuencas pueden usarse como unidades naturales en el estudio de la distribución de organismos acuáticos, aunque la distribución de estos no necesariamente sea homogénea o continua dentro de las mismas, sobre todo dada la posibilidad de un río de atravesar regiones de distinta altitud, pendiente y clima.

Dispersión y vicarianza

La dispersión y la vicarianza son los fenómenos a través de los cuales las distribuciones de los organismos cambian en el tiempo (estrictamente, también las extinciones locales y regionales). Los cambios en la distribución pueden resultar en la aparición de nuevas especies o variedades. La vicarianza ocurre cuando una población es físicamente separada en dos o más subconjuntos sin posibilidad de que ocurran apareamientos entre los miembros de éstos, y suele ocurrir como consecuencia de cambio geográfico o climático en el área de distribución de las especies. La dispersión ocurre cuando miembros de una población colonizan áreas previamente no ocupadas por la misma, ampliando el área de su distribución. La dispersión puede resultar en una expansión continua del área de distribución o en el establecimiento de una nueva área discreta, dependiendo de la forma en que ocurra –‘a saltos’, por difusión, o secular. La dispersión puede ser activa, aquella resultado de la locomoción de los propios organismos, o pasiva, aquella resultado de la acción de un agente externo sobre los organismos.

Para los peces de agua dulce la vicarianza ocurre cuando la continuidad de la red hidrográfica que una especie habita es interrumpida, cesando así el flujo génico entre poblaciones. En el caso de la dispersión, los individuos pueden trasladarse activamente mediante la natación y pueden ser arrastrados a nuevas localidades de manera pasiva por acción de la corriente. En el caso de los goodeidos, como en el de cualquier otro grupo de peces de agua dulce, tanto la dispersión activa como la pasiva deben permitir a las poblaciones ampliar su distribución dentro de los límites de las cuencas hidrográficas; pero el acceso a una nueva cuenca solamente puede ocurrir si la dispersión activa es asistida por otros procesos.

Los procesos de vicarianza y dispersión en la familia han estado atados principalmente a cuatro tipos de fenómenos geodinámicos:

- El vulcanismo. La efusión de material volcánico a la superficie puede bloquear el curso de una corriente, y si es de suficiente magnitud, dar origen a una nueva cuenca cerrada, provocando el aislamiento geográfico entre dos subconjuntos de una población. Los volcanes son, a su vez, elementos del paisaje que influyen sobre la red hidrográfica.

- La orogenia. La aparición de una cadena montañosa también puede separar una red hidrográfica previamente continua o influir sobre ella de otras formas.
- El tectonismo. El tectonismo, al provocar levantamientos y hundimientos, altera el flujo de agua sobre la superficie. Puede provocar compartimentalización de las cuencas o cambiar la pendiente de los cauces, modificando la intensidad de la erosión remontante (ver abajo). El tectonismo puede ocasionar vicarianza ‘intracuenca’, al elevar o hundir una sección de la misma originando escalones o caídas en el curso de los ríos, como posiblemente haya ocurrido en el río Lerma.

Estos tres procesos pueden ocurrir simultáneamente y ser parte de un mismo escenario geológico, como en el caso de la Mesa Central, provocando múltiples cambios en la configuración de la superficie.

- La piratería o captura fluvial. La piratería o captura fluvial es el único proceso mediante el cual los peces de agua dulce pueden dispersarse de una cuenca a otra sin hacer uso de aguas marinas (excluyendo la posibilidad de biocoria). La captura fluvial es un proceso geomorfológico de importancia y que ocurre repetidamente dentro de los sistemas hidrológicos.

Las corrientes de una cuenca erosionan el lecho y las paredes del cauce por el que corren, constantemente transportando material desde las partes altas de la cuenca hacia las partes bajas. La erosión que ocurre en las partes altas, en los orígenes de las corrientes, provoca una extensión de las mismas en dirección contraria al flujo (hacia el parteaguas) y es llamada erosión regresiva o remontante. En el proceso de captura fluvial, el origen de una corriente se desplaza y aproxima por erosión remontante a la cuenca contigua, desplazando la línea divisoria entre cuencas o parteaguas en esa misma dirección. Cuando la erosión ha alcanzado una magnitud suficiente, la corriente remontante hace una incisión sobre la divisoria y entra en contacto con una corriente de la cuenca contigua, que puede también estar provocando erosión remontante (en realidad no es uno sino múltiples orígenes de corrientes los que erosionan las cabeceras de las cuencas). En ese momento –que en realidad es un periodo extendido de tiempo– la corriente con menor pendiente es capturada por la de mayor pendiente, es decir, su curso es desviado y canalizado hacia ésta; y se establece una nueva divisoria entre cuencas (Tamayo 1962, Pedraza 1996, McKnight 1999). La captura fluvial resulta en la inclusión de la sección capturada en la cuenca ‘capturadora’ y en la separación entre la sección capturada y el resto de la cuenca a la que originalmente pertenecía. Una corriente remontante también puede incidir sobre una cuenca endorreica y capturar al cuerpo de agua contenido en ella. En este caso, es probable que dicho cuerpo pierda un volumen considerable de agua y experimente un cambio importante o incluso desaparezca.

Otro tipo de captura, la captura fluvial costera, ocurre en las partes bajas de las cuencas, en las llanuras aluviales cerca de la desembocadura. En esta parte de las cuencas, la divisoria es más difusa e incluso puede ser despreciable. Cuando los ríos han formado deltas en sus llanuras éstos pueden interdigitarse, permitiendo comunicación entre ellos. Seguramente este tipo de captura no ha intervenido en la distribución de la familia, dada su afinidad por las tierras altas.

Los eventos de captura fluvial pueden tener consecuencias biogeográficas y ecológicas importantes. Al unirse dos cuencas o subcuencas previamente separadas, los organismos de ambas tienen ante sí la posibilidad de colonizar nuevos ambientes, hasta donde sus capacidades dispersoras y competitivas lo permitan; y de lograrlo establecerán poblaciones discretas. Por otra parte, al entrar en contacto biotas antes separadas, la composición de las comunidades involucradas puede cambiar.

Debido a la pequeña talla de los goodeidos, es bastante improbable que puedan atravesar grandes caídas de agua o cauces de flujo violento o muy turbulento. Esta limitante probablemente les haya impedido, salvo la excepción histórica de los alodontictinos, la colonización de las planicies costeras más allá de la Mesa Central. Por tanto, la dinámica distribucional de la familia seguramente ha ocurrido estrictamente entre las cuencas de la Mesa y jamás a través del mar, las condiciones del cual seguramente

tampoco podrían soportar. Vemos entonces que la vicarianza debe haber sido fundamental en la historia evolutiva y biogeográfica de la familia; ya sea que haya ocurrido como vicarianza simple (sin intercambio entre cuencas) o como vicarianza precedida de captura.

RESULTADOS

Curva de descubrimientos

Para conocer el estatus de recolección de la familia Goodeidae se graficó el número de especies descubiertas y descritas en función de las fechas de descubrimiento y descripción, respectivamente (Figura 10a). Se puede notar que los datos correspondientes al periodo aproximado de 1907 a 1938 no son continuos con la tendencia inicial y final de los datos. Se propone que este comportamiento fue causado por una interrupción en la exploración debida al conflicto armado en el país durante esos años. Se puede ajustar una curva sigmoide a los datos posteriores al periodo anómalo que explica un 98% de la varianza. Si se ajustan los parámetros de dicha curva para comprender la totalidad del periodo de exploración se obtiene la curva que reconstruye la historia de los descubrimientos de no haberse dado la interrupción observada (Figura 10b). En ambos casos, las curvas sugieren que la familia se encuentra bien recolectada, es decir, que el número de especies conocidas es bastante cercano al posible número de especies existentes.

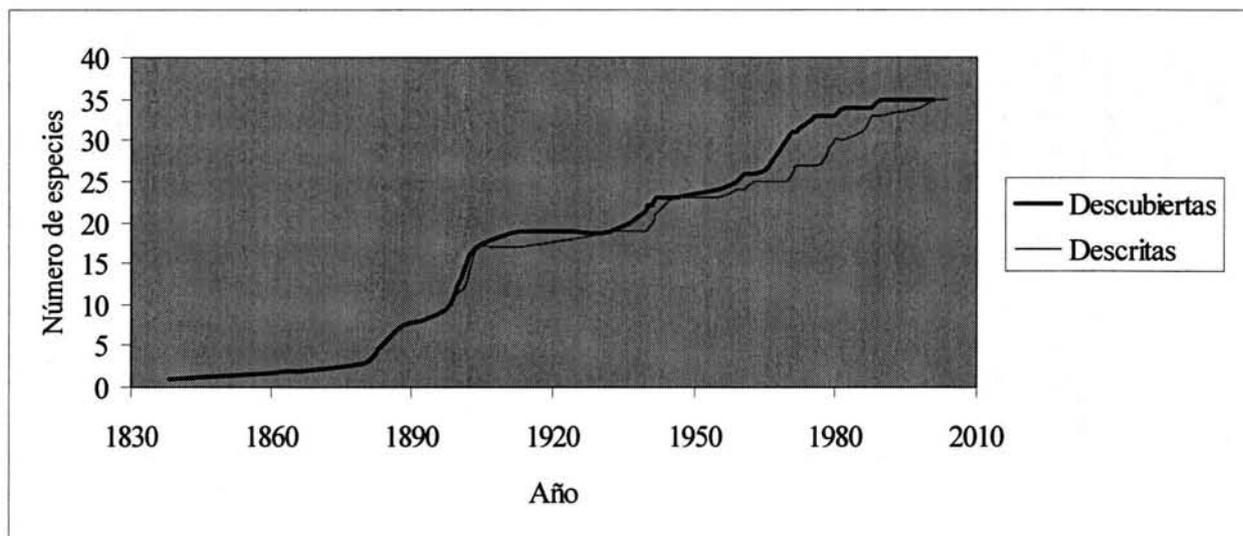


Figura 10a. Las curvas de descubrimientos y descripciones de especies de la familia Goodeidae. La curva de descubrimientos crece ligeramente más rápido. Ambas parecen estabilizarse en su parte final.

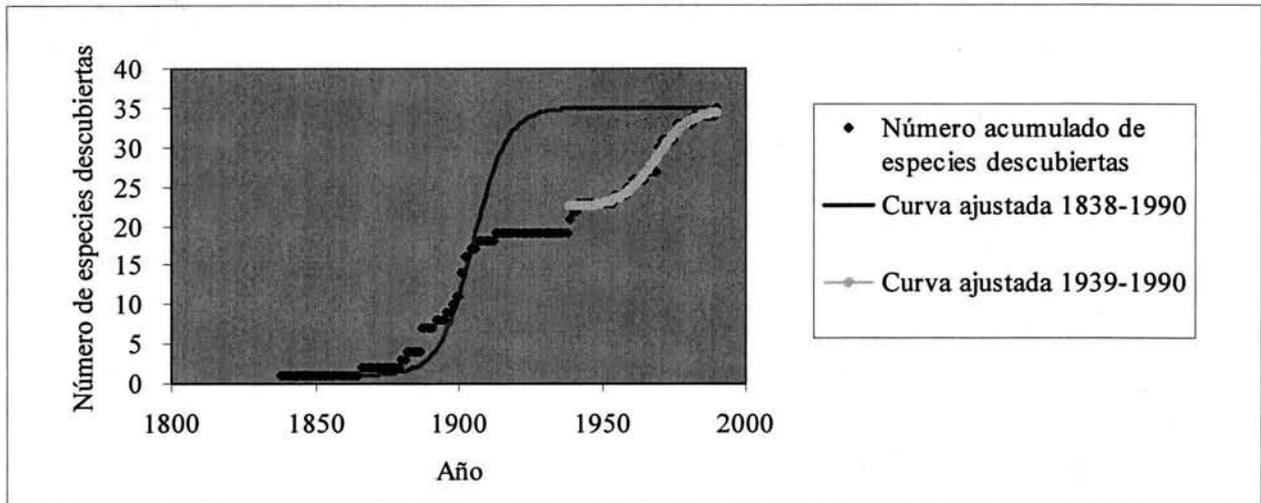
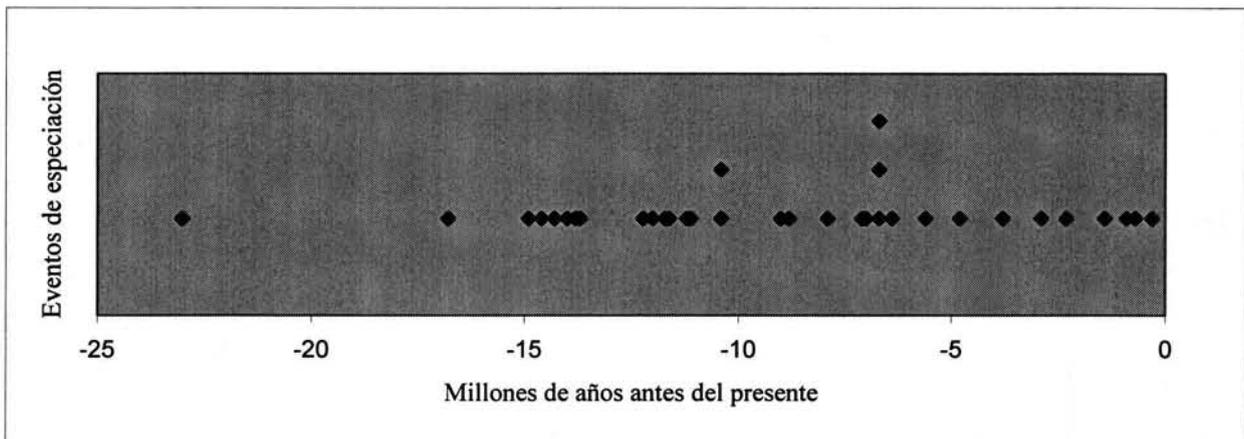
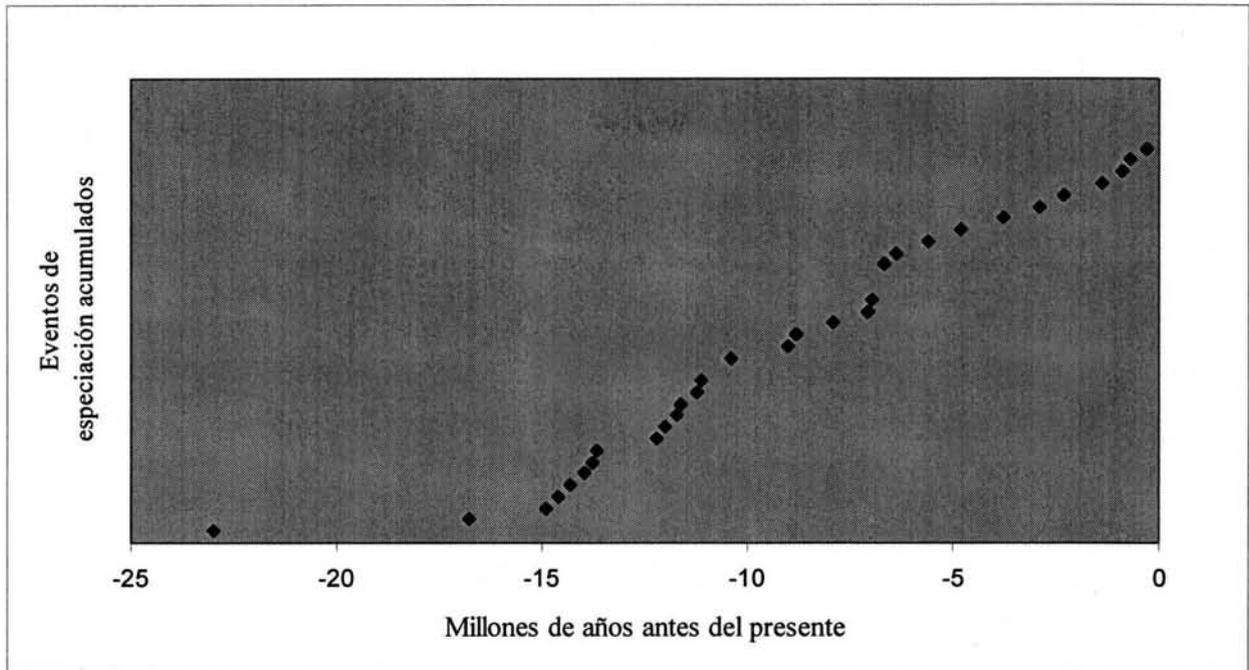


Figura 10b. Curvas ajustadas para el periodo post-revolucionario y para la totalidad del periodo de exploración de la familia Goodeidae. La tendencia inicial de la curva de especies descubiertas se ve interrumpida entre los años 1907 y 1938.

Los eventos de especiación en el tiempo

Los eventos de especiación en la familia Goodeidae, según las fechas de divergencia estimadas por Webb *et al.* (2004) (Tabla 7) se distribuyen en el tiempo como se muestra en las Figuras 11a y b. Como se puede apreciar, han habido periodos de mayor y menor velocidad de especiación para la familia. Los eventos de especiación fueron agrupados de acuerdo con el tiempo transcurrido entre ellos (ver apéndice: Figuras 12a y b) en un total de dieciséis conjuntos o ‘paquetes’, que contienen entre uno y seis eventos de especiación. Los periodos de especiación más rápida son aquellos comprendidos entre los 14.9 y 13.7 Ma (seis eventos), 12.2 y 11.1 Ma (cuatro eventos) y entre los 7 y 6.4 Ma (cinco eventos). Estos ‘picos’ de especiación, correspondientes a periodos del Mioceno Medio, Medio-Tardío y Tardío respectivamente no son directamente relacionables a eventos geodinámicos conocidos y datados en el área de estudio como por ejemplo los ‘picos’ de vulcanismo encontrados por Ferrari *et al.* (1999). Además, los eventos de un paquete pueden no estar geográfica o geológicamente relacionados entre sí y son difícilmente situables en el espacio.





Figuras 11a y 11b. Los eventos de especiación en la familia Goodeidae en el tiempo. Se pueden observar periodos de rápida especiación entre los 14.9 y 13.7, 12.2 y 11.2 y 7 y 6.4 Ma antes del presente.

Análisis de parsimonia de Brooks (APB)

En un primer análisis se consideró a las cuencas como unidades homogéneas y con historias únicas respecto a las especies que las habitan, con el fin de hallar un patrón general de relación entre las áreas de endemismo (APB primario: Brooks *et al.* 2001). Se consideraron 20 áreas (cuencas), y el APB arrojó como resultado tres cladogramas igualmente parsimoniosos, de los cuales se eligió el mostrado en la Figura 14 como más probable. La numeración de los nodos en la filogenia es la mostrada en la Figura 13.

Relaciones entre áreas. Se pueden reconocer en el cladograma cuatro grupos de áreas con afinidad geográfica entre sí. Nevada y San Pedro Mezquital son las áreas, aunque distantes entre sí, más norteñas en toda la distribución. El clado Cuitzmala-Coahuayana es un conjunto de áreas con clara relación entre sí, ubicadas en la vertiente pacífica de la distribución. Las áreas de El Salado, Huicicila, Santiago y Pánuco ocupan un área intermedia entre el extremo norteño representado por San Pedro Mezquital y el resto del área de distribución; y finalmente el clado Ameca-Lerma, constituido por el conjunto restante de cuencas. Sólo la cuenca de México aparece de forma aislada y en una posición geográficamente incongruente.

Cuencas del Norte

Nevada: La posición de esta área dentro del cladograma está definida por las especies endémicas de empetricinos *Crenichthys baileyi* y *Empetrichthys latos* (34 y 35 y su ancestro hipotético 69), las más basales en la filogenia. Inmediatamente después aparece 68, el ancestro hipotético de todos los goodeinos.

San Pedro Mezquital: Como Nevada, esta área está definida por la presencia de los endémicos *Characodon audax* y *C. lateralis* (32 y 33, y su ancestro hipotético 67), siguiente grupo en desprenderse

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

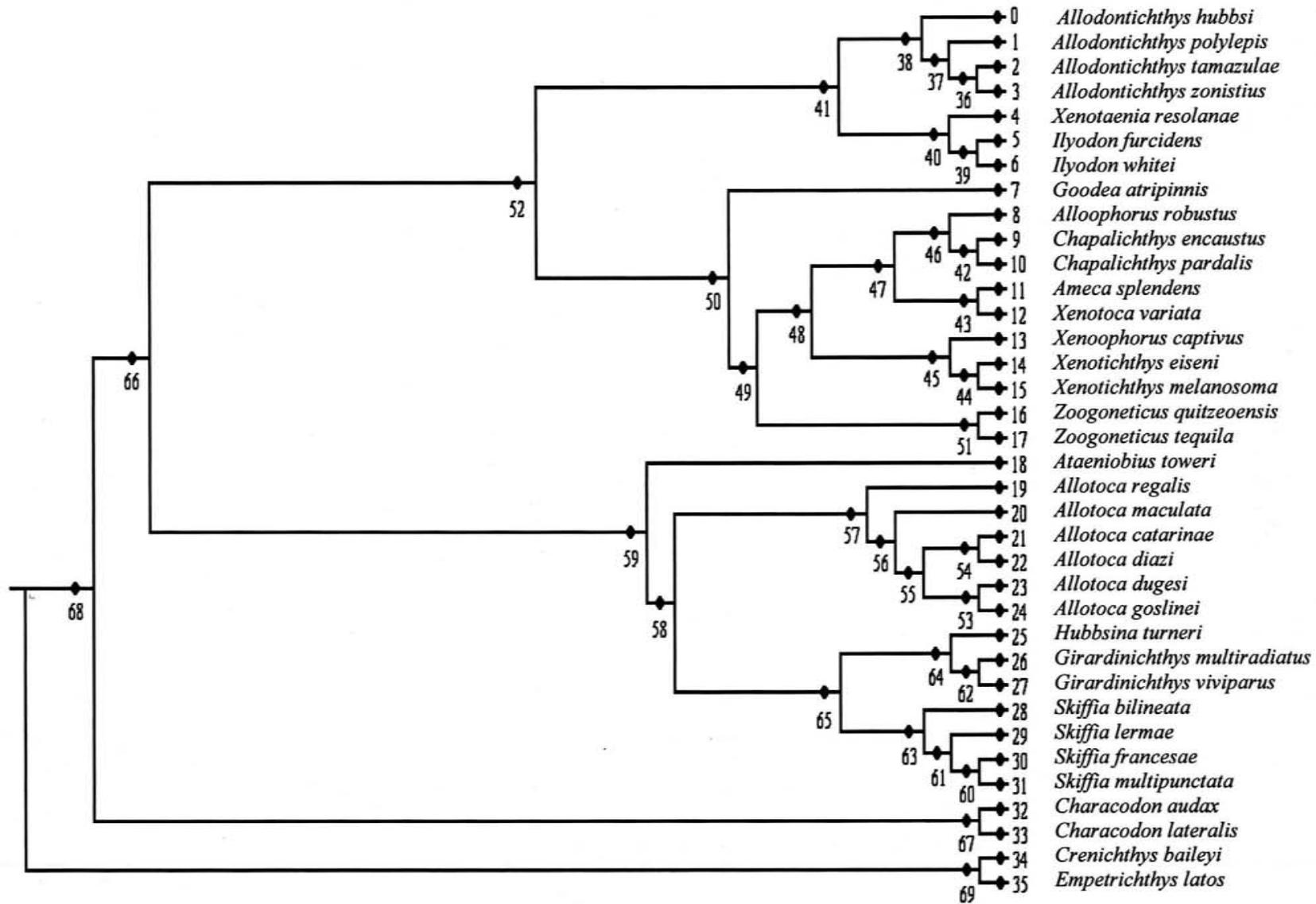


Figura 13. Numeración de los nodos de la filogenia utilizada en el APB. Cada nodo representa una especie, ancestral o actual.

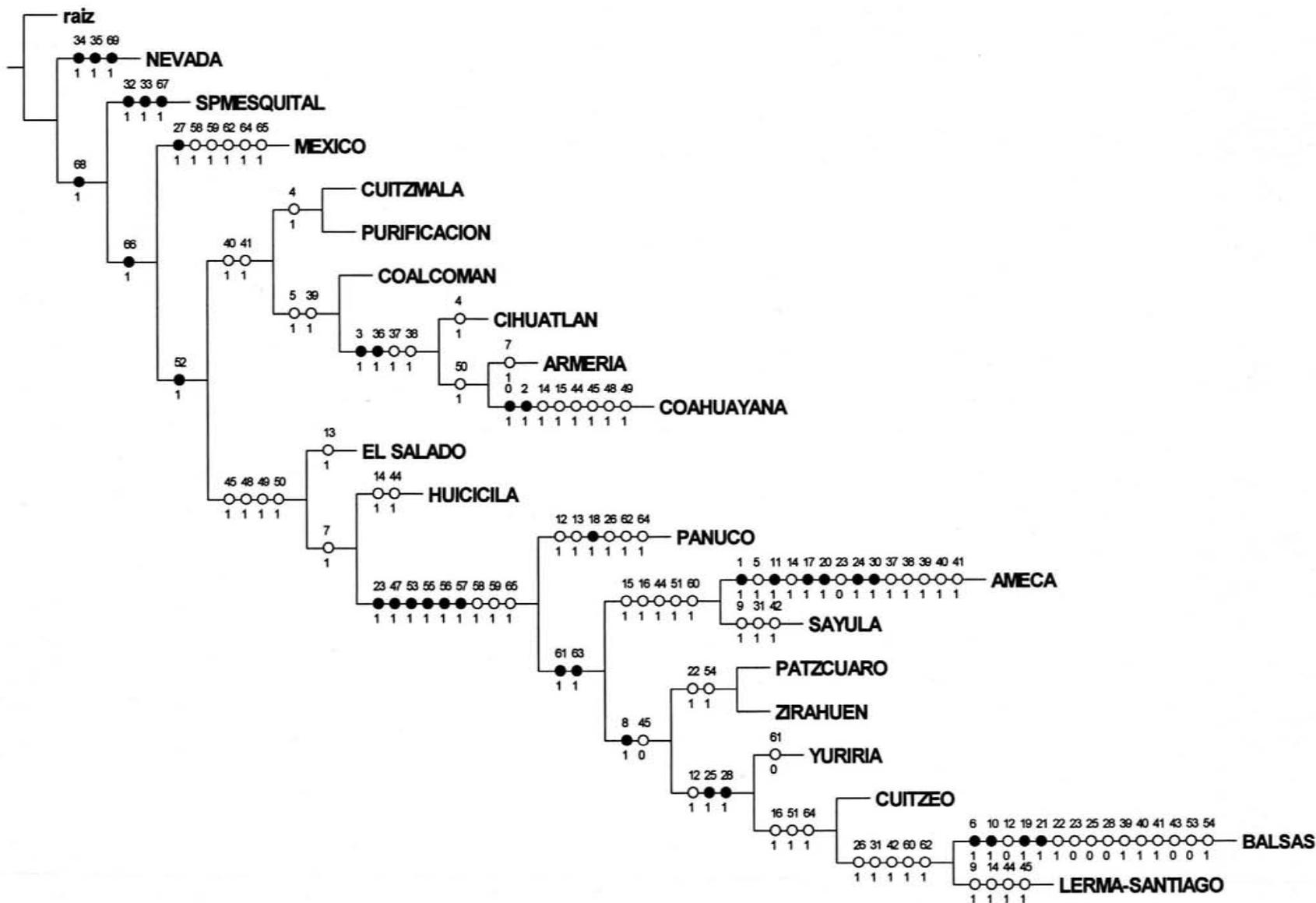


Figura 14. Cladograma de áreas (1) de las cuencas habitadas por especies de la familia Goodeidae. Los círculos negros denotan especies sinapomórficas y los blancos especies homoplásicas. El número superior corresponde a la numeración de los nodos (Fig. 13) y el inferior indica si se trata de una aparición (1) o de una extinción (0). L = 126, Ci = 56, Ri = 75.

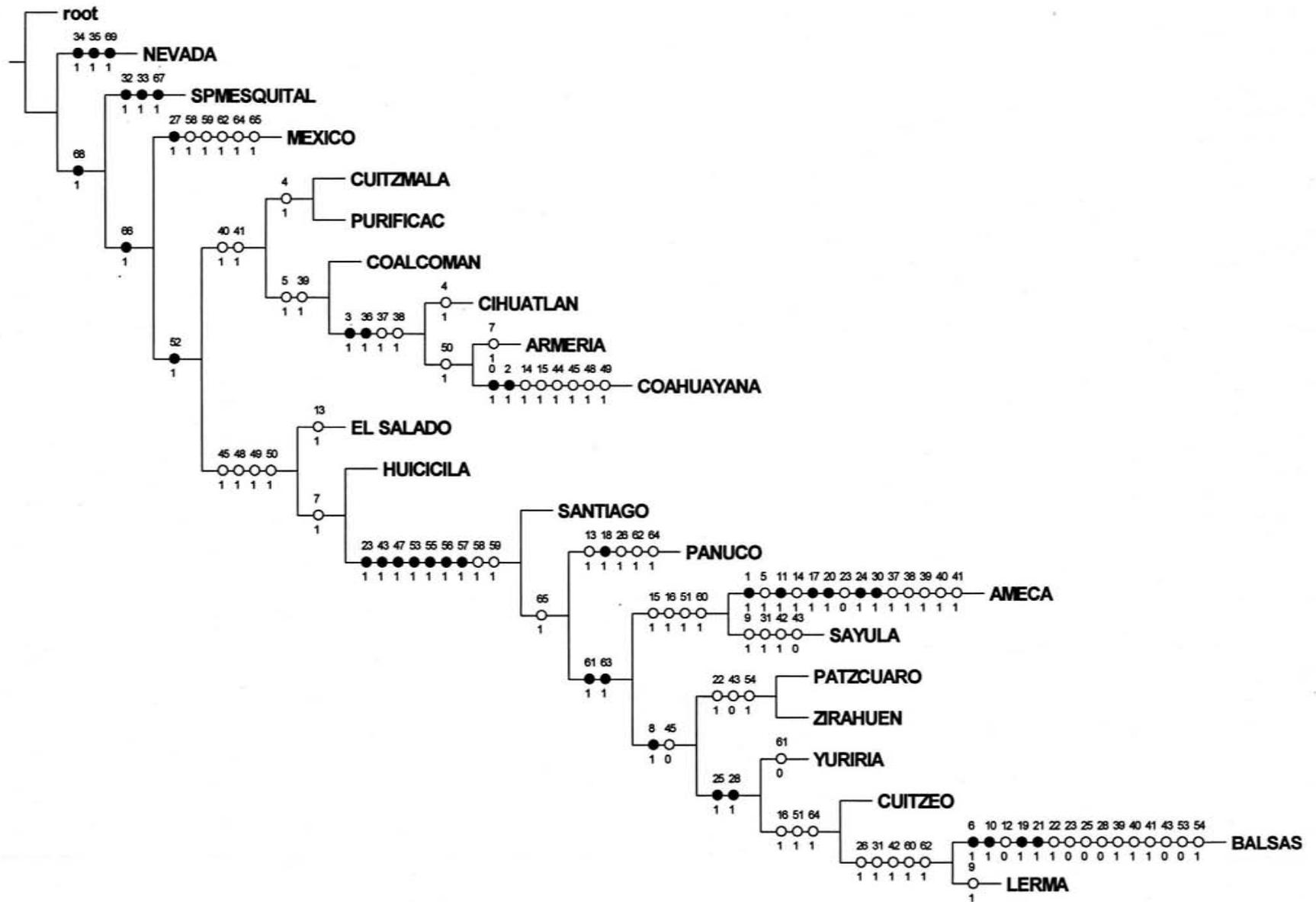


Figura 14a. Cladograma de áreas (1a) de las cuencas habitadas por especies de la familia Goodeidae; Lerma y Santiago consideradas como cuencas distintas.
L = 126, Ci = 56, Ri = 76.

del linaje familiar. Inmediatamente después aparece 66, el ancestro hipotético de girardinictinos, chapalictinos y alodontictinos.

Cuenca de México

Esta área está definida por el endemismo de *Girardinichthys viviparus* (27), pero su posición en el cladograma no tiene sentido geográfico. La presencia de *G. viviparus* hace necesaria la presencia de las especies ancestrales hipotéticas 58, 59, 62, 64 y 65.

Cuencas de la vertiente pacífica

El clado Cuitzmala–Coahuayana es geográficamente congruente, constituido por cuencas contiguas y definido por el grupo de los alodontictinos (con la excepción de *Ilyodon whitei*, distribuido en el Balsas), aunque también encontramos en él a *Goodea atripinnis*, *Xenotichthys eiseni* y a *X. melanosoma*. Está sustentado por 40 y 41 (41 es el ancestro hipotético de los alodontictinos). En una posición más basal aparece 52, el ancestro hipotético de alodontictinos y chapalictinos.

Ríos Cuitzmala y Purificación: Son cuencas geográficamente contiguas y aparecen como áreas hermanas, agrupadas por la presencia de *Xenotaenia resolanae* (4), que ocurre también en el río Cihuatlán. El clado Coalcomán–Coahuayana únicamente está sustentado por la presencia de *Ilyodon furcidens* y su ancestro hipotético inmediato (5 y 39).

Río Coalcomán: No tiene particularidades.

Ríos Cihuatlán, Armería y Coahuayana: El clado está sustentado por la presencia sinapomórfica de *Allodontichthys zonistius* y su ancestro hipotético inmediato (3 y 36), así como por los ancestros hipotéticos homoplásticos 37 y 38. Las cuencas de los ríos Armería y Coahuayana aparecen como áreas hermanas y son geográficamente contiguas. La cuenca del río Coahuayana es el área más compleja del clado, con dos endemismos: *Allodontichthys hubbsi* y *A. tamazulae* (0 y 2), dos especies actuales: *Xenotichthys eiseni* y *X. melanosoma* (14 y 15) y cuatro especies ancestrales, todas homoplásticas.

El clado siguiente está soportado por las especies homoplásticas 45, 48, 49 y 50 (50 es el ancestro hipotético de todos los girardinictinos). Se desprenden en él las cuencas de El Salado, Huicicila, Santiago y Pánuco de manera individual y posteriormente el conjunto lérmico.

El Salado y Huicicila

El Salado: Está definida por una sola especie: *Xenophorus captivus* (13), que también aparece en el río Pánuco.

Río Huicicila: No tiene particularidades.

Santiago, Pánuco y cuencas de afinidad lérmica

Este clado está sustentado por las sinapomorfías 23 (*Allotoca dugesi*), 43, 47, 53, 55, 56 y 57 y los paralelismos 58 y 59 (59 es el ancestro hipotético de todos los girardinictinos y 57 es el ancestro hipotético del género *Allotoca*).



Río Grande de Santiago: No tiene particularidades.

Río Pánuco: Esta cuenca está definida por la presencia autoapomórfica de *Ataeniobius toweri* (18) y la presencia homoplástica de *Xenophorus captivus*, *Girardinichthys multiradiatus* (13, 26), 62 y 64. El clado siguiente (las cuencas de afinidad lérmica) está sustentado por las sinapomorfias 61 y 63 (63 es el ancestro hipotético del género *Skiffia*).

Río Ameca y lagos de Sayula: Aparecen como áreas hermanas y son geográficamente contiguas. El clado está sustentado por la aparición de *Xenotichthys melanosoma* y *Zoogoneticus quitzeoensis* (15 y 16) y de dos especies ancestrales. La cuenca de los lagos de Sayula está definida por la presencia homoplástica de *Chapalichthys encaustus*, *Skiffia multipunctata* (9, 31) y 42, mientras que la cuenca del río Ameca aparece como un área de mayor complejidad, con seis autoapomorfias o endemismos: *Allodontichthys polylepis*, *Ameca splendens*, *Zoogoneticus tequila*, *Allotoca maculata*, *A. goslinei* y *Skiffia francesae* (1, 11, 17, 20, 24 y 30), dos especies actuales: *Ilyodon furcidens* y *Xenotichthys eiseni* (5 y 14), cinco especies ancestrales homoplásticas más y una extinción: *Allotoca dugesi* (23). El resto del clado lérmico está sustentado por la presencia sinapomórfica de *Allophorus robustus* (8) y la extinción de 45.

Lagos de Pátzcuaro y Zirahuén: Estas dos cuencas son también geográficamente contiguas, e idénticas en su goodeofauna, sustentadas por las apariciones de *Allotoca diazi* (22) y 54 y por la extinción de 43. El resto del clado está sustentado por la presencia sinapomórfica de *Hubbsina turneri* y *Skiffia bilineata* (25 y 28).

Lago de Yuriria: Esta cuenca está definida sólo por la extinción de 61. El resto del clado está sustentado por las apariciones de *Zoogoneticus quitzeoensis* (16), 51 y 64.

Sabemos que el lago de Yuriria es artificial y que fue creado canalizando agua del río Lerma, y por lo tanto todas las especies en el primero deben haber llegado del segundo por dispersión. La sección media del Lerma y Yuriria comparten cinco especies y difieren en tres: *Z. quitzeoensis* y *Skiffia lermae* se encuentran en la primera y no en el segundo y *Skiffia bilineata* al revés. La ausencia de *Z. quitzeoensis* y de *S. lermae* en Yuriria se puede deber a extinción local o a ausencia histórica en la cuenca, mientras que la presencia de *S. bilineata* sugiere su extinción en el medio Lerma, aunque no se puede descartar su arribo desde Cuitzeo a través de canales artificiales.

Lago de Cuitzeo: No está definida por particularidad alguna.

Ríos Balsas y Lerma: Son cuencas geográficamente contiguas. Están sustentadas por cinco especies homoplásticas: *Girardinichthys multiradiatus*, *Skiffia multipunctata* (26 y 31), 42, 60 y 62. La cuenca del Lerma está definida sólo por la presencia de *Chapalichthys encaustus* (9). La cuenca del Balsas es, como la cuenca del Ameca, bastante compleja. La definen cuatro autapomorfias o endemismos: *Ilyodon whitei*, *Chapalichthys pardalis*, *Allotoca regalis* y *A. catarinae* (6, 10, 19 y 21), una especie actual: *Allotoca diazi* (22), cuatro especies ancestrales hipotéticas y un gran número de extinciones: *Xenotoca variata*, *Allotoca dugesi*, *Hubbsina turneri*, *Skiffia bilineata* (12, 23, 25, 28), 43 y 53.

El cladograma obtenido tiene una cantidad considerable de homoplasia. En un intento por reducirla (la homoplasia existe y puede ser incluso informativa, se intenta reducir la homoplasia innecesaria) y por revelar relaciones más detalladas entre las áreas, se hizo un segundo análisis, en el que las áreas más grandes se subdividieron. Es evidente que cuencas de la magnitud del Pánuco, Balsas o Lerma-Santiago pueden tener historias distintas en distintas partes de su extensión; e incluso una cuenca comparativamente menor puede tener una historia heterogénea. La cuenca del río Pánuco fue dividida en cuatro subáreas: cuenca del río Tula (PANUCO t), cuencas de los ríos San Juan y Extorax (PANUCO sje), cuenca del río La Laja-Santa Marta (PANUCO sm) y cuenca del río Verde (PANUCO v); la cuenca del río Grande de Santiago en tres: cuencas de los ríos Juchipila, Bolaños y Huaynamota (SANTIAGO jbh),



'sección Tepic' (SANTIAGO t) y cuenca del río Verde (SANTIAGO v); la cuenca del Balsas en cuatro: Presa San Juanico/valle de Tocumbo/Presa Tarécuato, en la cuenca del río Itzúcaro (BALSAS a), Presa de Santa Catarina-río Cupatitzio (BALSAS b), cuencas de los ríos Tilostoc y Zitácuaro (BALSAS c) y cuencas de los ríos Cuautla, Yautepec y Nexapa (BALSAS d); la cuenca del Ameca en tres: Ameca este (AMECA e), Ameca oeste (AMECA w) y cuenca del lago de Magdalena (MAGDALENA) y la cuenca del Lerma en tres: alto, medio y bajo Lerma (LERMA a, LERMA m y LERMA b). La subdivisión de la cuenca del Lerma obedece a la presencia de dos grandes caídas a lo largo de su cauce que son obvias barreras a la dispersión. Se obtuvieron como resultado tres cladogramas igualmente parsimoniosos, de los cuales se escogió como más probable el mostrado en la Figura 15.

Aunque este segundo cladograma no resultó significativamente más parsimonioso, sí revela algunas relaciones entre áreas con más detalle. En la posición donde aparece la Cuenca de México en el cladograma de áreas únicas, aparece ahora el clado Pánuco v–Pánuco t. Pánuco v está definida por el endemismo de *Ataeniobius toweri* (18) y es el área hermana al clado México–Pánuco t. Este último está definido por las especies hermanas *Girardinichthys viviparus* (27, en la Cuenca de México) y *G. multiradiatus* (26, en Balsas C, Lerma a y Pánuco t). Las áreas contenidas en el clado México–Pánuco t son geográficamente contiguas.

El siguiente clado, las cuencas de la vertiente pacífica, conserva la topología básica del primer análisis con la adición de Balsas d y Ameca w. La primera, definida por *Ilyodon whitei* (6), es geográficamente incongruente pero la segunda no lo es y revela una afinidad dual de la cuenca del Ameca, relacionada por una parte con este grupo de cuencas y por otro con las cuencas del grupo lérmico. Bajo este esquema, tanto *Ilyodon furcidens* (5) como 37 y 38 (el ancestro hipotético del género *Allodontichthys*) aparecen como sinapomorfias.

En el clado de cuencas de afinidad lérmica encontramos que la relación de Ameca (ahora Ameca e) y Sayula se conserva, si bien ahora estas áreas se encuentran en una posición más profunda dentro del clado. Estas dos aparecen como áreas hermanas de Balsas a, la subárea del Balsas geográficamente más cercana a ellas. Este conjunto de áreas a su vez aparece relacionado de manera más estrecha con Lerma b, subcuenca que es contigua a todas ellas. El clado Lerma b–Sayula está sustentado por las sinapomorfias *Skiffia multipunctata* (31) y su ancestro hipotético inmediato (60) y el ancestro hipotético del género *Chapalichthys* (42). Como clado hermano a éste se encuentra la pareja de áreas Lerma m–Cuitzeo, áreas geográficamente contiguas. Esta relación está sustentada por las sinapomorfias *Zoogoneticus quitzeoensis* (16) y su ancestro hipotético inmediato (51). Pátzcuaro y Zirahuén aparecen de nuevo en este análisis como áreas hermanas, relacionadas con el grupo anterior por el ancestro hipotético y sinapomórfico 61 y finalmente aparece de manera aislada la cuenca de Yuriria.

El grupo restante de áreas parece ser el grupo de subcuencas con menor afinidad entre sí. La relación de áreas hermanas entre Santiago t–Huicicila y Santiago v–Pánuco sm es coherente en tanto que son parcialmente contiguas. Destaca dentro del grupo por su incongruencia geográfica la localidad Balsas b, y en menor grado la subcuenca de Magdalena. Esta última no apareció relacionada con el área Ameca aun cuando es considerada una subcuenca de la misma.

El cladograma 1 es bastante congruente geográficamente excepto por la posición de la Cuenca de México. La evidencia geográfica sugiere que *Girardinichthys multiradiatus* y *G. viviparus* especiaron cuando la especie ancestral a éstas quedó dividida por la aparición de la Sierra de Las Cruces entre la Cuenca de México y el valle de Toluca. El tiempo estimado de divergencia entre *G. multiradiatus* y *G. viviparus* es de 7.9 millones de años (Webb *et al.* 2004), lo que corresponde al Mioceno Tardío. Se estima que la formación de la Sierra de Las Cruces ocurrió alrededor del mismo periodo (Mooser 1975, Morán Zenteno *et al.* 1985). Si se admite esta evidencia de manera *a priori*, la matriz de datos puede ajustarse de forma que refleje esta hipótesis. El cladograma que resulta de tal ajuste se presenta en la Figura 16.

Faltan páginas

N° 55 y 56

La relación entre filogenia y distribución también ha sido analizada por Webb *et al.* (2004) mediante un análisis propuesto por Barraclough *et al.* (1998), análisis que explora la relación entre simpatria y divergencia para los taxones dentro de un grupo supraespecífico. El método consiste en graficar el grado de divergencia contra el grado de simpatria para todos los grupos hermanos contenidos en un grupo taxonómico mayor. La relación encontrada sugiere predominancia de un modo de especiación en el grupo (alopátrico o simpátrico) –dada por el signo de la pendiente de la curva hallada– y la magnitud del cambio subsecuente a la especiación en las distribuciones de los grupos individuales a lo largo del tiempo –dada por el valor de la pendiente. Se debe mencionar que los cambios distribucionales que el análisis detecta son solo aquellos que conducen a un cambio en el grado de simpatria. La relación obtenida por Webb *et al.* (2004) indica la predominancia de especiación alopátrica en la familia y pocos cambios en la distribución subsecuentes a la especiación, aunque el ajuste de la regresión es bastante bajo.

Historia de las especies

Uno de los objetivos de la biogeografía histórica es la reconstrucción de la historia de los linajes en espacio y tiempo. La distribución de la familia Goodeidae, a la luz de su filogenia y de los procesos de cambio geográfico en su área de distribución, permite la reconstrucción tentativa de algunos eventos en su historia.

Tribu Allodontichthyini

La divergencia entre alodontictinos y el resto del grupo se debió probablemente a algún evento que confinó al alodontictino ancestral a la zona de la vertiente pacífica, donde se ha desarrollado la historia de la tribu. Tal evento podría corresponder, por ejemplo, a la disrupción del sistema Lerma–Naranjo (De Cserna y Román 1995), aunque esta parece ser posterior a la fecha de divergencia estimada (11.7 Ma, Mioceno Medio). La simpatria con especies de otros clados parece ser resultado de una invasión posterior de los géneros *Goodea* y *Xenotichthys* a la zona del pacífico.

Ilyodon whitei es disyunto con el resto de los miembros de la tribu y su distribución es excepcional. Su presencia en el valle de Tocumbo y en el río Cupatitzio son problemáticas pues su linaje no tiene representantes en el Lerma. Su presencia en los ríos Tilostoc, Cuautla, Yautepec y Nexapa solo puede ser explicada como un caso de dispersión a larga distancia o por una serie de capturas sucesivas entre afluentes del Balsas. La segunda posibilidad parece más probable aun cuando requiere además postular extinción posterior (o falta de exploración) en los ríos intermedios.

Ilyodon furcidens es disyunto con su congénere pero simpátrico con los demás miembros del clado, lo que dada su fecha de divergencia (0.9 Ma) sugiere dispersión reciente. Su presencia en las cuencas de Coalcomán y Cihuatlán probablemente obedece a eventos de captura. *Xenotaenia resolanae*, de divergencia relativamente antigua (11.1 Ma), ocurre en tres cuencas marginales y el motivo de su separación es difícil de precisar. Es difícil también discernir un patrón claro en las distribuciones del género *Allodontichthys*. La irresolución filogenética del grupo –su topología podría también ser (*A. hubbsi* (*A. zonisti* (*A. polylepis*, *A. tamazulae*))) (Webb *et al.* 2004)– contribuye a su irresolución biogeográfica.

Tribu Chapalichthyini

Goodea atripinnis

La distribución actual de *G. atripinnis* parece ser producto de una distribución extendida por los lagos ancestrales de la cuenca del Lerma; con subsecuente dispersión por captura a los sistemas del Pánuco,



Huicicila, Ameca y Armería (quizás a través del Ameca) y compartimentalización por vulcanismo en la zona de los lagos michoacanos. Su condición simpátrida con prácticamente todos los demás chapalictinos hace difícil la búsqueda del evento que los separara. Un registro aislado en la cuenca del río Huaynamota puede sugerir dispersión extraordinaria pero probablemente se deba a conexiones acuáticas en una época de menor aridez en la Mesa del Norte.

Géneros *Xenotoca*, *Ameca*, *Alloophorus* y *Chapalichthys*

La distribución de *Xenotoca variata* sugiere que esta especie también estuvo ampliamente distribuida en los antiguos lagos lérmicos y que más tarde se dispersó por captura a la cuenca del Pánuco. El origen de *Ameca splendens* es más fácilmente explicado por captura del río Ameca.

Alloophorus robustus parece también haber tenido una distribución extendida en los antiguos lagos de la Mesa, si bien menor a la de *G. atripinnis* o *X. variata*. También invadió el valle de Tocumbo. *Chapalichthys encaustus* es simpátrica con *A. robustus* en el bajo Lerma y su presencia en las cuencas de Sayula y Ameca debe ser por vicarianza y captura respectivamente. No hay motivo aparente para la separación de *Alloophorus* y *Chapalichthys*. *Chapalichthys pardalis* es endémica del valle de Tocumbo, discutido bajo *Allotoca regalis*.

Géneros *Xenoophorus*, *Xenotichthys* y *Zoogoneticus*

El clado *Xenoophorus*–*Xenotichthys* tiene una distribución única y difícil de explicar. Estos géneros hermanos se encuentran separados por la cuenca del Lerma y tienen una fecha de divergencia de 6.7 Ma (Mioceno Tardío). Esta forma en la distribución invita a especular sobre una especie ancestral con distribución extendida por el o los lagos de la Mesa Central y un posible evento de especiación por distancia, que resultaría en especies distribuidas en orillas opuestas. La ocurrencia de ambos géneros más allá de la cuenca del Lerma requiere aparte invocar capturas adicionales sobre el o los lagos. Otra posibilidad es pensar en alguna especie ya extinta, intermedia entre éstas. La presencia de *Xenoophorus captivus* en el área endorreica de El Salado es evidencia del pasado menos árido de la Mesa del Norte. Las distribuciones de *Xenotichthys eiseni* y *X. melanosoma*, simpátricas en una buena parte, también son difíciles de explicar y no revelan evidencia sobre su divergencia.

El género *Zoogoneticus*, con distribución similar a la de *Alloophorus robustus*, al parecer ha pasado por captura al Ameca en al menos dos ocasiones, resultando la primera en la aparición de *Z. tequila* y la segunda en la extensión del área de distribución de *Z. quitzeoensis*.

Tribu Girardinichthyini

Ataeniobius toweri

Ataeniobius toweri, la especie más basal de los girardinictinos, es el único goodeido endémico de la cuenca del Pánuco y presenta una distribución difícil de explicar. La única posibilidad de hacerlo parece involucrar una conexión remota entre las cuencas del Pánuco y Lerma a través de zonas que hoy se han vuelto áridas y endorreicas (las distribuciones de *Allotoca dugesi* y *Xenoophorus captivus* apoyan esta hipótesis), con una extinción posterior en las mismas.

Género *Allotoca*

Allotoca diazi ocurre en los lagos de Cuitzeo, Pátzcuaro y Zirahuén y en la Presa de Santa Catarina en el río Cupatitzio, localidad marginal en el Balsas y única en la que se ha registrado a *A. catarinae*. Esta

distribución sugiere que *A. catarinae* se originó como consecuencia de una captura del río Cupatitzio sobre la Mesa Central, en algún momento del Pleistoceno Temprano de acuerdo con su fecha de divergencia. La presencia de *A. diazi* en la presa indica que posteriormente hubo al menos otro evento de comunicación entre las cuencas.

La distribución actual de *A. dugesi* sugiere una distribución pasada continua de gran extensión. Dicha distribución se pudo haber generado cuando la cuenca del Lerma contenía a uno o varios grandes lagos, cuya desecación resultó entonces en extinciones locales. La presencia de *A. dugesi* en el Pánuco se debe seguramente a un evento de captura del río La Laja sobre el río San Juan de los Lagos. El origen de *A. goslinei* también es más fácilmente explicado por captura del Ameca sobre la Mesa Central.

Allotoca maculata, la especie hermana a este clado de cuatro especies, es endémica del lago de Magdalena, cuyo origen preciso se desconoce. Es probable que esté asociado con el vulcanismo del Mioceno Tardío, dada la presencia de *A. maculata* y de *Goodea atripinnis* (fechas de divergencia hace 10.4 y 9.0 Ma respectivamente), aunque la presencia de *Xenotichthys eiseni* y de *X. melanosoma* (con fecha de divergencia de hace 3.8 Ma) sugiere una conexión con las corrientes de la zona durante el Plioceno Tardío.

Allotoca regalis, la especie más basal del género y endémica del valle de Tocombo, es resultado del aislamiento, probablemente volcánico, de este pequeño valle. Originalmente el valle de Tocombo era una cuenca cerrada que albergaba a los lagos de San Juanico y de Magdalena (distinto del lago de Magdalena en la cuenca del Ameca), y posteriormente fue canalizado hacia el Balsas (Álvarez 1963). El valle tiene cinco habitantes: *A. regalis* y *G. atripinnis* con fechas de divergencia de hace 10.4 Ma, *Allophorus robustus*, con fecha de divergencia de hace 7.1 Ma, *Chapalichthys pardalis* (también endémico) e *Ilyodon whitei*, cuyas fechas de divergencia son mucho más recientes, 0.7 y 0.9 Ma respectivamente. Si la filogenia y fechas de divergencia son correctas, éstas indicarían ciclos de conectividad entre estos lagos y la cuenca del Lerma.

Géneros *Hubbsina*, *Girardinichthys* y *Skiffia*

El tiempo de divergencia entre *G. multiradiatus* y *G. viviparus* es de 7.9 Ma. La formación de la Sierra de Las Cruces, barrera que divide el área de distribución de estas especies, abarcó un periodo de tiempo en el Mioceno Tardío, culminando con la quinta fase de vulcanismo del valle de México (Mooser 1975, Morán Zenteno *et al.* 1985). La concordancia entre estas dos estimaciones sugiere que estas especies tuvieron su origen en la separación de un ancestro ocasionada por el surgimiento de la sierra mencionada. La presencia de *G. multiradiatus* en las cuencas del Pánuco y del Balsas es más fácilmente explicada por eventos de captura. Su presencia en los elevados y aislados lagos de Zempoala debe obedecer a levantamientos locales. La presencia de *G. viviparus* en la cuenca del Tula se debe seguramente a la conexión hidrográfica artificial de éste con las aguas de la Cuenca de México.

Hubbsina turneri se encuentra en los lagos de Cuitzeo, Yuriria y Zacapu. La divergencia entre *Hubbsina* y *Girardinichthys* se estima del Mioceno Medio; y no existe evento geológico relacionable. La diferencia altitudinal entre el alto y medio Lerma invita a pensar en un levantamiento como agente de vicarianza entre estos linajes.

Skiffia francesae y *S. multipunctata* tienen un tiempo de divergencia de 0.3 Ma, en el Pleistoceno reciente. Sus distribuciones sugieren una captura del Ameca sobre el bajo Lerma. La especie hermana a éstas, *S. lermae*, habita los lagos de Cuitzeo, Pátzcuaro, Zirahuén y Zacapu. La barrera entre *S. multipunctata* y *S. lermae* es la elevación, lo que de nuevo sugiere una especie ancestral ampliamente distribuida pre-levantamiento, y al tectonismo como agente de vicarianza. La especie más basal del

género, *S. bilineata*, es simpátrica con *S. lermæ* y *S. multipunctata*, lo que oscurece el motivo de su divergencia. El vulcanismo en el Eje Neovolcánico se extendió, a grandes resgos, de oeste a este (Maldonado-Koerdell 1964). La ocurrencia secuencial de los géneros *Skiffia*, *Hubbsina* y *Girardinichthys* en la misma dirección podría ser un reflejo del proceso volcánico.

Tribu Characodontini

Género *Characodon*

Characodon lateralis y *C. audax* son simpátricos a escala geográfica en sus áreas de distribución, sin evidencia que sugiera causa de especiación. La distribución limitada de *C. audax* en aguas de manantial permite especular sobre la conectividad entre el manantial y las aguas del resto de la cuenca como agente de vicarianza. La divergencia entre el género *Characodon* y el resto de la familia es demasiado antigua (14.9 Ma, Mioceno Medio) como para relacionarse con la desertificación pleistocénica de la Mesa del Norte, pero coincide con la desertificación del desierto sonorense. Webb (1998) propuso que el aislamiento fue causado por el levantamiento de la sección suroriental de la Sierra Madre Occidental.

Subfamilia Empetrichthyinae

El hábitat restringido de los empetrichtinos en el suroeste de los E.U.A. es considerado un relicto de una época con una hidrografía más extensa (Miller 1986). La discontinuidad entre empetrichtinos y goodeinos ha sido explicada por Parenti (1981) como parte de un patrón generalizado consecuencia de la desertificación progresiva del área de disyunción. Ésta, explicada más claramente por Axelrod (1979, mencionado por Parenti 1981) con base en la distribución de fósiles de plantas, transformó una zona boscosa en lo que ahora es el desierto sonorense, durante un período de tiempo que coincide de manera general con la fecha estimada de divergencia entre goodeinos y empetrichtinos (16.8 Ma, Mioceno Temprano).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las distribuciones de los organismos son determinadas en parte por el medio geográfico y su dinámica temporal. En el caso de las especies de la familia Goodeidae, la influencia del vulcanismo, el tectonismo y la captura fluvial parecen haber sido determinantes en su historia espacial y filogenética. La vicarianza provocada por procesos geológicos o por el proceso hidrogeomorfológico de captura fluvial seguramente ha generado para el grupo múltiples oportunidades de especiación.

La historia distribucional y evolutiva de cualquier grupo es un proceso complejo y difícil de recrear, generado a partir de otros procesos de por sí complejos como lo son el cambio geológico-geográfico y las interacciones al interior de las comunidades biológicas. En el caso de la familia Goodeidae, el conocimiento geológico del área de distribución es sólo parcial tanto en espacio como en tiempo y no fácilmente relacionable con la historia del grupo. El conocimiento del registro fósil es seguramente parcial también. Los trabajos de esta naturaleza se enfrentan a la pérdida de información; ciertos eventos como pueden ser la dispersión o la extinción pueden ocurrir sin dejar evidencia alguna y deben ser inferidos o supuestos. Aunque algunos patrones generales en la distribución de la familia pueden ser detectados, los motivos anteriores obligan a la reconstrucción biogeográfica a mantener cierto carácter especulativo.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

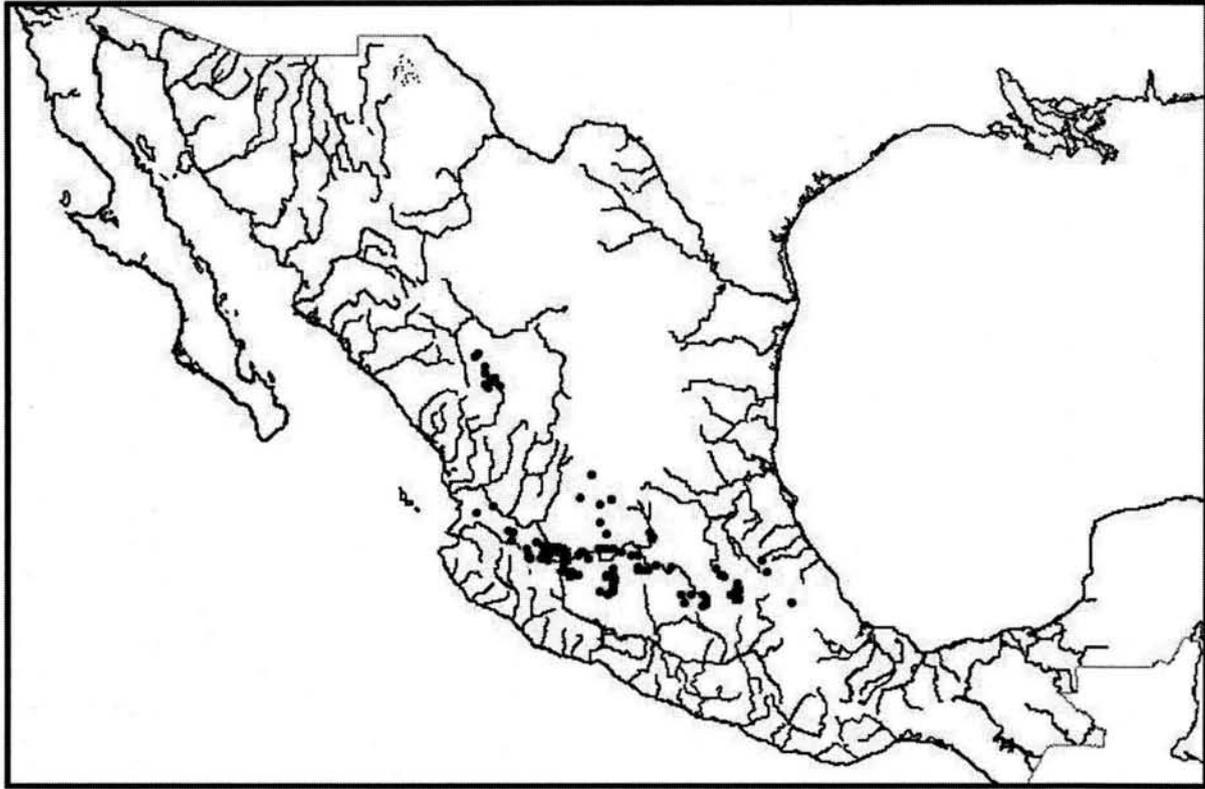
Los resultados alcanzados en este trabajo confirman los obtenidos por estudios previos, principalmente aquellos de Smith y Miller (1986), Miller (1986), Webb (1998) y Webb *et al.* (2004). La ‘señal vicariante’ detectada por el APB en este trabajo es similar a la encontrada por el análisis de simpatria/divergencia de Barraclough *et al.* (1998) en el trabajo de Webb *et al.* (2004). La importancia de la actividad geológica y de la captura fluvial son confirmados.

La mayoría de los patrones observados ocurren entre el centro de distribución –la cuenca del Lerma– y las zonas contiguas a este. Otros ocurren al interior de la cuenca. El análisis sugiere que la cuenca del Lerma fue colonizada por un linaje ancestral en una época durante o antes de la cual el río Lerma tenía una mayor extensión sobre la Mesa Central que la actual. Varias distribuciones extendidas por la cuenca actual sugieren una época de mayor comunicación al interior de la cuenca, relacionables con un pasado lacustre. Los procesos de cambio geográfico alteraron la configuración de la cuenca generando vicarianza en algunos casos y oportunidades de dispersión en otros. El patrón de distribución establecido a partir de vicarianza ha sido posteriormente modificado mediante dispersión asistida por captura a través de las fronteras de la cuenca.

La relación entre las cuencas del Lerma y Pánuco ha sido establecida al parecer por capturas a lo largo de todo su parteaguas e incluso quizás en puntos que hoy se localizan dentro de la cuenca endorreica de El Salado. La relación entre el Lerma y la Cuenca de México parece ser una de vicarianza, asociada con la formación de la Sierra de Las Cruces. La relación entre Lerma y Balsas parece haberse establecido también mediante eventos de captura. Las invasiones a la cuenca del Balsas han resultado en distribuciones restringidas y marginales, seguramente a causa de la poca disponibilidad de tierras altas dentro de la misma. La relación entre Lerma y Ameca-Sayula es una de vicarianza, ocasionada probablemente por la captura del Santiago sobre el Lerma; aunque posteriormente el Ameca parece haber capturado secciones lérmicas de la Mesa Central. Las cuencas de Cuitzeo, Pátzcuaro y Zirahuén están relacionadas con el Lerma y entre ellas por vicarianza. La separación entre Pátzcuaro y Zirahuén no ha resultado en ningún evento de especiación. La cuenca artificial de Yuriria ha recibido todas sus especies del Lerma por dispersión. Un evento temprano en la historia de la familia separó al alodontictino ancestral y lo llevó hacia la vertiente pacífica de la Mesa Central. Esta separación temprana aparentemente ha conducido al grupo a un proceso de adaptación a la vida en corrientes de menor altitud y mayor energía.

La biogeografía cladística está fundamentada en el análisis simultáneo de varios taxones habitantes de un área común. El APB es un método cladístico y sin embargo en este trabajo se analizó a la familia Goodeidae de manera aislada. Los motivos para hacerlo responden en parte al planteamiento del trabajo –una indagación sobre la biogeografía de la familia– y en parte a la necesidad –no se cuenta por ahora con filogenias para otros grupos de distribución similar, como podría ser el género *Chirostoma* (Mapa 27). Adicionalmente, la distribución de estos dos grupos es poco común y para añadir un tercero sería necesario buscar un taxón fuera del grupo de los peces pero con cierta dependencia al medio acuático. Existen análisis diseñados para grupos individuales, particularmente el análisis de dispersión-vicarianza o DIVA (Ronquist, 1997). Este análisis fue explorado y su resultado fue considerado poco informativo. El APB es un método de la llamada biogeografía de áreas, y no de la biogeografía de taxones. En este trabajo se utilizó para poner a prueba la prevalencia de la vicarianza como explicación a las distribuciones observadas; pero la reconstrucción de la historia de los linajes se hizo principalmente a partir de la información geográfica actual e histórica.

El supuesto de parsimonia y la optimización de costos bajo los que trabajan respectivamente el APB y el DIVA los llevan a reconstruir distribuciones ancestrales que no son sino la unión de las actuales, y que resultan más extensas conforme se retrocede en el tiempo. Ambos análisis sugieren entonces que dichas distribuciones ancestrales se han fragmentado posteriormente debido a eventos subsecuentes de vicarianza. Este supuesto metodológico no puede ser considerado realista, salvo quizás para casos a gran escala como son las distribuciones generadas por deriva continental; y conforme se disminuye la escala de



Mapa 27. Distribución del género *Chirostoma*, de distribución similar a la familia Goodeidae. Se puede apreciar la misma disyunción entre la Mesa Central y la cuenca alta del río San Pedro Mezquital. Tomado de la página de *internet* del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan.

trabajo se vuelve menos apegado a la realidad. En el caso de la familia Goodeidae, la escala geográfica y la plasticidad de los sistemas hídricos hacen que las distribuciones observadas se alejen de los modelos de vicarianza simple. Por otra parte, ambos análisis son ciegos a las características geográficas del sistema bajo estudio. En este caso por ejemplo ignoran la configuración de las cuencas, es decir, si son separadas o contiguas, si siendo separadas son cercanas o lejanas entre sí, y si son contiguas qué tan extenso es su parteaguas y cuál es la naturaleza geográfica del mismo. La metodología cladista en biogeografía trata a las áreas de endemismo como a las especies en sistemática y a las especies como caracteres, pero existen diferencias importantes entre la distribución espacial de especies en un área geográfica y la distribución filogenética de caracteres en un taxón. Estas diferencias son referibles principalmente a la frecuencia con que ocurren en uno y otro caso tres fenómenos: la transferencia horizontal de caracteres o especies (transferencia horizontal vs. dispersión), la partición dicotómica de especies o áreas (especiación vs. vicarianza dicotómica) y la unión de dos o más especies (hibridización) o áreas.

La generación de diversidad en la familia Goodeidae aparentemente se ha debido de manera importante al proceso de vicarianza-alopatría (Miller y Smith 1986, Webb *et al.* 2004, este trabajo), pero otros factores deben tomarse en cuenta si se desea analizar la totalidad del fenómeno. Entre ellos se encuentran la selección sexual, la posibilidad de especiación simpátrica, la naturaleza del nicho de estos peces y la historia temprana de la familia. Ha sido propuesto que la selección sexual puede favorecer la diferenciación dentro o entre poblaciones (Panhuis *et al.* 2001), y muchas especies de la familia Goodeidae presentan un dimorfismo sexual importante (Moyaho 2002), indicador de procesos de selección sexual. Es posible para un grupo diversificarse dentro de un hábitat continuo como al parecer lo han hecho algunos grupos de cíclidos africanos (Galis y Metz 1998); y White y Turner (1985) han hallado

heterogeneidad génica significativa para *Goodea atripinnis* y *Chapalichthys encaustus* en el lago de Chapala. Respecto a los dos últimos puntos, la variedad de hábitats ocupados por goodeidos y la diversidad de formas alimenticias de los mismos ha hecho suponer que el arribo de su precursor a la Mesa Central ocurrió en un momento histórico que le permitió una radiación y la ocupación de diversos nichos 'disponibles' (Miller y Smith 1986). Es probable también que la Mesa se haya convertido en una zona más aislada y difícil de colonizar después del arribo del linaje ancestral debido a la desecación de la Mesa del Norte y al levantamiento tectónico de la Mesa y del Altiplano en general. La desecación pleistocénica de la Mesa Central parece estar correlacionada con la extinción de varias especies de peces (Miller y Smith 1986), pero todos de mayor talla que los goodeidos.

La exploración de la biogeografía de la familia Goodeidae lleva al planteamiento de nuevas preguntas. Varias de las especies tienen, al parecer, la oportunidad de colonizar las porciones medias y bajas de las corrientes que habitan, pero no lo han hecho. Seguramente hay una o más barreras ecológicas actuando, y detectarlas sería de interés. La adaptación a los ambientes de tierras bajas es posible pues ha ocurrido en el grupo de los alodontictinos. Otra pregunta se refiere a la distribución extendida de *Ilyodon whitei*, que parece ser el producto de capturas sucesivas entre los afluentes de una misma cuenca y río. Esta hipótesis podría ponerse a prueba mediante un análisis filogeográfico de la especie y utilizando información geográfica sobre las capturas, o su ausencia, como evidencia independiente. También para otras especies como, pero no limitadas a, *Goodea atripinnis*, *Girardinichthys multiradiatus*, *Allotoca dugesi* o *Skiffia bilineata* sería interesante conocer las relaciones filogenéticas entre sus poblaciones ya que esto contribuiría a determinar si las mismas han llegado a donde están por vicarianza o dispersión, y a descubrir la secuencia de eventos en sus historias. *Ilyodon furcidens* puede ser encontrado con dos fenotipos distintos, cuyas diferencias han sido asociadas con el modo de alimentación (Turner y Grosse 1980) y que incluso han sido considerados como dos especies distintas (*I. furcidens* e *I. xantusi*, considerados como una sola especie por Webb *et al.* 2004 y en este trabajo). ¿Tienen las diferencias entre fenotipos una base filogenética o puramente ecológica? La distribución de los fenotipos es diferente y existe al menos la posibilidad que ésta sea parte de la respuesta. *Goodea atripinnis*, la especie de más amplia distribución y solamente menos antigua que *Ataeniobius toweri*, plantea la interrogante acerca de su falta de diferenciación en espacio y tiempo. Aunque se han descrito las especies *Goodea gracilis* y *G. luitpoldi*, Webb *et al.* (2004) no encontraron evidencia para reconocerlas. El grupo hermano de *G. atripinnis*, con distribución similar, consta de diez especies; la fecha de divergencia entre ellos es de hace unos 10.4 Ma. Si estos dos linajes han tenido entonces la oportunidad de colonizar prácticamente los mismos ambientes, y haciendo de lado la posibilidad de extinciones en uno y otro, ¿porqué es uno tanto más especioso que el otro? Factores como la selección sexual o la vagilidad podrían estar en juego aquí. El hecho de que las tres especies con más amplia distribución (*G. atripinnis*, *Xenotoca variata* y *Allophorus robustus*) sean también las de mayor talla invita a especular sobre la relación entre estos dos atributos. Si una talla mayor permitiese a una especie una capacidad dispersora también mayor, y ésta tuviera como consecuencia el mantenimiento del flujo génico entre poblaciones, quizás entonces la falta de diferenciación en *G. atripinnis* pudiera así explicarse. Es interesante contrastar el caso de *G. atripinnis* con el de *A. toweri*. Esta última tiene una edad aproximada de 12.2 Ma, es la especie más antigua de la familia y el linaje hermano a ella consta de 14 especies. Sin embargo, su distribución es restringida, y aunque en el pasado pudo ser mayor, parece ser la explicación más inmediata de su falta de diferenciación.

REFERENCIAS

- Álvarez, José. 1959. Contribución al conocimiento del género *Neophorus*. *Ciencia*: 13-22.
- Álvarez, José. 1963. Ictiología Michoacana III. Los peces de San Juanico y de Tocumbo, Mich. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.*, Vol. 12: 111-133.
- Álvarez del Villar, José. 1981. *Pláticas hidrobiológicas*. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, A.C., Compañía Editorial Continental. México.
- Álvarez, José y Arreola, J. 1972. Primer goodeido fósil. *Boletín de la Sociedad de Ciencias Naturales de Jalisco, A. C.*, 6: 6-15.
- Barbour, Clyde D. 1973a. A biogeographical history of *Chirostoma*: a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia*, 3: 533-556.
- Barbour, Clyde D. 1973b. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, Vol. 18, No. 3: 97-141.
- Barraclogh, T.G., Vogler, A. P. y Harvey, P. H. 1998. Revealing the factors that promote speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353: 241-249.
- Barrios R., H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 474 p.
- Brooks, Daniel R. y McLennan, D. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28: 757-767.
- Brooks, Daniel R., van Veller, M. y McLennan, D. 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, 28: 345-358.
- Brown, James H. y Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*. Segunda edición. E.U.A., Sinauer Associates. 691 p.
- Brown, James H., Stevens, G.C. y Kaufman, D. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 597-623.
- Clements, Thomas. 1963. Pleistocene history of Lake Chapala, Jalisco, Mexico. En: *Essays in marine geology in honor of K.O. Emery*. Univ. So. Calif. Press, Los Angeles: 35-49.
- Costa, Wilson J.E.M. 1998. Phylogeny and Classification of the Cyprinodontiformes (Euteleostei: Atherinomorpha): A Reappraisal. En: Malabarba, L.R. et al, eds. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs. 603 p.
- De Buen, Fernando. 1941. Un nuevo género de la familia Goodeidae perteneciente a la fauna ictiológica mexicana. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.*, Vol. 2: 133-141.
- De Buen, Fernando. 1942. Una nueva subespecie del *Neophorus diazi* (Meek). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.*: 341-349.

- De Buen, Fernando. 1943. Los lagos michoacanos. I. Caracteres generales. El lago de Zirahuén. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Tomo 4, Nos. 3-4: 211-219.
- De Buen, Fernando. 1944. Los lagos michoacanos. II. Pátzcuaro. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Tomo 5, Nos. 1-2: 99- .
- De Cserna, Zoltan. 1989. An outline of the geology of Mexico. En: Bally, A.W. y Palmer, A.R., eds. *The Geology of North America-An overview*. Boulder, Colorado, E.U.A. The Geological Society of America.
- De Cserna, Zoltan y Alvarez, R. 1995. Quaternary drainage development in Central Mexico and the threat of an environmental disaster : a geological appraisal. *Environmental and Engineering Geoscience*, Vol. 1, No. 1: 29-34.
- De la Vega-Salazar, Marina, Avila-Luna, E. y Macías-García, C. 2003. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2043-2056.
- Doadrio, Ignacio y Domínguez, O. En prensa. Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b Sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Espinosa O., David, Morrone, J.J., Llorente B., J. y Flores V., O. 2002. *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 133 p.
- Espinosa P., Héctor, Fuentes M., P., Gaspar D., M.T. y Arenas, V. 1998. Notas acerca de la ictiofauna mexicana. En: Ramamoorthy, T.P. *et al*, comps. *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México. 792 p.
- Ferrari, Luca, López-Martínez, M., Aguirre-Díaz, G. y Carrasco-Nuñez, G. 1999. Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico: from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology*; 27, 4: 303-306.
- Ferrusquía-Villafranca, Ismael. 1998. Geología de México. Una sinopsis. En: *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Ramamoorthy, T.P. *et al* compiladores. Instituto de Biología, UNAM, México. 792 p.
- Fitzsimons, Michael J. 1972. A revision of two genera of goodeid fishes from the Mexican Plateau. *Copeia*: 728-756.
- Fitzsimons, Michael J. 1974. Morphological and behavioral intermediacy in hybrids of two species of goodeid fishes from Mexico. *Copeia*: 848-855.
- Flores, Oscar y Gerez, P. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. 2a.ed. UNAM/Conabio, México.
- Galis, Fretson y Metz, J.1998. Why are there so many cichlid species? *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 1.

- Goyenechea, Irene, Flores, O. y Morrone, J.J. 2001. Introducción a los fundamentos y métodos de la biogeografía cladística. En: *Introducción a la biogeografía en latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 277 p.
- Grudzien, Thaddeus A., White, M.M. y Turner, B.J. 1992. Biochemical systematics of the viviparous fish family Goodeidae. *Journal of Fish Biology*, 40: 801-804.
- Guzmán, Ana Fabiola, Stinnesbeck, W., Robles C., J. y Polaco, O.J. 1988. El paleolago de Amatitán, Jalisco: estratigrafía, sedimentología y paleontología de la localidad tipo de *Tapatia occidentalis*. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 8-2: 127-134.
- Hubbs, Carl L. 1924. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. V. Notes on species of Goodea and Skiffia. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 148: 1-8.
- Hubbs, Carl L. 1932. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XI. *Zoogoneticus zonistius*, a new species from Colima, Mexico. *Copeia*, 2: 68-71.
- Hubbs, Carl L. y Turner, C.L. 1939. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A revision of the Goodeidae. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 42,: 1-80.
- Humphries, Julian C. y Parenti, L.R. 1986. *Cladistic Biogeography*. Oxford University Press, Oxford, R.U.
- Jordan, David S., 1924. Description of Miocene fishes from southern California. *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.*, 23 (2): 42-50.
- Kingston, Dolores I. 1978. *Skiffia francesae*, a new species of goodeid fish from western Mexico. *Copeia*, 3: 503-508.
- Maldonado-Koerdell, Manuel. 1964. Geohistory and Paleogeography of Middle America. En: *Handbook of Middle American Indians, Vol. I. Natural Environment and Early Cultures*. Robert Wauchope y Robert C. West, eds. University of Texas Press, Austin, E.U.A.
- Mateos, Mariana, Sanjur, O.I. y Vrijenhoek, R.C. 2002. Historical biogeography of the livebearing fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Evolution*, 56, 5: 972-984.
- Meek, Seth E. 1904. The freshwater fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. *Field Columbian Museum, Zoological Series*, Vol. 5.
- Meyer, Manfred K., Radda, A.C. y Domínguez, O.D. 2001. Notes on the genera *Neophorus* Hubbs & Turner, 1937 and *Allotoca* Hubbs & Turner, 1937, with a description of a new species of *Allotoca* from Laguna de Zacapu, Michoacán, Mexico. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*: 453-460.
- Miller, Robert Rush. 1958. Origin and affinities of the freshwater fish fauna of western North America. En: *Zoogeography*: 187-222. American Association for the Advancement of Science, E.U.A.
- Miller, Robert Rush. 1971. *Ameca splendens*, a new genus and species of goodeid fish from western Mexico, with remarks on the classification of the Goodeidae. *Copeia*: 1-13.

- Miller, Robert Rush y Uyeno, T. 1980. *Allodontichthys hubbsi*, a new species of goodeid fish from southwestern Mexico. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 692: 1-13.
- Miller, Robert Rush. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nat. Cienc. Biol.*, Vol. 30: 121-153.
- Miller, Robert Rush y Smith, M.L. 1986. Origin and geography of the fishes of Central Mexico. En: Hocutt, C.H. & Wiley, E.O., eds. *Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. Nueva York: John Wiley. E.U.A.
- Mittermeier, R.A. 1998. Primate diversity and the tropical forest: case studies from Brazil and Madagascar and the importance of megadiversity countries. En: Wilson, E.O., ed. *Biodiversity*. Nat. Acad. Press, Washington, D.C., E.U.A. 145-154.
- Mittermeier, R.A. y Goettsch, C. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán, J. y Dirzo, R. comps. *México ante los retos de la biodiversidad*. Conabio, México.
- Morán Z., Dante y colaboradores. 1985. *Geología de la República Mexicana*. INEGI/Facultad de Ingeniería, UNAM, México.
- Morrone, Juan José. 2001a. *El lenguaje de la cladística*. DGPFE, UNAM, México.
- Morrone, Juan José. 2001b. Sistemática, *biogeografía, evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Moyaho M., Alejandro. 2002. The role of sexual and natural selection in phenotypic variation within and amongst goodeid species. Tesis doctoral, Instituto de Ecología, UNAM. 112 p.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World*. 3a. ed. J. Wiley, N.Y., E.U.A.
- Nixon, K.C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Publicado por el autor, Ithaca, N.Y., E.U.A.
- Ortiz P., Mario Arturo. 1975. Algunos conceptos y criterios de clasificación de los medios lacustres. En: Jorge A. Vivó Escoto, ed. *Anuario de Geografía*. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.
- Paulo-Maya, Joel y Ramírez-Enciso, A. 1997. Distribución espacio-temporal de la ictiofauna del río Cutzamala, Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical*, 45, 2: 845-853.
- Palmer, A.R. y Geissman, J., comps. 1999. *1999 Geologic time scale*. The Geological Society of America. E.U.A.
- Panhuis, Tami M., Butlin, R., Zuk, M. y Tregenza, T. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 7: 364-371.
- Parenti, Lynne R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 168, 4: 335-557.
- Platnick, Norman y Nelson, G. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, 21: 1-16.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

- Pedraza G., Javier de. 1996. *Geomorfología: principios, métodos y aplicaciones*. Madrid, España.
- Rauchenberger, Mary. 1988. *A new species of Allodontichthys (Cyprinodontiformes: Goodeidae), with comparative morphometrics for the genus. Copeia*, 2: 433-441.
- Ronquist, Fredrik. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*. 46, 1: 195-203.
- Rosas-Elguera, José y Urrutia-Fucugauchi, J. 1998. Tectonic control of the volcano-sedimentary sequence of the Chapala graben, Western Mexico. *International Geology Review*, Vol. 40: 350-362.
- Rosen, Donn E. 1964. The relationships and taxonomic position of the halfbeaks, killifishes, silversides, and their relatives. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 127: 217-268.
- Rosen, Donn E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27, 2: 159-188.
- Sarukhán, José, Soberón, J. y Larson-Guerra, J. 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country. En: di Castri, F. y Younès, T. eds. *Biodiversity, science and development*. CAB International.
- Smith, Michael L., Cavender, T.M. y Miller, R.R. 1975. Climatic and biogeographic significance of a fish fauna from the late Pliocene – early Pleistocene of the Lake Chapala basin (Jalisco, Mexico). *Pap. on Paleontology*, No. 12: 29-38.
- Smith, Michael L. y Miller, R.R. 1986. Mexican goodeid fishes of the genus *Characodon*, with description of a new species. *American Museum Novitates*, 2851: 1-14.
- Smith, Michael L. y Miller, R.R. 1987. *Allotoca goslinei*, a new species of goodeid fish from Jalisco, Mexico. *Copeia*, 3: 610-616.
- Tamayo, Jorge L. 1962. Hidrología (XVIII), Potamología y Limnología (XIX), Biohidrología (XXXIII). En: *Geografía General de México*, Vols. 2 y 3. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas, México.
- Tamayo, Jorge L. y West, R.C. 1964. The Hydrography of Middle America. En: Robert Wauchope y Robert C. West, eds. *Handbook of Middle American Indians, Vol. I. Natural Environment and Early Cultures*. University of Texas Press, Austin, E.U.A.
- Toledo, Víctor Manuel. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y desarrollo*. 81, 24: 17-30.
- Turner, Bruce J. y Grosse, Daniel J. 1980. Trophic differentiation in *Ilyodon*, a genus of stream-dwelling goodeid fishes: speciation versus ecological polymorphism. *Evolution*, 34: 259-270.
- Turner, Bruce J., Grudzien, T.A., Adkisson, K.P. y Worrell, R.A. 1985. Extensive chromosomal divergence within a single river basin in the goodeid fish, *Ilyodon furcidens*. *Evolution*, 39: 122-134.
- Turner, C.L. 1946. A contribution to the taxonomy and zoogeography of the goodeid fishes. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 495: 1-13.



- Uyeno, Teruya y Miller, R.R., 1962. Relationships of *Empetrichthys erdisi*, a Pliocene cyprinodontid fish from California, with remarks on the Fundulinae and Cyprinodontinae. *Copeia*, 3: 520-532
- Uyeno, Teruya, Miller, R.R. y Fitzsimmons, J.M. 1983. Karyology of the cyprinodontoid fishes of the Mexican family Goodeidae. *Copeia*, 2: 497-510.
- Waitz, Paul. 1943. Reseña geológica de la cuenca del Lerma. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística*, Vol. 58: 123-138.
- Webb, Shane A. 1998. A phylogenetic analysis of the Goodeidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). Tesis doctoral, Universidad de Michigan, E.U.A. 280 p.
- Webb, Shane A. 1998b. *Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca drainage of Mexico, and a rediagnosis of the genus. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 725: 1-23.
- Webb, Shane A., Graves, J.A., Macias-Garcia, C., Magurran, A.E., O'Foighil, D. y Ritchie, M.G. 2004. Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Mol. Phyl. Evol*, 30, 3: 527 – 544.
- West, Robert C. 1964. Surface configuration and associated geology of Middle America. En: Robert Wauchoppe y Robert C. West, eds., *Handbook of Middle American Indians, Vol. I. Natural Environment and Early Cultures*. University of Texas Press, Austin, E.U.A.
- White, Matthew M. y Turner, Bruce J. 1985. Intralacustrine differentiation in two species of goodeid fishes. *Copeia*: 112-118.
- Zink, Robert M., Blackwell-Rago, R. y Ronquist, F. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 267: 497-503.
- Zunino, Mario y Zullini, A. 2003. Biogeografía. *La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México. 359 p.

Mapas

1. Maderey, Laura Elena y Torres-Ruata, C. 1990. Hidrografía e Hidrometría. En: Hidrogeografía, Naturaleza, *Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM. México, DF. 1:4 000 000.
2. INEGI *et al.* 1990. Hipsometría y Batimetría. En: Mapas Generales, *Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM. México, DF. 1: 4 000 000.
3. INEGI. Años y cartas varios. Topografía. México, DF. 1:50 000 y 1: 250 000.

Información en línea

Cartografía digitalizada por Conabio en:

http://www.conabio.gob.mx/informacion/geo_espanol/doctos/cart_linea.html

- Cuencas hidrológicas: 1:4 000 000
- Hidrografía: 1:4 000 000
- Hipsometría: 1:4 000 000
- Regiones hidrológicas: 1:1 000 000

Base de datos NEODAT en:

<http://www.neodat.org>

Catálogo y mapas de la división de peces del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan en:

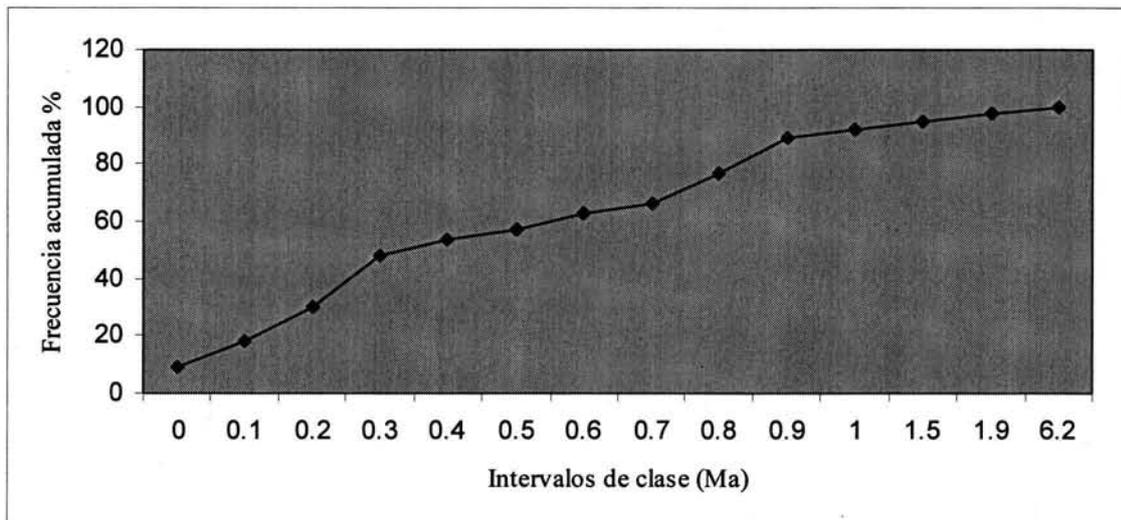
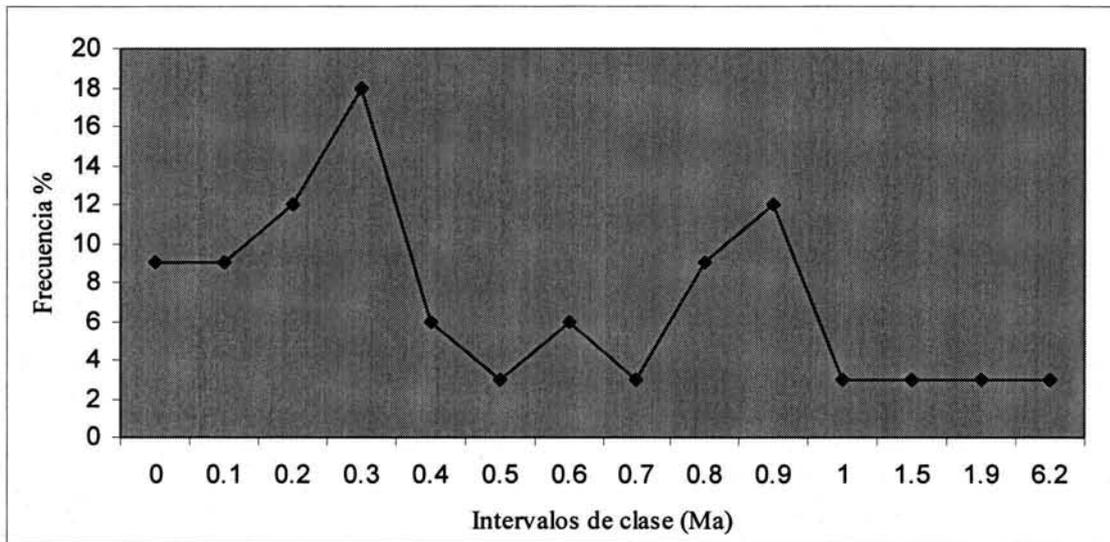
<http://www.lsa.umich.edu/ummz/areas/fish/newfishsearch.html>



APÉNDICE

Los eventos de especiación en el tiempo

Los eventos de especiación pueden ser agrupados con base al tiempo transcurrido entre ellos. La inspección visual de las curvas de frecuencia (absoluta y acumulada) de los intervalos de tiempo entre eventos de especiación permite encontrar los puntos donde el cambio es mayor. De tal forma, los intervalos pudieron ser agrupados en tres categorías: aquellos menores o iguales a 0.3 Ma (0, 0.1, 0.2 y 0.3 Ma), aquellos comprendidos entre los 0.4 y los 0.9 Ma (0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8 y 0.9 Ma) y aquellos iguales o mayores a 1 Ma (1, 1.5, 1.9 y 6.2 Ma).



Figuras 12a y 12b. Frecuencia y frecuencia acumulada de los intervalos de tiempo entre eventos de especiación en la familia Goodeidae.

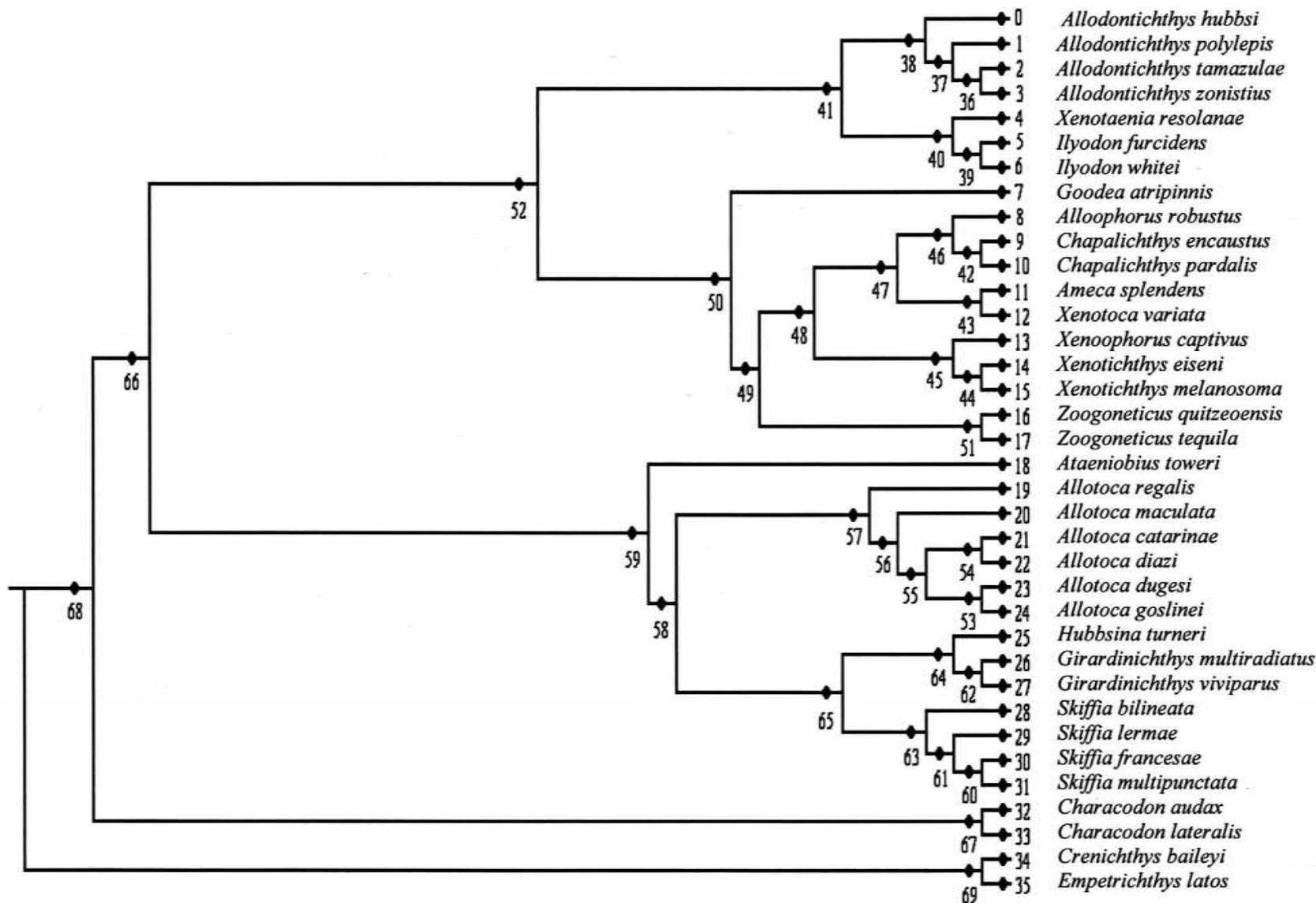


Figura 13. Numeración de los nodos de la filogenia utilizada en el APB. Cada nodo representa una especie, ancestral o actual.

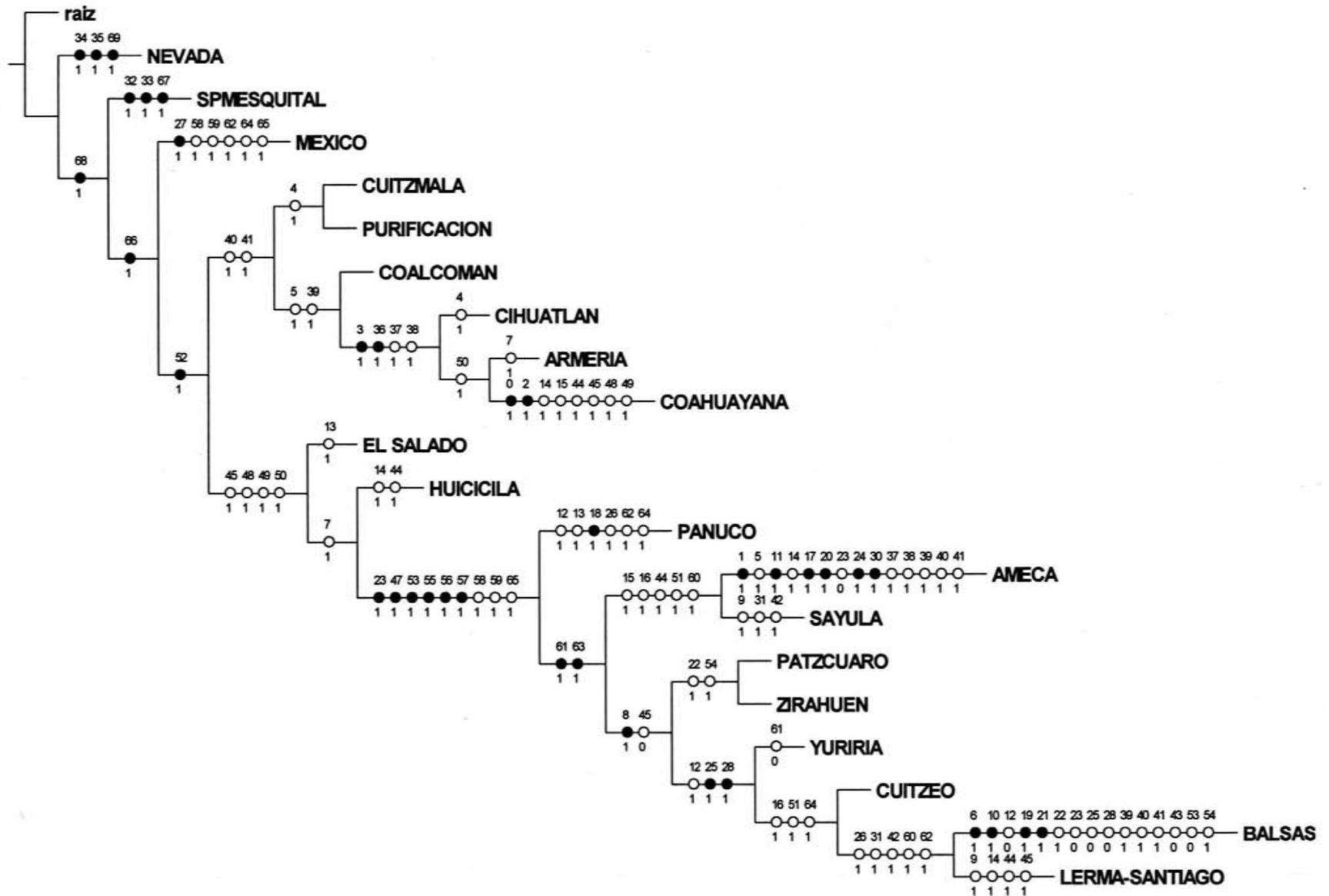


Figura 14. Cladograma de áreas (1) de las cuencas habitadas por especies de la familia Goodeidae. Los círculos negros denotan especies sinapomórficas y los blancos especies homoplásicas. El número superior corresponde a la numeración de los nodos (Fig. 13) y el inferior indica si se trata de una aparición (1) o de una extinción (0). L = 126, Ci = 56, Ri = 75.

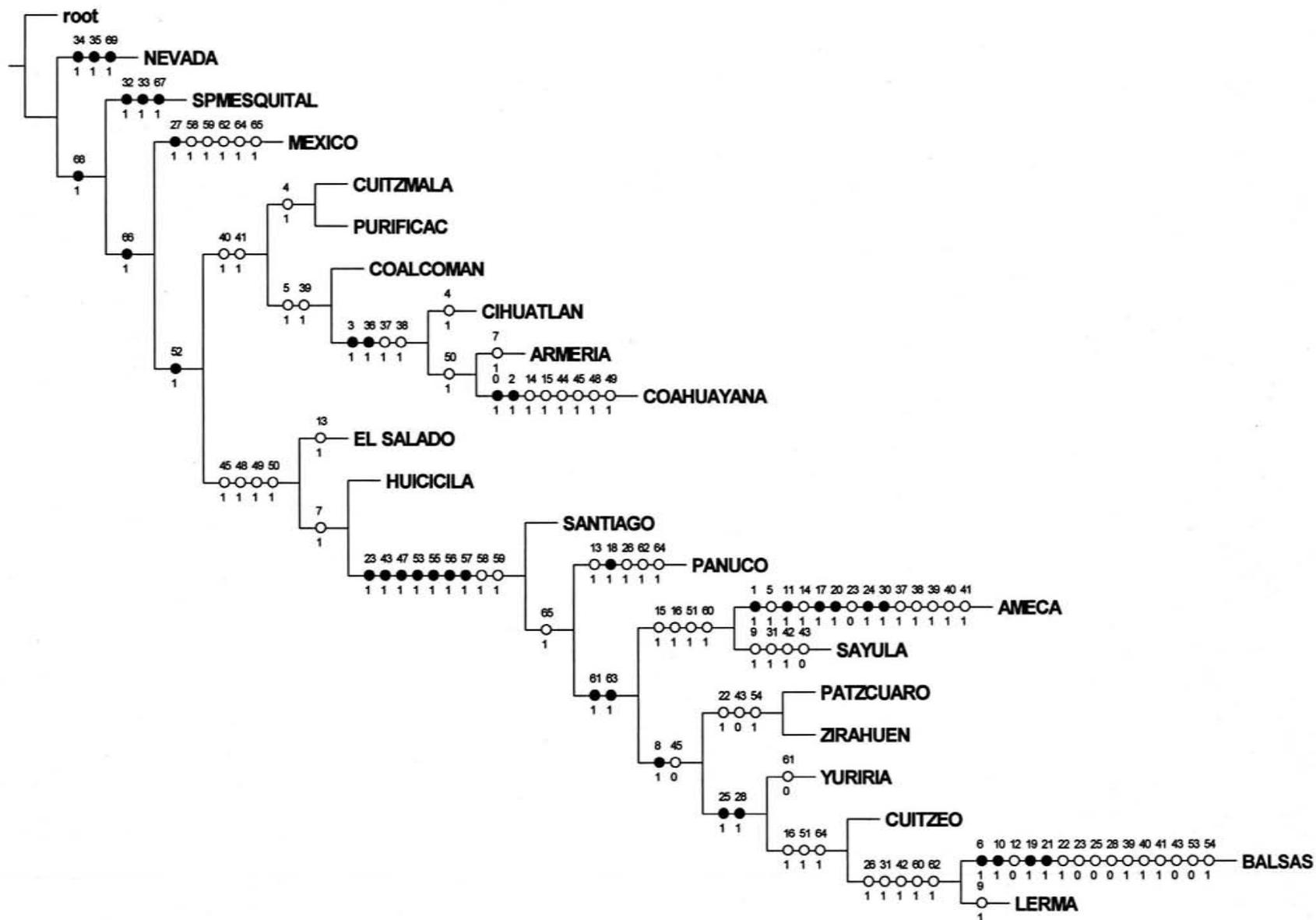


Figura 14a. Cladograma de áreas (1a) de las cuencas habitadas por especies de la familia Goodeidae; Lerma y Santiago consideradas como cuencas distintas. L = 126, Ci = 56, Ri = 76.

del linaje familiar. Inmediatamente después aparece 66, el ancestro hipotético de girardinictinos, chapalictinos y alodontictinos.

Cuenca de México

Esta área está definida por el endemismo de *Girardinichthys viviparus* (27), pero su posición en el cladograma no tiene sentido geográfico. La presencia de *G. viviparus* hace necesaria la presencia de las especies ancestrales hipotéticas 58, 59, 62, 64 y 65.

Cuencas de la vertiente pacífica

El clado Cuitzmala–Coahuayana es geográficamente congruente, constituido por cuencas contiguas y definido por el grupo de los alodontictinos (con la excepción de *Ilyodon whitei*, distribuido en el Balsas), aunque también encontramos en él a *Goodea atripinnis*, *Xenotichthys eiseni* y a *X. melanosoma*. Está sustentado por 40 y 41 (41 es el ancestro hipotético de los alodontictinos). En una posición más basal aparece 52, el ancestro hipotético de alodontictinos y chapalictinos.

Ríos Cuitzmala y Purificación: Son cuencas geográficamente contiguas y aparecen como áreas hermanas, agrupadas por la presencia de *Xenotaenia resolanae* (4), que ocurre también en el río Cihuatlán. El clado Coalcomán–Coahuayana únicamente está sustentado por la presencia de *Ilyodon furcidens* y su ancestro hipotético inmediato (5 y 39).

Río Coalcomán: No tiene particularidades.

Ríos Cihuatlán, Armería y Coahuayana: El clado está sustentado por la presencia sinapomórfica de *Allodontichthys zonistius* y su ancestro hipotético inmediato (3 y 36), así como por los ancestros hipotéticos homoplásticos 37 y 38. Las cuencas de los ríos Armería y Coahuayana aparecen como áreas hermanas y son geográficamente contiguas. La cuenca del río Coahuayana es el área más compleja del clado, con dos endemismos: *Allodontichthys hubbsi* y *A. tamazulae* (0 y 2), dos especies actuales: *Xenotichthys eiseni* y *X. melanosoma* (14 y 15) y cuatro especies ancestrales, todas homoplásticas.

El clado siguiente está soportado por las especies homoplásticas 45, 48, 49 y 50 (50 es el ancestro hipotético de todos los girardinictinos). Se desprenden en él las cuencas de El Salado, Huicicila, Santiago y Pánuco de manera individual y posteriormente el conjunto lérmico.

El Salado y Huicicila

El Salado: Está definida por una sola especie: *Xenophorus captivus* (13), que también aparece en el río Pánuco.

Río Huicicila: No tiene particularidades.

Santiago, Pánuco y cuencas de afinidad lérmica

Este clado está sustentado por las sinapomorfias 23 (*Allotoca dugesi*), 43, 47, 53, 55, 56 y 57 y los paralelismos 58 y 59 (59 es el ancestro hipotético de todos los girardinictinos y 57 es el ancestro hipotético del género *Allotoca*).

Río Grande de Santiago: No tiene particularidades.

Río Pánuco: Esta cuenca está definida por la presencia autoapomórfica de *Ataeniobius toweri* (18) y la presencia homoplástica de *Xenoporphus captivus*, *Girardinichthys multiradiatus* (13, 26), 62 y 64. El clado siguiente (las cuencas de afinidad lérmica) está sustentado por las sinapomorfías 61 y 63 (63 es el ancestro hipotético del género *Skiffia*).

Río Ameca y lagos de Sayula: Aparecen como áreas hermanas y son geográficamente contiguas. El clado está sustentado por la aparición de *Xenotichthys melanosoma* y *Zoogoneticus quitzeoensis* (15 y 16) y de dos especies ancestrales. La cuenca de los lagos de Sayula está definida por la presencia homoplástica de *Chapalichthys encaustus*, *Skiffia multipunctata* (9, 31) y 42, mientras que la cuenca del río Ameca aparece como un área de mayor complejidad, con seis autoapomorfías o endemismos: *Allodontichthys polylepis*, *Ameca splendens*, *Zoogoneticus tequila*, *Allotoca maculata*, *A. goslinei* y *Skiffia francesae* (1, 11, 17, 20, 24 y 30), dos especies actuales: *Ilyodon furcoidens* y *Xenotichthys eiseni* (5 y 14), cinco especies ancestrales homoplásticas más y una extinción: *Allotoca dugesi* (23). El resto del clado lérmico está sustentado por la presencia sinapomórfica de *Alloophorus robustus* (8) y la extinción de 45.

Lagos de Pátzcuaro y Zirahuén: Estas dos cuencas son también geográficamente contiguas, e idénticas en su goodeofauna, sustentadas por las apariciones de *Allotoca diazi* (22) y 54 y por la extinción de 43. El resto del clado está sustentado por la presencia sinapomórfica de *Hubbsina turneri* y *Skiffia bilineata* (25 y 28).

Lago de Yuriria: Esta cuenca está definida sólo por la extinción de 61. El resto del clado está sustentado por las apariciones de *Zoogoneticus quitzeoensis* (16), 51 y 64.

Sabemos que el lago de Yuriria es artificial y que fue creado canalizando agua del río Lerma, y por lo tanto todas las especies en el primero deben haber llegado del segundo por dispersión. La sección media del Lerma y Yuriria comparten cinco especies y difieren en tres: *Z. quitzeoensis* y *Skiffia lermae* se encuentran en la primera y no en el segundo y *Skiffia bilineata* al revés. La ausencia de *Z. quitzeoensis* y de *S. lermae* en Yuriria se puede deber a extinción local o a ausencia histórica en la cuenca, mientras que la presencia de *S. bilineata* sugiere su extinción en el medio Lerma, aunque no se puede descartar su arribo desde Cuitzeo a través de canales artificiales.

Lago de Cuitzeo: No está definida por particularidad alguna.

Ríos Balsas y Lerma: Son cuencas geográficamente contiguas. Están sustentadas por cinco especies homoplásticas: *Girardinichthys multiradiatus*, *Skiffia multipunctata* (26 y 31), 42, 60 y 62. La cuenca del Lerma está definida sólo por la presencia de *Chapalichthys encaustus* (9). La cuenca del Balsas es, como la cuenca del Ameca, bastante compleja. La definen cuatro autapomorfías o endemismos: *Ilyodon whitei*, *Chapalichthys pardalis*, *Allotoca regalis* y *A. catarinae* (6, 10, 19 y 21), una especie actual: *Allotoca diazi* (22), cuatro especies ancestrales hipotéticas y un gran número de extinciones: *Xenotoca variata*, *Allotoca dugesi*, *Hubbsina turneri*, *Skiffia bilineata* (12, 23, 25, 28), 43 y 53.

El cladograma obtenido tiene una cantidad considerable de homoplasia. En un intento por reducirla (la homoplasia existe y puede ser incluso informativa, se intenta reducir la homoplasia innecesaria) y por revelar relaciones más detalladas entre las áreas, se hizo un segundo análisis, en el que las áreas más grandes se subdividieron. Es evidente que cuencas de la magnitud del Pánuco, Balsas o Lerma-Santiago pueden tener historias distintas en distintas partes de su extensión; e incluso una cuenca comparativamente menor puede tener una historia heterogénea. La cuenca del río Pánuco fue dividida en cuatro subáreas: cuenca del río Tula (PANUCO t), cuencas de los ríos San Juan y Extorax (PANUCO sje), cuenca del río La Laja-Santa Marta (PANUCO sm) y cuenca del río Verde (PANUCO v); la cuenca del río Grande de Santiago en tres: cuencas de los ríos Juchipila, Bolaños y Huaynamota (SANTIAGO jbh),

‘sección Tepic’ (SANTIAGO t) y cuenca del río Verde (SANTIAGO v); la cuenca del Balsas en cuatro: Presa San Juanico/valle de Tocumbo/Presa Tarécuato, en la cuenca del río Itzúcaro (BALSAS a), Presa de Santa Catarina-río Cupatitzio (BALSAS b), cuencas de los ríos Tilostoc y Zitácuaro (BALSAS c) y cuencas de los ríos Cuautla, Yautepec y Nexapa (BALSAS d); la cuenca del Ameca en tres: Ameca este (AMECA e), Ameca oeste (AMECA w) y cuenca del lago de Magdalena (MAGDALENA) y la cuenca del Lerma en tres: alto, medio y bajo Lerma (LERMA a, LERMA m y LERMA b). La subdivisión de la cuenca del Lerma obedece a la presencia de dos grandes caídas a lo largo de su cauce que son obvias barreras a la dispersión. Se obtuvieron como resultado tres cladogramas igualmente parsimoniosos, de los cuales se escogió como más probable el mostrado en la Figura 15.

Aunque este segundo cladograma no resultó significativamente más parsimonioso, sí revela algunas relaciones entre áreas con más detalle. En la posición donde aparece la Cuenca de México en el cladograma de áreas únicas, aparece ahora el clado Pánuco v–Pánuco t. Pánuco v está definida por el endemismo de *Ataeniobius toweri* (18) y es el área hermana al clado México–Pánuco t. Este último está definido por las especies hermanas *Girardinichthys viviparus* (27, en la Cuenca de México) y *G. multiradiatus* (26, en Balsas C, Lerma a y Pánuco t). Las áreas contenidas en el clado México–Pánuco t son geográficamente contiguas.

El siguiente clado, las cuencas de la vertiente pacífica, conserva la topología básica del primer análisis con la adición de Balsas d y Ameca w. La primera, definida por *Ilyodon whitei* (6), es geográficamente incongruente pero la segunda no lo es y revela una afinidad dual de la cuenca del Ameca, relacionada por una parte con este grupo de cuencas y por otro con las cuencas del grupo lérmico. Bajo este esquema, tanto *Ilyodon furcidens* (5) como 37 y 38 (el ancestro hipotético del género *Allodontichthys*) aparecen como sinapomorfias.

En el clado de cuencas de afinidad lérmica encontramos que la relación de Ameca (ahora Ameca e) y Sayula se conserva, si bien ahora estas áreas se encuentran en una posición más profunda dentro del clado. Estas dos aparecen como áreas hermanas de Balsas a, la subárea del Balsas geográficamente más cercana a ellas. Este conjunto de áreas a su vez aparece relacionado de manera más estrecha con Lerma b, subcuenca que es contigua a todas ellas. El clado Lerma b–Sayula está sustentado por las sinapomorfias *Skiffia multipunctata* (31) y su ancestro hipotético inmediato (60) y el ancestro hipotético del género *Chapalichthys* (42). Como clado hermano a éste se encuentra la pareja de áreas Lerma m–Cuitzeo, áreas geográficamente contiguas. Esta relación está sustentada por las sinapomorfias *Zoogoneticus quitzeoensis* (16) y su ancestro hipotético inmediato (51). Pátzcuaro y Zirahuén aparecen de nuevo en este análisis como áreas hermanas, relacionadas con el grupo anterior por el ancestro hipotético y sinapomórfico 61 y finalmente aparece de manera aislada la cuenca de Yuriria.

El grupo restante de áreas parece ser el grupo de subcuencas con menor afinidad entre sí. La relación de áreas hermanas entre Santiago t–Huicicila y Santiago v–Pánuco sm es coherente en tanto que son parcialmente contiguas. Destaca dentro del grupo por su incongruencia geográfica la localidad Balsas b, y en menor grado la subcuenca de Magdalena. Esta última no apareció relacionada con el área Ameca aun cuando es considerada una subcuenca de la misma.

El cladograma 1 es bastante congruente geográficamente excepto por la posición de la Cuenca de México. La evidencia geográfica sugiere que *Girardinichthys multiradiatus* y *G. viviparus* especiaron cuando la especie ancestral a éstas quedó dividida por la aparición de la Sierra de Las Cruces entre la Cuenca de México y el valle de Toluca. El tiempo estimado de divergencia entre *G. multiradiatus* y *G. viviparus* es de 7.9 millones de años (Webb *et al.* 2004), lo que corresponde al Mioceno Tardío. Se estima que la formación de la Sierra de Las Cruces ocurrió alrededor del mismo periodo (Mooser 1975, Morán Zenteno *et al.* 1985). Si se admite esta evidencia de manera *a priori*, la matriz de datos puede ajustarse de forma que refleje esta hipótesis. El cladograma que resulta de tal ajuste se presenta en la Figura 16.

Faltan páginas

N° 55 y 56

La relación entre filogenia y distribución también ha sido analizada por Webb *et al.* (2004) mediante un análisis propuesto por Barraclough *et al.* (1998), análisis que explora la relación entre simpatría y divergencia para los taxones dentro de un grupo supraespecífico. El método consiste en graficar el grado de divergencia contra el grado de simpatría para todos los grupos hermanos contenidos en un grupo taxonómico mayor. La relación encontrada sugiere predominancia de un modo de especiación en el grupo (alopátrico o simpátrico) –dada por el signo de la pendiente de la curva hallada– y la magnitud del cambio subsecuente a la especiación en las distribuciones de los grupos individuales a lo largo del tiempo –dada por el valor de la pendiente. Se debe mencionar que los cambios distribucionales que el análisis detecta son solo aquellos que conducen a un cambio en el grado de simpatría. La relación obtenida por Webb *et al.* (2004) indica la predominancia de especiación alopátrica en la familia y pocos cambios en la distribución subsecuentes a la especiación, aunque el ajuste de la regresión es bastante bajo.

Historia de las especies

Uno de los objetivos de la biogeografía histórica es la reconstrucción de la historia de los linajes en espacio y tiempo. La distribución de la familia Goodeidae, a la luz de su filogenia y de los procesos de cambio geográfico en su área de distribución, permite la reconstrucción tentativa de algunos eventos en su historia.

Tribu Allodontichthyini

La divergencia entre alodontictinos y el resto del grupo se debió probablemente a algún evento que confinó al alodontictino ancestral a la zona de la vertiente pacífica, donde se ha desarrollado la historia de la tribu. Tal evento podría corresponder, por ejemplo, a la disrupción del sistema Lerma–Naranjo (De Cserna y Román 1995), aunque esta parece ser posterior a la fecha de divergencia estimada (11.7 Ma, Mioceno Medio). La simpatría con especies de otros clados parece ser resultado de una invasión posterior de los géneros *Goodea* y *Xenotichthys* a la zona del pacífico.

Ilyodon whitei es disyunto con el resto de los miembros de la tribu y su distribución es excepcional. Su presencia en el valle de Tocombo y en el río Cupatitzio son problemáticas pues su linaje no tiene representantes en el Lerma. Su presencia en los ríos Tilostoc, Cuautla, Yautepec y Nexapa solo puede ser explicada como un caso de dispersión a larga distancia o por una serie de capturas sucesivas entre afluentes del Balsas. La segunda posibilidad parece más probable aun cuando requiere además postular extinción posterior (o falta de exploración) en los ríos intermedios.

Ilyodon furcidens es disyunto con su congénere pero simpátrico con los demás miembros del clado, lo que dada su fecha de divergencia (0.9 Ma) sugiere dispersión reciente. Su presencia en las cuencas de Coalcomán y Cihuatlán probablemente obedece a eventos de captura. *Xenotaenia resolamae*, de divergencia relativamente antigua (11.1 Ma), ocurre en tres cuencas marginales y el motivo de su separación es difícil de precisar. Es difícil también discernir un patrón claro en las distribuciones del género *Allodontichthys*. La irresolución filogenética del grupo –su topología podría también ser (*A. hubbsi* (*A. zonistius* (*A. polylepis*, *A. tamazulae*))) (Webb *et al.* 2004)– contribuye a su irresolución biogeográfica.

Tribu Chapalichthyini

Goodea atripinnis

La distribución actual de *G. atripinnis* parece ser producto de una distribución extendida por los lagos ancestrales de la cuenca del Lerma; con subsecuente dispersión por captura a los sistemas del Pánuco,

Huicicila, Ameca y Armería (quizás a través del Ameca) y compartimentalización por vulcanismo en la zona de los lagos michoacanos. Su condición simpátrida con prácticamente todos los demás chapalictinos hace difícil la búsqueda del evento que los separara. Un registro aislado en la cuenca del río Huaynamota puede sugerir dispersión extraordinaria pero probablemente se deba a conexiones acuáticas en una época de menor aridez en la Mesa del Norte.

Géneros *Xenotoca*, *Ameca*, *Alloophorus* y *Chapalichthys*

La distribución de *Xenotoca variata* sugiere que esta especie también estuvo ampliamente distribuida en los antiguos lagos lérmicos y que más tarde se dispersó por captura a la cuenca del Pánuco. El origen de *Ameca splendens* es más fácilmente explicado por captura del río Ameca.

Alloophorus robustus parece también haber tenido una distribución extendida en los antiguos lagos de la Mesa, si bien menor a la de *G. atripinnis* o *X. variata*. También invadió el valle de Tocumbo. *Chapalichthys encaustus* es simpátrica con *A. robustus* en el bajo Lerma y su presencia en las cuencas de Sayula y Ameca debe ser por vicarianza y captura respectivamente. No hay motivo aparente para la separación de *Alloophorus* y *Chapalichthys*. *Chapalichthys pardalis* es endémica del valle de Tocumbo, discutido bajo *Allotoca regalis*.

Géneros *Xenoophorus*, *Xenotichthys* y *Zoogoneticus*

El clado *Xenoophorus*–*Xenotichthys* tiene una distribución única y difícil de explicar. Estos géneros hermanos se encuentran separados por la cuenca del Lerma y tienen una fecha de divergencia de 6.7 Ma (Mioceno Tardío). Esta forma en la distribución invita a especular sobre una especie ancestral con distribución extendida por el o los lagos de la Mesa Central y un posible evento de especiación por distancia, que resultaría en especies distribuidas en orillas opuestas. La ocurrencia de ambos géneros más allá de la cuenca del Lerma requiere aparte invocar capturas adicionales sobre el o los lagos. Otra posibilidad es pensar en alguna especie ya extinta, intermedia entre éstas. La presencia de *Xenoophorus captivus* en el área endorreica de El Salado es evidencia del pasado menos árido de la Mesa del Norte. Las distribuciones de *Xenotichthys eiseni* y *X. melanosoma*, simpátricas en una buena parte, también son difíciles de explicar y no revelan evidencia sobre su divergencia.

El género *Zoogoneticus*, con distribución similar a la de *Alloophorus robustus*, al parecer ha pasado por captura al Ameca en al menos dos ocasiones, resultando la primera en la aparición de *Z. tequila* y la segunda en la extensión del área de distribución de *Z. quitzeoensis*.

Tribu Girardinichthyini

Ataeniobius toweri

Ataeniobius toweri, la especie más basal de los girardinictinos, es el único goodeido endémico de la cuenca del Pánuco y presenta una distribución difícil de explicar. La única posibilidad de hacerlo parece involucrar una conexión remota entre las cuencas del Pánuco y Lerma a través de zonas que hoy se han vuelto áridas y endorreicas (las distribuciones de *Allotoca dugesi* y *Xenoophorus captivus* apoyan esta hipótesis), con una extinción posterior en las mismas.

Género *Allotoca*

Allotoca diazi ocurre en los lagos de Cuitzeo, Pátzcuaro y Zirahuén y en la Presa de Santa Catarina en el río Cupatitzio, localidad marginal en el Balsas y única en la que se ha registrado a *A. catarinae*. Esta

distribución sugiere que *A. catarinae* se originó como consecuencia de una captura del río Cupatitzio sobre la Mesa Central, en algún momento del Pleistoceno Temprano de acuerdo con su fecha de divergencia. La presencia de *A. diazi* en la presa indica que posteriormente hubo al menos otro evento de comunicación entre las cuencas.

La distribución actual de *A. dugesi* sugiere una distribución pasada continua de gran extensión. Dicha distribución se pudo haber generado cuando la cuenca del Lerma contenía a uno o varios grandes lagos, cuya desecación resultó entonces en extinciones locales. La presencia de *A. dugesi* en el Pánuco se debe seguramente a un evento de captura del río La Laja sobre el río San Juan de los Lagos. El origen de *A. goslinei* también es más fácilmente explicado por captura del Ameca sobre la Mesa Central.

Allotoca maculata, la especie hermana a este clado de cuatro especies, es endémica del lago de Magdalena, cuyo origen preciso se desconoce. Es probable que esté asociado con el vulcanismo del Mioceno Tardío, dada la presencia de *A. maculata* y de *Goodea atripinnis* (fechas de divergencia hace 10.4 y 9.0 Ma respectivamente), aunque la presencia de *Xenotichthys eiseni* y de *X. melanosoma* (con fecha de divergencia de hace 3.8 Ma) sugiere una conexión con las corrientes de la zona durante el Plioceno Tardío.

Allotoca regalis, la especie más basal del género y endémica del valle de Tocombo, es resultado del aislamiento, probablemente volcánico, de este pequeño valle. Originalmente el valle de Tocombo era una cuenca cerrada que albergaba a los lagos de San Juanico y de Magdalena (distinto del lago de Magdalena en la cuenca del Ameca), y posteriormente fue canalizado hacia el Balsas (Álvarez 1963). El valle tiene cinco habitantes: *A. regalis* y *G. atripinnis* con fechas de divergencia de hace 10.4 Ma, *Allophorus robustus*, con fecha de divergencia de hace 7.1 Ma, *Chapalichthys pardalis* (también endémico) e *Ilyodon whitei*, cuyas fechas de divergencia son mucho más recientes, 0.7 y 0.9 Ma respectivamente. Si la filogenia y fechas de divergencia son correctas, éstas indicarían ciclos de conectividad entre estos lagos y la cuenca del Lerma.

Géneros *Hubbsina*, *Girardinichthys* y *Skiffia*

El tiempo de divergencia entre *G. multiradiatus* y *G. viviparus* es de 7.9 Ma. La formación de la Sierra de Las Cruces, barrera que divide el área de distribución de estas especies, abarcó un periodo de tiempo en el Mioceno Tardío, culminando con la quinta fase de vulcanismo del valle de México (Mooser 1975, Morán Zenteno *et al.* 1985). La concordancia entre estas dos estimaciones sugiere que estas especies tuvieron su origen en la separación de un ancestro ocasionada por el surgimiento de la sierra mencionada. La presencia de *G. multiradiatus* en las cuencas del Pánuco y del Balsas es más fácilmente explicada por eventos de captura. Su presencia en los elevados y aislados lagos de Zempoala debe obedecer a levantamientos locales. La presencia de *G. viviparus* en la cuenca del Tula se debe seguramente a la conexión hidrográfica artificial de éste con las aguas de la Cuenca de México.

Hubbsina turneri se encuentra en los lagos de Cuitzeo, Yuriria y Zacapu. La divergencia entre *Hubbsina* y *Girardinichthys* se estima del Mioceno Medio; y no existe evento geológico relacionable. La diferencia altitudinal entre el alto y medio Lerma invita a pensar en un levantamiento como agente de vicarianza entre estos linajes.

Skiffia francesae y *S. multipunctata* tienen un tiempo de divergencia de 0.3 Ma, en el Pleistoceno reciente. Sus distribuciones sugieren una captura del Ameca sobre el bajo Lerma. La especie hermana a éstas, *S. lermae*, habita los lagos de Cuitzeo, Pátzcuaro, Zirahuén y Zacapu. La barrera entre *S. multipunctata* y *S. lermae* es la elevación, lo que de nuevo sugiere una especie ancestral ampliamente distribuida pre-levantamiento, y al tectonismo como agente de vicarianza. La especie más basal del

género, *S. bilineata*, es simpátrica con *S. lermae* y *S. multipunctata*, lo que oscurece el motivo de su divergencia. El vulcanismo en el Eje Neovolcánico se extendió, a grandes resgos, de oeste a este (Maldonado-Koerdell 1964). La ocurrencia secuencial de los géneros *Skiffia*, *Hubbsina* y *Girardinichthys* en la misma dirección podría ser un reflejo del proceso volcánico.

Tribu Characodontini

Género *Characodon*

Characodon lateralis y *C. audax* son simpátricos a escala geográfica en sus áreas de distribución, sin evidencia que sugiera causa de especiación. La distribución limitada de *C. audax* en aguas de manantial permite especular sobre la conectividad entre el manantial y las aguas del resto de la cuenca como agente de vicarianza. La divergencia entre el género *Characodon* y el resto de la familia es demasiado antigua (14.9 Ma, Mioceno Medio) como para relacionarse con la desertificación pleistocénica de la Mesa del Norte, pero coincide con la desertificación del desierto sonorense. Webb (1998) propuso que el aislamiento fue causado por el levantamiento de la sección suroriental de la Sierra Madre Occidental.

Subfamilia Empetrichthyinae

El hábitat restringido de los empetrichtinos en el suroeste de los E.U.A. es considerado un relictos de una época con una hidrografía más extensa (Miller 1986). La discontinuidad entre empetrichtinos y goodeinos ha sido explicada por Parenti (1981) como parte de un patrón generalizado consecuencia de la desertificación progresiva del área de disyunción. Ésta, explicada más claramente por Axelrod (1979, mencionado por Parenti 1981) con base en la distribución de fósiles de plantas, transformó una zona boscosa en lo que ahora es el desierto sonorense, durante un período de tiempo que coincide de manera general con la fecha estimada de divergencia entre goodeinos y empetrichtinos (16.8 Ma, Mioceno Temprano).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las distribuciones de los organismos son determinadas en parte por el medio geográfico y su dinámica temporal. En el caso de las especies de la familia Goodeidae, la influencia del vulcanismo, el tectonismo y la captura fluvial parecen haber sido determinantes en su historia espacial y filogenética. La vicarianza provocada por procesos geológicos o por el proceso hidrogeomorfológico de captura fluvial seguramente ha generado para el grupo múltiples oportunidades de especiación.

La historia distribucional y evolutiva de cualquier grupo es un proceso complejo y difícil de recrear, generado a partir de otros procesos de por sí complejos como lo son el cambio geológico-geográfico y las interacciones al interior de las comunidades biológicas. En el caso de la familia Goodeidae, el conocimiento geológico del área de distribución es sólo parcial tanto en espacio como en tiempo y no fácilmente relacionable con la historia del grupo. El conocimiento del registro fósil es seguramente parcial también. Los trabajos de esta naturaleza se enfrentan a la pérdida de información; ciertos eventos como pueden ser la dispersión o la extinción pueden ocurrir sin dejar evidencia alguna y deben ser inferidos o supuestos. Aunque algunos patrones generales en la distribución de la familia pueden ser detectados, los motivos anteriores obligan a la reconstrucción biogeográfica a mantener cierto carácter especulativo.

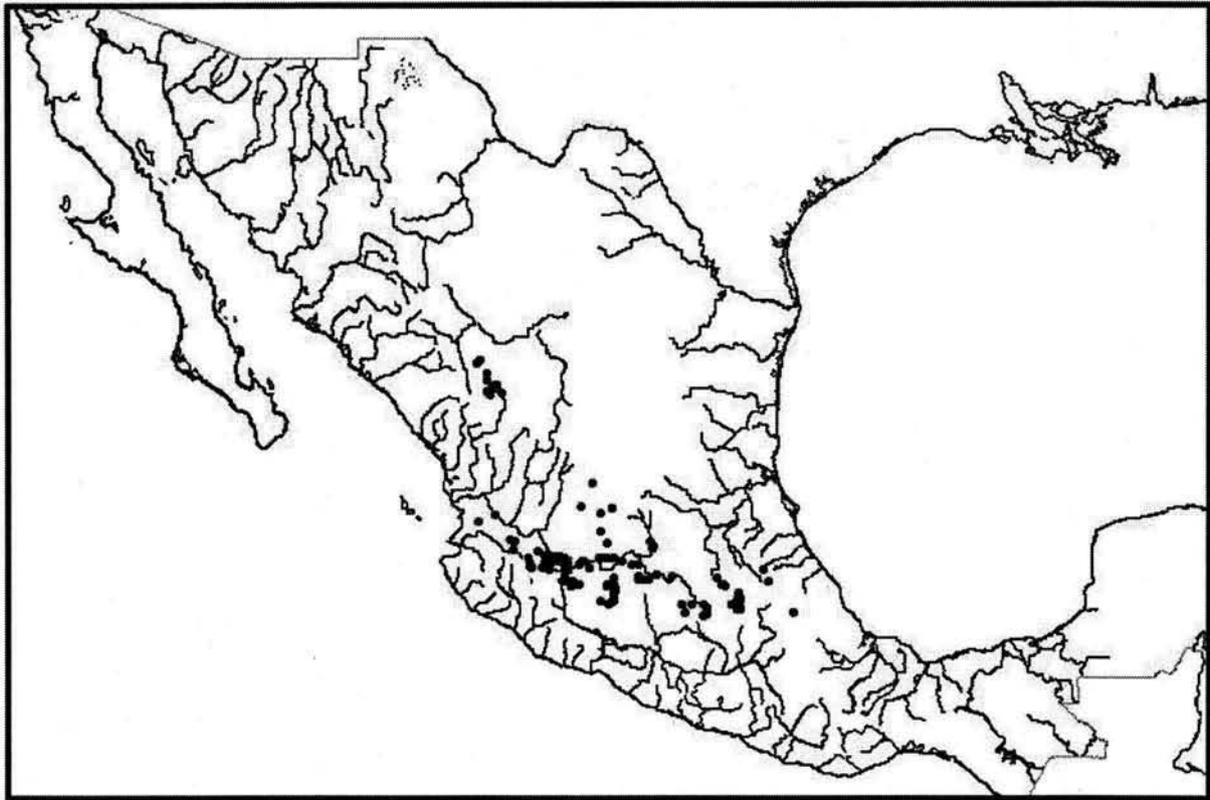
Los resultados alcanzados en este trabajo confirman los obtenidos por estudios previos, principalmente aquellos de Smith y Miller (1986), Miller (1986), Webb (1998) y Webb *et al.* (2004). La 'señal vicariante' detectada por el APB en este trabajo es similar a la encontrada por el análisis de simpatria/divergencia de Barraclough *et al.* (1998) en el trabajo de Webb *et al.* (2004). La importancia de la actividad geológica y de la captura fluvial son confirmados.

La mayoría de los patrones observados ocurren entre el centro de distribución –la cuenca del Lerma– y las zonas contiguas a este. Otros ocurren al interior de la cuenca. El análisis sugiere que la cuenca del Lerma fue colonizada por un linaje ancestral en una época durante o antes de la cual el río Lerma tenía una mayor extensión sobre la Mesa Central que la actual. Varias distribuciones extendidas por la cuenca actual sugieren una época de mayor comunicación al interior de la cuenca, relacionables con un pasado lacustre. Los procesos de cambio geográfico alteraron la configuración de la cuenca generando vicarianza en algunos casos y oportunidades de dispersión en otros. El patrón de distribución establecido a partir de vicarianza ha sido posteriormente modificado mediante dispersión asistida por captura a través de las fronteras de la cuenca.

La relación entre las cuencas del Lerma y Pánuco ha sido establecida al parecer por capturas a lo largo de todo su parteaguas e incluso quizás en puntos que hoy se localizan dentro de la cuenca endorreica de El Salado. La relación entre el Lerma y la Cuenca de México parece ser una de vicarianza, asociada con la formación de la Sierra de Las Cruces. La relación entre Lerma y Balsas parece haberse establecido también mediante eventos de captura. Las invasiones a la cuenca del Balsas han resultado en distribuciones restringidas y marginales, seguramente a causa de la poca disponibilidad de tierras altas dentro de la misma. La relación entre Lerma y Ameca-Sayula es una de vicarianza, ocasionada probablemente por la captura del Santiago sobre el Lerma; aunque posteriormente el Ameca parece haber capturado secciones lérmicas de la Mesa Central. Las cuencas de Cuitzeo, Pátzcuaro y Zirahuén están relacionadas con el Lerma y entre ellas por vicarianza. La separación entre Pátzcuaro y Zirahuén no ha resultado en ningún evento de especiación. La cuenca artificial de Yuriria ha recibido todas sus especies del Lerma por dispersión. Un evento temprano en la historia de la familia separó al alodontictino ancestral y lo llevó hacia la vertiente pacífica de la Mesa Central. Esta separación temprana aparentemente ha conducido al grupo a un proceso de adaptación a la vida en corrientes de menor altitud y mayor energía.

La biogeografía cladística está fundamentada en el análisis simultáneo de varios taxones habitantes de un área común. El APB es un método cladístico y sin embargo en este trabajo se analizó a la familia Goodeidae de manera aislada. Los motivos para hacerlo responden en parte al planteamiento del trabajo –una indagación sobre la biogeografía de la familia– y en parte a la necesidad –no se cuenta por ahora con filogenias para otros grupos de distribución similar, como podría ser el género *Chirostoma* (Mapa 27). Adicionalmente, la distribución de estos dos grupos es poco común y para añadir un tercero sería necesario buscar un taxón fuera del grupo de los peces pero con cierta dependencia al medio acuático. Existen análisis diseñados para grupos individuales, particularmente el análisis de dispersión-vicarianza o DIVA (Ronquist, 1997). Este análisis fue explorado y su resultado fue considerado poco informativo. El APB es un método de la llamada biogeografía de áreas, y no de la biogeografía de taxones. En este trabajo se utilizó para poner a prueba la prevalencia de la vicarianza como explicación a las distribuciones observadas; pero la reconstrucción de la historia de los linajes se hizo principalmente a partir de la información geográfica actual e histórica.

El supuesto de parsimonia y la optimización de costos bajo los que trabajan respectivamente el APB y el DIVA los llevan a reconstruir distribuciones ancestrales que no son sino la unión de las actuales, y que resultan más extensas conforme se retrocede en el tiempo. Ambos análisis sugieren entonces que dichas distribuciones ancestrales se han fragmentado posteriormente debido a eventos subsecuentes de vicarianza. Este supuesto metodológico no puede ser considerado realista, salvo quizás para casos a gran escala como son las distribuciones generadas por deriva continental; y conforme se disminuye la escala de



Mapa 27. Distribución del género *Chirostoma*, de distribución similar a la familia Goodeidae. Se puede apreciar la misma disyunción entre la Mesa Central y la cuenca alta del río San Pedro Mezquital. Tomado de la página de *internet* del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan.

trabajo se vuelve menos apegado a la realidad. En el caso de la familia Goodeidae, la escala geográfica y la plasticidad de los sistemas hídricos hacen que las distribuciones observadas se alejen de los modelos de vicarianza simple. Por otra parte, ambos análisis son ciegos a las características geográficas del sistema bajo estudio. En este caso por ejemplo ignoran la configuración de las cuencas, es decir, si son separadas o contiguas, si siendo separadas son cercanas o lejanas entre sí, y si son contiguas qué tan extenso es su parteaguas y cuál es la naturaleza geográfica del mismo. La metodología cladista en biogeografía trata a las áreas de endemismo como a las especies en sistemática y a las especies como caracteres, pero existen diferencias importantes entre la distribución espacial de especies en un área geográfica y la distribución filogenética de caracteres en un taxón. Estas diferencias son referibles principalmente a la frecuencia con que ocurren en uno y otro caso tres fenómenos: la transferencia horizontal de caracteres o especies (transferencia horizontal vs. dispersión), la partición dicotómica de especies o áreas (especiación vs. vicarianza dicotómica) y la unión de dos o más especies (hibridización) o áreas.

La generación de diversidad en la familia Goodeidae aparentemente se ha debido de manera importante al proceso de vicarianza-alopatría (Miller y Smith 1986, Webb *et al.* 2004, este trabajo), pero otros factores deben tomarse en cuenta si se desea analizar la totalidad del fenómeno. Entre ellos se encuentran la selección sexual, la posibilidad de especiación simpátrica, la naturaleza del nicho de estos peces y la historia temprana de la familia. Ha sido propuesto que la selección sexual puede favorecer la diferenciación dentro o entre poblaciones (Panhuis *et al.* 2001), y muchas especies de la familia Goodeidae presentan un dimorfismo sexual importante (Moyaho 2002), indicador de procesos de selección sexual. Es posible para un grupo diversificarse dentro de un hábitat continuo como al parecer lo han hecho algunos grupos de cíclidos africanos (Galís y Metz 1998); y White y Turner (1985) han hallado

heterogeneidad génica significativa para *Goodea atripinnis* y *Chapalichthys encaustus* en el lago de Chapala. Respecto a los dos últimos puntos, la variedad de hábitats ocupados por goodeidos y la diversidad de formas alimenticias de los mismos ha hecho suponer que el arribo de su precursor a la Mesa Central ocurrió en un momento histórico que le permitió una radiación y la ocupación de diversos nichos 'disponibles' (Miller y Smith 1986). Es probable también que la Mesa se haya convertido en una zona más aislada y difícil de colonizar después del arribo del linaje ancestral debido a la desecación de la Mesa del Norte y al levantamiento tectónico de la Mesa y del Altiplano en general. La desecación pleistocénica de la Mesa Central parece estar correlacionada con la extinción de varias especies de peces (Miller y Smith 1986), pero todos de mayor talla que los goodeidos.

La exploración de la biogeografía de la familia Goodeidae lleva al planteamiento de nuevas preguntas. Varias de las especies tienen, al parecer, la oportunidad de colonizar las porciones medias y bajas de las corrientes que habitan, pero no lo han hecho. Seguramente hay una o más barreras ecológicas actuando, y detectarlas sería de interés. La adaptación a los ambientes de tierras bajas es posible pues ha ocurrido en el grupo de los alodontictinos. Otra pregunta se refiere a la distribución extendida de *Ilyodon whitei*, que parece ser el producto de capturas sucesivas entre los afluentes de una misma cuenca y río. Esta hipótesis podría ponerse a prueba mediante un análisis filogeográfico de la especie y utilizando información geográfica sobre las capturas, o su ausencia, como evidencia independiente. También para otras especies como, pero no limitadas a, *Goodea atripinnis*, *Girardinichthys multiradiatus*, *Allotoca dugesi* o *Skiffia bilineata* sería interesante conocer las relaciones filogenéticas entre sus poblaciones ya que esto contribuiría a determinar si las mismas han llegado a donde están por vicarianza o dispersión, y a descubrir la secuencia de eventos en sus historias. *Ilyodon furcidens* puede ser encontrado con dos fenotipos distintos, cuyas diferencias han sido asociadas con el modo de alimentación (Turner y Grosse 1980) y que incluso han sido considerados como dos especies distintas (*I. furcidens* e *I. xantusi*, considerados como una sola especie por Webb *et al.* 2004 y en este trabajo). ¿Tienen las diferencias entre fenotipos una base filogenética o puramente ecológica? La distribución de los fenotipos es diferente y existe al menos la posibilidad que ésta sea parte de la respuesta. *Goodea atripinnis*, la especie de más amplia distribución y solamente menos antigua que *Ataeniobius toweri*, plantea la interrogante acerca de su falta de diferenciación en espacio y tiempo. Aunque se han descrito las especies *Goodea gracilis* y *G. luitpoldi*, Webb *et al.* (2004) no encontraron evidencia para reconocerlas. El grupo hermano de *G. atripinnis*, con distribución similar, consta de diez especies; la fecha de divergencia entre ellos es de hace unos 10.4 Ma. Si estos dos linajes han tenido entonces la oportunidad de colonizar prácticamente los mismos ambientes, y haciendo de lado la posibilidad de extinciones en uno y otro, ¿porqué es uno tanto más especioso que el otro? Factores como la selección sexual o la vagilidad podrían estar en juego aquí. El hecho de que las tres especies con más amplia distribución (*G. atripinnis*, *Xenotoca variata* y *Allophorus robustus*) sean también las de mayor talla invita a especular sobre la relación entre estos dos atributos. Si una talla mayor permitiese a una especie una capacidad dispersora también mayor, y ésta tuviera como consecuencia el mantenimiento del flujo génico entre poblaciones, quizás entonces la falta de diferenciación en *G. atripinnis* pudiera así explicarse. Es interesante contrastar el caso de *G. atripinnis* con el de *A. toweri*. Esta última tiene una edad aproximada de 12.2 Ma, es la especie más antigua de la familia y el linaje hermano a ella consta de 14 especies. Sin embargo, su distribución es restringida, y aunque en el pasado pudo ser mayor, parece ser la explicación más inmediata de su falta de diferenciación.

REFERENCIAS

- Álvarez, José. 1959. Contribución al conocimiento del género *Neophorus*. *Ciencia*: 13-22.
- Álvarez, José. 1963. Ictiología Michoacana III. Los peces de San Juanico y de Tocumbo, Mich. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.*, Vol. 12: 111-133.
- Álvarez del Villar, José. 1981. *Pláticas hidrobiológicas*. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, A.C., Compañía Editorial Continental. México.
- Álvarez, José y Arreola, J. 1972. Primer goodeido fósil. *Boletín de la Sociedad de Ciencias Naturales de Jalisco, A. C.*, 6: 6-15.
- Barbour, Clyde D. 1973a. A biogeographical history of *Chirostoma*: a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia*, 3: 533-556.
- Barbour, Clyde D. 1973b. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, Vol. 18, No. 3: 97-141.
- Barraclough, T.G., Vogler, A. P. y Harvey, P. H. 1998. Revealing the factors that promote speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353: 241-249.
- Barrios R., H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 474 p.
- Brooks, Daniel R. y McLennan, D. 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28: 757-767.
- Brooks, Daniel R., van Veller, M. y McLennan, D. 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, 28: 345-358.
- Brown, James H. y Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*. Segunda edición. E.U.A., Sinauer Associates. 691 p.
- Brown, James H., Stevens, G.C. y Kaufman, D. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 597-623.
- Clements, Thomas. 1963. Pleistocene history of Lake Chapala, Jalisco, Mexico. En: *Essays in marine geology in honor of K.O. Emery*. Univ. So. Calif. Press, Los Angeles: 35-49.
- Costa, Wilson J.E.M. 1998. Phylogeny and Classification of the Cyprinodontiformes (Euteleostei: Atherinomorpha): A Reappraisal. En: Malabarba, L.R. *et al*, eds. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Porto Alegre, Edipucrs. 603 p.
- De Buen, Fernando. 1941. Un nuevo género de la familia Goodeidae perteneciente a la fauna ictiológica mexicana. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.*, Vol. 2: 133-141.
- De Buen, Fernando. 1942. Una nueva subespecie del *Neophorus diazi* (Meek). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.*: 341-349.

- De Buen, Fernando. 1943. Los lagos michoacanos. I. Caracteres generales. El lago de Zirahuén. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Tomo 4, Nos. 3-4: 211-219.
- De Buen, Fernando. 1944. Los lagos michoacanos. II. Pátzcuaro. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. Tomo 5, Nos. 1-2: 99- .
- De Cserna, Zoltan. 1989. An outline of the geology of Mexico. En: Bally, A.W. y Palmer, A.R., eds. *The Geology of North America-An overview*. Boulder, Colorado, E.U.A. The Geological Society of America.
- De Cserna, Zoltan y Alvarez, R. 1995. Quaternary drainage development in Central Mexico and the threat of an environmental disaster : a geological appraisal. *Environmental and Engineering Geoscience*, Vol. 1, No. 1: 29-34.
- De la Vega-Salazar, Marina, Avila-Luna, E. y Macías-García, C. 2003. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2043-2056.
- Doadrio, Ignacio y Domínguez, O. En prensa. Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b Sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Espinosa O., David, Morrone, J.J., Llorente B., J. y Flores V., O. 2002. *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 133 p.
- Espinosa P., Héctor, Fuentes M., P., Gaspar D., M.T. y Arenas, V. 1998. Notas acerca de la ictiofauna mexicana. En: Ramamoorthy, T.P. et al, comps. *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México. 792 p.
- Ferrari, Luca, López-Martínez, M., Aguirre-Díaz, G. y Carrasco-Nuñez, G. 1999. Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico: from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology*; 27, 4: 303-306.
- Ferrusquía-Villafranca, Ismael. 1998. Geología de México. Una sinopsis. En: *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Ramamoorthy, T.P. et al compiladores. Instituto de Biología, UNAM, México. 792 p.
- Fitzsimons, Michael J. 1972. A revision of two genera of goodeid fishes from the Mexican Plateau. *Copeia*: 728-756.
- Fitzsimons, Michael J. 1974. Morphological and behavioral intermediacy in hybrids of two species of goodeid fishes from Mexico. *Copeia*: 848-855.
- Flores, Oscar y Gerez, P. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. 2a.ed. UNAM/Conabio, México.
- Galis, Frietson y Metz, J.1998. Why are there so many cichlid species? *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 1.

- Goyenechea, Irene, Flores, O. y Morrone, J.J. 2001. Introducción a los fundamentos y métodos de la biogeografía cladística. En: *Introducción a la biogeografía en latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 277 p.
- Grudzien, Thaddeus A., White, M.M. y Turner, B.J. 1992. Biochemical systematics of the viviparous fish family Goodeidae. *Journal of Fish Biology*, 40: 801-804.
- Guzmán, Ana Fabiola, Stinnesbeck, W., Robles C., J. y Polaco, O.J. 1988. El paleolago de Amatitán, Jalisco: estratigrafía, sedimentología y paleontología de la localidad tipo de *Tapatia occidentalis*. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 8-2: 127-134.
- Hubbs, Carl L. 1924. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. V. Notes on species of Goodea and Skiffia. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 148: 1-8.
- Hubbs, Carl L. 1932. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XI. *Zoogoneticus zonistius*, a new species from Colima, Mexico. *Copeia*, 2: 68-71.
- Hubbs, Carl L. y Turner, C.L. 1939. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A revision of the Goodeidae. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 42,: 1-80.
- Humphries, Julian C. y Parenti, L.R. 1986. *Cladistic Biogeography*. Oxford University Press, Oxford, R.U.
- Jordan, David S., 1924. Description of Miocene fishes from southern California. *Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.*, 23 (2): 42-50.
- Kingston, Dolores I. 1978. *Skiffia francesae*, a new species of goodeid fish from western Mexico. *Copeia*, 3: 503-508.
- Maldonado-Koerdell, Manuel. 1964. Geohistory and Paleogeography of Middle America. En: *Handbook of Middle American Indians, Vol. I. Natural Environment and Early Cultures*. Robert Wauchope y Robert C. West, eds. University of Texas Press, Austin, E.U.A.
- Mateos, Mariana, Sanjur, O.I. y Vrijenhoek, R.C. 2002. Historical biogeography of the livebearing fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Evolution*, 56, 5: 972-984.
- Meek, Seth E. 1904. The freshwater fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. *Field Columbian Museum, Zoological Series*, Vol. 5.
- Meyer, Manfred K., Radda, A.C. y Domínguez, O.D. 2001. Notes on the genera *Neoophorus* Hubbs & Turner, 1937 and *Allotoca* Hubbs & Turner, 1937, with a description of a new species of *Allotoca* from Laguna de Zacapu, Michoacán, Mexico. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*: 453-460.
- Miller, Robert Rush. 1958. Origin and affinities of the freshwater fish fauna of western North America. En: *Zoogeography*: 187-222. American Association for the Advancement of Science, E.U.A.
- Miller, Robert Rush. 1971. *Ameca splendens*, a new genus and species of goodeid fish from western Mexico, with remarks on the classification of the Goodeidae. *Copeia*: 1-13.

- Miller, Robert Rush y Uyeno, T. 1980. *Allodontichthys hubbsi*, a new species of goodeid fish from southwestern Mexico. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 692: 1-13.
- Miller, Robert Rush. 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nat. Cienc. Biol.*, Vol. 30: 121-153.
- Miller, Robert Rush y Smith, M.L. 1986. Origin and geography of the fishes of Central Mexico. En: Hocutt, C.H. & Wiley, E.O., eds. *Zoogeography of North American Freshwater Fishes*. Nueva York: John Wiley. E.U.A.
- Mittermeier, R.A. 1998. Primate diversity and the tropical forest: case studies from Brazil and Madagascar and the importance of megadiversity countries. En: Wilson, E.O., ed. *Biodiversity*. Nat. Acad. Press, Washington, D.C., E.U.A. 145-154.
- Mittermeier, R.A. y Goettsch, C. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán, J. y Dirzo, R. comps. *México ante los retos de la biodiversidad*. Conabio, México.
- Morán Z., Dante y colaboradores. 1985. *Geología de la República Mexicana*. INEGI/Facultad de Ingeniería, UNAM, México.
- Morrone, Juan José. 2001a. *El lenguaje de la cladística*. DGPFE, UNAM, México.
- Morrone, Juan José. 2001b. Sistemática, *biogeografía, evolución. Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Moyaho M., Alejandro. 2002. The role of sexual and natural selection in phenotypic variation within and amongst goodeid species. Tesis doctoral, Instituto de Ecología, UNAM. 112 p.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the World*. 3a. ed. J. Wiley, N.Y., E.U.A.
- Nixon, K.C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Publicado por el autor, Ithaca, N.Y., E.U.A.
- Ortiz P., Mario Arturo. 1975. Algunos conceptos y criterios de clasificación de los medios lacustres. En: Jorge A. Vivó Escoto, ed. *Anuario de Geografía*. Facultad de Filosofía y Letras, UNAM, México.
- Paulo-Maya, Joel y Ramírez-Enciso, A. 1997. Distribución espacio-temporal de la ictiofauna del río Cutzamala, Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical*, 45, 2: 845-853.
- Palmer, A.R. y Geissman, J., comps. 1999. *1999 Geologic time scale*. The Geological Society of America. E.U.A.
- Panhuis, Tami M., Butlin, R., Zuk, M. y Tregenza, T. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 7: 364-371.
- Parenti, Lynne R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 168, 4: 335-557.
- Platnick, Norman y Nelson, G. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, 21: 1-16.

- Pedraza G., Javier de. 1996. *Geomorfología: principios, métodos y aplicaciones*. Madrid, España.
- Rauchenberger, Mary. 1988. *A new species of Allodontichthys (Cyprinodontiformes: Goodeidae), with comparative morphometrics for the genus*. *Copeia*, 2: 433-441.
- Ronquist, Fredrik. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46, 1: 195-203.
- Rosas-Elguera, José y Urrutia-Fucugauchi, J. 1998. Tectonic control of the volcano-sedimentary sequence of the Chapala graben, Western Mexico. *International Geology Review*, Vol. 40: 350-362.
- Rosen, Donn E. 1964. The relationships and taxonomic position of the halfbeaks, killifishes, silversides, and their relatives. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 127: 217-268.
- Rosen, Donn E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27, 2: 159-188.
- Sarukhán, José, Soberón, J. y Larson-Guerra, J. 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country. En: di Castri, F. y Younès, T. eds. *Biodiversity, science and development*. CAB International.
- Smith, Michael L., Cavender, T.M. y Miller, R.R. 1975. Climatic and biogeographic significance of a fish fauna from the late Pliocene – early Pleistocene of the Lake Chapala basin (Jalisco, Mexico). *Pap. on Paleontology*, No. 12: 29-38.
- Smith, Michael L. y Miller, R.R. 1986. Mexican goodeid fishes of the genus *Characodon*, with description of a new species. *American Museum Novitates*, 2851: 1-14.
- Smith, Michael L. y Miller, R.R. 1987. *Allotoca goslinei*, a new species of goodeid fish from Jalisco, Mexico. *Copeia*, 3: 610-616.
- Tamayo, Jorge L. 1962. Hidrología (XVIII), Potamología y Limnología (XIX), Biohidrología (XXXIII). En: *Geografía General de México*, Vols. 2 y 3. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas, México.
- Tamayo, Jorge L. y West, R.C. 1964. The Hydrography of Middle America. En: Robert Wauchope y Robert C. West, eds. *Handbook of Middle American Indians, Vol. I. Natural Environment and Early Cultures*. University of Texas Press, Austin, E.U.A.
- Toledo, Víctor Manuel. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y desarrollo*, 81, 24: 17-30.
- Turner, Bruce J. y Grosse, Daniel J. 1980. Trophic differentiation in *Ilyodon*, a genus of stream-dwelling goodeid fishes: speciation versus ecological polymorphism. *Evolution*, 34: 259-270.
- Turner, Bruce J., Grudzien, T.A., Adkisson, K.P. y Worrell, R.A. 1985. Extensive chromosomal divergence within a single river basin in the goodeid fish, *Ilyodon furcidens*. *Evolution*, 39: 122-134.
- Turner, C.L. 1946. A contribution to the taxonomy and zoogeography of the goodeid fishes. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 495: 1-13.

- Uyeno, Teruya y Miller, R.R., 1962. Relationships of *Empetrichthys erdisi*, a Pliocene cyprinodontid fish from California, with remarks on the Fundulinae and Cyprinodontinae. *Copeia*, 3: 520-532
- Uyeno, Teruya, Miller, R.R. y Fitzsimmons, J.M. 1983. Karyology of the cyprinodontoid fishes of the Mexican family Goodeidae. *Copeia*, 2: 497-510.
- Waitz, Paul. 1943. Reseña geológica de la cuenca del Lerma. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística*, Vol. 58: 123-138.
- Webb, Shane A. 1998. A phylogenetic analysis of the Goodeidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). Tesis doctoral, Universidad de Michigan, E.U.A. 280 p.
- Webb, Shane A. 1998b. *Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca drainage of Mexico, and a rediagnosis of the genus. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 725: 1-23.
- Webb, Shane A., Graves, J.A., Macias-Garcia, C., Magurran, A.E., O'Foighil, D. y Ritchie, M.G. 2004. Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Mol. Phyl. Evol.*, 30, 3: 527 – 544.
- West, Robert C. 1964. Surface configuration and associated geology of Middle America. En: Robert Wauchoppe y Robert C. West, eds., *Handbook of Middle American Indians, Vol. I. Natural Environment and Early Cultures*. University of Texas Press, Austin, E.U.A.
- White, Matthew M. y Turner, Bruce J. 1985. Intralacustrine differentiation in two species of goodeid fishes. *Copeia*: 112-118.
- Zink, Robert M., Blackwell-Rago, R. y Ronquist, F. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 267: 497-503.
- Zunino, Mario y Zullini, A. 2003. Biogeografía. *La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México. 359 p.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Mapas

1. Maderey, Laura Elena y Torres-Ruata, C. 1990. Hidrografía e Hidrometría. En: Hidrogeografía, Naturaleza, *Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM. México, DF. 1:4 000 000.
2. INEGI *et al.* 1990. Hipsometría y Batimetría. En: Mapas Generales, *Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, UNAM. México, DF. 1: 4 000 000.
3. INEGI. Años y cartas varios. Topografía. México, DF. 1:50 000 y 1: 250 000.

Información en línea

Cartografía digitalizada por Conabio en:

http://www.conabio.gob.mx/informacion/geo_espanol/doctos/cart_linea.html

- Cuencas hidrológicas: 1:4 000 000
- Hidrografía: 1:4 000 000
- Hipsometría: 1:4 000 000
- Regiones hidrológicas: 1:1 000 000

Base de datos NEODAT en:

<http://www.neodat.org>

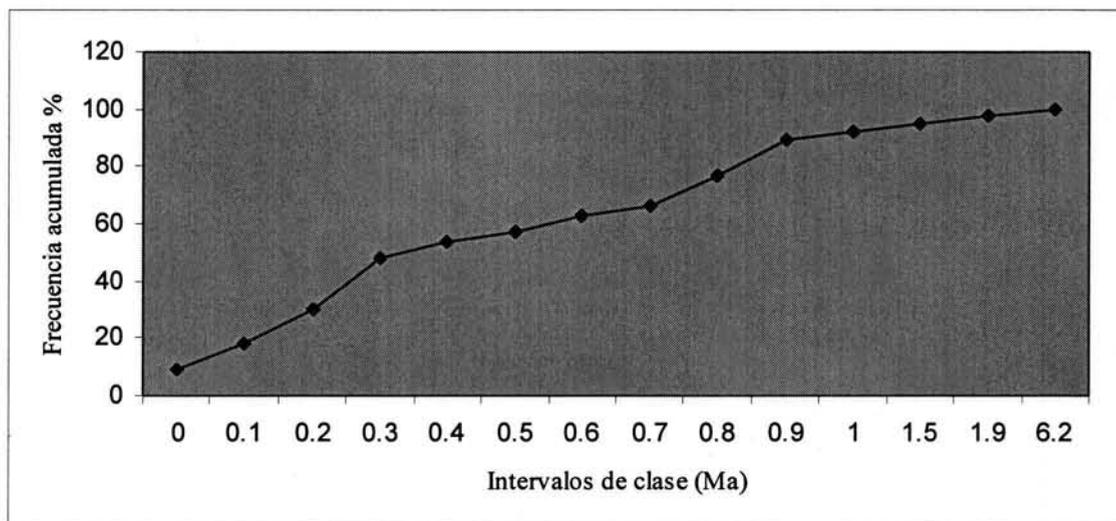
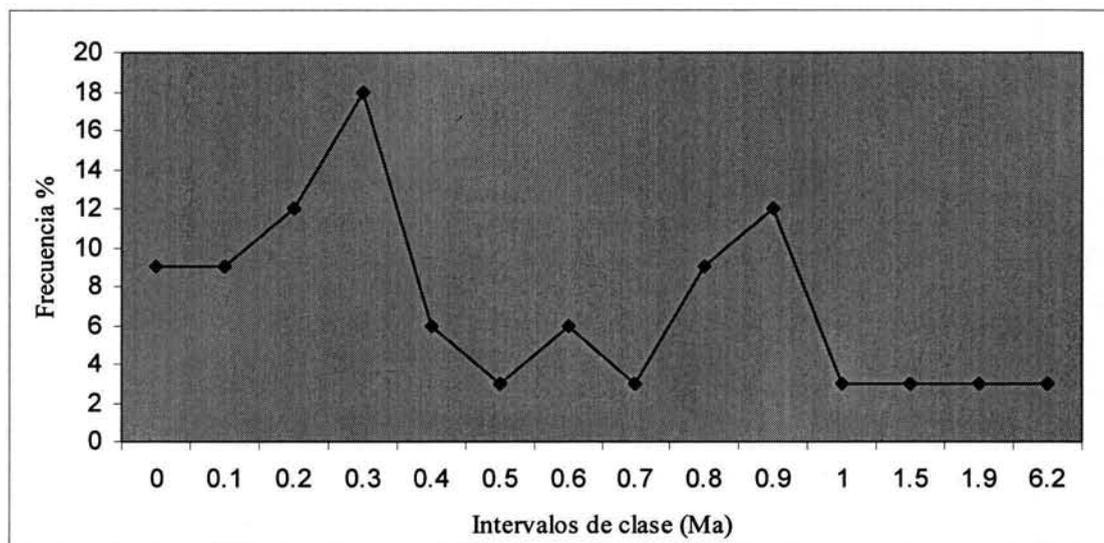
Catálogo y mapas de la división de peces del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan en:

<http://www.lsa.umich.edu/ummz/areas/fish/newfishsearch.html>

APÉNDICE

Los eventos de especiación en el tiempo

Los eventos de especiación pueden ser agrupados con base al tiempo transcurrido entre ellos. La inspección visual de las curvas de frecuencia (absoluta y acumulada) de los intervalos de tiempo entre eventos de especiación permite encontrar los puntos donde el cambio es mayor. De tal forma, los intervalos pudieron ser agrupados en tres categorías: aquellos menores o iguales a 0.3 Ma (0, 0.1, 0.2 y 0.3 Ma), aquellos comprendidos entre los 0.4 y los 0.9 Ma (0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8 y 0.9 Ma) y aquellos iguales o mayores a 1 Ma (1, 1.5, 1.9 y 6.2 Ma).



Figuras 12a y 12b. Frecuencia y frecuencia acumulada de los intervalos de tiempo entre eventos de especiación en la familia Goodeidae.

CUENCA	NODOS en la FILOGENIA							
	1	2	3	4	5	6	7	
	0	1	2	3	4	5	6	7
raiz	0	0	0	0	0	0	0	0
AMECA	0	1	0	0	0	1	0	0
ARMERIA	0	0	1	0	1	0	0	0
BALSAS	0	0	1	0	1	0	0	0
CIHUATLAN	0	0	1	0	1	0	0	0
COAHUAYANA	1	0	1	0	0	0	0	0
COALCOMAN	0	0	0	1	0	0	0	0
CUITZMALA	0	0	0	1	0	0	0	0
CUITZEO	0	0	0	0	1	0	0	0
HUICICILA	0	0	0	0	0	1	0	0
LERMA	0	0	0	0	0	0	1	0
MEXICO	0	0	0	0	0	0	0	1
NEVADA	0	0	0	0	0	0	0	0
PANUCO	0	0	0	0	0	0	0	0
PATZCUARO	0	0	0	0	0	0	0	0
PURIFICACION	0	0	0	0	0	0	0	0
EL SALADO	0	0	0	0	0	0	0	0
SANTIAGO	0	0	0	0	0	0	0	0
SAYULA	0	0	0	0	0	0	0	0
SPMEZQUITAL	0	0	0	0	0	0	0	0
YURIRIA	0	0	0	0	0	0	0	0
ZIRAHUEN	0	0	0	0	0	0	0	0

Figura 17. Matriz de presencia/ausencia a partir de la cual se generó el cladograma de áreas 1.