

03096



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México



BIOGEOGRAFÍA HISTORICA DE LA SUBFAMILIA GOODEINAE
(Cyprinodontiformes:Goodeidae) EN LA MESA CENTRAL DE
MEXICO

T E S I S

Que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias

(Limnología)

presenta

OMAR DOMÍNGUEZ DOMÍNGUEZ

Director de Tesis: Dr. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN

Comité Tutorial: Dra. MARGARITA CABALLERO MIRANDA

Dra. ISABEL ISRADE ALCÁNTARA

Dr. EDMUNDO DÍAZ PARDO

Dr. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ

México, Ciudad de México, Junio de 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Agradezco el apoyo parcial del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) Proyecto Numero IN205501, al CONACYT por el apoyo a través de la beca para estudios de Maestría No. 161165. Al apoyo económico parcial del Fish and Invertebrate Taxon Advisory Group (FAITAG) y al Hobbyist Aqualab Conservation Project (HALCP) apoyado por organizaciones de acuaristas de Inglaterra, Alemania, Holanda, Francia y Estados Unidos.

Un agradecimiento a todas aquellas personas que de una u otra forma colaboraron en las tareas de campo, a Hugo Mejia, Rogelio Rosas, Juan Miguel Artigaz, Kees de Jong, Arthur Frysby, Jan de More, Ludo Corduvier, John Lyons, Norman Mercado, Jim Langhamer, Cuitlahuac Mota, Esteban Luna y Dominic Islas.

A los integrantes de laboratorio de Biología Acuática por su apoyo, Martina, Medina, Tothli Zubieta y Virginia Segura.

Agradezco de manera muy especial al acuarista ingles Ivan Dibble por su apoyo, dedicación y entrega al proyecto de Conservación de Goodeidos Mexicanos, así como a los colaboradores del área de acuicultura, del Laboratorio de Biología Acuática de la Facultad de Biología de la UMSNH; Rodolfo Pérez, Luis Humberto Escalera, Asdrúbal Molina, Karen Arias, Marisol Simón y Odin Santoyo, ya que han sido excelentes compañeros y amigos y además son los que han llevado el proyecto de Conservación de Organismos Acuáticos estos meses de ausencia, y sin su ayuda esta tesis difícilmente hubiera sido posible. A mis compañeros y amigos Samuel Argeñal y Xavier Madrigal, por su incondicional apoyo y excelentes sugerencias.

A los Doctores Gerardo Pérez e Ignacio Doadrio por su confianza, apoyo y dedicación. A los Doctores Edmundo Díaz, Luis Zambrano, Isabel Israde, Margarita Caballero, Carlos Martinez, S. Nandini, S. S. S. Sarma y Enrique Martinez, por su ayuda y porque han influido fuertemente en mi formación académica y profesional.

Con la certeza de que olvidare mencionar importantes nombres, agradezco a todas aquellas personas que de una u otra forma han ayudado en la realización de la presente tesis, así como a todas aquellas personas que han influido en mi en mi formación académica, profesional y personal.

Ya que la realización y triunfos de un ser humano no solo están relacionados con su trabajo y estudio, por eso agradezco a mi inmejorable familia que de una u otra forma siempre están pendientes de mi trabajo; Adriana, Lety, Horacio, Oscar, Licha, Flor y Chachis, a mis primos; Flavio, Horacio, Alejandro, Javier, Adrian, Paulette, Stephani, Asdrubal, Israel, Oscar, Mariana y Mauricio.

A mi abuelo Horacio, que siempre ha sido una fuente de admiración y respeto y que ha estado conmigo en las buenas y en las malas.

En memoria de mis abuelas Gloria Maria Guichard de Domínguez y Ruth Virginia Molina Vaca, que en paz descansen.

Dedicatoria

A mis padres Sylvia J. Domínguez Guichard y Juan Antonio Domínguez Molina y a mis hermanos Tanya e Ivan, porque ni con todas las líneas escritas en la presente tesis podrían expresar el profundo agradecimiento y amor que les tengo, por eso, simplemente, a ellos.

Al nuevo retoño, que a sus cinco meses de gestación ya es una fuente de amor e inspiración.

Donde el mundo cesa de ser el escenario de nuestros deseos, ambiciones y esperanzas personales, donde vemos al mundo como seres libres, admirando, preguntando y observando, ahí entramos al reino del arte y la ciencia.

Albert Einstein

INDICE

1.- Introducción.....	1
2.- Antecedentes.....	7
3.- Objetivos.....	24
4.- Área de estudio.....	25
5.- Materiales y Métodos.....	32
5.1.- Trabajo de Campo.....	32
5.2.- Trabajo de Laboratorio.....	33
5.2.1.- Regionalización de la zona de estudio.....	33
5.2.2.- Base de datos.....	33
5.3.- Análisis biogeográfico.....	34
5.3.1.- Descripción general.....	34
5.3.2.- Análisis de Parsimonia de Brooks.....	35
6.- Resultados.....	36
6.1.- Regionalización de la zona de estudio.....	36
6.2.- Los Goodeinae en cuerpos de agua de la Mesa Central.....	44
6.3.- Análisis biogeográfico.....	51
6.3.1.- Cladogramas generales de áreas.....	52
6.3.2.- Análisis de BPA-Primario.....	58
6.3.3.- Análisis de BPA secundario.....	62
7.- Discusión.....	64
Evidencia biogeográfica de la familia Goodeidae.....	64
Relaciones entre las áreas.....	65
Patrones biogeográficos en la subfamilia Goodeinae.....	73
8.- Conclusiones.....	100
9.- Bibliografía.....	102
10.- Apéndices.....	114

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.- Árbol de distancias optimizadas de Wagner construido con las distancias genéticas modificadas de Rogers. (Tomado de Grudzien *et al.*, 1992).....10
- Figura 2.- Árbol filogenético obtenido de los datos morfológicos y moleculares (2733 pasos, IC: 0.387, IRC: 0.210, IR: 0.55) cuando las transversiones fueron pesadas 2.7 veces con relación a las transiciones, Tomado de Webb, 1998).....12
- Figura 3.- Árbol filogenético obtenido de los datos de las 627 pb del gen COI con las transversiones pesadas 2.8 veces sobre las transiciones, la barra representa 10 cambios (Tomado de Webb *et al.*, 2004).....13
- Figura 4.- . Árbol filogenético obtenido de los datos combinados de los dos genes, pesando 2.8 veces las transversiones/transiciones en el gen COI, y los indels de la región control 5 veces. La escala representa diez cambios dentro de la filogenia, los números sobre los nodos representan los valores de bootstrap y los números por debajo de las ramas el índice de decadencia. (Tomado de Webb *et al.*, 2004).....15
- Figura 5.- Relaciones filogenéticas entre los taxones utilizando el método Bayesiano. (Tomado de Doadrio & Domínguez, 2004).....18
- Figura 6.- Relaciones filogenéticas de Goodeidae basadas en datos del citocromo *b*. El árbol que se presenta es el recobrado del método de mínima evolución (ME). El árbol de máxima parsimonia (MP(5409 pasos, IC:.43, IR:.78)) y el de Máxima verosimilitud (ML) presentan topologías similares y recuperan de manera idéntica los diferentes linajes. Los números arriba de las ramas representan los valor de soporte obtenidos para el análisis de ME (bootstrap) y ML (quarter puzzling). Los números debajo de los brazos representa los valores de soporte para MP (bootstrap). Cuando un brazo en particular tiene un valor de soporte menor a 50% con un método determinado, se ha colocado un guión remplazando el valor correspondiente (Tomado de Doadrio & Domínguez, 2004).....19

- Figura 7.- Mapa que muestra en amarillo el área de estudio abarcada por el presente trabajo.....	25
- Figura 8.- Regionalización propuesta para el presente trabajo, cada región biogeográfica independiente es indicada con un color diferente y una letra.....	39
- Figura 9.- Localidades analizadas en la zona de estudio.....	45
- Figura 10.- Zonas colectadas en la presente investigación para la subfamilia Goodeinae, los números representan la zona de colecta las cuales pueden tener mas de una localidad, dichos números se corresponden con lo presentado en el apéndice 1.....	49
- Figura 11.- Cladograma taxonómico de los Goodeidae con la distribución geográfica sustituyendo a los taxones terminales, modificado de Doadrio & Domínguez (2004).....	53
- Figura 12.- Cladograma de área de la tribu Ilyodontini modificado de Doadrio & Domínguez (2004).....	54
- Figura 13.- Cladograma de área para la tribu Girardinichthyini modificado de Doadrio & Domínguez (2004).....	55
- Figura 14.- Cladograma de área para la tribu Goodiini modificado de Doadrio & Domínguez (2004).....	56
- Figura 15.- Cladograma de área de la tribu Chapalichthyini modificado de Doadrio & Domínguez (2004).....	57
- Figura 16.- Consenso estricto de 9 árboles obtenido del análisis de BPA primario.....	59
- Figura 17.- Optimización de los taxones y sus ancestros en el cladograma de área, con base en DELTRAN. Los caracteres homoplasicos (especies o ancestros hipotéticos) están presentados por lo numeros, lo caracteres no homoplasicos están representados con números en negritas.....	60
- Figura 18.- Cladograma más parsimonioso obtenido de la matriz de BPA secundario (Apéndice 5), con 118 pasos, índice de consistencia de 0.638 e índice de retención de 0.838. Se representan los clados y subclados encontrados de	

acuerdo a la congruencia existente entre los taxones distribuidos en cada región biogeográfica y el anidamiento de las áreas en el cladograma.....	63
- Figura 19.- Eventos geológicos y cladogenéticos y su fechamiento, los cuales pudieron favorecer el primer evento vicariante entre los Goodeinae (polígono y números en rojo). Se presenta la ubicación de las cascadas basálticas de “El Salto” pudiendo ser el evento geológico que favoreció la vicarianza de las especie <i>Characodon lateralis</i> y <i>Characodon audax</i>	75
- Figura 20.- Eventos geológicos y cladogenéticos, su fechamiento y la zona donde ocurrieron (polígono y números rojos), que pudieron haber provocar el evento vicariante entre el ancestro de las especies de la tribu Ilyodontini y el ancestro del resto de las especies dentro de la subfamilia Goodeinae.....	76
- Figura 21.- Optimización de los caracteres (especies y ancestros) para las tribus Characodontini e Ilyodontini en el cladograma obtenido en el análisis del BPA-secundario.....	78
- Figura 22.- Eventos cladogenéticos y geológicos y su fechamiento (polígonos, líneas y números en rojo), que pudieron haber influido en la diversificación de los principales linajes dentro de los Ilyodontini.....	79
- Figura 23.- Eventos cladogenéticos y geológicos y su fechamiento (líneas y números en rojo) que pudieron haber influido en la diversificación de las especies de la tribu Ilyodontini. Las flechas verdes indican eventos de dispersión.....	80
- Figura 24.- Zona de paleolagos distribuidos en el Centro Occidente de México con edades de 6.5 a 3.5 millones de años.....	82
- Figura 25.- Optimización de los caracteres (especies) para la tribu Chapalichthyini en el cladograma del BPA-secundario.....	83
- Figura 26.- Eventos cladogenéticos y geológicos que explican la relación existente entre la región AME y las regiones del Altiplano Mexicano.....	85
- Figura 27.- Evento cladogenético y geológico que separo las áreas COT y el resto de las áreas del Altiplano Mexicano.....	86

- Figura 28.- Eventos de dispersión pos-especiación menores a 1 m.a. relacionados con capturas de ríos y que explican algunos de los patrones reticulados encontrados entre las regiones biogeográficas discretas aquí estudiadas.....	87
- Figura 29.- Optimización de los caracteres (especies) para la tribu Goodiini en el cladograma del BPA-secundario.....	90
- Figura 30.- Posibles rutas de dispersión que siguió la especie <i>G. atripinnis</i> en la cuerpos de agua de la Mesa Central.....	92
- Figura 31.- Eventos cladogenéticos y geológicos que influyeron a la diversificación de las ramas principales de las especies de la tribu Girardinichthyini.....	93
- Figura 32.- Eventos cladogenéticos y geológicos que influyeron en la vicarianza de las especies <i>A. regalis</i> , <i>A. maculata</i> y el ancestro del resto de las especies del Género <i>Allotoca</i>	94
- Figura 33.- Optimización de los caracteres (especies) para la tribu Girardinichthyini (Grupo <i>Allotoca</i>) en el cladograma del BPA-secundario.....	95
- Figura 34.- Evento cladogenético y geológico postulado para las especies <i>G. multirradiatus</i> y <i>G. viviparus</i> , formación de la Sierra de las Cruces fechada en el Plioceno.....	97
- Figura 35.- Optimización de los caracteres (especies) para la tribu Girardinichthyini (Grupo <i>Girardinichthys</i>) en el cladograma del BPA-secundario.....	98

LISTA DE TABLAS

- Tabla 1.- Lista de las especies descritas hasta el momento, así como las reconocidas por diferentes autores. En la ultima columna aparecen las especies tomadas en cuenta en el presente trabajo.....46
- Tabla 2. Presencia de las especies reconocidas en el presente estudio en las 18 regiones biogeográficas independientes, las especies colectadas se indican con 1, mientras que las especies con registros históricos que no fueron colectadas, pero que fueron corroborados con material de colecciones científicas se muestran con una X. Se presenta el registro histórico y actual, tanto de el número de especies por región biogeográfica como del número de regiones que ocupa u ocupó cada especie, esto se obtuvo de una exhaustiva revisión bibliográfica, de la información en colecciones científicas, así como de las salidas de colecta realizadas.....50

LISTA DE APÉNDICES

- Apéndice 1.- Localidades visitadas y especies colectadas en el presente trabajo, tambien se incluyen los registros de colecciones científicas que pudieron ser corroborados por el autor o por algun otro experto en el grupo.....114
- Apéndice 2.- Arbol que muestra la numeración de los taxones terminales en numeros negros (especies) y los internodos en azul (ancestros hipotéticos), en la filogenia para la familia (análisis Ballesiano) de Doadrio & Domínguez (2004), el cual formo la base para la construcción de la matriz usada en los análisis de BPA.....127
- Apéndice 3.- Matriz de datos de presencia ausencia utilizada en el análisis de BPA primario.....128
- Apéndice 4. Nueve arboles más parsimoniosos de 129 pasos obtenidos analizando la matriz del BPA primario, presentando un índice de consistencia de 0.574 y un índice de retencion de 0.726.....131
- Apéndice 5. Matriz utilizada para el análisis del BPA secundario.....134
- Apéndice 6.- Cladograma del reloj molecular de la familia Goodeidae, se incluyen las regiones biogeográficas (negritas) donde las especies estudiadas (cursivas) se distribuyen, tomado y modificado de Doadrio & Domínguez (2004).....138
- Apéndice 7. Evidencia que se comparten entre los eventos geológicos y los eventos cladogenéticos mencionados en el texto, así como la datación de los mismos (en rojo), las cuencas o regiones biogeográficas que participan y la referencia de la cual se obtuvo la información geológica. Los fechamientos para los eventos cladogenéticos son tomados del apéndice 6.....139
- Apéndice 8: Arreglo taxonómico para la familia Goodeidae seguido en el presente trabajo.....142

1.- INTRODUCCIÓN

México está considerado como uno de los 12 países megadiversos del planeta, los cuales albergan en conjunto el 70% de la diversidad biológica existente. Dicha diversidad está dada tanto por especies como por ecosistemas y genes (CONABIO, 1998). Englobados en esta megadiversidad se encuentran los cuerpos de agua epicontinentales, registrándose para México alrededor de 14 mil de ellos. Destacan por su importancia los cuerpos de agua artificiales, repartidos a todo lo largo y ancho del Territorio Nacional, mientras que la región lacustre más importante de México se encuentra enclavada en la zona centro occidente, principalmente en los estados de Michoacán y Jalisco (CONABIO, 1998). Esta abundancia de cuerpos de agua, aunada a la posición de México en el contexto latitudinal, lo que ha propiciado el intercambio de fauna de dos regiones biogeográficas (Neártica y Neotropical), así como a la compleja historia geológica, climática y biológica, da como resultado una gran diversidad de hábitats y ecosistemas acuáticos, así como gran riqueza de especies, con un alto índice de endemismos (Domínguez-Domínguez *et al.* 2004).

La Mesa Central de México, (*sensu* Barbour, 1973; Echelle & Echelle, 1984; Lyons, 1998) cuenta con una extraordinaria riqueza biológica en cuanto a número de especies por superficie territorial en Norte América. En particular contiene una diversidad única de peces de agua dulce, con aproximadamente 100 especies nativas, de las cuales 70% son endémicas (Guzmán-Arroyo 1994), mientras que, tan solo para la cuenca del Lerma-Santiago, se alcanza un nivel de endemismo del 66% (Miller & Smith 1986b, Lyons *et al.* 1998), encontrando especies representativas de la fauna neártica (Ictaluridae y Cyprinidae), neotropical (Poeciliidae y Cichlidae) y endémicas (Atherinopsidae y Goodeinae).

La historia evolutiva y biogeográfica de la ictiofauna de esta región ha sido materia de una amplia discusión en los últimos años, como lo muestran los trabajos de Parenti (1981), Echelle & Echelle (1984), Díaz Pardo, *et al.* (1993), Webb (1998), Moncayo-Estrada, *et al.* (2001), Webb *et al.* (2004) y Doadrio & Domínguez, (2004). Estos estudios reforzaron muchas de las ideas originales propuestas en los trabajos pioneros de De Buen (1943), Álvarez (1972) y Barbour (1973). La historia geológica de la Mesa Central ha estado, y sigue estando ligada

a una serie de cambios importantes desde el Mioceno Temprano y se ha acentuado con el aumento en el vulcanismo desde el Plioceno, mismo que continúa hasta nuestros días (West, 1964; Ferrari, *et al.* 2000). Esta intensa actividad geológica ha generado un sistema hidrológico cuya interpretación histórica es compleja, además de ser un factor importante en la conformación y diversificación de la ictiofauna de la zona centro de México, lo cual plantea un problema en el entendimiento de la evolución y desarrollo de los componentes geológicos y biológicos de la Mesa Central. Para llevar a cabo una reconstrucción más confiable de la manera en que dicha región ha evolucionado, es necesario contar con metodologías y grupos de especies que mejor representen y caractericen la historia geológica y biogeográfica de la Mesa Central y su biota. Para ello es fundamental tomar en cuenta tres aspectos básicos, 1) la historia evolutiva de la biota que ahí habita 2) la relación existente entre las áreas y 3) la historia geológica del área.

Dentro de los grupos de peces más representativos de esta región encontramos a la familia Goodeidae, la cual está conformada por aproximadamente 20 géneros y 42 especies, divididas en dos subfamilias, Goodeinae y Empetrichthyinae (Parenti 1981, Webb *et al.* 2004 y Doadrio & Domínguez, 2004). Los Goodeinae, objeto de estudio del presente trabajo, presentan fertilización interna, viviparidad y matotrófia, mientras que los Empetrichthyinae presentan fertilización externa, oviparidad y lecitotrófia. Esta familia de peces dulceacuícolas se distribuyen desde el suroeste de los Estados Unidos (Empetrichthyinae) hasta la Mesa Central de México (Goodeinae), extendiéndose hacia el sur a la cuenca del Río Balsas por el Pacífico y hasta la del Río Pánuco por el Atlántico. La subfamilia Goodeinae es endémica de los cuerpos de agua mexicanos, y es la Mesa Central Mexicana donde se registra el mayor número de especies.

En este sentido, el carácter endémico de los Goodeinae y su origen miocénico (Guzmán *et al.* 1998) lo constituyen como un grupo modelo para describir los patrones biogeográficos ocurridos en la Mesa Central durante los últimos 11.5 millones de años (origen de los Goodeinae, de acuerdo con Doadrio & Domínguez, 2004), considerando además los siguientes aspectos: 1) su limitada

capacidad de dispersión, 2) su amplia distribución a través de la Mesa Central, 3) su alta diversidad y 4) la existencia de diferentes hipótesis filogenéticas para los Goodeinae. Las hipótesis de relaciones filogenéticas de diferentes taxones, la historia geológica y el uso de metodologías específicas en biogeografía histórica, pueden reflejar asociaciones entre diferentes áreas, contribuyendo a reconstruir la historia paleohidrológica y biogeográfica de esta importante región de la República Mexicana, misma que ha sido considerada como una zona de transición entre las regiones Neártica y Neotropical (ver Pérez Ponce de León, 2003).

La biogeografía histórica es la disciplina que trata de inferir relaciones históricas entre las áreas o biotas en donde las especies se distribuyen (Humphries & Parenti, 1999). Usando estas relaciones, la biogeografía histórica intenta explicar cómo los diferentes taxones se han establecido a través de dichas áreas (McLennan & Brooks, 2002).

Diversos métodos en biogeografía histórica, así como sus ventajas y desventajas, pueden ser consultados en la literatura (Nelson & Rosen, 1981, Morrone & Carpenter, 1994, Zink *et al.* 2000, Van Veller *et al.* 2001, Green *et al.* 2001 y Espinosa *et al.* 2002). Existen dos grandes corrientes dentro de la biogeografía histórica; ambas están de acuerdo en que el aislamiento geográfico es la llave en los procesos de especiación; sin embargo, difieren en el modo en que se da dicho aislamiento. La escuela dispersalista menciona que los movimientos activos de los organismos son los que llevan al aislamiento geográfico, mientras que la escuela vicariante menciona a los movimientos de la tierra (vulcanismo y tectonismo) como la base del aislamiento geográfico (Brooks & McLennan, 2001). Esta última ha desarrollado dos escuelas; la biogeografía cladista (Humphries & Parenti, 1999), la cual está basada en la idea de que la biogeografía histórica determina patrones generales en las relaciones entre áreas, y que cada una de éstas representa una historia particular con respecto a las especies que en ellas habitan; en esencia, producir una filogenia de áreas. Mientras que la segunda corriente, llamada biogeografía filogenética (Van Veller & Brooks, 2001), ve a la biogeografía histórica como un medio para determinar el contexto espacial y temporal de las radiaciones evolutivas, los modos de especiación y las secuencias en la conformación biótica.

Los métodos usados en la biogeografía vicariante están divididos en dos categorías: *a priori* y *a posteriori*. Los primeros aprueban modificaciones en los datos utilizados, justificándolo mediante un conocimiento previo de ciertos supuestos, vicarianza (S0), extinción (S1) y dispersión (S2), dicha modificación se hace con la finalidad de mediar con taxones ampliamente distribuidos y simpátricos, para tener un máximo ajuste de uno o más taxones en un cladograma general de áreas. Los métodos *a posteriori* no contemplan ningún tipo de modificación previa a los datos; estos métodos originalmente tratan a los taxones ampliamente distribuidos y simpátricos bajo el supuesto de la vicarianza (S0), y siempre que los análisis de parsimonia de estos grupos monofiléticos resulten en un cladograma de áreas con homoplasias, la hipótesis nula es rechazada y procesos de extinción (S1) y dispersión (S2) son usados *a posteriori* como una explicación *ad hoc*, (Van Veller *et al.*, 2001).

Entre los métodos más utilizados en los últimos años se halla el Análisis de Parsimonia de Endemismos o PAE (por sus siglas en ingles), el cual, mediante el uso de algoritmos de parsimonia cladista, permite clasificar áreas o localidades de acuerdo con taxones compartidos y, analogando las áreas o localidades a taxones y la presencia/ausencia de estos como caracteres, se construye un cladograma de áreas (Morrone & Crisci, 1995). El cladograma resultante representa un conjunto de áreas anidadas que comparten taxones en común, y donde las dicotomías terminales representan los cambios bióticos más recientes: las especies endémicas de estas áreas. La crítica mas fuerte a dicho método es presentada por Brooks & Van Veller (2003); estos autores mencionan que hay tres escenarios generales por los cuales el PAE arroja resultados biogeográficos poco informativos, 1) No se usan las relaciones filogenéticas de los taxones, y por ende no resuelve las relaciones entre las áreas en caso de correspondencia entre la historia de las áreas y la diversificación filogenética, por lo que una vicarianza "perfecta" resulta en una politomía irresuelta, 2) Puede agrupar áreas por la ausencia compartida de especies y 3) Puede agrupar áreas con base en episodios de una migración post-especiación. Aunado a ello, estos autores consideran al PAE como un método *a priori* debido a que predetermina un supuesto acerca de la naturaleza de la especiación o la extinción.

Estos autores proponen el uso de métodos *a posteriori* para poder recrear de manera más confiable la historia biogeográfica de una zona, siendo el Análisis de Parsimonia de Brooks o BPA (por sus siglas en inglés), presentado por Brooks (1981), el método que consideran más adecuado. Esta es una metodología de aplicación directa en biogeografía filogenética (Wiley, 1986), es decir utiliza la filogenia del taxón en cuestión como base de la hipótesis biogeográfica. Este método asume sólo patrones generales, en los cuales los miembros de uno o más clados tienen una historia de especiación común con respecto a las áreas que ocupan. Este patrón general puede ser producido por diferentes modos de especiación, pero solo la especiación por vicarianza es la que se espera produzca patrones generales (Wiley, 1986), por lo que es considerada como la hipótesis nula que debe ser falsificada con el análisis de los datos (McLennan & Brooks, 2002). En la práctica, patrones comunes serán el resultado de especiación vicariante, a menos que “circunstancias especiales” sean encontradas (extinciones, especies redundantes y ampliamente distribuidas). Por ello, se propone que el BPA sea utilizado para indagar si los datos utilizados soportan patrones generales entre las áreas y si se encuentran o no “circunstancias especiales” en ese patrón. Si se encuentran dichas circunstancias (homoplasias en el cladograma) se rechaza la hipótesis de la vicarianza (Brooks *et al.* 2001).

Este primer método no permite representar dichas “circunstancias especiales”, por ello se han propuesto modificaciones al BPA que hagan posible representar claramente todas las excepciones encontradas en los patrones generales; a este método se le denomina BPA secundario (Brooks, 1990, Brooks *et al.* 2001). De esta forma, el BPA primario encuentra el cladograma de área más parsimonioso considerando las relaciones filogenéticas de un grupo monofilético cuyos miembros ocurren en ciertas áreas, determinando si se presentan homoplasias en el cladograma, falsificando con ello la hipótesis de especiación vicariante que no puedan ser explicadas como una extinción secundaria. El BPA secundario integra dichas homoplasias y las incluye al patrón general.

Ya que se cuenta con una filogenia molecular robusta para los Goodeinae (con un amplio muestro de taxones y el empleo de una diversidad de métodos) (Doadrio & Domínguez, 2004), y basados en el principio de que la filogenia de un

taxa hipotetiza relaciones entre las especies y poblaciones distribuidas en diferentes áreas, dicha filogenia será utilizada como una herramienta en biogeografía histórica *perce*, mediante la construcción de cladogramas de área que nos representen los patrones generales, asimismo dicha filogenia será utilizada para los análisis de BPA. Por último, los resultados se discutirán a la luz de los datos del análisis del reloj molecular presentado por Doadrio & Domínguez (2004) y de la información disponible en relación a la historia geológica y climática de la Mesa Central.

Por ello, el presente trabajo pretende describir el patrón biogeográfico de los Goodeinae al responder a las siguientes preguntas: 1) ¿cuales han sido los principales eventos geológicos que han influido en la diversificación del grupo? 2) ¿Existe una relación entre la historia del grupo y la historia geológica del área en que habitan? y 3) ¿hasta que punto los datos filogenéticos y el reloj molecular pueden ser usados en la reconstrucción de la historia hidrológica y biogeográfica de la Mesa Central de México?.

2.- ANTECEDENTES

Existen diversos trabajos en relación a la familia Goodeidae; los primeros acercamientos al estudio de estas especies se dieron en la década de los 40 aunque previamente ya se habían descrito algunas de las especies durante el siglo XIX por Bustamante (1837) y Bean (1887). A partir de estos trabajos se han realizado un gran número de investigaciones en temas referentes a la taxonomía, biología y conservación de la familia. Entre los trabajos más importantes se encuentran los de Hubbs & Turner (1939), De Buen (1941), Mendoza (1956), Álvarez (1959), Mendoza (1962), Miller & Fitzsimons (1971), Fitzsimons (1972), Turner *et al.* (1980), Miller & Uyeno (1980), Miller *et al.* (1983), Turner (1984 a, b), Turner (1985), Meyer *et al.* (1985), Grudzien *et al.* (1992), Wischnath (1993), Díaz-Pardo *et al.* (1993) Barragán & Magañon (1994), Guzmán (1994), Dawes (1995), Moncayo (1996), Medina (1997), Lambert (1998), Lyons *et al.* (1998), Domínguez (1999), Domínguez *et al.* (2002). Los trabajos relacionados con esta familia continúan en la actualidad; ejemplos de ello, son las descripciones de nuevos taxa, *Allotoca zacapuensis*, por Meyer *et al.* (2002) y de *Girardinichthys imeldae* por Radda & Meyer (2003).

Existen pocos trabajos en el rubro de sistemática y taxonomía¹, los primeros consideraban a los Goodeidae como un grupo dentro de la familia Cyprinodontidae (Garman, 1895), como Cyprinodontinae (Regan 1906-1908) y dentro de Poecillidae (Jordan & Evermann, 1896-1900 y Meek, 1902, 1904). Hubbs (1924) fue el primero en considerar a los Goodeidae como un grupo natural. Sin embargo, no fue hasta 1939 cuando Hubbs & Turner realizan un estudio mas completo de la sistemática de la familia basado en la anatomía de la trofotenia y el ovario. En este estudio, la familia es dividida en cuatro subfamilias: Ataeniobiinae, Goodeinae, Characodontinae y Girardinichthyinae.

Por otro lado, Smith (1980) agrupa a las especies de Goodeidae en dos linajes distintos basado en la anatomía de los huesos y la boca, creando dos grupos; 1) Goodea con maxilar protráctil, incluyendo a los géneros *Xenophorus*, *Goodea*, *Ilyodon*, *Skiffia* y *Ataeniobius* y 2) Characodon con premaxilar no

¹ Para fines prácticos en el apéndice 8 se muestra la calcificación taxonómica de la familia Goodeidae seguida en el presente trabajo.

protráctil, incluyendo a los géneros *Characodon*, *Allotoca*, *Neophorus*, *Zoogoneticus*, *Xenotaenia*, *Allodontichthys*, *Girardinichthys*, *Hubbsina*, *Alloophorus*, *Chapalichthys*, *Ameca* y *Xenotoca*.

Parenti (1981) sugiere las afinidades filogenéticas de los géneros *Crenichthys* y *Empetrichthys* con los Goodeidae, dividiendo por primera vez a los Goodeidae en dos subfamilias hermanas, los Empetrichthynae y Goodeinae. Estas relaciones fueron corroboradas por estudios posteriores utilizando caracteres moleculares tanto nucleares como mitocondriales (Meyer & Lydeard, 1993 y Grand & Riddle, 1995).

Uyeno *et al.*, (1983) realizaron un estudio cariológico de los Goodeinae, proponiendo las siguientes relaciones filogenéticas; 1) *Ataeniobius* está relacionado con *Goodea*, 2) *Chapalichthys*, *Xenotoca*, *Ameca* y *Alloophorus* están estrechamente relacionados, 3) *Allotoca* es hermano de *Neophorus* y 4) *Skiffia*, *Hubbsina* y *Girardinichthys* forman un grupo taxonómico.

Debido a la importancia que tienen las hipótesis filogenéticas y el conocimiento de los antecedentes biogeográficos para la reconstrucción de una hipótesis más robusta en biogeografía histórica, a continuación se hará una breve descripción de los trabajos más relevantes relacionados con la filogenia y biogeografía de los Goodeinae.

En los últimos diez años se han generado cuatro hipótesis de relaciones filogenéticas basadas en distintas fuentes de caracteres:

1) Grudzien *et al.* (1992), realizaron un análisis filogenético de los Goodeinae utilizando aloenzimas. En un análisis de UPGMA usando las distancias genéticas de Nei, el autor recuperó un cladograma en el cual *Crenichthys baileyi* queda incluido en el cladograma pero no como grupo hermano de los Goodeinae (cladograma no mostrado). Al analizar los datos usando las distancias de Wagner y la distancia genética de Roger (Fig. 1.), *C. baileyi* se situó como un grupo hermano de Goodeinae, siendo este último un grupo monofilético.

En el árbol aparece un clado bien apoyado que agrupa las especies de *Allodontichthys*, *Ilyodon* y *Xenotaenia*. Ubican al género *Xenotoca* como polifilético, pues *X. variata* está agrupado como especie hermana de *Chapalichthys* y *Ameca*, en un clado independiente de las otras especies

congenéricas (*X. eiseni* y *X. melanosoma*), lo cual concuerda con lo sugerido por White & Turner (1983) y Grudzien *et al.* (1992); recomiendan que al género *Skiffia* se integren *Neotoca bilineata* y *Ollentodon multipunctata*, y señalan que este grupo monofilético, junto con *Hubbsina turneri*, tienen como grupo hermano el género *Girardinichthys*. Los géneros *Allotoca* y *Neophorus* son agrupados con el género *Zoogoneticus*, este último se recomienda sea incluido en el grupo monofilético de *Allotoca*. Resaltan que el género *Characodon* queda ubicado en un clado donde la especie más basal es *Ataeniobius toweri*. Finalmente se comenta que los Goodeinae están conformados por dos grandes grupos bien definidos. Mencionan que la calibración del reloj molecular arroja una edad de 12 millones de años para el origen de los Goodeinae.

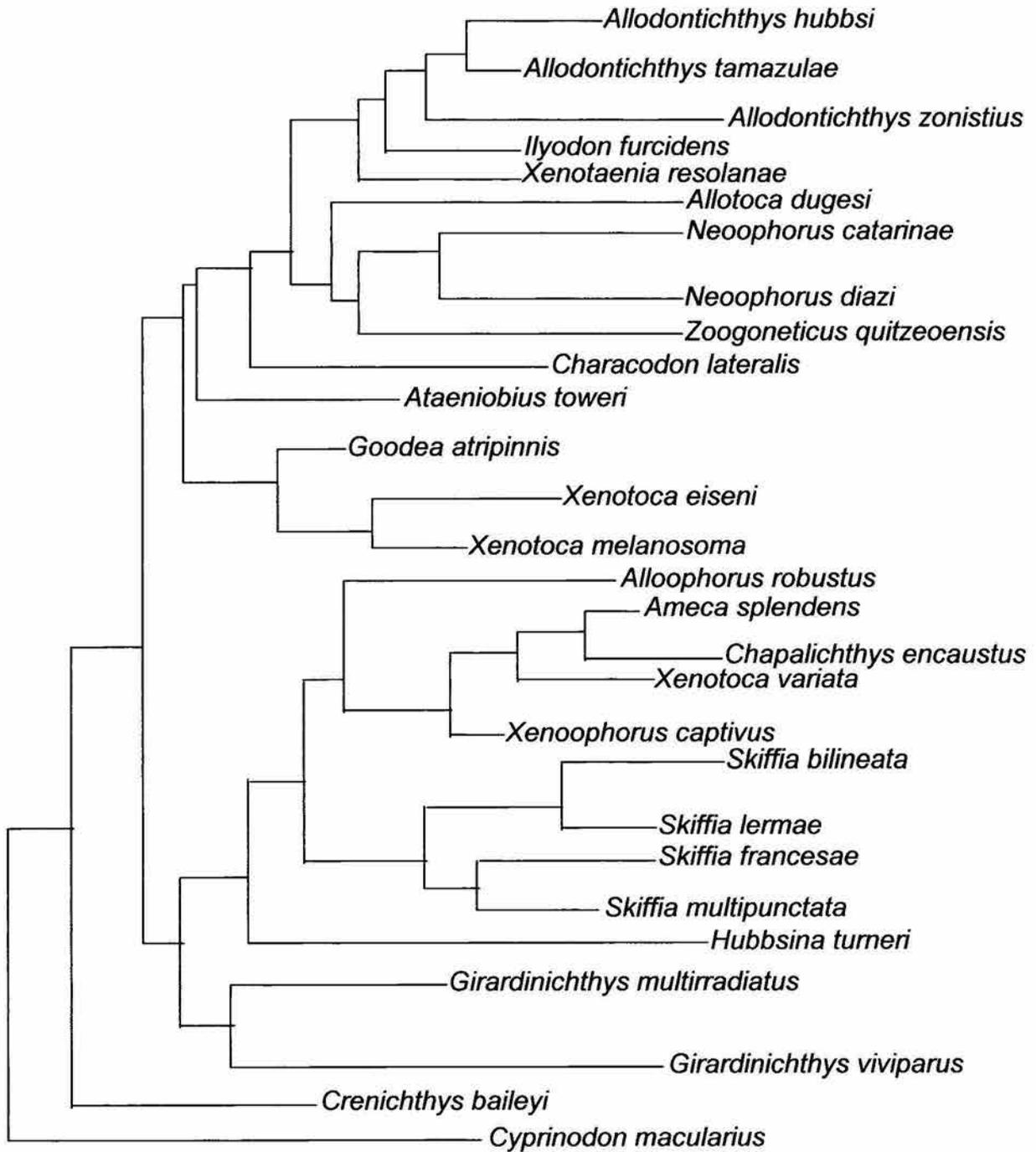


Fig. 1. Árbol de distancias optimizadas de Wagner construido con las distancias genéticas modificadas de Rogers'. (Tomado de Grudzien *et al.*, 1992)

2) Webb (1998), hizo un análisis filogenético de los Goodeidae utilizando un fragmento de 627 pares de bases (pb) del gen mitocondrial citocromo c oxidasa subunidad I y el gen ribosomal 16S, así como caracteres morfológicos y el análisis de aloenzimas realizado por Grudzien *et al.* (1992). Este trabajo muestra una escasa resolución en los cladogramas obtenidos de la filogenia molecular y la filogenia de los datos morfológicos por separado, por lo que la hipótesis filogenética está basada en un análisis combinado de datos morfológicos y moleculares (Fig. 2). El estudio de Webb (1988) confirma la monofilia de la familia, mencionando que los Empetrichthynae y Goodeinae son grupos hermanos.

Por otra parte, dentro de la subfamilia Goodeinae todos los géneros son recobrados como monofiléticos, con excepción de *Xenotoca*, donde el autor recomienda la creación de un nuevo genero para *X. eiseni* y *X. melanosoma*. Menciona siete grupos taxonómicos: 1.- Chapalichthyini, incluyendo los géneros *Ameca*, "*Xenotoca variata*", *Chapalichthys*, *Alloophorus*, *Xenoophorus* y "*Xenotoca eiseni*" y "*X. melanosoma*"; 2.- Girardinichthyini, que incluye los géneros *Allotoca*, *Girardinichthys* y *Hubbsina*; 3.- Goodiini², agrupando los géneros *Goodea* y *Ataeniobius*; 4.- Ilyodontini con los géneros *Allodontichthys*, *Ilyodon* y *Xenotaenia*; y el género 5.- *Characodon* ubicado como el clado hermano de todos los Goodeidos, 6.- El genero *Skiffia* es propuesto como un clado independiente, 7.- al igual que el género *Zoogoneticus*. Sin embargo, las relaciones entre los géneros y las especies varia de acuerdo con los diferentes análisis realizados. Así mismo recomendó la sinonimia de *Goodea luitpoldii* y *G. gracilis* con *Goodea atripinnis*, *Chapalichthys peraticus* con *C. encaustus*, e *Ilyodon xantusi* con *I. furcidens*.

Al optimizar algunos caracteres comúnmente utilizados en la taxonomía del grupo, Webb encontró altos niveles de homoplasia, como por ejemplo en la trofotenia y el suspensorio de la mandíbula. El análisis filogenético, de acuerdo con la interpretación de Webb, apoya la idea que Empetrichthynae es un componente derivado de los Goodeinae, sin embargo esta interpretación es cuestionable. Por otra parte, este autor, de acuerdo con la calibración del reloj molecular (0.9% de cambio por millón de años), sitúa la separación de las dos

² Consideramos que el nombre de la tribu Goodiini es un error de nomenclatura que fue utilizado por primera vez por Webb (1998) y más recientemente por Doadrio & Domínguez (2004), ya que el nombre correcto para esta tribu debería de ser Goodeini (Díaz-Pardo, obs. pers).

subfamilias de Goodeidos en 16.5 millones de años, mientras que la mayor diversificación de los mismos ocurrió en el Mioceno medio (14.5 Millones de años), época caracterizada por una relativamente baja actividad geológica en la zona.

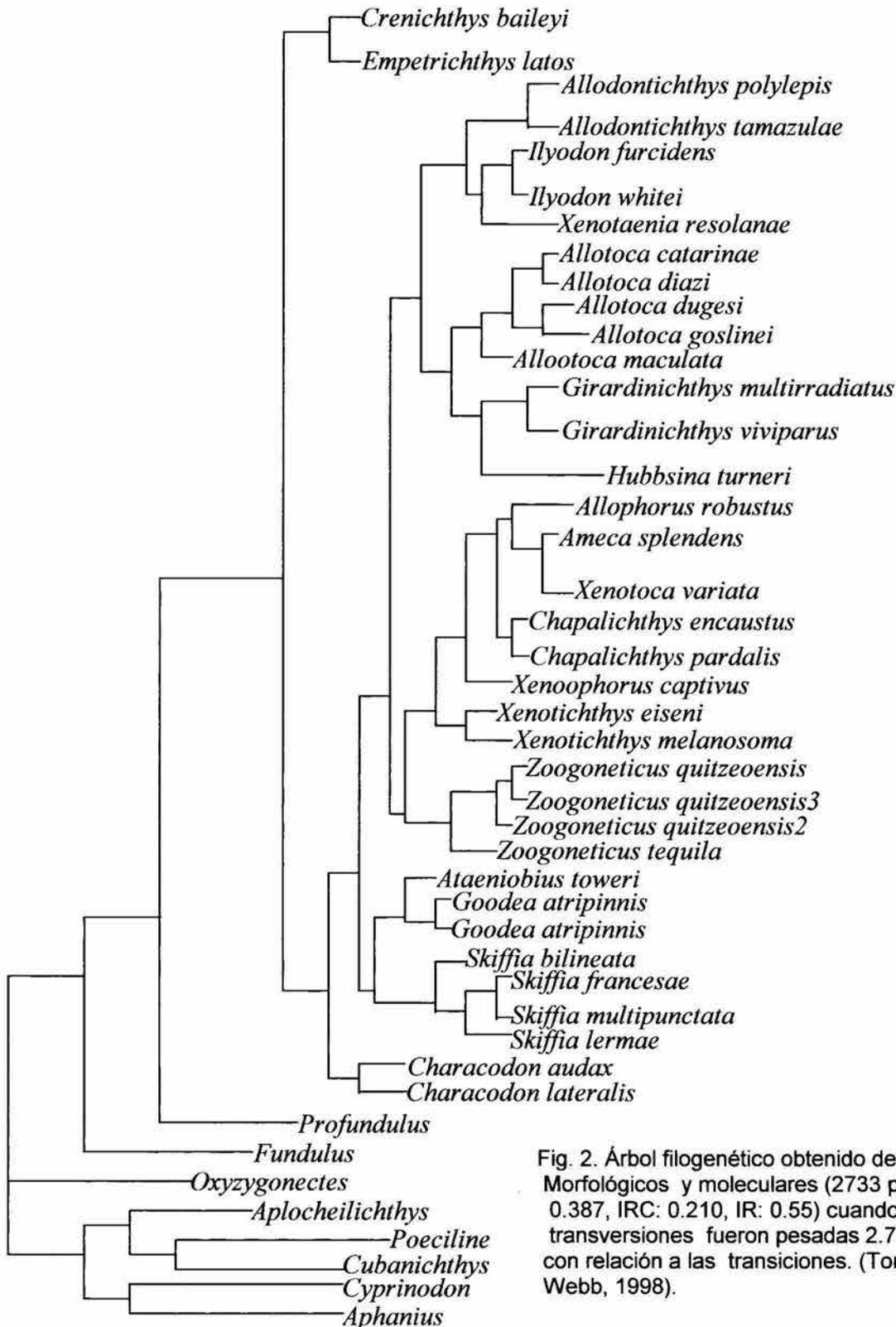


Fig. 2. Árbol filogenético obtenido de los datos Morfológicos y moleculares (2733 pasos, IC: 0.387, IRC: 0.210, IR: 0.55) cuando las transversiones fueron pesadas 2.7 veces con relación a las transiciones. (Tomado de Webb, 1998).

3) Webb *et al.* (2004) llevaron a cabo un análisis filogenético de 36 especies de godeidos. Reconstruyeron la filogenia de la familia basados en secuencias parciales del Citocromo c oxidasa subunidad I (COI (627 pb)) y la región control (430 pb). Los análisis combinados resultan en 62 árboles igualmente parsimoniosos, resultando en un árbol de consenso estricto con muy poca resolución.

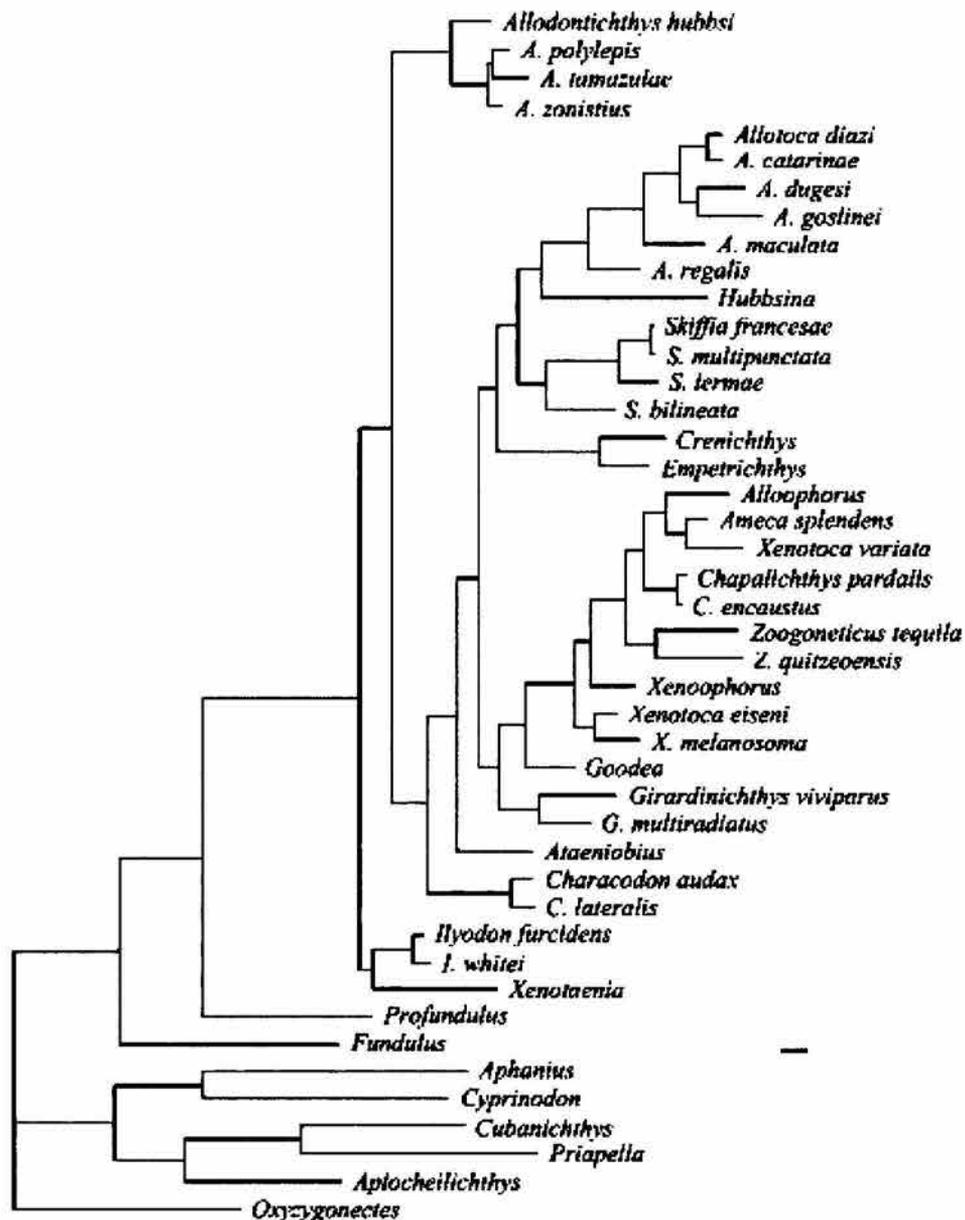


Fig. 3. Árbol filogenético obtenido de los datos de las 627 pb del gen COI con las transversiones pesadas 2.8 veces sobre las transiciones, la barra representa 10 cambios (Tomado de Webb *et al.*, 2004).

Sin embargo, cuando los caracteres obtenidos del COI fueron pesados (2.8 transversiones/transiciones) el resultado es un solo cladograma, el cual muestra a los Goodeinae como parafiléticos, puesto que los Empetrichthyinae quedan incluidos dentro de estos (Fig. 3). Un segundo árbol es presentado en este trabajo, el cual representa el cladograma en el que se basa la interpretación del estudio, lo obtuvieron corriendo la matriz de datos combinados, pesando las transversiones 2.8 veces sobre las transiciones en el gen COI y pesando con cinco los indels de la región control (Fig. 4). Este último análisis confirma la monofilia de la familia y la presencia de dos subfamilias hermanas dentro de los Goodeidae, los Empetrichthyinae y Goodeinae.

Dentro de los Goodeinae, solo el género *Xenotoca* no es recobrado como monofilético, con *Xenotoca variata* como especie hermana de *Amea splendens* y por otra parte con *Xenotoca melanosoma* y *X. eiseni* como especies hermanas de *Xenoophorus captivus*. Los autores postulan en su trabajo la existencia de un grupo monofilético que comprende los géneros *Alloophorus*, *Chapalichthys*, *Xenotoca*, *Xenoophorus*, *Amea* y *Zoogoneticus*, recobrando como especie hermana de éstos y en una posición basal a *Goodea atripinnis*; sin embargo, este clado presentó diferencias en las relaciones internas con respecto a los diferentes análisis llevados a cabo por los autores. El clado (*Skiffia*, (*Girardinichthys*, *Hubbsina*)) se recupera en todos los análisis, sin embargo, las diferencias en la posición del clado hermano (*Allotoca*) y de *Ataeniobius*, que aparece en forma basal en el árbol de referencia (Fig. 4), en los diferentes análisis presentados hacen estas relaciones irresueltas. Otro subgrupo que se forma incluye a (*Allodontichthys* (*Ilyodon*, *Xenotaenia*)), clado que se recupera en todos los análisis, corroborando lo mencionado en trabajos previos (Turner, 1946 y Grudzien *et al.*, 1992). A pesar de que en el cladograma de la Fig. 4, las especies del género *Characodon* están ocupando la posición basal, sus relaciones filogenéticas no fueron resueltas, ya que su posición varía con respecto a los diferentes análisis. La calibración del reloj molecular arroja una edad aproximada para la divergencia entre los Empetrichthyinae y Goodeinae de 16.8 millones de años. De acuerdo con Webb *et al.* (2004) la mayor divergencia para los Goodeinae aparentemente ocurrió durante el Mioceno medio, época con una relativa baja

actividad volcánica y tectónica, con otro incremento de la cladogénesis en el Plioceno-Pleistoceno.

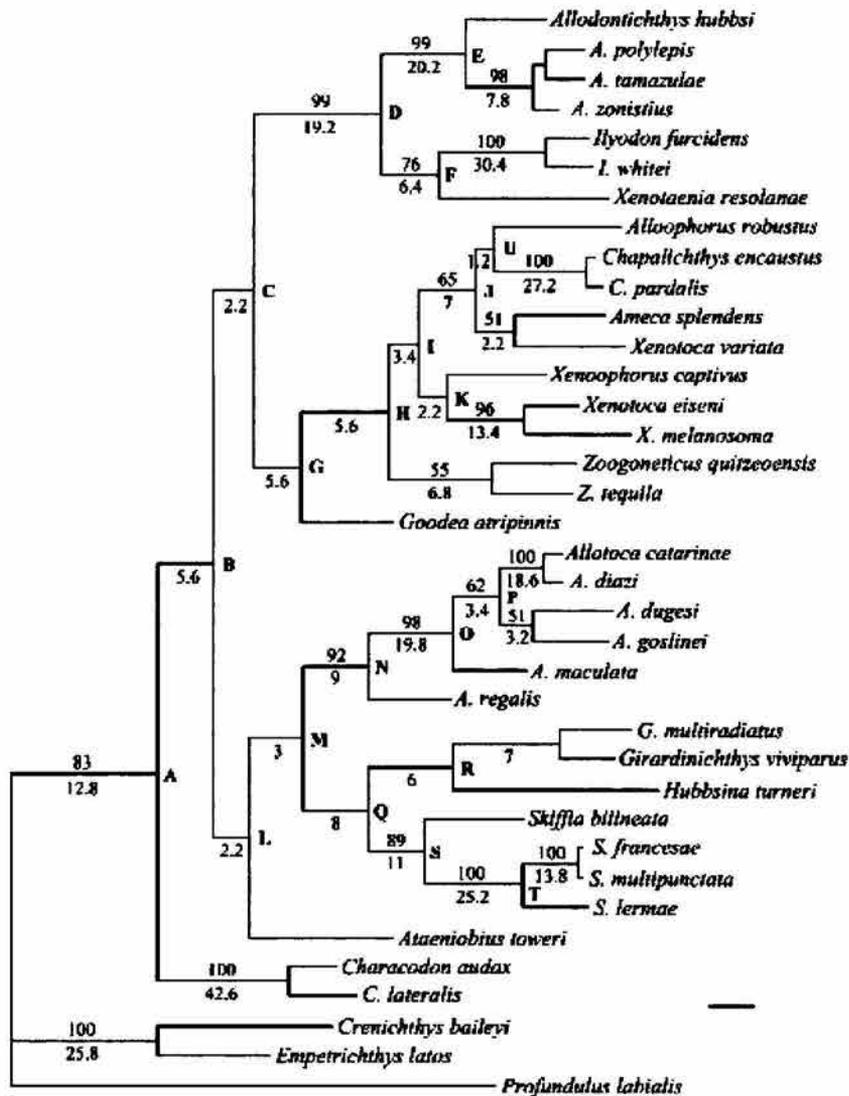


Fig. 4. Árbol filogenético obtenido de los datos combinados de los dos genes, pesando 2.8 veces las transversiones/transiciones en el gen COI, y los indels de la región control 5 veces. La escala representa diez cambios dentro de la filogenia, los números sobre los nodos representan los valores de bootstrap y los números por debajo de las ramas el índice de decadencia. (Tomado de Webb *et al.*, 2004).

Los autores señalan que la región control tuvo muchas dificultades para su alineamiento y que algunas de las especies carecen de dicha secuencia, o bien son solo secuencias parciales. Esto último, aunado al elevado número de análisis realizados, al hecho que los caracteres fueron pesados, a las marcadas diferencias en las topologías recobradas por los diferentes análisis y el que la

mayoría de los organismos usados provengan de peces en cautiverio, nos llevan a tomar estos resultados con grandes reservas.

4) Por último se cuenta con el trabajo presentado por Doadrio & Domínguez (2004), en el cual se reconstruyó la filogenia de la familia utilizando la totalidad de las pares de bases presentes en el citocromo *b* del DNA mitocondrial (1140 pb) de 104 individuos de 41 especies dentro de los Goodeidae. El amplio muestreo de taxones, aunado a que la mayoría de los especímenes provienen de organismos silvestres y a la diversidad de los métodos empleados, permiten elegir dicha filogenia como la base para el análisis biogeográfico del presente trabajo. Los análisis utilizados fueron: máxima parsimonia, mínima evolución, máxima verosimilitud (Fig. 5) y el método Bayesiano (Fig. 6).

En este trabajo se confirma la monofilia del grupo y la existencia de dos subfamilias dentro de Goodeidae, Goodeinae y Empetrichthyinae. Se mencionan cinco tribus dentro de los Goodeinae; 1) Characodontini, comprendiendo el género *Characodon*; 2) Ilyodontini, agrupando los géneros *Ilyodon*, *Allodontichthys* y *Xenotaenia*, las relaciones entre las especies de esta tribu son consideradas como no resueltas debido al cambio en la posición que ocupan en el cladograma las especies en los diferentes análisis; 3) Girardinichthyini, que contiene dos clados, el primero con los géneros *Skiffia*, *Neotoca*, *Hubbsina* y *Girardinichthys*, y el segundo con los géneros *Allotoca* como monofilético y *Neoophorus regalis* como especie hermana de éste, en dicha tribu se sugiere mantener la identidad de las especies *Neotoca bilineata* y *Neoophorus regalis*; 4) Chapalichthyini, integrando a los géneros *Allophorus*, *Ameca*, *Chapalichthys*, *Xenoophorus*, *Xenotoca* y *Zoogoneticus*, donde *Zoogoneticus* se sitúa como hermano de *Allophorus-Ameca-Chapalichthys* y *Xenotoca variata*, mientras que *Xenoophorus captivus*, *Xenotoca eiseni* y *X. melanosoma* son considerados como los géneros basales de este grupo, los autores sugieren, con base en este resultado, el crear un nuevo género para incluir a *X. eiseni* y *X. melanosoma*, las relaciones entre *X. variata*, *Allophorus*, *Chapalichthys* y *Ameca* difieren en los diferentes análisis, por lo que se consideran no resueltas, con excepción del grupo formado por *Chapalichthys encaustus* y *Ameca splendens*, los cuales se consideran especies hermanas; y por último 5) Goodiini, que se compone por los géneros *Goodea* y *Ataeniobius*;

sin embargo, los análisis de Máxima parsimonia y Bayesianos no presentan soporte estadístico para esta relación. De acuerdo con el análisis Bayesiano (Fig. 5) las relaciones de estas tres últimas tribus se consideran aun irresueltas debido a una politomía en la base.

Doadrio & Domínguez (2004) consideran a Characodontini el grupo basal, seguido por Ilyodontini, el cual es basal respecto a Chapalichthyini, Goodiini y Girardinichthyini. El reloj molecular muestra que la historia de diversificación de los Goodeinae comenzó en el Mioceno Medio, y fue durante el Pleistoceno que ocurrió la máxima diversificación de éstos, marcándose el primer evento que causó la diferenciación de las dos subfamilias en el Terciario, hace 11.5 millones de años.

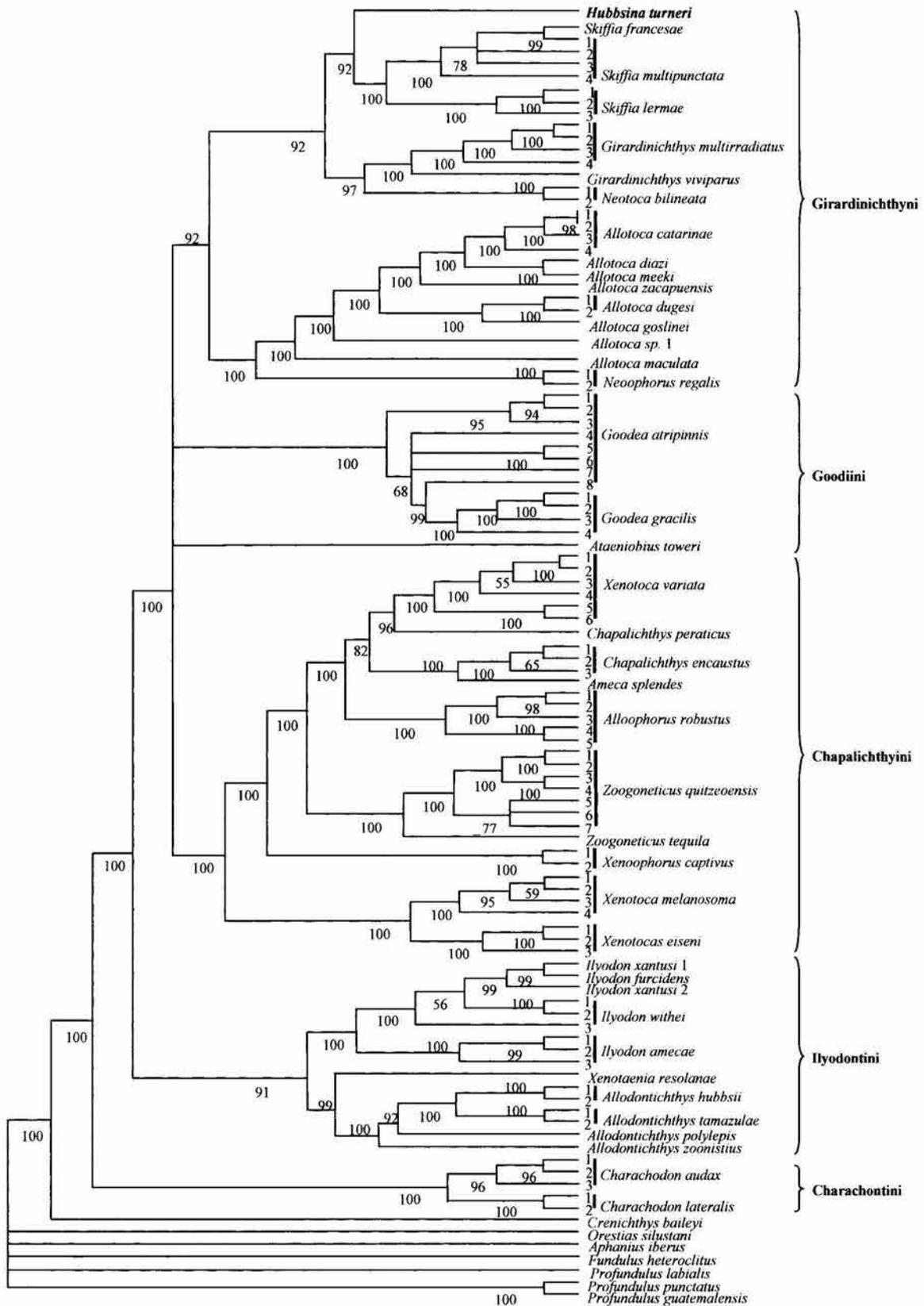


Fig. 5. Relaciones filogenéticas entre los taxones utilizando el método Bayesiano. (Tomado de Doadrio & Domínguez, 2004)

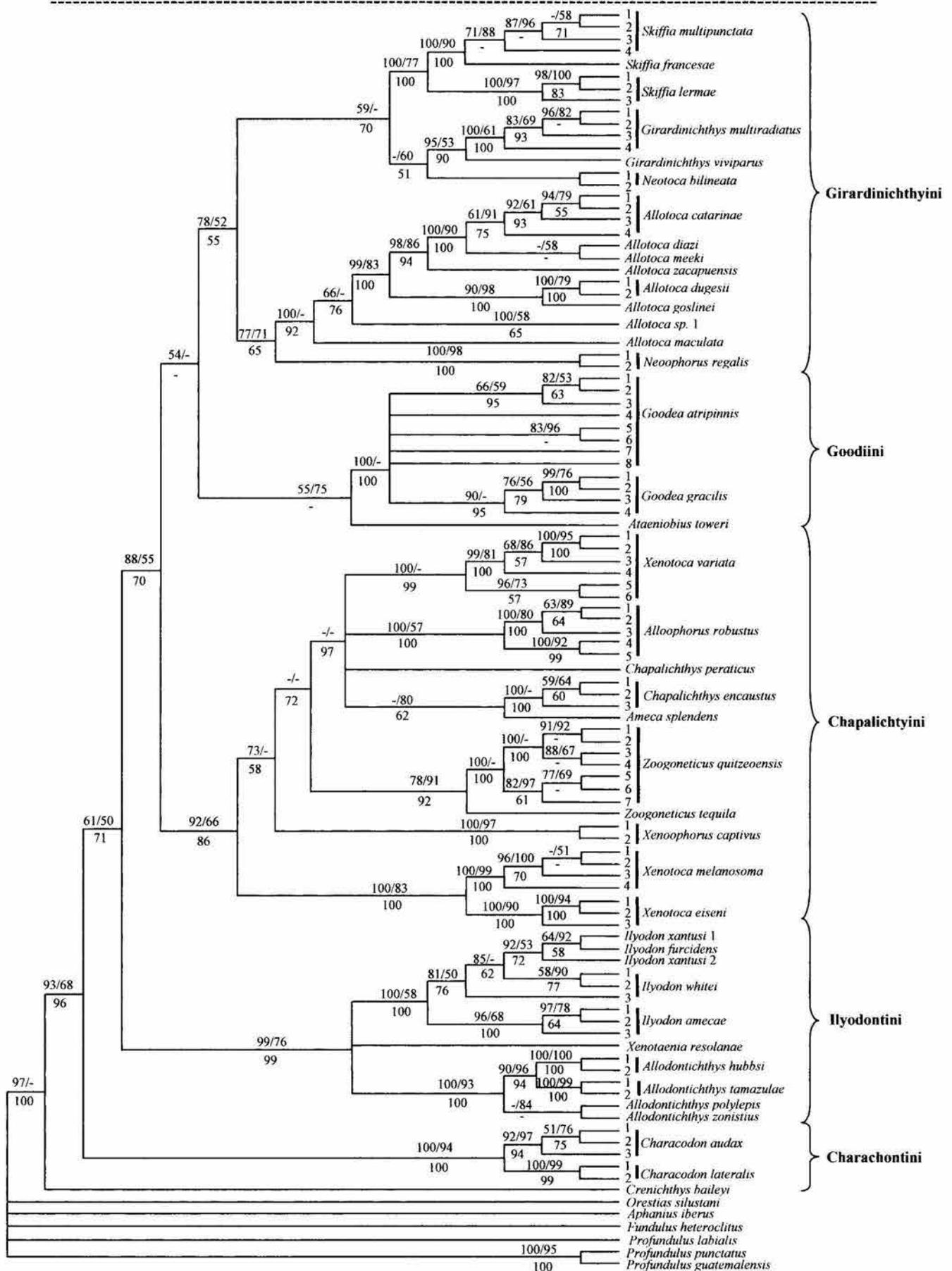


Fig. 6. (Página anterior) Relaciones filogenéticas de Goodeidae basadas en datos del citocromo *b*. El árbol que se presenta es el recobrado del método de mínima evolución (ME). El árbol de máxima parsimonia (MP(5409 pasos, IC:43, IR:78)) y el de Máxima verosimilitud (ML) presentan topologías similares y recuperan de manera idéntica los diferentes linajes. Los números arriba de las ramas representan los valores de soporte obtenidos para el análisis de ME (bootstrap) y ML (quarter puzzling). Los números debajo de los brazos representa los valores de soporte para MP (bootstrap). Cuando un brazo en particular tiene un valor de soporte menor a 50% con un método determinado, se ha colocado un guión remplazando el valor correspondiente (Tomado de Doadrio & Domínguez, 2004).

Los aspectos boigeográficos han sido objeto de un número considerable de trabajos de la familia Goodeidae. En la siguiente revisión se analizarán los estudios referentes a la biogeografía del grupo en la Mesa Central de México.

Turner (1946) hace una revisión de la zoogeografía de la familia Goodeidae, principalmente de la entonces llamada subfamilia Girardinichthyinae y menciona una clara división entre dos grupos que conformaban la familia (1.- *Ilyodon*, *Xenotaenia* y *Allodontichthys* y 2.- *Skiffia*, *Neotoca* y *Girardinichthys*), mencionando que el evento que separó a estos dos grupos fue la formación de montañas en la faja comprendida entre el Volcán Popocatepetl y el Volcán de Colima (Cinturón Volcánico Transmexicano). El autor consideró a Colima como la región de origen, para posteriormente dispersarse a su área actual de distribución. La formación de montañas causó la exclusión del grupo 1 de la Mesa Central y el aislamiento del grupo 2 dentro de ésta. De acuerdo con el autor, *Allodontichthys zonistius* es la especie que más se asemeja al ancestro (debido a la presencia de caracteres primitivos); la presencia de *A. tamazulae* la atribuye a su dispersión posterior a través del Río Tuxpan. El género *Ilyodon* descendería del ancestro de la región de Colima, el cual posteriormente se dispersaría a través del Río Tamazula y Balsas. El género *Xenotaenia* se originó de otro linaje del ancestro de Colima, lo cual ocurrió durante su migración hacia el norte. Se menciona una posible relación ancestral entre los géneros *Xenotaenia* e *Ilyodon*, con una evolución independiente y paralela entre los dos géneros.

El grupo 2 comenzó su dispersión en la Mesa Central, lo hizo desde la región de Colima a las cabeceras de los ríos costeros, como lo es el Balsas. Atrapado en la Mesa Central, es dividido en 2 linajes diferentes, el primero incluyendo los géneros *Skiffia* y *Neotoca* y el segundo al género *Girardinichthys*; el autor menciona la interrupción de la comunicación del Valle de Toluca (actual Río

Lerma) y el Valle de México el evento que separó las especies *Girardinichthys viviparus* y *G. multiradiatus*.

Una vez concluidos los trabajos de Parenti (1981), se plantea la relación existente entre las áreas de distribución de ambas subfamilias, lo que sugiere una distribución ancestral continua en el suroeste de Norte América; menciona que la biota del Terciario Temprano en esta región de Norte América fue separada por la acelerada desecación. Menciona una evidente conexión entre el Río Mezquital y el Río Bravo debido a la presencia de ictiofauna característica, como lo es: *Dionda* sp, *Gila* sp., y *Cyprinodon meeki*, y la presencia de fauna típica del sur de Estados Unidos, como los géneros *Ictalurus*, *Salmo*, y *Micropterus*, en depósitos fósiles del Pleistoceno.

Moncayo *et al.* (2001) realizan un estudio de *Hubbsina turneri*, donde discute aspectos de su origen, distribución y su uso en la regionalización de la cuenca del Lerma; estos autores reafirman la afinidad de *H. turneri* con el género *Girardinichthys*, concluyendo que posiblemente han derivado de un ancestro común, probablemente durante el Mioceno Superior. En este periodo esta fechada la formación de las grandes depresiones lacustres por bloqueo de los antiguos cauces en la región central de México. Mencionan que el lago de Cuitzeo tiene su origen en el límite del Mioceno Superior, lo cual parece coincidir con la formación de *H. turneri*; se menciona la posible formación del lago de Zacapu a partir de Cuitzeo en el Mioceno, lo que explica la presencia de la especie en estas dos regiones lacustres. Estos dos lagos posiblemente estuvieron conectados en el Plioceno-Pleistoceno, para sucesivamente aislarse en el Pleistoceno-Holoceno.

Webb *et al.* (2004) consideraron algunos aspectos biogeográficos de los Goodeidae con base en su hipótesis filogenética (ver revisión en la pagina 14). Sus datos sugieren una divergencia entre los Empetrichthyinae y Goodeinae hace 16.8 millones de años, asociándolo a la desertificación sufrida en el Terciario en el norte de México. La cladogénesis del género *Characodon* la fechan en 14.9 millones de años, refiriéndolo a la actividad volcánica que ha sufrido la Sierra Madre Occidental desde el Eoceno. La mayoría de los eventos de divergencia entre los Goodeinae (23 de 32), parecen haber ocurrido durante la última mitad del Mioceno, con una cladogénesis adicional en el Pleistoceno, la fuerte actividad

volcánica en la Mesa Central en el Mioceno Medio está bien relacionada con lo obtenido en el fechamiento del reloj molecular; sin embargo, al no encontrar picos de cladogénesis entre 5 y 10 m.a., difiere de lo reportado con relación a los picos de actividad volcánica que sucedieron hace 30, 23, 10 y 5 m.a. Sus datos apoyan la tesis de eventos cíclicos de unión y separación entre cuencas, dándole un importante valor a la captura de cabeceras de ríos por cuencas costeras.

Por último Doadrio & Domínguez (2004), discutieron la biogeografía de los Goodeidae a partir de la filogenia obtenida con caracteres moleculares (ver revisión en página 17). Estos autores fechan la separación de las dos subfamilias (Empetrichthyinae y Goodeinae) hace 11.5 millones de años, relacionándola con la formación del Desierto de Sonora como evento vicariante. Para la separación del género *Characodon* del resto de los Goodeinae, infieren una edad de 10.5 millones de años, coincidiendo con el incremento del vulcanismo en la porción sur de la Sierra Madre Occidental, mientras que la separación de la tribu Ilyodontini (Cuencas Costeras Pacíficas) del resto de los Goodeidos (Mesa Central), la fechan en 9.5 millones de años, coincidiendo con el levantamiento de la Mesa Central y el subsiguiente aislamiento de las cuencas costeras con ésta. La separación en los géneros de Ilyodontini está fechada en el Mioceno Temprano, sin embargo, procesos de conexión pudieron haber ocurrido de manera cíclica entre cuencas costeras del pacífico (Balsas, Ameca, Armería y Tamazula) y cuencas de la Mesa Central (Lerma-Chapala-Santiago). En la vertiente Atlántica también se encontraron eventos cíclicos de relación con cuencas de la vertiente Pacífica, lo cual es interpretado como eventos de capturas de ríos por parte del Río Pánuco en diferentes edades geológicas, como lo demuestra la presencia de *A. toweri* y *X. captivus* y de *G. gracilis*, *G. multirradiatus* y *X. variata* en el Pánuco.

La presencia de diferentes ictiofaunas entre el Alto (*Girardinichthys*) y Medio Lerma (*Skiffia* y *Neotoca*), cuyo evento cladogenético lo fechan en 7 m.a, coincide con el fechamiento de la Falla Taxco-Querétaro, estimada en 7 m.a. El Valle de México y el Alto Lerma aparentemente fueron separados por la Falla Chapala-Tula, fechada en el Mioceno Superior, explicando la cladogénesis de *G. viviparus* y *G. multirradiatus*. Los autores mencionan que si se considera a *N. bilineata* como un endemismo antiguo de la cuenca de Cuitzeo, entonces el fechamiento en

el aislamiento de este vaso estaría dado en 6 m.a, difiriendo del fechamiento del origen del Lago hace 8 millones de años, no obstante, la presencia de poblaciones de *X. variata*, *S. lermae* y *Z. quitzeoensis*, y sus divergencias genéticas, denotan una posible conexión entre Cuitzeo y el Lerma o Zacapu en el Plioceno Superior. Se menciona que probablemente ocurrió una separación entre el Lerma y Zacapu hace 2 millones de años, lo que explicaría la especiación de *A. zacapuensis*. Por ultimo mencionan que la estrecha relación que existe entre *A. meeki*, *A. catarinae* y *A. diazi*, corrobora la idea de que Zirahuen, Pátzcuaro, Cuitzeo y Zacapu pudieron estar relacionados, como lo propone De Buen (1943), quien menciona que un río que nacía en las inmediaciones de la ciudad de Uruapan unían estos lagos entre sí hasta hace 700,000 años.

Los escasos trabajos donde se comenta la biogeografía de los Goodeinae han abordado principalmente la separación de linajes con relación a ciertos eventos geológicos, pero hasta el momento ninguno ha intentado descubrir el patrón de distribución a una escala mas fina, es decir, la historia biogeográfica propia de la Mesa Central. El objetivo del presente trabajo consiste precisamente en abordar este aspecto, considerando la historia evolutiva del grupo, basada en el estudio de caracteres moleculares, esto es, se pretende utilizar la filogenia como marco de referencia para inferir la biogeografía histórica de este grupo de peces en la Mesa Central de México.

3.- OBJETIVOS

General

- Describir patrones de biogeografía histórica para las especies de la subfamilia Goodeinae (Goodeidae) en la Mesa Central de México.

Particulares

- Regionalizar las cuencas y cuerpos de agua de la Mesa Central en regiones discretas acordes con la distribución de los Goodeinae.
- Determinar la distribución histórica y actual de los Goodeinae en la Mesa Central.
- Utilizar la filogenia molecular de los Goodeinae como marco de referencia para inferir la biogeografía histórica del grupo
- Aplicar el método de Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA) para generar una hipótesis sobre la biogeografía histórica de este grupo en la Mesa Central de México.
- Correlacionar la historia evolutiva de los Goodeinae con la historia geológica de la región para explicar los procesos que determinaron la diversificación del grupo.

4. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende la Mesa Central de México, considerando tanto cuencas Pacíficas como Atlánticas y una serie de cuencas endorreicas (Fig. 7). La descripción del área de estudio es muy compleja, ya que abarca una zona bastante amplia, por lo que se pueden encontrar gran variedad de ambientes y hábitats. Para los fines del presente trabajo se realizará una breve descripción del área que comprende la Mesa Central de México y el Cinturón Volcánico Transmexicano, que queda comprendido dentro de ésta.

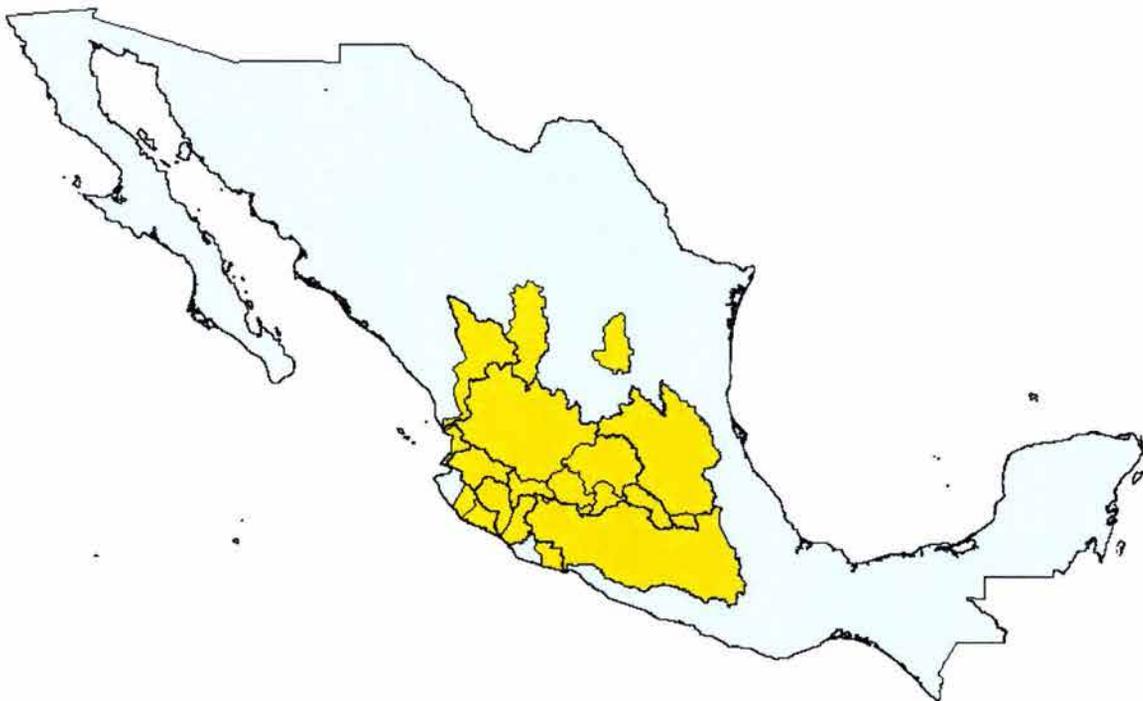


Figura 7.- Mapa que muestra en amarillo el área de estudio abarcada por el presente trabajo.

La Meseta Central es uno de los más extensos altiplanos a nivel mundial (Miller & Smith, 1986b). Se encuentra enmarcada al este por la Sierra Madre Oriental, al oeste por la Sierra Madre Occidental y al sur por la Sierra Madre del Sur, por lo que está rodeado en todo su contorno, excepto el norte, por montañas. De acuerdo con Barbour (1973), la Meseta Central está dividida en dos regiones, la Mesa del Norte que se extiende del Río Bravo (Grande) hasta aproximadamente la latitud de las ciudades de Aguascalientes y San Luis Potosí, siendo la

continuación de la región de las cuencas de la provincia del oeste de los Estados Unidos.

Es un área árida y semi-árida, cuya altitud varía de 600 a 1800 msnm; la mayoría de sus cuencas son endorreicas, con excepción de aquellas que drenan al Río Bravo. Al sur de San Luis Potosí comienza la Mesa Central; en esta zona las lluvias son mayores, los valles montañosos son más fértiles y las montañas son de origen volcánico, con altitudes variadas que sobrepasan los 1,800 msnm.

El margen este de la Mesa Central es la Sierra Madre Oriental, siendo su formación principalmente debida a eventos tectónicos, extendiéndose a través de los estados de Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo y Puebla. El límite oeste está formado por la Sierra Madre Occidental, la cual se extiende hacia el sur por los estados de Sonora, Sinaloa, Chihuahua, Durango, Nayarit y Jalisco; ésta difiere de la Sierra Madre Oriental por su gran actividad volcánica. La actividad tectónica en el Cretácico resulta en el levantamiento de tierra en la Mesa Central, dicha fase es seguida por un vulcanismo en el Terciario Temprano extendiéndose hasta el Terciario Tardío, evento seguido por la formación de montañas (King, 1939). El margen sur de la Mesa Central está dado por el llamado Cinturón Volcánico Transmexicano (Barbour, 1973). Esta área es caracterizada por una inclusión oceánica en el Cretácico Medio, dado por el Portal del Balsas, que conectaba el Altiplano Mexicano con el Océano Pacífico. A esto le siguió el vulcanismo durante el Cretácico, aunque la mayor actividad se inició en el Mioceno entre 12 y 7 m.a, llegando a su máxima intensidad en el Pleistoceno y continuando hasta nuestros días (West, 1964; Ferrari, *et al.* 2000).

La actividad tectónica y volcánica está asociada con la compartimentación de las distintas cuencas endorreicas y capturas fluviales (Miller & Smith, 1986b). Por otro lado, los límites de la Mesa Central están siendo continuamente erosionados por los ríos y arroyos costeros, que han determinado un inusual modelo hidrográfico. La compartimentación hidrográfica producida por la actividad tectovolcánica propició numerosas fragmentaciones de poblaciones con su consecuente diferenciación entre cuencas (Schönhuth, 2002).

El desarrollo de un fuerte relieve en la Mesa Central de México comienza con la extrusión de rocas ígneas que componen la Sierra Madre Occidental. Se ha mencionado el fechamiento de la Sierra Madre Occidental en 22-30 millones de años de acuerdo con datos radiométricos, si bien depósitos en las cercanías de la ciudad de Guadalajara han sido fechados entre 9.5 y 4.6 millones de años, (Nieto-Samaniego, *et al.* 1999, Aranda-Gómez *et al.* 2000, Rossoti, *et al.* 2002; Ferrari, *et al.* 2002).

La Mesa Central se formó en parte por la acumulación de sedimentos vulcanoclásticos producidos por eventos subsecuentes de vulcanismo desde el Mioceno (Tamayo & West, 1964), alcanzando su máxima intensidad en el Pleistoceno y continuando en la actualidad (Schönhuth, 2002).

Los principales componentes hidrológicos de la Mesa Central lo son el Río Lerma-Santiago, que drena hacia el Pacífico, y el Río Pánuco, que drena al Atlántico. El vulcanismo y el taponamiento de antiguos drenes por flujos de lava han propiciado aislamiento y formación de lagos (ej. Zirahuén), sin embargo, la captura de ríos, es considerado como un fenómeno importante en la distribución de la ictiofauna (Miller & Smith, 1986), teniendo como ejemplo la captura de tributarios por el Río Balsas (Zitácuaro, Amacuzac, Cupatitzio y Atoyac), los cuales formaban parte de los ríos de la Mesa Central (Tamayo & West, 1964).

Una serie de lagos endorreicos se encuentran en la región comprendida aproximadamente a los 20° de latitud norte, en estrecha asociación con el Eje Volcánico Transmexicano cubriendo gran parte de la Mesa Central (Tamayo & West, 1964), inferiendo la existencia de lagos ancestrales desde el Mioceno al Pleistoceno. Dichos lagos son reconocidos en el Valle de México, Chapala, San Marcos y Santa Rosa (Miller & Smith, 1986). Así como algunos otros mencionados por diferentes autores (Israde-Alcántara, 1999 y Mateos, *et al.* 2002). Se ha inferido, de acuerdo a depósitos en la denominada Formación de Chapala, que el lago de Chapala tenía una extensión mucho mayor a la que actualmente tiene, los depósitos sugieren una prolongada uniformidad de condiciones ambientales, a pesar de la fuerte actividad volcánica sugerida por estos mismos depósitos. Los depósitos lacustres de Jocotepec indican que en este lugar se encontraba un

arroyo que fluía al oeste, lo que infiere un efluente del Lago de Chapala que posiblemente lo interconectaba con otras regiones (Ameca).

San Marcos es una cuenca endorreica que contenía varios lagos someros que presentaban una fuerte fluctuación temporal (la mayoría de ellos están actualmente secos). El hallazgo de sedimentos lacustres demuestran la conexión entre el antiguo Lago de Chapala y los Lagos San Marcos, Zacoalco y Atotonilco. Esto indica que la antigua salida del Lago de Chapala fluía de Jocotepec a la cuenca de San Marcos (Miller & Smith, 1986). La evidencia fósil y sedimentaria demuestra que los lagos del oeste de la Mesa Central se formaron en el levantamiento del Pleistoceno Medio y que en el Pleistoceno Temprano estaban interconectados (Clements, 1963).

Con base en depósitos aluviales en la cuenca del Río Ameca, Barbour (1973) sugiere que los lagos del centro de México fluían a la cuenca de Chapala, para posteriormente fluir a la cuenca de San Marcos y por último encontrar su salida por el Río Ameca, siendo este río la salida al mar del Río Lerma, lo cual es mencionado también por Tamayo & West (1964).

Por su parte, Palmer (1926) hipotetiza la salida del Río Lerma a través de Colima, basado en evidencia geológica y la actual topografía. Tamayo & West (1964), mencionan que existe evidencia para aseverar que el Río Lerma y el Río Santiago eran cuencas independientes en un pasado geológico, hasta la captura del Río Lerma por el Río Santiago. Barbour (1973) menciona que el Río Lerma y el Santiago pudieron estar unidos en el pasado, sin embargo, una separación en el Pleistoceno Temprano es evidenciada por el vulcanismo de la zona entre Tepic y Guadalajara, por lo que periodos de interconexión y separación pudieron haber ocurrido hasta el presente. Estos autores mencionan que en el Pleistoceno el Río Lerma estaba constituido por una sucesión de lagos orientados de este a oeste. Estos lagos fueron formados por el represamiento de sistemas de ríos bloqueados por flujos de lava. Mencionan la posible conexión de las cuencas endorreicas de Pátzcuaro, Zacoalco, Magdalena, Sayula, Cotija, Zirahuen, Cuitzeo y Valle de México, formando parte de la cuenca del Lerma en el Terciario. Esto es deducido por evidencia biológica más que geológica.

De Buen (1943) sugiere que los lagos de Pátzcuaro, Zirahuén y Cuitzeo fueron sucesivamente separados del Río Lerma por algún tipo de actividad volcánica, siendo el Lago de Zirahuén el más joven, seguido de Pátzcuaro y por último Cuitzeo, habla de una posible conexión fluvial que corría de Zirahuén a Pátzcuaro y posteriormente a Cuitzeo a través del Río Grande de Morelia y señala una considerable diferencia en la diversidad de hábitats que cada uno presenta.

Waitz (1943) menciona que la parte alta del Río Lerma estaba ocupada por un gran lago que se extendía hasta el noroeste de Atlacomulco, lugar donde el río fue taponado por una intrusión basáltica presumiblemente en el Terciario Medio, taponamiento que posteriormente fue erosionado, formando los rápidos que vemos en la actualidad, justo antes de entrar al Valle de Atlacomulco. En su curso, el Río Lerma es cortado por mas intrusiones basálticas, una entre Maravatio y Zirizícuaru y por último cerca de la Presa de Solis (Acámbaro), además de presentarse una cascada de aproximadamente seis metros de altura cerca de la presa Tepuxtepec (Barbour, 1973). La cuenca de Maravatio es la zona que ha sido mayormente afectada por el vulcanismo, que probablemente ha causado la formación y desecación de lagos en el pasado (Barbour, 1973). Para la región del Bajío, el Río Lerma se entrelaza en depósitos aluviales, flujos de lava y cráteres de volcanes, lo cual sugiere que un gran número de lagos se formaron en esta zona, sin que sus relaciones sean aún claras (Barbour, 1973). La reducción lacustre en el centro de México puede deberse a cambios climáticos ocurridos a partir del Pleistoceno. El Río Santiago es la salida actual de las aguas de Chapala y el Lerma al Océano Pacífico, el Río Santiago es relacionado con el Río San Pedro, el cual drena las aguas del Río Mezquital al Océano Pacífico, pero esta relación aún no está bien documentada (Barbour, 1973).

Aguilera (1909) y Jaeger (1926) mencionan la posible conexión del Valle de México con el Pánuco vía el Río Tula, mencionando que un gran lago llenaba la mayor parte del Valle de México y que pudo haberse unido en la región más baja que separa el Valle con el Río Tula. Hibbard (1955) menciona una posible conexión del Valle de México con los Llanos de Puebla en el Pleistoceno Tardío, lo

que sugiere que el drenado del Valle se llevaría a cabo por el noreste y no hacia el Río Balsas.

Por su parte, tributarios del Río Pánuco son mencionados como antiguos tributarios del Río Lerma, como lo es el Río San Juan, o bien que otros como el Moctezuma han erosionado fuertemente la Mesa Central incluso en nuestros días (Tamayo & West, 1964). La cuenca del Pánuco actualmente drena las aguas del Valle de México, a partir de la conexión artificial del mencionado Valle con este río llevada a cabo entre los siglos XVI y XX, antes de lo cual, el Valle de México era una cuenca cerrada. Se denotan tres grandes obras hidráulicas para el drenado del Valle de México, 1) el Gran Canal de México, el cual drena las aguas del Valle de México, juntándose con el Río Avenidas de Pachuca, el cual finalmente entra al túnel de Tequixquiac, descargando al Río Salado y éste al Río Moctezuma, 2) el Tajo de Nochixtongo, el cual drena las aguas del Valle de México al Río el Salto y éste al Río Tula y 3) el drenaje profundo, que conduce las aguas de desecho del Valle de México a la cuenca del Río Pánuco.

Barbour (1973) menciona que el origen del Valle de México puede ser trazado en el Terciario Medio, en el tiempo que comenzó el fallamiento, cuando el Valle drenaba hacia el sur, al actual Río Balsas. A partir del Mioceno y hasta el Plioceno Temprano, una fuerte actividad volcánica afectó al Valle de México, lo que provocó el cierre del dren hacia el Balsas en el Mioceno. En el Pleistoceno Temprano comenzó un nuevo ciclo de vulcanismo, lo que, combinado con factores climáticos, formó dos sistemas de cuencas, la primera se origina en Zumpango y Pachuca, drenando las regiones de Xochimilco y donde actualmente se encuentra la ciudad de México. Mientras que la otra cuenca drenaba la zona de Amecameca y Chalco y drenaba también al Río Balsas. En el Pleistoceno Medio, nuevamente la actividad volcánica cerró la salida de estos drenes y se formó una cuenca cerrada en el Valle de México, que rápidamente se llenó de sedimentos aluviales.

En lo que se refiere a otras regiones discretas tomadas en cuenta en la presente investigación se encuentran muy pocos estudios. Alvarez (1963) menciona que del Valle de Tocumbo corría un tributario del lago de Chapala, el cual fue posteriormente taponado por un flujo de lava, formando así el actual Lago

de San Juanico. Este lago y el antiguo Lago Magdalena fueron posteriormente drenados con fines agrícolas.

Para la región del Río Mezquital se señala que aparentemente dicho río capturó antiguos tributarios del Río Bravo, lo cual es inferido por la presencia de fauna típicamente Neártica en el Mezquital (Tamayo & West, 1964). Mientras que una barrera en el Mezquital es mencionada por Albitrron (1958), la cual consiste en una cascada con caída de más de 17 m fechada en el Pleistoceno Temprano.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Trabajo de Campo.

Se realizó una extensa recopilación y análisis de información de las zonas de distribución histórica de los Goodeinae. En el periodo comprendido entre junio del 2002 y enero del 2004, se llevaron a cabo 17 salidas al campo, visitando 247 localidades, en 18 cuencas hidrológicas; todas las localidades corresponden a cuerpos de agua lénticos y lóticos de la Mesa Central de México. Debido a que no en todas las localidades visitadas se colectaron representantes de la subfamilia Goodeinae, en el presente estudio solo se toman en cuenta 114 de ellas. Con la información obtenida durante el muestreo y la derivada de colecciones científicas se construyó una tabla de presencia/ausencia de las especies de Goodeinae por localidad en las diferentes cuencas, con lo cual se determinó su distribución histórica y actual.

Los métodos de colecta utilizados fueron el chinchorro, atarraya, trampas tipo nasa, electropesca y redes de mano. Los peces que viven en ambientes lóticos fueron colectados con redes de mano, las cuales tienen una abertura de malla de 1 cm, con una boca de entre 40 y 60 cm, cono de 1 m y mangos plegables de 1 a 3 metros. Se usaron trampas tipo nasas cuando fue requerido. Éstas se colocaron durante el día o la noche y se retiraron después de 12 horas; lo anterior se determinó de acuerdo a la forma de vida de los organismos muestreados. Se utilizó equipo de electropesca, el cual fue de gran ayuda para cuerpos de agua cuyo fondo estaba conformado principalmente por piedras y rocas. Se usaron redes tipo chinchorro cuando la corriente y condiciones del cuerpo de agua lo permitían.

Para ambientes lénticos se utilizaron redes de tipo chinchorro de abertura de malla de $\frac{1}{4}$ y $\frac{1}{2}$ pulgada, 2, 5, 10 y 50 metros de largo y 1 a 2 metros de alto. El uso de este tipo de redes se llevó a cabo con sumo cuidado, para lo cual se hizo un reconocimiento previo del área con la finalidad de poder determinar si este tipo de arte de pesca no afectaba de manera drástica las poblaciones acuáticas de la zona a muestrear. Se utilizaron redes de mano para las zonas y especies que podían colectarse mediante este arte de pesca; también se colocaron trampas tipo nasas cuando fue posible, de acuerdo con los criterios antes establecidos.

Una vez colectados los organismos se preservaron en alcohol al 70%, en frascos de plástico y fueron transportados al laboratorio para su posterior identificación.

5.2. Trabajo de laboratorio

Una vez en el laboratorio se realizó la identificación de los organismos basados en las claves de Álvarez (1970) y Webb (1988). Ya identificados, se construyó una base de datos en plataforma PC con el programa Excell V. 2000. Se elaboró una tabla conteniendo todas las especies de goodeidos descritas y reconocidas por diferentes autores y aquellas reconocidas en el presente trabajo (Tabla 1). La mayor parte de los organismos colectados, fueron depositados en la Colección de Peces de la Universidad Michoacana (CPUM) o bien incorporadas al Programa de Conservación y Manejo de Goodeidos Mexicanos del Laboratorio de Biología Acuática de la UMSNH, bajo los números de catalogo y especificaciones presentadas en el apéndice 1, así mismo algunos organismos fueron depositados en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM (CNPE) y en la Colección Ictiológica Regional de la Universidad Autónoma de Querétaro.

5.2.1.- Regionalización de la zona de estudio: Como primer paso se determinaron las regiones a tomar en cuenta como unidades biogeográficas independientes. Se llevó a cabo una revisión cartográfica y bibliográfica que permitiera dividir el área de estudio en regiones discretas de la manera mas objetiva posible, tomando en cuenta diversos factores como: tipo de cuenca, posición geográfica, distribución de los Goodeinae dentro de ellas, importancia para la biogeografía del grupo y las relaciones históricas y presentes.

5.2.2.- Base de datos: Se elaboró una exhaustiva búsqueda bibliográfica; principalmente aquella relacionada con la historia geológica de la zona y con registros de la familia Goodeidae. Asimismo, se realizó una extensa recopilación de información en colecciones científicas, entre las que destacan, la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM (CNPE), la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas Mexicanos del Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN-P), la Colección de Peces de la Universidad Michoacana (CPUM) y la Colección del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (UMMZ).

Una vez decidida la posición taxonómica y las especies a tomar en cuenta en el presente trabajo, la base de datos se construyó considerando dos fuentes de información. Los datos de localidades y especies colectadas e identificadas en el presente estudio y otra que contiene aquellas especies depositadas en colecciones científicas. Estos últimos datos solo fueron tomados en cuenta cuando fue posible corroborar su identificación por el autor del presente trabajo o algún otro especialista.

Teniendo en cuenta las especies a tomar en cuenta y su distribución histórica y actual, se construyó una tabla de presencia histórica y actual de los Goodeinae en las cuencas determinadas como unidades biogeográficas independientes, la cual es tomada como la base para determinar la distribución de los Goodeinae por cuenca en los análisis biogeográficos.

5.3. Análisis biogeográfico.

5.3.1.- Descripción general: Como primer paso en la búsqueda de patrones biogeográficos, se construyeron diferentes cladogramas de área, buscando explicaciones generales, para lo cual se realizaron tres análisis independientes: 1) Se sustituyeron los taxones terminales (especies) obtenidos en el árbol filogenético presentado en el trabajo de Doadrio & Domínguez (2004) por las áreas de distribución que las especies ocupan; 2) con fines prácticos, el árbol filogenético del grupo monofilético se dividió en tribus (Girardinichthyini, Goodeini, Chapalichthyini, Ilyodontini y Characodontini), cada tribu fue usada como un grupo independiente, y en los cinco árboles resultantes se sustituyeron los taxones terminales (especies) por las áreas que ocupan, en este análisis se excluyó a la tribu Characodontini por presentar solo un género y dos especies, las cuales son endémicas de una región; 3) se construyó un cladograma de área utilizando el árbol y la datación proporcionada por el reloj molecular presentado en el trabajo de Doadrio & Domínguez (2004), para ello se sustituyeron las especies y poblaciones por las áreas regiones biogeográficas discretas que ocupan. A pesar de que estos cladogramas de área representan una débil prueba de la historia biogeográfica de los miembros del grupo monofilético, provee una primera aproximación para observar si existe relación entre los grupos naturales y el área que ocupan.

5.3.2. Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA): Este análisis se llevó a cabo de acuerdo con la metodología propuesta por Brooks *et al.* (2001). Para ello se numeraron todos los internodos y los taxones terminales en el árbol filogenético obtenido por Doadrio & Domínguez (2004), para posteriormente construir la matriz de datos de presencia (1) /ausencia (0) para todos los nodos y taxones terminales que le correspondió a cada área. En la tabla 1 se muestran las especies reconocidas por diferentes autores, así como la lista de especies tomada en cuenta para el presente estudio, en la tabla 2 se muestran las áreas de distribución consideradas; una vez construida la matriz, se analizó utilizando el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) V. 4.0b10. Se realizó una búsqueda heurística y se utilizó un área hipotética como grupo externo, considerando la ausencia del taxón en esa área hipotética, es decir se codificó solo con ceros. Una vez realizado este análisis se buscaron las inconsistencias o ambigüedades dentro del cladograma (homoplasias), se analizó si existía justificación para considerar la duplicación de las áreas donde se presentaron dichas ambigüedades, para lo cual se determinó si la distribución de los taxones que provocan dichas ambigüedades podían corresponder a eventos independientes influidos por procesos no-vicariantes, para posteriormente realizar un análisis de **BPA secundario**, mediante la duplicación de dichas áreas y la construcción de la matriz de presencia(1) / ausencia (0) (apéndice 5) siguiendo los criterios propuestos por Brooks *et al.* (2001).

6.- RESULTADOS

Los resultados de la presente investigación son presentados en tres partes. En la primera, se describe y caracteriza cada área discreta e independiente. Enseguida se describe el registro de goodeidos obtenido por medio de las colectas de campo y revisión de colecciones científicas, y se muestra una lista con las especies que fueron validadas por diferentes autores y aquellas tomadas en cuenta en este trabajo, asimismo se hace un análisis de la distribución histórica y actual de los Goodeinae en la Mesa Central, indicando la desaparición de especies en ciertas localidades y cuencas muestreadas; En la tercera parte se descubren patrones biogeográficos de los Goodeidos a partir del uso de métodos de análisis diferentes. Por último, se discuten dichos patrones tomando en consideración la historia geológica de la Mesa Central y el tiempo de divergencia de linajes inferidos a partir del cladograma de área del reloj molecular presentado en el apéndice 6.

6.1.- Regionalización de la zona de estudio:

Una vez concluido el análisis cartográfico y bibliográfico, se seleccionaron 18 unidades biogeográficas independientes, para lo cual se consideraron aspectos geológicos y de composición de faunas ícticas (Fig. 8), cabe señalar que estas regiones pueden representar un cuerpo de agua en particular, como por ejemplo el Lago de Pátzcuaro, o bien la cuenca de un río con sus numerosos afluentes, como es el caso del Río Balsas. A continuación se presenta una breve caracterización de cada una de estas regiones, estableciendo los criterios que permitieron considerarlas como unidades discretas, así como su ubicación geográfica y, en algunos casos, características hidrográficas particulares. Entre paréntesis se presenta la abreviatura que será usada en los diferentes árboles recuperados.

A.- Zacapu (ZAC): El lago de Zacapu está ubicado al norte del estado de Michoacán, a una altura de 1990 msnm. Es un cuerpo de agua exorreico, alimentado por aproximadamente 20 manantiales; actualmente cuenta con casi 32 hectáreas y es el remanente de la antigua ciénega de Zacapu, desecada con fines agrícolas a principios del siglo XX (Guzmán, 1985). Dentro del área denominada Zacapu, se incluye la cuenca del Río Angulo, cuya longitud es de 64 km, naciendo en ese Lago y desemboca en el río Lerma, cerca de la población de

Santiago Conguripo (Moncayo, 1996) . La región que denominamos Zacapu también incluye al Río La Patera, Presa Copándaro, Presa Aristeo Mercado y Melchor Ocampo y el manantial de Naranja de Tapia. A pesar de que el lago de Zacapu está actualmente unido al Río Lerma por el Río Angulo, la hemos considerado como una región discreta debido a la diferenciación de su fauna con respecto a especies y poblaciones de otras regiones.

B.- Chapala (CHA): El Lago de Chapala se localiza en los límites de los estados de Michoacán y Jalisco. Es el lago más grande de México, con una extensión aproximada de 80 km. de longitud por 20 km. de ancho; se alimenta por el Río Lerma y su efluente es el río Santiago (Alba, 1990). En este trabajo solo se considera al cuerpo lacustre, incluyendo la desembocadura del Río Lerma y la salida del Río Santiago; por sus características ecológicas e ictiofaunísticas, así como su gran extensión, lo consideramos como una región biogeográfica independiente.

C.- Río Santiago (SAN): También llamado Río Tototlán, nace en el Lago de Chapala y recorre 412 kilómetros para desembocar en el Océano Pacífico. Pocos kilómetros después de su nacimiento se encuentran las cascadas de Juanacatlán, para posteriormente cruzar la porción sur de la Sierra Madre Occidental, llegando a las costas de Nayarit, cerca del poblado de San Blas. En su recorrido es alimentado por numerosos tributarios, entre los que destacan los ríos Verde, Bolaños, Juchipila, Apozolco, Tula, Calderón, Achichilco, Guaynamota, Cuixtle, Aguascalientes, Encarnación, Salto, Colotlan, Jerez y Apozoloc; drenando porciones de los estados de Zacatecas, Aguascalientes, Durango, Jalisco, Nayarit y Guanajuato (CNA, 1990). Al Río Santiago lo consideramos como una área biogeográfica debido a sus características ecológicas, su hidrografía e ictiofauna. La división del Lerma, Chapala y Santiago, ya había sido propuesta por Miller & Smith (1986), quienes mencionan que las diferencias en su historia ictiofaunística e hidrográfica justifican el ser tomadas en cuenta como áreas discretas.

-* Río Lerma: Para los fines de la presente investigación se dividió el Río Lerma en las tres subprovincias propuestas por Díaz-Pardo *et al.* (1993). El Río Lerma drena gran parte del Altiplano Mexicano, la región más poblada de México, y junto con el Santiago forma una de las cuencas más grandes del país; sin embargo, su

descarga es pequeña, con solo el 3.4% del total nacional (Tamayo & West, 1964). El Río Lerma es una cuenca del Pacífico, sus aguas desembocan en el Lago de Chapala, para continuar su recorrido hacia el Océano Pacífico, a través del Río Santiago (Mestre, 1997). Este río probablemente entre el Terciario Medio y el Pleistoceno, constituía una sucesión de lagos, los cuales posteriormente drenaron al los lagos de Chapala y Sayula que encontraron su salida al Pacífico, probablemente por el Río Ameca (Tamayo, 1964 e Israde-Alcántara, 1999). Más tarde la emisión de productos volcánicos y sus materiales epiclásticos formó parte de lo que se conoce como la región Bajío: Tepuxtepec, Solís, Acámbaro y Salvatierra. El actual Río Lerma nace en los manantiales de Almoloya, en el Valle de Toluca, y su cauce principal recorre 750 kilómetros en los estados de México, Guanajuato, Michoacán y Jalisco, para desembocar en el Lago de Chapala. En su curso el río recibe numerosos tributarios provenientes de los estados de México, Querétaro, Guanajuato y Michoacán. Las subprovincias del Río Lerma incluidas en este trabajo son:

D.- Alto Lerma (LER-A), incluye el nacimiento del Lerma en los manantiales de Almoloya, siguiendo el curso del río hasta las presas Tepuxtepec y Solís, se incluyen también los manantiales de Maravatio.

E.- Lerma medio (LER-M), comprende la porción del Río Lerma por debajo de la presa Solís, además se incluyen las subcuencas de los ríos de la Laja y Turbio-Silao.

F.- Bajo Lerma (LER-B), constituye la porción del Río Lerma a partir de la desembocadura del Río Turbio, hasta su desembocadura en el Lago de Chapala, incluye la subcuenca del Río Duero y el Río Celio, el Lago de Camecuaro, la antigua Ciénega de Zamora, los manantiales de Orandino, El Platanal y La Luz.

G.- Zirahuen (ZIR): Es un lago endorreico, de aproximadamente 970 hectáreas de extensión, se considera el lago más joven de la zona. Aparentemente formado por un flujo de lava que bloqueó la salida de un antiguo río. Está representado por una cuenca muy pequeña y su tributario principal es el Río La Palma que se alimenta por los manantiales que desembocan en la lagunita de las Condenpas, cerca del poblado de Opopo (Correa, 1978). Este conjunto se considera una de las zonas discretas para esta investigación.



- A.- Zacapu (ZAC)
- B.- Chapala (CHA)
- C.- Santiago (SAN)
- D.- Alto Lerma (LER-A)
- E.- Medio Lerma (LER-M)
- F.- Bajo Lerma (LER-B)
- G.- Zirahuen (ZIR)
- H.- Pátzcuaro (PAT)
- J.- Balsas (BAL)
- K.- Cotija (COT)
- L.- Ameca (AME)
- M.- Cuitzeo (CUI)
- N.- Armería-Ayuquila (AYU)
- O.- Coahuayana-Tamazula (CUT)
- P.- Pánuco (PAN)
- Q.- Valle de México (VME)
- R.- Mezquital (MEZ)
- S.- Purificación-Marabasco (PUM)

Figura 8.- Regionalización propuesta para la presente investigación, cada región biogeográfica independiente es indicada con un color diferente y una letra. Los numeros corresponden a: 1) Río Verde, 2) Lago Atotonilco y 3) Río San Juan del Río.

H.- Pátzcuaro (PAT): Es un lago endorreico, con aproximadamente 9000 hectáreas de extensión, no cuenta con tributarios importantes y es principalmente alimentado por el aporte estacional de lluvia y de los numerosos manantiales. Como resultado de su geología y su vinculación directa con el Cinturón Volcánico Transmexicano, está enmarcado por montañas, las cuales determinan su topografía accidentada (Chacón, 1993). A esta área la hemos delimitado como el Lago de Pátzcuaro y tributarios, y los manantiales de Chapultepec en Rancho el Molino; la consideramos como una región independiente debido a sus características endorreicas y a su ictiofauna particular.

J.- Balsas (BAL): Es una de las cuencas más grande de México aunque su descarga es pequeña, con el 4.5% del total nacional (Tamayo & West, 1964). Su cauce principal tiene una extensión aproximada de 840 kilómetros, nace en el Volcán La Malinche en el estado de Tlaxcala y desemboca en el Océano Pacífico, en las inmediaciones de Lázaro Cárdenas, Michoacán. Corre de este a oeste, bordeando los márgenes del Cinturón Volcánico Transmexicano, la Sierra de Oaxaca y la Sierra Madre del Sur, se alimenta por tributarios que drenan las aguas de las altas montañas y mesetas. Uno de sus afluentes principales es el Río Atoyac, que nace en el estado de Puebla; otros tributarios importantes son los Ríos Nexpa, Amacuzac, Mezcala, Zitácuaro, Tuxpan, el Marqués y Tepalcatepec (Tamayo y West, 1964). Estos ríos se nutren de arroyos que nacen en la parte mas alta de las montañas, y en ocasiones representan corrientes que han sido capturadas por el Balsas debido a la erosión que éste ejerce en las laderas de las cordilleras, como es el caso de los ríos Cupatitzio, Tuxpan, Hidalgo y Ario de Rosales. Esta cuenca drena parte de los estados de Puebla, Morelos, Tlaxcala, Oaxaca, Guerrero, Michoacán y México. La hemos clasificado como una región independiente debido a que es una cuenca bien delimitada, con ictiofauna característica y es el limite sur de la distribución de la subfamilia Goodeinae.

K.- Cotija (COT): Aunque algunos autores consideran esta zona como parte del Balsas; enseguida se explica la razón de considerarla en el presente estudio como una área independiente. Esta región es también conocida como el Valle de Tocumbo; está comprendida entre los poblados de los Reyes, Tocumbo y Cotija. Antiguamente estuvo constituida por una serie de pequeños cuerpos de agua

endorreicos que fueron artificialmente drenados al Río Balsas mediante la construcción de canales con fines agrícolas (Barbour, 1973). Dentro de Cotija incluimos a los Ríos de los Reyes, Tocumbo y Cotija, así como el Lago de San Juanico. Autores como Álvarez, (1963) y Barbour, (1973) han señalado la ausencia de fauna balseana en la zona (v. gr *Ilyodon* spp); en cambio han denotado su similitud con la fauna lermense (v. gr. *Chapalichthys* spp). Por todo ello hemos decidido mantenerla como una zona independiente a estudiar.

L.- Ameca (AME): Representada por la cuenca del Río Ameca, nace en la Sierra de la Primavera en el estado de Jalisco y desemboca en el Océano Pacífico en Bahía de Banderas. La cuenca se forma por las aguas que escurren de los municipios de Etzatlán y Ameca y de la recolección de las aguas de los Ríos Tula y Teuchitlán. Ya formado como un río de importante caudal, constituye el límite entre los estados de Jalisco y Nayarit (Tamayo & West, 1964). En esta región se incluyen otros tributarios de importancia para la biogeografía de los goodeidos como son los ríos Guachinangillo, Teuchitlán, Las Bolas, Potrero Grande y Arroyo Magdalena, así como numerosos manantiales distribuidos en la zona como, Teuchitlán, Buenos Aires, Tala y Ahuisculco, y las presas Agua Prieta y De La Vega. Por ser una cuenca independiente y presentar 10 especies de la subfamilia Goodeinae (incluyendo 5 endemismos), la reconocemos como una zona discreta para el presente estudio.

M.- Cuitzeo (CUI): Es un lago originalmente endorreico, de aproximadamente 30,000 hectáreas de extensión, se ubica en la región norte del estado de Michoacán y suroeste del estado de Guanajuato. En esta región se incluyen: Ex hacienda Guadalupe, Río Queréndaro y sus tributarios, Manantiales y canales de Indaparapeo y Alvaro Obregón, La Maiza, Cointzio y el Valle de Morelia, este último es drenado por el Río Grande de Morelia, el cual nace en la sierra de Mil Cumbres al norte de Tacámbaro y recibe en su camino el aporte de numerosos tributarios como el del manantial la Mintzita, Arroyo Loma Caliente, Arroyo Atécuaro y de la presa de Cointzio (Correa, 1978). Debido a su historia geológica y a su composición faunística la hemos considerado una zona biogeográfica independiente.

N.- Armería-Ayuquila (AYU): Presenta una extensión aproximada de 290 km, nace en las sierras de Tapalpa, Quila y Manantlán, para desembocar en el Océano Pacífico al Sur de la ciudad de Armería en el estado de Colima. Su cauce corre a través de los estados de Jalisco y Colima, en el primero es llamado Río Tuxcacuesco, recibiendo diferentes afluentes en su recorrido como lo son los Ríos Autlán, San Pedro, Apozol, Jiquilpan, Tecomates y Ayuquila (CNA, 1990). Debido a que dicha cuenca se encuentra enclavada entre tres importantes regiones fisiográficas: el Cintura Volcánico Transmexicano, la Sierra del Sur de Jalisco y la Sierra Madre Occidental y a su ictiofauna característica, la hemos considerado una región discreta e independiente.

O.- Coahuayana-Tamazula (CUT): El cauce del río recorre aproximadamente 203 km desde su nacimiento en las inmediaciones de la ciudad de Mazamitla hasta su desembocadura en Boca de Apiza, en el estado de Michoacán. En el estado de Jalisco recibe el nombre de río Tuxpan y río Tamazula. Pasando el poblado de Tamazula, se une al cauce principal, denominado Río Coahuayana, constituyendo los límites entre el estado de Michoacán y Colima (CNA, 1990). En su camino recibe diferentes afluentes, en los que destaca los ríos Pihuamo, Guzmán y Naranjo. Esta cuenca presenta dos endemismos y una ictiofauna característica, por lo que es reconocida como una zona biogeográfica independiente.

P.- Pánuco (PAN): Es una de las cuencas más grandes de México (Tamayo & West, 1964) . La mayoría de sus aguas provienen del noreste del Altiplano Mexicano, drenando los estados de Tlaxcala, México, Guanajuato, San Luis Potosí, Veracruz, Tamaulipas, Hidalgo, Querétaro y Nuevo León y desembocando en el Golfo de México en los límites del estado de Veracruz y Tamaulipas. Presenta un gran número de afluentes, dentro de los que destacan los ríos Moctezuma, Tula, Verde y San Juan. En la actualidad, el Río Pánuco, tiene conexión con el Valle de México a través de tres obras hidráulicas artificiales, el Tajo de Nochixtongo, construido a principios del siglo XVI y conectando al río Cuautitlan (Valle de México) con el Río Tula, el cual es un tributario del río Moctezuma, que a su vez es efluente del río Panuco, el drenaje profundo de la Ciudad de México y el Gran Canal de México (Tamayo & West, 1964). Otros tributarios a tomar en cuenta es el Río Estorax, que drena la Meseta de San Luis

Potosí, los ríos Tempoal, Santa María-Tamuil, Verde y El Salto. Así mismo, se incluyen manantiales y arroyos de importancia en la distribución de los Goodeinae, los cuales desembocan en algunos de los afluentes del Río Pánuco, tal es el caso del Río Tierra Quemada, los arroyos Illescas y Jesús María, los manantiales Venados y Moctezuma, Laguna de la Media Luna y Presa Jesús María. Debido a su ictiofauna característica y a su importancia en la biogeografía de la ictiofauna de la Mesa Central de México, la hemos considerado como una región independiente.

Q.- Valle de México (VME): Representado por la cuenca endorreica del Valle de México, de aproximadamente 9,560 km², la cual abarca parte de los estados de México, sur del estado de Hidalgo, sureste de Tlaxcala y la totalidad del Distrito Federal. Actualmente dicha cuenca esta unida al Río Pánuco por el tajo de Nochixtongo, el drenaje profundo y el trasvase al Moctezuma o Gran Canal de México. Antes que fuera drenado por completo, el Lago del Valle de México era uno de los lagos interiores mas grandes del país. A principios del siglo XX este lago se reduce a pequeños cuerpos de agua aislados, entre los que destacan el lago salino de Texcoco y el lago de Xochimilco-Chalco, en la región sur, mientras que en la región norte encontramos los lagos salinos de Zumpango y Xaltocan, además de la Ciénega de Tláhuac y el Lago de Chapultepec (Tamayo & West, 1964).

R.- Mezquital (MEZ): El Río Mezquital drena al Pacífico y llega a la Sierra Madre Occidental, donde ha erosionado la Meseta Central y ha capturado numerosos cuerpos de agua. El Río Mezquital captura ríos en la cercanías de la ciudad de Durango en la superficie del altiplano; tales cuerpos de agua son: Poanas, Súchel, Tunal, entre otros, mismos que son alimentados por manantiales como el del Toboso, Guadalupe Aguilera, Amado Nervo y Los Berros. El Río Mezquital corre a través de una profunda barranca antes de desembocar en las costas de Nayarit, donde toma el nombre de Río San Pedro. En este Río se distribuye un género endémico *Characodon*, el cual es identificado por diferentes autores como el clado más basal de los Goodeinae y el que se distribuye más al norte (Webb, *et al.* y Doadrio & Domínguez, 2004), por lo que, en el presente estudio, es considerado como una región discreta.

S.- Río Purificación y Marabasco (PUM): Estos ríos están representados por dos pequeñas cuencas de la Costa del Pacífico en los Estados de Jalisco y Colima. El Río Purificación nace en la Sierra de Manantlán y Cacoma, corre por una serie de Valles drenando las Serranías y Montañas de los Municipios de Purificación, Hermenegildo Galeana y La Huerta, hasta desembocar en las cercanías de la Bahía de Tenacatita. Por su parte el Río Marabasco nace en el corazón de la Sierra de Manantlán, drenando además la Sierra de Perote, continúa su curso por una serie de valles, para desembocar en las cercanías de la Bahía de Barra de Navidad. En esta localidad se incluyen los ríos Cuzalapa, La Rosa y Tecolote. Debido a la presencia de dos especies de goodeidos, una de ellas endémica y el aislamiento que han sufrido estas dos cuencas con respecto a los ríos Ayuquila-Armería y Ameca, las hemos considerado como regiones discretas independientes.

6.2. Los Goodeinae en cuerpos de agua de la Mesa Central

En el periodo comprendido entre Junio del 2002 y Enero del 2004, se visitaron 247 localidades, aunque sólo en 114 se colectaron miembros de la subfamilia Goodeinae, pertenecientes a 16 géneros, 38 especies y 215 poblaciones naturales (Apéndice 1 y Fig. 10). Se contaba con registros históricos de otras 129 localidades, pero en ellas no se colectaron especímenes de esta subfamilia; sin embargo, 13 de ellas, y otras cuatro que no fueron visitadas, se consideraron en el análisis biogeográfico después de corroborar la identificación del material biológico depositado en las colecciones científicas de referencia. Todas las localidades muestreadas estuvieron comprendidas dentro de la Mesa Central de México, abarcando los estados de Durango, Zacatecas, Aguascalientes, Nayarit, San Luis Potosí, Querétaro, Jalisco, Estado de México, Guanajuato, Morelos, Puebla, Michoacán, Hidalgo, Colima y Guerrero. Con el esfuerzo de colecta realizado en el presente estudio y la información obtenida de las colecciones científicas quedó cubierta la toma de muestras en el 95% de las zonas de distribución de la subfamilia Goodeinae.

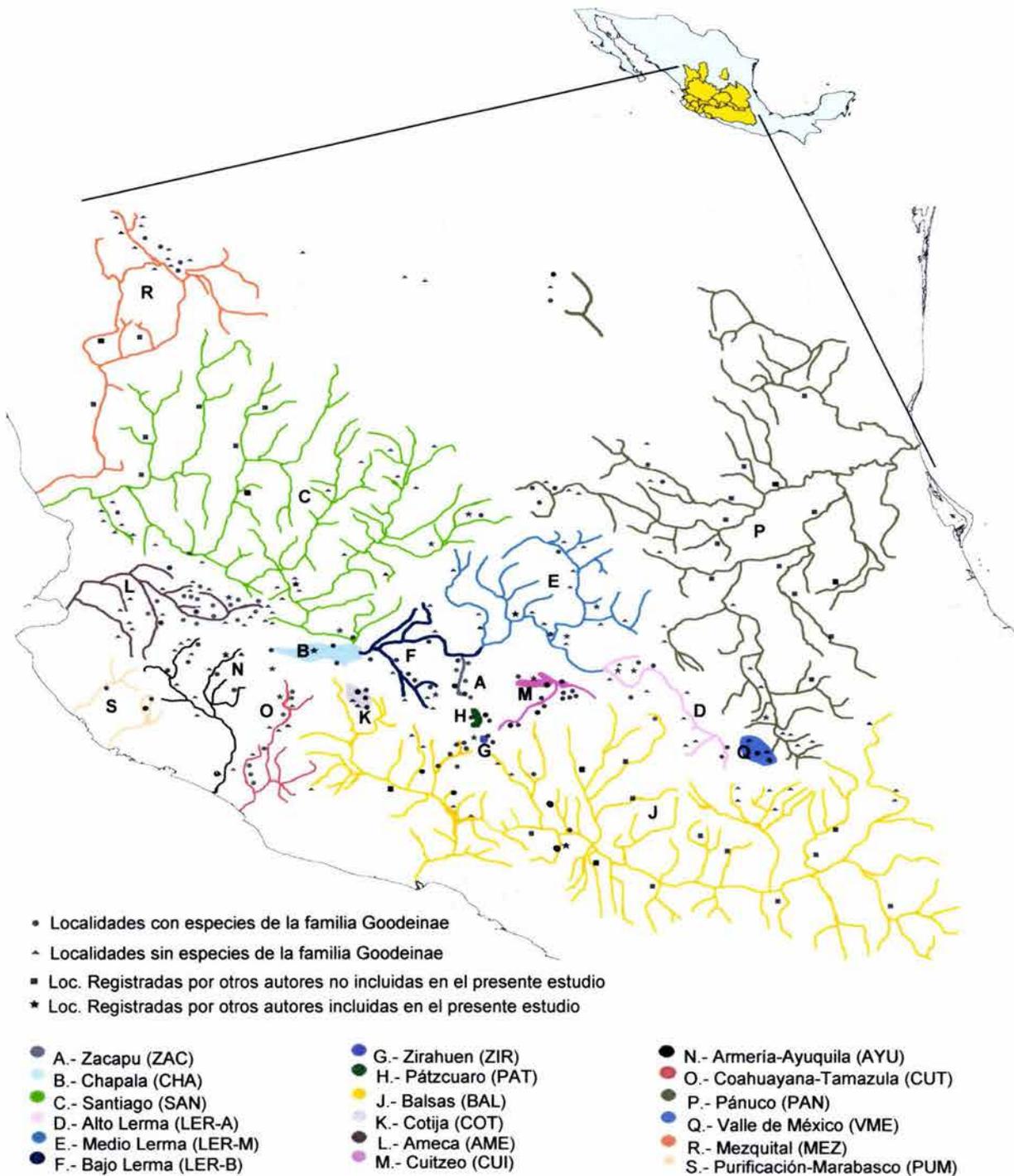


Figura 9.- Localidades analizadas en la zona de estudio; en círculos se muestra las localidades visitadas donde se colectaron especies de la subfamilia Goodeinae y que se incluyen en el apéndice 1; los triángulos corresponden a localidades visitadas donde no se colectaron especies a pesar de que en algunas de ellas se tenían registros previos, no son incluidas en el estudio biogeográfico; los cuadrados representan los registros encontrados en colecciones científicas, pero que no fueron incluidos ya sea por no estar registrados miembros de la subfamilia Goodeinae o bien porque las especies registradas fueron colectadas en el presente estudio en otras zonas de la región biogeográfica correspondiente; los rombos representan las localidades registradas por otros autores donde se registran especies de Goodeinae, las cuales fueron visitadas y no se colectaron las especies registradas, sin embargo se pudo corroborar el registro en las colecciones científicas, estas si fueron incluidas en el presente trabajo.

Una vez revisado el material colectado, y posterior a una extensa revisión bibliográfica de la taxonomía del grupo, se elaboró una lista en la cual se presentan las especies de la subfamilia Goodeinae reconocidas por diferentes autores y las reconocidas en el presente estudio (Tabla 1). De las 49 especies descritas hasta la fecha, nosotros consideramos solo 42, así las cinco especies del género *Goodea* quedan reducidas a dos de acuerdo a lo discutido por Webb (1998) y Doadrio & Domínguez (2004); se incluye una especie de *Allotoca* aun no descrita y presentada en el trabajo de Doadrio & Domínguez (2004); *Ilyodon amecae* e *I. xantusi* son consideradas como no válidas por Webb (1988) y Doadrio & Domínguez (2004); *Girardinichthys imeldae*, recientemente descrita por Radda & Meyer (2003), no la incluimos por considerar su descripción incorrecta basados en los estudios de Moncayo (1993); por último, *Xenoophorus exsul* descrita por Hubbs y Turner (1939) la consideramos sinónimo de *X. captivus*, de acuerdo con Hieronimus (1995). Las especies *Characodon garmani*, *Zoogoneticus tequila* y *Skiffia francesae* son consideradas como extintas en la naturaleza, y por lo mismo no fueron colectadas en el presente estudio; sin embargo, las dos últimas fueron incluidas en el análisis biogeográfico, ya que se cuenta con una población reproductiva en el Laboratorio de Biología Acuática de la UMSNH, con lo que se corroboró su identidad taxonómica. El orden de las especies presentado en las diferentes tablas y apéndices corresponde con el arreglo presentado en la hipótesis filogenética de Doadrio y Domínguez (2004) para la subfamilia o bien se hizo el arreglo en orden alfabético.

Tabla 1. Lista de las especies descritas hasta el momento, así como las reconocidas por diferentes autores. En la última columna aparecen las especies tomadas en cuenta en el presente trabajo.

Especies descritas	Espinosa <i>et al.</i> 1993	Wishnat 1993	Dawes 1995	Webb 1998	Doadrio & Domínguez 2004	Presente trabajo
<i>Allodontichthys hubbsi</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Allodontichthys polylepis</i>	X	X		X	X	X
<i>Allodontichthys tamazulae</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Allodontichthys zonistius</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Alloophorus robustus</i>	X	X	X	X	X	X

<i>Allotoca catarinae</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Allotoca diazi</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Allotoca dugesi</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Allotoca goslinae</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Allotoca maculata</i>	X		X	X	X	X
<i>Allotoca meeki</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Allotoca regalis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Allotoca sp</i>					X	X
<i>Allotoca zacapuensis</i>					X	X
<i>Ameca splendens</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Ataeniobius toweri</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Chapalichthys encaustus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Chapalichthys pardalis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Chapalichthys peraticus</i>	X	X			X	X
<i>Characodon audax</i>	X		X	X	X	X
<i>Characodon garmani</i>	X		X			X
<i>Characodon lateralis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Girardinichthys imeldae</i>						
<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	X		X	X	X	X
<i>Girardinichthys viviparus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Goodea atripinnis</i>	X	X		X	X	X
<i>Goodea gracilis</i>	X	X	X		X	X
<i>Goodea luitpoldi</i>	X		X			
<i>Goodea martini</i>			X			
<i>Goodea xaliscone</i>			X			
<i>Hubbsina turneri</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Ilyodon amecae</i>			X		X	
<i>Ilyodon cortesae</i>						X
<i>Ilyodon furcidens</i>	X		X	X		X
<i>Ilyodon lennoni</i>	X		X			X
<i>Ilyodon whitei</i>	X	X		X	X	X
<i>Ilyodon xantusi</i>	X	X				

<i>Skiffia bilineata</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Skiffia francesae</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Skiffia lermae</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Skiffia multipunctatus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Xenoophorus captivus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Xenoophorus exsul</i>						
<i>Xenotaenia resolanae</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Xenotoca eiseni</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Xenotoca melanosoma</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Xenotoca variata</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Zoogonecticus quitzeensis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Zoogonecticus tequila</i>				X	X	X

Tomando en cuenta las 114 localidades donde se colectaron especímenes de 40 de las 42 especies reconocidas para la subfamilia Goodeinae (Fig. 10) y las 17 registradas en colecciones científicas e incluidas en el presente trabajo (Apéndice 1), y basándonos en el arreglo taxonómico (Tabla 1), así como en la regionalización por unidad biogeográfica propuesta en esta investigación, se construyó una tabla de presencia/ausencia por región biogeográfica independiente (Tabla 2). Asimismo, en la tabla se incluyó información sobre la distribución histórica de las especies tratadas. Cabe resaltar que a partir de los ejemplares colectados se establecieron poblaciones reproductivas que se encuentran en el Laboratorio de Biología Acuática de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, bajo la responsabilidad del autor de la presente tesis, o bien, los ejemplares preservados, fueron incluidos en el catálogo de la Colección de Peces de la Universidad Michoacana, bajo los números de catálogo y especificaciones presentadas en el apéndice 1.

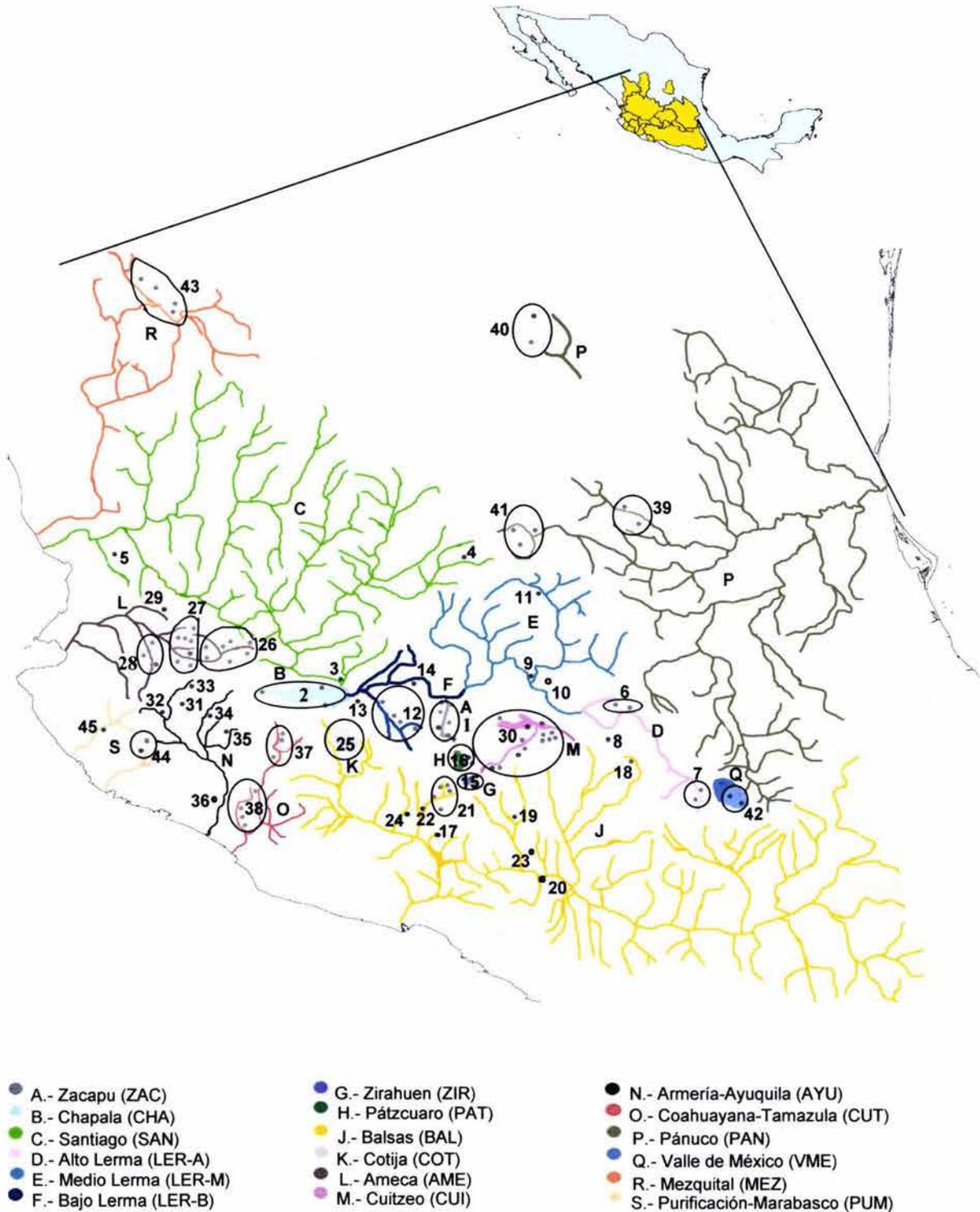


Fig. 10. Zonas colectadas en la presente investigación para la subfamilia Goodeinae. Los números representan la zona de colecta las cuales pueden representar mas de una localidad, dichos números se corresponden con lo presentado en el apéndice 1. Acrónimo de la cuenca y números que le corresponden en el mapa: ZAC (1), CHA (2), SAN (3,4,5), LER-A (6,7), LER-M (9,10,11), LER-B (12, 13, 14), ZIR (15), PAT (16), BAL (17,18,19,20,21,22,23,24), COT (25), AME (26,27,28,29), CUI (30), AYU (31,32,33,34,35,36), CUT (37,38), PAN (39,40,41), VME (42), MEZ (43), PUM (44,45).

Tabla 2. Presencia de las especies reconocidas en el presente estudio en las 18 regiones biogeográficas independientes, las especies colectadas se indican con 1, mientras que las especies con registros históricos que no fueron colectadas, pero que fueron corroborados con material de colecciones científicas se muestran con una X. Se presenta el registro histórico y actual, tanto de el número de especies por región biogeográfica como del número de regiones que ocupa u ocupó cada especie.

Especies	Cuencas																		total actual	total histórica	
	ZAC	CHA	SAN	LER A	LER M	LER B	ZIR	PAT	BAL	COT	AME	CUI	AYU	CUA	PAN	VME	MEZ	PUR			
<i>A. hubbsi</i>														1						1	1
<i>A. polylepis</i>											1									1	1
<i>A. tamazulae</i>														1						1	1
<i>A. zonistius</i>													1							1	1
<i>A. robustus</i>	1	1	X		X	1	X	1	1	1		1								7	10
<i>A. catarinae</i>										1										1	1
<i>A. diazi</i>								1												1	1
<i>A. dugesi</i>		X	X		1	1	1	1				1								5	7
<i>A. goslinae</i>											1									1	1
<i>A. maculata</i>											1									1	1
<i>A. meeki</i>							1													1	1
<i>A. regalis</i>										1										1	1
<i>A. sp</i>											1									1	1
<i>A. zacapuensis</i>	1																			1	1
<i>A. toweri</i>															1					1	1
<i>A. splendens</i>											1									1	1
<i>C. encaustus</i>		1	1			1														3	3
<i>C. pardalis</i>										1										1	1
<i>C. peraticus</i>										1										1	1
<i>C. audax</i>																	1			1	1
<i>C. garmani</i>																				0	1
<i>C. lateralis</i>																	1			1	1
<i>G. multirradiatus</i>				1					1											2	2
<i>G. viviparus</i>															X	1				1	2
<i>G. atripinis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1							12	12
<i>G. gracilis</i>															1					1	1
<i>H. turneri</i>	1				X							X								1	3
<i>I. cortesae</i>									1											1	1
<i>I. furcidens</i>											1		1					1		3	3
<i>I. lennoni</i>									1											1	1
<i>I. whitei</i>									1					1						2	2
<i>S. bilineata</i>					1							1								2	2
<i>S. francesae</i>											X									0	1
<i>S. lermæ</i>	1			1	X		X	1				1								3	6
<i>S. multipunctata</i>		X	X			1														1	3
<i>X. captivus</i>															1					1	1
<i>X. eiseni</i>			1								1			1						3	3
<i>X. melanosoma</i>		X									1		X	X						1	4
<i>X. resolanae</i>																		1		1	1
<i>X. variata</i>	1	1	1	1	1	1						1			1				8	8	
<i>Z. quitzeoensis</i>	1				X	1					1	1	X							4	6
<i>Z. tequila</i>												X								0	1
total histórica	7	7	7	4	8	7	5	5	6	5	12	8	5	5	5	1	2	2			
total actual	7	4	4	3	4	7	3	5	6	4	10	7	3	4	4	1	2	2			

6.3. Análisis biogeográfico

Los resultados antes presentados fueron tomados como base para los análisis biogeográficos, por lo que, como ya se señaló, se consideraron 18 regiones biogeográficas independientes (Fig. 8); así mismo, se tomó como base el arreglo taxonómico presentado en la tabla 2, donde se consideran 42 especies. La hipótesis filogenética presentada por Doadrio & Domínguez (2004) es la que se retoma como punto de partida para realizar los análisis biogeográficos, ya que al presentar un mayor muestreo de taxones terminales (104 organismos en 39 especies), una amplia diversidad en los métodos usados (Máxima Verosimilitud, Máxima Parsimonia, Método Bayesiano y Mínima Evolución), un elevado número de caracteres (1140 pares de bases) y a que la mayoría de los especímenes estudiados provienen de organismos silvestres (incluyendo la localidad tipo), es la que consideramos la más robusta de las cuatro existentes (ver el capítulo de introducción).

Debido a que el método de BPA utiliza la filogenia de un taxa monofilético como base y a que en la hipótesis filogenética que será utilizada en la presente investigación no se incluyen los taxa *C. garmani*, *I. lennoni*, *I. cortesae* y *C. pardalis*, estas fueron excluidas también de los análisis de Cladogramas Generales de Áreas, por lo que de las 42 especies reconocidas, se tomaron en cuenta 38 de ellas para los análisis biogeográficos. Cabe señalar que estas cuatro especies son endémicas de tres regiones biogeográficas independientes, (*I. cortesae* e *I. lennoni* del Río Balsas, *C. pardalis* de Cotija y *C. garmani* del Río Nazas), es decir son autapomorfias, por lo que el excluirlas de los análisis no afectan en nada la topología de los árboles resultantes.

6.3.1.- Cladogramas taxonómicos de área.

Con el fin de describir en primera instancia la posible existencia de patrones biogeográficos, se sustituyó el taxón terminal (especies) de la hipótesis filogenética de Doadrio & Domínguez (2004), por la distribución geográfica (localidades) de cada uno de ellos (Fig. 11). Para fines prácticos, en las Figs. 12 a 15 presentamos dicha sustitución dividiendo el cladograma en grupos monofiléticos que, de acuerdo a la clasificación presentada, representan tribus. En esta segunda parte se excluyó la tribu Characodontini por estar representada por dos especies congénéricas y endémicas del Río Mezquital, Durango.

En la Fig. 11 se muestra el cladograma de área para la familia Goodeidae incluyendo especies de las dos subfamilias, Empetrichthyinae y Goodeinae. A pesar de inferir ciertas relaciones y patrones entre las áreas, este cladograma no sugiere ningún patrón biogeográfico explícito y además reconocemos que la sustitución de áreas en el cladograma taxonómico constituye una débil prueba de relaciones históricas entre las áreas. Lo único que es posible señalar a partir de éste es que el área basal en el cladograma es el Río Mezquital, el cual incluye un género endémico que está representado por dos especies, siendo además el género de distribución mas norteña de la subfamilia Goodeinae. Characodontini del Río Mezquital es el grupo hermano del resto de los Goodeinae, con la tribu Ilyodontini distribuida en cuencas costeras del pacífico y a su vez hermano del resto de Goodeini, Chapalichthyini y Girardinichthyini, principalmente distribuidos en el Altiplano Mexicano.

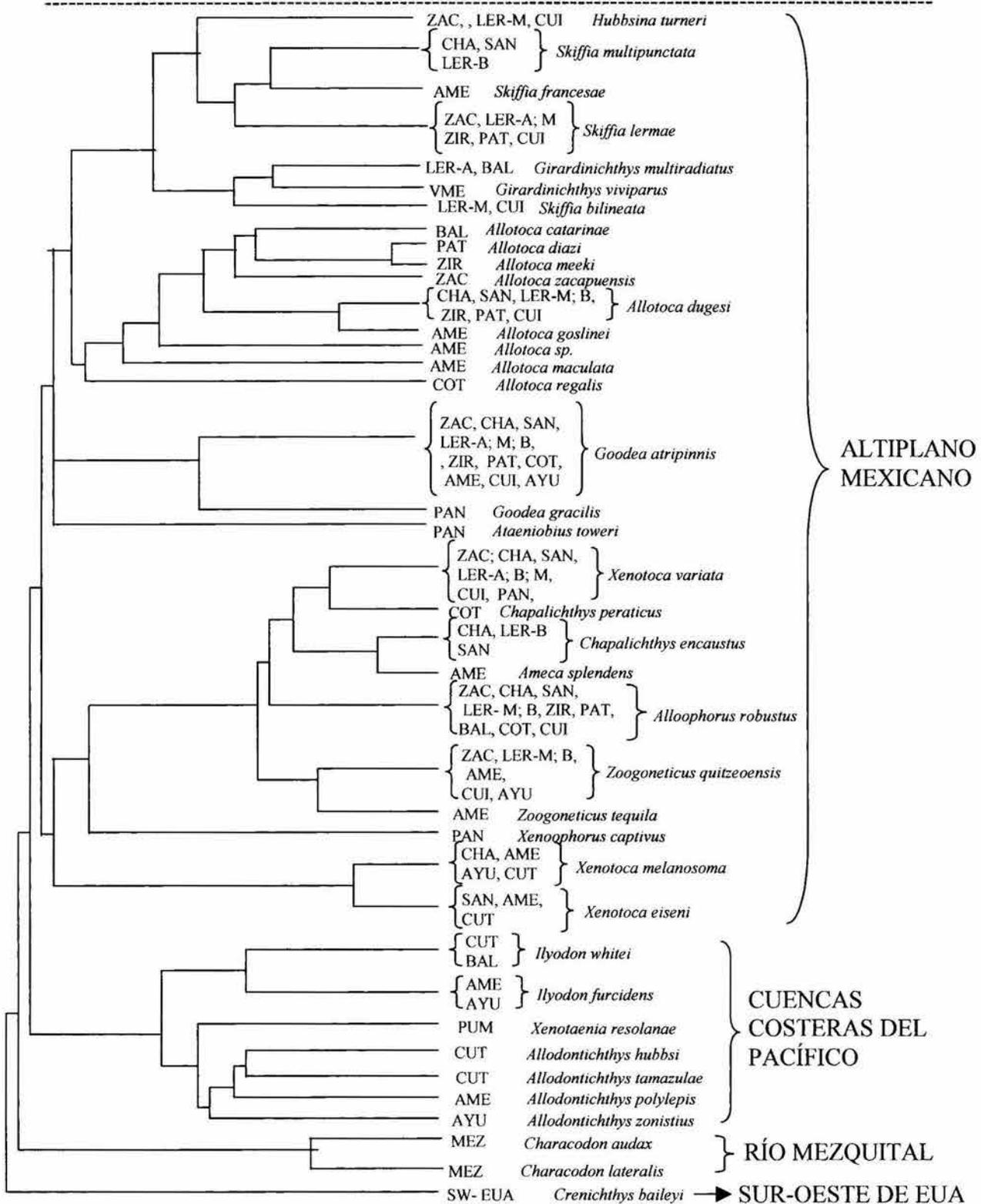


Fig.- 11 Cladograma taxonómico de los Goodeidae con la distribución geográfica sustituyendo a los taxones terminales, modificado de Doadrio & Domínguez (2004). ZAC=Zacapu, SAN=Santiago, CHA=Chapala, LER-A= Alto Lerma, LER-M=Medio Lerma, LER-B=Bajo Lerma, ZIR=Zirahuen, PAT=Pátzcuaro, BAL=Balsas, COT=Cotija, AME=Ameca, CUI=Cuitzeo, AYU=Armería-Ayuquila, CUT=Coahuayana-Tamazula, PAN=Pánuco, VME=Valle de México, MEZ=Mezquital, PUM=Purificación-Marabasco.

Tribu Girardinichthyini

La Fig. 13 representa el cladograma de área para la tribu Girardinichthyini, la cual incluye 16 especies; en terminos generales, los miembros de este clado estan distribuidos en la las cuencas del Cinturón Volcánico Transmexicano, en la región Lerma-Santiago y regiones adyacentes, con algunas excepciones dadas por especies que se distribuyen en el Río Balsas y el Río Ameca. Existen relaciones entre áreas que podrían indicar un origen común, particularmente entre los lagos Pátzcuaro y Zirahuen, Cuitzeo y Zacapu, y éstos con el Lerma Medio.

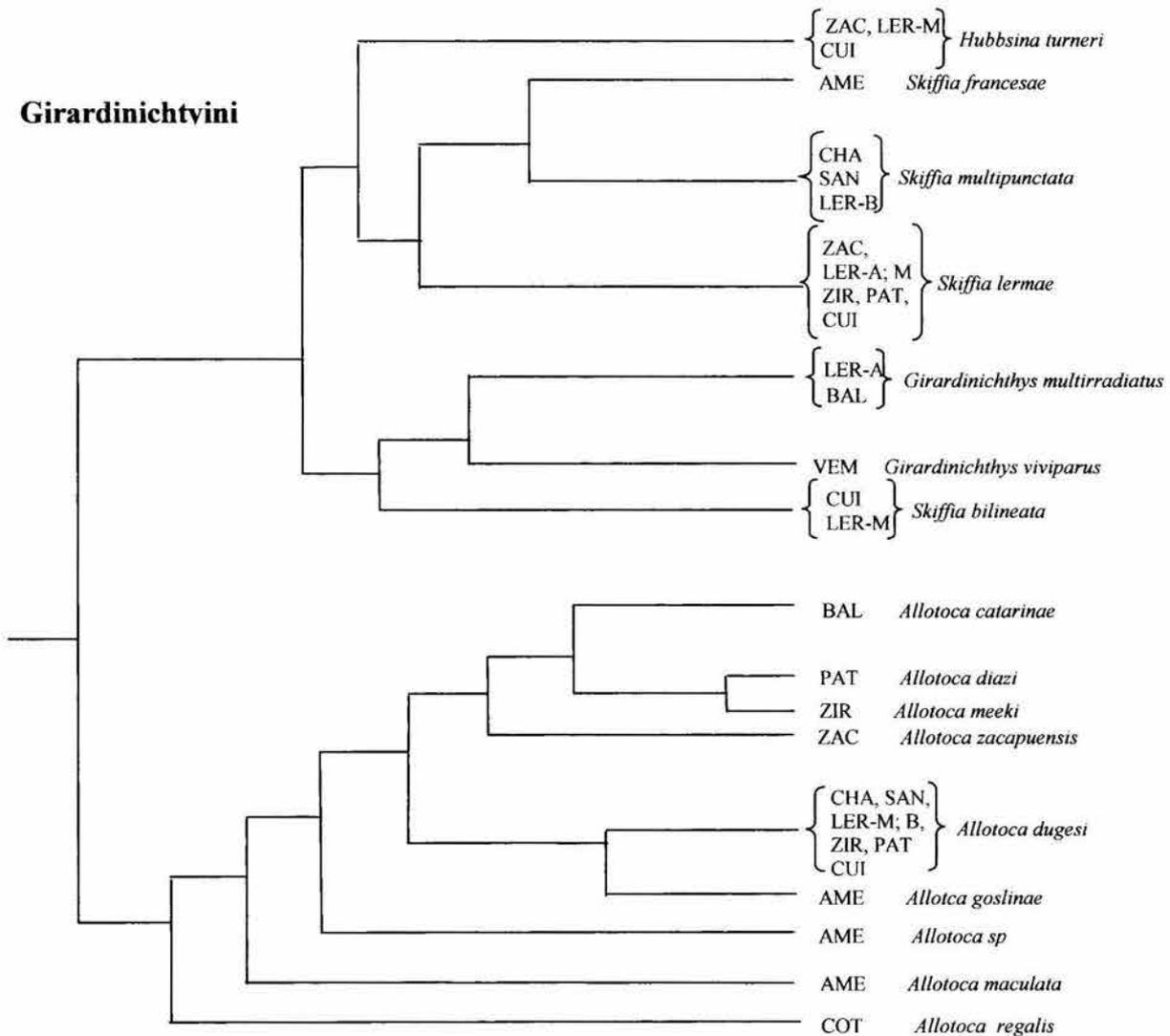


Fig. 13. Cladograma de área para la tribu Girardinichthyini modificado de Doadrio & Domínguez (2004).

Tribu Good ini

La Fig. 14 representa el cladograma taxonómico de áreas de tres especies cuyas relaciones filogenéticas no están bien resueltas en el cladograma taxonómico. Aquí se incluye a *G. atripinnis* que es la especie mas ampliamente distribuida, pues se encuentra en 12 de las 18 regiones propuestas, a lo largo de la Mesa Central de México y cuencas costeras del pacífico. Esto sugiere alta plasticidad ecológica y por ende una elevada capacidad de migración y adaptación a nuevos ambientes. En este grupo, el Pánuco aparece como grupo hermano de las demás áreas.

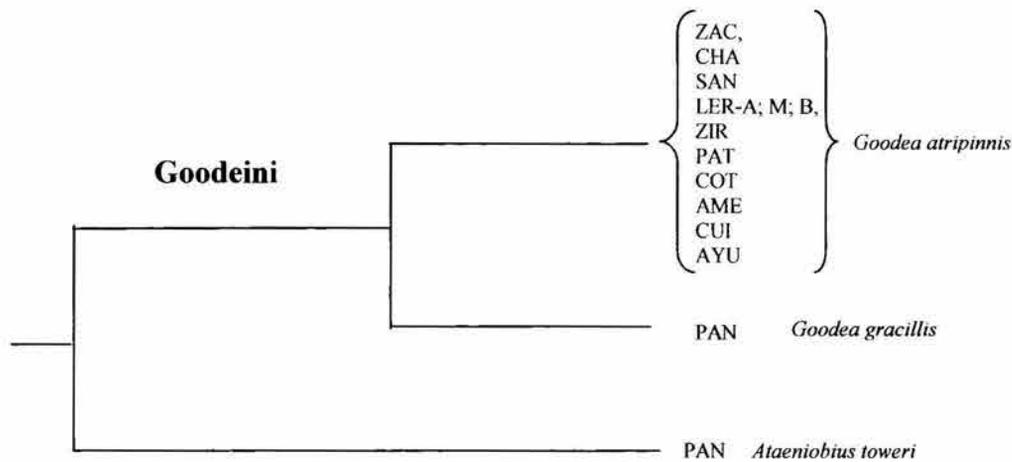


Fig. 14. Cladograma de área para la tribu Goodiini modificado de Doadrio & Domínguez (2004).

Tribu Chapalichthyini

La Fig. 15 representa el cladograma de área para la tribu Chapalichthyini, representado por seis géneros y 10 especies. Nuevamente las relaciones entre las áreas Chapala-Lerma Bajo y Santiago se hacen evidentes con la especie *Chapalichthys encaustus*, sin embargo, por contener un alto número de especies ampliamente distribuidas como *Allophorus robustus*, *Xenotoca variata* y *Zoogoneticus quitzeoensis*, no es posible recuperar un patrón general que pueda describirse a partir de este cladograma. Aquí las áreas basales están representadas por las cuencas costeras del pacífico, incluyendo el Río Ameca.

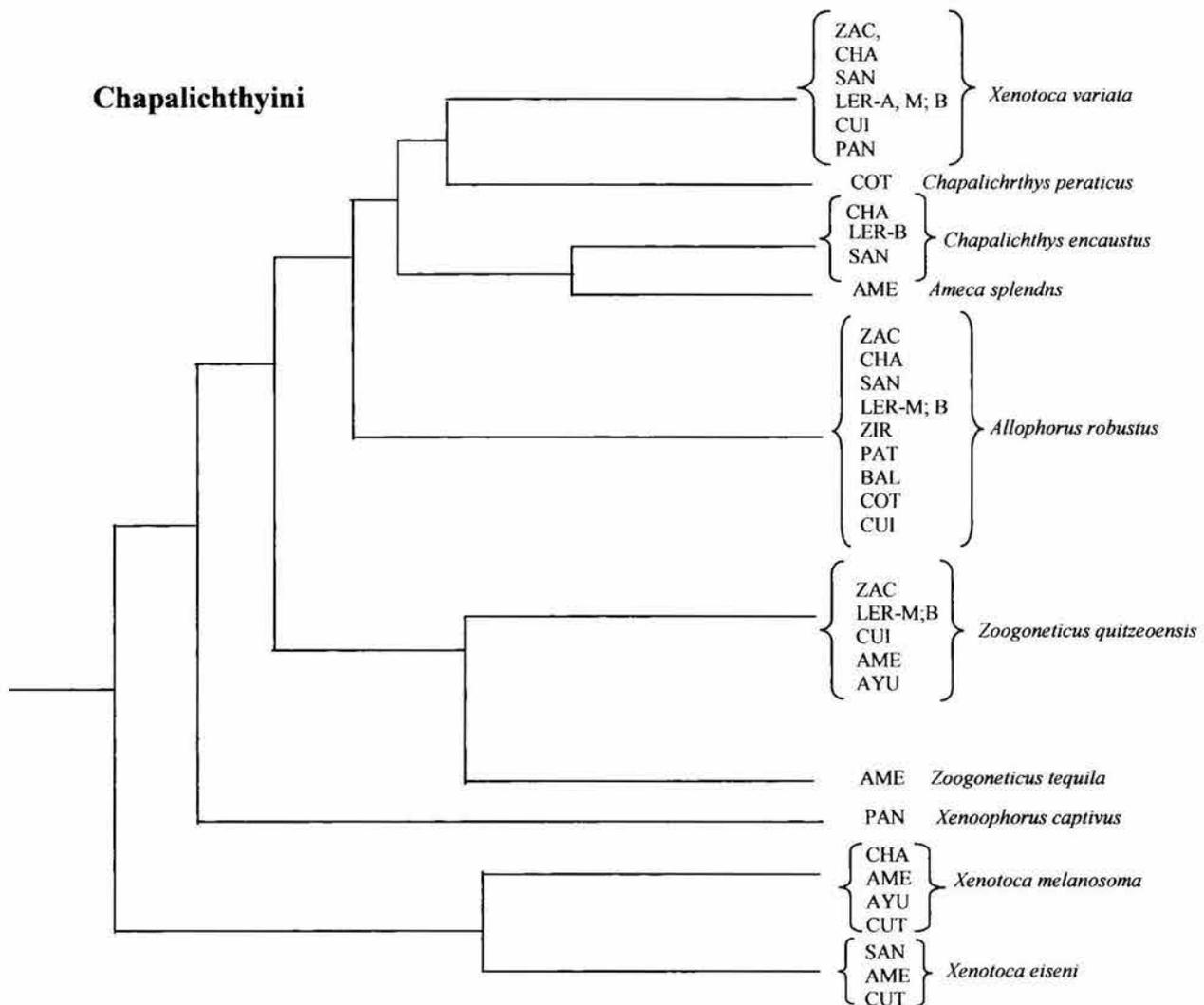


Fig. 15. Cladograma de área de la tribu Chapalichthyini modificado de Doadrio & Domínguez (2004).

6.3.2. Análisis de BPA-primario:

Un análisis de BPA robusto considera que los patrones generales de biogeografía deben incluir por lo menos tres clados monofiléticos (Green *et al.* 2002). A pesar de que en el presente trabajo se analiza la biogeografía histórica de una sola sub-familia monofilética de peces (Goodeinae), el criterio para establecer el nivel taxonómico de cada clado monofilético es variado. Por lo que las diferentes tribus identificadas para los Goodeinae en la presente investigación, son taxonomicamente homólogas a los clados utilizado por Green *et. al* (2002), donde utilizan tres clados monofiléticos dentro de la familia Poeciliidae (los grupos *Heterandria*, *Xiphophorus* y *Gambusia*) para corroborar su hipótesis biogeográfica.

Del análisis de la matriz del BPA-primario (apéndice 3) se obtuvieron nueve árboles igualmente parsimoniosos (apéndice 4), con un total de 129 pasos, un índice de consistencia de 0.574 y un índice de retención de 0.726, los cuales tienen en común el anidamiento de algunas de las áreas; las relaciones que se mantienen en los nueve cladogramas y que en el consenso estricto de este análisis de BPA primario (Fig.16) están bien apoyadas son: (Cuitzeo+Lerma Medio), (Lerma Bajo(Santiago+Chapala)), (Lerma Alto+Pánuco), (Zirahuen+Paátzcuaro) y (Purificación-Mascota(Ayuquila-Armería+Coahuayana-Tamazula)). Al igual que en el cladograma general de áreas (Fig. 11) se mantiene Mezquital como el área basal, asimismo se resuelven las relaciones entre el Valle de México con las demás áreas. El resto de las áreas en el árbol de consenso estricto resultan en una politomía basal en dos puntos del cladograma, uno de los cuales incluye las áreas Zacapu (Cuitzeo+Lerma Medio),(Lerma Bajo(Chapala+Santiago)) y Ameca y la segunda incluyendo a las áreas (Lerma Alto+Pánuco),(Zirahuen+Pátzcuaro), Balsas y Cotija (Fig. 16). Esta falta de resolución en el cladograma es el resultado de una considerable cantidad de homoplasias que no pueden ser explicadas como extinciones secundarias, lo que sugiere una relación reticulada de las áreas, lo cual no apoya el supuesto de que la historia de especiación de estos organismos y de las áreas donde habitan puede ser reducida a un solo evento de vicarianza.

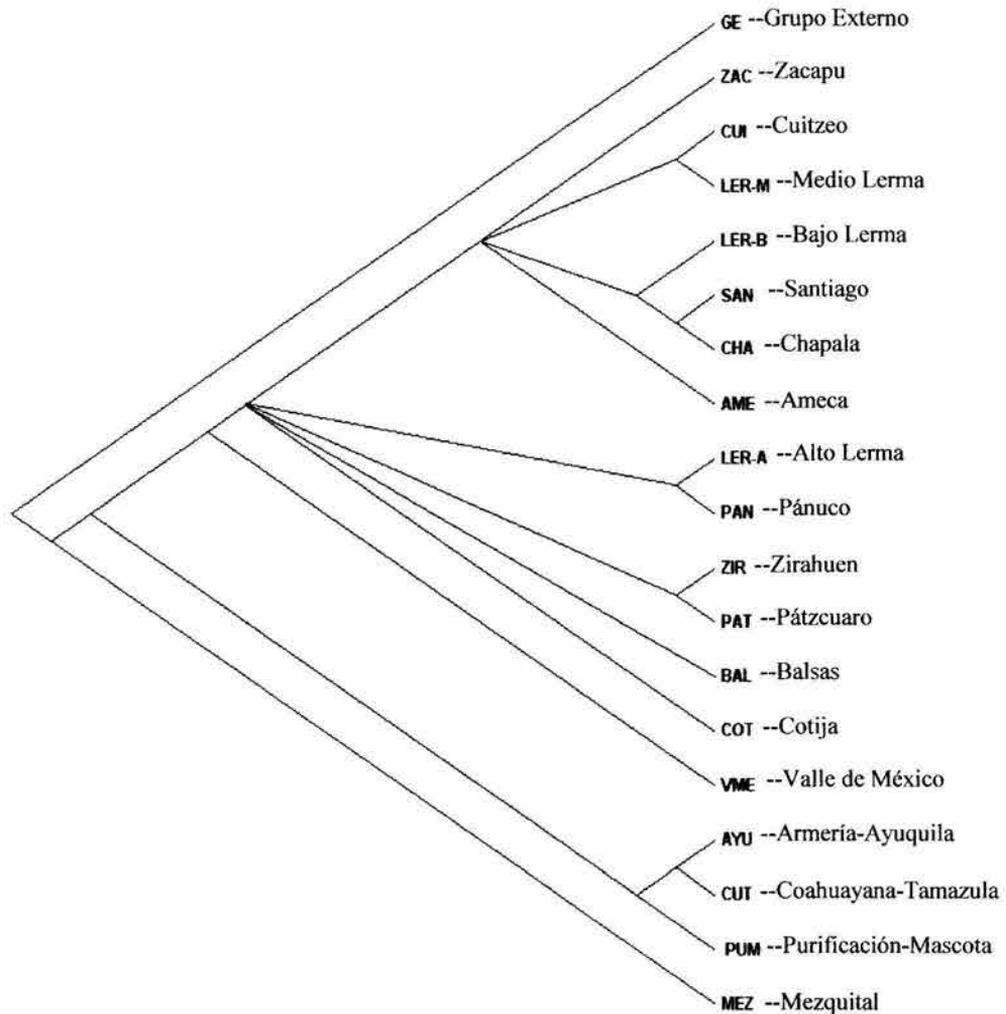


Fig. 16. Consenso estricto de 9 árboles obtenido del análisis de BPA primario.

Brooks *et al.* (2001), mencionan que el BPA-primario es útil para determinar si hay falsificación de la hipótesis nula (los patrones en biogeografía están dados por el resultado de una única historia de vicarianza para cada área) y que una sola especie que salga del patrón general (denotándose como homoplasia en el cladograma) puede falsificar la hipótesis nula. Dicha falsificación permite considerar que algunas de las áreas han surgido como resultado de eventos no relacionados con la vicarianza, pudiendo ser considerados como eventos independientes que se presentaron en diferentes periodos geológicos. Siguiendo este criterio, se optimizaron, de acuerdo con el criterio DELTRAN, los caracteres en el árbol resultante (Fig. 17), observándose una elevada cantidad de

ambigüedades, las cuales se interpretan como especies redundantes, ausentes o ampliamente distribuidas, lo que demuestra un aparente origen independiente de algunas de las especies o sus ancestros en un área determinada, rechazando así la hipótesis nula.

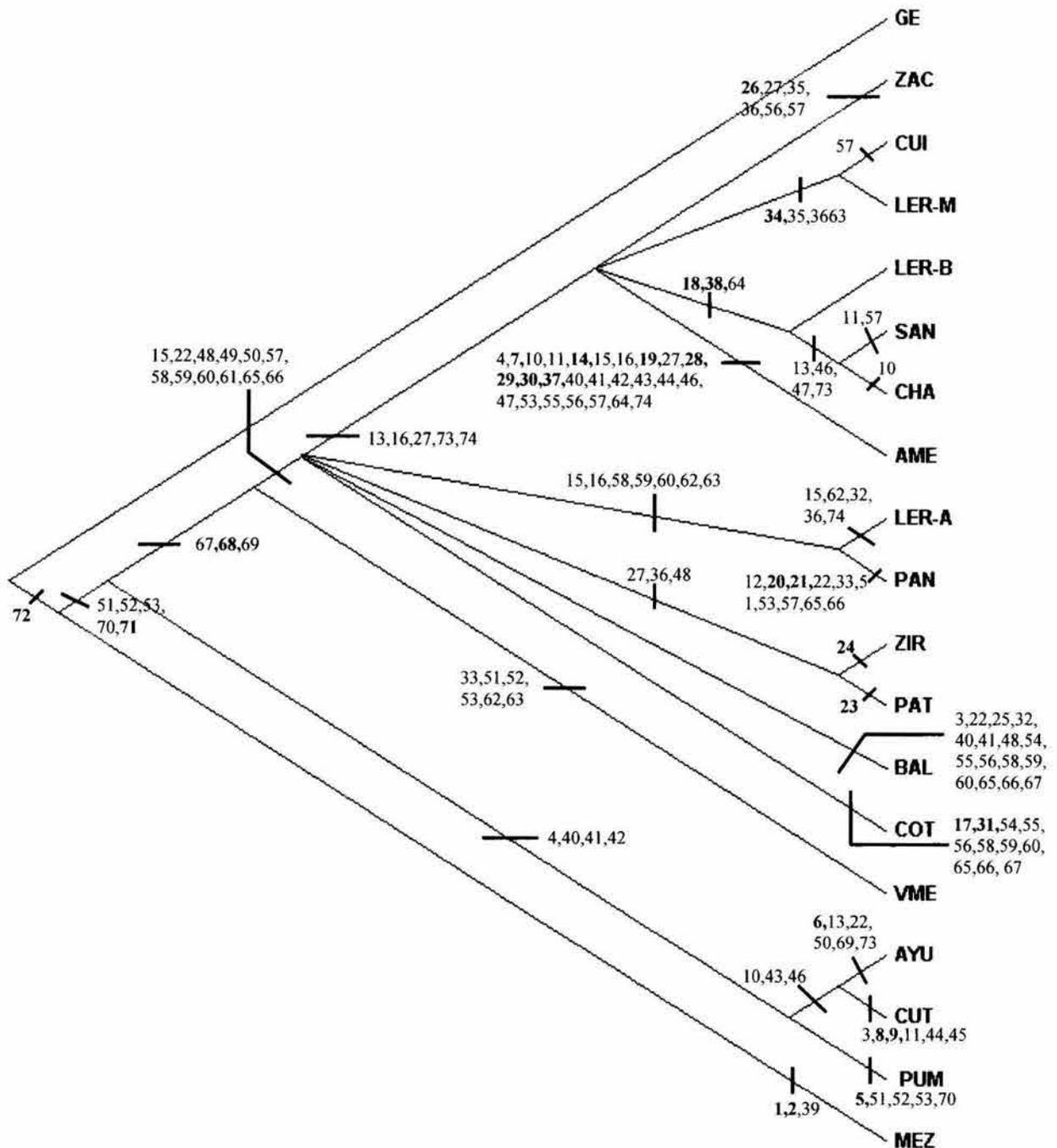


Fig. 17. Optimización de los taxones y sus ancestros en el cladograma de área, con base en DELTRAN. Los caracteres homoplásticos (especies o ancestros hipotéticos) están presentados por los números, los caracteres no homoplásticos están representados con números en negritas.

El BPA secundario permite diferenciar eventos de especiación no-vicariantes y muestra la influencia relativa de la vicarianza y la dispersión en la diversidad biológica, así como también la forma como dicha diversidad fue ensamblada (Brooks & McLennan, 2001). Con base en esto se prosiguió con el análisis de BPA secundario.

Siguiendo lo expuesto por Zink *et al.* (2000) y Brooks & McLennan (2001), respecto a que “el estudio no termina con el cladograma de áreas” y la utilización de datos adicionales, como el uso del reloj molecular o datos geológicos, son herramientas potenciales que ayudan a analizar el problema con un mayor rigor, se continuó con el análisis para la elección de las áreas a duplicar. Para ello se tomó en cuenta el mapeo de los caracteres de la Fig. 15 y se utilizó la hipótesis filogenética y el árbol del reloj molecular obtenido por Doadrio & Domínguez (2004), así como la información geológica existente para la zona (la tabla relacionando los eventos geológicos y cladogenéticos es presentada en el apéndice 7). Se decidió duplicar aquellas áreas donde se consideró existieron eventos independientes para la distribución de las especies o grupos de especies en una región biogeográfica determinada (si todos los grupos hermanos que coexisten en una de estas regiones surgieron de un mismo evento vicariante, se espera que todos los clados terminales tengan el mismo grado de divergencia).

Seis de las 18 áreas originales fueron duplicadas o triplicadas, considerando la posibilidad de que las especies que ahí habitan sean resultado de diferentes eventos. A continuación se presentan las áreas que fueron modificadas en el BPA secundario, incluyendo entre paréntesis las especies que se considera representan eventos independientes en cada una de las regiones biogeográficas: El Lerma Alto (LER-A) con dos réplicas, (*X. variata*, *G. atripinnis* y *S. lermae*) y (*G. multirradiatus*); El Río Balsas (BAL) con tres réplicas, (*Ilyodon whitei*), (*Allophorus robustus*-*Allotoca catarinae*), y (*Girardinichthys multirradiatus*); Cotija (COT) con dos réplicas, (*Chapalichthys pardalis*-*C. peraticus*), y (*Goodea atripinnis*-*Allophorus robustus*-*Xenotoca variata*); Río Ameca (AME) con tres réplicas, (*Ilyodon furcidens*-*Allodontichthys polylepis*-*Xenotoca eiseni*), (*Zoogoneticus quitzeoensis*-*Goodea atripinnis*-*Skiffia francesae*), (*Xenotoca melanosoma*-*Zoogoneticus tequila*-*Ameca splendens*-*Allotoca sp.*-*A. goslinae*-*A.*

maculata); Río Armería-Ayuquila (AYU) con dos réplicas, (*Ilyodon furcoidens*-*Allodontichthys zonistius*-*Xenotoca melanosoma*) y (*Zoogoneticus quitzeoensis*-*Goodea atripinnis*); Coahuylana-Tamazula (CUT) con dos réplicas, (*Ilyodon whitei*) y (*Xenotoca eiseni*-*Xenotoca melanosoma*-*Allodontichthys tamazulae*-*Allodontichthys hubbsi*); el Río Pánuco (PAN) con dos réplicas, (*Ataeniobius toweri*-*Xenophorus captivus*) y (*Xenotoca variata*-*Goodea gracilis*-*Girardinichthys viviparus*). Una vez decididas las áreas a duplicar se continuó con el análisis de BPA secundario.

6.3.3. Análisis de BPA secundario.

En el análisis de la matriz del BPA secundario (Apéndice 5) se obtuvo un árbol más parsimonioso de 118 pasos, con un índice de consistencia de 0.638 y un índice de retención de 0.838 (Fig. 18). Este árbol muestra que ninguna de las áreas duplicadas se agrupan entre sí, por lo que se confirma que cada una de ellas tiene una historia reticulada y que sus especies ocupantes no siempre se corresponden con un único evento vicariante.

Dentro del patrón general en el cladograma se pueden observar tres clados monofiléticos, el clado I principalmente corresponde a la fauna lermense (tribus Girardinichthyini, Goodeini y Chapalichthyini) principalmente distribuida en el Altiplano Mexicano. A su vez, este clado fue dividido en algunos subclados como son: subclado 1 (Zacapu(Cuitzeo+Lerma Medio)) formando un grupo monofilético. Las relaciones entre las áreas (Cuitzeo+Lerma Medio) es congruente con el cladograma del BPA primario; subclado 2 con las relaciones (Lerma Bajo(Santiago+Chapala) lo cual también es congruente con lo obtenido en el cladograma del BPA primario; subclado 3 (Zirahuen+Pátzcuaro), relacionadas como especies hermanas tanto en el análisis de BPA primario como en el secundario; Aameca-1, Balsas-2 y Cotija-1 (subclados 4, 5 y 6) aparecen como áreas independientes sin anidarse con ninguna otra, sin embargo su posición en el cladograma las relaciona como áreas hermanas de las anteriores; subclado 7 representado por las áreas hermanas (Lerma Alto-1+Pánuco-2); el subclado 8 determinado por el área aislada Cotija-2; el subclado 9 representado por dos cuencas costeras del pacífico (Armería-Ayuquila-2+Ameca-3); el subclado 10 representa el área Pánuco-1, caracterizado por la presencia de dos géneros

endémicos de esta región biogeográfica (*Xenophorus* y *Ateniobius*). El subclado 11 lo conforman las áreas hermanas (Valle de México (Lerma Alto-2+Balsas-3)), se caracteriza por la presencia de los miembros del género *Girardinichthys*. En general los miembros de este clado se distribuyen en el Altiplano Mexicano, como lo denota también el cladograma de áreas de la Fig. 11. El clado II es monofilético, conformado por las relaciones entre las cuencas costeras del pacífico, ((Purificación-Mascota(Armería-Ayuquila-1(Coahuayana-Tamazula-1+Ameca-2))) (Balsas-1+Coahuayana-Tamazula-2))), se caracteriza sobre todo por la presencia de miembros de la tribu Ilyodontini. Por último aparece el clado III, representando la región de Mezquital, y que al igual que en el BPA primario (Fig. 16) y el cladograma de área de la subfamilia (Fig. 11) ocupa la posición basal (Fig. 18).

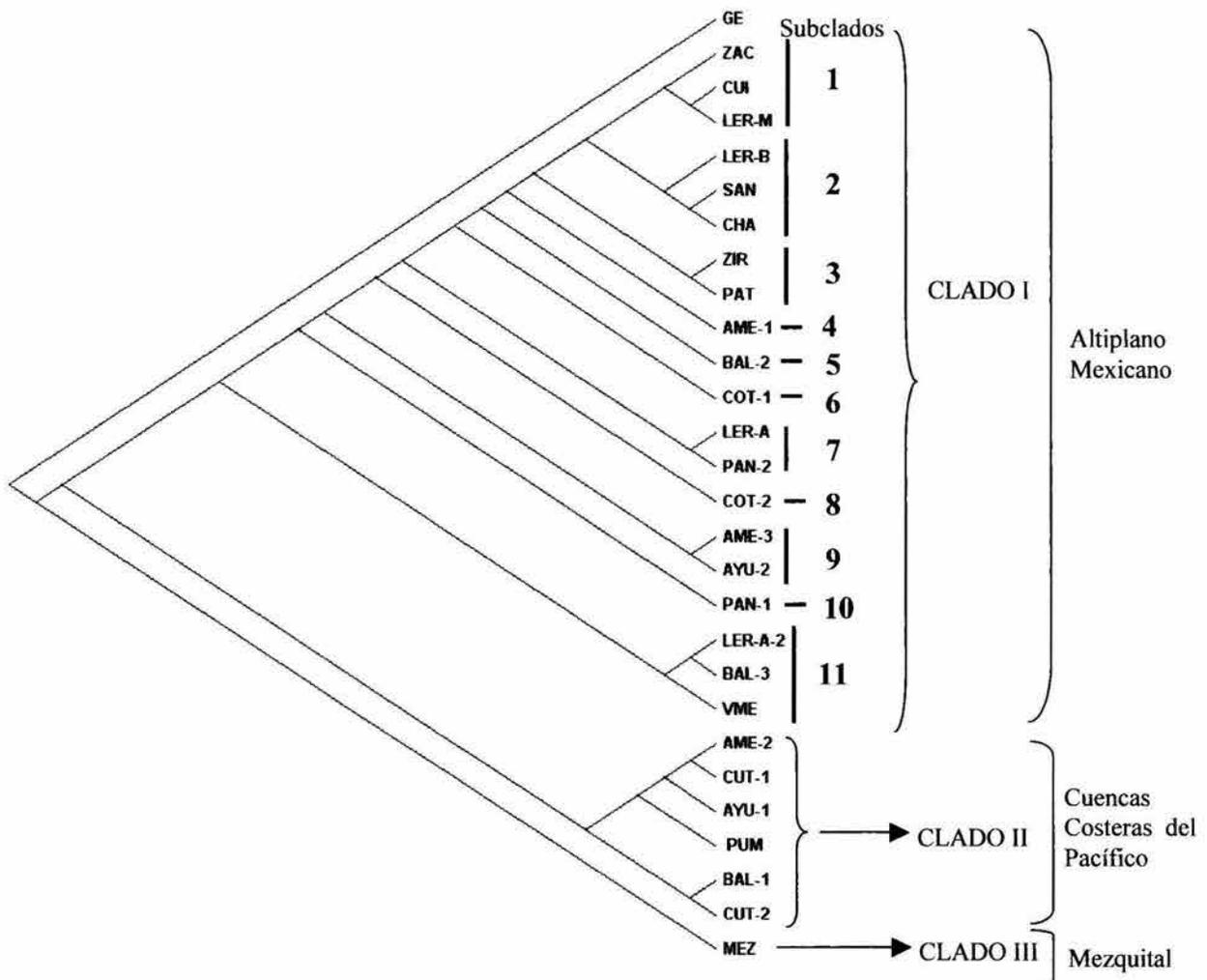


Figura 18. Cladograma más parsimonioso obtenido de la matriz de BPA secundario (Apéndice 5), con 118 pasos, índice de consistencia de 0.638 e índice de retención de 0.838. Se representan los clados y subclados encontrados de acuerdo a la congruencia existente entre los taxones distribuidos en cada región biogeográfica y el anidamiento de las áreas en el cladograma.

7. DISCUSIÓN

Evidencia biogeográfica de la familia Goodeidae.

El origen y la posible ruta de dispersión de los peces neárticos hacia la Mesa Central de México ha sido ampliamente discutida (e.g. Cyprinidae, Catostomidae e Ictaluridae) (Barbour, 1973, Echelle & Echelle, 1984 Smith & Miller, 1986, Schönhuth, 2002). En la mayoría de estos trabajos se ha postulado que las especies de peces dulceacuícolas que ocurren en el centro de México se originaron a partir de aquellas que se distribuyen en el este de Norte América, rechazándose la colonización por la vertiente Pacífica. Esto pondría en duda la relación de los Goodeinae, los cuales se distribuyen en la Mesa Central de México, con los Empetrichthyinae, que ocurren en el suroeste de Estados Unidos. Sin embargo, análisis filogenéticos de la familia Goodeidae han reafirmado la relación de grupos hermanos entre los Goodeinae y los Empetrichthyinae (Parenti 1981, Webb *et al.* 2004 y Doadrio & Domínguez, 2004).

Esta relación pone en evidencia dos explicaciones alternativas. La primera de ellas es que los Goodeinae se originaron a partir de un ancestro que se dispersó a través de la vertiente Pacífica y que en el centro de México, por la intensa actividad volcánica y tectónica, diversificó en lo que ahora constituye la subfamilia Goodeinae. Sin embargo, con los datos disponibles hasta el momento no es posible señalar la dirección de dicha colonización, por lo que una colonización de norte a sur es tan factible como la posibilidad de que la familia como tal tuviera un origen neotropical y que mas bien la colonización fuera en el sentido sur al norte. La otra explicación plausible se relaciona con una distribución histórica muy amplia en la vertiente Pacífica por parte del ancestro y la separación de las poblaciones por un evento vicariante, conduciendo al aislamiento de las poblaciones en el centro de México y la subsiguiente diversificación en esta región.

El evento cladogenético que pudo aislar la ictiofauna del suroeste de E.U.A del Centro de México, ha sido fechado en 11.5 m.a (Apéndice 6), evidenciado por la separación de las dos subfamilias de los Goodeidae (Empetrichthyinae y Goodeinae), lo que coincide con los datos geológicos encontrados en la literatura

para el inicio de la aridización del norte de México y la subsiguiente formación del desierto de Sonora, relacionados con cambios climáticos y geológicos durante el Terciario (Axelrod, 1979 y Parenti, 1981), también coincidiendo con uno de los pulsos más intensos de actividad tecto-volcánica en la Sierra Madre Occidental (12-10 m.a), asociadas con la apertura del Protogolfo de California (Nieto-Samaniego *et al.* 1999, Aranda-Gómez *et al.* 2000).

Los resultados obtenidos por Schönhuth (2002), la cual encontró una estrecha relación entre las especies del género *Algansea* (tres especies endémicas del centro de México) con el género monotípico *Agosia*, que habita la vertiente oeste de la Sierra Madre Occidental y las Montañas Rocallosas en Estados Unidos, apoyan la idea de una relación histórica entre la ictiofauna del centro de México y aquella de la vertiente Pacífica, misma que, hacia el norte, se extiende hasta el oeste de las Montañas Rocallosas. De igual modo, no es posible discernir entre las explicaciones alternativas de una colonización vía la vertiente Pacífica, o bien, una distribución ancestral continua entre el centro de México y el oeste de Estados Unidos, sin embargo es clara la relación existente entre representantes de la ictiofauna de ambas regiones.

Relaciones entre las áreas.

El cladograma de área del análisis de BPA secundario muestra una clara separación de las áreas en tres clados. El clado I está sustentado por la presencia de especies típicas de la Mesa Central, comprendidas por especies pertenecientes a las tribus Chapalichthyini, Goodeini y Girardinichthyini, que tuvieron su mayor radiación en la Altiplano Mexicano. El clado II está principalmente representado por las cuencas costeras del Pacífico: los ríos Ameca (AME), Armería-Ayuquila (AYU), Coahuayana-Tamazula (CUT), Balsas (BAL) y Purificación-Mascota (PUM); este clado es apoyado por la distribución de las especies de la tribu Ilyodontini, en cambio el clado III corresponde una sola región biogeográfica el Río Mezquital (MEZ), que se sustenta en la presencia de un género endémico con dos especies, las cuales conforman la tribu Characodontini, lo que denota el aislamiento histórico que esta región biogeográfica ha tenido con relación a las demás áreas.

Los eventos que llevarían a procesos de vicarianza que posteriormente darían origen a los ancestros de las especies de las tribus Characodontini, Ilyodontini y Chapalichthyini-Goodeini-Girardinichthyini, y que a su vez sustentan la separación de los tres clados de áreas aquí propuestos, pudieron haber ocurrido durante el Mioceno. Esto se relaciona con el incremento en la actividad tectónica y volcánica de la Mesa Central, lo que conllevó al levantamiento del componente suroeste de la Sierra Madre Occidental, al levantamiento de la Mesa Central, a la intensificación de la actividad del graben de Tepic Zacoalco y a la migración del vulcanismo al sur del Cinturón Volcánico Transmexicano (CVTM). Estos eventos fueron fechados hace 10 ± 2 millones de años, relacionados con la formación del Protogolfo de California (Nieto-Samaniego *et al.* 1999, Aranda-Gómez *et al.* 2000, Ferrari *et al.* 2002). Este fechamiento se relaciona con la información del cladograma del reloj molecular del apéndice 6, en el que se obtiene un fechamiento de 10.5 a 8.5 m.a. para la cladogénesis que daría origen a los ancestros de las especies que conforman las mencionadas y que sustentan la formación de los tres clados aquí presentados.

En general, las relaciones de áreas entre cada uno de los tres clados están bien apoyadas. Las relaciones del clado I están basadas en las relaciones históricas de los ancestros y las 21 especies repartidas en las tres tribus características del clado (*Xenophorus captivus*, *Xenotoca variata*, *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Chapalichthys peraticus*, *C. encaustus* y *Allophorus robustus* pertenecientes a la tribu Chapalichthyini) (*Goodea atripinnis*, *G. gracilis* y *Ataeniobius toweri* pertenecientes a la tribu Goodeini) y (*Allotoca meeki*, *A. diazi*, *A. dugesi*, *A. zacapuensis*, *A. regalis*, *Girardinichthys viviparus*, *G. multiradiatus*, *Hubbsina turneri*, *Skiffia bilineata*, *S. lermae* y *S. multipunctata* pertenecientes a la tribu Girardinichthyini). Dentro de este clado se observa una relación histórica reticulada entre las áreas, influida por procesos cíclicos de conexión y aislamiento de cuencas, así como la captura de ríos y eventos de dispersión, los cuales se acentúan en el Pleistoceno. Sin embargo, las relaciones entre los ancestros y las especies distribuidas en estas áreas, demuestran relaciones históricas, que al ser comparadas con los eventos geológicos descritos en la literatura y tomando en cuenta la evidencia biológica, indican patrones biogeográficos explícitos, por

ejemplo la asociación que guardan las especies de la tribu Girardinichthyini con las áreas ((LER-M+CUI) ZAC) y (VME+ LER-A) subclados 1 y 11 respectivamente. Esto sugiere que el ancestro de la tribu Girardinichthyini tuvo una amplia distribución en estas regiones, posiblemente a lo largo de los paleolagos miocénicos de esta región (Tamayo & West, 1964; Miller, 1986, Israde-Alcántara & Garduño-Monroy, 1999), para posteriormente separarse en los dos grupos que conforman dicha tribu (*Allotoca* y *Girardinichthys-Skiffia-Hubbsina*) entre el Mioceno Tardío y el Pleistoceno Temprano, concordando con la actividad tectónica de la falla Chapala-Tula (Ferrari, 2000), aislando al ancestro del grupo *Girardinichthys-Skiffia-Hubbsina* al este de dicha falla, y al ancestro del grupo *Allotoca* al oeste. Sin embargo, la posición que guardan estos dos subclados (1 y 11) en el cladograma general, denota eventos de interconexión, dispersión y aislamiento entre las cuencas, dadas por la distribución de los taxones terminales (especies) en las áreas antes mencionadas, lo que da sustento a las relaciones cíclicas en tiempos geológicos distintos entre las áreas.

Por su parte, la estrecha relación que guardan las áreas Chapala (CHA), Santiago (SAN), Lerma Bajo (LER-B), y Cotija (COT), con las especies y ancestros de la tribu Chapalichthyini, sugieren el aislamiento del ancestro de las especies de esta tribu en la región de Chapala en el Mioceno (formación del paleolago de Chapala), época dominada por la presencia de paleolagos en esta zona, y que se sustenta por la presencia de sedimentos lacustres fechados en el Mioceno y el Pleistoceno (Tamayo & West, 1964, Israde-Alcántara 1999).

Para fines prácticos, al clado I lo hemos dividido en 11 subclados, todos ellos apoyados por las relaciones entre especies y sus ancestros y, en ocasiones, por eventos geológicos y cladogenéticos claros. Las relaciones del subclado 1 (ZAC(CUI+LER-M)) están sustentadas por la presencia de especies de la tribu Girardinichthyini (géneros *Skiffia* y *Hubbsina*), sin embargo, la presencia de especies de otros géneros en estas zonas demuestra una historia de interconexión y aislamiento de estas áreas entre si y en relación con otros subclados del clado I.

El subclado 2, conformado por las relaciones entre las áreas (LER-B(SAN+CHA)) principalmente se sustenta por *Chapalichthys encaustus* y *Skiffia multipunctata*. Las tres áreas que conforman este subclado monofilético están

actualmente conectadas, sin embargo, las relaciones históricas y su influencia en la cladogénesis de ciertas especies (e.g. la presencia de *Xenotoca eiseni* en la parte baja del área SAN y la presencia *A. dugesi* y *X. variata* en el Río Verde-SAN) aun no están bien resueltas, denotando procesos de interconexión y aislamiento entre las áreas de este subclado con respecto a otros subclados.

El subclado 3 se forma por las áreas hermanas Zirahuen (ZIR) y Pátzcuaro (PAT), que se apoya por la presencia de las especies *Allotoca meeki* y *A. diazi*. Sin embargo, la presencia de *Skiffia lermiae*, *Allophorus robustus* y *Goodea atripinnis* en estas dos áreas hermanas, demuestra que la relación de ZIR y PAT con las áreas de los subclados 1 y 2, es una historia de conexión reciente, que de acuerdo con los datos presentados en el apéndice 6 sucedió hace aproximadamente entre 600,000 y 800,000 años, lo que concuerda con lo expuesto por De Buen (1942) e Israde-Alcántara (1999) de la existencia de un río ancestral que conectaba los lagos de Zirahuen, Pátzcuaro y Cuitzeo, conexión que sería interrumpida hace aproximadamente 700,000 años.

El subclado 4, representado por la región Ameca-1 (AME-1) se sustenta por la presencia de las especies endémicas *Allotoca* sp, *A. maculata*, *A. goslinae*, *Ameca splendens* y *Zoogoneticus tequila* y sus ancestros; la posición de este subclado en el cladograma, hace pensar en una conexión ancestral de esta área con cuerpos de agua del Altiplano Mexicano; los fechamientos para los eventos cladogenéticos entre las especies antes mencionadas varía entre 3.5 y 6 m.a., sugiriendo que posiblemente más de un evento de interconexión o captura de ríos entre esta región y aquellas comprendidas en el Altiplano Mexicano pudo haber ocurrido.

El subclado 5, representado por el área Balsas-2 (BAL-2), se sustenta por la especie *Allotoca catarinae*, mientras que su relación con los demás subclados está dada por el ampliamente distribuido *Allophorus robustus*, ambas son consideradas especies de origen lermense, y su presencia en la cabecera del Río Cupatitzio, actual tributario del Río Balsas, y la ausencia de fauna balseana en las regiones del Altiplano Mexicano aledañas a ésta, sugieren que la relación del subclado 5 y los demás subclados del clado I, se debió a la captura de cuerpos de

agua, que anteriormente fluían a la Mesa Central, por las cabeceras del Río Balsas, como lo menciona Álvarez (1972).

El subclado 6, corresponde al área Cotija-1 (COT-1), se basa en la presencia de las especies endémicas *Chapalichthys pardalis* y *C. peraticus*, evento cladogenético fechado en 4 m.a. (apéndice 6) y las especies de amplia distribución *G. atripinnis* y *A. robustus*. La relación histórica de este subclado con los cuerpos de agua de la Mesa Central demuestra una conexión ancestral, apoyando la idea de que la región de Cotija, ahora conectada al Río Balsas, tiene más afinidad con la fauna del Altiplano Mexicano (posiblemente Chapala) que con la región del Balsas. El evento cladogenético para las especies del género *Chapalichthys*, concuerda con el último pulso de actividad volcánica en la región del graben de Cotija, fechado en 3.8 m.a. (Rosas-Elguera *et al.* 2002), pulso que pudo llevar al aislamiento entre la región de Cotija y Chapala, propiciando así la separación de las poblaciones que, por vicarianza, resultaron en las especies del género *Chapalichthys*.

El subclado 7, conformado por las áreas hermanas Lerma Alto (LER-A) y Pánuco-2 (PAN-2) se sustenta por la presencia de dos especies hermanas (*Goodea gracilis* y *G. atripinnis*) y por compartir a *X. variata* y *Girardinichthys multirradiatus*, lo que también las relaciona con los demás subclados. El evento cladogenético entre las dos especies del género *Goodea* y las poblaciones de *G. multirradiatus* y *X. variata* de estas áreas están fechados en menos de 1 m.a. (Apéndice 6). La conexión entre estas dos áreas pudo darse en las cabeceras del alto Lerma y el Río San Juan del Río, afluente del Pánuco. Esta información es corroborada por los resultados obtenidos por Schönhuth (2002), en los cuales se relaciona las poblaciones de *Notropis sallei* de la presa Taxingu (Río San Juan del Río) y de Almoloya (alto Lerma), obteniendo un fechamiento de 1 m.a. para este evento cladogenético. De igual forma, Mateos *et al.* (2002), encuentran una estrecha relación entre poblaciones de *Poeciliopsis infans* de las cabeceras del Río San Juan del Río con respecto a las encontradas en el Lerma, datando el evento cladogenético en menos de 1 m.a. Todo esto indica que la relación entre estas dos áreas pudo deberse a la captura del Río San Juan del Río por el Pánuco, como lo mencionan Tamayo y West (1964).

El subclado 8 corresponde al área Cotija-2 (COT-2), y se apoya en la presencia de la especie endémica *Allotoca regalis*. Al igual que la región COT-1, COT-2 se relaciona más con los subclados del Altiplano Mexicano que con la región del Balsas. El evento cladogenético de *A. regalis* está fechado en 6 m.a. que concuerda con el fechamiento dado para el segundo pulso de actividad volcánica en el graben de Cotija (Rosas-Elguera *et al.* 2002). Al no anidarse estas áreas entre sí y por su posición en el cladograma general, se sugiere que la relación de esta región (COT-2) con cuencas del Altiplano Mexicano, se presentó al menos dos veces de manera independiente como eventos de captura de ríos en dos tiempos geológicos distintos. Estos eventos cladogenéticos y geológicos pudieron ser favorecidos por los tres pulsos de fuerte actividad Tecto-volcánica en el Graben de Cotija, fechados entre 9 y 3.8 m.a. (Rosas-Elguera *et al.* 2002).

El subclado 9 está representado por las áreas hermanas Ameca-3 (AME-3) y Armería-Ayuquila-2 (AYU-2). Está sustentado por la presencia compartida de las especies ampliamente distribuidas *Z. quitzeoensis* y *G. atripinnis*. Sin embargo, su posición en el cladograma se relaciona más con la ausencia compartida de especies, lo cual denota una inconsistencia en el método, tal como es mencionado para el Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE) por Brooks y Van Veller (2003). La presencia de estas dos especies características del Altiplano Mexicano en las cabeceras de los ríos de las cuencas costeras del pacífico; Armería-Ayuquila y Ameca, se relaciona con eventos de dispersión post-especiación por posibles capturas de ríos, lo que, una vez más pone de manifiesto la historia reticulada de las regiones aquí estudiadas y el rechazo de la hipótesis nula en biogeografía histórica, a la luz de la evidencia de que eventos no vicariantes en periodos geológicos distintos ocurrieron en la Mesa Central de México.

El subclado 10 representado por el área Pánuco-1 (PAN-1) y sustentado por la presencia de los géneros monotípicos endémicos *Xenoophorus* y *Ataeniobius*, pertenecientes a tribus características del Altiplano Mexicano, denotan una relación ancestral entre esta área de la vertiente Atlántica y las regiones de la vertiente Pacífica. Este evento cladogenético está fechado en 4 m.a. para *X. captivus*, sin embargo, aun no se tiene bien clara la conexión que existió entre la región PAN y las regiones de la vertiente Pacífica en ese periodo

geológico. Lo que si queda claro es que al no anidarse las áreas duplicadas PAN-1 y PAN-2, demuestran que la historia de esta área (PAN), ha sido influida por ventos históricos independientes, que han inducido la vicarianza y posterior especiación, así como la dispersión de especies en épocas geológicas distintas.

El subclado 11, constituido por la relación entre las áreas Valle de México (VME), Lerma Alto (LER-A) y Balsas-3 (BAL-3), el clado (VME(LER-A-2+BAL-3) se sustenta por la presencia de las dos especies del género *Girardinichthys* y su ancestro. El fechamiento del evento cladogenético de *G. multiradiatus*, con respecto a las especies de su género hermano *Skiffia*, está fechado entre 6 y 7 m.a. (apéndice 6), lo cual concuerda con el fechamiento obtenido para la actividad Tectónica de la Falla Taxco-San Miguel de Allende en aproximadamente 7 m.a. (Moncayo-Estrada *et al.* 2001) y la separación del Alto Lerma y el Valle de México, regiones que en esa época conformaban el paleolago de Aztlán (Silva-Romo *et al.* 2002). El posible evento geológico que pudo influir en la separación de la región LER-A y VME, lo que daría lugar a la vicarianza y posterior especiación de *G. multiradiatus* y *G. viviparus*, pudo ocurrir en el Plioceno, con el levantamiento de la Sierra de las Cruces, evento que esta referido como aquel que ocasionó la división del paleolago de Aztlán y la conformación de la actual cuenca del Valle de México, mientras que la presencia de *G. multiradiatus* en el Balsas lo consideramos un evento de dispersión post especiación.

Las relaciones entre áreas del clado II están basadas en las relaciones históricas de los ancestros de las siete especies de la tribu Ilyodontini (*Ilyodon whitei*, *I. furcidens*, *Xenotaenia resolanae*, *Allodontichthys zonistius*, *A. polylepis*, *A. tamazulae* y *A. hubbsi*), que en primera instancia denota procesos de especiación vicariante entre las especies distribuidas en dichas áreas. La compleja relación entre áreas del clado II y por consiguiente entre las especies que las habitan, está dada por la fuerte actividad tectónica y volcánica en el Bloque de Jalisco y su subsiguiente influencia en la geología de la zona (graben de Colima, graben Tepic-Zacoalco, bloque de Michoacán, Tuxpan y Mazamitla, falla de Tamazula, y graben de Atenguillo) eventos fechados entre 5.5 y 1 m.a. (Allan 1986, Carmichael *et al.* 1996, Garduño-Monroy *et al.* 1998, Nieto-Samaniego *et al.* 1999 y Rossotti *et al.* 2002). Este periodo es similar a aquel mostrado en el

apéndice 6, en el cual se obtienen fechamientos para los eventos cladogenéticos que incluyen las relaciones entre áreas y especies antes mencionadas entre 6.5 y 0.5 m.a. No obstante, las áreas típicas de este clado (Ameca (AME), Ayuquila-Armería (AYU), Purificación-Mascota (PUM), Coahuayana-Tamazula (CUT) y Balsas (BAL)), que una vez duplicadas o triplicadas se anidan y relacionan con cuencas del clado I (Altiplano Mexicano), denotan una historia reticulada compleja entre los clados I y II; dicha historia es sustentada por la presencia de especies de las tribus típicas de la Mesa Central, como son: *Xenotoca melanosoma*, *X. eiseni*, y *Zoogoneticus quitzeoensis* (tribu Chapalichthyini), *Goodea atripinnis* (Tribu Goodiini), y especies del género *Allotoca* y *Skiffia* (tribu Girardinichthyini). Lo anterior refuta de igual manera la hipótesis nula en biogeografía histórica y sugiere que pudieron haber ocurrido eventos de dispersión por compartimentalización de cuencas y captura de ríos por las cuencas costeras del Pacífico. Como ejemplo de ello tenemos la presencia de *Z. quitzeoensis* y *G. atripinnis* en la cabecera de las áreas AME y AYU, de *X. melanosoma* y *X. eiseni* en AME y CUT y la importante diversificación que han tenido las especies de las tribus típicas del clado I en el Río Ameca (AME), conformado por seis especies endémicas (géneros *Allotoca*, *Ameca* y *Zoogoneticus*), así como la presencia de *Allotoca catarinae* y *Girardinichthys multiradiatus* en las cabeceras de los ríos Tuxpan y Cupatitzio, actualmente tributarios del Río Balsas.

El clado III, se integra por una sola área Mezquital (MEZ) y se sustenta en la presencia de las especies endémicas *Characodon audax* y *C. lateralis*, que conforman la Tribu Characodontini. Este clado se ubica en posición basal, y sus especies son consideradas por diferentes autores como las más basales de la subfamilia Goodeinae (Webb, 2004 y Doadrio & Domínguez, 2004). El evento cladogenético que separa a los ancestros de esta tribu con relación a las demás de la subfamilia Goodeinae, se fecha en 10.5 millones de años, coincidiendo con la intensificación de la actividad tecto-volcánica en la región suroeste de la Sierra Madre Occidental y la porción oeste del Cinturón Volcánico Transmexicano, actividad asociada a la formación del protgolfo de California, fechado entre 17 y 10 m.a. pudiendo ser éste el evento geológico que propició la cladogénesis de las especies involucradas en este clado.

En la descripción presentada se pone de manifiesto que las áreas duplicadas en el análisis de BPA secundario no se anidan entre sí, demostrando que tienen una historia biogeográfica reticulada y que no es posible explicar la historia biogeográfica de la Mesa Central con base en eventos vicariantes exclusivamente. Aunado a la posición de las áreas en el cladograma de la figura 18, se suma la evidencia geológica y biológica, la cual da sustento a dicha topología. Toda esta evidencia permite proponer la existencia de otro tipo de eventos que falsifican la hipótesis nula (vicarianza), tales como eventos de dispersión, especiación por aislados periféricos y especiación post dispersión. La intensa actividad tectónica y volcánica de la Mesa Central durante los últimos 11.5 millones de años, generó una evolución hidrológica cuya interpretación en el tiempo y el espacio es compleja, dando como resultado que la vicarianza como tal y por sí sola, no permita explicar la historia biogeográfica de los Goodeinae en esta región del país. De esta forma, los análisis de BPA primario y BPA secundario denotan que dicha historia está ligada a eventos de compartimentalización y separación de cuencas, a la captura y trasvase de cuerpos de agua (ya sea natural o artificial) y aislamiento de cuencas, así como la posibilidad de que diversos ciclos entre los eventos antes mencionados en diferentes periodos geológicos hayan ocurrido.

Patrones Biogeográficos en la subfamilia Goodeinae.

A continuación se presenta una interpretación conjunta de los diferentes cladogramas obtenidos a través de los análisis biogeográficos que se realizaron en el presente trabajo. Ya que a través del análisis de BPA secundario y con la optimización de caracteres (especies o ancestros hipotéticos) en el cladograma de área obtenido, se puede distinguir entre eventos vicariantes y no vicariantes y la influencia relativa de éstos en la diversidad biológica y en la forma como ésta fue ensamblada (Brooks & McLennan, 2001), en la presente investigación se han generando hipótesis sobre los modos de especiación, así como los eventos geológicos que los influyeron y sus fechamientos. Todos estos análisis biogeográficos son discutidos e interpretados desde un punto de vista histórico, utilizando la hipótesis filogenética y el cladograma del reloj molecular presentado

por Doadrio y Domínguez (2004) y transformado en cladograma de áreas en el apéndice 6, así como la información de los eventos geológicos que pudieron favorecer la cladogénesis de los grupos dentro de los Goodeinae (en el apéndice 7 se presenta la tabla que muestra la relación de los eventos cladogenéticos y geológicos mencionados en el texto). Con fines prácticos, se ha dividido en cada una de las tribus en que se encuentra clasificada la subfamilia Goodeinae de acuerdo con el esquema presentado por Doadrio & Domínguez, (2004). Además, se presenta en orden cronológico, es decir, de manera secuencial con base en el cladograma del apéndice 6.

Tribu Characodontini

Dentro del grupo monofilético de los Goodeinae, el primer evento vicariante ocurrió con el aislamiento del ancestro a partir del cual surgieron los miembros de la tribu Characodontini (No 39 en Fig. 21) y el ancestro que dió origen al resto de los Goodeinae (No 71 en Fig. 21). El ancestro de los Characodontini quedó aislado en la zona de distribución más norteña de la subfamilia, el Río Mezquital (clado III en Fig. 18). Lo anterior es apoyado por las relaciones de áreas presentadas en los diferentes cladogramas de la presente investigación (Figs. 11, 14, 18 y 21). De acuerdo con el fechamiento proporcionado por el cladograma de área del reloj molecular (Apéndice 6), este primer evento cladogenético dentro de los Goodeinae pudo haber ocurrido hace 10.5 millones de años, lo cual se asocia con el levantamiento del componente suroeste de la Sierra Madre Occidental (Fig. 19), que se relaciona con una intensificación de la actividad tectónica y volcánica, la cual provoca; 1) la expulsión de magma en la región entre Durango y Mazatlán, 2) el inicio de la extensión del graben del Río Chico, Durango (Aranda-Gómez, *et al.* 2000), 3) flujos de lava basáltica en la región norte de Guadalajara en las márgenes del Río Santiago, 4) la formación de una placa con vulcanismo alcalino expuesta al norte de Tepic, 5) diversos diques máficos al este de la Sierra Madre Occidental (Nieto-Samaniego *et al.* 1999) y 6) flujos basálticos en la región entre Ixtlán del Río, Tepic y Aguamilpa y en la falla San Pedro-Pochotitlan (Ferrari *et al.* 2002). Todos estos eventos son fechados entre 10 ± 2 m. a. y asociados a la formación del denominado protogolfo de California.

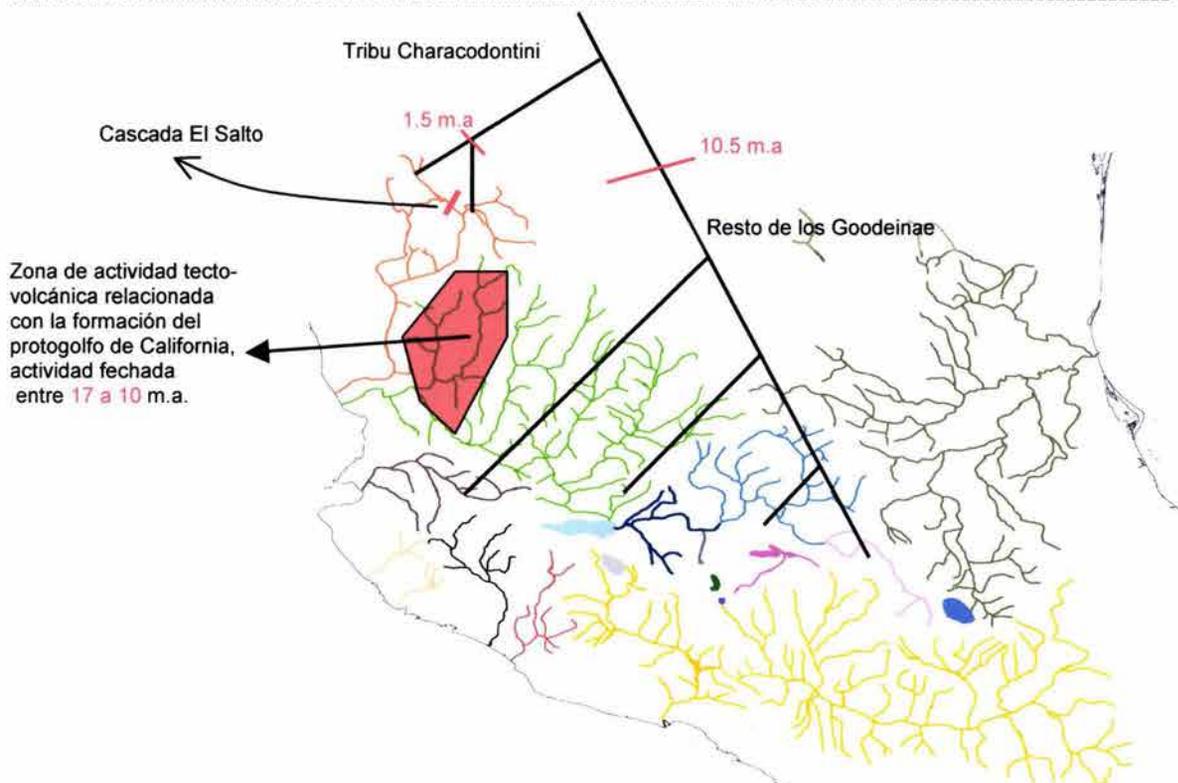


Figura 19. Eventos geológicos y cladogenéticos y su fechamiento (polígono y números en rojo), los cuales pudieron favorecer el primer evento vicariante entre los Goodeinae. Se presenta la ubicación de las cascadas basálticas de "El Salto" pudiendo ser el evento geológico que favoreció la vicarianza de las especie *Characodon lateralis* y *Characodon audax*.

Por su parte, el ancestro de las especies de Characodontini, ya aislado en la cuenca del Río Mezquital, dió origen a *Characodon audax* (distribuido río arriba de las cascadas de "El Salto", Durango) y *Characodon lateralis* (distribuido río abajo de las mismas). Este evento cladogenético está fechado en 1.5 m.a, por lo que se pudiera pensar que el evento vicariante que dio origen a estas dos especies es la formación de las cascadas basálticas antes mencionadas durante el Pleistoceno Temprano (Albitron, 1958), (Fig. 19).

Tribu Ilyodontini

El segundo evento vicariante es evidenciado por el aislamiento del ancestro de la tribu Ilyodontini en las cuencas costeras del Pacífico (No 41 en la Fig. 21). El aislamiento de este ancestro y las relaciones internas entre los ancestros y especies de la tribu Ilyodontini dan sustento a la formación del clado II (Fig. 18), mientras que, como respuesta a este mismo evento vicariante, el ancestro del resto de las tribus (Chapalichthyini, Goodeini y Girardinichthyini, No. 70 en Fig.

21), quedaría aislado en la Mesa Central, conformando al clado I, lo que coincide con lo expresado por Turner (1946).

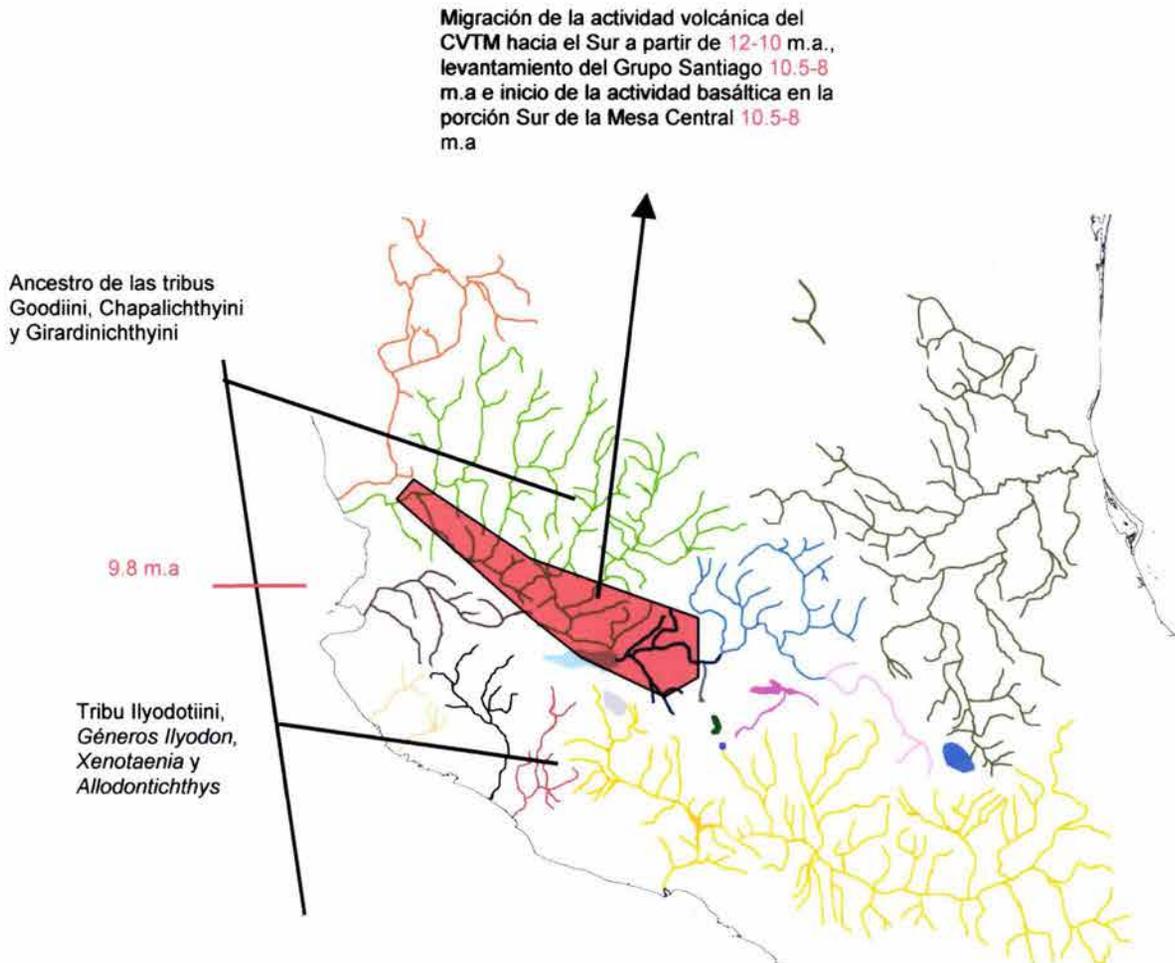


Figura 20. Eventos geológicos y cladogenéticos, su fechamiento y la zona donde ocurrieron (polígono y números rojos), que pudieron haber provocar el evento vicariante entre el ancestro de las especies de la tribu Ilyodontini y el ancestro del resto de las especies dentro de la subfamilia Goodeinae.

El evento cladogenético que llevó al aislamiento del linaje de la tribu Ilyodontini del ancestro de las especies del resto de los Goodeinae, esta fechado en 9.8 m.a. (Apéndice 6), lo cual se corresponde con el levantamiento de la Mesa Central, asociado a su vez a la formación del protogolfo de California. Dicho levantamiento se relaciona con una fuerte actividad tecto-volcánica en la zona, tal es el caso de la actividad basáltica en el sur de la Mesa Central, la intensificación de la actividad a los márgenes del Río Santiago y la migración del vulcanismo al sur del Cinturón Volcánico Transmexicano (CVTM), todos ellos fechados entre 12 y 8 m.a. (Nieto-Samaniego *et al.* 1999 y Rossotti *et al.* 2002) (Fig. 20). La

existencia de un evento cladogenético que separó las cuencas costeras del Pacífico del resto de la Mesa Central, también es corroborado por resultados obtenidos por Schönhunth (2002) para el género *Notropis*, ya que encuentra una separación de los linajes del Centro de México (*N. altus*, *N. sallaei* y *N. calientis*), con las especies distribuidas en esas cuencas costeras del Pacífico (*N. boucardi*, *N. moralesi* y *N. imeldae*) con un fechamiento de 9.6 m.a. Por su parte, Mateos *et al.* (2002) encuentran un fechamiento similar para miembros del género *Poeciliopsis*, sugiriendo el aislamiento entre dos clados, uno que quedó aislado al norte y otro al sur del Cinturón Volcánico Transmexicano hace 12 ± 4 m.a. Mateos *et al.* (2002) atribuyeron este evento a la actividad volcánica en el CVTM.

La optimización de los caracteres para la tribu Ilyodontini en la Fig. 21, permite hacer un seguimiento de las rutas y las formas de diversificación que siguieron las especies de esta tribu una vez aislado el ancestro en las cuencas costeras del Pacífico. Aunado a esto, los cladogramas de las Figs. 11, 12, 14 y 18, sugieren algunas relaciones entre las áreas donde las especies de esta tribu habitan, mientras que el apéndice 6 proporciona el fechamiento de los eventos cladogenéticos.

El ancestro (No. 41 en Fig. 21), que dio origen a los dos linajes dentro de la tribu Ilyodontini (*Ilyodon* y *Allodontichthys-Xenotaenia*), fue afectado por un evento vicariante que dio como resultado al ancestro del género *Ilyodon* (No. 40 en Fig. 21), aislado al este del graben de Colima, y al ancestro de los géneros *Allodontichthys* y *Xenotaenia* (No. 42 en Fig. 21) aislado al oeste de dicho graben (Fig. 22). Este evento está fechado en 6.5 m.a (Apéndice 6). La información geológica existente para esta región es escasa, y los eventos tecto-volcánicos reportados para la porción norte del graben de Colima abarcan fechamientos de 5 a 3.9 m.a. (Carmichael *et al.* 1996), por lo que el evento geológico que afectó la cladogenénesis de estos dos linajes es aun incierto.

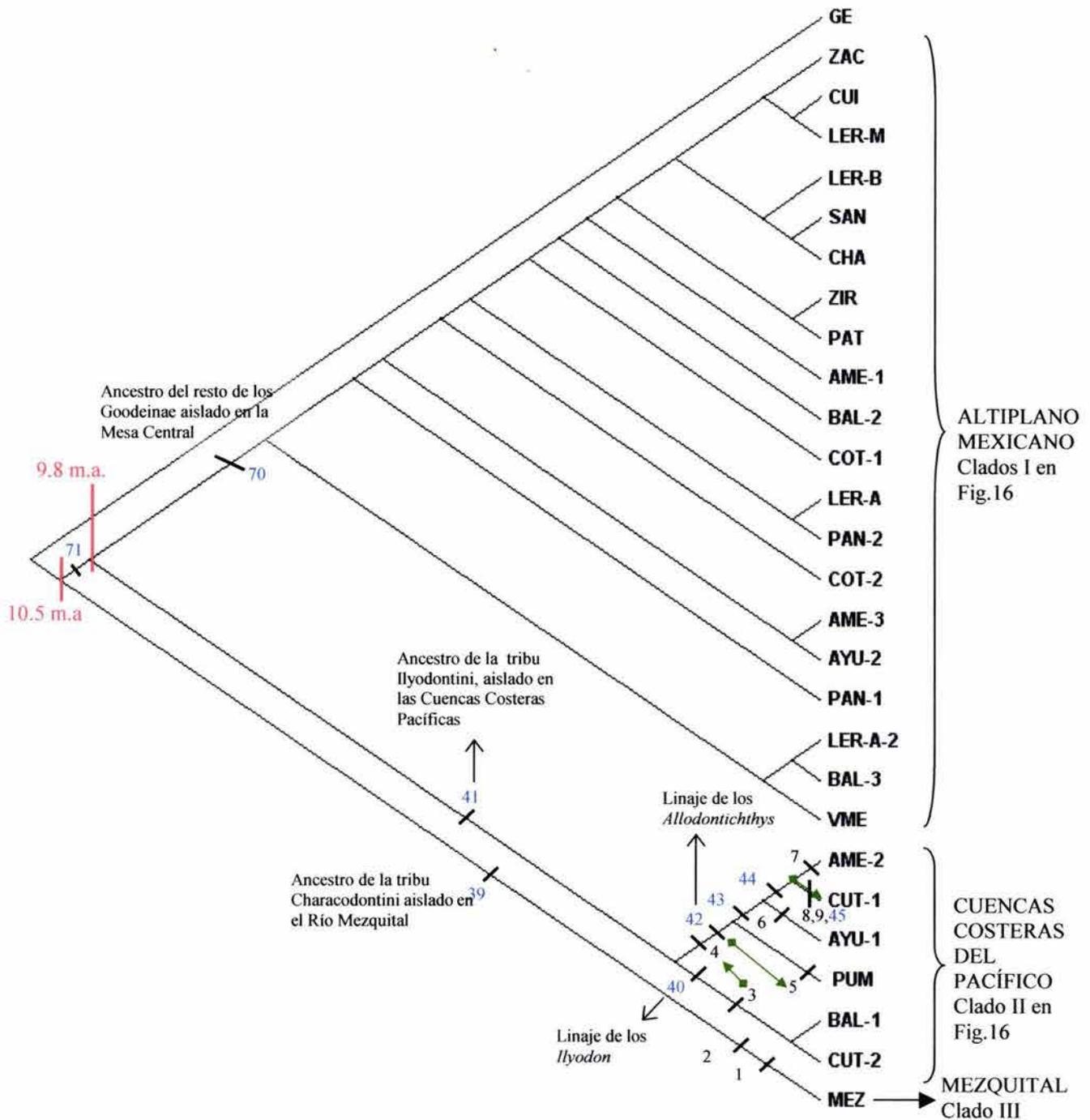


Figura 21.- Optimización de los caracteres (especies y ancestros) para las tribus Characodontini e Ilyodontini en el cladograma obtenido en el análisis del BPA-secundario. En azul se muestran los ancestros de las especies o grupos de especies, en verde los posibles eventos de dispersión, en rojo los fechamientos de los principales eventos cladogenéticos de acuerdo al cladograma del apéndice 6 y los números en negro corresponden a 1.- *Characodon lateralis*, 2.- *C. audax*, 3.- *Ilyodon whitei*, 4.- *I. furcidens*, 5.- *Xenotaenia resolanae*, 6.- *Allodontichthys zonistius*, 7.- *A. polylepis*, 8.- *A. hubbsi* y 9.- *A. tamazulae*

Por otro lado, el ancestro del linaje *Allodontichthys-Xenotaenia* (No. 42 en Fig. 21), probablemente aislado en la región del Río Armería-Ayuquila (AYU), dio origen a dos géneros, el género monotípico *Xenotaenia* que quedó aislado hace aproximadamente 5.5 m.a. en la zona costera de Jalisco, en los ríos Purificación y Mascota (PUM), al ancestro del género *Allodontichthys* (No. 43 en Fig. 21) aislado en la región (AYU), este aislamiento pudo ocurrir por el levantamiento de las Sierras de Manantlan y de Cacoma (Fig. 22). Carmichael *et al.* (1996) fecharon la actividad volcánica del graben de Talpa-Mascota en 3.6 m.a.; sin embargo, mencionan que han sido encontradas rocas de mayor antigüedad, por lo que es posible que esta actividad volcánica sea el evento geológico que separó a los ríos Marabasco y Purificación del Río Armería-Ayuquila. La presencia de *Ilyodon furcidens* en la región PUM, hace pensar en eventos de captura de ríos de la región AYU por parte de los Ríos Mascota y Purificación.

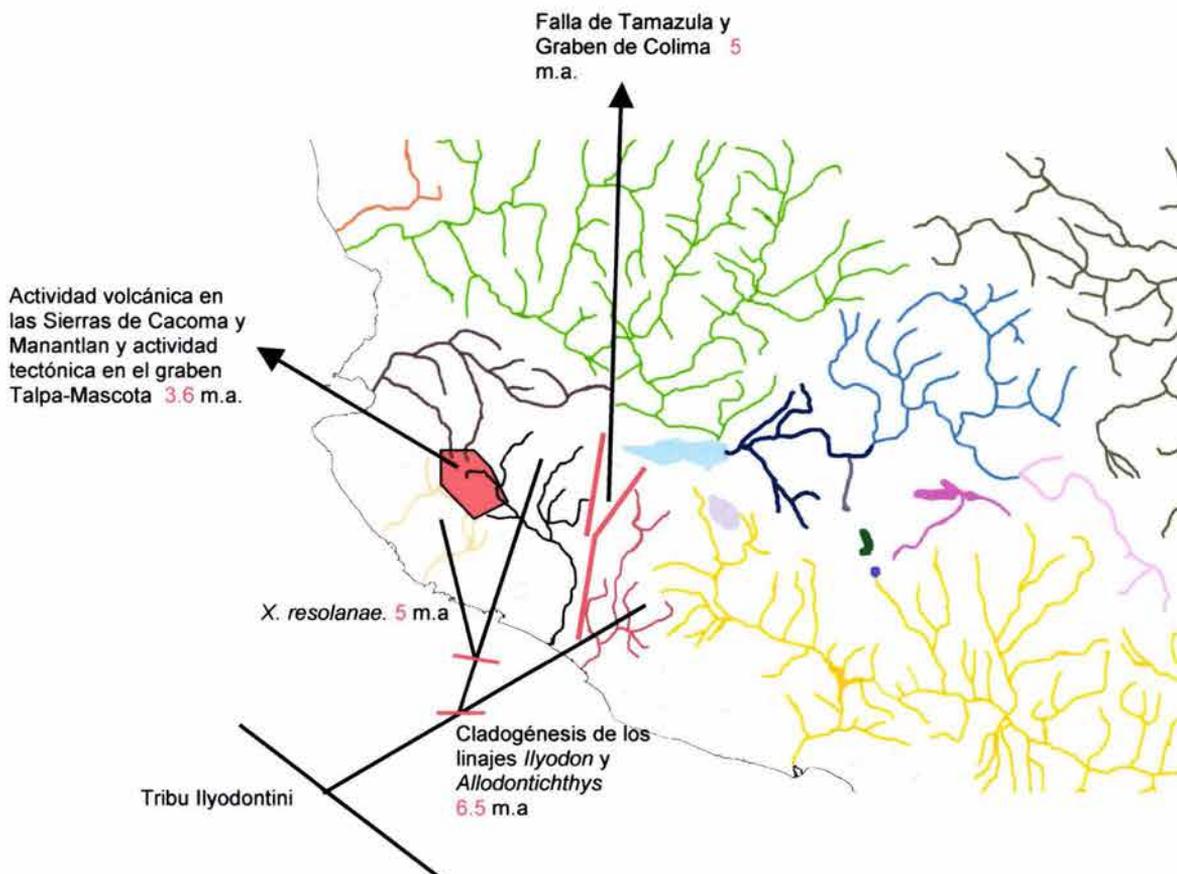


Figura 22.- Eventos cladogenéticos y geológicos y su fechamiento (polígonos, líneas y números en rojo), que pudieron haber influido en la diversificación de los principales linajes dentro de los Ilyodontini.

El ancestro de *Allodontichthys* (No 44 en Fig. 21), restringido a la región Ayuquila-Armería (AYU) y que daría origen a *Allodontichthys zonistius* (No 6 en Fig. 21), pudo seguir dos rutas de colonización: 1) de la región Ayuquila (AYU) al Río Cuahuayana-Tamazula (CUT), dando origen al ancestro No. 45 en Fig. 21, el cual posteriormente diversificaría en dos especies *A. hubbsi* y *A. tamazulae*, y 2) una dispersión a la región de Ameca (AME) donde posteriormente daría origen a *A. polylepis* (Fig. 23).

La colonización del ancestro (No 44 en Fig. 21) que daría origen a *A. polylepis*, pudo deberse a una posible conexión entre el Río Ameca (AME) y el Río Ayuquila (AYU), ruta que fue cerrada debido a la actividad tecto-volcánica en el graben de Atenguillo, lo que ocurrió hace 3 a 1.5 m.a. (Carmichael *et al.* 1996) (Fig. 23). Este fechamiento se corresponde con el evento cladogenético para ésta especie, en 2 m.a. (Apéndice 6).

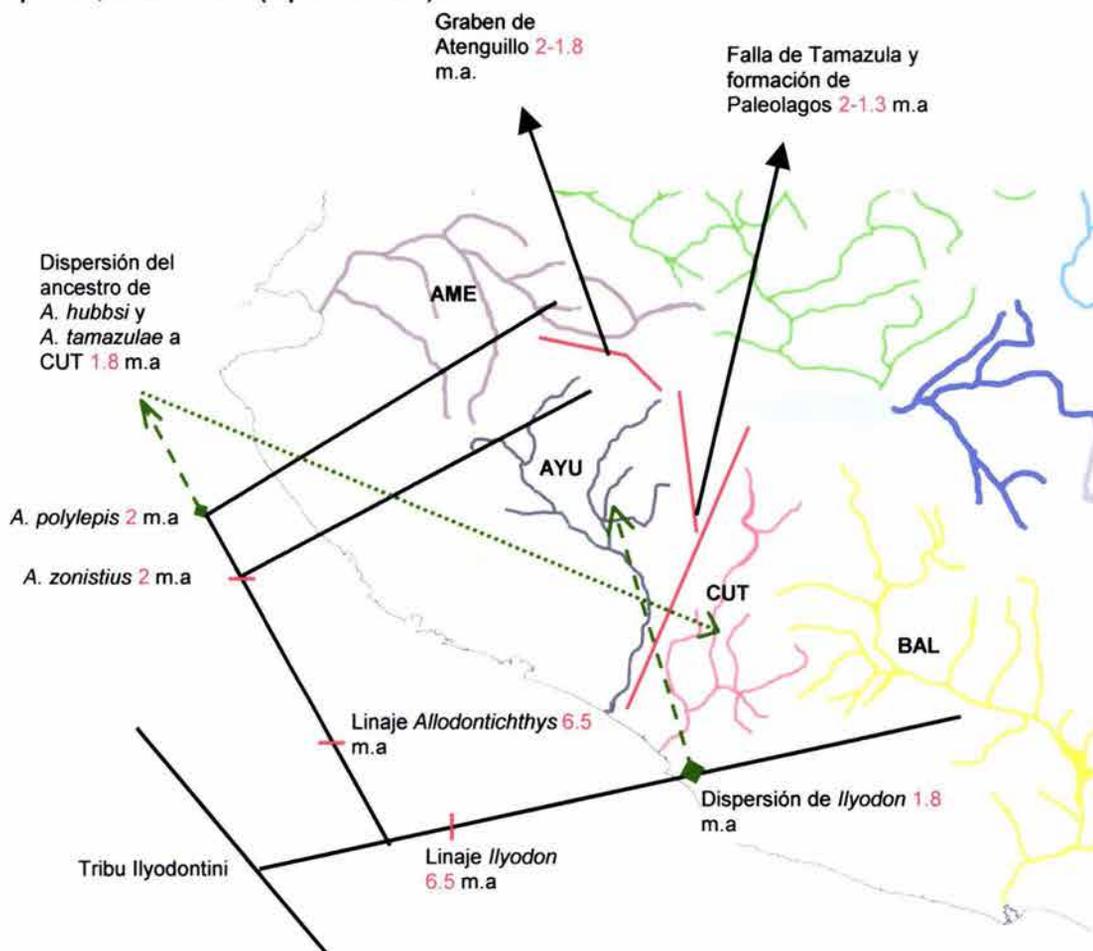


Figura 23.- Eventos cladogenéticos y geológicos y su fechamiento (líneas y números en rojo) que pudieron haber influido en la diversificación de las especies de la tribu Ilyodontini. Las flechas verdes indican eventos de dispersión.

Por otra parte, la llegada del ancestro de *A. hubbsi* y *A. tamazulae* (No. 45 en Fig. 21), a la región CUT está fechada en aproximadamente 2 m.a., para posteriormente interrumpirse la conexión entre CUT y AYU hace 1.8 a 1.5 m.a. (Apéndice 6). Estos eventos cladogenéticos son apoyados por la reactivación de la actividad al norte del graben de Colima, que provocó la fragmentación del bloque Michoacán, separando los bloques de Mazamitla y Tuxpan, determinando la configuración al Río Tamazula (Garduño-Monroy *et al.* 1998). Dicha reactivación esta fechada en el Pleistoceno Tardío, aproximadamente 1.8 m.a (Allan, 1986).

Evidencia de esto se encuentra en el caso de la llegada del género *Ilyodon* (aislado hasta hace 1.8 m.a en la región CUT-BAL) a la región AYU, dando posteriormente origen a *I. furcidens*, por lo que el flujo de la ictiofauna pudo llevarse a cabo en ambas direcciones (Fig. 23). Otras especies de peces dulceacuícolas aportan evidencia de la conexión entre ambos ríos, por ejemplo: *Cichlasoma istlanum*, *Ictalurus sp*, *Moxostoma sp*, *Astyanax fasciatus*, y como veremos mas adelante, *Xenotoca eiseni* y *X. melanosoma*. Esta unión histórica entre ambas regiones biogeográficas es puesta de manifiesto en el trabajo de Mateos *et al.* (2002), quienes mencionan que el ancestro de *Poeciliopsis latidens* y *P. presidionis* dispersó de la región sur (CUT) al norte (AYU) entre 3.5-2 m.a., vía una serie de lagos y posiblemente un río ancestral que conectó estas dos regiones a través del Lago de Sayula, quedando ambas regiones nuevamente aisladas hace 3 a 1.3 m.a. Lo anterior es reforzado por la presencia de afloramientos de sedimentos lacustres en ciertas regiones del graben de Colima (Luhr & Carmichael, 1981). Turner (1946), discute algunos patrones biogeográficos de esta tribu, mencionando que el ancestro de este linaje quedo aislado en la región de Colima, siendo *Allodontichthys zonistius* el que presenta caracteres mas ancestrales. El autor atribuye la presencia de *A. tamazulae* a una dispersión posterior vía el Río Tuxpan, lo cual concuerda con los patrones aquí presentados. Por otro lado, menciona que el linaje de *Ilyodon* también proviene del ancestro de Colima y su posterior dispersión a los ríos Ameca y Tamazula, lo cual no es apoyado por esta investigación.

Tribu Chapalichthyini

Las relaciones históricas de las especies de la tribu Chapalichthyini y sus áreas de distribución son aun más complejas y denotan una historia reticulada con combinación de eventos de vicarianza y dispersión influidos por procesos cíclicos de interconexiones de cuerpos de agua y captura de ríos. Sin embargo, con la metodología aquí utilizada se pueden rescatar algunos patrones explícitos, los cuales serán explicados con base en los fechamientos geológicos obtenidos en la bibliografía y el fechamiento de los eventos cladogenéticos presentados en el apéndice 6.

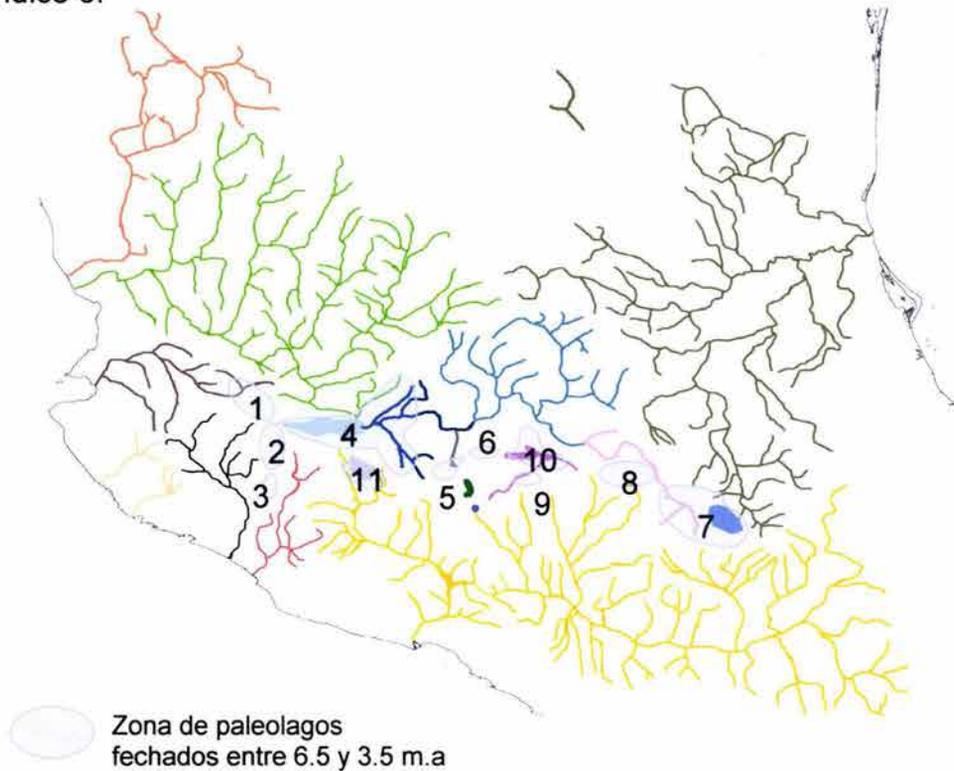


Figura 24.- Zona de paleolagos distribuidos en el Centro Occidente de México con edades de 6.5 a 3.5 millones de años; 1.- Zacoalco-Ameca, 2 y 3.- Zacoalco-Atotonilco y San Marcos, 4.- Chapala, 5.- Zacapu, 6.- Paleolagos en el Fallamiento NE-SO, 7.- Paleocuenca de Aztlán, 8.- Maravatio, 9.- Morelia, 10.- Cuitzeo, 11.- Cotija

El ancestro de las especies de la tribu Chapalichthyini (No. 52 en Fig. 25), posiblemente quedó aislado en la región del paleolago de Chapala, coincidiendo los fechamientos obtenidos para la formación del paleolago (6.7 m.a., de acuerdo con Israde-Alcántara, 1999) y la cladogénesis que separó al ancestro (7.2 m.a. apéndice 6). Esta autora menciona la existencia de un paleolago adicional en la región de Zacoalco-Ameca, el cual se desarrolló al mismo tiempo que el paleolago

de Chapala (Fig. 24), estas dos regiones pudieron haber estado interconectadas y posteriormente aislarse en el Mioceno, lo cual explica el evento cladogenético que dio lugar al ancestro de *Xenotoca eiseni* y *X. melanosoma* (No 46 en Fig. 25) aislado en el paleolago Zacoalco-Ameca, mientras que el ancestro del resto de las especies (No. 51 en Fig. 25) quedaría aislado en el paleolago de Chapala.

Tribu Chapalichthyini

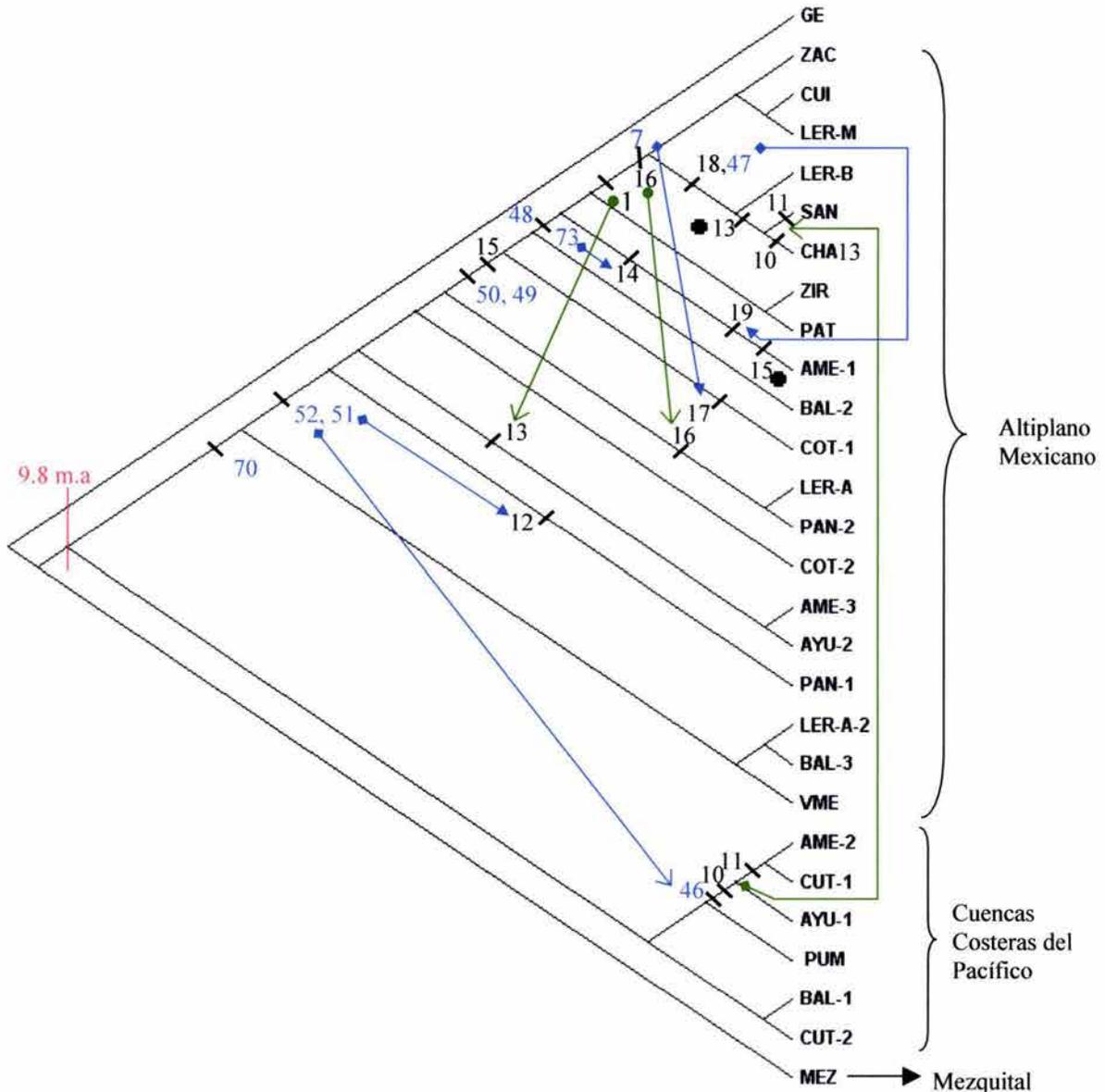


Figura 25.- Optimización de los caracteres (especies) para la tribu Chapalichthyini en el cladograma del BPA-secundario. En azul se muestran los ancestros de las especies o grupos de especies y los eventos de especiación pos-dispersión, en verde los eventos de dispersión pos-especiación, en rojo los fechamientos de eventos cladogenéticos de acuerdo al cladograma del apéndice 6 y los números en negro corresponden a 10.- *Xenotoca melanosoma*, 11.- *X. eiseni*, 12.- *Xenoophorus captivus*, 13.- *Zoogoneticus quitzeoensis*, 14.- *Z. tequila*, 15.- *Alloophorus robustus*, 16.- *Xenotoca variata*, 17.- *Chapalichthys peraticus*, 18.- *C. encaustus* y 19.- *Ameca splendens*.

El origen de *X. captivus*, pudo deberse a la dispersión del ancestro (No. 51 en Fig. 25) a la región del Pánuco (PAN) hace 3.5 m.a. (apéndice 6) a través de interconexiones de ríos en alguna región del Río Lerma y el Río Pánuco, sin embargo, no se cuenta con evidencia para explicar este evento. La ruta que siguió el ancestro de *X. captivus* hacia el Pánuco, posiblemente fue la misma que siguió el ancestro de *Ataeniobius toweri* y los miembros del género *Notropis* (Cyprinidae), quienes colonizaron el centro de México vía la vertiente Atlántica (Río Pánuco) (Schönhuth, 2002).

El segundo pulso cladogenético ocurrido en la región Lerma-Chapala para las especies y ancestros de la tribu Chapalichthyini ocurrió hace 3.5 m.a. (apéndice 6), coincidiendo con la formación de las depresiones lacustres en el centro occidente de México, fechadas en 3.5 m.a. (Fig. 24), (Israde-Alcántara, 1999).

De igual forma, el ancestro 50 en Fig. 25, que quedó aislado en la región del paleolago de Chapala, dio lugar al resto de las especies de la tribu Chapalichthyini en el Altiplano Mexicano. Una conexión entre los cuerpos de agua del Altiplano, posiblemente Chapala (CHA) o Lerma (LER), con la región Ameca (AME) es evidente, debido a la presencia de especies endémicas en la región AME (*Z. tequila* y *A. splendens*) que tienen a sus especies hermanas distribuidas en CHA o LER (*Z. quitzeoensis* y *X. variata*). Todo esto indica que se debió a una dispersión de los ancestros de estas especies vía los paleolagos existentes en la zona, para posteriormente aislarse por efecto de los fallamientos existentes en la zona (Fig. 26), favoreciendo la cladogénesis de las especies actuales. Este evento está fechado en 3.5 m.a. (apéndice 6).

Esto coincide con la actividad en la porción sur del sistema de fallas Tepic-Zacoalco, principalmente en las fallas de Ameca, San Marcos, Techolutla y Amatlan de Cañas, fechada entre 5 y 3.3 m.a. y en la falla de Tamazula fechada entre 5 y 3 m.a. (Fig. 26)(Ferrari & Rosas-Elguera, 1999), lo cual pudo aislar los paleolagos que existían en la región, y que estuvieron históricamente unidos (Smith *et al.*, 1975), lo que explica la relación que presenta el área AME-1 con las demás regiones del Altiplano Mexicano (Fig. 25). Como veremos más adelante, este evento coincide con la cladogénesis de las especies *A. goslinae* y *A. dugesi*.

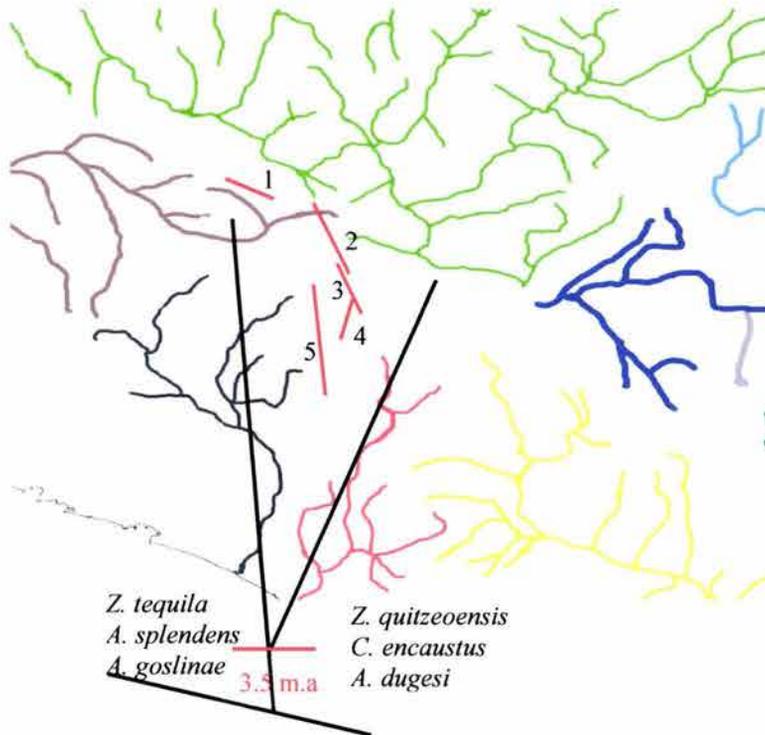


Figura 26.- Eventos cladogenéticos y geológicos que explican la relación existente entre la región AME y las regiones del Altiplano Mexicano. Los números corresponden a las siguientes fallas; 1.- Amatlan de Cañas, 2.- Ameca, 3.- San Marcos, 4.- Techolutla y 5.- Tamazula. La actividad tectónica de estas fallas esta fechada entre 5 y 3.3 millones de años. Los paleolagos existentes en la zona se muestran en la figura 23.

El evento vicariante que separó a poblaciones del ancestro 74 en Fig. 25 y que llevó al evento cladogenético de *Chapalichthys peraticus* y *Xenotoca variata*, está fechado en 4 m.a, coincidiendo con un segundo pulso de actividad tectónica en el graben de Cotija ocurrido hace 3.8 m.a. (Rosas-Elguera *et al.* 2002), separando así las regiones de los paleolagos de Chapala y el de Cotija (Fig. 27), explicando la relación existente entre el área COT y las regiones del Altiplano Mexicano y poniendo de manifiesto que la región COT presenta una asociación histórica mas estrecha con la región Lermense que con la Balseana y que su conexión actual con el Balsas se debe a causas antropogénicas. Dicho evento también pudo ser el que provocó el surgimiento de *C. pardalis*, sin embargo, la ausencia de información no permite establecer con claridad este evento.

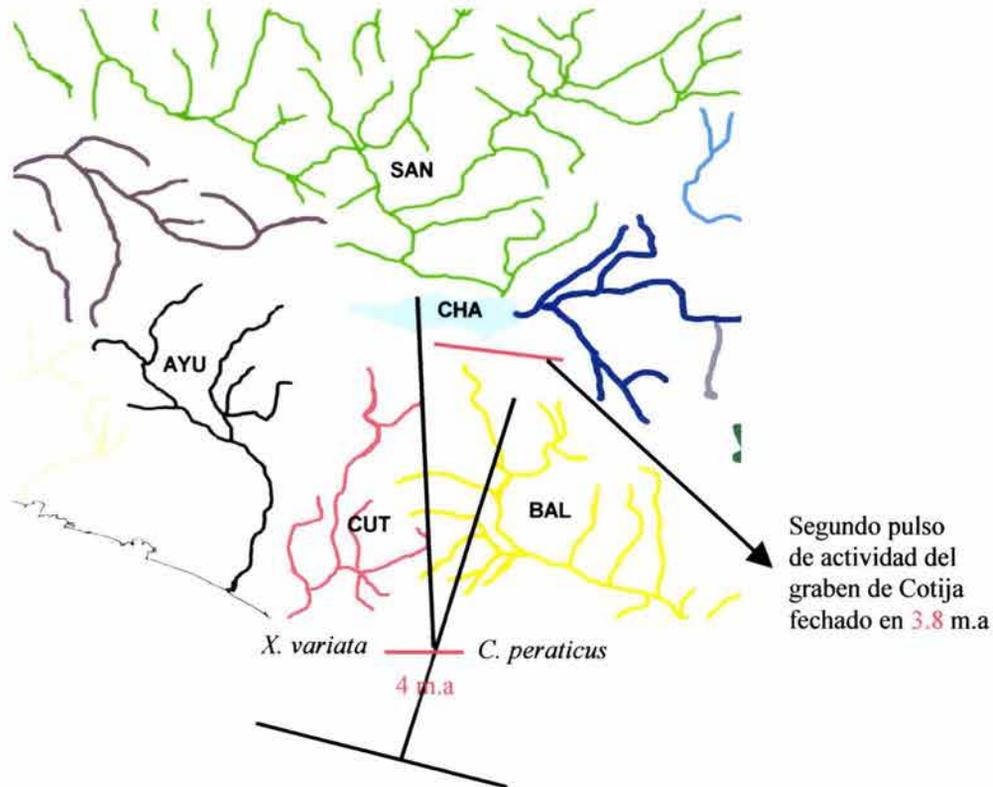


Figura 27.- Evento cladogenético y geológico que separó las áreas COT y el resto de las áreas del Altiplano Mexicano.

Dentro de la tribu Chapalichthyini se presentan especies ampliamente distribuidas (*Z. quitzeoensis*, *A. robustus* y *X. variata*), lo cual hace difícil la reconstrucción histórica de su distribución geográfica y los modos de especiación. Sin embargo, algunos procesos a nivel poblacional y eventos de dispersión pueden ser inferidos con base en el cladograma presentado en el apéndice 6. Uno de ellos es la presencia de *X. variata* en la región del Pánuco (PAN). El evento cladogenético que separó las poblaciones de esta especie entre PAN y LER-A está fechado en 1 m.a. (apéndice 6), lo cual coincide con aquellos que se han descrito para otras especies de peces como *Notropis sallei* (Shönhuth, 2002) y *Poeciliopsis infans* (Mateos et al. 2002), ambos fechados en 1 m.a. y relacionando las cabeceras del Río San Juan del Río (PAN) y el Alto Lerma (Fig. 28). Esto sugiere que capturas de ríos por las cabeceras de los tributarios del Río Panuco pudieron haber ocurrido en épocas geológicas “recientes”, coincidiendo con lo expuesto por Tamayo & West (1964), quienes mencionan que el Río San Juan del

Río formaba parte del sistema del Lerma antes de ser capturado por el Río Pánuco en el Pleistoceno.

Por otra parte la presencia de *Z. quitzeoensis* en las cabeceras de los ríos Ameca y Ayuquila, hacen pensar en una dispersión post-especiación, sugiriendo una conexión reciente entre ríos del Altiplano Mexicano y la región AME, lo cual es confirmado por la presencia de otras especies de la familia Goodeidae (*S. francesae* y *G. atripinnis*) y de Poecilidae (*Poeciliopsis infans*), con fechamientos menores a 1 m.a. (Fig. 28) (Mateos *et al.* 2002 y Doadrio & Domínguez, 2004). Esto podría tener relación con la captura de ríos del Altiplano por parte de los ríos Ameca y Ayuquila, no obstante esto es meramente especulativo.

Alloophorus robustus también presenta una distribución amplia a lo largo de las regiones del Altiplano Mexicano, dejando de manifiesto procesos de dispersión recientes en la zona, lo que se infiere por su presencia en las cabeceras del Río Cupatitzio, actual tributario del Río Balsas, y en la región de Cotija, sugiriendo que la captura de ríos pudo haber ocurrido hace 1 m.a. (Fig. 28) (apéndice 6).

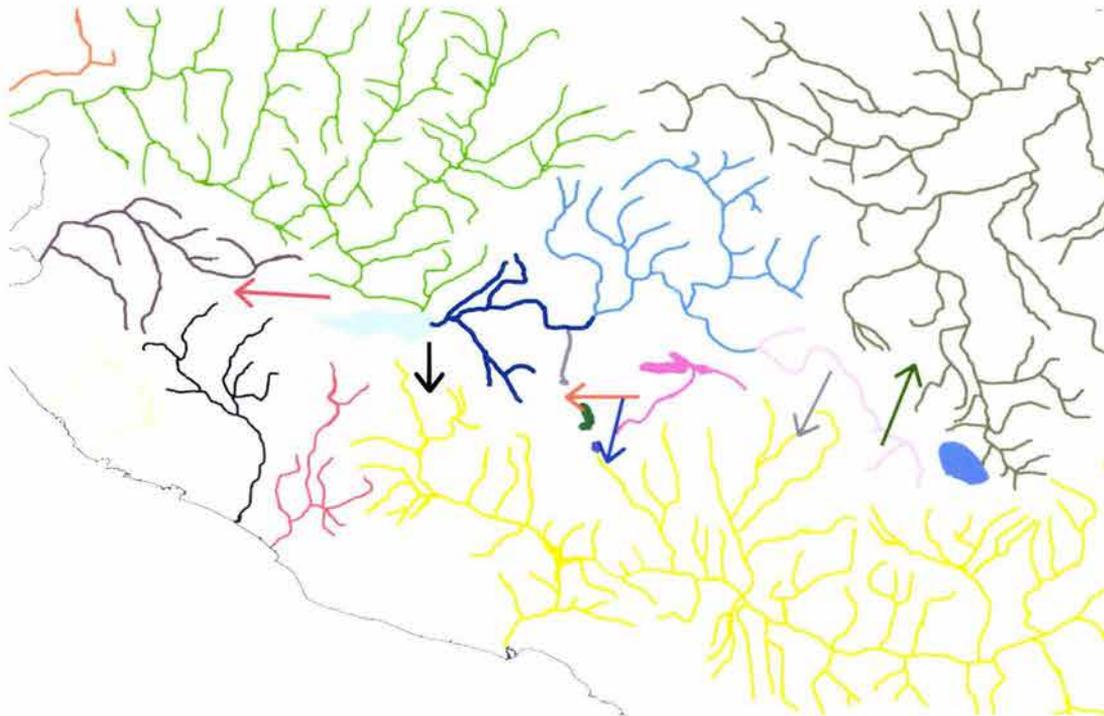


Figura 28.- Eventos de dispersión pos-especiación menores a 1 m.a. relacionados con capturas de ríos y que explican algunos de los patrones reticulados encontrados entre las regiones biogeográficas discretas aquí estudiadas. Los colores de las flechas representan eventos independientes; rojo.- *G. atripinnis*, *Z. quitzeoensis*, *S. francesae* y *Poeciliopsis infans*, negro.- *A. robustus* y *G. atripinnis*, azul.- *A. robustus*, *A. meeki* y *A. catarinae*, gris.- *G. multirradiatus*, verde.- *G. gracilis*, *X. variata*, *Poeciliopsis infans* y *Notropis sallaei*, anaranjado.- *X. variata*, *G. atripinnis*, *A. robustus* y *S. lermae*

Otros eventos que pueden ser inferidos en el cladograma presentado en el apéndice 6 y que permiten explicar algunas relaciones que guardan las áreas en el cladograma del BPA secundario, son las relaciones existentes entre las poblaciones de *X. variata*, *Z. quitzeoensis* y *A. robustus* en la región de ZAC, CUI y LER-M (subclado 1 en Fig. 18). Los datos mostrados en el apéndice 6 para estas especies y áreas, coinciden en la existencia de un evento de separación entre las regiones ZAC y CUI fechado entre 0.7 y 0.5 m.a., coincidente con los eventos ocurridos en las fallas NE-SO registradas en la zona, que dieron lugar a un posible desplazamiento del espejo de agua de Cuitzeo a Zacapu ocurrido en el Plioceno, y que el aislamiento pudo ocurrir con la actividad del volcán de las ventanas de origen Plio-Pleistoceno, aislando las depresiones lacustres de Zacapu-Villa Morelos-Cuitzeo. Incluso se menciona que si es eliminado el hundimiento sufrido por el vaso de Cuitzeo por efecto del fallamiento, los lagos de Zacapu y Cuitzeo estarían unidos (Israde-Alcántara, 1999), coincidiendo también con lo expuesto por Moncayo *et al.* (2001), quienes mencionan que el lago de Cuitzeo y Zacapu pudieron estar unidos en el Mioceno Medio, para después separarse en el Plio-Cuaternario, aislando las poblaciones de peces de Zacapu y Cuitzeo, e incluso se hace referencia a la conexión de estos dos lagos por medio de un arroyo ubicado en el corredor Chucandiro-Huaniqueo, evento fechado en menos de 1 m.a. (Fig. 28).

Por su parte, *Xenotoca eiseni* y *X. melanosoma* pudieron haber surgido en el paleolago Zacoalco-Ameca (AME), para posteriormente dispersarse a las regiones de Ayuquila (AYU) y Cuahuayana-Tamazula (CUT). Este evento de dispersión coincide con lo ocurrido para las especies de los géneros *Allodontichthys* e *Ilyodon* (Fig. 23), reforzando la hipótesis de una antigua interconexión entre las regiones CUT y AYU-AME vía los paleolagos de la zona (San Marcos, Zacoalco y Atotonilco) (Fig. 24) y ríos ancestrales, para después aislarse en el Pleistoceno con la reactivación de la actividad al norte del graben de Colima, fechado en 1.8 m.a., coincidiendo este fechamiento con el evento cladogenético que separa a las poblaciones de AME y CUT fechado entre 1.7 y 2 m.a. Esta interconexión pudo haber afectado la dispersión de otras especies de

peces (Poeciliidae, Cichlidae, Ictaluridae, Catostomidae y Characidae), dando sustento a la hipótesis de una dispersión reciente, menor a 2 m.a.

Tribu Goodeini

Para la tribu Goodeini, a pesar de que en el cladograma mostrado en el trabajo de Doadrio y Domínguez (2004) no se resuelven las relaciones de *A. toweri* con respecto al género *Goodea*, para fines prácticos y siguiendo las recomendaciones de dichos autores, consideramos a la tribu Goodeini conformada por tres especies. Dos de ellas son endémicas de la cuenca del Río Pánuco (*Goodea gracilis* y *Ataeniobius toweri*) y la otra (*G. atripinnis*) está ampliamente distribuida en varias de las regiones aquí estudiadas. La diferencia en la tasa de evolución obtenida para *A. toweri* no permitió el fechamiento del evento cladogenético (Doadrio y Domínguez, 2004); sin embargo, consideramos que el mismo evento que permitió la cladogénesis de *X. captivus* pudo influir en la cladogénesis de *A. toweri*. Para *G. gracilis* se tiene un fechamiento de 1 m.a. para el evento cladogenético, lo cual, como se ha mencionado para *X. variata*, *Notropis sallei* (Shönhuth, 2002) y *Poeciliopsis infans* (Mateos *et al.* 2001), coinciden en tiempos de divergencia, proponiéndose la captura de cabeceras de ríos que antes drenaban a la cuenca del Lerma (Río San Juan del Río), por el Río Pánuco, considerando esta relación un evento de especiación post-dispersión (Fig. 28).

Goodea atripinnis se distribuye en 12 cuencas de la vertiente Pacífica, incluyendo regiones de las cuencas costeras del Pacífico y del Altiplano Mexicano, tanto endorreicas como exorreicas, demostrando la historia biogeográfica reticulada de las regiones independientes aquí estudiadas. Esta es una de las evidencias por la cual la hipótesis nula en biogeografía histórica es rechazada, haciendo muy compleja la interpretación histórica de la biogeografía de la Mesa Central y su biota. A pesar de ello, la evidencia mostrada en la hipótesis filogenética de Doadrio y Domínguez (2004), aunado a los eventos geológicos encontrados en la literatura, a la optimización de caracteres para esta tribu (Fig. 29) y la evidencia obtenida en el análisis de BPA para otras especies, ayudan a reconstruir algunos de los posibles eventos que influyeron en la distribución actual de *G. atripinnis*.

Tribu Goodeini

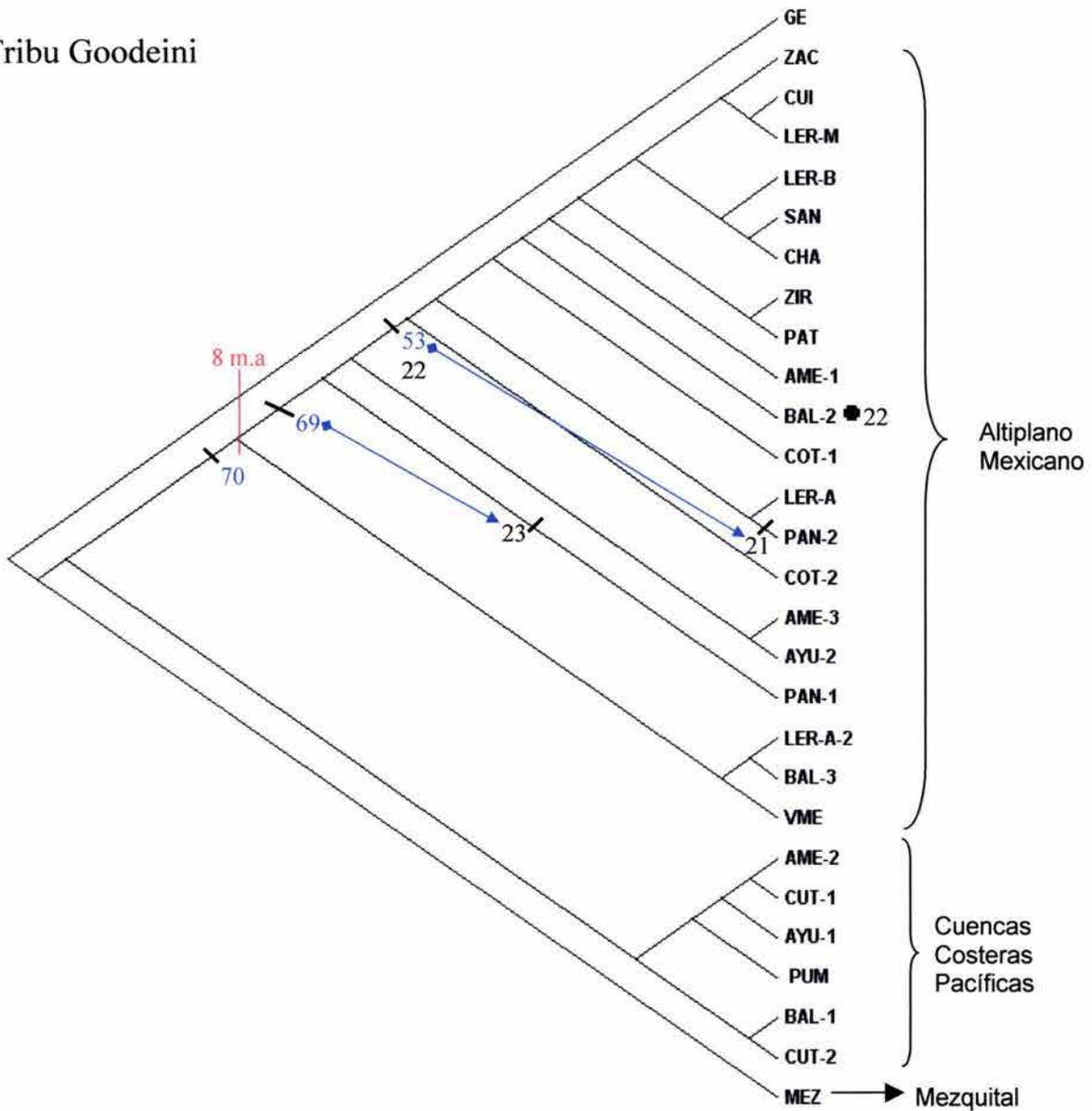


Figura 29.- Optimización de los caracteres (especies) para la tribu Goodiini en el cladograma del BPA-secundario. En azul se muestran los ancestros de las especies o grupos de especies y los eventos de especiación pos-dispersión y en rojo los fechamientos de eventos cladogenéticos de acuerdo al cladograma del apéndice 6. Los números en negro corresponden a 20.- *Ataeniobus toweri*, 21.- *Goodea gracilis* y 22.- *G. atripinnis*.

Esta especie se distribuye en las regiones biogeográficas independientes de Ayuquila (AYU), Ameca (AME), Santiago (SAN), Chapala (CHA), Lerma Bajo (LER-B), Lerma Medio (LER-M), Lerma Alto (LER-A), Cotija (COT), Zacapu (ZAC), Cuitzeo (CUI), Pátzcuaro (PAT) y Zirahuen (ZIR). Además, se ha registrado la presencia de la especie en Xochimilco Valle de México (VME), sin embargo este registro se considera una introducción de carácter antropogénico. De todas estas áreas de distribución, LER-A, LER-M, LER-B, ZAC, CHA y SAN están actualmente

comunicadas, por lo que la ruta de dispersión de este taxón en dichas áreas es evidente. Existe entre las áreas restantes una relación reciente por parte de otras especies de la subfamilia e incluso de peces pertenecientes a otras familias. Los fechamientos de los eventos cladogenéticos para las poblaciones en las áreas antes mencionadas de *G. atripinnis* varían entre 1 y 0.5 m.a. (Apéndice 6). La relación entre Ayuquila-Armeria (AYU) y Ameca (AME) con las cuencas del Altiplano Mexicano es apoyada por la presencia de *Z. quitzeoensis* y *Poeciliopsis infans* (0.1 a 0.28 m.a) en las cabeceras de dichas regiones, lo cual pudo suceder por la interconexión entre las cabeceras del Río Ameca y el lago de Chapala a través del Lago Atotonilco, o bien debido a la captura de ríos de la Mesa Central por parte del Río Ameca, eventos fechados en el Pleistoceno (menos de 2 m.a.) (Fig. 30). Por otra parte, la presencia de *G. atripinnis* en la región COT, se comparte con la presencia de *A. robustus*, *P. infans* y miembros de la familia Atherinopsidae y Cyprinidae, cuya semejanza con especies de la región Chapala han puesto de manifiesto sus relaciones, este evento cladogenético, del cual no se cuenta con fechamiento, pudo ocurrir por la influencia de la actividad tectónica que el graben de Cotija tuvo en la geomorfología de la región, pudiendo favorecer la captura de ríos por la región COT en épocas recientes (Fig. 30).

Israde-Alcántara (1999) menciona la existencia del paleo-río de Pátzcuaro, el cual conectaba las cuencas de Pátzcuaro y Cuitzeo, que después se interrumpió por la actividad volcánica del Plio-Pleistoceno (Fig. 30). Lo anterior es corroborado por la presencia de *G. atripinnis*, *S. lermae*, *A. dugesi* y *A. robustus*, así como de las especies estrechamente relacionadas (*Allotoca catarinae*, *A. diazi* y *A. meeki*,) en las cuencas endorreicas de Cuitzeo, Pátzcuaro y Zirahuén, cuyo evento cladogenético está fechado entre 1 y 0.5 m.a. (Apéndice 6). Por su parte, el lago de Zacapu actualmente está conectado con el Río Lerma, lo que puede ser una ruta de dispersión reciente; sin embargo, las relaciones existentes entre otras especies de Zacapu y Cuitzeo (*S. lermae*, *A. robustus*, *X. variata*, *H. turneri*, y *Z. quitzeoensis*) fechadas en menos de 1 m.a., coincide con los eventos antes mencionados de la Actividad Volcánica de las Ventanas citados por Israde-Alcántara (1999) y el arroyo ubicado en el corredor Chucandiro-Huaniqueo, fechado en menos de 1 m.a. (Moncayo *et al.* 2001). El evento que separa las

poblaciones del LER-M y CUI-PAT-ZIR se fecha en menos de 1 m.a. (Apéndice 6) poniendo de manifiesto su relación histórica; dichas relaciones han sido mencionadas por diferentes autores, quienes asocian estas áreas debido a la similitud en su ictiofauna (Tamáyo & West, 1964, Barbour, 1973 y Smith, 1980).

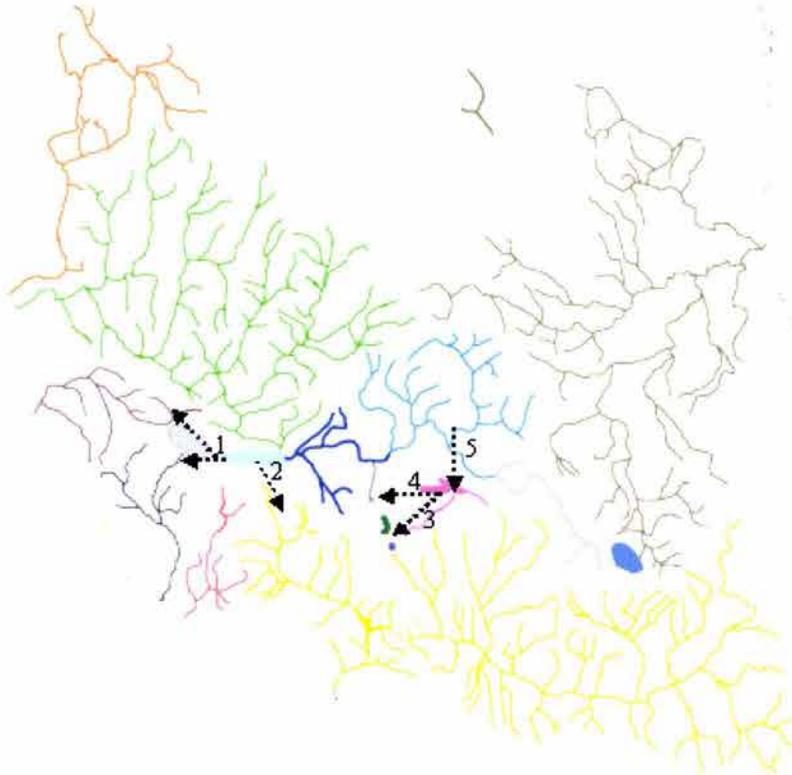


Figura 30.- Posibles rutas de dispersión que siguió la especie *G. atripinnis* en la cuerpos de agua de la Mesa Central. 1.- Ruta Chapala-Atotonilco-Ameca (1 a 0.5 m.a.), 2.- Captura de ríos por la región Cotija, 3.- Paleo-río de Pátzcuaro (1 a 0.7 m.a.), 4.- canal de Chucandiro-Guaniqueo (menor a 1 m.a.) 5.- relación Lerma medio-Cuitzeo aun sin evidencia geológica, (cladogénesis de las poblaciones de *G. atripinnis* menor a 1 m.a.)

Tribu Girardinichthyini

Para fines prácticos, la discusión de la tribu Girardinichthyini la hemos separado en los dos principales grupos que conforman dicha tribu: 1) Grupo *Allotoca* y 2) grupo *Girardinichthys* (*Girardinichthys-Skiffia* y *Hubbsina*). Las especies *Allotoca* sp., *A. regalis*, *A. maculata* y *A. goslinae* son las que aparecen en posición basal en el árbol del apéndice 6, su distribución abarca las regiones de Cotija y Ameca, lo que sugiere que el ancestro del grupo *Allotoca* estaría distribuido en la parte oeste del actual cauce del Río Lerma y posiblemente en alguna región del Río Verde. Mientras que la distribución de las especies del grupo

Girardinichthys en las regiones del Lerma Medio y Alto sugiere que su ancestro tenía una distribución en la porción oriental del cauce actual del Río Lerma, en la región que hemos denominado LER-M y LER-A, sugiriendo una separación ancestral de la zona del Río Verde-Bajo Lerma con el Medio y Alto Lerma. Este evento cladogenético y de separación de cuencas es reforzado por la evidencia geológica producto de la intensa actividad volcánica de la región de los altos de Jalisco, asociado a su vez con la actividad tectónica de la Falla Chapala-Tula, fechada en el Mioceno inferior (Ferrari, 2000)(Fig. 31). El evento cladogenético que separó a estos dos grupos (*Girardinichthys* y *Allotoca*) dentro de los Girardinichthyini está fechado en 7.5 m.a. (Apéndice 6), sin embargo, se tiene poca evidencia de fechamientos de los eventos geológicos en la zona, reportándose el inicio del fallamiento Chapala-Tula en el Mioceno.

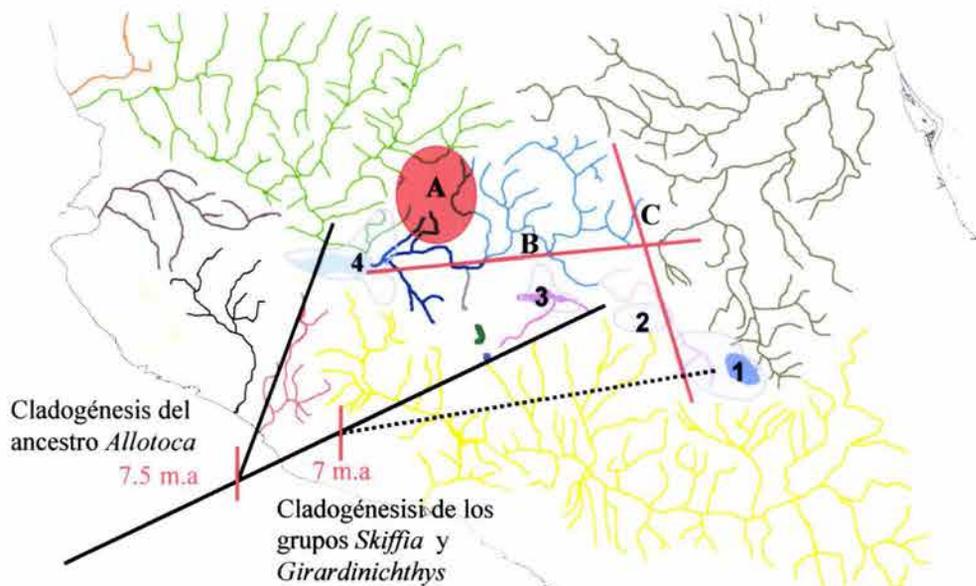


Figura 31.- Eventos cladogenéticos y geológicos que influyeron en la diversificación de las ramas principales de las especies de la tribu Girardinichthyini. 1.- Paleolago de Aztlán, 2.- Paleolago de Maravatio, 3.- Paleolago de Cuitzeo y 4.- Paleolago de Chapala. A.- Actividad volcánica en los Altos de Jalisco (Mioceno inferior), B.- Falla Chapala-Tula (Mioceno), C.- Falla Querétaro-Táxco (7 m.a.)

El fechamiento observado en el apéndice 6 para la cladogénesis de *A. maculata* (Magdalena-AME), *A. regalis* (Cotija-COT) y el ancestro del resto de las especies (no 59 en Fig. 33), sugieren eventos cladogenéticos ancestrales entre especies distribuidas en regiones biogeográficas independiente. Probablemente el ancestro del grupo *Allotoca* se distribuía ampliamente por la región del Bajo Lerma-Chapala-Santiago, después experimentó procesos de vicarianza y

fragmentó su intervalo de distribución. El evento vicariante que propició la cladogénesis de *A. maculata*, aislada en la laguna Santa Magdalena y fechado en 6 m.a. se corrobora con fechamientos obtenidos para la actividad tectónica de las fallas de Santa Rosa y el graben de Cinco Minas, así como por la actividad volcánica registrada en la zona entre Plan de Barrancas, la Presa Santa Rosa y el Volcán de Tequila, fechados en el Mioceno superior entre 8 y 5 m.a. (Ferrari *et al.* 1994 y Ferrari & Rosas-Elguera, 1999). Mientras que el evento cladogenético de *A. regalis* esta fechado en 6 m.a., coincidiendo con el segundo pulso de actividad tectónica en el graben de Cotija (Rosas-Elguera, *et al.* 2002) (Fig. 32).

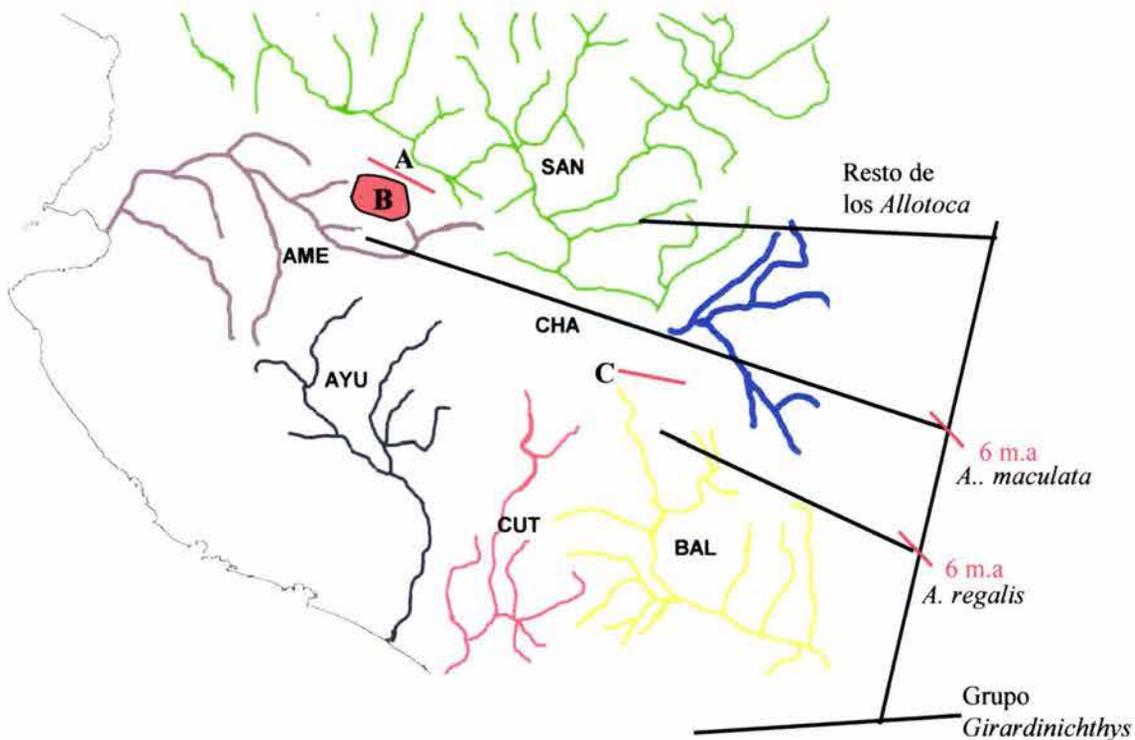


Figura 32.- Eventos cladogenéticos y geológicos que influyeron en la vicarianza de las especies *A. regalis*, *A. maculata* y el ancestro del resto de las especies del Género *Allotoca*. A.- Falla de Santa Rosa y graben Cinco de Minas (Mioceno superior), B.- Vulcanismo basáltico en la región entre Santa Rosa-Plan de Barrancas y el Volcán de Tequila (Mioceno superior 9-5 m.a.), c.- graben de Cotija (Mioceno superior-Plioceno inferior).

En el apéndice 6 se observan fechamientos más recientes para el resto de las especies del grupo. Para el evento cladogenético que separó a las especies hermanas *A. goslinae* (endémica de la región de Ameca) y *A. dugesi* (ampliamente distribuida en las cuencas del Altiplano Mexicano) se cuenta con un fechamiento de 3.5 m.a., coincidente con lo ya explicado para otras especies en

relación a la conexión y aislamiento entre la región AME y CHA debido a los fallamientos de la zona (Fig. 26).

Tribu Girardinichthyini
(Grupo *Allotoca*)

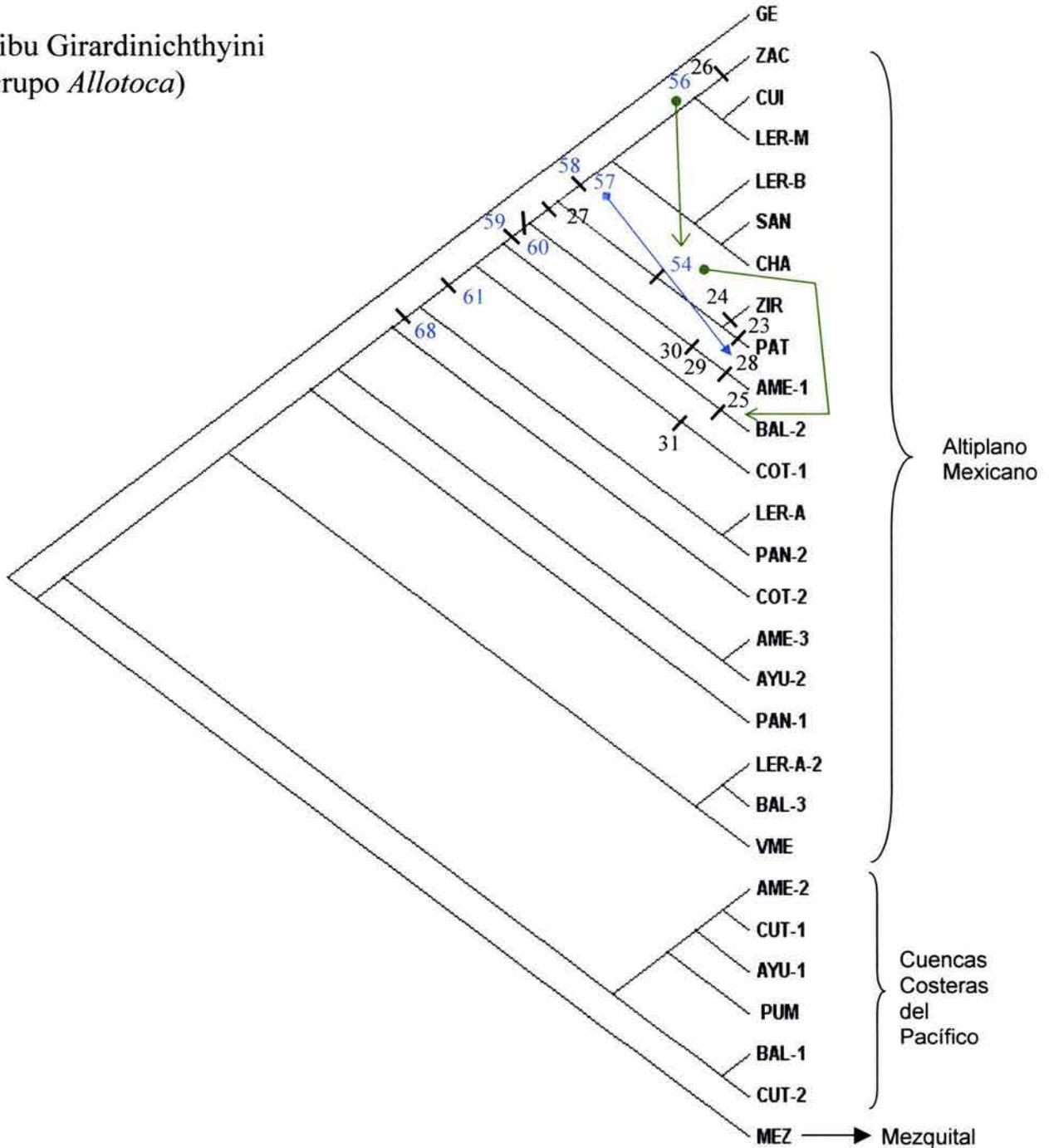


Figura 33.- Optimización de los caracteres (especies) para la tribu Girardinichthyini (Grupo *Allotoca*) en el cladograma del BPA-secundario. En azul se muestran los ancestros de las especies o grupos de especies y los eventos de especiación pos-dispersión, en verde los eventos de dispersión pos-especiación, los números en negro corresponden a 23.- *Allotoca diazi*, 24.- *A. meeki*, 25.- *A. catarinae*, 26.- *A. zacapuensis*, 27.- *A. dugesi*, 28.- *A. goslinae*, 29.- *Allotoca*. Sp, 30.- *A. maculata* , 31.- *A. regalis*.

Por otro lado, el ancestro No 56 en Fig. 33, quedaría aislado en la región de Zacapu, para posteriormente dar origen a *A. zacapuensis* y a los ancestros de *A. catarinae*, *A. meeki* y *A. diazi*. La separación de *A. zacapuensis*, endémica del Lago de Zacapu, está fechada en 2 m.a., por lo que este evento cladogenético se puede relacionar con la formación de dicho lago, el cual de acuerdo con Demant (1992) se formó en algún momento del Plioceno Superior.

Mientras tanto, *A. catarinae* (BAL), *A. meeki* (ZIR) y *A. diazi* (PAT), presentan una estrecha relación en los análisis presentados por Doadrio y Domínguez (2004), y en el cladograma presentado en el apéndice 6 se obtiene un fechamiento para el evento cladogenético de estas tres especies menor a 1 m.a., lo cual, como ya se mencionó, coincide con los fechamientos obtenidos para la separación de las poblaciones de *A. robustus* y *G. atripinnis* en estas tres zonas (Figs. 28 y 29), sugiriendo que una misma ruta de dispersión en espacio y tiempo pudo ser usada por las diferentes especies. Esto refuerza la hipótesis del paleo-río de Pátzcuaro, el cual unía las regiones de Uruapan (BAL) con Zirahuen y Pátzcuaro (De Buen, 1943, Álvarez del Villar, 1972 e Israde-Alcántara, 1999), cuya comunicación se interrumpió por actividad volcánica hace menos de 1 m.a.

El otro grupo dentro de la tribu Girardinichthyini es *Girardinichthys*, incluye a las especies de los géneros *Skiffia*, *Hubbsina* y *Girardinichthys*. La separación de las dos principales ramas dentro de estos (*Girardinichthys* y *Skiffia-Hubbsina*) está fechada en 7 m.a. (apéndice 6), relacionada con un pico de actividad tectónica en la falla Taxco-Querétaro, fechado en 7 m.a. (Moncayo-Estrada *et al.* 2001)(Fig. 31), coincidiendo a su vez con la época de mayor extensión de la paleocuenca de Aztlán (Fig. 24), cuya antigüedad es del Mioceno Superior-Plioceno (Silva-Romo *et al.* 2002), y cuyo límite occidental sería la falla Taxco-Querétaro, por lo que, el ancestro del género *Girardinichthys* quedaría aislado en la paleocuenca de Aztlán, mientras que el ancestro del grupo *Skiffia* quedaría aislado al oeste de dicha falla (Fig. 30).

El evento que separó a *Girardinichthys multiradiatus* y *G. viviparus* no tiene fechamiento, esto debido a la diferencia en la tasa de evolución de *G. viviparus* (Doadrio & Domínguez, 2004), no obstante, si tomamos en cuenta la evolución de la paleocuenca de Aztlán, se pone de manifiesto que el evento

geológico que aisló la actual cuenca del Valle de México (VME) con respecto a la región de Toluca (Lerma Alto, LER-A), es la formación de la Sierra de las Cruces de edad pliocénica (Wallace & Carmichael, 1999), por lo que este evento geológico pudo ser el responsable de la vicarianza de ambas especies. La presencia de *G. viviparus* en el Pánuco es considerado como un evento reciente, influido por las obras de drenaje y desecación del Valle de México. Mientras que la presencia de *G. multirradiatus* en el Río Tuxpan (BAL) se considera un evento de captura de ríos por parte del Balsas (Fig. 34)

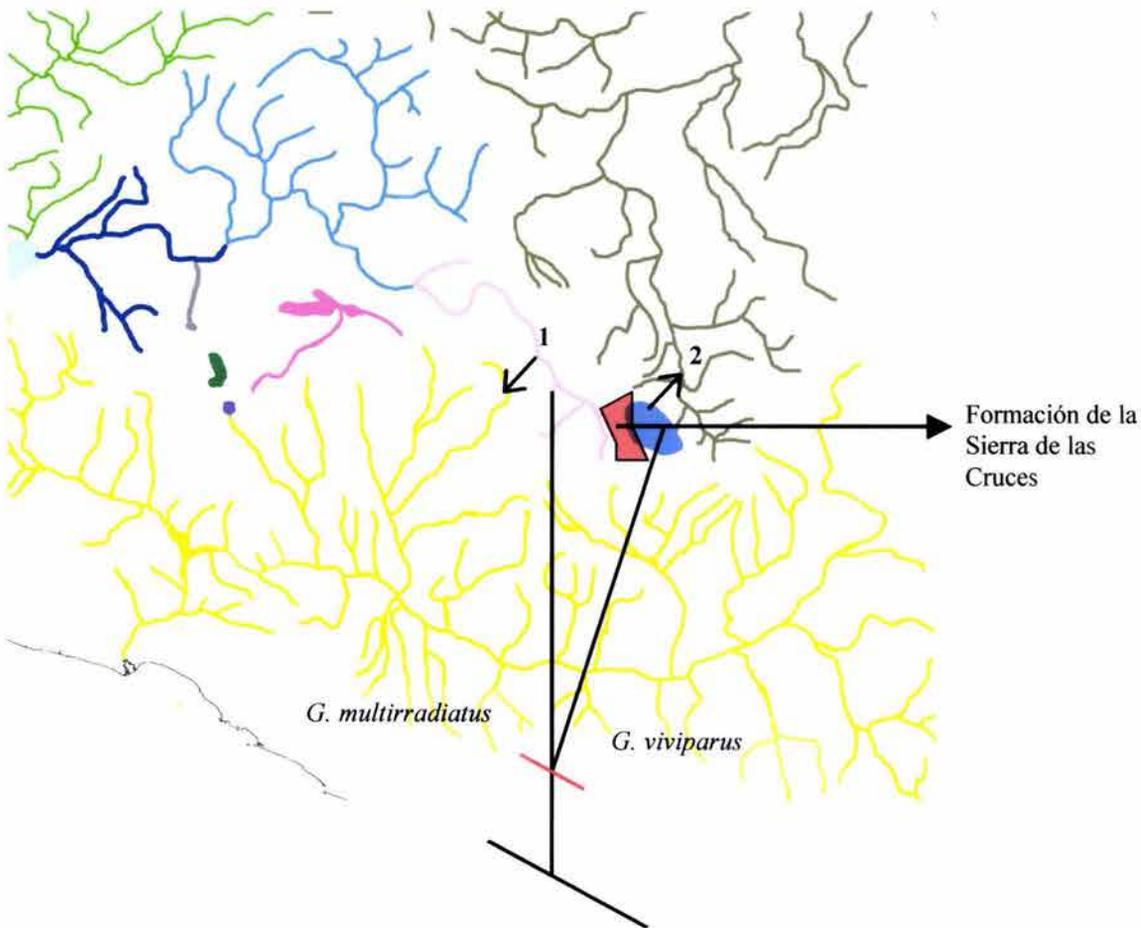


Figura 34.- Evento cladogenético y geológico postulado para las especies *G. multirradiatus* y *G. viviparus*, formación de la Sierra de las Cruces fechada en el Plioceno. 1.- evento de dispersión por captura de ríos de *G. multirradiatus* al Balsas, 2.- Evento de dispersión causado por el hombre de la especie *G. viviparus* al Pánuco.

Skiffia bilineata es considerada endémica de la cuenca de Cuitzeo. El evento que favoreció su separación del género *Girardinichthys* está fechado en 6 m.a. (apéndice 6), lo cual coincide con la formación del lago de Cuitzeo y el sub vaso de Charo, fechados en 7-8 m.a. y 5.5 m.a. respectivamente (Israde-Alcántara

& Graduño-Monroy, 1999). Por otro lado, la distribución de *S. bilineata* en la región del Medio Lerma la consideramos una dispersión secundaria causada por la construcción del dren la Cinta, obra hidráulica que conecta Cuitzeo con la presa de Yuriria. Sin embargo, análisis más detallados deben realizarse antes de poder dar una conclusión al respecto.

Tribu Girardinichthyini
(Grupo-*Girardinichthys*)

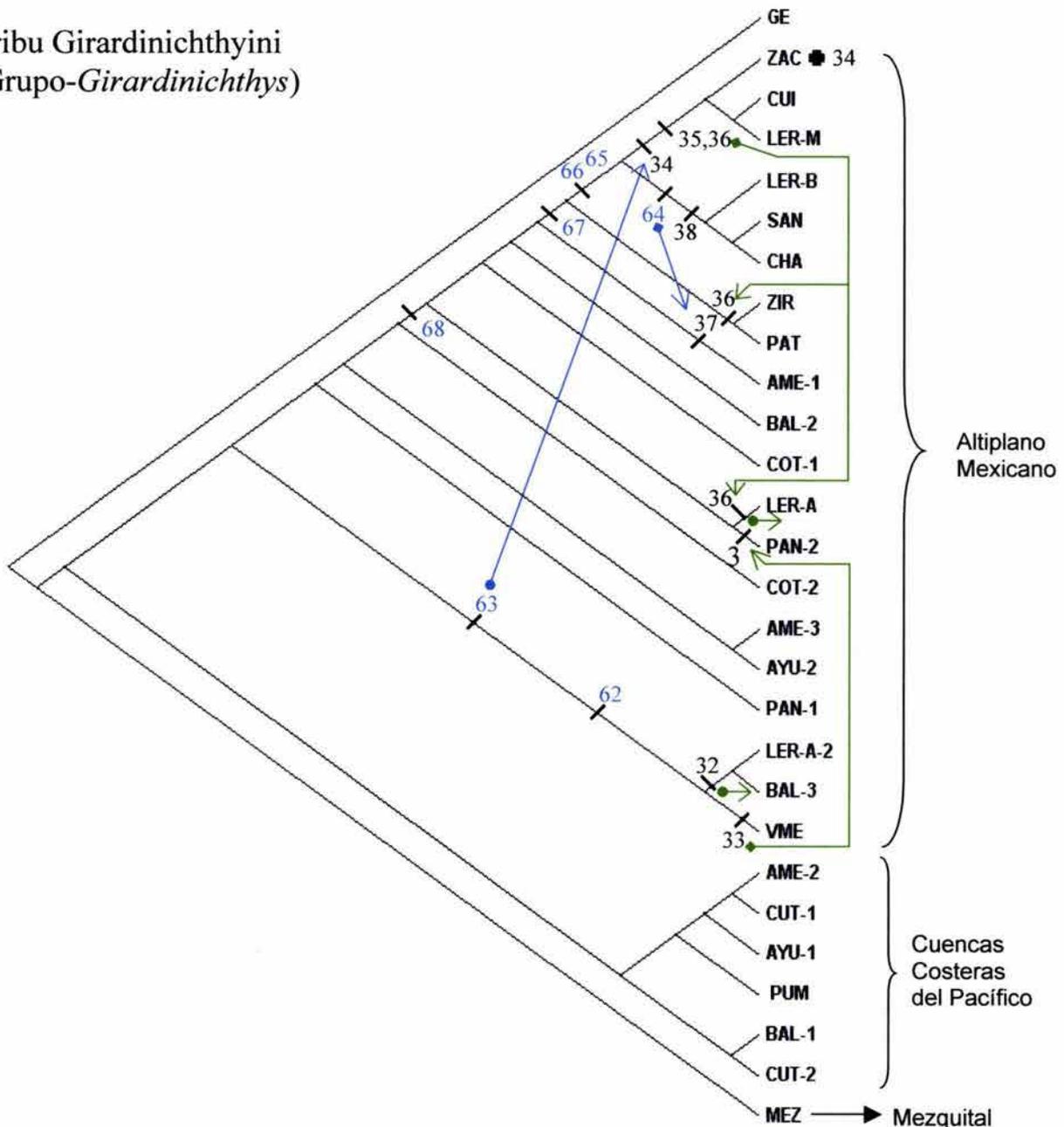


Figura 35.- Optimización de los caracteres para la tribu Girardinichthyini (Grupo *Girardinichthys*) en el cladograma del BPA-secundario. En azul se muestran los ancestros de las especies o grupos de especies y los eventos de especiación pos-dispersión, en verde los eventos de dispersión pos-especiación, los números en negro corresponden a 32.- *Girardinichthys multiradiatus*, 33.- *G. viviparus*, 34.- *Skiffia bilineata*, 35.- *Hubbsina turneri*, 36.- *S. lermæ*, 37.- *S. francesæ*, 38.- *S. multipunctata*.

No se cuenta con el fechamiento de la separación de *Hubbsina turneri* con su grupo hermano, debido a la diferencia en su tasa de evolución (Doadrio & Domínguez, 2004). Sin embargo, por su parte Moncayo *et al.* (2001) consideran que la cladogénesis de esta especie se dio a partir de la formación del Lago de Cuitzeo, mientras que su distribución en el Lago de Zacapu la atribuyen a una dispersión posterior vía el corredor Chucandiro-Huaniqueo, concordando con lo sucedido para otras especies.

Por su parte, la separación de *S. lermae* con respecto a las otras dos especies del género aun no es clara, sin embargo, debido al fechamiento en el evento cladogenético hace 3 m.a., se hace evidente que una separación entre el Bajo y Medio Lerma tuvo que haber ocurrido, posiblemente este evento vicariante fue favorecido por la formación de palolagos en la región entre 6.5 y 3.5 m.a. (Fig. 23). Eventos de dispersión pos-especiación debieron haber ocurrido, explicando la actual distribución de estas especies en Zacapu, Zirahuen, Pátzcuaro y Lerma Alto. *Skiffia francesae*, endémica del Río Ameca, es considerada especie hermana de *S. multipunctata*, el evento que las separó esta fechado en 1 m.a., coincidiendo con los fechamientos para los eventos vicariantes en poblaciones de *Goodea atripinnis* y *Zoogoneticus quitzeoensis*, así como de *Poeciliopsis infans* (Mateos *et al.* 2002), sin embargo aun no se tiene bien clara la ruta de dispersión que pudieron seguir estas especies del Altiplano Mexicano hacia el Río Ameca.

8. CONCLUSIONES

Se identificaron 18 regiones biogeográficas independientes en la Mesa Central de México, lo cual demostró ser una regionalización eficiente para determinar la historia biogeográfica de la subfamilia Goodeidae.

De las 247 localidades muestreadas, solo en 104 se recolectaron miembros de Goodeinae. De las 160 localidades que contaban con datos históricos, en 129 de ellas registramos la ausencia de al menos una de las especies anteriormente encontradas, lo que apunta a un deterioro en la extensión de la distribución de algunas de las especies y quizás a procesos de extinción local en ciertas poblaciones.

Los cladogramas taxonómicos de áreas obtenidos al sustituir el nombre de cada taxon terminal por el área donde se distribuyen, demostraron ser una prueba muy débil en la reconstrucción de la historia biogeográfica de los Goodeinae, y solo se pone de manifiesto la posición basal del Mezquital, asociada a la presencia de especies de Goodeinae basales.

El análisis de BPA primario indicó una falta de resolución para las relaciones entre las áreas, dada la gran cantidad de homoplasias presentadas, sugiriendo una relación reticulada de las áreas. En este sentido el BPA primario se utilizó únicamente para falsificar la hipótesis nula (vicarianza), de esta manera, el análisis de BPA primario demostró que la historia biogeográfica de la subfamilia Goodeinae y de la Mesa Central, no puede ser reducida tan solo a eventos vicariantes, y que la falta de resolución y el gran número de ambigüedades demuestran que eventos cíclicos de vicarianza y otros eventos distintos a ésta son comunes en la historia biogeográfica de la Mesa Central y su biota.

Al no agruparse las áreas duplicadas, en el análisis del BPA secundario, se corrobora la hipótesis de eventos cíclicos de vicarianza entre diferentes cuencas, así como de eventos no vicariantes dentro de la historia biogeográfica de la Mesa Central y su biota.

El cladograma de área obtenido del análisis del BPA secundario muestra una clara diferencia entre tres clados monofiléticos, el más basal constituido por la cuenca del Río Mezquital, seguido por el clado conformado por las cuencas

costeras del Pacífico y un clado conformado en su gran mayoría por las cuencas del Altiplano Mexicano.

No es posible establecer un cladograma general de área como resultado de esta investigación pues el análisis solo incluye un cladograma taxonómico, sin embargo, el patron obtenido puede someterse a prueba al incorporar otros cladogramas taxonómicos para otras especies.

El uso de datos geológicos y de la hipótesis del reloj molecular en goodeidos son elementos que complementan la descripción de patrones biogeográficos.

Se demuestra la complejidad en la historia biogeográfica de la Mesa Central, por lo que en la presente investigación se rechaza la hipótesis nula en biogeografía histórica y se demuestra que eventos cíclicos de vicarianza (eg. Ameca) y eventos cíclicos de dispersión por captura de cabeceras de ríos o interconexión-separación de cuerpos de agua, han conformado la compleja historia evolutiva y biogeográfica de la Mesa Central y su biota.

La historia biogeográfica de la subfamilia Goodeinae está estrechamente vinculada con los eventos tecto-volcánicos ocurridos en los últimos 11 millones de años en la Mesa Central de México.

Los eventos tecto-volcánicos mas importantes que han determinado la configuración actual de la Mesa Central de México e influido en la diversificación e historia biogeográfica de los Goodeinae son: El levantamiento de la Mesa Central y del Componente sur-oeste de la Sierra Madre Occidental, la actividad Tecto-Volcánica del Cinturón Volcánico Transmexicano, la actividad en el graben Chapala-Tula, en el graben de Cotija y graben de Colima, la actividad de las fallas de Tamazula, Taxco-Querétaro y Tepic-Zacoalco, así como la formación de paleolagos en la zona centro occidente de México durante el Mioceno y Pleistoceno.

9. BIBLIOGRAFIA

- Aguilar-Aguilar, R., Contreras-Medina, R. & Salgado-Maldonado, G. (2003). Parsimony análisis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basin based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography*. 30: 1-13.
- Aguilera, J. G. (1909). Informal lecture in the field cited in: Paredes, Trinidad. Reseña de la Excursion al Tajo de Nochistongo. *Boletín De la Sociedad Geológica Mexicana*. 6(2):63-66.
- Alba, V. C. (1990). Chapala, Ecología y Planeación regional, El Colegio de Jalisco / instituto Goethe. 123 p.
- Albritton, C. C. (1958). Quaternary stratigraphy of the Guadiana valley, Durango, Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Americana*. 69:197:216.
- Allan, J. F. (1986). Geology of the northern Colima and Zacoalco grabens, southwest Mexico: Late Cenozoic rifting in the Mexican volcanic belt. *Geological Society American Bulletin*. 97: 473-485.
- Alvarez del Villar, J. (1959). Contribución al conocimiento del género *Neophorus*. *Ciencia Mexicana XIX*. (1-3):13-22. México D.F.
- Alvarez del Villar, J. (1963). Ictiología Mexicana III. Los Peces de San Juanico y Tocumbo, Mich. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 12:111-138.
- Alvarez del Villar, J. (1970). Peces Mexicanos (Claves), Secretaria de Industria y Comercio, Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras y Comisión Nacional de Pesca. 166 p.
- Alvarez del Villar, J. (1972). Ictiología Michoacana V. Origen y distribución de la ictiofauna dulceacuícola michoacana. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 19:155-161.
- Aranda-Gomez, J. J., Henry, C. D., y Luhr, J. F. (2000). Evolución tectomagmática post-paleocénica de la Sierra Madre Occidental y de la porción meridional de la provincia tectónica de Cuencas y Sierras, México, *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. V. LIII: 59-57.

-
- Axelrod, D. I. (1979). Age and origin of Sonora Desert Vegetation. Occasional Papers of California Academy of Sciences. 132:1-74.
- Barbur, C.D. (1973). A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces:Atherinidae): A species flock from the Mexican Plateau. *COPEIA* 1973: 533-556.
- Barragan, J. Y Magallon, S. (1994). Peces dulceacuícolas mexicanos, *Goodea atripinnis*. *Zoología Informa*. Junio, ENCB-IPN. 27-36 p.
- Bean, T. H. (1887). Description of five new species of fishes send by Prof. A. Duges From Guanajuato. Mexico. *Proceedures of United States Natural Musseum*. 10:370-375.
- Brooks, D. R. (1981). Hennin'g parasitological methods: a proposed solution. *Systematic Zoology*. 30:229-249.
- Brooks, D. R. (1990). Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*. 39:14-30.
- Brooks, D. R., Van Veller M. G. P., y McLenan, D. H. (2001). How to do BPA, really, *Journal of Biogeography*. 38: 345-358.
- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. (2001). A comparison of a discovery-based and event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*. 28: 757-767.
- Brooks D. R, y Van Veller M. G. P. (2003). Critique of parsimony analisis of endemicity as a method of historical biogeography, *Journal of Biogeography*. 30: 819-825.
- Bustamante, M. (1837). *Cyprinus vivipara*, (vulo) mexcalpique. *El Mosaico Mexicano*. Tom. II. *História Natural, Ichthyologia*. 116 p.
- Carmichael, I. S. E., Lange, R. A. & Luhr, J. F. (1996). Quaternary mientes and asociated volcanic roks of Mascota, western México: a consequence of plane extensión above a subduction modified mantle wedge. *Contribution to Mineralogy and Petrology*. 124: 302-333.
- Chacón, A. T. (1993). Pátzcuaro; Un Lago Amenazado, *Bosquejo Limnológico*, Editorial Universidtaria, UMSNH. 34-37 p.
- Chernoff, B., y Miller, R. R. (1986). Fishes of the *Notropis calientis* complex, whit a key to the southern shiners of Mexico. *COPEIA* 1:170-183.

-
- Clements, T. (1963). Pleistocens history of Lake Chapala, Jalisco, México, pp. 35-49. In: *Essays in Marine Geology in Honor of K. O. Emery University of South California*, Los Angeles. 85-102 p.
- Coburn, M. M. & Cavender, T. M. (1992). Phylogenetic relationship of North American Cyprinidae. En: Mayden, R. L. (Ed.) *Systematics, historical Ecology and North American freshwatre fishes*. Stanford University Press. 328-373.
- Comisión Nacional del Agua. (1990). *Clasificación del Río Santiago en los estados de Jalisco y Nayarit*, Guadalajara, Gobierno del Estado de Jalisco México. 109 p.
- Conabio. (1998). *La diversidad biológica de México estudio de País*, CONABIO. México. 220 p.
- Correa, P. G. (1978). *Atlas Geográfico del estado de Michoacán*, EDISA. 280 p.
- Dawes, J.A. (1995). *Livebearing fishes, A guide to their aquarium care, biolog y and classification*. Blandford Publications, United Kingdom. 240 p.
- De Buen, F. (1941). Lago de Pátzcuaro. Recientes estudios Limnológicos. *Revista Geográfica*, Instituto Panamericano de Geografía e Historia. 1(1) : 20-44.
- De Buen, F. (1943). Los Lagos Michoacanos I. Caracteres generales. *El Lago de Zirahuén*. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 4:211:232.
- Demant, A., Labat J. N., Michelet, D. & Tricart J. (1992). El Proyecto Michoacán 1983-1987. Medio ambiente e introducción a los trabajos arqueológicos, CEMCA. *Colection Estudes Internacional*. México 7: 75-77.
- Díaz-Pardo, E. M., M.A. Godínez-Rodríguez, López-Lopéz E. & Soto-Galera E. (1993). Ecología de los peces de la cuenca del Río Lerma, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. México 39:103-127.
- Doadrio, V. I., & Domínguez-Domínguez, O. (2004). Phylogenetic relationship Within the Fish Family Goodeidae Based on Cytochrome b Séquense data, *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 31: 416-430.
- Domínguez S. H. (1999). *Contribución al estudio de los peces de la familia Goodeidae en Michoacán*, Tesis, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México, 100 p.
- Domínguez-Domínguez, O., Nandini, S. & Sarma, S. S. S. (2002). Larval Feeding Behaviour of the Endangered Fish Golden Bubblebee Goodeid, *Allotoca*

-
- dugesii*, Implications for Conservation of an Endangered Species, Fisheries Management and ecology. 9:285-291.
- Domínguez-Domínguez, O., Mercado-Silva, N., & Lyons, J. (en prensa). Conservation Status of Mexican Goodeids: Problems, Perspectives, and Solutions. In: Proceedings of the II International Symposium on Livebearing Fishes.
- Eardley, A. J. (1962). Structural Geology of North America, Second ed., Harper and Row, New York, 234 p.
- Echelle, A.A. & Echelle, A.F. (1984). Evolutionary generics of a "species flock": Aterinid fishes on the Mesa Central of Mexico. In: Echelle, A.A., and I. Kornfield, Evolution of Fish Species Flocks, University of Maine at Orono Press. 93-110.
- Espinosa, O. D., Morrone, J. J., Llorente, B. J. & Flores V. O. (2002). Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica, UNAM. 133 p.
- Espinoza-Pérez, H., Gaspar-Dillanes, M. T., & Fuentes-Mata, P. (1993). Listados Faunísticos de México. III. Los peces dulceacuicolas Mexicanos. Instituto de Biología. UNAM, 123 p.
- Ferrari, L., Pasquare, G., Venegas, S., Castillo, D., & Romero, F. (1994). Regional tectonics of western México and its implications for the northern boundary of the Jalisco block. Geofísica Internacional. 33: 139-151.
- Ferrari, L., López-Martínez, M., Aguirre-Díaz, G., & Carrasco-Nuñez, G. (1999). Space Time patterns of Cenozoic arc volcanism in central México: from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. Geology 27:303-306.
- Ferrari L., & Rosas-Elguera, J. (1999). Late Miocene to Quaternary extension at the northern boundary of the Jalisco block, western Mexico. The Tepic-Zacoalco rift revisited, Geological Society of America. Special Paper 334:1-23.
- Ferrari, L., Conticelli, S., Vaggelli, G., Potrone, C. M., & Manetti, P. (2000). Late Miocene volcanism and intra-arc tectonics during the early development of the Trans_mexican Volcanic Belt, Tectonophysics. 318:161-185.
- Ferrari L., López-Martínez, M., & Rosas-Elguera, J. (2002). Ingnimbrite flare-up and deformation in the southern Sierra Madre Occidental, western México;

-
- Implications for the late subducción history of Farallón plate. *Tectonics*, V. 21 (4).
- Fitzsimons, J.M. (1972). A revision of two genera of goodeid fishes from the Mexican plateau. *COPEIA*. 4:729-756.
- Garman, S. (1895). The Cyprinodonts. *Mem. Mus. Comp. Zool.* 19:1-179.
- Grudzien, T. A., White, M. M., and Turner, J. B. (1992). Biochemical systematics of the viviparous fish family Goodeidae. *Journal of Fish Biology*. 40:801-814.
- Grant, E. C., & B. R. Riddle. (1995). Are the endangered springfish (*Crenichthys* Hubbs) and poolfish (*Empetrichthys* Gilbert) fundulies or goodeids?: A mitochondrial DNA assessment. *COPEIA* 1:209-212.
- Green M. C., van Veller, M. G. P. & Brooks, D. R. (2002). Assessing Modes of Speciation: Range Asymmetry and Biogeographical Congruence. *Cladistics*. 18:112-124.
- Guzmán A., J. N. (1985). La Desecación de la Ciénega de Zacapu: Orígenes y Consecuencias. Tzintzun, Órgano de Información del Departamento de historia, Miembros de la Asociación de historiadores Latinoamericanos y del Caribe, A. C. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, México: pp 26-37.
- Guzmán, A. F. (1994). Osteología y variación no geográfica de la suspensión de la aleta anal de *Goodea luitpoldi*, (Osteichthyes : Goodeidae). Universidad, Ciencia y Tecnología. Vol. 3 (2):33-41.
- Guzmán, A. F., Stinnesbeck, W., Camacho, J. R., & Polaco, O. J. (1998). El Paleolago de Amatitlán, Jalisco: Estratigrafía, Sedimentología, y Paleontología de la localidad tipo de *Tapatia occidentalis* (Osteichthyes: Goodeidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*. 8 (2):127-134.
- Hibbard, C. W. (1955). Pleistocene vertebrates from the upper Becerra formation, Valley of Tequiquiac, México, with notes on other Pleistocene forms. *Contributions Museo of Paleontology University of Michigan*. 12:47-49.
- Hieronimus, H. (1995). Die Hochland-kärpflinge, Westarp-Wissenschaften. 178 p.
- Hubbs, C. L. (1924). Studies of the fishes of the Order Cyprinodontes. I-IV. *Publications Museo of Zoology. University of Michigan*. 13:1-31.

-
- Hubbs, C.L. & Turner, C.L. (1939). Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A revision of the goodeidae. Ann Arbor University of Michigan Press. 80 p.
- Humpries C. J. & Parenti, L. R. (1999). Cladistic biogeography. 2nd Edition. Academic Press, London.
- Israde-Alcántara, I. (1999). Lagos Volcánicos y Tectónicos de Michoacán. En: Garduño-Monroy V. H., Corona-Chavez, P., Israde-Alcántara, I., Mennella, L., Arregue, E., Bigioggero, B. y Chiesa, S. Carta Geológica de Michoacán Escala 1:250000, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 45-72.
- Israde-Alcántara I., & Garduño-Monroy, V. H. (1999). Lacustrine record in a volcanic intra-arc setting: the evolution of late Neogene Cuitzeo basin system (central-western Mexico, Michoacan). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 151: 209-227.
- Jaeger, F. (1926). Forschungun uber das diluviale Klima von Mexiko. *Petermans Geografische, Mitteilungen*. No 190, 89 p.
- Jordna, D. S., & Evermann, B. W. (1896-1900). The Fishes of North and Middle American Bulletin. United State Natural Musseum. 47:3313.
- King R. E., (1939). Geological reconnaissance in the northern Sierra Madre Occidental of Mexico. *Bulletin Geological Society of America*. 50:1625-1722.
- Kingston, D.I. (1978). *Skiffia francesae*, a new species of goodeid fish from western Mexico. *COPEIA* No. 3:503-508.
- Lambert, D. (1997). Newsround. The Ichthyologist. Black Beauty Sawfin, *Skiffia multipunctata* X *S. francesae*. *Practical Fishkeeping Magazine*. EMAP Publications. 4 p.
- Lyons, J., González-Hernández G., Soto-Galera, E., & Guzmán-Arroyo M. (1998). Decline of Freshwater Fishes and Fisheries in Selected Drainages of West-Central México, Fisheries Management, American Fisheries Society. 23(4):10-18.
- Mateos, M., Sanjur, O. I., & Vrijenhoek, R. C. (2002). Historical Biogeography of the Livebearing Fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cuprinodontiformes). *Evolution*. 56 (5):972-984.

-
- Mayden, L. R., Matson, R. H. & Hills, D. M. (1992). Speciation in the North American Genus *Dionda* (Teleostei: Cyprinodontiformes). En: Mayer, R. L. (ed) *Systematics, Historical Ecology and North American freshwater Fishes*. Stanford University Press. 710-746.
- McLenan, D.A. & Brooks D. R. (2002). Complex histories of speciation and dispersal in communities: a re-analysis of some Australian bird data using BPA. *Journal of Biogeography*. 29:1055-1066.
- Medina, M. (1997). Ictiofauna de la subcuenca del Río Angulo Cuenca del Lerma-Chapala, Michoacán. *Zoología informa*. 35:25-52.
- Meek, S. E. (1902). A Contribution to the ichthyology of México, Field Columbia Museum Publications. 65 (Zoology) 3(6):63-128.
- Mendoza, G. (1956). Adaptations during gestation in the viviparous teleost *Hubbsina turneri*. *Journal of Morphology*. 99(1):73-89.
- Mendoza, G. (1962). The reproductive cycle of three viviparous teleosts, *Allophorus robustus*, *Goodea luitpoldii* and *Neophorus diazi*. *Biological Bulletin*. Vol. 123(2):351-365.
- Mestre., R. J. E. (1997). Integrated approach to river basin management; Lerma-Chapala a case of study, *Water international*. 22:140-152.
- Meyer, M.K., Wischnath, L. & Foerster, W. (1985). *Lebendgebärende Zierfische*. Mergus, Germany. Pp 496.
- Meyer, A., & C. Lydeard. (1993). The evolution of copulatory organs, internal fertilization, placentae and viviparity in killifishes (Cyprinodontiformes) inferred from a DNA phylogeny of the tyrosine kinase gene X-sc. *Proceedures of the Royal Society of London*. 254(1340):153-162.
- Meyer, M. K., Radda, A. C., & Domínguez, D. O. (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 (Teleostei, Cyprinodontiformes, Goodeidae). *Annales Naturhist Museum of Wien*. 103B: 453-460.
- Miller, R.R. & Fitzsimons, J.M. (1971). *Ameca splendens*, a new genus and species of goodeid fish from western Mexico, with remarks on the classification of the Goodeids. *COPEIA* 1:1-13.

-
- Miller, R.R. & Uyeno, T. (1980). *Allodontichthys hubbsi*, a new species of goodeid fish from southwestern Mexico. Occ. Papers of the Museum of Zoology University of Michigan. 692: 1-13.
- Miller, R.R. , Uyeno, T. , & Fitzsimons, J.M. (1983). Kariology of the Cyprinodontoid fishes of the mexican family Goodeidae. *COPEIA*. 2:497-510.
- Miller, R.R. and Smith, M.L. (1986). Mexican goodeid fishes of the genus *Characodon* with description of a new species. *American Museum Novitates*. 2851:1-14.
- Miller, R.R. & Smith, M.L. (1986-b). Origin and geography of the fishes of Central Mexico; en: Hocutt, C. H., Wiley, E. O. (eds) *The Zoogeography of North American freshwater fishes*. Wiley-Intersciences publication. 487-519.
- Miller, R.R. & Smith, M.L. (1987). *Allotoca goslinei*, a new species of goodeid fish from Jalisco, Mexico. *COPEIA*. 3 :610-616.
- Moncayo-Estrada R. (1993). Aspectos taxonómicos y biogeográficos de *Hubbsina turneri* (Pisces:Goodeidae) en Michoacán. Tesis profesional de licenciatura, UMSNH, 116 p.
- Moncayo-Estrada R. (1996). Estructura y Función de la Comunidad de Peces de la Laguna de Zacapu, Michoacán, México, Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN. 159 p.
- Moncayo-Estrada, R., Israde-Alcántara, I., & Garduño-Monroy, V. H. (2001). La cherehuita *Hubbsina turneri* De Buen (1941) (Pisces, Goodeidae). Origen, distribución y su uso en la regionalización de la cuenca del Lerma. *Hidrobiologica*. 11:1-13.
- More, G., Marone, C., Carmichale, I. S. E., & Renne, P. (1994). Basaltic volcanism and extension near the intersection of the Sierra Madre volcanic province and the Mexican Volcanic Belt: *Geological Society of American Bulletin*. 106:383-394.
- Morrone, J.J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*. 43:438:441.
- Morrone, J. J. & Carpenter, J. M. (1994). In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics*. 10: 99-153.

-
- Morrone, J.J. & Crisci, V. (1995). Historical Biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 26:373:401.
- Morrone, J.J. (2000). El lenguaje de la cladística. Dirección general de publicaciones y fomento editorial, UNAM. 109 pp.
- Morrone J.J., & Marquez, J. (2001). Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology, *Journal of Biogeography*. 28:635-650.
- Nieto-Samaniego, A. F., Ferrari, L., Alaniz-Alvarez, S. A., & Labarthe-Hernández, G. (1999). Variation of Cenozoic extension and volcanism across the southern Sierra Madre Occidental volcanic province, México, *GSA bulletin*. 111(3): 347-363.
- Page, R. D. M. (1988). Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. *Nueva York, Systematics Zoology*. 37:254-270.
- Palmer, R. H. (1926). Tectonic setting of Lago de Chapala. *Panamerican Geology*. 45:125-134.
- Parenti, L. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin American Museum of Natural History*. 168 (4):335-557.
- Pérez-Ponce de León, G. (2003). Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa Central of México: insights from host-parasites systems. *Journal of Parasitology*. 89: 126-133.
- Posadas P & Miranda-Esquivel D. (1999). El PAE como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad , *Revista Chilena de Historia Natural*. 72:539:546.
- Regan, C. T. (1906-1908). Pisces, In: Godman, F. D. and O. Salvin, eds. *Biología Centrali-Americana*. 203 p.
- Ronquist, F. (1997). Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*. 46:195-203.
- Rosas-Elguera, J., Garduño-Monroy, V.H., Gogichaishvili, M., López-Martínez, L., Alva-Valdivia, L., & Urrutia-Fucuauchi, J. (2002). Geology and geochronology of the Cotija half-graben: tectonic implications for the Guadalajara triple junction,

-
- México. GEOS-Boletín Informativo de la Unión Geofísica Mexicana A.C. 22(2): 74-75.
- Rosen, D. E. (1978). Vicarian patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*. 27:159-188.
- Rossotti, A., Ferrari, L., López-Martínez, M., & Rosas-Elguera, J. (2002). Geology of the boundary between the Sierra Madre Occidental and the Trans-Mexican Volcanic Belt in the Guadalajara region, western México, *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 19 (1):1-15.
- Schönhuth, M. S. (2002). Sistemática, filogenia e implicaciones biogeográficas de las poblaciones del género *Notropis* Rafinesque, 1817 (Actinopterygii: Cyprinidae) en el centro y sur de México, Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, España. 166 p.
- Silva-Romo G.- Martiny, B., Mendoza-Rosales C., Nieto-Samaniego A., & Alaniz-Álvarez, S. (2002). La Paleocuenca de Aztlán, Antecesora de la Cuenca de México. GEOS-Boletín Informativo de la Unión Geofísica Mexicana A.A. 22(2): 75-76.
- Smith, M. L., Cavender, T. M. & Miller, R. R. (1975). Climatic and Biogeographic significance of fish fauna from the Late Pliocene-Early Pleistocene of the Lake Chapala Basin, Jalisco, Mexico. Pp 29-38 en *Studies on Cenozoic paleontology and stratigraphy in honor of Claude W. Hibbard*. Vol. 12. University of Michigan Papers in Paleontology.
- Smith, M. L. (1980). The Evolutionary and Ecological History of the fish Fauna of the Rio Lerma Basin. Mexico. Ph. D. Dissertation. University of Michigan, Ann Arbor. 143 p.
- Tamayo, L. T. & West, R. C. (1964). The Hidrology of Middle America, en; *Handbook of Middle America Indians*. R. Wauchope and R. C. West, eds, Univ. Texas Press, Austin.
- Trejo-Torres, J. C. & Ackerman, J. D. (2001). Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography*, 28:775-794.

-
- Turner, B.J. & Grosse D. J. (1980). Trophic differentiation in *Ilyodon*, a genus of stream-dwelling goodeid fishes : Speciation versus ecological polymorphism. *Evolution*. 34(2): 259-270.
- Turner B.J. (1984a). Genic Identity and Geographic differentiation of trophically dichotomous *Ilyodon*. (Teleostei : Goodeidae). *COPEIA*. 1:102-107.
- Turner B.J. (1984b). Direct evidence that the *Ilyodon* morphs are a single biological species. *Evolution*. 38(2): 402-407.
- Turner B.J. (1985). Extensive chromosomal divergence within a single river basin in the goodeid fish, *Ilyodon furcidens*. *Evolution*. 39(1):122-134.
- Turner C. L. (1946). A contribution to the taxonomy and zoogeography of the goodeids fishes. *Ocacional Papers of the Muzeum of Zoology, University of Michigan*. 455: 11-13.
- Uyeno, T., Miller, R. R. & Fitzsimons, J. M. (1983). Karyology of the cyprinodontoid fishes of the Mexican Family Goodeidae. *COPEIA*. (2):497-510.
- Van Veller, M. G. P. & Brooks, D. R. (2001). When simplicity is not parsimonius: A priori and a posteriori methods in historical biogeography. *Journal of Biogeography*. 28: 1-11.
- Van Veller M. G. P., Kornet, D. J. & Zande, M. (2001). A *posteriori* and a *priori* methodologies for testing Hypotheses of Causal Processes in Vicariance Biogeography. *Cladistics*. 18: 207-217.
- Wallace, P. J., & Carmichael, S. E. (1999). Quaternary volcanism near the Valley of Mexico: Implications for subduction zone magmatism and the effects of crustal thickness variations on primitive magma compositions. *Contributions of Mineralogy and Petrology*. 135: 291-314.
- Watkins, N.D., Gunn, B. M., Baksi, A. K., York, D., & Ade-Hall, J. (1971). Paleomagnetism, geochemistry and potassium-argon ages of the Rio Santiago volcanics, Central Mexico. *Geological Society of American Bulletin*. 82:1955-1968.
- Webb, S. A. (1998). A Phylogenetic Analysis of the Goodeidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). Doctoral Dissertation Tesis, University of Michigan. Ann. Arbor. 280 p.

-
- Webb, S. A., (2002). Molecular systematics of the genus *Allodontichthys* (Cyprinodontiformes:Goodeidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 12: 193-205.
- Webb, S. A. Graves, J. A. Macias-Garcia, C. Magurran, A. E., Foighil D. O. & Ritchie M. G. (2004). Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes), *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 30:527-544.
- West, R. C. (1964). Surface configuration and associated geology in Middle America, 33-83 p. In: *Handbook of Middle America Indians*. R. Wauchope and R. C. West, eds, University of Texas Press, Austin.
- Wiley, E. O. (1986). *Methods in vicariance biogeography*. *Systematics and Evolution: a Matter of Diversity* (ed. P. Hovenkamp), University of Utrecht Press, Utrecht. 306 p.
- White. M. M. & Turner B. J. (1983). Genetic Relationship among three Genera of Goodeid Fishes, Abstract of the 63rd Annual Meeting of the American Society of Ichthyologists. Florida.
- Wischnath, L. (1993). *Atlas of livebearers of the world*. T.F.H. Publications Inc. 336 p.
- Zink R. M., Blackwell-Rago, R. C., & Ronquist, F. (2000). The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London*. 267: 497-503.

10. APÉNDICES

Apéndice 1. Localidades visitadas y especies colectadas en el presente trabajo, también se incluyen los registros de colecciones científicas que pudieron ser corroborados por el autor o por algún otro experto en el grupo. La columna de referencia corresponde al número de catálogo con el que fueron incluidas las especies colectadas en la Colección de Peces de la Universidad Michoacana (CPUM) o bien si fueron incorporadas a la colección viva del programa de Conservación. Los acrónimos en la columna de fuente corresponden a ; UMMZ-Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, CNPE-Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM y ENCB-IPN-P-Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas Mexicanos del Instituto Politécnico Nacional. Las especies en rojo en las referencias históricas corresponden a aquellas que fueron incluidas en el análisis biogeográfico y que no fueron colectadas, pero que se corroboró su identificación con material de las colecciones científicas. Los números después de la localidad se corresponden con los presentados en la figura 10.

Cuenca	Localidad visitadas	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
A.- Zacapu (ZAC)	Laguna de	<i>H. turneri</i>	CPUM	<i>H. turneri</i>	CNPE
	Zacapu (1)	<i>A. zacapuensis</i>	1201,1207	<i>A. robustus</i>	UMMZ
		<i>A. robustus</i>		<i>S. lermae</i>	CPUM
		<i>S. lermae</i>	Colección	<i>X. variata</i>	
		<i>X. variata</i>	viva	<i>Z. quitzeoensis</i>	
		<i>Z. quitzeoensis</i>		<i>G. atripinnis</i>	
		<i>G. atripinnis</i>			
	Presa	<i>G. atripinnis</i>	Sin ref.		
	Copandaro (1)	<i>X. variata</i>			
	Naranja de	<i>A. zacapuensis</i>	CPUM	<i>A. zacapuensis</i>	CNPE
	Tapia (1)	<i>A. robustus</i>	1160,1165,	<i>A. robustus</i>	
		<i>H. turneri</i>	1192, 1196	<i>Z. quitzeoensis</i>	
		<i>Z. quitzeoensis</i>		<i>G. atripinnis</i>	
		<i>G. atripinnis</i>			
	Los Cipreses	<i>X. variata</i>	CPUM		
(1)		1205			
Aristeo	<i>G. atripinnis</i>	CPUM			
Mercado (1)		1174			
Tarejero (1)	<i>X. variata</i>	CPUM			
	<i>G. atripinnis</i>	1152, 1156			
Angamacutiro	<i>X. variata</i>	CPUM			
(1)		1211			

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
B.- Chapala (CHA)	Ajjic (2)	<i>C. encaustus</i>	Sin ref.	<i>C. encaustus</i>	CNPE
		<i>G. atripinnis</i>		<i>G. atripinnis</i>	UMMZ
		<i>A. robustus</i>	Colección	<i>A. robustus</i>	CPUM
		<i>X. variata</i>	viva	<i>A. dugesi</i> <i>S. multipunctata</i> <i>X. melanosoma</i>	
	Cojumatlan (2)	<i>C. encaustus</i>	Sin ref.		
	Jocotepec (2)	<i>C. encaustus</i>	Sin ref.		
C.- Santiago (SAN)	Ocotlan (3)	<i>C. encaustus</i>	Sin ref.	<i>C. encaustus</i>	UMMZ
		<i>G. atripinnis</i>		<i>A. robustus</i>	CNPE
		<i>X. variata</i>		<i>G. atripinnis</i>	
	Ojuelos (4)	<i>G. atripinnis</i>	CPUM	<i>G. atripinnis</i>	UMMZ
		<i>X. variata</i>	1304	<i>X. variata</i> <i>A. dugesi</i>	
Las Flores 6 de Enero (5)	<i>X. eiseni</i>	CPUM 1300	<i>S. multipunctata</i>	UMMZ	

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente	
D.- Alto Lerma (LER-A)	Tepuxtepec (6)	<i>X. variata</i>	CPUM	<i>S. lermae</i>	ENCB-	
		<i>G. atripinnis</i>	1212	<i>X. variata</i>	IPN-P	
		<i>G. multirradiatus</i>		<i>G. atripinnis</i> <i>G. multirradiatus</i>		
	Tepetongo	<i>S. lermae</i>	Colección			
		<i>G. atripinnis</i>	viva			
	Manantiales	<i>G. multirradiatus</i>	Sin ref.			
	Almoloya (7)					
	Manantiales de	<i>G. multirradiatu</i>	CPUM			
	Maravatio (8)	<i>G. atripinnis</i>	1183, 1191			
	E.- Medio Lerma (LER-M)	Lerma-Laja (9)	<i>G. atripinnis</i>	Sin ref.		
<i>S. bilineata</i>						
Yuriria				<i>Z. quitzeoensis</i> <i>S. bilineata</i> <i>H. turneri</i> <i>A. robustus</i> <i>X. variata</i>	CPUM	
Canales		<i>A. dugesi</i>	CPUM			
Moroleón (10)			1310			
San Miguel de		<i>G. atripinnis</i>				
Allende (11)						
Río la Laja				<i>S. lermae</i> <i>G. atripinnis</i> <i>X. variata</i>	ENCB- IPN-P	
Río Turbio				<i>A. robustus</i> <i>A. dugesi</i> <i>X. variata</i>	UMMZ	

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente	
F.- Bajo Lerma (LER-B)	Manantial La Luz (12)	<i>G. atripinnis</i> <i>Z. quitzeoensis</i> <i>A. robustus</i> <i>S. multipunctata</i>	CPUM 1056, 1055, 1058			
	Camecuaro (12)	<i>Z. quitzeoensis</i>	CPUM 1317	<i>Z. quitzeoensis</i> <i>S. multipunctata</i> <i>A. robustus</i> <i>X. variata</i>	CPUM UMMZ	
	Orandino (12)	<i>C. encaustus</i> <i>A. robustus</i> <i>Z. quitzeoensis</i> <i>S. multipunctata</i> <i>G. atripinnis</i>	CPUM 1091, 139, 1141, 1143			
	Río Duero (12)	<i>G. atripinnis</i> <i>A. dugesi</i>	CPUM 1320	<i>G. a tripinnis</i> <i>A. robustus</i> <i>S. multipunctata</i> <i>Z. quitzeoensis</i>	UMMZ	
	El Plantanal (13)	<i>G. atripinnis</i> <i>S. multipunctata</i>	CPUM 1144, 1145			
	Puente Colosio (14)	<i>X. variata</i>	Sin ref			

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
G.- Zirahuén (ZIR)	Zirahuén (15)	<i>G. atripinnis</i>	Colección viva	<i>G. atripinnis</i> <i>A. robustus</i> <i>A. dugesi</i> <i>A. meeki</i> <i>S. lermae</i>	CPUM CNPE
	Opopeo (15)	<i>A. meeki</i> <i>G. atripinnis</i> <i>A. dugesi</i>	CPUM 1002, 1055		
	Lago de Pátzcuaro (16)	<i>G. atripinnis</i> <i>A. robustus</i> <i>A. diazi</i>	CPUM 1179, 1089	<i>A. diazi</i> <i>G. atripinnis</i> <i>A. robustus</i> <i>A. dugesi</i> <i>S. lermae</i>	CPUM CNPE UMMZ
H.- Pátzcuaro (PAT)	Rancho el Molino de Chapultepec (16)	<i>A. diazi</i> <i>A. dugesi</i> <i>G. atripinnis</i> <i>S. lermae</i>	CPUM 1234, 1099 1007, 1069	<i>A. diazi</i> <i>A. dugesi</i> <i>G. atripinnis</i> <i>S. lermae</i> <i>A. robustus</i>	UMMZ CNPE
	Canales de Chapultepec (16)	<i>S. lermae</i> <i>A. diazi</i>	Sin ref.		

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
J.- Balsas (BAL)	Río Huamito (17)	<i>I. whitei</i>	Colección viva		
	Río Tuxpan (18)	<i>G. multirradiatus</i>	CPUM 1005		
	Cutzarondiro (19)	<i>I. cortesae</i>	CPUM 1298		
	Arroyo Chacambero (20)	<i>I. lennoni</i> <i>I. whitei</i>	CPUM 1330		
	Parque Urbano Ecológico de Uruapan (21)	<i>I. whitei</i> <i>A. robustus</i> <i>A. catarinae</i>	CPUM 1005 Colección viva		
	Presa Sanata Catarina (21)	<i>I. withei</i> <i>A. catarinae</i>	CPUM 1004		
	Presa Cupatitzio (21)	<i>I. whitei</i> <i>A. catarinae</i>	CPUM 1230, 1232		
	Aeropuerto de Uruapan (21)	<i>A. catarinae</i>	Colección viva		
	Río Cupatitzio (21)	<i>I. whitei</i>	Sin ref		
	La Finca-Arrio de Rosales (22)	<i>A. catarinae</i> <i>I. whitei</i>	CPUM 1209, 1211		
	Río Balsas- Huetamo (23)	<i>I. whitei</i>	Sin ref		
	Paracuaro (24)	<i>I. whitei</i>	Sin ref.		
	Presa del Bosque				<i>G. multirradiatus</i> UMMZ

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
K.- Cotija (COT)	Balneario de	<i>G. atripinnis</i>	CPUM	<i>A. regalis</i>	UMMZ
	Tocumbo (25)	<i>C. pardalis</i>	1013, 1015		
	Presa San	<i>G. atripinnis</i>	CPUM	<i>A. robustus</i>	UMMZ
	Juanico (25)	<i>C. peraticus</i>	1012, 1014		
	Presa Aquiles	<i>A. regalis</i>	Colección		
	Serdan (25)		viva		
	La Cofradía- Los Reyes (25)	<i>A. regalis</i>	CPUM 1020		
L.- Ameca (AME)	Teuchitlán	<i>G. atripinnis</i>	CPUM	<i>S. francesae</i>	UMMZ
	(26)	<i>A. splendens</i> <i>Z. quitzeoensis</i>	1031, 1115	<i>Z. tequila</i>	Colección viva
	Arroyo Potrero	<i>A. goslinae</i>	CPUM	<i>A. polilepys</i>	UMMZ
	Grande (26)	<i>I. furcidens</i>	1025, 1027		
	Río Ameca	<i>Z. quitzeoensis</i>	Sin ref.	<i>A. splendens</i>	UMMZ
	(26)	<i>G. atripinnis</i>			
	Presa Colorada	<i>X. melanosoma</i>	Sin ref		
	(26)	<i>X. eiseni</i>			
	Ahuiscalco	<i>X. melanosoma</i>	Sin ref		
	(26)	<i>G. atripinnis</i>			
Restaurante	<i>A. splendens</i>	Sin ref			
Presa de la	<i>G. atripinnis</i>				
Vega (26)					
Canales de	<i>X. melanosoma</i>	Sin ref			
Tala (26)					

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
L.- Ameca (AME)	Cañon la	<i>X. melanosoma</i>	CPUM		
	Coronilla (27)	<i>G. atripinnis</i>	1333		
	Buenos Aires	<i>X. melanosoma</i>	Sin ref.		
	(27)	<i>X. eiseni</i>			
	Hacienda	<i>G. atripinnis</i>	CPUM		
	Sanguarripa	<i>X. eiseni</i>	1324, 1327		
	(27)	<i>X. melanosoma</i>			
		<i>A. maculata</i>			
		<i>Allotoca sp</i>			
	Presa Palo	<i>A. maculata</i>	Colección		
	Verde (27)		viva		
	Etzatlán-San	<i>A. maculata</i>	CPUM		
	Marcos (27)	<i>Allotoca sp</i>	1022, 1028		
		<i>X. eiseni</i>	1029, 1035		
		<i>X. melanosoma</i>			
		<i>G. atripinnis</i>			
	Canal de	<i>Z. quitzeoensis</i>	CPUM		
	Magdalena	<i>X. melanosoma</i>	1030, 1032		
	(27)	<i>G. atripinnis</i>			
		<i>A. maculata</i>			
Puente	<i>A. polilepys</i>	Colección			
Dávalos (28)	<i>I. furcidens</i>	viva			
Puente	<i>A. polilepys</i>	Colección			
Guachinangillo	<i>I. furcidens</i>	viva			
(28)					
Río Las Bolas	<i>A. polilepys</i>	Colección			
(28)		viva			
Ixtlan del Río	<i>I. furcidens</i>	Sin ref			
(29)					

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
M.- Cuitzeo (CUI)	La Maiza (30)	<i>S. lermae</i>	Colección		
		<i>A. dugesi</i>	viva		
	Loma Caliente (30)	<i>A. dugesi</i>	Sin ref.		
	Puente Querendaro (30)	<i>A. dugesi</i>	CPUM 1037, 1038, 1016		
		<i>G. atripinnis</i>			
		<i>S. bilineata</i>			
	Col. Guadalupe (30)	<i>A. dugesi</i>	CPUM 1067		
		<i>S. bilineata</i>	Colección		
		<i>Z. quitzeoensis</i>	viva		
		<i>X. variata</i>			
	Presa Cointzio (30)	<i>S. bilineata</i>	Sin ref	<i>H. turneri</i>	CPUM
		<i>X. variata</i>		<i>X. variata</i>	IPN-P
				<i>S. bilineata</i>	UMMZ
				<i>A. robustus</i>	
				<i>Z. quitzeoensis</i>	
			<i>A. dugesi</i>		
Balneario el Pedregal (30)	<i>X. variata</i>	CPUM 1072			
Zinapecuaro (30)	<i>X. variata</i>	CPUM 1078			
San Cristóbal (30)	<i>Z. quitzeoensis</i>	CPUM 1086, 1096, 1097, 1098			
	<i>G. atripinnis</i>				
	<i>X. variata</i>				
La Mintzita (30)	<i>S. lermae</i>	CPUM 1099, 1100, 1101,	<i>Z. quitzeoensis</i>	CPUM	
	<i>A. dugesi</i>	1102, 1127,	<i>S. lermae</i>	CNPE	
	<i>G. atripinnis</i>	1128, 1129,	<i>A. robustus</i>		
	<i>X. variata</i>	1138	<i>X. variata</i>		
	<i>A. robustus</i>		<i>H. turneri</i>		

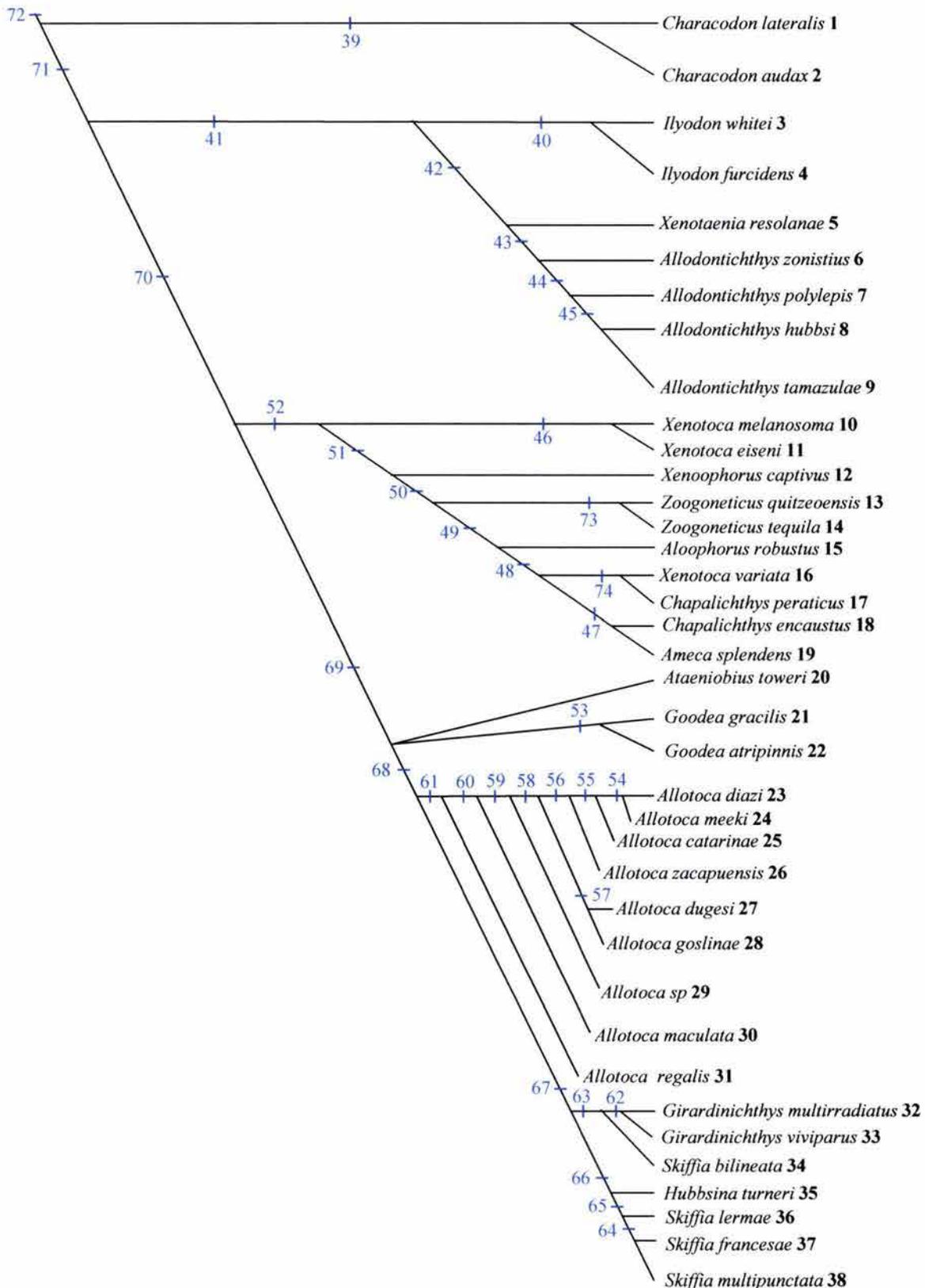
Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente	
M.- Cuitzeo (CUI)	Lago de Cuitzeo (30)	<i>X. variata</i>	CPUM 1334,	<i>X. variata</i>	CPUM	
		<i>G. atripinnis</i>	1335	<i>A. robustus</i>	UMMZ	
		<i>A. dugesi</i>		<i>A. dugesi</i>	IPN-P	
		<i>S. bilineata</i>		<i>Z. quitzeoensis</i>	CNPE	
				<i>S. bilineata</i>		
				<i>G. atripinis</i>		
				<i>H. turneri</i>		
	El Borbollón (30)	Presas	<i>S. bilineata</i>	CPUM 1121,		
			<i>A. dugesi</i>	1123, 1124		
	Querendaro (30)		<i>X. variata</i>	Colección		
			viva			
N.- Armería-Ayuquila (AYU)	Zenzontla (31)	<i>I. furcidens</i>	Colección			
		<i>A. zonistius</i>	viva			
	Río Ayuquila (32)	<i>I. furcidens</i>	CPUM 1341			
		<i>A. zonistius</i>				
	Union de Tula (33)	<i>I. furcidens</i>	CPUM 1342	<i>G. atripinnis</i>	UMMZ	
		<i>G. atripinnis</i>		<i>Z. quitzeoensis</i>		
				<i>X. melanosoma</i>		
	Tonayan (34)	<i>I. furcidens</i>	Sin ref			
	Venustiano Carranza (35)	<i>I. furcidens</i>	CPUM 1344			
	Tecolapa (36)	<i>I. furcidens</i>	Sin ref			

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
O.- Coahuayana-Tamazula (CUT)	Río el Tule	<i>A. hubbsi</i>	CPUM 1345		
	Pihuamo (37)	<i>I. whitei</i>			
	El Trampolín (37)	<i>A. hubbsi</i> <i>I. whitei</i>	Colección Viva		
	El Tamarindo (37)	<i>A. hubbsi</i> <i>I. whitei</i>	CPUM 1346		
	21 de Noviembre (37)	<i>A. hubbsi</i> <i>I. whitei</i>	Sin ref		
	Río San Jerónimo (38)	<i>X. melanosoma</i>	CPUM 1349		
	Puente San Rafael (38)	<i>X. eiseni</i> <i>I. whitei</i>	Sin ref		
	Río Tamazula (38)	<i>X. eiseni</i> <i>I. whitei</i> <i>A. tamazulae</i>	CPUM 10016, 1075, 1018 Colección viva	<i>X. melanosoma</i> <i>X. eiseni</i> <i>I. whitei</i> <i>A. tamazulae</i>	UMMZ
	La Media Luna (39)	<i>A. toweri</i>	CPUM 1013		
	Río Verde (39)	<i>A. toweri</i>	Colección viva		
	Venados (40)	<i>X. captivus</i>	CPUM 1102		
	Moctezuma (40)	<i>X. cativus</i>	CPUM 1103		
	P.- Pánuco (PAN)				

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente	
P.- Pánuco (PAN)	Río Tierra	<i>X. captivus</i>	CPUM 1060,			
	Quemada (41)	<i>G. gracilis</i>	1105, 1106,			
		<i>X. variata</i>	1107, 1110			
		<i>X. captivus</i>	CPUM 1111			
	Quemada (41)	<i>G. gracilis</i>	Colección			
		<i>X. variata</i>	Viva			
<i>X. captivus</i>		CPUM 1062,				
Jesús María (41)	<i>G. gracilis</i>	1064, 1108				
	<i>X. variata</i>					
	Río Tula			<i>G. viviparus</i>	UMMZ	
Q.- Valle de México (VME)	Xochimilco (42)	<i>G. atripinnis</i>	Sin ref	<i>G. atripinnis</i>	CNPE	
		<i>G. viviparus</i>		<i>G. viviparus</i>		
	Lago de Chapultepec (42)	<i>G. viviparus</i>	Colección			
			viva			
	Cuemanco			<i>G. viviparus</i>	CNPE	
Zumpango			<i>G. viviparus</i>	CNPE		
R.- Mezquital (MEZ)	Guadalupe Aguilera (43)	<i>C. audax</i>	Colección			
			viva			
	El Toboso (43)	<i>C. audax</i>	Colección			
			viva			
	Amado Nervo (43)	<i>C. audax</i>	Colección			
			viva			
Los Berros (43)	<i>C. lateralis</i>	Colección				
		viva				
Abrahán Gonzáles (43)	<i>C. lateralis</i>	Colección				
		viva				

Cuenca	Localidad	Especies colectadas	Referencia	Referencias históricas	Fuente
S.- Purificación- Marabasco (PUM)	Cuzalapa (44)	<i>X. resolanas</i>	Colección viva		
		<i>I. furcidens</i>			
	La Rosa (44)	<i>X. resolanas</i>	CPUM 1081		
		<i>I. furcidens</i>			
	Puente	<i>X. resolanas</i>	CPUM 1087		
Tecolote (45)	<i>I. furcidens</i>				

Apéndice 2.- Arbol que muestra la numeración de los taxones terminales en numerosnegros (especies) y los internodos en azul (ancestros hipotéticos), en la filogenia para la familia (análisis Ballesiano) de Doadrio & Domínguez (2004), el cual formo la base para la construcción de la matriz usada en los análisis de BPA.



Apéndices 3. Matriz de datos de presencia ausencia utilizada en el análisis de BPA primario Los numeros representan las especies, 1.- *Characodon lateralis*, 2.- *C. audax*, 3.- *Ilyodon whitei*, 4.- *I. furcoidens*, 5.- *Xenotaenia resolanae*, 6.- *Allodontichthys zonistius*, 7.- *A. polylepis*, 8.- *A. hubbsi*, 9.- *A. tamazulae*, 10.- *Xenotoca melanosoma*, 11.- *X. eiseni*, 12.- *Xenophorus captivus*, 13.- *Zoogoneticus quitzeoensis*, 14.- *Z. tequila*, 15.- *Allophorus robustus*, 16.- *Xenotoca variata*, 17.- *Chapalichthys peraticus*, 18.- *Chapalichthys encaustus*, 19.- *Ameca splendens*, 20.- *Ataeniobius toweri*, 21.- *Goodea gracilis*, 22.- *G. atripinnis*, 23.- *Allotoca diazi*, 24.- *A. meeki*, 25.- *A. catarinae*, 26.- *A. zacapuensis*, 27.- *A. dugesi*, 28.- *A. goslinae*, 29.- *Allotoca sp*, 30.- *A. maculata*, 31.- *A. regalis*, 32.- *Girardinichthys multiradiatus*, 33.- *G. viviparus*, 34.- *Skiffia bilineata*, 35.- *Hubbsina turneri*, 36.- *Skiffia lermae*, 37.- *S. francesae*, 38.- *S. multipunctata*.

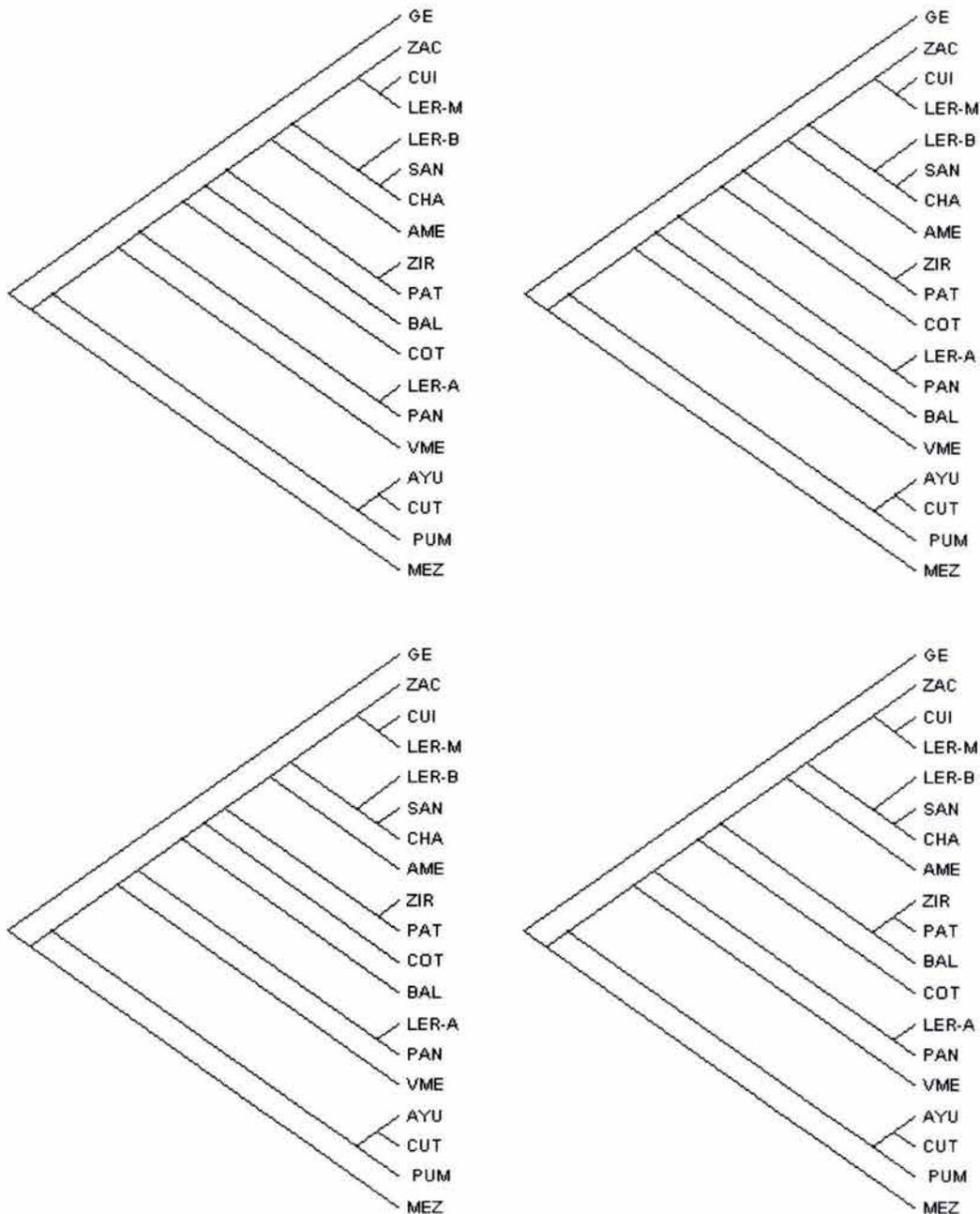
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZAC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
CHA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1
SAN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1
LER-A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
LER-M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
LER-B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1
ZIR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
PAT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
BAL	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
COT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
AME	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0
CUI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
AYU	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
CUT	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
PAN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
VME	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MEZ	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PUM	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

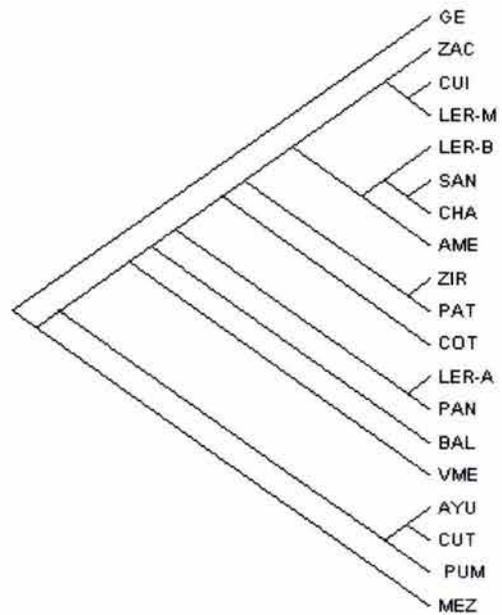
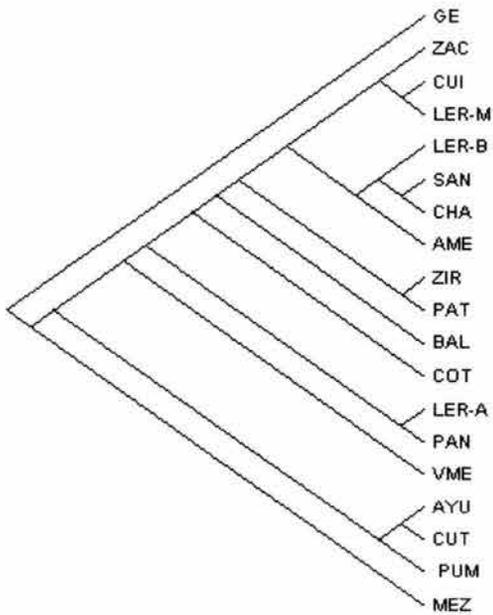
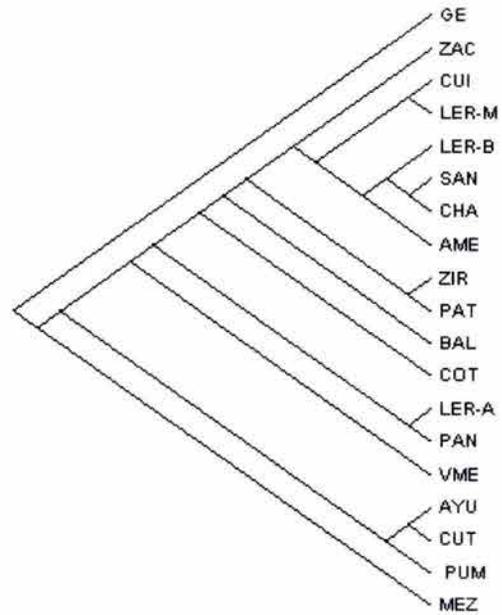
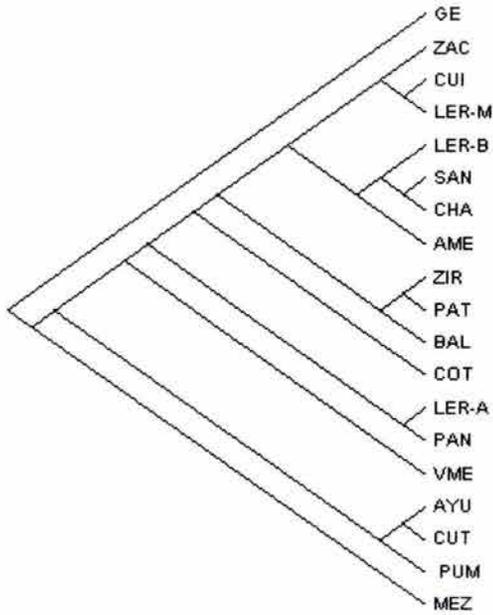
	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZAC	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
CHA	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
SAN	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
LER-A	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
LER-M	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
LER-B	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
ZIR	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
PAT	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
BAL	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
COT	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
AME	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
CUI	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
AYU	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CUT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PAN	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
VME	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
MEZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PUM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

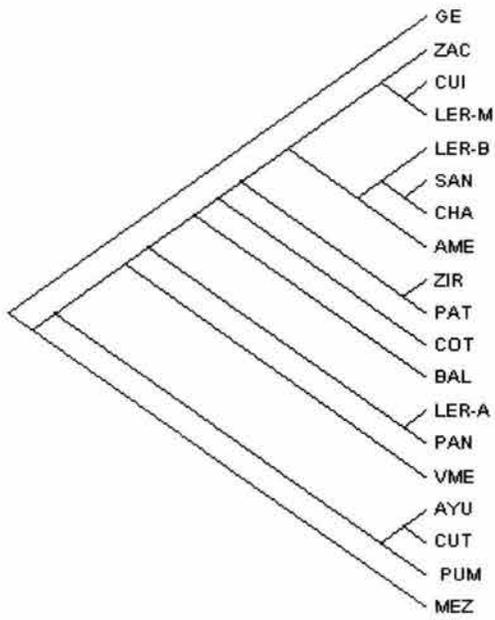
	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZAC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
CHA	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
SAN	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
LER-A	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
LER-M	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
LER-B	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
ZIR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
PAT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
BAL	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
COT	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AME	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
CUI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
AYU	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
CUT	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
PAN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0
VME	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MEZ	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PUM	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZAC	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CUI	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
LER-A	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
LER-M	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
LER-B	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SAN	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
CHA	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
AME	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
ZIR	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
PAT	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
BAL	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
COT	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
PAN	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
AYU	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
CUT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
MEZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
VME	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
PUM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0

Apéndice 4. Nueve árboles más parsimoniosos de 129 pasos obtenidos analizando la matriz del BPA primario, presentando un índice de consistencia de 0.574 y un índice de retención de 0.726.







Apéndice 5. Matriz utilizada para el análisis del BPA secundario. Los números representan las especies, 1.- *Characodon lateralis*, 2.- *C. audax*, 3.- *Ilyodon whitei*, 4.- *I. furcidens*, 5.- *Xenotaenia resolanae*, 6.- *Allodontichthys zonistius*, 7.- *A. polylepis*, 8.- *A. hubbsi*, 9.- *A. tamazulae*, 10.- *Xenotoca melanosoma*, 11.- *X. eiseni*, 12.- *Xenophorus captivus*, 13.- *Zoogoneticus quitzeoensis*, 14.- *Z. tequila*, 15.- *Allophorus robustus*, 16.- *Xenotoca variata*, 17.- *Chapalichthys peraticus*, 18.- *Chapalichthys encaustus*, 19.- *Ameca splendens*, 20.- *Ataeniobius toweri*, 21.- *Goodea gracilis*, 22.- *G. atripinnis*, 23.- *Allotoca diazi*, 24.- *A. meeki*, 25.- *A. catarinae*, 26.- *A. zacapuensis*, 27.- *A. dugesi*, 28.- *A. goslinae*, 29.- *Allotoca sp*, 30.- *A. maculata*, 31.- *A. regalis*, 32.- *Girardinichthys multirradiatus*, 33.- *G. viviparus*, 34.- *Skiffia bilineata*, 35.- *Hubbsina turneri*, 36.- *Skiffia lermæ*, 37.- *S. francesae*, 38.- *S. multipunctata*.

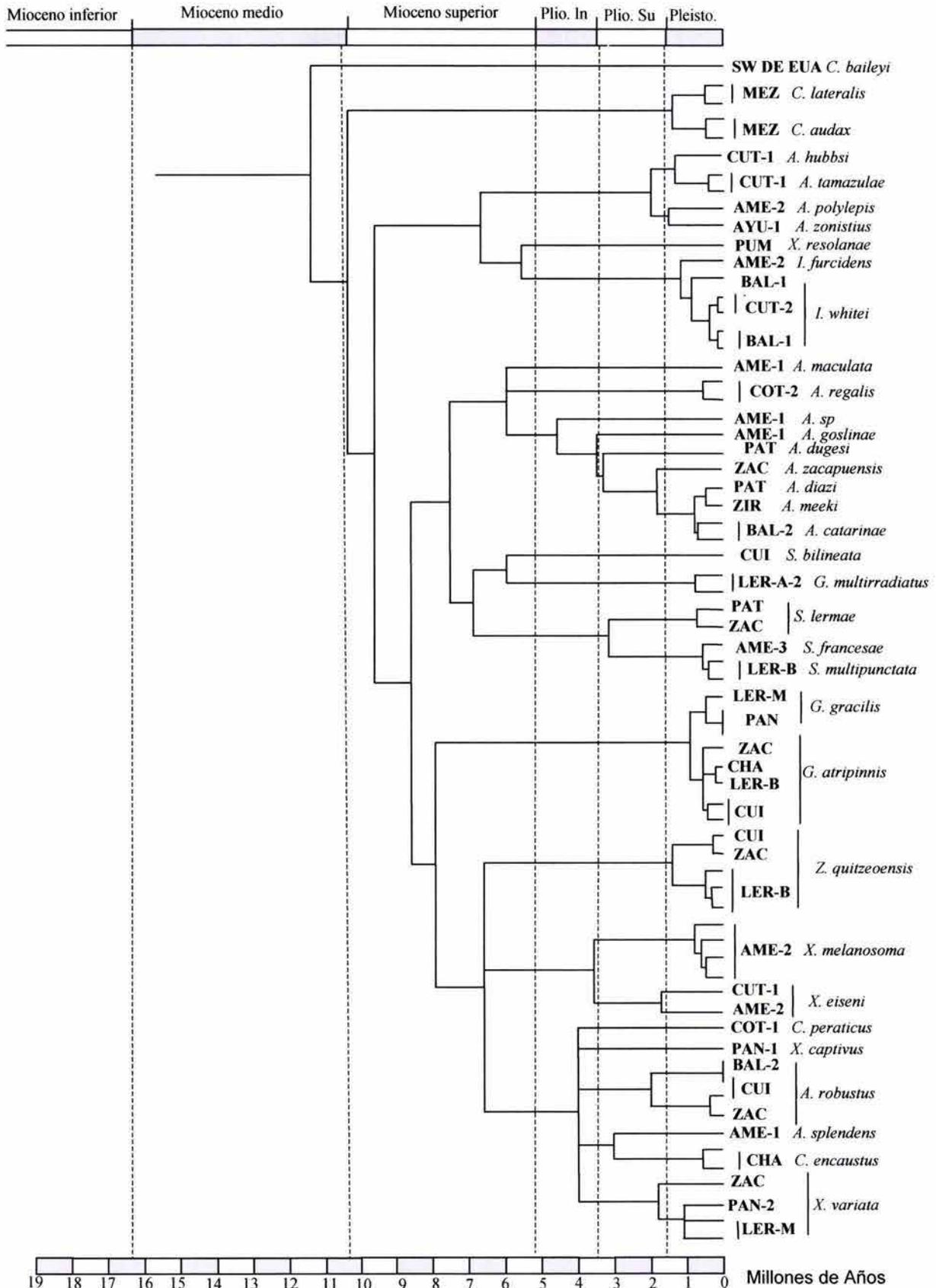
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZAC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
CHA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0
SAN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0
LER-A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
LER-A-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LER-M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
LER-B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0
ZIR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
PAT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
BAL-1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BAL-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
BAL-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
COT-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
COT-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AME-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
AME-2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AME-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
CUI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
AYU-1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AYU-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
CUT-1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CUT-2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PAN-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
PAN-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
VME	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MEZ	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PUM	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZAC	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
CHA	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
SAN	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
LER-A	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
LER-A-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
LER-M	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
LER-B	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
ZIR	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
PAT	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
BAL-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
BAL-2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BAL-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
COT-1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
COT-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AME-1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AME-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
AME-3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
CUI	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0
AYU-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
AYU-2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CUT-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CUT-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
PAN-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PAN-2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
VME	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
MEZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
PUM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZAC	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1
CHA	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
SAN	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
LER-A	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
LER-A-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LER-M	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
LER-B	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
ZIR	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PAT	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
BAL-1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
BAL-2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
BAL-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
COT-1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
COT-2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
AME-1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1
AME-2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
AME-3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
CUI	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
AYU-1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
AYU-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
CUT-1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
CUT-2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PAN-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
PAN-2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
VME	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MEZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PUM	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ZAC	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CHA	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
SAN	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
LER-A	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
LER-A-2	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
LER-M	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
LER-B	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
ZIR	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
PAT	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
BAL-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
BAL-2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
BAL-3	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
COT-1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
COT-2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
AME-1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0
AME-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
AME-3	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
CUI	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
AYU-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
AYU-2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
CUT-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
CUT-2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
PAN-1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0
PAN-2	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
VME	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
MEZ	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
PUM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0

Apéndice 6. Cladograma del reloj molecular de la familia Goodeidae, se incluyen las regiones biogeográficas (negritas) donde las especies estudiadas (cursivas) se distribuyen, tomado y modificado de Doadrio & Domínguez (2004).



Apéndice 7. Evidencias que se comparten entre los eventos geológicos y los eventos cladogenéticos mencionados en el texto, se presenta la datación de cada evento (en rojo), las cuencas o regiones biogeográficas que participan y la referencia de la cual se obtuvo la información geológica. Los fechamientos para los eventos cladogenéticos son tomados del apéndice 6.

EVENTO CLADOGENÉTICOS Y DE FLUJO GENÉTICO	CUENCAS O REGION BIOGEOGRÁFICA	EVENTO GEOLOGICO O CLIMATICO	REFERENCIA
Separación de las subfamilias Empetrichthyinae y Goodeinae, 11.5 m.a.	Suroeste de E.U y Centro de México.	Desertificación del norte de México y Actividad Tectónica en la Sierra Madre Occidental, 10-12 m.a.	Nieto-Samaniego <i>et al.</i> (1999) y Aranda-Gómez <i>et al.</i> (2000).
Separación de los ancestros que conformarían la tribu Characodontini, y el resto de los Goodeinae, 10.5.	Aislamiento de las regiones Mezquital, y el resto de las cuencas de la Mesa Central.	Levantamiento del componente suroeste de la Sierra Madre Occidental, 10 ±2 m.a.	Nieto-Samaniego <i>et al.</i> (1999), Aranda-Gómez <i>et al.</i> (2000) y Ferrari <i>et al.</i> (2002).
Aislamiento del ancestro de la tribu Ilyodontini, 9.8 m.a.	Aislamiento de las Cuencas Costeras del Pacífico, (AME, CUT, BAL, AYU)	Levantamiento de la Mesa Central (formación del Protogolfo de California), 8-12 m.a.	Nieto-Samaniego <i>et al.</i> (1999) y Rosotti <i>et al.</i> (2002).
Aislamiento del ancestro de los dos principales grupos de la tribu Girardinichthyini (<i>Allotoca</i> y <i>Girardinichthys-Skiffia-Hubbsina</i>), 9.5 m.a.	Aislamiento de las regiones del Bajío-Lerma y Río Verde con el Medio y Alto Lerma.	Inicio del fallamiento en el graben Chapala-Tula, Mioceno.	Ferrari (2000).
Aislamiento del los generos <i>Girardinichthys</i> y <i>Hubbsina-Skiffia</i> , 7 m.a.	Formación y Maxima extensión del paleolago de Aztatlan.	Pico de actividad tecto-volcánica en la falla Taxco-Queretaro, limite occidental de la paleocuenca de Aztatlan, 7 m.a.	Moncayo-Estrada <i>et al.</i> (2001) y Silva-Romo <i>et al.</i> (2002)
Aislamiento del ancestro de la tribu Chapalichthyini en la región de Chapala, 6.7 ma.	Formación del paleolago de Chapala.	Sedimentos lacustres sustentando la formación de paleolagos, 7.2 m.a	Tamayo & West (1964) e Israde-Alcántara (1999).

EVENTO CLADOGENETICOS Y DE FLUJO GENETICO	CUENCAS O REGION BIOGEOGRAFICA	EVENTO GEOLOGICO O CLIMATICO	REFERENCIA
Cladogénesis de la especie <i>Allotoca maculata</i> , 6 m.a.	Aislamiento de la región de Santa Magdalena.	Fallamiento de Santa Rosa y graben de Cinco Minas y vulcanismo de la zona de Santa Rosa y Plan de Barrancas, 5-8 m.a.	Ferrari et al. (1994), Ferrari Rosas-Elguera (1999).
Cladogénesis de la especie <i>Allotoca regalis</i> , 6 m.a.	Aislamiento de la región Cotija.	Segundo pulso de actividad tectónica en el graben de Cotija aprox, 6 m.a.	Rosas-Elguera et al. (2002).
Origen de la especie <i>Skiffia bilineata</i> , 6 m.a.	Aislamiento de la región de Cuitzeo.	Formación del sub-vaso de Charo y el Lago de Cuitzeo, 5.5-8 m.a.	Israde-Alcántara & Garduño-Monroy (1999)
Separación del género <i>Xenotaenia</i> y el ancestro del género <i>Allodontichthys</i> , 5.5 m.a.	Separación de los ríos Mascota y Purificación del Río Armeria-Ayuquila.	Levantamiento de la Sierra de Cacoma y Manantlan y actividad volcánica del graben Talpa-Mascota, fechamiento aun incierto.	Carmichael et al. (1996).
Aislamiento del ancestro de las especies <i>Xenotoca vairiata</i> y <i>Chapalichthys peraticus</i> , 4 m.a.	Aislamiento de la región de Cotija y la región Chapala.	Segundo pulso de actividad tectónica en el graben de Cotija, 3.8 m.a.	Rosas-Elguera et al. (2002).
Origen del ancestro de las especies <i>Xenotoca eiseni</i> y <i>X. melanosoma</i> y el resto de los Chapalichthyini, 3.5 m.a.	Separación del paleolago de Chapala y el paleolago Zacoalco-Ameca.	Aislamiento de los paleolagos en el Mioceno, evento geológico aun incierto.	Israde-Alcántara (1999).
Origen de las especies hermanas del Río Ameca; <i>Zoogoneticus tequila</i> , <i>Allotoca goslinae</i> y <i>Ameca splendens</i> y las especies de la región Chapala-Lerma; <i>Z. quitzeoensis</i> , <i>Allotoca dugesi</i> y <i>Chapalichthys encaustus</i> , 3.5 m.a.	Interconexión y separación del Río Ameca con cuencas del Altiplano Mexicano	Actividad en la porción sur del sistema de fallas Tepic-Zacoalco y Tamazula, 3.3-5 m.a.	Ferrari & Rosas-Elguera (1999).
Origen de la especie <i>Allodontichthys polylepis</i> , 2 m.a.	Conexión entre Iso ríos Ameca y Ayuquila.	Actividad tectovolcánica del graben de Atenguillo, 1.5-3 m.a.	Carmichael et al. (1996)

EVENTO CLADOGENETICOS Y DE FLUJO GENETICO	CUENCAS O REGION BIOGEOGRAFICA	EVENTO GEOLOGICO O CLIMATICO	REFERENCIA
Origen de las especies <i>Allodontichthys hubbsi</i> , <i>Allodontichthys tamazuale</i> e <i>Ilyodon fursidens</i> y eventos de <i>dispersion</i> para las especies <i>Xenotoca eiseni</i> y <i>X. melanosoma</i> , 2 m.a.	Interrupción de la conexión entre las regiones Coahuayana-Tamazula, Ameca y Ayuquila-Armeria.	Reactivación de la actividad al norte del graben de Colima, 1.8 m.a.	Garduño-Monroy (1998) y Allan (1986).
Origen de la especie <i>A. zacapuensis</i> , 2 m.a.	Aislamiento del Lago de Zacapu.	Formación del Lago de Zacapu, Plioceno superiro	Demant (1992)
Origen de las especies <i>Characodon audax</i> y <i>C. lateralis</i> , 1.5 m.a.	Aislamiento de la parte alta y baja del Río Mezquital.	Formación de las cascadas de El Salto, Pleistoceno temprano .	Albitron (1958).
Presencia de las especies <i>Goodea atripinnis</i> y <i>Xenotoca variata</i> en el Pánuco, 1 m.a.	Captura del Río San Juan del Río que por el Pánuco.	Evento geológico aun incierto.	Tamayo West (1964)
Relaciones existentes entre las poblaciones de <i>Xenotoca variata</i> , <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> y <i>Allophorus robustus</i> de las regiones de Zacapu y Cuitzeo, 0.5 a 0.7 m.a.	Conexión y separación de las regiones de Cuitzeo y Zacapu.	Arroyo en el corredor Chucandiro Huaniqueo y aislamiento ocurrido por efecto de la actividad en el volcán de las Ventanas, Plio-Pleistoceno y Plio-Cuaternario .	Israde-Alcántara (1999) y Moncayo <i>et al.</i> (2001).
Relación de las especie <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Allophorus robustus</i> , <i>Skiffia lermae</i> y <i>Allotoca meki-A. ctarinae-A. diazi</i> , 600,000 a 800,000 años.	Conexión entre Zirahuén, Pátzcuaro y Cuitzeo.	Existencia de un río ancestral que conectava los lagos de Zirahuén, Pátzcuaro y Cuitzeo, 700,000 años.	De Buen (1942) e Israde Alcántara (1999).

Apendice 8: Arreglo taxonómico para la familia Goodeidae seguido en el presente trabajo.

Familia Goodeidae

Subfamilia Empetrichthyinae

Género Empetrichthys

E. latos Miller, 1948

E. merriami Gilbert, 1893

Género Crenichthys

C. baileyi Gilbert, 1893

C. nevadae Hubbs, 1932

Subfamilia Goodeinae

Tribu Girardichthyini

Género *Allotoca*

A. catarinae de Buen, 1942

A. diazi Meek, 1902

A. dugesi Bean, 1887

A. goslinei Smith y Miller, 1987

A. maculata Smith y Miller, 1980

A. meeki Alvarez, 1959

A. zacapuensis Meyer, Randa y Domínguez, 2001

A. regalis Alvarez, 1959

Género *Girardinichthys*

G. multiradiatus Meek, 1904

G. viviparus Bustamante, 1837

Género *Hubbsina*

H. turneri de Buen, 1940

Género *Skiffia*

S. francesae Kingston, 1978

S. lermae Meek, 1902

S. multipunctata Pellegrin, 1901

S. bilineata Bean, 1887

Tribu Goodeini

Género *Ataeniobius*

A. toweri Meek, 1904

Género *Goodea*

G. atripinnis Jordan, 1880

G. gracilis Hubbs y Turner, 1939

Tribu Chapalichthyini

Género *Allophorus*

A. robustus Bean, 1892

Género *Ameca*

A. splendens Miller y Fitzsimons, 1971

Género *Chapalichthys*

Ch. encaustus Jordan y Zinder, 1899

Ch. peraticus Alvarez, 1963

Ch. pardalis Alvarez, 1963

Género *Xenotoca*

X. variata Bean, 1887

-
- X. eiseni* Rutter, 1892
X. melanosoma Fitzsimons, 1972
Genero *Xenoophorus*
X. captivus Hubbs, 1924
Genero *Zoogoneticus*
Z. quitzeoensis Bean, 1898
Z. tequila Webb y Miller, 1998
- Tribu Ilyodontini
Genero *Allodontichthys*
A. hubbsi Miller y Uyeno, 1980
A. polylepis Rauchenberger, 1988
A. tamazulae Turner, 1946
A. zonistius Hubbs, 1932
Genero *Ilyodon*
I. whitei Meek, 1904
I. furscidens Jordan y Gilbert, 1882
I. cortezae Paulo-Maya y Trujillo-Jiménez, 2000
I. lennoni Meyer y Förster, 1983
Genero *Xenotaenia*
X. resolanae Turner, 1946
- Tribu Characodontini
Genero *Characodon*
C. audax Smith y Miller, 1986
C. lateralis Günther, 1866
C. garmani Jordan y Evermann, 1898