



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**Sistemática y biogeografía del género *Thorichthys*  
(Actinopterygii; Cichlidae) en México**

**TESIS:**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
(Biología Marina)**

PRESENTA:

**EDUARDO LÓPEZ SEGOVIA**

**TUTOR PRINCIPAL:**

DR. LUIS FERNANDO DEL MORAL FLORES  
UNAM, Facultad de Estudios Superiores Iztacala

**COMITÉ TUTOR:**

DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

UNAM, Instituto de Geología

DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

UNAM, Facultad de Ciencias

DR. FELIPE AMEZCUA LINARES

UNAM, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

DR. JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO

ECOSUR, Unidad Chetumal

**Ciudad Universitaria, CD. MX., Enero, 2021**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



**Sistemática y biogeografía del género *Thorichthys*  
(Actinopterygii; Cichlidae) en México**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
(Biología Marina)**

PRESENTA:

**EDUARDO LÓPEZ SEGOVIA**

**TUTOR PRINCIPAL:**

DR. LUIS FERNANDO DEL MORAL FLORES  
UNAM, Facultad de Estudios Superiores Iztacala

**COMITÉ TUTOR:**

DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA  
UNAM, Instituto de Geología

DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
UNAM, Facultad de Ciencias

DR. FELIPE AMEZCUA LINARES  
UNAM, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

DR. JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO  
ECOSUR, Unidad Chetumal

**Ciudad Universitaria, CD. MX., Enero, 2021**

## **Agradecimientos Institucionales**

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme ser parte de ella, formarme como un profesional de excelencia con la finalidad de ejercer siempre de manera digna y al servicio del país.

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por todas las facilidades y recursos académicos otorgados.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado (932500) para realizar esta investigación.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, al personal académico y técnico por las facilidades brindadas en los cursos de asignatura y en mi estancia.

Al Dr. Fernando del Moral por permitirme continuar con mi formación académica.

A los miembros del Comité Tutoral, por el apoyo e interés en la revisión de los manuscritos, discusiones y contribuciones que mejoraron esta investigación, al Dr. Jesús Alvarado Ortega, Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. Felipe Amezcua Linares y al Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto por recibirme y realizar una estancia en El Colegio de la Frontera Sur: Unidad Chetumal. Así mismo al Dr. Héctor Espinosa por permitirme la revisión de registros y facilidades en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología. A Rodrigo Aldana por facilitarme las fotografías de dos especies.

## **Agradecimientos personales**

Este trabajo está dedicado a mi abuelo Julio Segovia y a mi tío Adalberto Segovia, por todo su apoyo, cariño y enseñanzas.

A mi mamá, por todo su amor, las infinitas enseñanzas, su compañía, a quien le debo cada logro en esta vida, por toda su ayuda en mi formación académica y humana.

A mi hermano, por su amor, apoyo, compañía, humor y soportar mi difícil carácter.

A mi familia por su cariño, apoyo, por inculcarme excelentes valores y ética,

A los compañeros del Lab. De Zoología. A Tao Hernández, Jorge Pérez, quienes me ayudaron en el trabajo de campo. A Luis Vázquez, Nallely Ledesma, Sheila Paleo, Marcela Medina, Luis Calderón, Luis Carrasco, Uriel Moreno, Jesús Méndez, Gerardo Minutti, Carlos Blas que de igual manera me ayudaron en el trabajo de campo, compañía en la Facultad, de los viajes a diferentes estados y congresos, además de su amistad y experiencias.

A los amigos del Posgrado Xavier Sánchez, Alonso Longoria, Jaír Zamorano, Alejandro Vázquez y Mary Barba por las risas, discusiones, los buenos momentos y excelentes días en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y en la Facultad de Ciencias.

A mis amigos de muchos años por su amistad, su apoyo e interés en mi trabajo, Melquizedek Acevedo, Marcos Tovar, Josué Loredó, José Luis (Pepo), Gustavo Uribe, Iván Flores y Frank Dávila.

## Contenido

|  |    |
|--|----|
| RESUMEN.....   | 11 |
| ABSTRACT.....  | 11 |
| INTRODUCCIÓN.....  | 13 |
| ANTECEDENTES.....  | 15 |
| JUSTIFICACIÓN.....   | 18 |
| PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS.....  | 18 |
| OBJETIVOS.....   | 19 |
| MATERIAL Y MÉTODOS.....  | 20 |
| ÁREA DE ESTUDIO.....   | 20 |
| REVISIÓN EN COLECCIONES.....   | 20 |
| ANÁLISIS DE MEDIDAS MORFOLÓGICAS Y MERÍSTICAS.....   | 20 |
| ANÁLISIS DE CARACTERES MORFOLÓGICOS.....   | 21 |
| ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....   | 21 |
| ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO.....  | 23 |
| RESULTADOS.....  | 24 |
| ANÁLISIS MERÍSTICO Y MORFOLÓGICO.....  | 27 |
| DIAGNOSIS DEL GÉNERO <i>THORICHTHYS</i> .....  | 33 |
| DESCRIPCIÓN DE ESPECIES.....   | 35 |
| <i>Thorichthys affinis</i> (Günther 1862).....   | 35 |
| <i>Thorichthys aureus</i> (Günther 1862).....  | 37 |
| <i>Thorichthys callolepis</i> (Regan 1904).....  | 38 |
| <i>Thorichthys helleri</i> (Steindachner 1864).....  | 40 |
| <i>Thorichthys maculipinnis</i> (Steindachner 1864).....                                       | 41 |
| <i>Thorichthys</i> cf. <i>maculipinnis</i> “catemaco”.....                                     | 43 |
| <i>Thorichthys meeki</i> Brind 1918.....   | 43 |
| <i>Thorichthys</i> cf. <i>meeki</i> “bacalar”.....   | 45 |
| <i>Thorichthys panchovillai</i> Del Moral-Flores, López-Segovia & Hernández-Arellano 2017..... | 46 |
| <i>Thorichthys pasionis</i> (Rivas 1962).....  | 48 |
| <i>Thorichthys socolofi</i> (Miller & Taylor 1984).....  | 49 |
| CLAVE TAXONÓMICA PARA LAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>THORICHTHYS</i> .....                         | 50 |
| ANÁLISIS DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y FENOTÍPICOS.....   | 53 |
| ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y DELIMITACIÓN DE ESPECIES.....  | 74 |

|   |     |
|---|-----|
| ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO.....               | 79  |
| DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES.....             | 81  |
| BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA .....             | 88  |
| ANÁLISIS DE DISPERSIÓN-VICARIANZA.....    | 95  |
| DISCUSIÓN.....                            | 97  |
| FILOGENIA.....                            | 97  |
| DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA.....              | 102 |
| BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA.....               | 108 |
| CONCLUSIONES .....                        | 113 |
| LITERATURA CITADA.....                    | 114 |
| ANEXO.....                                | 140 |
| ANEXO 1. Registros de colecciones.....    | 140 |
| ANEXO 2. Registros de bases de datos..... | 149 |
| ANEXO 3. Registros de literatura.....     | 164 |

## Lista de Tablas

|   |    |
|---|----|
| <b>Tabla 1.</b> Número de registros del género <i>Thorichthys</i> consultados en colecciones ictiológicas.....  | 25 |
| <b>Tabla 2.</b> Medidas morfológicas para las especies del género <i>Thorichthys</i> (Valores en mm). Entre paréntesis valores frecuentes (media porcentual y/o moda en el caso de las vértebras).....  | 22 |
| <b>Tabla 3.</b> Variación intraespecífica del número de espinas y radios de la aleta dorsal y anal y número branquiespinas de ejemplares del género <i>Thorichthys</i> . Complementado con datos de Miller y Nelson (1961), Rivas (1962), Miller y Taylor (1984) entre paréntesis ( ) *.....  | 31 |
| <b>Tabla 4.</b> Matriz de 69 caracteres usada para el análisis de máxima parsimonia de la distribución de caracteres en cíclidos del género <i>Thorichthys</i> y grupos externos.....   | 72 |
| <b>Tabla 5.</b> Número de registros consultados en bases de datos de colecciones ictiológicas.....  | 79 |
| <b>Tabla 6.</b> Matriz de áreas (regiones hidrológicas) de presencia-ausencia analizada de especies validas y afines del género <i>Thorichthys</i> .....  | 88 |
| <b>Tabla 7.</b> Matriz de áreas (regiones hidrológicas) de presencia-ausencia analizada de las especies válidas del género <i>Vieja</i> .....   | 91 |
| <b>Tabla 8.</b> Distribución ancestral de las especies de <i>Thorichthys</i> en México, Belice, Guatemala y Honduras. A-E corresponde a las áreas de distribución ancestral. El conjunto del lado derecho correspondió con la distribución ancestral más óptima. Los procesos de dispersión (d) y vicarianza se ubicaron en las áreas del árbol donde ocurrieron..... | 95 |

## Lista de Figuras

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 1.</b> Especies válidas y afines del género <i>Thorichthys</i> en México fotografiados <i>in vivo</i> . <i>T. affinis</i> y <i>T. aureus</i> de Guatemala tomadas y reproducidas con permiso de © <i>Rodrigo Aldana</i> ..... | 26 |
| <b>Figura 2.</b> Especies válidas y afines del género <i>Thorichthys</i> preservadas en alcohol 70%.....  | 27 |
| <b>Figura 3.</b> Características externas de <i>Thorichthys</i> ( <i>T. maculipinnis</i> ).....   | 34 |
| <b>Figura 4.</b> Características óseas de <i>Thorichthys</i> ( <i>T. maculipinnis</i> ).....  | 35 |
| <b>Figura 5.</b> <i>Thorichthys affinis</i> coloración <i>in vivo</i> recolectado el 6 de julio de 2015 en el Lago Petén Itzá, Guatemala, foto reproducida con permiso de © <i>Rodrigo Aldana</i> .....                                 | 35 |
| <b>Figura 6.</b> <i>Thorichthys aureus</i> coloración <i>in vivo</i> , recolectado el 27 de julio de 2015 en el Lago Izabal, Guatemala, foto reproducida con permiso de © <i>Rodrigo Aldana</i> .....                                   | 37 |
| <b>Figura 7.</b> <i>Thorichthys callolepis</i> coloración <i>in vivo</i> recolectado en el Río Ajal, El Barrio de la Soledad, Oaxaca (CIFI 1632) y preservado (CNPE-IB 8988).....   | 38 |
| <b>Figura 8.</b> <i>Thorichthys helleri</i> coloración <i>in vivo</i> recolectado en el Río Amatán, Tapijulapa, Tacotalpa, Tabasco (CIFI-742), y preservado (CIFI-742).....   | 40 |
| <b>Figura 9.</b> <i>Thorichthys maculipinnis</i> coloración <i>in vivo</i> recolectado en arroyo, Vicente Camalote, Acatlán de Pérez Figueroa, Oaxaca (CIFI 1527) y preservado (CNPE-IB 2450).....                                      | 41 |



|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 10.</b> <i>Thorichthys</i> cf. <i>maculipinnis</i> “catemaco” coloración <i>in vivo</i> recolectado en el Lago de Catemaco, Catemaco, Veracruz (CIFI 674) y preservado (CNPE-IB 15531).....  | 43 |
| <b>Figura 11.</b> <i>Thorichthys meeki</i> coloración <i>in vivo</i> recolectado en cenote Sisal, Yucatán (CIFI 797) y preservado (CNPE-IB 6310).....  | 43 |
| <b>Figura 12.</b> <i>Thorichthys</i> cf. <i>meeki</i> “bacalar” coloración <i>in vivo</i> recolectado en la Laguna de Bacalar, Bacalar, Quintana Roo (CIFI 1604) y preservado (CNPE-IB 2789).....  | 45 |
| <b>Figura 13.</b> <i>Thorichthys panchovillai</i> coloración <i>in vivo</i> recolectado en Río Petapa, El Paraíso, Matías Romero Avendaño, Oaxaca (CIFI 502) y preservado (CNPE-IB 8977).....  | 46 |
| <b>Figura 14.</b> <i>Thorichthys passionis</i> coloración <i>in vivo</i> recolectado en Laguna de Catazajá, Catazajá, Chiapas (CIFI 748) y preservado (CNPE-IB 452).....   | 48 |
| <b>Figura 15.</b> <i>Thorichthys socolofi</i> coloración <i>in vivo</i> recolectado en el Río Tulijá, El Tulijá (Puente El Tulijá), Salto del Agua, Chiapas y preservado (CIFI 1653).....  | 49 |
| <b>Figura 16.</b> Ejemplares diafanizados de especies validas y afines del género <i>Thorichthys</i> y especies utilizadas como grupo externo ( <i>Trichromis salvini</i> , <i>Cribroheros robertsoni</i> , <i>Paraneetroplus bulleri</i> y <i>Vieja zonata</i> )..... | 54 |
| <b>Figura 17.</b> Región mandibular de especies del género <i>Thorichthys</i> y grupo externo.....   | 56 |
| <b>Figura 18.</b> Hueso cuadrado del género <i>Thorichthys</i> y grupos externo.....   | 57 |
| <b>Figura 19.</b> Hueso palatino en el género <i>Thorichthys</i> y grupo externo.....  | 58 |
| <b>Figura 20.</b> Hueso opercular de las especies del género <i>Thorichthys</i> y grupo externo.....   | 59 |
| <b>Figura 21.</b> Región apendicular de las especies del género <i>Thorichthys</i> y grupo externo.....  | 60 |
| <b>Figura 22.</b> Placa faríngea inferior del género <i>Thorichthys</i> y grupo externo.....   | 62 |
| <b>Figura 23.</b> Hueso urohial de las especies del género <i>Thorichthys</i> y grupo externo.....   | 63 |
| <b>Figura 24.</b> Región orbital de las especies del género <i>Thorichthys</i> y grupo externo.....  | 64 |
| <b>Figura 25.</b> Complejo caudal de las especies del género <i>Thorichthys</i> y grupo externo.....   | 65 |
| <b>Figura 26.</b> Espinas y pterigióforos de la zona anal.....   | 66 |
| <b>Figura 27.</b> Mancha en la aleta dorsal en <i>T. panchovillai</i> (A) y <i>T. helleri</i> (B).....   | 68 |
| <b>Figura 28.</b> Línea lateral superior con manchas negras en las escamas A) <i>T. passionis</i> , B) sin manchas ( <i>T. socolofi</i> ).....   | 68 |
| <b>Figura 29.</b> Seis barras sin incluir la mancha caudal; A) <i>T. maculipinnis</i> y B) <i>T. callolepis</i> .....  | 69 |
| <b>Figura 30.</b> Mancha caudal difusa ovalada A) <i>T. meeki</i> ; tenue en forma de diamante B) <i>T. helleri</i> ; intensa C) <i>T. passionis</i> ; o en ocasiones no presente D) <i>T. panchovillai</i> , en el género <i>Thorichthys</i> ....                     | 69 |
| <b>Figura 31.</b> L inversa que acompaña a la mancha lateral, A) <i>T. passionis</i> ; o a veces ausente o difusa B) <i>T. helleri</i> .....   | 70 |

|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 32.</b> Motas la región cefálica y en la mancha lateral presentes A) <i>T. maculipinnis</i> ; o ausentes B) <i>T. meeki</i> .....  | 70 |
| <b>Figura 33.</b> Margen de la aleta anal oscuro o negro, aleta grisácea (grupo “ <i>T. meeki</i> ”: A) <i>T. meeki</i> y C) <i>T. pasionis</i> ). Margen y aleta anal de color amarillo-naranja (grupo “ <i>T. helleri</i> ”: B) <i>T. helleri</i> y D) <i>T. maculipinnis</i> ) .....  | 71 |
| <b>Figura 34.</b> Filogenia de las especies válidas y afines del género <i>Thorichthys</i> ( <i>T. cf. helleri</i> , <i>T. cf. maculipinnis</i> y <i>T. cf. meeki</i> ) polarizadas con grupos externos <i>O. mossambicus</i> , <i>C. robertsoni</i> , <i>T. salvini</i> , <i>P. bulleri</i> , y <i>V. zonata</i> , a partir del criterio de optimización de Máxima Parsimonia: único árbol obtenido de la búsqueda tradicional en software TNT. Longitud del árbol = 206, CI = 0.4369, RI = 0.5751, HI = 0.5631. Los círculos negros indican apomorfías (sinapomorfías o autapomorfías), los círculos blancos muestran homoplasias. Números en cursivas muestra el porcentaje de bootstrap. Números de nodo en la parte superior de los caracteres..... | 75 |
| <b>Figura 35.</b> Filogenia <i>Thorichthys</i> sólo de las especies válidas <i>Thorichthys</i> polarizadas con grupos externos <i>O. mossambicus</i> , <i>C. robertsoni</i> , <i>T. salvini</i> , <i>P. bulleri</i> , y <i>V. zonata</i> , a partir del criterio de optimización de máxima parsimonia: único árbol obtenido de la búsqueda tradicional en software TNT. (Longitud del árbol = 182, CI = 0.4945, RI = 0.5893, HI = 0.5055. Los círculos negros indican apomorfías (sinapomorfías o autapomorfías), los círculos blancos muestran homoplasias. Números en cursivas muestra el porcentaje de bootstrap. Números de nodo en la parte superior de los caracteres.....   | 78 |
| <b>Figura 36.</b> Mapa del área de distribución y ocurrencias de las especies validas y afines del género <i>Thorichthys</i> en México, Belice, Guatemala y Honduras. Delimitación de áreas por regiones hidrológicas.....   | 80 |
| <b>Figura 37.</b> Distribución de <i>Thorichthys affinis</i> .....   | 82 |
| <b>Figura 38.</b> Distribución de <i>Thorichthys aureus</i> .....  | 82 |
| <b>Figura 39.</b> Distribución de <i>Thorichthys callolepis</i> .....  | 83 |
| <b>Figura 40.</b> Distribución de <i>Thorichthys helleri</i> (puntos verdes) y <i>T. cf. helleri</i> (puntos verde olivo).....   | 84 |
| <b>Figura 41.</b> Distribución de <i>Thorichthys maculipinnis</i> (puntos azules) y <i>T. cf. maculipinnis</i> “catemaco” (punto gris).....  | 85 |
| <b>Figura 42.</b> Distribución de <i>Thorichthys meeki</i> (puntos rojos) y <i>T. cf. meeki</i> “bacalar” (puntos azul turquesa).....  | 86 |
| <b>Figura 43.</b> Distribución de <i>Thorichthys panchovillai</i> .....  | 86 |
| <b>Figura 44.</b> Distribución de <i>Thorichthys pasionis</i> .....  | 87 |
| <b>Figura 45.</b> Distribución de <i>Thorichthys socolofi</i> .....  | 88 |
| <b>Figura 46.</b> Reconstrucción obtenida a partir de la biogeografía cladística, A y B) Cladograma taxonómico de áreas de las especies validas de <i>Thorichthys</i> , C) Cladograma de áreas, D) Cladograma resuelto de áreas bajo el supuesto (0). Paso extra: referente a si hay homoplasia o distribución problemática. Paso óptimo distribución no problemática. Las especies corresponden a   |    |

|   |    |
|---|----|
| los números del uno al nueve, y las áreas de distribución mediante siglas (Coatzacoalcos, COA; Grijalva-Usumacinta, GRU; Izabal, IZA; Papaloapan-Tuxpan, PAT; Yucatán, YUC).....  | 89 |
| <b>Figura 47.</b> Distribución y filogenia del género <i>Thorichthys</i> en Mesoamérica.....  | 90 |
| <b>Figura 48.</b> Área de distribución del género <i>Vieja</i> en Mesoamérica.....  | 91 |
| <b>Figura 49.</b> Reconstrucción obtenida a partir de la biogeografía cladística del género <i>Vieja</i> , A) Filogenia obtenida de Řičan <i>et al.</i> , 2016a, B) Cladograma taxonómico de áreas de las especies, C) Cladograma de áreas, D) Cladograma resuelto de áreas bajo el supuesto (0). Paso extra: referente a si hay homoplasia o distribución problemática. Paso óptimo distribución no problemática. Las áreas de distribución corresponden a: Coatzacoalcos (COA), Grijalva-Usumacinta (GRU); Izabal (IZA), Papaloapan-Tuxpan (PAT), Pacífico (PAC) y Yucatán (YUC). Extinciones en el cladograma E representadas por X..... | 92 |
| <b>Figura 50.</b> Método de árboles reconciliados de <i>Thorichthys</i> y <i>Vieja</i> . Números en la parte superior indican a las especies del cada uno de los géneros.....   | 93 |
| <b>Figura 51.</b> Cladograma general de áreas para ambos géneros mediante análisis de parsimonia de Brooks a partir de la matriz de la figura 46D y 49D correspondiente a <i>Thorichthys</i> y <i>Vieja</i> respectivamente. Extinciones en el cladograma representadas por X. ....   | 94 |
| <b>Figura 52.</b> Cladograma por áreas (regiones hidrológicas) utilizado para el análisis en el software DIVA para las especies validas del género <i>Thorichthys</i> . v= vicarianza, d= dispersión. Números entre paréntesis indican a las especies.....  | 96 |

## RESUMEN

**Introducción:** La situación y comprensión de la sistemática de los cíclidos neotropicales en los últimos años ha logrado avances significativos mediante diversos análisis a partir de caracteres merísticos, moleculares y morfológicos. A pesar de ello, aún no se ha resuelto para algunos grupos como el género *Thorichthys*. De igual manera la interacción biogeográfica de los cíclidos en Mesoamérica es compleja. La distribución geográfica del género es ampliamente conocida. Sin embargo, no existe una delimitación clara para cada una de las especies válidas. **Objetivo:** Resolver la sistemática del grupo y correlacionarla con la distribución geográfica lo que permitirá comprender sus procesos de especiación y dispersión en México. **Materiales y Métodos:** Recolecta en campo y revisión de las especies validas en colecciones ictiológicas (conteo merístico, medidas morfológicas, osteología, caracteres fenotípicos), para construir una matriz de caracteres y analizarla mediante máxima parsimonia (MP), además de la revisión de ocurrencias de cada especie para delimitar sus áreas de distribución y un análisis mediante biogeografía cladística y DIVA para reconstruir la historia biogeográfica del grupo. **Resultados y Conclusiones:** Se revisaron 2846 ejemplares en 367 registros depositados en colecciones de referencia, además de 719 ocurrencias en bases de datos y literatura de 9 especies válidas y 3 afines. A partir de la lista de 69 caracteres morfológicos y fenotípicos analizada por MP se obtuvieron dos filogenias en las que se reconoce al grupo *Thorichthys* como un grupo monofilético conformado por dos clados, el denominado “*T. meeki*” (integrado por *T. affinis*, *T. meeki* y *T. passionis*) y el clado “*T. helleri*” integrado por dos grupos, uno conformado por *T. aureus*, *T. callolepis* y *T. maculipinnis* y el segundo por *T. helleri*, *T. panchovillai* y *T. socolofi*. Se reconoce la distribución de *T. maculipinnis* como endémica de la región del Río Papaloapan. *Thorichthys socolofi* y *T. callolepis*, presentan las distribuciones más restringidas del género siendo endémicas de la cuenca del Río Tulijá y Río Coatzacoalcos, respectivamente. En esta última área con distribución más amplia se encuentra presente *T. panchovillai*. *Thorichthys helleri* y *T. passionis* se distribuyen ampliamente en la región del río Grijalva y Usumacinta, de igual manera *T. meeki* en el Bloque Maya (península de Yucatán). *Thorichthys affinis* y *T. aureus* son endémicas del Lago Petén e Izabal respectivamente en Guatemala. Se reconoce a *T. cf. meeki* tentativamente como una nueva especie del género propia del sistema lagunar de la cuenca inferior del Río Hondo (Bacalar y Xul-Há). El análisis de DIVA señala una primera dispersión, del ancestro común del género desde Centroamérica y posteriormente un proceso de vicarianza; se identifica a la región del Usumacinta como área de diversificación del género *Thorichthys*, posteriores procesos de dispersión y vicarianza restringieron la distribución de especies endémicas y modeló la actual distribución de las especies. El análisis de biogeografía cladística delimita la presencia de las especies a cuencas cuya distribución es similar a la que presentan especies del género *Vieja*. El límite septentrional de la distribución del género se presenta a partir de las ocurrencias del *T. maculipinnis* en la región del Río Papaloapan, Tuxpan y Nautla en México y el límite sur, el área que ocupa *T. aureus* en la región del Río Polochic-Cahabón en Guatemala y Río Motagua en Honduras.

## ABSTRACT

**Introduction:** The situation and understanding of the systematics of neotropical cichlids in recent years has made significant progress through various analyses based on meristic, molecular and morphological characteristics. Despite this, it has not yet been resolved for some groups such as the genus *Thorichthys*. Similarly, the biogeographical interaction of cichlids in Central America is complex. The geographical distribution of the genus is widely known. However, there is no clear delimitation for each of the valid species. **Objective:** To resolve the group's systematic and correlate it with geographical distribution, which will allow to understand their processes of speciation and dispersion in Mexico. **Materials and Methods:** Field collection and review of valid species in ichthyologic collections (meristic count, morphological measurements, osteology, phenotypic characters), to build a character matrix and analyze it by maximum parsimony (MP), in addition to the review of occurrences of each species to delimit their areas of distribution and an analysis by cladistic biogeography and DIVA to reconstruct the biogeographic history of the group. **Results and Conclusions:** They were revised 2,846 specimens in 367 records deposited in reference collections, in addition to 719 occurrences in databases and literature of 9 valid species and 3 related ones. From the list of 69 morphological and phenotypic characters analyzed by MP, two phylogenies were obtained in which the *Thorichthys* group is recognized as a monophyletic group made up of two clades, the so-called "*T. meeki*" (consisting of *T. affinis*, *T. meeki* and *T. pasionis*) and the "*T. helleri*" clade consisting of two groups, one consisting of *T. aureus*, *T. callolepis* and *T. maculipinnis* and the second of *T. helleri*, *T. panchovillai* and *T. socolofi*. The distribution of *T. maculipinnis* is recognised as endemic to the Papaloapan River region. *Thorichthys socolofi* and *T. callolepis*, have the most restricted distributions of the genus being endemic to the Tulijá and Coatzacoalcos River basins, respectively. In this last area with the widest distribution, *T. panchovillai* is present. *Thorichthys helleri* and *T. pasionis* are widely distributed in the region of the Grijalva and Usumacinta Rivers, as is *T. meeki* in the Maya Block (Yucatan peninsula). *Thorichthys affinis* and *T. aureus* are endemic to Lake Peten and Izabal respectively in Guatemala. *T. cf. meeki* is tentatively recognized as a new species in the genus of the lagoon system of the lower Hondo River basin (Bacalar, Xul-Há, Los Milagros). DIVA's analysis points to an initial dispersal, of the common ancestor of the genus from Central America and subsequently a process of vicariance; the Usumacinta region is identified as area of diversification of the genus *Thorichthys*, subsequent processes of dispersal and vicariance restricted the distribution of endemic species and modelled the current distribution of the species. The analysis of cladistic biogeography delimits the presence of the species to basins whose distribution is similar to that of species of the genus *Vieja*. The northern limit of the distribution of the genus is presented from the occurrences of *T. maculipinnis* in the region of Papaloapan, Tuxpan and Nautla Rivers in Mexico and the southern limit, the area occupied by *T. aureus* in the region of Polochic-Cahabon River in Guatemala and Motagua River in Honduras.

## INTRODUCCIÓN

La familia Cichlidae (Tribu: Heroini) constituye el segundo grupo de peces dulceacuícolas más diverso en México, con 57 especies en ambas vertientes. Sin embargo, su mayor diversidad se ubica en el sureste mexicano (Miller *et al.*, 2009). Debido a la amplia riqueza de especies de cíclidos mesoamericanos, estos han sido objeto de estudios comparativos en ecología, comportamiento, especiación y biogeografía (Concheiro-Pérez *et al.*, 2007). La sistemática de este grupo ha cambiado constantemente, en los últimos años se han logrado avances significativos en la mejor comprensión de sus relaciones filogenéticas. A pesar de ello, actualmente se están realizando algunos estudios para resolver la situación de algunos géneros como *Astatheros* y *Vieja* (McMahan *et al.*, 2015; Řičan *et al.*, 2016a).

Diversas propuestas han surgido para tratar de esclarecer la sistemática de la familia Cichlidae, utilizando principalmente caracteres morfológicos y moleculares (McMahan *et al.*, 2015; Řičan *et al.*, 2016a). Algunos autores han utilizado la osteología, como fuente importante para reconocer caracteres diagnósticos complementarios para la clasificación de esta familia e identificación de grupos monofiléticos (Kullander, 1986, 1998; Kullander y Nijssen, 1989; Schmitter-Soto, 2007a). Los componentes estructurales del esqueleto y su variación han permitido la delimitación intergenérica y específica, la identificación de sus relaciones filogenéticas y su correlación biogeográfica (Fraser, 1968; Tyler, 1983; Kullander, 1998; Concheiro-Pérez *et al.*, 2007).

Uno de los grupos cuya situación sistemática aún sin esclarecer es el género *Thorichthys*, representante de la biota de cíclidos mesoamericanos. Meek (1904) reconoce cuatro especies de cíclidos centroamericanos como parte de un grupo en su momento no definido, el cual denomina como *Thorichthys*. La diagnosis del género es breve, solo menciona la altura corporal, la longitud de las aletas pectorales y mancha subopercular como caracteres diagnósticos, tomando como especie tipo a *Thorichthys ellioti* (= *T. maculipinnis*).

Regan (1905: 1906-1908) identificó 68 especies de cíclidos que formaban parte del grupo “*Cichlosoma*” de las cuales 53 de ellas se encuentran distribuidas en México y Centroamérica, el resto en las Antillas y Sudamérica. Así mismo, reorganizó a las especies mexicanas y centroamericanas en cinco secciones, las cuales consideraba como grupos naturales, sin ser lo suficientemente robustos para considerarlos como subgéneros. Estas secciones son: 1) *Theraps*, 2) *Archocentrus*, 3) *Astatheros*, 4) *Thorichthys* y 5) *Parapatenia*. Miller y Nelson (1961) y Miller y Taylor (1984), realizan revisiones de la sección “*Thorichthys*” y proponen características

importantes para su distinción. Actualmente este género se encuentra representado por nueve especies válidas *Thorichthys affinis* (Günther, 1862), *T. aureus* (Günther, 1862), *T. callolepis* (Regan, 1904), *T. helleri* (Steindachner, 1864), *T. maculipinnis* (Steindachner, 1864), *T. meeki* Brind, 1918, *T. panchovillai* Del Moral-Flores, López-Segovia & Hernández-Arellano 2017, *T. passionis* (Rivas, 1962) y *T. socolofi* (Miller & Taylor 1984) (McMahan *et al.*, 2015; Řičan *et al.*, 2016a; Del Moral-Flores *et al.*, 2017).

Al igual que su sistemática, la biogeografía de los cíclidos mesoamericanos es compleja. Los cíclidos son peces secundarios (tolerantes a cantidades de sales y minerales disueltos en el agua) (Myers, 1949). Algunos autores han propuesto que la dispersión de los cíclidos al cruzar largas distancias en los mares no se puede descartar por completo (Concheiro-Pérez *et al.*, 2007). Sin embargo, se acepta que los procesos biogeográficos no solo de los cíclidos sino de la biota en general está influenciada en parte, por la tectónica de placas, dispersión y aparición de barreras que provocan vicarianza (Coates, 1997; Concheiro Pérez *et al.*, 2007; Morrone y Escalante, 2016a). En este sentido, Mesoamérica es una región geológicamente compleja (Coates, 1997).

Bussing (1985) propuso que estos eventos provocaron una composición diferencial de la fauna de los peces del Núcleo Centro Americano (NCA), resultado de la ruptura marina en el pasaje de Panamá durante el Mioceno, lo que limitó la dispersión hacia el norte de peces dulceacuícolas primarios provenientes de América del sur.

En cambio, los peces secundarios al tener mayor tolerancia a condiciones salinas, a la vez de eventos vicariantes asociados con la hidrogeología compleja de la provincia del drenaje del Usumacinta (que forma parte del NCA) y las regresiones marinas, probablemente han desempeñado un papel muy importante en la apertura de nuevos hábitats, de áreas de expansión y de divergencia alopatrica de diversos grupos como los Cyprinodontiformes de los géneros *Pseudoxiphophorus*, *Priapella*, *Poecilia* y *Xiphophorus*, además de géneros como *Ophisternon* y *Synbranchus* o de cíclidos (*Cribroheros*, *Paraneetroplus*, *Trichromis*, *Thorichthys* y *Vieja*) (Perdices *et al.*, 2005; Hulsey y López-Hernández, 2011).

En la provincia del Usumacinta, existe una dependencia entre la distribución de estas especies con las cuencas de drenaje, hay por tanto una interacción significativa entre la evolución biológica y geológica de la región (Lundberg *et al.*, 1988; Bermingham y Martin, 1998; Hulsey y López-Hernández, 2011). La distribución geográfica del género *Thorichthys* es ampliamente conocida, la cual va desde el Río Chachalacas, México, hasta la cuenca del Río Motagua en Guatemala y Honduras (Miller *et al.*, 2009; Hulsey y López-Hernández, 2011). Sin embargo, no existe una

delimitación geográfica clara para cada una de las especies válidas asignadas al género. Es por ello, necesario resolver la sistemática del grupo, correlacionar las variaciones morfológicas y merística, además de su distribución geográfica lo que permitirá comprender de mejor manera los procesos de especiación y dispersión que han ocurrido en el género en México.

## ANTECEDENTES

### Historia

La primera aportación al género *Thorichthys* fue realizada en el siglo XIX por el naturalista británico-alemán Albert Günther (1830-1914) en 1862, al realizar la descripción de *Heros aureus* y *H. affinis* en la obra titulada “Catalogue of the fishes in the British Museum”, cuyos ejemplares provenían del Lago Izabal y del Lago Petén, Guatemala, respectivamente (Günther 1862). Posteriormente, el zoólogo austriaco Franz Steindachner (1834–1919) en 1864 realiza la descripción de *H. helleri* y *H. maculipinnis* con ejemplares provenientes de Teapa, Tabasco y del Río Zamapa (= Jamapa), Veracruz, México respectivamente (Steindachner, 1864).

A finales del siglo XIX los ictiólogos estadounidenses David Starr Jordan (1851-1931) y Barton Warren Evermann (1853-1932) realizan un catálogo íctico en el cual incluyen a dos especies: *H. affinis* y *H. maculipinnis*. A principios del siglo XX, los ictiólogos estadounidenses Seth Eugene Meek (1859-1914), Walter Lannoy Brind (1873–1964) y el inglés Charles Tate Regan (1878-1943) contribuyen al conocimiento del grupo.

Regan (1904) realiza la descripción de *Heros callolepis* con ejemplares provenientes del municipio de Santo Domingo de Guzmán (actualmente Santo Domingo Petapa, Oaxaca) y Brind (1918) realiza lo mismo para de *Thorichthys helleri meeki* (= *T meeki*) con ejemplares de Progreso, Yucatán. Meek (1904), en su libro sobre la ictiofauna del istmo de Tehuantepec, propone la asignación del nombre a nivel genérico de *Thorichthys* en las que incluyen a *T. aureus*, *T. affinis*, *T. helleri* y *T. maculipinnis*. A si mismo Meek (1904) menciona otras tres especies que aparentemente pertenecen a este grupo, las cuales a lo largo del siglo XX han cambiado su nomenclatura taxonómica, entre ellas: *Thorichthys friedrichsthalii* (= *Parachromis friedrichsthalii*), *Thorichthys rostratus* (= *Cribroheros rostratus*) y *Thorichthys longimanus* (= *C. longimanus*) (Bussing, 1998; Allgayer, 2010; Řičan *et al.* 2016a).



Las especies pertenecientes al género *Cribroheros* comparten una morfología craneal similar a *Thorichthys*, sin embargo se distinguen por carecer del ocelo en el opérculo, por un mayor número de espinas en la aleta anal y mayor número de vértebras caudales (14) (Řičan *et al.* 2016a). Así mismo, *P. friedrichsthalii* se diferencia por la presencia de escamas en la base de las aletas dorsal y anal, mandíbula inferior prominente, el maxilar alcanza el margen anterior de la órbita ocular (Miller *et al.*, 2009).

En la segunda mitad del siglo XX, el ictiólogo cubano-estadounidense Luis R. Rivas (1916-1986) en 1962 realiza la descripción de *Cichlasoma passionis*. Por su parte los ictiólogos estadounidenses Rush Miller (1916-2003) y Bernard C. Nelson, en 1961 realizan un aporte sustancial para el entendimiento de la situación taxonómica del género, analizan la variación morfológica y ecología de *T. callolepis*, discuten y proponen algunos caracteres para la diagnosis del grupo. Miller y Jeffrey N. Taylor (1984) describen a *Cichlasoma socolofi*, proponen la formación de dos subgrupos (“*T. helleri*” y “*T. meeki*”) basados en características que comparten las especies, además examinan la situación taxonómica de *T. champotonis*, la cual colocan como sinonimia de *T. helleri*. Finalmente, en el siglo XXI, *T. panchovillai* ha sido la última especie en ser descrita (Del Moral Flores *et al.*, 2017).

Con relación estudios filogenéticos de cíclidos se encuentra el trabajo de Roe *et al.* (1997), en el cual analizan las relaciones filogenéticas del género “ex*Cichlasoma*”, con base en datos moleculares de los grupos “*Amphilophus*” y “*Thorichthys*”. Los resultados reflejan la monofilia de la sección de “*Thorichthys*”, utilizando como material comparativo a *T. cf. aureum*, *T. aureum*, *T. maculipinnis* y *T. meeki*. Así mismo, demuestran que la semejanza morfológica entre “*Amphilophus*” y “*Thorichthys*” no se debe a una relación de ancestría-descendencia, si no a una evolución independiente de caracteres. Burgess (2000) revisa el género y lo considera válido.

Entre los estudios enfocados a definir y utilizar caracteres osteológicos en cíclidos mesoamericanos para complementar los estudios filogenéticos, se encuentran: Hasse (1981) quién estudió los caracteres, sinonimias y distribución de *T. meeki*; Valencia-Díaz (2003), realizó un análisis filogenético del género *Herichthys*; Gómez-Álvarez (2006) describió el desarrollo del esqueleto de *Amatitlania nigrofasciata*; Chakrabarty (2007) realizó un análisis morfológico y filogenético de la familia Cichlidae en América Central incluidos *Thorichthys affinis*, *T. meeki* y *T. passionis*. Mejía-Mojica (2007) describió y comparó el cráneo de especies del género ex*Cichlasoma* (actualmente *Amphilophus*, *Herichthys*, *Mayaheros* y *Vieja*). Schmitter-Soto (2007a), propuso una filogenia basada en caracteres óseos del género *Archocentrus*; McMahan *et al.* (2015) revisaron la subfamilia Herichthyini (tribu Heroini); Řičan *et al.* (2016a) revisó la diversidad y evolución de los cíclidos de

América Central, comparó la ecomorfología y la evolución de caracteres craneales, considerando a las especies *T. helleri*, *T. passionis* y *T. affinis*, además de la propuesta de una diagnosis para el género y una relación entre las características morfológicas con el género *Cribroheros*.

Concheiro-Pérez *et al.* (2007) realizaron un estudio sobre la filogenia y biogeografía de 91 especies de cíclidos (Tribu Heroini), entre los cuales *Thorichthys aureus*, *T. helleri*, *T. maculipinnis*, *T. meeki*, *T. sp.* y *T. sp. cf. aureus*, forman parte del estudio. Los autores determinan que este género se encuentra disperso desde la falla Motagua hacia al norte en el Atlántico mexicano, distribución que comparte con algunas especies del género *Vieja*, *Trichromis* y *Paraneetroplus*. Chakrabarty (2006), realiza un estudio sobre sistemática y biogeografía de los cíclidos de las Antillas mayores, a partir de un análisis filogenético de 30 especies de centro y Sudamérica, entre ellos *T. aureus*, recuperó un escenario de vicarianza consistente para determinar el origen, especiación y patrones biogeográficos de los cíclidos en esta región.

Hulsey *et al.* (2004) realizaron un análisis filogenético para 52 especies, donde respaldan la propuesta monofilética del género *Thorichthys*, el cual está relacionado con *Trichromis* y a su vez con el clado (*Paratheraps* + *Vieja* + *Paraneetroplus*). Esta relación entre *Thorichthys* y *Trichromis* también fue propuesta por Řičan *et al.* (2016a) e Ilves *et al.* (2018).

Hulsey *et al.* (2010) estudiaron la diversificación temporal de cíclidos mesoamericanos a partir de secuencias moleculares del citocromo *b*, determinaron que *Thorichthys socolofi* es especie hermana de *T. aureus*, a su vez *T. affinis* resultó hermana de *T. meeki*. Así mismo los autores mencionan que varios clados de cíclidos centroamericanos, entre ellos *Thorichthys*, parecen haber diversificado en un período de tiempo reciente (< 3ma).

Hulsey y López-Hernández (2011) examinaron la biogeografía de la fauna de peces dulceacuícolas en las principales provincias que conforman el NCA, e identificaron que el género *Thorichthys* tiene una amplia distribución de la provincia del Usumacinta en el sur de México, parte de Guatemala y Belice. Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez (1996) y Gamboa-Pérez y Schmitter Soto (1999) realizaron estudios sobre la ictiofauna en el estado de Quintana Roo en los que reportan la presencia de una población afín a *T. meeki* que se distribuye en la laguna de Bacalar y cuerpos de agua adyacentes, cuya situación taxonómica aún no es clara.

## JUSTIFICACIÓN

Los estudios en el contexto de la sistemática para la familia Cichlidae se siguen realizando en América. Si bien este grupo ha sido abordado desde las perspectivas anatómica, ecológica y molecular, es necesario complementar la información sobre la sistemática y biogeografía del género *Thorichthys*, al ser uno de los representantes en los ambientes acuáticos epicontinentales de Centroamérica. Además, se necesita esclarecer los patrones de distribución de las especies para poder generar un adecuado aprovechamiento de los recursos. Por tanto, la presente investigación puede señalar y esclarecer el posicionamiento filogenético de las especies del género *Thorichthys* a lo largo de su distribución geográfica.

## PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS

Pregunta de investigación ¿El género *Thorichthys* es un grupo monofilético representado por un número de especies ya descritas a lo largo de su área de distribución?

Hipótesis: Las especies del género *Thorichthys* tienen al menos dos conjuntos morfológicos, además de tener amplia distribución en las principales cuencas de la vertiente Atlántica de Mesoamérica.

Por lo tanto, el género *Thorichthys* puede ser un grupo monofilético conformado por dos subgéneros, y al existir una amplia distribución hay cuerpos de agua de los cuales no hay suficientes registros de especies por lo que pueden representar nuevas especies.

## **OBJETIVOS**

### **OBJETIVO GENERAL**

Establecer las relaciones filogenéticas de las especies del género *Thorichthys*.

### **OBJETIVOS PARTICULARES**

Revisar elementos merísticos de las especies, para la detección de estructuras que ayuden a su identificación y discriminación taxonómica.

Analizar los caracteres óseos de las especies del género *Thorichthys* que permitan su diagnóstico.

Identificar la diversidad morfológica de las especies considerando sus áreas geográficas de distribución.

Evaluar las relaciones filogenéticas de las especies del género *Thorichthys*.

Abordar la biogeografía histórica de las especies dentro del género *Thorichthys*, a partir de la información generada en sus relaciones filogenéticas y sus áreas de distribuciones actuales.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

Comprende los principales ríos y tributarios de las localidades tipo de las especies objetivo, agrupadas dentro del género *Thorichthys*, que va desde un arroyo al norte del Río Chachalacas en la vertiente del Atlántico del Golfo de México, hasta las costas de Quintana Roo, en la península de Yucatán hacia Belice, Guatemala y Honduras (Miller *et al.*, 2009). De manera particular, *T. callolepis*, *T. panchovillai* son propios de la cuenca superior del Río Coatzacoalcos (Oaxaca, Veracruz); *T. affinis* del Río Hondo, Quintana Roo; *T. aureus* de los ríos en la frontera de Belice; *T. helleri* del Río Tonalá, Tabasco, Chiapas; *T. maculipinnis* del Río Chachalacas a la cuenca del Río Papaloapan, Veracruz; *T. meeki* del Río Candelaria, Tabasco y Yucatán; *T. passionis* de la cuenca del Río Grijalva-Usumacinta, Chiapas; y *T. socolofi* en los tributarios superiores de los ríos Grijalva y Usumacinta, Chiapas (Miller *et al.*, 2009; Fricke *et al.*, 2020).

### REVISIÓN EN COLECCIONES

Se realizaron consultas de especímenes provenientes de las siguientes colecciones: Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNPE-IBUNAM); Colección Ictiológica del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (CIICMYL); Colección de Peces de ECOSUR, Unidad Chetumal (ECOSCh); Colección Ictiológica, Facultad de Estudios Superiores Iztacala (CIFI), UNAM (Del Moral-Flores *et al.*, 2016) (Anexo 1).

La revisión de ejemplares se complementó con recolectas en las cuencas del Río Papaloapan, Río Coatzacoalcos, Río Grijalva-Usumacinta, parte oriental de la península de Yucatán y Río Hondo. Los registros curatoriales se corroboraron con trabajos especializados Miller y Nelson (1961), Miller y Taylor (1984), Miller *et al.* (2009), McMahan *et al.* (2015), Del Moral-Flores *et al.* (2017).

### ANÁLISIS DE MEDIDAS MORFOLÓGICAS Y MERÍSTICAS

A los ejemplares representantes de cada especie se les realizó el conteo merístico y de las mediciones corporales básicas. Se empleó un vernier electrónico (0.01 mm), siguiendo la propuesta de Hubbs y Lagler (1958) con modificaciones de Taylor y Miller (1980) y Del Moral-Flores *et al.* (2017). Para el conteo del número de escamas de la línea lateral, se consideró la primera escama con poro por detrás del área postopercular hasta la última escama con poro de la línea superior, a la

altura de esta última escama se siguió el conteo en la línea inferior hasta el final del pedúnculo caudal. Las vértebras se contabilizaron sobre organismos diafanizados.

### **ANÁLISIS DE CARACTERES MORFOLÓGICOS**

Con la finalidad de establecer la matriz de caracteres morfológicos para el análisis filogenético, a una muestra de 10 ejemplares por especie del género *Thorichthys* se realizó un estudio osteológico por medio de la diafanización y tinción diferencial de acuerdo a la técnica de Taylor y Van Dyke (1985), que consiste en transparentar el músculo mediante KOH (4%) y posteriormente teñir con rojo de alizarina. También se diafanizaron ejemplares de los géneros *Cribroheros*, *Trichromis*, *Paraneetroplus* y *Vieja*, considerados como grupos externos para la polarización de caracteres, debido a que se les reconoce como miembros relacionados filogenéticamente al género *Thorichthys* (Roe *et al.*, 1997; Hulsey *et al.*, 2004; Řičan *et al.* 2016a; Ilves *et al.*, 2018). Un cíclido africano, *Oreochromis mossambicus*, se utilizó como grupo externo para enraizar el árbol donde todos los estados de carácter para este taxón están codificados como 0 siguiendo la propuesta de Roe *et al.* (1997) y Schmitter-Soto (2007a).

La comparación osteológica se realizó en aquellos caracteres óseos útiles para la diferenciación de especies, los cuales se organizaron por conjuntos de huesos, de acuerdo con la siguiente lista de unidades morfo-funcionales: neurocráneo (región olfatoria, orbital, ótica, basal); branquiocráneo (hiomandibular, hipobranquial); esqueleto apendicular (cintura escapular y pélvica); columna vertebral (vértebras y complejo caudal, costillas); soportes de aletas impares (pterigióforos, supraneurales) siguiendo la propuesta de Valencia (2003), Kobelkowsky (2004), Chakrabarty (2007) y Schmitter-Soto (2007a).

Las características morfológicas se describieron a través del análisis comparativo de las especies. Esto se hace sin ninguna referencia específica a la morfología previa, y posteriormente la información resultante se complementó con referencia a estudios previos (Chakrabarty, 2007; Schmitter-Soto, 2007a).

### **ANÁLISIS FILOGENÉTICO**

Con la matriz obtenida y la polarización de caracteres mediante el método del grupo externo, se verificó las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Thorichthys*. Los análisis cladísticos se basaron en el principio de parsimonia y las reconstrucciones se realizaron mediante el software TNT (Gologoff *et al.*, 2003). Se usaron los siguientes parámetros: búsqueda heurística,

manteniendo un máximo de 1000 árboles por búsqueda. En cada una se llevaron a cabo 100 réplicas, manteniendo 10 árboles por réplica. Los estados de carácter se consideraron desordenados, multiestado o binarios; todos recibieron el mismo peso, los valores del software se mantuvieron por default (Schmitter-Soto, 2007a). Adicionalmente, la consistencia de nodos del árbol de máxima parsimonia (MP) fue estimada por la técnica de bootstrapping no-paramétrica (Felsenstein 1985) con 10,000 replicas, y a través del índice de decaimiento (Bremer 1994). El Soporte bootstrap determina el grado de confianza de una filogenia determinada, midiendo el soporte de cada nodo por su ocurrencia en un remuestreo con reemplazamiento de la matriz original. Los valores por debajo del 70 % se consideran débiles. Por debajo del 50% los soportes de los nodos ya no son válidos por lo cual colapsan en politomías (Muscio, 2010).

El nivel de homoplasia se evaluó con índices de consistencia y retención (CI y RI: siglas en ingles). Los índices de homoplasia y retención (HI y RI: siglas en ingles), se calcularon para cada carácter, y las sinapomorfías se consideraron relevantes solo cuando eran estrictas, o cuando el carácter relevante tenía un HI 0.50 o un HI > 0.50 pero compensado por un RI relativamente alto (Kitching *et al.*, 1998).

El mapeo de caracteres se realizó, a partir del uso de Winclada (Nixon, 2002) en el cual se obtuvo la longitud del árbol, que se refiere al número de cambios ocurridos a lo largo del árbol (L), por su parte el índice de consistencia (CI) que es la relación del numero de apomorfías / entre el número de pasos, mide el grado de homoplasia (carácter se desarrolla independientemente a partir de ancestros diferentes) de los caracteres individuales o del árbol completo (Kluge y Farris, 1969; Morrone, 2000). Cuando este índice es 1 no hay homoplasia, la calidad del árbol desciende a medida que lo hace el CI (Quicke, 1996).

La información generada fue complementada con la actualización de la descripción de cada una de las nueve especies, considerando las descripciones originales y literatura, sinonimias, denominación común y étnica, así mismo se colocan fotografías *in vivo* y en preservación como referente para su identificación, además de breve información del estado de conservación de las especies (Jelks *et al.*, 2008, NOM-059-SEMARNAT-2010 e IUCN). Se colocan tres especies afines *T. cf. maculipinnis* “catemaco”, *T. cf. helleri*, *T. cf. meeki* “bacalar” cuya situación taxonómica aún está pendiente de aclarar (Schmitter-Soto, 1999; Řičan *et al.* 2016a)

## ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

Adicionalmente de los registros georeferenciados de las colecciones ictiológicas, se realizaron revisiones de ocurrencias a partir de bases de datos de la University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ), American Museum of Natural History (AMNH), CINVESTAV Unidad Mérida (CINV-NEC) y la Colección de Peces de ECOSUR, Unidad Chetumal (ECO-CH-P) (Tabla 5) (Anexo 2) (Sabaj, 2019). Así mismo se realizó búsqueda en literatura y se obtuvo información de secuencias moleculares georeferenciadas Řičan *et al.* (2016a) (Anexo 3). Esta información se utilizó para actualizar mapas de distribución de especies.

Se elaboró un mapa de las ocurrencias de cada una de las especies y su distribución en México, Belice, Guatemala y Honduras, mediante el software ArcMap 10.5 y el uso de capas de regiones hidrológicas e hidrología (ANEXO 1-3) (Maderey y Torres-Ruata, 1998; CONAGUA, 2009; Lehner y Grill, 2013; Meerman, 2016; IDEG, 2018; Sistema de Planificación Hídrica Local en Honduras, 2018, 2019).

Se emplearon dos técnicas para reconstruir la biogeografía de las especies del género *Thorichthys*; la biogeografía cladística y el Análisis de Dispersión-Vicarianza (DIVA) (Nelson y Platnick, 1980; Ebach y Morrone, 2005; Morrone y Escalante, 2016 b, c). En el caso de la biogeografía cladística, se elaboró una matriz de presencia-ausencia a partir de las ocurrencias de las especies del género *Thorichthys* en las siguientes áreas, definidas a partir de la distribución del género en Centroamérica: 1) Raíz o área externa; 2) Región Coatzacoalcos (COA); 3) Grijalva-Usumacinta (GRU); 4) Izabal (IZA); 5) Papaloapan-Tuxpan-Nautla (PAT) y 6) Yucatán (YUC).

Posteriormente, esta información se complementó con el mapa de distribución de las especies, además de la filogenia resultante con los cuales se elaboró un cladograma taxonómico de áreas, un cladograma de áreas y un cladograma general de áreas, esto mediante la reconstrucción usando el supuesto 0 y análisis de parsimonia de Brooks, que usa *a priori* la explicación por vicarianza y *a posteriori* por dispersión y extinción, con la finalidad de determinar qué área geográfica presenta mejor congruencia con las especies y su distribución además de reconstruir la biogeografía histórica del género que mejor resuelva las relaciones interespecíficas (Morrone, 1994; Morrone y Crisci, 1995; Van Veller *et al.*, 1999; Morrone y Escalante, 2016b).

De manera complementaria, se utilizó la filogenia de un grupo de cíclidos Mesoamericanos (género *Vieja*) a partir del trabajo de Řičan *et al.* (2016a), se obtuvieron las ocurrencias ya que es un grupo



que presenta patrones de distribución similar al género *Thorichthys* (GBIF, 2020) para un construir un cladograma taxonómico de áreas y cladograma general de áreas. Posteriormente se utilizó la técnica de árboles reconciliados (Morrone y Escalante, 2016b) para comparar con la biogeografía del género *Thorichthys* y un cladograma general de áreas para ambos géneros. Platnick y Nelson (1978) propusieron que las hipótesis vicariantes se pueden contrastar comparando cladogramas de áreas de linajes diferentes, ya que su coincidencia indicara que las mismas barreras los han afectado.

Posteriormente, para corroborar la hipótesis biogeográfica de las especies de *Thorichthys*, se siguió los principios de la biogeografía histórica-vicariante (Nelson y Platnick, 1980; Ebach y Morrone, 2005), mediante el Análisis de Dispersión-Vicarianza (DIVA) (Morrone y Escalante, 2016; Ronquist, 1996, 1997).

La técnica parte de una matriz de costo de tres dimensiones, para calcular el escenario biogeográfico óptimo, este análisis se llevo a cabo mediante el programa DIVA 1.1 versión para Windows (Ronquist, 1996, 1997). Las áreas ancestrales obtenidas se relacionaron con los nodos identificados en el cladograma. Las indicaciones ejecutadas en DIVA 1.1 fueron: unidades de área maximizadas= 10, uniones para la longitud de las reconstrucciones optimizadas= 250, grupo de máximo número de alternativas reconstrucciones= 1000, peso = 1 y edad del nodo más interno en el árbol= 1. Las áreas ancestrales (letras A–F) que se usaron fueron relacionadas con los nodos (11-19) identificados en el árbol biogeográfico reconstruido a partir del DIVA. Así, la hipótesis biogeográfica fue reconstruida basándose en las técnicas mencionadas y la información geológica disponible.

## RESULTADOS

Se revisaron 367 registros del género *Thorichthys*, con un total de 2,846 ejemplares depositados en las diferentes colecciones de referencia (Tabla 1; Anexo 1).

Adicionalmente, se realizaron recolectas de campo en las localidades tipo o localidades cercanas con la finalidad de fotografiar a los ejemplares *in vivo* de las especies que forman parte del grupo: *Thorichthys callolepis* y *T. panchovillai* de la cuenca alta del Río Coatzacoalcos (Municipio de Santo Domingo Petapa y El Barrio de la Soledad, Oaxaca); *T. helleri* de Tapijulapa, Tacotalpa, Chiapas; *T. maculipinnis* y *T. cf. maculipinnis* “catemaco” de las localidades de Vicente Camalote, Oaxaca y Catemaco, Veracruz respectivamente; *T. cf. meeki* “bacalar” de la Laguna de Bacalar y

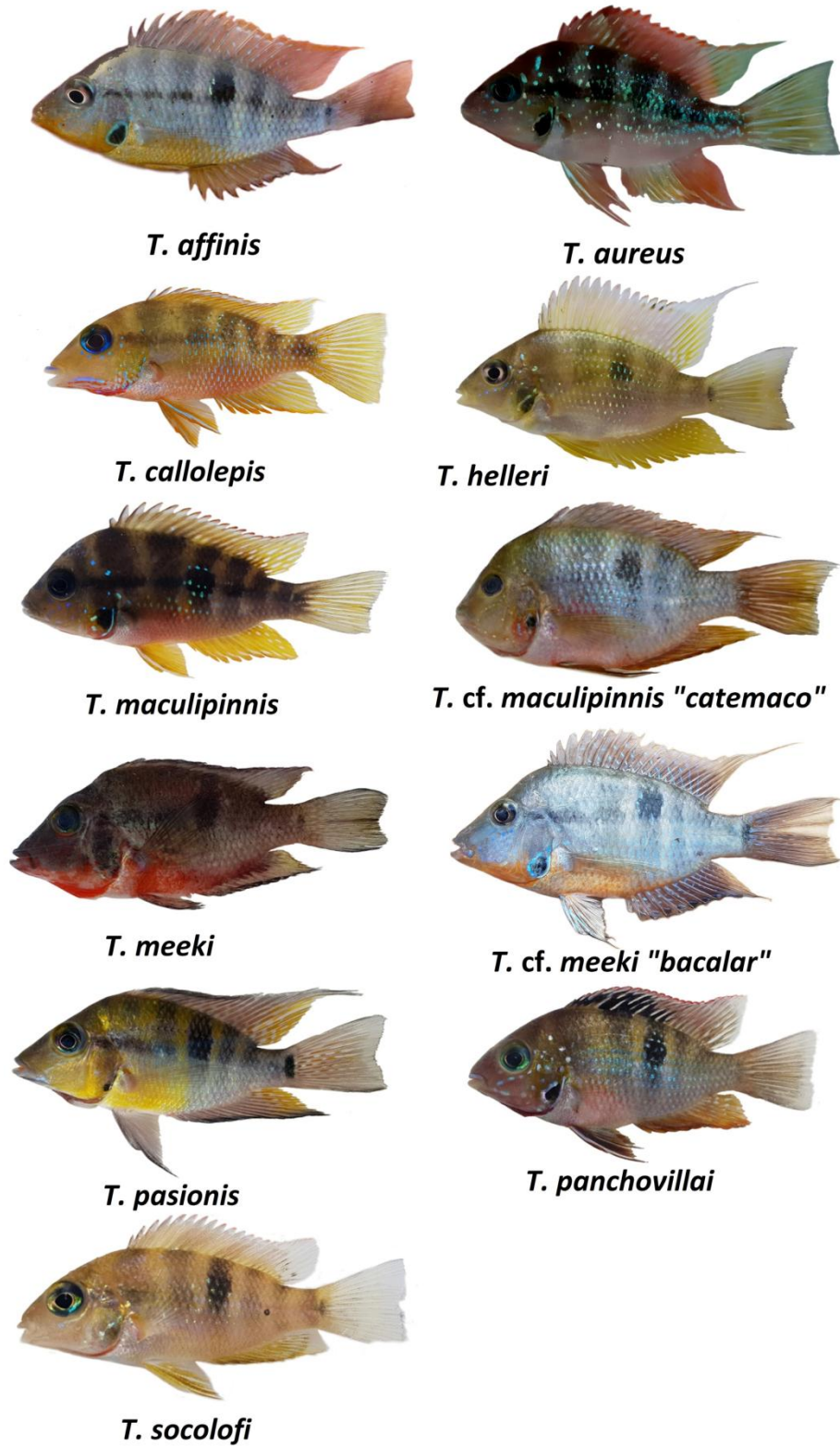
Laguna Milagros, Quintana Roo; *T. meeki* de los cenotes de Hunucmá y Sisal, Yucatán; *T. passionis* de la Laguna Catazajá, Chiapas y *T. socolofi* del Río Tulijá, Municipio de Salto del Agua, Chiapas (Figs. 1, 2).

Las fotografías de *T. affinis* (del Lago El Petén) y *T. aureus* (del Lago Izabal) en Guatemala fueron tomadas y reproducidas en este trabajo con el permiso de © *Rodrigo Aldana*.

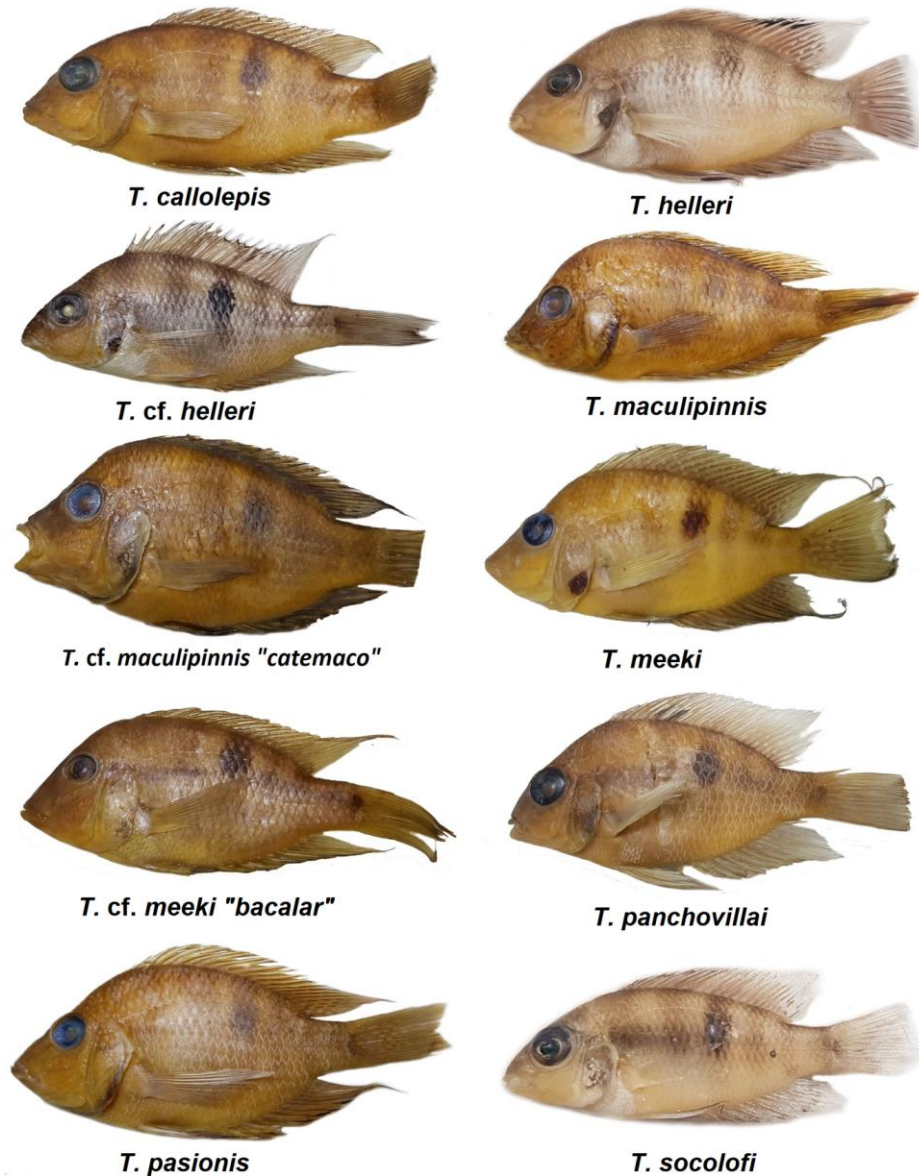
Se reconocen 9 especies validas, 43 sinonimias a partir de la literatura especializada y tres especies afines *T. cf. helleri* (cuenca superior del Grijalva-Usumacinta), *T. cf. maculipinnis* (Lago de Catemaco) y *T. cf. meeki* (Laguna de Bacalar) de las cuales sus características fenotípicas y morfológicas difieren a las especies validas. Algunos autores mencionan que estas poblaciones pueden ser nuevas entidades taxonómicas aún sin describir por ello se analizan en el presente estudio (Schmitter-Soto, 1999; Řičan *et al.* 2016a).

**Tabla 1.** Número de registros del género *Thorichthys* consultados en colecciones ictiológicas.

| Especies               | Colecciones |      |         |      |
|------------------------|-------------|------|---------|------|
|                        | CNPE-IB     | CIFI | CIICMYL | UMMZ |
| <i>T. affinis</i>      |             |      |         | 1    |
| <i>T. aureus</i>       |             |      |         | 1    |
| <i>T. callolepis</i>   | 1           | 15   |         | 1    |
| <i>T. helleri</i>      | 181         | 2    |         | 2    |
| <i>T. maculipinnis</i> | 14          | 6    |         |      |
| <i>T. meeki</i>        | 73          | 5    | 1       | 2    |
| <i>T. panchovillai</i> | 1           | 14   |         |      |
| <i>T. passionis</i>    | 37          | 1    | 2       | 1    |
| <i>T. socolofi</i>     | 3           | 2    |         | 1    |



**Figura 1.** Especies válidas y afines del género *Thorichthys* en México fotografiados *in vivo*. *T. affinis* y *T. aureus* de Guatemala tomadas y reproducidas con permiso de © Rodrigo Aldana.



**Figura 2.** Especies válidas y afines del género *Thorichthys* preservadas en alcohol 70%.

### ANÁLISIS MERÍSTICO Y MORFOLÓGICO

Se tomaron las medidas morfológicas y merísticas de 39 caracteres de 234 ejemplares pertenecientes a las nueve especies válidas y tres afines del género (Tabla 2, 3).

Los ejemplares de *T. cf. maculipinnis* capturados en el Lago de Catemaco son los que presentan valores máximos en longitud total y patrón. Las medidas comparadas con los valores de *T.*

*maculipinnis* presentes en los tributarios de la cuenca del Río Papaloapan son menores en la longitud de la mandíbula superior, ancho interorbital, distancia suborbital, altura corporal, longitud del pedúnculo y bases de las aletas impares (caudal, anal y dorsal) (Tabla 2).

Con relación a la longitud patrón (LP %) *T. maculipinnis* muestra los valores porcentuales más altos de la longitud preanal (59.6 %) y prepélvica (41.8 %), *T. meeki* tiene una mayor longitud de la base de la aleta anal (35 %) y *T. panchovillai* una mayor altura corporal (47.2 %) (Tabla 2). Por su parte, *T. helleri* exhibe la mayor longitud de la última espina dorsal (20 %) y de la aleta pélvica (33 %) seguido por los valores de *T. passionis* (20.3 % y 32.8 % respectivamente). De igual forma, *T. meeki* tiene la mayor longitud cefálica (38.8 %), preorbital (16 %) y de la primera espina dorsal (7%). *T. passionis* ostenta la mayor longitud mandibular (8 %), prepectoral (42 %), de la aleta pectoral (37.1 %) y de la sexta espina dorsal (22 %).

Por su parte, *T. affinis* tiene los valores mínimos en todas las medidas, contrariamente *T. callolepis* manifiesta los valores más altos en las medidas de la región cefálica, como el diámetro ocular, ancho interorbital, longitud postorbital y suborbital. De igual manera los valores son mayores en la longitud, altura del pedúnculo y base de la aleta caudal. En ambos casos, se utilizaron pocos ejemplares juveniles-adultos para la obtención de las medidas, debido a que el resto de especímenes no se encontraban en condiciones de ser analizados al estar dañados o mal estado de preservación, y por el bajo número de registros en las colecciones—(Tabla 2).

Con respecto a las escamas longitudinales, *T. callolepis* presentó el menor número (26) con respecto a todo el género, el resto de las especies, con excepción de *T. affinis* y *T. aureus* (sin material adecuado para el conteo), tienen un intervalo de 27 (*T. maculipinnis*, *T. meeki*, *T. cf. meeki* y *T. socolofi*) a 28 escamas longitudinales (*T. helleri*, *T. cf. helleri*, *T. cf. maculipinnis*, *T. panchovillai* y *T. passionis*). Las especies *T. helleri* y *T. cf. maculipinnis* tienen el mayor número de escamas del pedúnculo caudal (20 y 19 respectivamente) en comparación con el resto de sus congéneres, los cuales presentan un intervalo entre 16 a 17 escamas (Tabla 2).

Todas las especies del género tienen 12 vértebras abdominales y 13 vértebras caudales, con un total de 25 vértebras (con espinas hemales) más dos que forman parte del complejo caudal y el urostilo. En el caso de *T. meeki* y *T. cf. meeki* son 14 vértebras caudales con un total de 24 vértebras (Tabla 2).

**Tabla 2.** Medidas morfológicas para las especies del género *Thorichthys* (valores en mm) con respecto a la LP. Entre paréntesis valores frecuentes (media porcentual y/o moda en el caso de las vértebras).

| Medidas mm /<br>No. de<br>ejemplares | n=2                 | n=1              | n=4                  | n=31                 | n=31                  | n=27                   | n=15                                | n=36                  | n=12                        | n=22                   | n=37                 | n=22                  |
|--------------------------------------|---------------------|------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|------------------------|-------------------------------------|-----------------------|-----------------------------|------------------------|----------------------|-----------------------|
| Especie                              | <i>T. affinis</i>   | <i>T. aureus</i> | <i>T. callolepis</i> | <i>T. helleri</i>    | <i>T. cf. helleri</i> | <i>T. maculipinnis</i> | <i>T. cf. maculipinnis catemaco</i> | <i>T. meeki</i>       | <i>T. cf. meeki bacalar</i> | <i>T. panchoyillai</i> | <i>T. pastionis</i>  | <i>T. socotlof</i>    |
| <b>Longitud total</b>                | 69.0-80.6<br>(74.8) | 111.82           | 79.4-101.1<br>(87.7) | 53.8-147<br>(97.2)   | 57.6-133<br>(89.2)    | 63-97.1<br>(77.4)      | 110-131.2<br>(121.6)                | 54 - 138.81<br>(88.4) | 49.6-132.6<br>(97.1)        | 65.56-129.5<br>(86.5)  | 72-165<br>(90.8)     | 48.75-101.9<br>(77.6) |
| <b>longitud patrón/estándar</b>      | 51.8-60.8<br>(56.3) | 86               | 59.2-79.5<br>(67.4)  | 40 - 106.4<br>(71.8) | 42.5-92.7<br>(65.1)   | 44.8-77.9<br>(59.5)    | 81.3-101.8<br>(92.9)                | 41.7-105.8<br>(67.1)  | 51.4-97.7<br>(74.9)         | 48.9-100.7<br>(65.1)   | 51.8-151.8<br>(68.5) | 36.6-76<br>(58.3)     |
| <b>Longitud cefálica</b>             | 19.7-22<br>(20.8)   | 34.04            | 35.4-39.2<br>(37.9)  | 32.1-37.1<br>(34.5)  | 31-35.6<br>(33.1)     | 33-39.7<br>(37.3)      | 32-36<br>(33.8)                     | 29-61.2<br>(38.8)     | 36.3-37.5<br>(37.5)         | 33.2-40.4<br>(36)      | 22.3-40.8<br>(38.7)  | 34.2-45.2<br>(36)     |
| <b>Longitud mandíbula superior</b>   | 5.4-6.2<br>(5.8)    | 6.66             | 5.2-7.9<br>(6.5)     | 3.9-7.2<br>(7.4)     | 5.2-7.9<br>(6.3)      | 4.7-8.6<br>(6.8)       | 4.7-9.3<br>(7.3)                    | 4.8-17.2<br>(7.3)     | 4.1-8.4<br>(6.5)            | 5.5-9.7<br>(7.3)       | 4.8-11.1<br>(8)      | 4.5-7.6<br>(6)        |
| <b>Diámetro ocular</b>               | 7-7.5<br>(7.3)      | 11.86            | 11.2-20.7<br>(14.2)  | 10.1-14.2<br>(12.4)  | 10.5-14.7<br>(12)     | 8.6-14.9<br>(11.9)     | 8-10<br>(9)                         | 3.9-17.8<br>(10.8)    | 5.6-11.8<br>(10.4)          | 10.2-15<br>(12.4)      | 6.3-13.8<br>(11.5)   | 10.8-14.8<br>(12.6)   |
| <b>Longitud postorbital</b>          | 6.1-7.<br>(6.5)     | 11.34            | 11.8-20.3<br>(14.3)  | 10.2-13<br>(11.7)    | 10.4-12.9<br>(11.6)   | 11.2-15.4<br>(12.9)    | 11.1-14.8<br>(12.4)                 | 10.1-33.2<br>(13.2)   | 5.5-12.7<br>(11.8)          | 11.4-14.9<br>(12.6)    | 8.1-16.3<br>(13.7)   | 10.3-44.8<br>(13.6)   |
| <b>Ancho interorbital</b>            | 4.6-6.2<br>(5.4)    | 7.86             | 9.4-17.4<br>(11.6)   | 7.9-10.1<br>(9)      | 7.9-10.1<br>(8.9)     | 7.7-12.8<br>(9.8)      | 9.7-11<br>(10.2)                    | 7.5-16.4<br>(10.2)    | 5.5-12<br>(10)              | 9-11<br>(9.8)          | 6.2-14.6<br>(10.3)   | 8.3-11.5<br>(9.9)     |
| <b>Longitud preorbital</b>           | 7.2-9.1<br>(8.2)    | 11.68            | 11.67-22<br>(15.4)   | 9.7-13.8<br>(11.7)   | 7.7-12.8<br>(10)      | 10.4-16<br>(12.5)      | 10.4-14.2<br>(12.1)                 | 10.9-39.3<br>(16)     | 13.6-16.6<br>(14.9)         | 10.6-15.2<br>(12.4)    | 8.1-17.6<br>(14)     | 10-15.6<br>(12)       |
| <b>Distancia suborbital</b>          | 4.7-5.3<br>(5)      | 8.67             | 7.9-16.1<br>(10.3)   | 5-8.7<br>(7)         | 6-9.12<br>(7.2)       | 6.7-10.5<br>(8.1)      | 7.9-11.4<br>(9.6)                   | 6-16.8<br>(10.1)      | 4.3-11.2<br>(9.7)           | 6.6-10.2<br>(8.2)      | 6.4-14.3<br>(9.9)    | 5.2-9.1<br>(6.9)      |
| <b>Altura del cuerpo</b>             | 20.7-23.4<br>(22.)  | 39.29            | 39.3-48.9<br>(42.7)  | 39.1-48.6<br>(44.3)  | 37.5-45.2<br>(42.1)   | 36.7-49.3<br>(43.5)    | 44-49.<br>(46.9)                    | 13.9-75.4<br>(45)     | 22.8-47.9<br>(42)           | 41.8-56.4<br>(47.2)    | 24.9-49.8<br>(44.4)  | 40.1-45.7<br>(42.7)   |
| <b>Longitud del pedúnculo caudal</b> | 6.2-7.9<br>(7)      | 11.79            | 12.3-19.9<br>(14.7)  | 10.1-15.3<br>(13)    | 12.6-16.5<br>(14.4)   | 9.9-15.1<br>(12.1)     | 9.3-15.5<br>(12.3)                  | 8-16.4<br>(10.4)      | 5.9-12.7<br>(10.9)          | 9.3-14.5<br>(12)       | 6.4-18.3<br>(11.1)   | 10.5-14.8<br>(13.1)   |
| <b>Altura pedúnculo caudal</b>       | 7.8-8<br>(7.9)      | 13.29            | 16.3-25.4<br>(19.2)  | 9.9-18.6<br>(16.6)   | 15.4-17.4<br>(16.2)   | 14.5-18.6<br>(16.1)    | 12.7-18.4<br>(17.1)                 | 11.4-26.9<br>(15.9)   | 8.1-17.9<br>(15.5)          | 15.2-20.5<br>(17.8)    | 8.1-24.3<br>(16.1)   | 14.9-43<br>(17.3)     |
| <b>Longitud base caudal</b>          | 6.6-7.2<br>(7)      | 12.74            | 13.7-22.7<br>(16.2)  | 12.3-15.1<br>(13.6)  | 11.4-14.2<br>(12.8)   | 12.3-15.3<br>(13.5)    | 12.5-15.3<br>(14.4)                 | 9.8-22<br>(13.5)      | 6.6-13.9<br>(12.9)          | 13.1-16.1<br>(14.2)    | 7.9-22.3<br>(13.9)   | 11.7-13.8<br>(12.8)   |
| <b>Longitud base dorsal</b>          | 27.6-33.6<br>(30.6) | 55.75            | 52.5-61<br>(55.3)    | 52.2-61.2<br>(57.8)  | 55.3-60.6<br>(57.7)   | 38.8-60.5<br>(55.6)    | 56.8-62.3<br>(59.4)                 | 40.6-93.6<br>(59.2)   | 54.5-59.6<br>(57.01)        | 53.5-70.2<br>(58.4)    | 30.8-63.7<br>(55.2)  | 53.3-59.9<br>(56.9)   |
| <b>longitud base anal</b>            | 17.5-19.8<br>(18.6) | 30.88            | 25.9-33.7<br>(28.7)  | 28.7-33.2<br>(31.6)  | 25.5-32.2<br>(29.3)   | 24.3-31.7<br>(29.6)    | 29.5-33.2<br>(31.1)                 | 27.4-53.8<br>(35)     | 31.1-36.5<br>(33.1)         | 26.4-35.8<br>(29.5)    | 17.2-47.3<br>(33.1)  | 24.3-32.7<br>(29.3)   |
| <b>Distancia predorsal</b>           | 16.1-21.2<br>(18.6) | 32.24            | 36.6-47.5<br>(42.5)  | 30-41.7<br>(34)      | 29.9-35.8<br>(32.7)   | 33-39.4<br>(36.4)      | 32.7-35.6<br>(33.9)                 | 31.3-58.8<br>(37.9)   | 17.8-39.3<br>(36)           | 33.6-42<br>(36.6)      | 21.2-49<br>(36.6)    | 32.0-38.8<br>(35.5)   |
| <b>Distancia preanal</b>             | 30.1-35.1<br>(32.6) | 54.15            | 6.3-61.5<br>(47.6)   | 20.3-63.2<br>(56.2)  | 53.6-60.6<br>(56.9)   | 45.1-64.6<br>(59.6)    | 53.5-61.9<br>(58.7)                 | 8.2-88.8<br>(56.7)    | 30.3-61.8<br>(56.2)         | 28.3-69.3<br>(53.5)    | 31.8-67.6<br>(57.6)  | 54.1-61.4<br>(58.1)   |
| <b>Distancia prepectoral</b>         | 21.8-23.6<br>(22.7) | 38.26            | 37.3-47.3<br>(40.9)  | 35.4-42<br>(37.7)    | 33.9-37.8<br>(35.7)   | 35.6-44.4<br>(40.3)    | 35.1-40.1<br>(37)                   | 38.2-65.5<br>(41.4)   | 21-42.6<br>(39.7)           | 36-46.8<br>(39.1)      | 23.6-49.2<br>(41.6)  | 34.8-40.7<br>(38.4)   |

|  |                     |       |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                      |                     |                     |
|--|---------------------|-------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|----------------------|---------------------|---------------------|
| <b>Distancia prepélvica</b>  | 21.2-24.4<br>(22.8) | 39.2  | 39.6-42.8<br>(41.3) | 35.2-57.8<br>(38.8) | 34.2-40.9<br>(37.7) | 38.8-45<br>(41.8)   | 36-41.7<br>(38.2)   | 37.1-62.8<br>(40.8) | 20.1-44.7<br>(39)   | 32.4-58.1<br>(41.2)  | 22.7-44<br>(40.1)   | 37.8-44.4<br>(40.7) |
| <b>Longitud 1ra espina dorsal</b>  | 3-3.6<br>(3.3)      | 6.59  | 5-6.6<br>(5.8)      | 3.6-8<br>(5.6)      | 3.7-7<br>(5.3)      | 2.3-7.9<br>(5.7)    | 5.5-8<br>(6.7)      | 2.6-15.3<br>(7)     | 2.7-8<br>(5.7)      | 2.5-10.3<br>(5.9)    | 2.4-15.4<br>(5.4)   | 3.3-7.2<br>(5.1)    |
| <b>Longitud 6ta espina dorsal</b>  | 10.7-12.1<br>(11.4) | 15.3  | 14.7-17.1<br>(16.1) | 17-25<br>(20.5)     | 15-22.2<br>(18.1)   | 11.8-20.1<br>(16)   | 15.4-18.3<br>(16.8) | 12.8-33.1<br>(19.8) | 8.5-19.1<br>(16.3)  | 16.4-24.4<br>(18.4)  | 11.9-25<br>(21.9)   | 14.1-20.7<br>(17.4) |
| <b>Longitud última espina dorsal</b>   | 10-11.6<br>(10.8)   | 15.54 | 15-17.3<br>(15.8)   | 15.1-23.9<br>(20.5) | 16.3-22.3<br>(18.6) | 10.3-20.9<br>(16.3) | 13.5-18.2<br>(16.7) | 14.5-34.9<br>(20.2) | 8.1-19.8<br>(17.1)  | 2.6-20.9<br>(17.9)   | 11.3-24.8<br>(20.3) | 13.9-32.7<br>(18.2) |
| <b>Longitud aleta pectoral</b>   | 16.7-20.6<br>(18.6) | 29.68 | 26.9-32.6<br>(29.6) | 27.5-40.0<br>(35.9) | 23.1-37.3<br>(34.2) | 21.6-37.9<br>(32)   | 30.9-37.3<br>(33.7) | 28.5-58.9<br>(36.4) | 16.8-40.5<br>(32.8) | 29.8-43.03<br>(34.3) | 19.3-41.8<br>(37.2) | 29.9-38.9<br>(34.1) |
| <b>Longitud aleta pélvica</b>  | 15.2-16.1<br>(15.6) | 27.79 | 25.3-31<br>(27.7)   | 28.1-42.1<br>(33)   | 27.2-38<br>(31.4)   | 26.3-39.5<br>(29.8) | 24.9-36.7<br>(31.9) | 22.4-53.8<br>(31.7) | 15-39<br>(28.5)     | 25.9-42.9<br>(31.7)  | 20.2-41.5<br>(32.8) | 21.8-34<br>(29.7)   |
| <b>Espinas de la aleta dorsal</b>  | 16                  | 16    | 16                  | 15                  | 16                  | 16                  | 16                  | 16                  | 15                  | 16                   | 15                  | 15                  |
| <b>Radio de la aleta dorsal</b>  | 9                   | 10    | 9                   | 10                  | 10                  | 9                   | 8                   | 9                   | 9                   | 9                    | 9                   | 10                  |
| <b>Espinas de la aleta anal</b>  | 9                   | 7     | 7                   | 7                   | 7                   | 8                   | 7                   | 9                   | 8                   | 8                    | 8                   | 7                   |
| <b>Radio de la aleta anal</b>  | 8                   | 8     | 7                   | 7                   | 7                   | 7                   | 6                   | 8                   | 7                   | 7                    | 8                   | 7                   |
| <b>Radio de la aleta pectoral (exc rdo)</b>                                    | 12                  | 13    | 12                  | 12                  | 11                  | 12                  | 12                  | 12                  | 11                  | 11                   | 11                  | 12                  |
| <b>Radio de la aleta caudal (más de 2 ram)</b>                                 | 14                  | 14    | 14                  | 14                  | 14                  | 14                  | 14                  | 14                  | 14                  | 14                   | 14                  | 14                  |
| <b>Escamas con poro (superior)</b>   | -                   | -     | 20                  | 19                  | 19                  | 18                  | 19                  | 19                  | 20                  | 19                   | 19                  | 18                  |
| <b>Escamas con poro (inferior)</b>   | -                   | -     | 9                   | 11                  | 11                  | 11                  | 11                  | 10                  | 10                  | 11                   | 9                   | 11                  |
| <b>ES serie longitudinal (margen oper-hipural)</b>                             | -                   | -     | 26                  | 28                  | 28                  | 27                  | 28                  | 27                  | 27                  | 28                   | 28                  | 27                  |
| <b>ES transversales, o dorsal LL</b>   | -                   | -     | 6                   | 7                   | 6                   | 6                   | 6                   | 6                   | 6                   | 6                    | 6                   | 5                   |
| <b>ES transversales, o anal LL</b>   | -                   | -     | 7                   | 9                   | 7                   | 7                   | 9                   | 7                   | 7                   | 8                    | 8                   | 7                   |
| <b>Escamas alrededor del pedúnculo caudal</b>                                  | -                   | -     | 16                  | 20                  | 17                  | 17                  | 19                  | 16                  | 17                  | 17                   | 16                  | 16                  |
| <b>Formula aleta pélvica</b>   | 1-5                 | 1-5   | 1-5                 | 1-5                 | 1-5                 | 1-5                 | 1-5                 | 1-5                 | 1-5                 | 1-5                  | 1-5                 | 1-5                 |
| <b>Branquiespinas superiores</b>   | 4                   | 3     | 2                   | 2                   | 2                   | 2                   | 2                   | 4                   | 4                   | 2                    | 5                   | 2                   |
| <b>Branquiespinas inferiores</b>   | 13                  | 9     | 11                  | 9                   | 8                   | 9                   | 10                  | 13                  | 11                  | 9                    | 15                  | 9                   |
| <b>Vértebras abdominales</b>   | 12                  | 12    | 12                  | 12                  | 12                  | 12                  | 12                  | 12                  | 12                  | 12                   | 12                  | 12                  |
| <b>Vértebras caudales (solo con espinas hemales).</b>                          | 13                  | 13    | 12 (13)             | 13                  | 13                  | 12 (13)             | 13                  | 12                  | (12) 13             | 12 (13)              | 12-14 (13)          | 13                  |
| <b>Vértebras totales (más dos vértebras del complejo caudal y el urostilo)</b> | (25)                | (25)  | 24-<br>(25)         | 24-(25)             | (25)                | 24-(25)             | (25)                | (24)                | (24)-<br>25         | 24-(25)              | 24-26<br>(25)       | (25)                |

En conjunto, *T. helleri*, *T. passionis* y *T. cf. meeki* presentan una moda de 15 espinas dorsales; al igual que *T. socolofi* a partir del material revisado (Tabla 2), sin embargo para esta última especie en literatura se menciona una moda de 16 espinas dorsales, valor que presentan el resto de las especies (Tabla 3). *Thorichthys affinis*, *T. callolepis*, *T. maculipinnis*, *T. meeki*, *T. cf. meeki*, *T.*

*panchovillai* y *T. socolofi* tienen una moda de nueve radios dorsales, para el caso de *T. aureus* y *T. passionis* un intervalo frecuente entre nueve a diez, mientras que, *T. helleri*, *T. cf. helleri* con diez radios en dicha aleta (Tabla 3).

Con respecto a la cantidad de espinas anales en *T. meeki* y *T. affinis*, presentan una moda de nueve y *T. cf. meeki* y *T. passionis* una moda de ocho espinas. El grupo “*T. meeki*” presentan modalmente ocho radios anales mientras que *T. cf. meeki* entre siete a ocho.

En el grupo “*T. helleri*” (*T. aureus*, *T. callolepis*, *T. cf. maculipinnis*, *T. helleri*, *T. cf. helleri*) presentan una moda de siete espinas anales, *T. maculipinnis* y *T. panchovillai* con un intervalo entre siete a ocho, *T. cf. maculipinnis* entre ocho a nueve y *T. socolofi* modalmente con ocho espinas anales (Tabla 3). *Thorichthys aureus*, *T. callolepis*, *T. helleri*, *T. cf. helleri*, *T. maculipinnis*, *T. panchovillai* tienen siete radios anales. A partir de literatura *T. socolofi* presenta modalmente seis radios. El número de radios caudales es constante (14) en todas las especies (Tabla 3).

El número de branquiespinas totales (inferior y superior) es importante para diferenciar entre el grupo “*T. meeki*” el cual presenta valores mayores a 15 (1 ejemplar de *T. meeki* con 14 de ellas), siendo *T. passionis* el que llega a presentar la mayor cantidad en todo el género, alcanzando hasta 21 (Tabla 3). Por su parte el grupo “*T. helleri*” presentan como máximo 14 branquiespinas, siendo el intervalo entre las 11 y 13 el más frecuente en estas especies (Tabla 3).

**Tabla 3.** Variación intraespecífica del número de espinas y radios de la aleta dorsal y anal y número branquiespinas de ejemplares del género *Thorichthys*. Complementado con datos de Miller y Nelson (1961), Rivas (1962), Miller y Taylor (1984) entre paréntesis ( ).

| Variación intraespecífica del género <i>Thorichthys</i> |     |        |        |      |     |      |        |       |       |  |
|---|-----|--------|--------|------|-----|------|--------|-------|-------|--|
| Espinas y radios de la aleta dorsal                     | XIV | XV     | XVI    | XVII | 7   | 8    | 9      | 10    | 11    |  |
| <i>T. affinis</i>                                       |     |        | 2      |      |     | 1    | 1      |       |       |  |
| <i>T. aureus</i>  |     | (4)    | 1(90)  | (9)  |     | (7)  | (59)   | 1(36) | (1)   |  |
| <i>T. callolepis</i>                                    |     | 1(4)   | 3(41)  | (1)  | (1) | (9)  | 4 (33) | (3)   |       |  |
| <i>T. helleri</i>                                       | 1   | 25     | 5      |      |     |      | 4      | 21    | 6     |  |
| <i>T. cf. helleri</i>                                   |     | 12     | 19     |      |     | 1    | 13     | 17    |       |  |
| <i>T. maculipinnis</i>                                  |     | 2      | 20     | 5    |     | 3    | 21     | 2     | 1     |  |
| <i>T. cf. maculipinnis</i>                              |     | 2      | 13     |      | 1   | 6    | 6      | 2     |       |  |
| <i>T. meeki</i>   |     | 1      | 32     | 3    |     | 11   | 24     | 1     |       |  |
| <i>T. cf. meeki</i>                                     | 1   | 8      | 3      |      |     | 2    | 9      | 1     |       |  |
| <i>T. panchovillai</i>                                  |     | 5      | 13     | 4    |     | 6    | 11     | 4     | 1     |  |
| <i>T. passionis</i>                                     | 6   | 27 (8) | 3      | 1    | 1   | 2    | 20     | 14(8) |       |  |
| <i>T. socolofi</i>                                      |     | 12 (4) | 10(51) | (5)  |     | (19) | 7 (41) | 13    | 2 (1) |  |



| Espinas de la aleta anal   | VI  | VII    | VIII   | IX     | X     |     | 6    | 7     | 8     | 9     |       |       |    |
|----------------------------|-----|--------|--------|--------|-------|-----|------|-------|-------|-------|-------|-------|----|
| <i>T. affinis</i>          |     |        |        | 2      |       |     |      |       | 2     |       |       |       |    |
| <i>T. aureus</i>           | (1) | 1(89)  | (28)   |        |       |     | (9)  | (74)  | 1(35) |       |       |       |    |
| <i>T. callolepis</i>       | (2) | 4 (44) |        |        |       |     | (3)  | 4(41) | (2)   |       |       |       |    |
| <i>T. helleri</i>          | 2   | 23     | 6      |        |       |     | 1    | 19    | 10    | 1     |       |       |    |
| <i>T. cf. helleri</i>      | 1   | 27     | 3      |        |       |     |      | 23    | 8     |       |       |       |    |
| <i>T. maculipinnis</i>     |     | 13     | 13     | 1      |       |     | 3    | 19    | 5     |       |       |       |    |
| <i>T. cf. maculipinnis</i> |     | 1      | 6      | 6      | 2     |     | 7    | 7     | 1     |       |       |       |    |
| <i>T. meeki</i>            |     |        | 5      | 29     | 2     |     | 1    | 10    | 25    |       |       |       |    |
| <i>T. cf. meeki</i>        |     |        | 8      | 3      |       |     | 1    | 6     | 5     |       |       |       |    |
| <i>T. panchovillai</i>     |     | 11     | 11     |        |       |     | 8    | 11    | 3     |       |       |       |    |
| <i>T. pasionis</i>         |     |        | 35(7)  | 1(1)   | 1     |     |      | 1(1)  | 23(4) | 12(1) |       |       |    |
| <i>T. socolofi</i>         |     | 17 (4) | 5(55)  |        |       |     | (51) | 13(9) | 9     |       |       |       |    |
| <b>Branquiespinas</b>      | 9   | 10     | 11     | 12     | 13    | 14  | 15   | 16    | 17    | 18    | 19    | 20    | 21 |
| <i>T. affinis</i>          |     |        |        |        |       |     |      | 1     | 1     |       |       |       |    |
| <i>T. aureus</i>           |     |        | (17)   | 1(47)  | (8)   |     |      |       |       |       |       |       |    |
| <i>T. callolepis</i>       |     |        | (1)    | 2 (13) | 2(28) | (9) |      |       |       |       |       |       |    |
| <i>T. helleri</i>          |     | 2      | 14     | 11     | 4     |     |      |       |       |       |       |       |    |
| <i>T. cf. helleri</i>      | 1   | 10     | 17     | 3      |       |     |      |       |       |       |       |       |    |
| <i>T. maculipinnis</i>     |     | 2      | 10     | 11     | 3     | 1   |      |       |       |       |       |       |    |
| <i>T. cf. maculipinnis</i> |     |        | 1      | 6      | 6     | 2   |      |       |       |       |       |       |    |
| <i>T. meeki</i>            |     |        |        |        |       | 1   | 3    | 13    | 8     | 5     | 4     |       |    |
| <i>T. cf. meeki</i>        |     |        |        |        |       |     | 1    | 1     | 1     |       |       |       |    |
| <i>T. panchovillai</i>     |     | 2      | 10     | 10     |       |     | 0    |       |       |       |       |       |    |
| <i>T. pasionis</i>         |     |        |        |        |       |     | 1    | 2     | 2     | 7(1)  | 10(1) | 11(1) | 3  |
| <i>T. socolofi</i>         |     | 3 (1)  | 13 (8) | 5 (42) | 1     |     |      |       |       |       |       |       |    |

**DIAGNOSIS DEL GÉNERO *THORICHTHYS***  
***Thorichthys* Meek, 1904**

***Thorichthys* Meek, 1904: 222 (especie tipo *Thorichthys ellioti* Meek 1904)**

**Sinonimia**

*Heros* Günther 1862: 292; 1869: 455. Steindachner 1864: 64.

*Astronotus* Eigenman 1893: 58. Jordan y Evermann 1898: 1529.

*Cichlosoma* Regan 1905: en parte 321. Regan 1906-1908: en parte 26.

*Cichlosoma* “*Thorichthys*” Regan 1906-1908: 26. Roe *et al.* 1997: 367.

*Cichlasoma* Hubbs 1935: 15. Miller y Nelson 1961: 6. Rivas 1962: 153. Miller y Taylor 1984: 937. Conkel 1993:173. Nelson *et al.* 2004: 151.

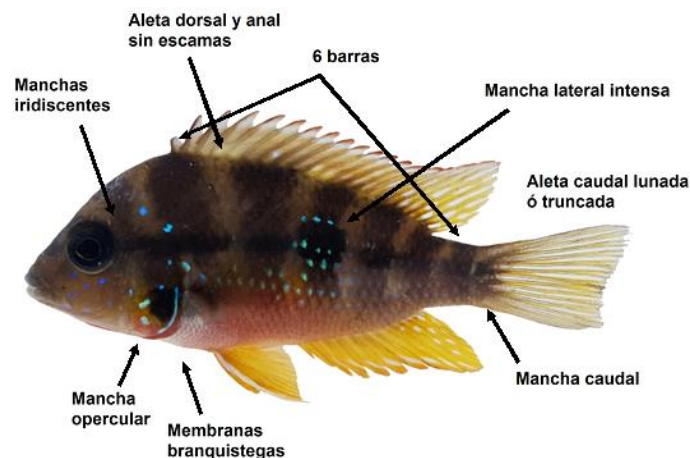
**Etimología:** Del vocablo griego “*throsko*”, saltar; “*ichthys*”, pez. La explicación del nombre genérico refiere a pez saltarín, ya que según Meek, a partir de sus observaciones de *T. helleri*, la cual cito: “son pequeños peces muy numerosos en pequeños estanques aislados, especialmente donde hay una considerable cantidad de vegetación. Se sienten atraídos por cualquier cosa que ingrese al agua y salten de ella en un estado de ánimo aparentemente juguetón. Donde abundan, se atrapan fácilmente con la mano, ya que tan pronto como tus dedos toquen el agua, saltarán hacia ti” (Meek 1904; 223; Scharpf y Lazara, 2019).

Aunque esta observación pudo deberse a algún caso especial, ya que las especies del género *Thorichthys* no suelen tener este tipo de comportamiento, su captura resulta difícil al estar entre la vegetación sumergida, entre cavidades y más bien son peces que siempre están en estado de alerta ante algún disturbio.

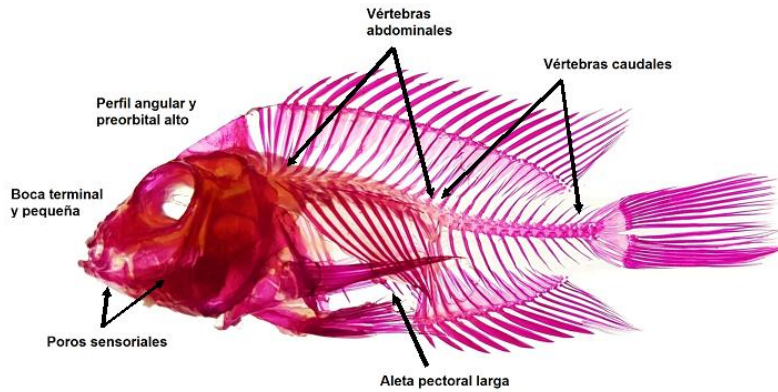
Considerando las diagnósis previas (Meek, 1904; Regan, 1906-1908; Miller y Nelson, 1961; Miller y Taylor, 1984) y los resultados del presente trabajo, se determinaron 12 caracteres diagnósticos que permiten distinguir las nueve especies del género *Thorichthys* de otros cíclidos mesoamericanos (Figs. 1, 4).

1. Ausencia de escamas en la base de las aletas dorsal y anal.
2. Aleta caudal lunada semilunada o truncada, en adultos los lóbulos llegan a ser filamentosos en sus extremos.

3. Aleta pectoral larga casi o más larga que la longitud cefálica y puntiaguda en adultos, el extremo posterior de la aleta sobrepasa el origen de la aleta anal.
4. Hocico amplio, boca terminal y pequeña, región preorbital alta o profunda, con perfil angular.
5. Presencia de ocho poros sensoriales desarrollados entre el mentón y el ángulo preopércular, cinco corresponden a la región mandibular.
6. En total 12 vértebras abdominales
7. Vértebras caudales 12, en ocasiones 13 en algunas especies.
8. Patrón de color que comprende seis barras detrás de la cabeza y una mancha caudal (las primeras cuatro más prominentes),
9. La tercera barra vertical con una mancha oscura prominente la cual forma una L inversa en conjunto con la franja horizontal que se origina detrás del opérculo.
10. Región intermandíbular o membranas branquiostegas de colores llamativos, que van desde naranja, salmón (*T. socolofi*), rosado, rojo intenso (*T. meeki*) o negro en (*T. passionis*).
11. Subopérculo con una mancha de color negra u oscura (ausente en *T. callolepis*) en ocasiones solo el margen posterior del mismo de un tono intenso (*T. passionis*).
12. Región cefálica, zona orbital, nuca y laterales del cuerpo en ocasiones con pequeñas manchas iridiscentes de color azul a turquesa prominentes que también pueden desarrollarse en las aletas dorsal y anal (muy abundantes en *T. aureus*).



**Figura 3.** Características externas de *Thorichthys* (*T. maculipinnis*)



**Figura 4.** Características óseas de *Thorichthys* (*T. maculipinnis*).

## DESCRIPCIÓN DE ESPECIES

### *Thorichthys affinis* (Günther 1862)



**Figura 5.** *Thorichthys affinis* coloración *in vivo* recolectado el 6 de julio de 2015 en el Lago Petén Itzá, Guatemala, foto reproducida con permiso de © Rodrigo Aldana.

#### **Sinonimia.**

*Heros affinis* Günther 1862: 292; 1869: 455. Jordan y Evermann 1896: 406; 1898: 1529. Pellegrin 1904: 241.

*Astronotus affinis* Eigenman 1893: 59.

*Cichlosoma affine* Regan 1905: en parte 321. Regan 1906-1908: en parte 26.

*Cichlasoma affine* Hubbs 1935: 15. Miller y Nelson 1961: 6. Rivas 1962: 153. Miller y Taylor 1984: 937. Conkel 1993: 173. Nelson *et al.* 2004: 151.

**Etimología:** El epíteto específico proviene del vocablo latín «*affinis*» que se refiere a cercano o semejante, Günther (1862) no explica detalladamente la asignación del nombre, solo refiere que esta especie está relacionada con *T. aureus* (Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombres comunes:** Mojarra, Boca de fuego amarilla.

## **Descripción.**

Branquiespinas 16-17; espinas dorsales (D) XVI-XVII; radios 7-9; espinas anales (A), VIII-IX, radios 7-8; escamas longitudinales (ESL) 29. Mandíbula inferior proyectada más allá de la superior; preorbital más ancho que la órbita (en los individuos más grandes); ojo considerablemente más cerca de la extremidad del opérculo que a la del hocico; en los laterales del cuerpo con 6 barras, la tercera con una mancha oscura prominente. Región cefálica y aletas impares con ocelos o motas de color azul ligeramente oscurecidas no tan intensas (Günther, 1862, 1869; Jordan y Evermann, 1896; Schmitter-Soto, 1998).

Pedúnculo caudal ligeramente más alto que largo, aleta caudal emarginada, la altura del cuerpo está contenida 2.2 veces en la longitud patrón; aleta pectoral extendida hasta el nivel de la última espina anal (Günther, 1862, 1869; Jordan y Evermann, 1896).

Coloración corporal azul turquesa ligeramente grisácea, a excepción de la zona gular y ventral de coloración amarilla intensa desde la boca, hasta la base de la penúltima o última espina anal y en la vertical (altura corporal) hasta el origen superior de la aleta pectoral, ocasionalmente la coloración es ligeramente anaranjada intensa.

Ocasionalmente la mancha subopercular en estado adulto suele estar poco desarrollada o ausente, con un margen azul del mismo tono que las motas cefálicas; franja oscura que va desde la región posterior del opérculo hacia la mancha de la tercera barra, en ocasiones continua posteriormente hasta la base de la caudal, siendo esta línea más intensa a lo ancho de las barras laterales del cuerpo; mancha caudal tenue, en ocasiones ausente (Günther, 1862, 1869; Jordan y Evermann, 1896; Schmitter-Soto, 1998).

## **Conservación.**

Preocupación menor (IUCN) (Lyons, 2019a). En la cuenca superior del Grijalva-Usumacinta está sujeta a impactos potenciales de especies invasoras como los peces diablo (*Pterygoplichthys* spp.) así como a la contaminación, expansión ganadera, agrícola y crecimiento urbano (Sánchez *et al.*, 2015; Mendoza-Carranza *et al.*, 2016; Rosa-Velázquez *et al.*, 2017).

*Thorichthys aureus* (Günther 1862)



**Figura 6.** *Thorichthys aureus* coloración *in vivo*, recolectado el 27 de julio de 2015 en el Lago Izabal, Guatemala, foto reproducida con permiso de © Rodrigo Aldana.

**Sinonimia.**

*Heros aureus* Günther 1862: 292; 1869: 455. Jordan y Evermann 1898: 1533. Pellegrin 1904: 238.

*Astronotus aureus* Eigenman 1893: 59.

*Cichlosoma aureum* Regan 1905: en parte 320. Regan 1906-1908: en parte 26.

*Thorichthys ellioti* Miller 1907: 121.

*Thorichthys helleri* Miller 1907: 121.

*Cichlasoma aureum* Hubbs 1935: 16. Miller y Nelson 1961: en parte 2. Rivas 1962: 152. Miller y Taylor 1984: 936. Conkel 1993: 174. Greenfield y Thomerson 1997: 195. Roe *et al.* 1997: 367.

**Etimología:** El epíteto específico proviene del latín «*aureus*» - dorado, Günther (1862) no explica detalladamente la asignación del nombre, solo se refiere a un color amarillento oliváceo o aceituna en los laterales del cuerpo y a una banda longitudinal amarilla que se extiende desde el origen superior de la aleta pectoral hasta la mitad inferior de la base de la aleta caudal (Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombres comunes:** Mojarra, lluvia de oro (Morales-Lechuga, 2004), Mojarrita dorada (Matamoros *et al.*, 2009).

**Descripción.**

Branquiespinas 12, mandíbula inferior no proyectada más allá de la superior; D XVI, radios 9-10; A VII; radios 8; escamas longitudinales 33. Cabeza tan alta como larga, boca terminal, preorbital tan ancho como la órbita; caudal ligeramente emarginada, talla máxima 15 cm en LT. Seis barras que se extienden en la vertical del cuerpo hasta el extremo superior del origen de la aleta pectoral, en

ocasiones solo la mancha lateral oscura presente o de color grisáceo tenue, con una mancha subopércular. La altura del cuerpo está contenida 2.3 en la longitud estándar (Günther, 1869; Jordan y Evermann, 1898; Miller *et al.*, 2009).

La región caudal de coloración azul intenso e iridiscente, que contrasta con la coloración naranja o en ocasiones amarilla de la zona ventral. La zona anterior dorsal del cuerpo, antes de la mancha lateral, de color verdoso o azul menos intenso en comparación con la coloración de la zona caudal, esta zona tiene tonalidades amarillas o naranjas al igual que la zona cefálica (Greenfield y Thomerson, 1997; Pérez-Alvarado *et al.*, 2005). Márgenes de la aleta anal y dorsal de color anaranjado más intenso que el resto de sus congéneres y que contrasta con las motas o barras azules pequeñas en estas aletas.

Es la especie del género que presenta en mayor abundancia de motas iridiscentes de color azul brillante con tonalidades verdosas sobre la cabeza, parte anterior del cuerpo, en los costados y en las aletas impares (aleta dorsal, anal y caudal) (Günther, 1862, 1869; Stawikowski y Werner, 1998; Pérez-Alvarado *et al.*, 2005).

#### **Conservación.**

Datos deficientes (IUCN) (Lyons y Daniels, 2019). La propagación de *Hydrilla verticillata* en el lago Izabal puede afectar la abundancia local de estas especies, pero la magnitud del impacto se desconoce (Schultz y Dibble, 2012).

#### ***Thorichthys callolepis* (Regan 1904)**



**Figura 7.** *Thorichthys callolepis* coloración *in vivo* recolectado en el Río Ajal, El Barrio de la Soledad, Oaxaca (CIFI 1632) y preservado (CNPE-IB 8988).

#### **Sinonimia.**

*Heros callolepis* Regan 1904: 258-259.

*Cichlosoma callolepis* Regan 1905: 321-322. Regan 1906-1908: 26.

*Cichlasoma callolepis* Miller y Nelson 1961: 3. Rivas 1962: 153. Miller y Taylor 1984: 933. Conkel 1993: 176. Espinosa Pérez *et al.* 1993: 66. Nelson *et al.* 2004: 151.

**Etimología:** Del griego «*callo*» - hermoso; o delicado; «*lepis*» - escamas. Regan (1904) no explica detalladamente la asignación del nombre, es posible a que se refiera a la coloración de las escamas laterales, las cuales tienen una pequeña mancha azul claro o turquesa en la base (Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombres comunes:** Mojarra, Mojarra de Santo Domingo (Regan, 1904).

**Denominación étnica:** *Eji'* (Zoque) Santa María Chimalapa.

### **Descripción.**

Mandíbula inferior, no proyectada más allá de la superior; branquiespinas 11-13; D XVI, intervalo de XV- XVII; radios dorsales 9, intervalo de 8-10; A VII, radios anales 7. Aleta pectoral corta, no extendida más allá de la base de la cuarta espina anal, 6-7 dientes en las hileras centrales de la placa faríngea inferior, membranas branquióstegas moteadas (en especímenes preservados mayores de 65 mm LP) (Regan, 1905; Miller *et al.*, 2009).

Sin presencia de mancha subopercular, coloración corporal generalmente amarillo-anaranjado; franjas en los costados del cuerpo hacia la zona central de naranja más intenso que el resto del cuerpo, acompañadas de una coloración azul claro turquesa ligeramente metálico en cada una de las escamas la cual que no sobrepasa más de la mitad del largo de las mismas. Margen de la aleta dorsal y anal de color naranja acompañada la primera por una franja o motas de color azul, en los radios anales con coloración azul al igual que el margen de la espina de la aleta pélvica y manchas en la región orbital y en las mejillas de la misma coloración; membranas branquióstegas naranja-rojizas. Color de la órbita ocular azul metálico. Barras laterales en la zona dorsal ligeramente oscuras en ocasiones menos intensas en la región ventral.

### **Conservación.**

Especie vulnerable (AFS) (Jelks *et al.*, 2008) y con datos deficientes (IUCN) (Vega-Cendejas y Lyons, 2019) (ver: conservación *T. panchovillai*).



*Thorichthys helleri* (Steindachner 1864)



**Figura 8.** *Thorichthys helleri* coloración *in vivo* recolectado en el Río Amatán, Tapijulapa, Tacotalpa, Tabasco (CIFI-742), y preservado (CIFI-742).

**Sinonimia.**

*Heros helleri* Steindachner 1864: 64.

*Astronotus helleri* Eigenman 1893: 59.

*Heros maculipinnis* Jordan y Evermann 1898: en parte 1529. Regan 1905: 320.

*Cichlasoma helleri* Jordan y Evermann 1896: 406; 1898: 1521. Regan 1905: 220. Miller y Nelson 1961: 3. Rivas 1962: 152. Miller y Taylor 1984: 933.

*Cichlosoma aureum* Regan 1905: 320.

*Cichlasoma champotonis* Hubbs 1936: 257. Rivas 1962: 148. Conkel 1993: 177. Espinosa-Pérez *et al.* 1993: 67. Nelson *et al.* 2004: 152.

**Etimología:** El epíteto específico es una latinización en honor al botánico austriaco Karl Bartholomaeus Heller (1824-1880), quien recolectó el ejemplar tipo mientras exploraba México entre los años 1845 y 1848 (Steindachner, 1864; Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombre común:** Mojarra amarilla.

**Descripción.**

Mandíbula inferior, por lo general no proyectada más allá de la superior; frecuentemente 11-12 branquiespinas con intervalo de 10-13; D XV, (XIV-XVI); 10 radios (9-11); A VII (VI-VIII), 7 radios anales (6-9). Aleta pectoral larga se extiende más allá en una línea vertical de la base de la cuarta espina anal; 7-11 dientes en las hileras centrales de la placa faríngea inferior; mancha subopercular, generalmente grande y oscura, membranas branquiostegas no moteadas, longitud de la última espina dorsal, 1.7- 2.0 veces en la longitud cefálica. Aleta anal, amarilla en vida (Miller *et al.*, 2009).

Presentan una mancha dorsal oscura, posicionada en posición posterior sobre el margen superior de la aleta dorsal que se extiende desde la penúltima espina dorsal hacia los primeros 6 radios dorsales, la mancha se extiende en la vertical (a lo alto) solo en la mitad superior de la aleta, poco frecuente que alcance la base de la aleta dorsal y es más intensa o evidente en juveniles y adultos en fase reproductiva; coloración corporal amarillo con tonalidades verdosas; coloración de las escamas laterales de un tono verde-azul brillante. Con una mancha caudal tenue; con seis barras oscuras en los costados, en ocasiones solo la mancha lateral presente y acompañada por motas iridiscentes.

Los registros de *T. cf. helleri* cercanos a Ixcán y a los sitios de colecta de Řičan *et al.*, 2016a) (Río Chixoy, Lacantún, Negro), solo muestran una ligera variación en el número de espinas (15 en *T. helleri* y 16 en *T. cf. helleri*).

### **Conservación.**

Datos deficientes (IUCN), es una de las especies del género con mayor distribución, sin embargo, se desconoce la situación de sus poblaciones (Vega-Cendejas, 2019a).

### ***Thorichthys maculipinnis* (Steindachner 1864)**



**Figura 9.** *Thorichthys maculipinnis* coloración *in vivo* recolectado en arroyo, Vicente Camalote, Acatlán de Pérez Figueroa, Oaxaca (CIFI 1527) y preservado (CNPE-IB 2450).

### **Sinonimia.**

*Heros helleri* Steindachner 1864: 69. Pellegrin 1904: 240.

*Astronotus maculipinnis* Eigenman 1893: 58.

*Heros maculipinnis* Jordan y Evermann 1898: en parte 1529.

*Thorichthys ellioti* Meek 1904: 223. Kullander 2003: 644.

*Cichlasoma ellioti* Meek 1907: 142. Hubbs 1935: 16. Miller y Nelson 1961: 3. Rivas 1962: 152. Miller y Taylor 1984: 936. Roe *et al.* 1997: 367.

*Cichlasoma aureum* Conkel 1993: 174.

**Etimología:** El epíteto específico se forma por los vocablos latinos «*maculi*», manchado; «*pinnis*», aleta, que se refieren a manchas de color amarillo-azul en las aletas anal, dorsal y caudal (Steindachner, 1864; Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombres comunes:** Mojarra, Chescla, Chirina.

### **Descripción.**

Mandíbula inferior por lo general no proyectada más allá de la superior; 6-12 dientes en las hileras centrales de la placa faríngea inferior; branquiespinas 11-12 (11-14); D XVI (XV-XVII); radios 9 (8 a 11); A VIII (VII-VIII), radios 7 (6-8) (Steindachner, 1864; Meek, 1904; Miller *et al.*, 2009).

Mancha subopercular, generalmente grande y oscura, con un margen de color azul metálico brillante; membranas branquióstegas sin motas. Aleta pectoral larga, extendida más allá de la cuarta espina anal. Longitud de la última espina dorsal 2.0-2.7 en la longitud cefálica; 5-6 hileras de escamas en la mejilla (Steindachner, 1864; Meek, 1904; Miller *et al.*, 2009).

Patrón de coloración en los flancos, exclusivamente seis barras, características del género muy evidentes; región ventral de coloración naranja intensa hasta la mitad de la base de la aleta anal, aleta anal anaranjada en vida (Steindachner, 1864; Meek, 1904; Miller *et al.*, 2009). La mayoría de las escamas de los costados con pequeñas motas de color azul iridiscente, frecuentemente se forman hileras horizontales en los laterales del cuerpo hasta la mancha lateral en la región ventral. Coloración azul posterior a la mancha lateral hacia el pedúnculo caudal. Las manchas iridiscuentes no muy abundantes, aunque se presentan en las aletas dorsal y anal (característica de la cual toma el nombre la especie) (Steindachner, 1864; Meek, 1904; Miller *et al.*, 2009).

### **Conservación.**

Preocupación menor (IUCN) (Lyons, 2019b). La especie está potencialmente amenazada en la cuenca del Río Papaloapan y sus drenajes circundantes, debido a escorrentía industrial y agrícola (Espino, 2017), a los impactos de las especies introducidas (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014), así como el cambio de uso del suelo y deforestación (Díaz-Gallegos *et al.*, 2010). Especie trasladada en la cuenca del Río Balsas (Mejía-Mojica *et al.*, 2012, 2014).

***Thorichthys cf. maculipinnis* “catemaco”**



**Figura 10.** *Thorichthys cf. maculipinnis* “catemaco” coloración *in vivo* recolectado en el Lago de Catemaco, Catemaco, Veracruz (CIFI 674) y preservado (CNPE-IB 15531).

La población de *T. maculipinnis* del Lago de Catemaco con respecto a la coloración de las seis barras en los costados del cuerpo en ocasiones se encuentran muy tenues e incluso ausentes, donde la mancha de la tercera barra lateral es distinguible. Estas poblaciones se caracterizan por presentar un cuerpo más alto y menos largo (forma corporal lentic; síndrome léntico) en comparación con *T. maculipinnis* que tiene una forma alargada y menos alta (forma corporal lótica), sin embargo, no se considera como una nueva entidad taxonómica (Řičan *et al.*, 2016a).

***Thorichthys meeki* Brind 1918**



**Figura 11.** *Thorichthys meeki* coloración *in vivo* recolectado en cenote Sisal, Yucatán (CIFI 797) y preservado (CNPE-IB 6310).

**Sinonimia.**

*Thorichthys helleri meeki* Brind 1918: 119.

*Cichlasoma hyorhynchum* Hubbs 1935: 15. Rivas 1962: 148.

*Cichlasoma meeki* Miller y Nelson 1961: 6. Lee *et al.*, 1980: 766. Miller y Taylor 1984: 933. Page y Burr 1991: 333. Conkel 1993: 178. Espinosa Pérez *et al.* 1993: 68. Greenfield y Thomerson 1997: 199. Roe *et al.* 1997: 367. Fuller *et al.* 1999: 423. Nelson *et al.* 2004: 152.

**Etimología:** El epíteto específico es una latinización en honor al ictiólogo estadounidense Seth Eugene Meek (1859-1914), quien propuso el nombre del género *Thorichthys* en 1904 (Meek, 1904; Brind, 1918; Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombres comunes:** Chanchito, Boca de fuego.

### **Descripción.**

Mandíbula inferior proyectada más allá que la superior; 16-17 branquiespinas (14-17), ocasionalmente 14-17; 13 dientes en las hileras centrales de la placa faríngea inferior. D XVI, (XV-XVII), 9 (8-10); anal IX (VIII-X), 7-8 radios (6-9), rara vez 6; ESL de 25 a 33 (Brind, 1918; Schmitter-Soto, 1998; Miller *et al.*, 2009).

Hocico largo en un 50% de la longitud cefálica, sin manchas en las escamas de la línea lateral superior; mancha subopercular oval, muy prominente y oscura, incluso en especímenes pequeños; con mancha oscura en la base caudal, en ocasiones tenue (Brind, 1918; Schmitter-Soto, 1998; Miller *et al.*, 2009).

Coloración rojiza (intensa en época reproductiva) en la zona gular, membranas branquióstegas y ventral en ocasiones hasta el pedúnculo caudal y base de la aleta anal sin sobrepasar en la horizontal el límite superior de inicio de la aleta pectoral, la cual contrasta con una coloración grisácea en el resto del cuerpo. Membranas branquióstegas de color rojo intensos sin motas, aleta pectoral no extendida hasta el nivel de la última espina anal, barras verticales laterales en ocasiones tenues acompañadas de una franja longitudinal horizontal que llega hasta el pedúnculo caudal (Brind, 1918; Schmitter-Soto, 1998; Miller *et al.*, 2009).

El hueso cuadrado es elongado o rectangular y en conjunto con los huesos infraorbitales la región orbital es más robusta o ancha que el resto de sus congéneres. La línea lateral superior recorre el ecuador o ligeramente arriba de este plano en la mancha oscura de la tercera barra lateral.

### **Conservación.**

Preocupación menor (IUCN) (Vega-Cendejas, 2019b). La especie está potencialmente amenazada por la pérdida y degradación del hábitat y la competencia con especies invasoras en toda su área de distribución (Vega-Cendejas, 2019b).

*Thorichthys cf. meeki* “bacalar”



**Figura 12.** *Thorichthys cf. meeki* “bacalar” coloración *in vivo* recolectado en la Laguna de Bacalar, Bacalar, Quintana Roo (CIFI 1604) y preservado (CNPE-IB 2789).

**Sinonimia.**

*Cichlasoma meeki* Neil 1984 a, b; Gamboa-Pérez y Schmitter-Soto, 1996.

*Thorichthys* sp. Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez, 1999.

*Cichlasoma* aff. *meeki*, *Herichthys* aff. *meeki*, *Thorichthys* aff. *meeki* Schmitter-Soto, 1998; Miller *et al.* 2009.

**Nombres comunes:** Mojarra, Boca de fuego de Bacalar (Schmitter-Soto, 1998).

**Descripción.**

Mandíbula inferior prominente D XV (XIV-XVI), radios 9 (8-10); A VIII (VIII-IX), radios 7 (6-8). ESL 27 (25-28), 15 branquiespinas (15-17). Aleta pectoral alcanza la base de la sexta espina anal. Región gular, membranas branquióstegas y zona ventral de color salmón o anaranjado. Franja negra en el margen de la aleta anal. Margen de la aleta dorsal de color amarillo del mismo tono que las membranas branquióstegas acompañado con una coloración negra. Coloración del cuerpo azul claro o tenue. Manchas de color azul metálico a lo largo de la aleta dorsal y anal. Mancha subopercular oscura orlada de color azul metálico de la misma coloración de las pocas motas cefálicas.

En ocasiones las poblaciones de Bacalar y Laguna Milagros presentan la línea oscura horizontal que va de la parte posterior del opérculo hasta la región caudal, sin embargo en la mayoría de los organismos observados solo está presente la mancha lateral. La coloración similar a *T. affinis*, sin embargo en *T. cf. meeki* “bacalar”, siempre está presente la mancha opercular en estado adulto.

Población restringida a la cuenca del Río Hondo principalmente a los sistemas lagunares (Laguna de Bacalar, Xul-Há, Los Milagros) (Schmitter-Soto, 1998).

**Conservación.** Sin información.

*Thorichthys panchovillai* Del Moral-Flores, López-Segovia & Hernández-Arellano 2017



**Figura 13.** *Thorichthys panchovillai* coloración *in vivo* recolectado en Río Petapa, El Paraíso, Matías Romero Avendaño, Oaxaca (CIFI 502) y preservado (CNPE-IB 8977).

**Sinonimia.**

*Cichlosoma aureum* Regan 1905: en parte 321. Regan 1906-1908: en parte 26.

*Cichlasoma aureum* Álvarez 1950: en parte 120. Miller y Nelson 1961: en parte 2. Miller y Taylor 1984: 938.

*Thorichthys aureus* Meek 1905: 245.

*Cichlasoma (Thorichthys) sp. cf. aureum* Conkel 1993: en parte 60.

*Thorichthys helleri* Kullander 2003: en parte 644.

*Cichlasoma ellioti* Espinosa-Pérez *et al.*, 1993: en parte 66.

*Thorichthys ellioti* Miller 2009: en parte 413.

*Thorichthys sp. aff. maculipinnis* Říčan *et al.*, 2016a.

**Etimología:** El epíteto específico es honor a José Doroteo Arango Arámbula, mejor conocido como Francisco Villa o «Pancho Villa» nombre hipocorístico del histórico, jefe y pilar fundamental de la revolución mexicana (Del Moral-Flores *et al.*, 2017; Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombres comunes:** Mojarra (Santa María Chimalapa), Mojarra huesuda, huachupina (Uxpanapa)

**Denominación étnica:** *Eji'* (Zoque) Santa María Chimalapa, Oaxaca, *Hmáh toó, a hmah toó, Chim hmah pein* (Chinanteco), Uxpanapa, Veracruz y Santa María Chimalapa, Oaxaca.

**Descripción.**

Es una especie del género *Thorichthys* de tamaño pequeño (máx. 100 mm SL); D XVI, 8 o 9; A VII, 6 o 7; aleta pectoral, I, 11 o 12; 11-12 branquiespinas. La aleta pectoral se extiende más allá de la



base de la 4ta espina de la aleta anal. La mancha del subopérculo presente pero débilmente intensificada y orlada de color azul metálico. Su coloración en vida va de tonos verde-azulados, la región corporal sobre la mancha en forma de L inversa de color amarillo pardo u opaco, tonalidades que se intensifican en la época reproductiva; coloración rojiza en las membranas branquiostegas. Motas en la región cefálica grandes y de color azul. Órbita ocular de color verdoso.

Dimorfismo sexual marcado y diferenciado desde etapas juveniles; la hembra presenta una mancha negra en la aleta dorsal, posicionada entre la quinta y séptima espina en ocasiones abarca toda la región anterior sobre las espinas dorsales desde la base hasta casi el límite superior de la aleta acompañada por motas alargadas o líneas de coloración azul menos intenso al resto de la coloración corporal (Del Moral-Flores *et al.*, 2017).

### **Conservación.**

No se tienen datos sobre su estatus de conservación, sin embargo, debido a su potencial en la acuariofilia, se ha registrado comercio de esta especie en el Mercado Público “12 de octubre de 1962”, en la ciudad de Matías Romero Avendaño, Oaxaca, (cuenca superior del Río Coatzacoalcos), los cuales se capturan vivos y son transportados a la Ciudad de México para venderlos como especies de ornato, con un valor entre los \$10-15 pesos mexicanos/cada ejemplar, aunque no es una actividad regular. Muy probablemente sean enviados con especies como *Vieja zonata* y *T. callolepis* para venta en la acuariofilia. Algunos acuaristas principalmente de Europa han reportado su reproducción en cautiverio denominándola como *Thorichthys* sp. “*Mixteco*” o *T.* sp. “*Coatzacoalcos*”. Así mismo localmente junto con las especies mencionadas suelen venderse ejemplares para su consumo alimenticio (López-Segovia, 2018).

A partir de las recolectas que ha realizado el autor en el área de distribución de esta especie y de *T. callolepis*, se ha detectado que existe un potencial riesgo de las poblaciones que se encuentran en los municipios de Matías Romero (Río Petapa), Santa María Petapa (Río Almoloya) y El Barrio de la Soledad (Río El Ajal, Río Almoloya), Oaxaca. Debido a la actividad antropogénica, estos cuerpos de agua a pesar de ser sitios de esparcimientos (balnearios), se ha desarrollado urbanización densa en algunos puntos de los márgenes de los ríos los cuales reciben desechos domésticos, lo que puede provocar a mediano y largo plazo su extinción local. Así mismo los proyectos federales de infraestructura comercial, turística y de comunicación férrea en esta área del el Istmo de Tehuantepec pueden causar daños muy significativos, por lo que son necesarios estudios con prioridad en la conservación e impacto ambiental enfocados a *T. callolepis* y *T. panchovillai*.



*Thorichthys passionis* (Rivas 1962)



**Figura 14.** *Thorichthys passionis* coloración *in vivo* recolectado en Laguna de Catazajá, Catazajá, Chiapas (CIFI 748) y preservado (CNPE-IB 452).

**Sinonimia.**

*Cichlasoma passionis* Rivas 1962: 147. Miller y Taylor 1984: 933. Conkel 1993: 179. Espinosa Pérez *et al.*, 1993: 69. Nelson *et al.*, 2004: 152.

**Etimología:** El epíteto específico está formado por el genitivo singular «*is*», y el nombre de la localidad tipo, Río de la Pasión en Sayaxché, El Petén, Guatemala (Rivas, 1962; Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombre común:** Mojarra, Mojarra de la pasión.

**Descripción.**

Mandíbula inferior prominente. D XV (XIV-XVII), radios 9-10 (8-11); A VIII-IX (VII-X), radios 8-9; 19-21 branquiespinas siendo la especie del género con mayor cantidad de branquiespinas en el primer arco branquial; ESL 27 (27-29). Cada una de las escamas de la línea lateral superior presentan una pequeña mancha oscura, mancha subopercular ovalada o reducida a una medialuna delgada; membranas branquiostegas (en los adultos) negras con un tono rosáceo en la garganta; mancha oval oscura intensa en la base de la caudal (Rivas, 1962; Miller *et al.*, 2009) la cual es distinguible desde juveniles e incluso alevines <40 mm que abarca 2/3 o más de la altura de la base de la aleta caudal.

Margen de la espina de la aleta pélvica con frecuentemente con una línea oscura hasta la punta. Margen de la aleta anal de color oscuro en ejemplares juveniles-adultos. Frecuentemente la mancha lateral en la tercera barra dentro de los límites de la línea lateral superior e inferior, en ocasiones llega al extremo superior en la horizontal del origen de la aleta pectoral. Coloración amarilla intensa

en la primera mitad de la longitud corporal hasta el límite de la mancha lateral (posición anterior del cuerpo), coloración azul-turquesa en el resto del cuerpo.

### **Conservación.**

Preocupación menor (IUCN) (Lyons, 2019c). Está sujeta a impactos potenciales de especies invasoras, contaminación y actividades antrópicas en la cuenca superior del Usumacinta (Sánchez *et al.*, 2015; Mendoza-Carranza *et al.*, 2016; Rosa-Velázquez *et al.*, 2017).

### ***Thorichthys socolofi* (Miller & Taylor 1984)**



**Figura 15.** *Thorichthys socolofi* coloración *in vivo* y preservado, recolectado en el Río Tulijá, El Tulijá (Puente El Tulijá), Salto del Agua, Chiapas (CIFI 1653).

### **Sinonimia.**

*Cichlasoma socolofi* Miller y Taylor 1984: 2. Conkel 1993: 180. Espinosa Pérez *et al.*, 1993: 70. Nelson *et al.*, 2004: 152.

**Etimología:** El epíteto específico es una latinización en honor a Ross Socolof (1925-2009), naturalista estadounidense, explorador y exportador de cíclidos, quien realizó las primeras recolectas de la especie las cuales puso a disposición para su estudio (Miller y Taylor, 1984; Scharpf y Lazara, 2019).

**Nombre común:** Mojarra de Misalá, lo correcto debe ser Mojarra de Misol-Há.

**Denominación étnica:** *Cocoi* o *Kokoi* (Tzeltal), localidad de Xanil, municipio de Chilón, Chiapas.

### **Descripción.**

Cuerpo alargado, D XV-XVI, 8-9 radios; A VIII y 6-7 radios; 11-13 branquiespinas; 13 radios en la aleta pectoral; aletas pectorales se extienden por detrás de la base de la quinta o sexta espina anal.

Mancha de la tercera barra lateral más amplia que el resto de sus congéneres (alto y ancho), en ocasiones sobrepasa el límite superior en la horizontal del origen de la aleta pectoral hasta la zona ventral, la cual en ocasiones se une a la línea horizontal oscura o grisácea que va detrás del opérculo de mayor anchura que el resto de sus congéneres, formando una T de manera horizontal (en un ángulo de 90° en sentido de las manecillas del reloj), mientras que en el resto de los congéneres una L inversa. En ocasiones en *T. socolofi*, solo la mancha oscura lateral presente, mancha negra subopercular poco marcada; en vivo presenta una coloración corporal salmón cobrizo o ligeramente anaranjada superficie en la zona ventral, con tonalidades grisáceas en la parte dorsal del cuerpo y tonos rojizos en las membranas branquióstegas (Miller y Taylor, 1984; Rodiles-Hernández y González-Díaz, 2006; Miller *et al.*, 2009).

En hembras y machos adultos, principalmente durante la época reproductiva, se presenta una mancha oscura en posición posterior sobre los radios de la aleta dorsal y en la base final de la aleta anal acompañada por pequeñas motas de azul claro brillantes o iridiscentes. En juveniles solo pequeñas motas tenues.

**Conservación.**

Se encuentra en la categorías de Amenazada (NOM-059-SEMARNAT-2010), Vulnerable (AFS) (Jelks *et al.*, 2008) y Datos Deficientes (IUCN) (Matamoros, 2019). Entre los factores de riesgo se encuentran los antropogénicos, que están afectando el hábitat de la especie como las actividades recreativas (turismo), pesca, contaminación por aguas residuales y deforestación (Rodiles-Hernández y González-Díaz, 2006).

**CLAVE TAXONÓMICA PARA LAS ESPECIES DEL GÉNERO *THORICHTHYS***

- 1A)** Branquiespinas 10-14; mandíbulas superior e inferior equidistantes; aleta anal de coloración amarilla o tonalidades naranjas intensas; sin margen oscuro o negro en la aleta anal; espinas anales VII-VIII, rara vez IX..... **2**
- 1B)** Branquiespinas 14-22; mandíbulas no equidistantes, la mandíbula inferior ligeramente proyectada hacia la región anterior; aleta anal de coloración grisácea, hialina o coloración naranja tenue, la cual presenta un margen oscuro o negro intenso o tenue; espinas anales, VIII-X, rara vez VII ..... **7**

**2B)** Sin mancha subopercular; escamas en los laterales del cuerpo forman líneas anaranjadas acompañadas en el origen de cada una por coloración azul iridiscente (*in vivo*), aleta pectoral apenas alcanza en la vertical el origen de la 4ta espina anal. Se encuentra en la cuenca superior del Río Coatzacoalcos, Oaxaca (Municipios de Santo Domingo Petapa, Santa María Petapa, El Barrio de la Soledad, Matías Romero, Santa María Chimalapa) ..... *T. callolepis*

**2B)** Con mancha subopercular ..... **3**

**3A)** Machos o hembras con manchas oscuras en la aleta dorsal y en la aleta anal..... **4**

**3B)** Sin manchas oscuras o negras en las aletas dorsal y anal ..... **6**

**4A)** Sin manchas en la aleta anal cuando son adultos ..... **5**

**4B)** Aleta dorsal frecuentemente con XVI espinas y 8-9 radios; aleta anal con VII-VIII y 6-7 radios; con mancha en la aleta anal ligeramente oscura en posición posterior (últimas espinas y radios anales) cuando es adulto acompañada por manchas pequeñas de color azul iridiscente de la misma tonalidad a las que se presentan en el cuerpo; con mancha sobre la base de la aleta dorsal ligeramente oscura en posición posterior (en ocasiones reducida) y acompañada al igual que la aleta anal por motas azules, mancha de la tercera barra lateral del cuerpo más extendida (a lo ancho y alto), línea latera que se encuentra en la parte posterior del opérculo, hacia la mancha lateral más ancha que el resto de sus congéneres, formando una L invertida más amplia o incluso en forma de T horizontal; presente en la subcuenca del Río Tulijá (ríos Bascán, Misol-Há, Tulijá, en los municipios de Chilón, Salto del Agua y Cerca de las Lagunas de Agua Azul, Chiapas ..... *T. socolofi*

**5A)** Aleta dorsal con XV espinas generalmente y 10 radios; aleta anal con VII y 7 radios; mancha en la aleta dorsal posicionada en posición posterior en el margen de la misma desde la antepenúltima espina dorsal y los primeros seis radios dorsales, que se extiende en lo ancho hasta la mitad superior de la aleta dorsal, principalmente en machos y en hembras más tenue y reducida; aleta anal de color amarillo. Presente en la región del Río Grijalva-Usumacinta, cuenca del Río Tonalá, Laguna de Términos, hasta el Río Champotón, Campeche..... *T. helleri*

**5B)** Aleta dorsal generalmente con XVI espinas y 8-9 radios; aleta anal con VII espinas y 6-7 radios; de 10 a 12 branquiespinas en el primer arco; mancha de la aleta dorsal en posición anterior sobre la base de la misma entre la quinta y séptima espina dorsal, a veces se extiende hasta la tercera espina y 10 espina dorsal y hasta el margen superior de la aleta dorsal, característica

presente en hembras. Presente en la cuenca media y alta del Río Coatzacoalcos, Oaxaca y del Río Uxpanapa, Veracruz ..... *T. panhovillai*

**6A)** Aleta anal con VIII espinas; patrón de coloración en los laterales con barras oscuras; presente en la región de la cuenca de Tuxpan-Nautla y del Papaloapan, Veracruz ..... *T. maculipinnis*

**6B)** Aleta anal con VII espinas; patrón de coloración en los laterales con manchas pequeñas y abundantes de color azul turquesa-metálico iridiscente (más que el resto de los congéneres las cuales cubren parte de las aletas dorsal anal y la región cefálica. Presente en la región del Polochic-Izabal, Lago Izabal en Guatemala, al sur de Belice (Golden Creek) y en la cuenca del Río Motagua, Copán, Honduras ..... *T. aureus*

**7A)** Con manchas negras en el origen de las escamas de la línea lateral superior, mancha basicaudal de color negro intenso alargada en la vertical en adultos e incluso en juveniles < 40 mm alargada; membranas branquiostegas de color oscuro; aleta anal con VIII a X espinas; mancha subopercular en ocasiones en forma de media luna. Presente en el sistema Grijalva-Usumacinta (Guatemala y México), cuenca de la laguna de Términos hasta el Río Champotón, al Oeste de la península de Yucatán (estado de Campeche y Tabasco), Ríos San Pedro y de La Pasión (Guatemala) ..... *T. passionis*

**7B)** Sin manchas oscuras en las escamas de la línea lateral superior ..... **8**

**9A)** Coloración ventral de rojo intenso; membranas branquiostegas rojas; mancha basicaudal ovalada en ocasiones intensa; patrón de coloración en los laterales del cuerpo gris o tonalidades oscuras-azulada; aleta pectoral no extendida hasta el nivel de la última espina anal, pre maxilar extendido hasta  $\frac{1}{4}$  de la longitud del ojo; huesos infraorbitales robustos, cortos y anchos; hueso lacrimal rectangular (más largo que ancho y robusto). Presente en el área que cubre la península de Yucatán, México, al norte de Belice, en la cuenca superior del Grijalva Usumacinta (Guatemala y México), hasta el Río Tonalá, región del Coatzacoalcos ..... *T. meeki*

**9B)** Coloración ventral amarillo; membranas branquiostegas amarillas; mancha basicaudal ligeramente oscura tenue; patrón de coloración en los laterales del cuerpo de color azul iridiscente más intenso que en *T. meeki*; aleta pectoral ocasionalmente hasta el nivel de la penúltima espina anal, premaxilar no extendido más allá del margen anterior del ojo; se encuentra en la cuenca del Petén, Lago Petén Itzá y lagunas asociadas, en el Río Mopán, alrededores en Guatemala, en la cuenca del Río San Pedro, cuenca del Río Usumacinta, Tabasco, México..... *T. affinis*

## ANÁLISIS DE CARACTERES MORFOLÓGICOS Y FENOTÍPICOS

Se obtuvo una lista de 69 caracteres merísticos, fenotípicos y morfológicos a partir de los trabajos de Valencia (2003), Chakrabarty (2007) y Schmitter-Soto (2007a), además de modificaciones y propuestas realizadas por el presente estudio.

En total 50 caracteres son binarios y 19 multiestado, basados en unidades esqueléticas (neurocráneo, branquiocráneo, esqueleto apendicular, columna vertebral, soportes de aletas impares) (Fig. 16; Tabla 4), de los cuales 13 pertenecen a la región oral, dos del neurocráneo, cuatro de la región opercular, tres de la cintura escapular, siete del branquiocráneo, tres del hioides, tres de la región orbital, cuatro de la región caudal, tres del esqueleto axial, cinco caracteres merísticos, 17 referentes a la coloración y pigmentación, dos a las características de las escamas, región craneal, dos referentes a la longitud de la aleta pectoral y uno de la forma de la aleta caudal.

Para cada uno de los caracteres se presentan valores de índice de consistencia (CI), índice de retención (RI), índice de homoplasia (HI), obtenidos para ambos cladogramas resultantes (Figs. 34 y 35). Los valores de CI, RI y HI referentes a la filogenia de la figura 34 (A) y valores para la filogenia de la figura 35 (B). A continuación se enumeran las condiciones para cada carácter incluido en la matriz.

### Región oral

#### 1. Foramen en el proceso ascendente del premaxilar (Fig. 17) (carácter 3; Chakrabarty, 2007)

0: Ninguno

1: Presente

(A) (CI = 0.5; RI = 0.5; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.5; HI = 0.5)

#### 2. Forma del extremo posterior del proceso alveolar del premaxilar (Fig. 17) (carácter 4; Chakrabarty, 2007)

0: Derecho

1: Extremo posterior curvado ventralmente y bulboso

(A) (CI = 0.333; RI = 0; HI = 0.667)

(B) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

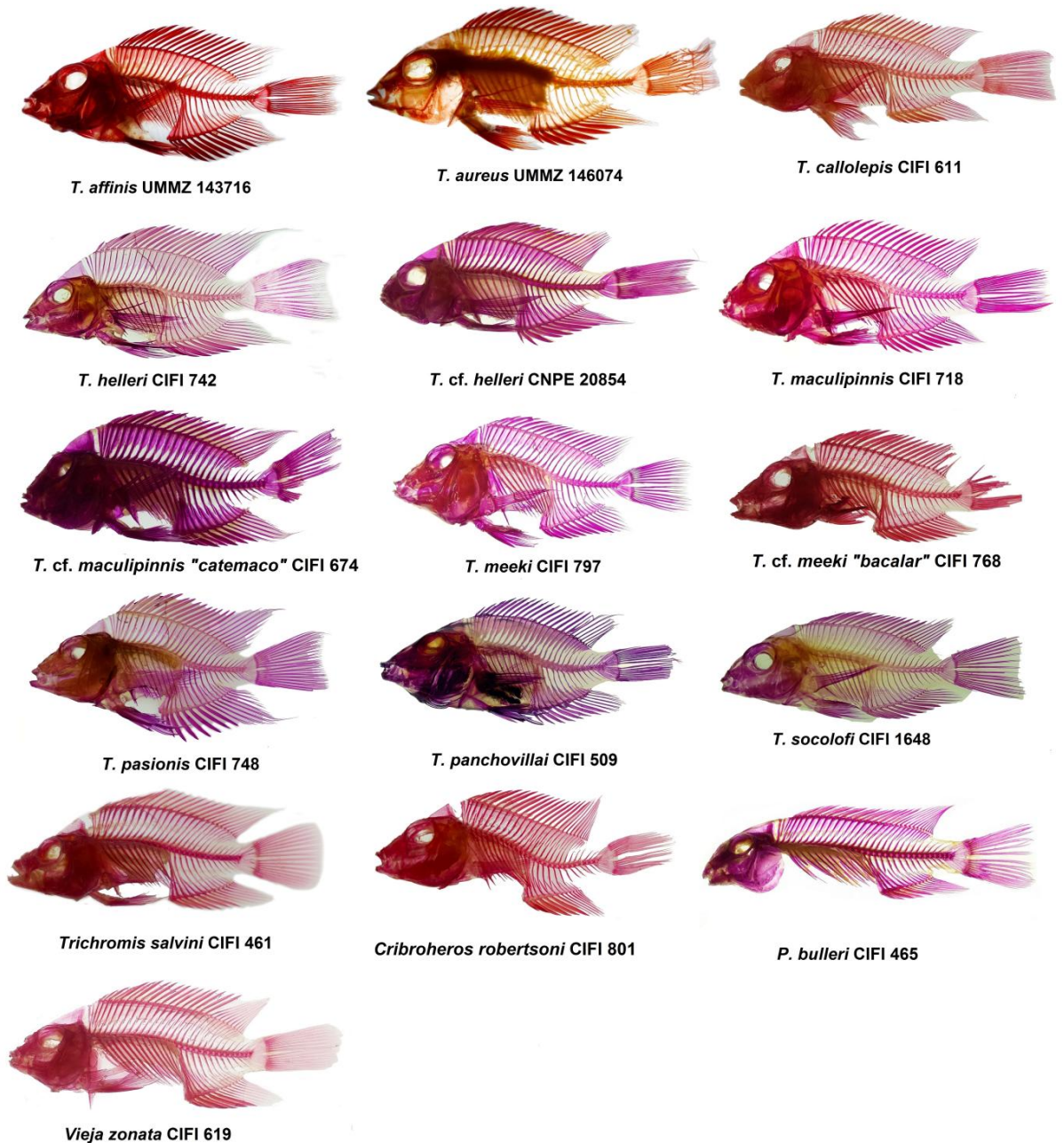
#### 3. Prominencia mental en las dentaduras (Fig. 17) (carácter 5; Chakrabarty, 2007)

0: Débil

1: Fuerte

(A) (CI = 0.2; RI = 0.2; HI = 0.8)

(B) (CI = 0.25; RI = 0.25; HI = 0.75)



**Figura 16.** Ejemplares diafanizados de especies validas y afines del género *Thorichthys* y especies utilizadas como grupo externo (*Trichromis salvini*, *Cribroheros robertsoni*, *Paraneetroplus bulleri* y *Vieja zonata*).

**4. Ángulo de proceso del anguloarticular** (Fig. 17) (carácter 8; Chakrabarty, 2007)

0: Recurvado

1: Erecto

(A) (CI = 0.14; RI = 0; HI = 0.85)

(B) CI = 0.2; RI = 0; HI = 0.8)

**5. Extremo posterior del brazo dentario** (Fig. 17) (carácter 33; Schmitter-Soto, 2007a)

- 0: Redondeado o cuadrado  
1: Puntigrado  
(A) (CI = 0.25; RI = 0.25; HI = 0.75)  
(B) (CI = 0.25; RI = 0; HI = 0.75)

**6. Ángulo ventral de articular** (Fig. 17) (carácter 36; Schmitter-Soto, 2007a)

- 0: Agudo  
1: Recto  
2: Obtuso  
(A) (CI = 0.33; RI = 0.33; HI = 0.66)  
(B) (CI = 0.4; RI = 0.25; HI = 0.6)

**7. Poros a lo largo del canal sensorial mandibular** (Fig. 17) (carácter 10; Chakrabarty, 2007)

- 0: 5  
1: 4  
(A) (CI = 0.5; RI = 0.666; HI = 0.5)  
(B) (CI = 0.5; RI = 0.667; HI = 0.5)

**8. Dientes orales especializados** (Fig. 17) (carácter 11; Chakrabarty, 2007)

- 0: Todos los dientes orales pequeños, uniformes y simples  
1: Caniniforme, dientes recurrentes presentes  
(A) (CI = 0.5; RI = 0.5; HI = 0.5)  
(B) (CI = 0.5; RI = 0.5; HI = 0.5)

**9. Tamaño del par de dientes sinfisiales en relación con otros dientes** (Fig. 17) (carácter 12; Chakrabarty, 2007)

- 0: Mismo tamaño que otros dientes, o un ligero gradiente de tamaño con los dientes más cortos encontrados más adelante  
1: Fila superior externa de la mandíbula superior par de dientes sinfisiales prolongados; hilera externa sínfical de la mandíbula inferior con dientes inferiores muy cortos, siguientes 1 a 2 dientes mucho más largos  
2: Dientes sinfisiales prolongados en relación con todos los demás dientes  
(A) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)  
(B) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)

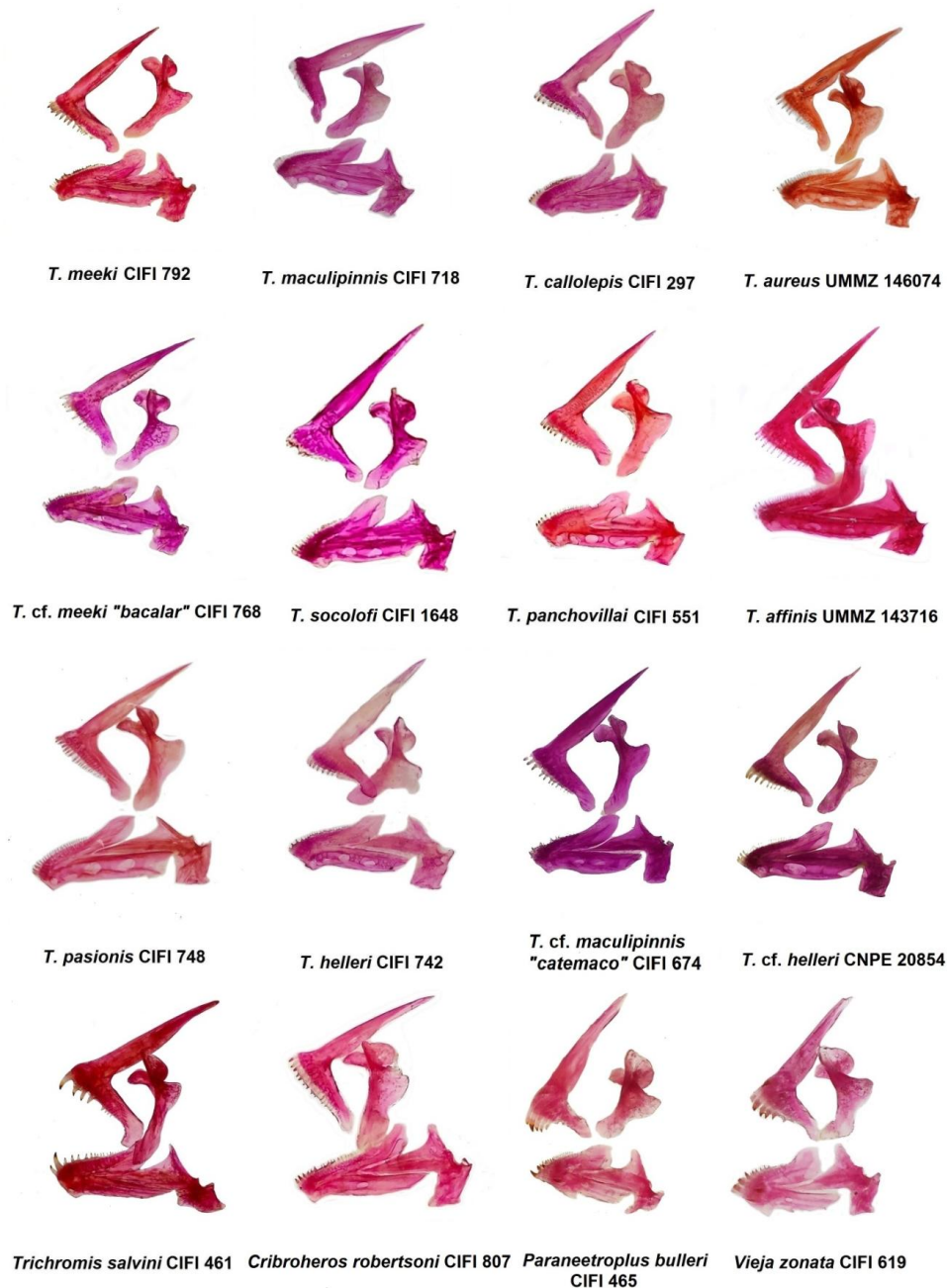
**10. Proyección mandibular** (Fig. 17) (Miller *et al.*, 2009)

- 0: Mandíbulas iguales o subiguales rara vez prominente la inferior, prominente la superior (*Paraneetroplus* y *Vieja*)  
1: Mandíbulas iguales o prominente la mandíbula inferior (*Cribroheros*, *Trichromis* y *Thorichthys*)  
(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)  
(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

**11. Mandíbula inferior más proyectada que la superior** (Fig. 17) (propuesta de carácter)

- 0: No proyectada  
1: Proyectada  
(A) (CI = 0.5; RI = 0.8; HI = 0.5)  
(B) (CI = 0.5; RI = 0.75; HI = 0.5)





**Figura 17.** Región mandibular de especies del género *Thorichthys* y grupos externos.

**12. Cuadrado** (Fig. 18) (carácter 40 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Ninguna indentación en el borde posterior, más alto que largo

1: Una concavidad dorsoposterior

2: En forma de un cuarto de círculo

(A) (CI = 0.33; RI = 0; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.4; RI = 0.25; HI = 0.6)

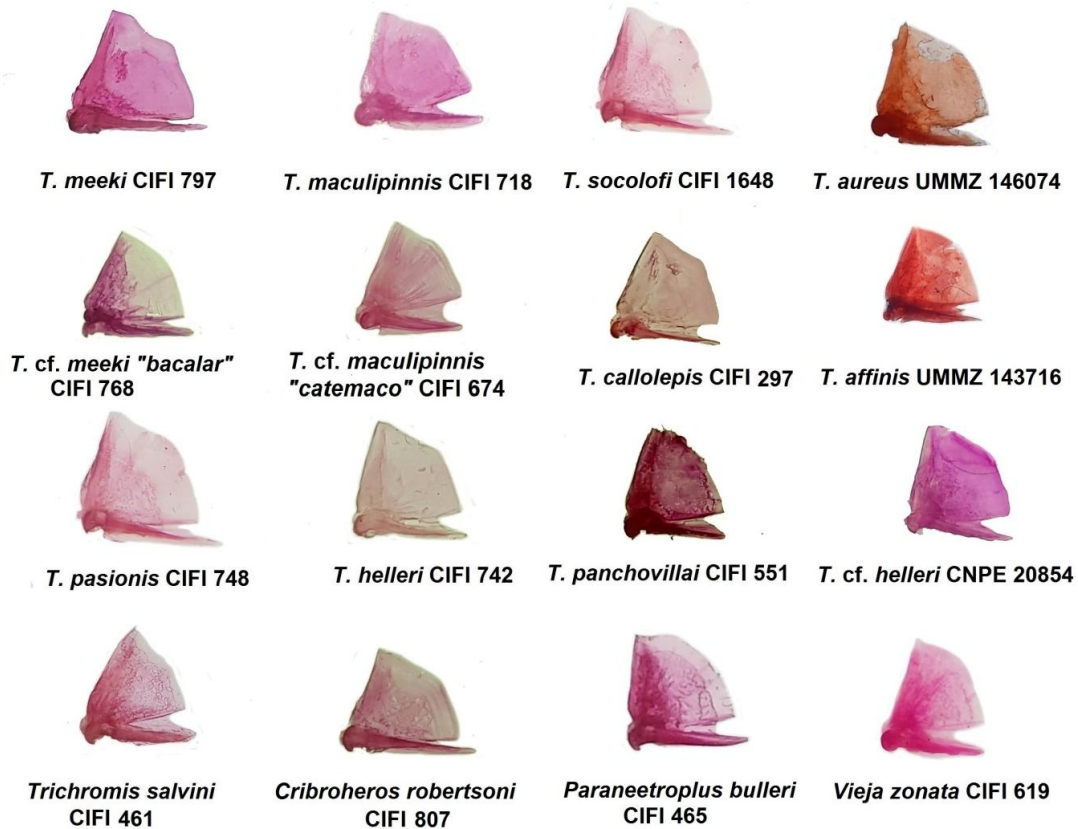
**13. Cuadrado** (Fig. 18) (carácter 40 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Espina inferior más alargada que el borde posterior

1: Espina inferior no más alargada que el borde posterior

(A) (CI = 0.25; RI = 0.57; HI = 0.75)

(B) (CI = 0.25; RI = 0.5; HI = 0.75)



**Figura 18.** Hueso cuadrado del género *Thorichthys* y grupos externos.

### Neurocráneo

**14. Superficie articulada del palatino** (Fig. 19) (carácter 19; Chakrabarty, 2007)

0: Poco desarrollado

1: Bien desarrollado

(A) (CI = 0.33; RI = 0.33; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.33; RI = 0; HI = 0.667)

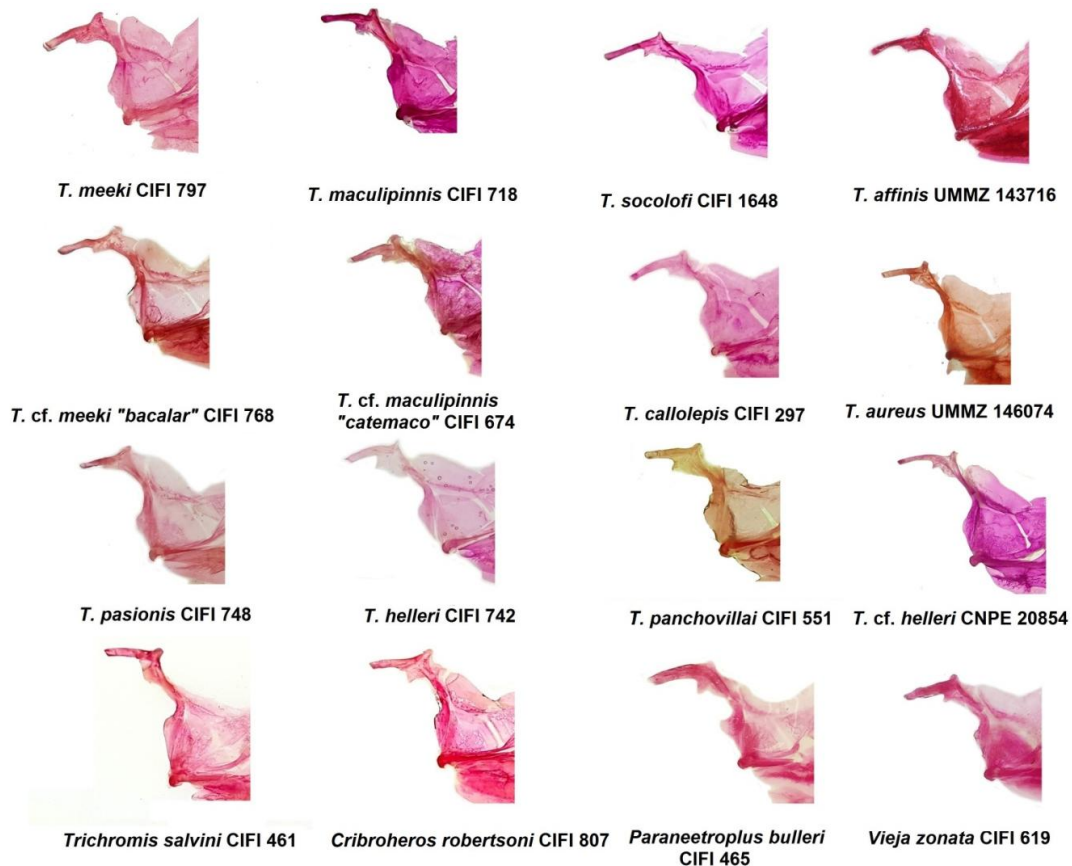
**15. Proyección ventral anterior en la superficie articulada del palatino** (Fig. 19) (propuesta de carácter)

0: Ausente (borde liso)

1: Presente o ligeramente desarrollada

(A) (CI = 0.33; RI = 0.66; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.33; RI = 0.6; HI = 0.67)



**Figura 19.** Hueso palatino en el género *Thorichthys* y grupo externo.

### Región opercular

**16. Forma del margen dorsal del opérculo** (Fig. 20) (carácter 50 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Hueso opercular con convexidad dorsal en eje vertical (en medio del borde dorsal)

1: Hueso opercular con convexidad dorsal desplazada a la región posterior

2: Hueso opercular sin convexidad dorsal, borde dorsal recto horizontal

(A) (CI = 0.66; RI = 0.83; HI = 0.33)

(B) (CI = 0.67; RI = 0.8; HI = 0.33)

**17. Protuberancia en el margen dorsal del opérculo** (Fig. 20) (carácter 50 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Hueso opercular sin protuberancia dorso anterior

1: Hueso opercular con una protuberancia dorso anterior (zona que conecta con el hueso preopercular en la parte dorsal)

(A) (CI = 0.25; RI = 0.25; HI = 0.75)

(B) (CI = 0.25; RI = 0.25; HI = 0.75)

**18. Margen posterior del opérculo** (Fig. 20) (propuesta carácter)

0: Borde posterior inferior del opérculo de forma convexa

1: Borde posterior inferior del opérculo de forma sigmoide o recto

(A) (CI = 0.2; RI = 0; HI = 0.8)

(B) (CI = 0.25; RI = 0; HI = 0.75)

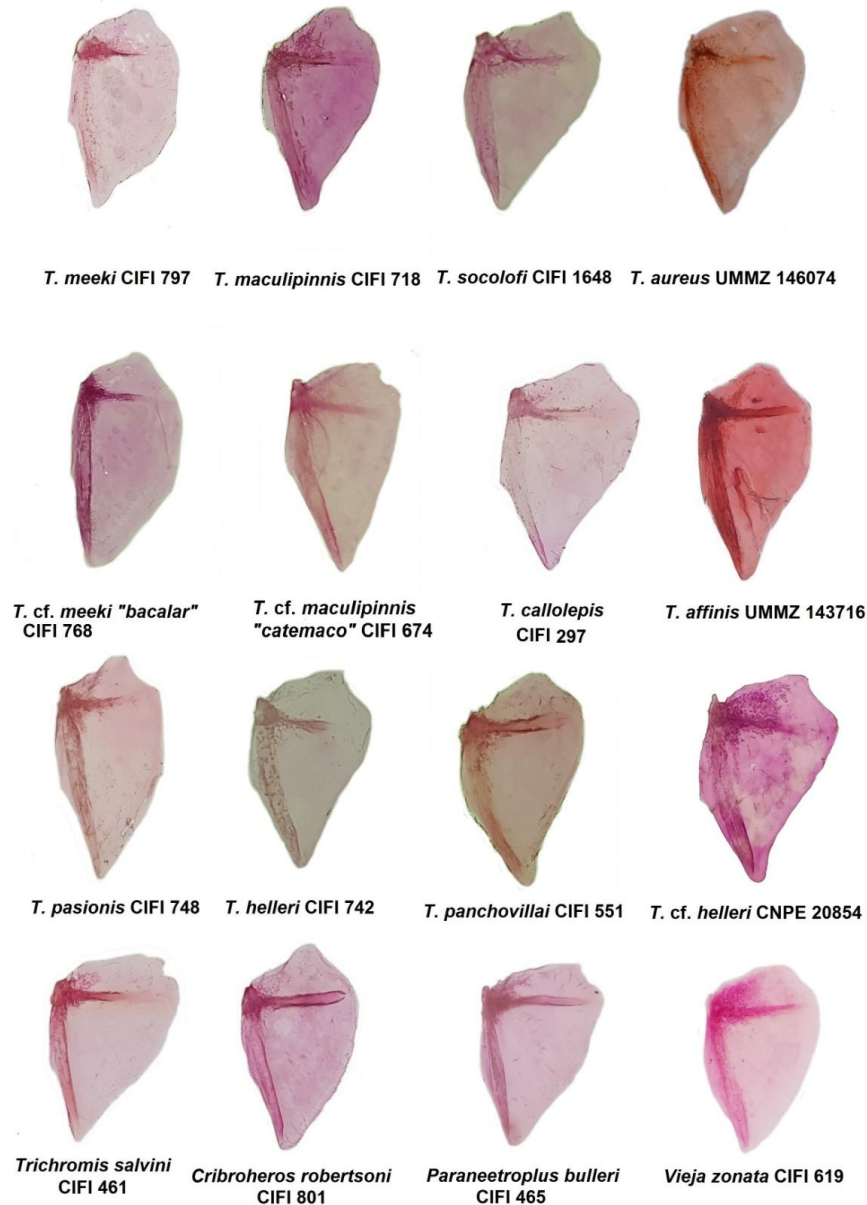
**19. Margen anterior del opérculo** (Fig. 20) (propuesta de carácter)

0: Borde inferior anterior del opérculo recto o ligeramente agudo al eje vertical (borde recto o ligeramente sigmoide) (ángulo de la espina opercular dorsal y margen anterior opercular de 90°).

1: Borde inferior anterior del opérculo en ángulo agudo muy evidente con respecto al eje vertical (parte media inferior más inclinada desplazado hacia la parte posterior) borde convexo (ángulo de la espina opercular dorsal y margen anterior opercular menor de 90°)

(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0.)



**Figura 20.** Hueso opercular de las especies del género *Thorichthys* y grupo externo.

**Región apendicular y escapular**

**20. Foramen en la escápula** (Fig. 21) (carácter 51; Chakrabarty, 2007 Schmitter-Soto, 2007a)

0: Reducido

1: Amplio

(A) (CI = 0.33; RI = 0.5; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.33; RI = 0.33; HI = 0.667)

**21. Forma del Foramen en la escápula** (Fig. 21) (propuesta de carácter)

0: Ovalado al eje anteroposterior del hueso

1: Circular o ligeramente circular

(A) (CI = 0.33; RI = 0.33; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.33; RI = 0; HI = 0.66)

**22. Foramen formado por el coracoides y el cleitrum** (Fig. 21) (propuesta de carácter)

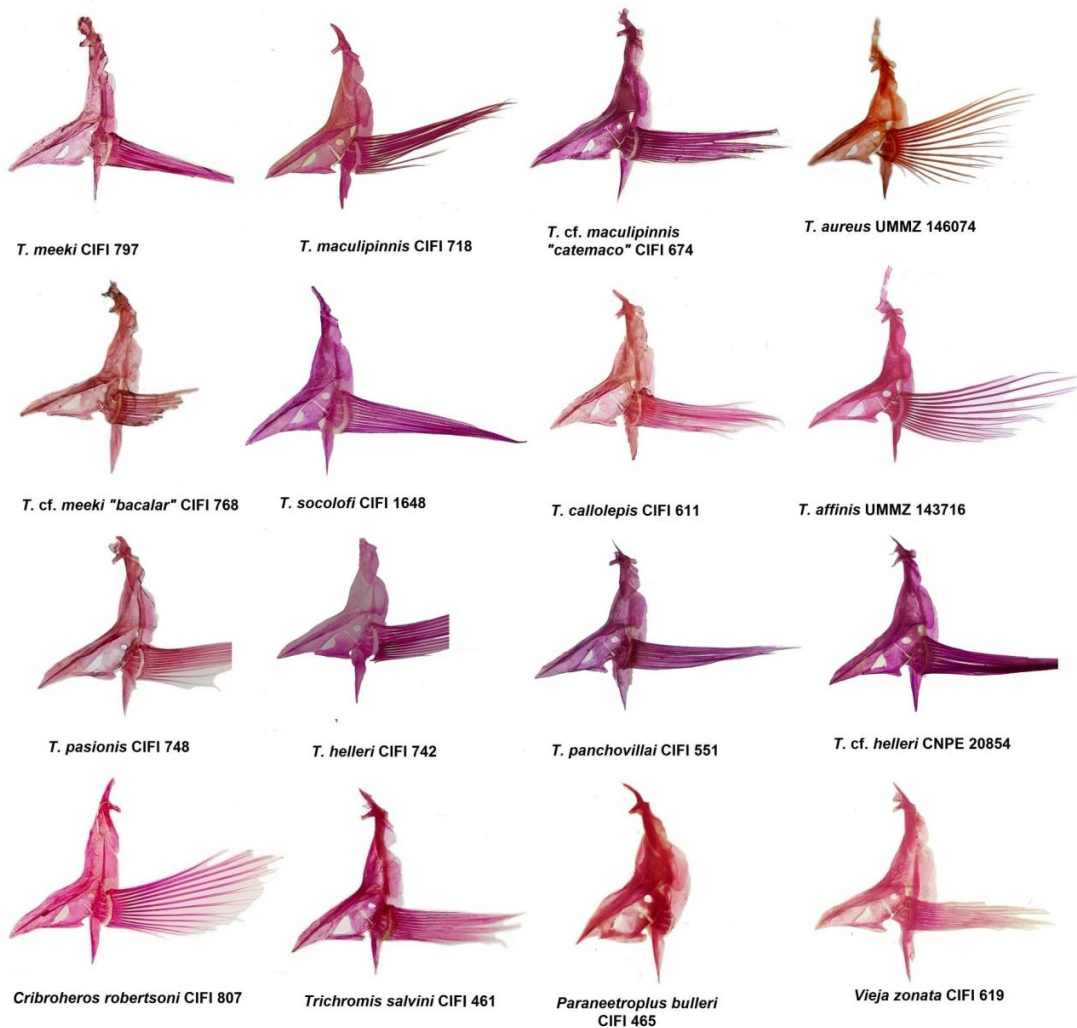
0: Triangular

1: Medio ovalado

2: Medio circular (más amplio)

(A) (CI = 0.4; RI = 0.57; HI = 0.6)

(B) (CI = 0.4; RI = 0.5; HI = 0)



**Figura 21.** Región apendicular de las especies del género *Thorichthys* y grupo externo.

**Branquicráneo**

**23. Total de branquiespinas en el primer arco** (carácter 4 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Menos de 15 branquiespinas

1: Más de 15 branquiespinas

(A) (CI = 0.5; RI = 0.75; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.667; HI = 0.5)

**24. Filas de dientes en la mandíbula faríngea inferior** (Fig. 22) (carácter 9 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Dientes en las hileras centrales de la placa faríngea inferior 6-11

1: Dientes de las hileras centrales de la placa faríngea inferior 11-18

(A) (CI = 0.33; RI = 0.33; HI = 0.66)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

**25. Dientes en la fila medial posterior de la placa dental faringobranquial inferior** (Fig. 22) (carácter 33; Chakrabarty, 2007)

0: estrecho, bicúspide o en forma de cono

1: robusto, cilíndrico y molariforme

(A) (CI = 0.5; RI = 0.85; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.833; HI = 0.5)

**26. Dientes en el centro de la faringobranquial inferior placa dental** (Fig. 22) (carácter 34; Chakrabarty, 2007)

0: Cilíndrico estrecho, bicúspide o en forma de cono

1: Robusto, cilíndrico y molariforme

(A) (CI = 0.55; RI = 0.85; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.833; HI = 0.5)

**27. Hileras centrales de dientes en la placa dental faringobranquial inferior agrupadas y fuertemente molariformes es decir, dientes con una superficie dorsal completamente plana** (Fig. 22) (carácter 35; Chakrabarty, 2007)

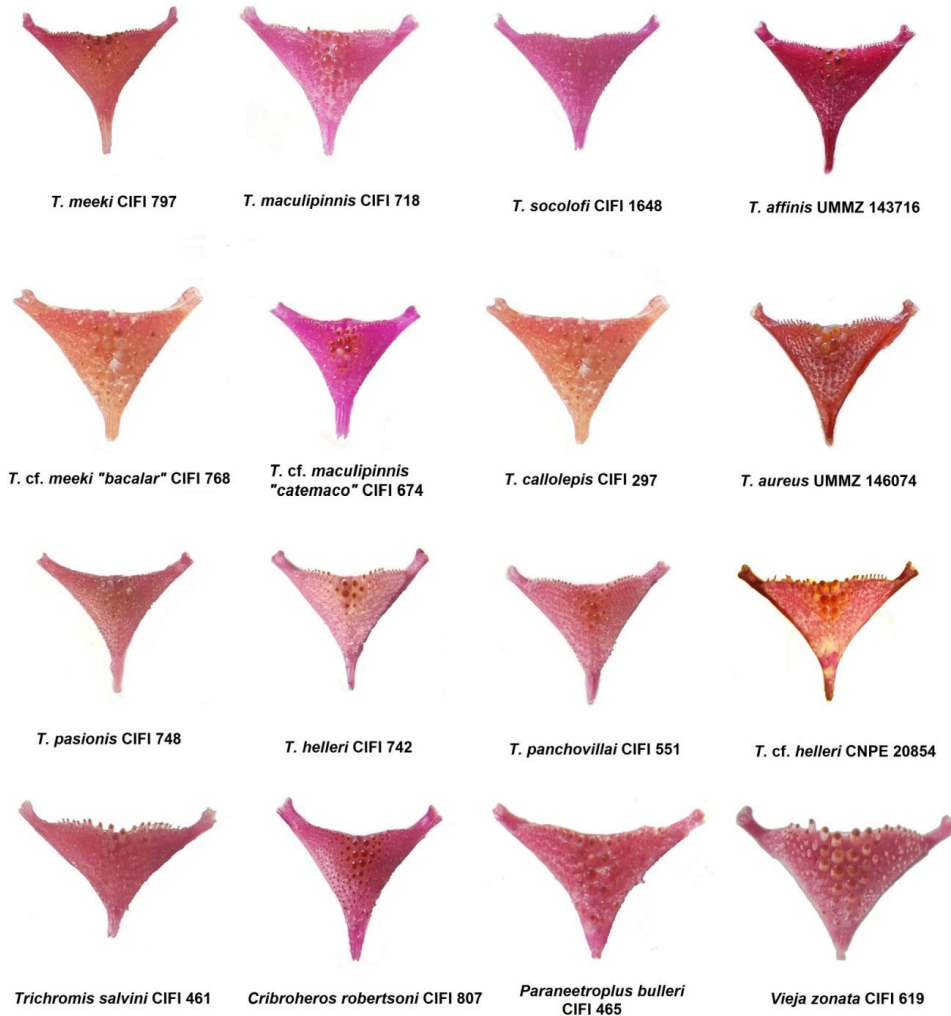
0: Dientes no agrupados y con cúspides

1: Aglomerado y/o de forma molariforme

(A) (CI = 0.5; RI = 0.83; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.75; HI = 0.5)





**Figura 22.** Placa faríngea inferior del género *Thorichthys* y grupo externo.

**28. Suturas en la cara ventral de la placa dental faringobranquial inferior** (carácter 36; Chakrabarty, 2007)

0: Pocos <5

1: Muchos 5 +

2: Sin sutura

(A) (CI = 0.33; RI = 0; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

**29. Sutura entre el ceratohial anterior y posterior** (carácter 2; Chakrabarty, 2007)

0: Incompleto

1: Completo

(A) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

### Serie Hioides

**30. Borde posterior del urohial** (Fig. 23) (carácter 12 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Borde irregular

1: Borde recto o sigmoide

2: Borde cóncavo

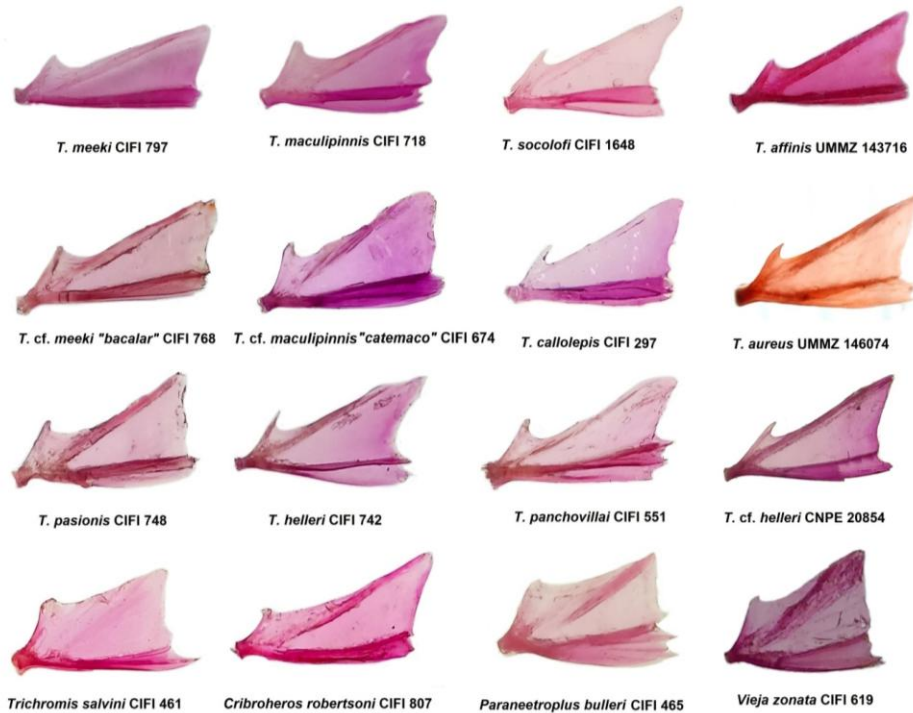
- (A) (CI = 0.5; RI = 0.71; HI = 0.5)  
 (B) (CI = 0.667; RI = 0.8; HI = 0.333)

**31. Borde posterior del opérculo** (Fig. 23) (carácter 12 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

- 0: Sin espinas  
 1: Con espinas alargadas al borde posterior  
 (A) (CI = 0.25; RI = 0.25; HI = 0.75)  
 (B) (CI = 0.25; RI = 0; HI = 0.75)

**32. Convexidad en el borde dorsal del urohial** (Fig. 23) (carácter 12 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

- 0: Sin presencia  
 1: Muy convexo, espina dorsal inclinada paralelamente al borde dorsal  
 2: Convexidad amplia, espina dorsal erecta (recta)  
 (A) (CI = 0.66; RI = 0.87; HI = 0.33)  
 (B) (CI = 0.667; RI = 0.857; HI = 0.33)



**Figura 23.** Hueso urohial de las especies del género *Thorichthys* y grupo externo.

**Región orbital**

**33. Lacrimal** (Fig. 24) (carácter 16; Valencia, 2003)

- 0: Proceso dorsal posterior extendido más allá del límite del borde posterior lateral del lacrimal  
 1: Proceso dorsal posterior no extendido más allá del límite del borde posterior lateral del lacrimal  
 (A) (CI = 0.2; RI = 0.33; HI = 0.8)  
 (B) (CI = 0.25; RI = 0.5; HI = 0.75)

**34. Forma del lacrimal** (Fig. 24) (carácter 15 modificado; Valencia, 2003)

- 0: Cuadrada  
 1: A largado o rectangular  
 2: A largado romboidal



(A) (CI = 0.33; RI = 0.2; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.333; HI = 0.5)

**35. Infraorbitales** (Fig. 24) (propuesta de carácter)

0: Forma alargada de los orbitales y delgados

1: Forma corta de los infraorbitales y ligeramente robustos

(A) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 0; HI = 1)



**Figura 24.** Región orbital de las especies del género *Thorichthys* y grupo externo.

**Esqueleto caudal**

**36. Espina paripurul** (Fig. 25) (carácter 44 modificado; Chakrabarty, 2007. Carácter 59; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Presente

1: Ausente

(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

**37. Epurales** (Fig. 25) (carácter 45; Chakrabarty, 2007)

0: Portando un solo radio de aleta caudal procurrente cada uno (2 en total)

1: Portando varios radios de aleta caudal procurrentes (3 o más en total)

(A) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

**38. Hipurales 1-2, 3-4 complejo caudal** (Fig. 25) (propuesta carácter)

0: Hipurales no fusionados 1-2, 3-4

1: Hipurales ligeramente o completamente fusionados 1-2 o 3-4

(A) (CI = 0.33; RI = 0.5; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.667; HI = 0.5)

### 39. Hipurales Diastema (Fig. 25) (propuesta carácter)

0: Diastema (luz en forma de triángulo) entre el 2do y 3er hipural alcanza el margen del urostilo

1: Diastema (luz en forma de triángulo) entre el 2do y 3er hipural no alcanza el margen del urostilo

(A) (CI = 0.33; RI = 0.33; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.33; RI = 0.33; HI = 0.667)

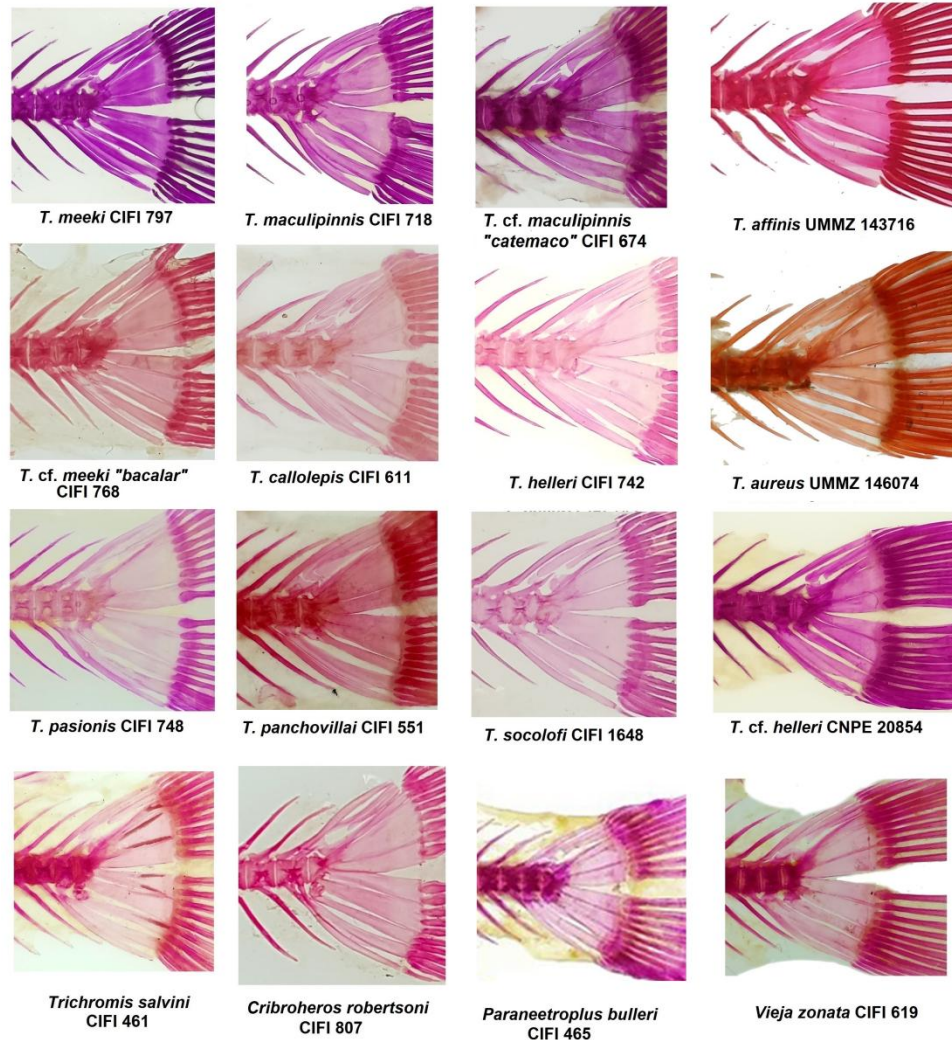


Figura 25. Complejo caudal de las especies del género *Thorichthys* y grupos externo.

### Esqueleto axial

#### 40. Orientación de la primera columna neural (carácter 53; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Retroceso

1: Antrorso

(A) (CI = 0.33; RI = 0.5; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.33; RI = 0.333; HI = 0.667)

#### 41. Numero de vértebras caudales (solo las que tienen espinas hemales) (carácter 57; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Modalmente 12 vértebras caudales

1: Modalmente 13 vértebras caudales

2: Modalmente 14 vértebras caudales o más

(A) (CI = 0.66; RI = 0.5; HI = 0.33)

(B) (CI = 0.667; RI = 0; HI = 0.33)

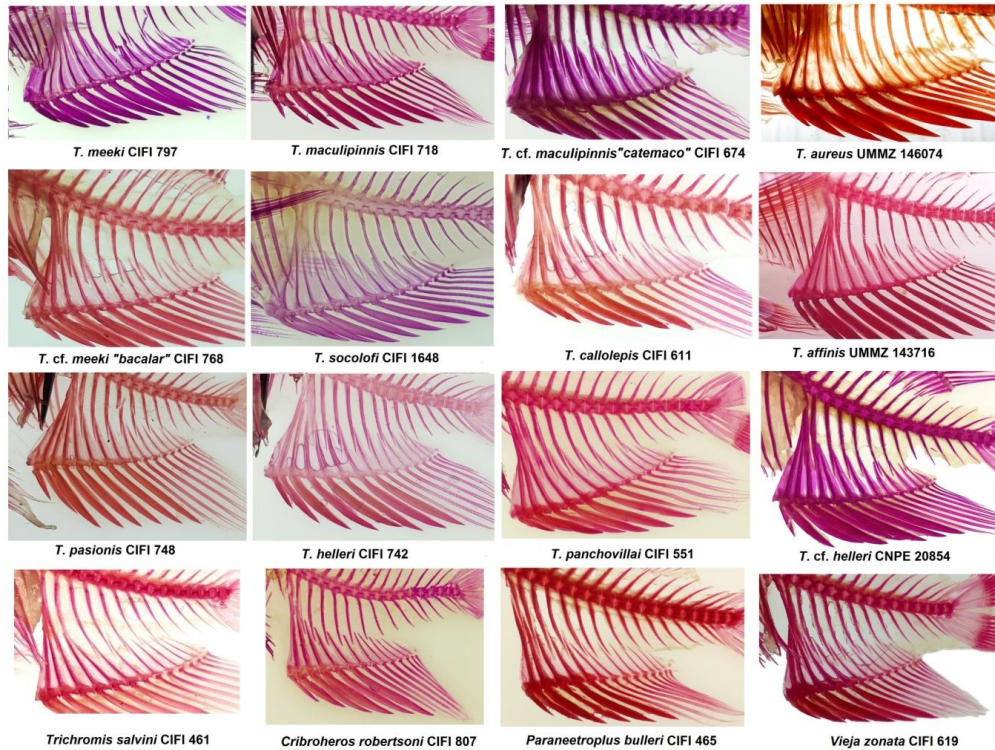
**42. Pterigióforos anales en contacto con la primera columna vertebral hemal** (fig. 26) (carácter 58 modificado; Schmitter-Soto, 2007a)

0: Tres o menos

1: Cuatro o más

(A) (CI = 0.5; RI = 0.5; HI = 0.5)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)



**Figura 26.** Espinas y pterigióforos de la zona anal.

**43. Aspecto rostral del primer elemento predorsal** (carácter 46; Chakrabarty, 2007)

0: Primer predorsal débilmente apuntado rostralmente

1: Fuertemente puntiaguda rostralmente (en forma de gancho)

(A) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

**44. Número de espinas anales** (carácter 48 modificado; Chakrabarty, 2007)

0: Modalmente 7 espinas anales o menos

1: Modalmente 8 espinas anales

2: Modalmente 9 espinas anales

(A) (CI = 0.25; RI = 0.14; HI = 0.75)

(B) (CI = 0.333; RI = 0.3; HI = 0.667)

**45. Número de radios anales** (propuesta de carácter)

0: Modalmente 6 radios anales

1: Modalmente 7 radios anales

2: Modalmente 8 radios anales

- 3: Modalmente 9 radios anales o más  
(A) (CI = 0.6; RI = 0.66; HI = 0.4)  
(B) (CI = 0.75; RI = 0.833; HI = 0.25)

**46. Número de espinas dorsales** (propuesta de carácter)

- 0: Modalmente 15  
1: Modalmente 16 o más  
(A) (CI = 0.25; RI = 0; HI = 0.75)  
(B) (CI = 0.333; RI = 0; HI = 0.667)

**47. Número de radios dorsales** (propuesta de carácter)

- 0: Modalmente 8 radios dorsales  
1: Modalmente 9 radios dorsales  
2: Modalmente 10 radios dorsales o más  
(A) (CI = 0.4; RI = 0.4; HI = 0.6)  
(B) (CI = 0.5; RI = 0.5; HI = 0.5)

**Características externas**

**Color y pigmentación**

**En especímenes *in vivo* y preservados**

**48. Mancha opercular** (carácter 50; Chakrabarty, 2007)

- 0: Ausente  
1: Presente  
(A) (CI = 0.33; RI = 0.5; HI = 0.66)  
(B) (CI = 0.33; RI = 0.5; HI = 0.667)

**49. Mancha humeral dorsalmente en la base de la aleta pectoral** (carácter 51; Chakrabarty, 2007)

- 0: Ausente  
1: Presente  
(A) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)  
(B) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)

**50. Mancha lateral** (Figs. 1, 31)

- 0: Ausente  
1: Presente  
(A) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)  
(B) (CI = 0.5; RI = 0; HI = 0.5)

**51. Línea lateral superior sobre la mancha de la tercera barra lateral** (carácter 52 modificado; Chakrabarty, 2007)

- 0: Línea lateral superior no pasa sobre la mancha lateral  
1: Línea lateral superior pasa sobre el primer tercio superior de la mancha lateral de la tercera barra  
2: Línea lateral superior pasa sobre el ecuador o ligeramente arriba de la mancha lateral de la tercera barra  
(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)  
(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

**52. Mancha en la aleta dorsal** (Fig. 27) (propuesta de carácter)

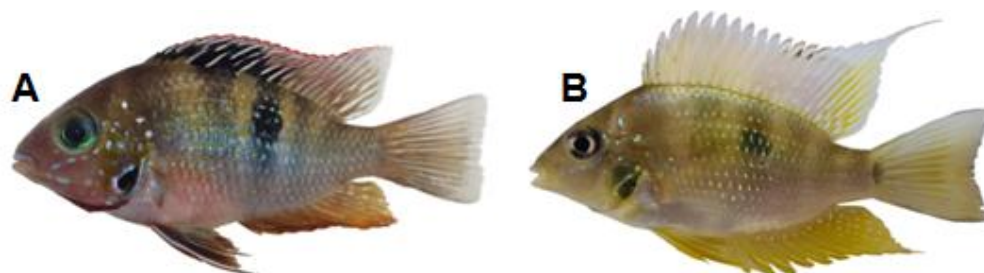
- 0: Ausente



1: Presente, en la base anterior de la aleta (*T. panchovillai*) en ocasiones en el margen dorsal posterior a manera de franja (*T. helleri*), o en la base de la dorsal en posición posterior últimas espinas dorsales y primeros radios; *T. socolofi*) más evidentes en estado adulto o reproductivo)

(A) (CI = 0.5; RI = 0.75; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.75; HI = 0.5)



**Figura 27.** Mancha en la aleta dorsal en *T. panchovillai* (A) y *T. helleri* (B)

**53. Mancha en la aleta anal en posición posterior** (propuesta de carácter)

0: Ausente

1: Ocasionalmente presente intensa en hembras y machos adultos, con motas pequeñas de color azul turquesa brillante (solo en *T. socolofi* en estado adulto, pequeñas manchas tenues en ejemplares juveniles en los radios anales)

(A) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)

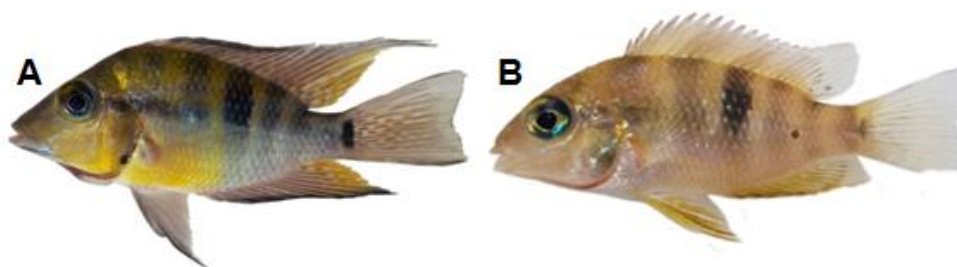
**54. Manchas negras en el origen de las escamas de la línea lateral superior** (Fig. 28) propuesta de carácter)

0: Ausente

1: Presente

(A) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 0; HI = 0)



**Figura 28.** Línea lateral superior con manchas negras en las escamas A) *T. passionis*, B) sin manchas (*T. socolofi*).

**55. Barras verticales en el lateral del cuerpo** (Fig. 29) (carácter 58 modificado; Chakrabarty, 2007)

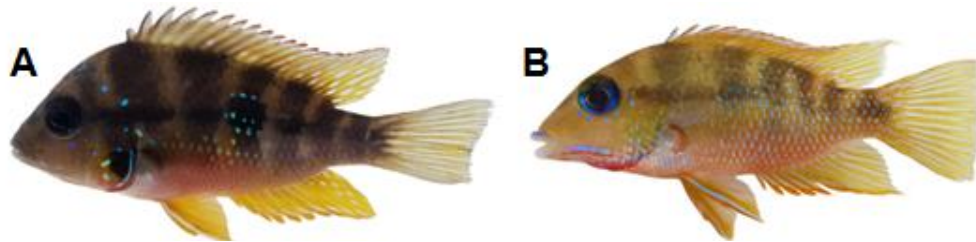
0: Barras verticales ausentes o muy tenues o menor a 5 sin incluir la mancha caudal (*V. zonata* y *P. bulleri*)

1: Barras verticales 6 sin incluir la mancha caudal

2: Barras verticales incompletas entre 8-9, total o parcialmente fusionadas (*T. salvini*)

(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)



**Figura 29.** Seis barras sin incluir la mancha caudal; A) *T. maculipinnis* y B) *T. callolepis*.

**56. Posición de la mancha de la aleta caudal** (carácter 54 modificado; Chakrabarty, 2007)

0: Mancha caudal ausente (*V. zonata*, línea lateral oscura)

1: Cuando está presente en posición dorsal a la línea lateral (*T. salvini*, *C. robertsoni*)

2: Línea lateral a horcajadas (en medio sobre el eje horizontal corporal) cuando está presente (*Thorichthys*)

(A) (CI = 0.66; RI = 0.5; HI = 0.33)

(B) (CI = 0.667; RI = 0.5; HI = 0.33)

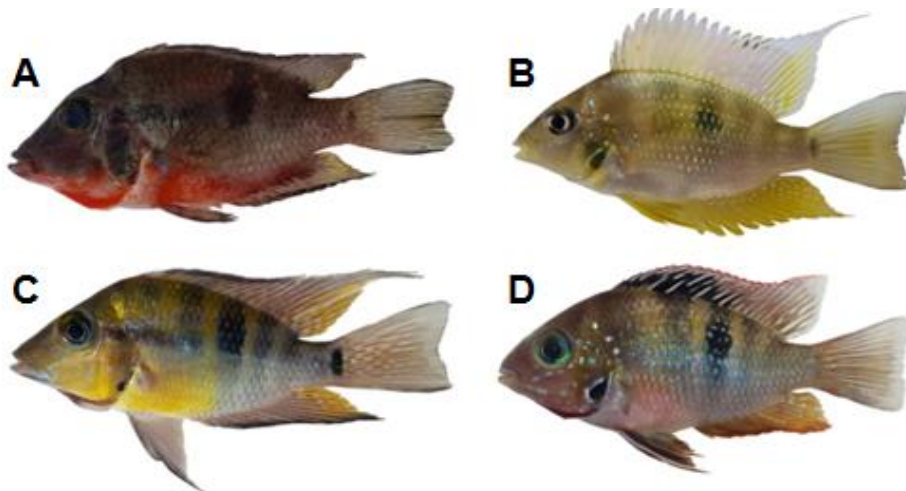
**57. Forma de la mancha caudal** (Fig. 30) (propuesta de carácter)

0: No presente o tenue en forma de un rombo pequeño o diamante

1: Cuando está presente intensa (*T. pasionis*) o ligeramente tenue de forma ovalada

(A) (CI = 0.33; RI = 0.6; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.33; RI = 0.5; HI = 0.667)



**Figura 30.** Mancha caudal difusa ovalada A) *T. meeki*; tenue en forma de diamante B) *T. helleri*; intensa C) *T. pasionis*; o en ocasiones no presente D) *T. panchovillai*, en el género *Thorichthys*.

**58. Línea lateral horizontal** (Figs. 31, 34)

0: Ausente (*P. bulleri*)

1: Línea lateral presente ligeramente oblicua e intensa no formada por franjas verticales, ligeramente por debajo de la línea lateral inferior (*V. zonata*)

2: Línea horizontal presente no por debajo de la línea lateral inferior o acompañada por acompañada por una segunda línea horizontal superior (*C. robertsoni*, *T. salvini*)

3: Línea incompleta en forma de L inversa junto con la mancha lateral u ocasionalmente solo la mancha lateral presente

(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0.0)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0.0)

**59. L inversa** (carácter modificado) (Fig. 31) (Miller *et al.*, 2009)

0: L inversa no presente

1: Incompleto en forma de L inversa junto con la mancha lateral u ocasionalmente solo la mancha lateral presente (en ocasiones *C. robertsoni*)

2: Presente L inversa y una línea horizontal desde el opérculo hasta la mancha hasta la mancha caudal formada por las manchas verticales (enseguida de la mancha más difusa hacia la zona caudal)

(A) (CI = 0.66; RI = 0.87; HI = 0.33)

(B) (CI = 0.667; RI = 0.833; HI = 0.33)

**60. Motas tenues detrás de la mancha lateral** (Fig. 31) (propuesta de carácter)

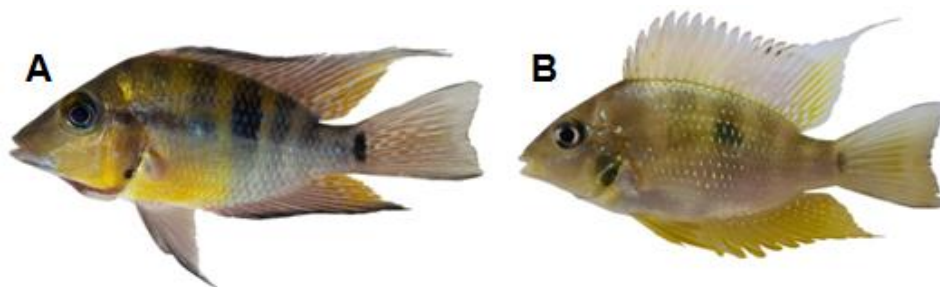
0: Sin mancha lateral

1: Mancha lateral no acompañada por motas oscuras en la cuarta y quinta barra lateral

2: Mancha lateral en ocasiones acompañada por motas tenues en la cuarta barra y quinta barra lateral hacia la base de la caudal

(A) (CI = 0.66; RI = 0.85; HI = 0.33)

(B) (CI = 0.667; RI = 0.8; HI = 0.33)



**Figura 31.** L inversa que acompaña a la mancha lateral A) *T. passionis*; o a veces ausente o difusa B) *T. helleri*.

**61. Mancha lateral con motas iridiscentes** (Fig. 32) (propuesta de carácter)

0: Sin motas iridiscentes sobre la mancha lateral o solo en el margen

1: Con motas iridiscentes generalmente de color azul iridiscente (o variable) sobre la mancha lateral y alrededor

(A) (CI = 0.5; RI = 0.83; HI = 0.5)

(B) (CI = 1; RI = 0.1; HI = 0)

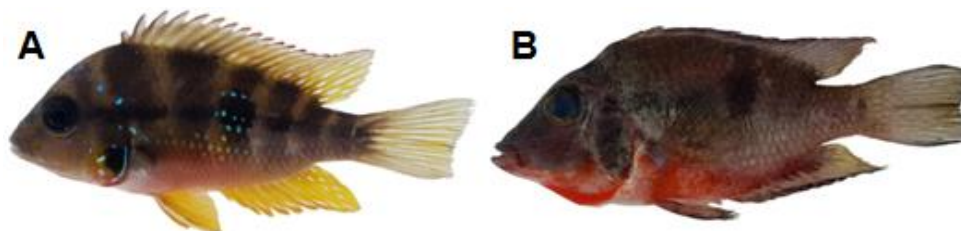
**62. Motas iridiscentes cefálicas** (Fig. 32) (propuesta de carácter)

0: Sin motas iridiscentes en la región cefálica

1: Con motas iridiscentes generalmente azul turquesa o de color variable en la región cefálica

(A) (CI = 0.25; RI = 0.4; HI = 0.75)

(B) (CI = 0.33; RI = 0.6; HI = 0.667)



**Figura 32.** Motas la región cefálica y en la mancha lateral presentes A) *T. maculipinnis*; o ausentes B) *T. meeki*.

**63. Margen de la aleta anal y dorsal** (Fig. 33) (propuesta de carácter)

0: No presenta un margen oscuro en la aleta anal

1: Con margen oscuro en la aleta anal (*T. passionis*) o ligeramente grisáceo (*T. meeki* y *T. affinis*), ocasionalmente también se presenta en la aleta dorsal

(A) (CI = 0.5; RI = 0.8; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.33; RI = 0.6; HI = 0.667)

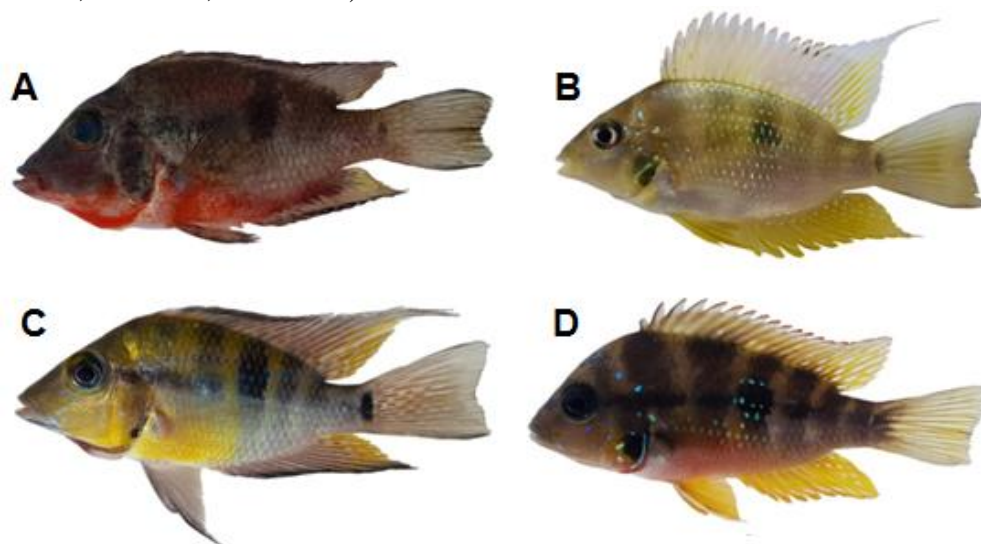
**64. Color de la aleta anal** (Fig. 33) (propuesta de carácter)

0: Coloración hialina, gris o azul

1: Coloración anaranjada, amarilla, al igual que los márgenes

(A) (CI = 0.33; RI = 0.66; HI = 0.66)

(B) (CI = 0.33; RI = 0.66; HI = 0.667)



**Figura 33.** Margen de la aleta anal oscuro o negro, aleta grisácea (grupo “*T. meeki*”: A; *T. meeki* y C; *T. passionis*). Margen y aleta anal de color amarillo-naranja (grupo “*T. helleri*”: B; *T. helleri* y D; *T. maculipinnis*)

**Escamas**

**65. Vaina de escamas presente en la base de la aleta dorsal** (carácter 64 modificado; Chakrabarty, 2007)

0: Ausente

1: Presente

(A) (CI = 0.5; RI = 0.66; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.667; HI = 0.5)

**Región craneal**

**66. Perfil de la cabeza aguda** (carácter 69 modificado; Chakrabarty, 2007)

0: Hueso preorbital angosto o moderado en altura o perfil agudo ausente (*T. salvini*, *C. robertsoni*)

1: Hueso preorbital alto (*Thorichthys*), perfil agudo presente

(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

**Aletas**

**67. Longitud de la aleta pectoral** (carácter 75 modificado; Chakrabarty, 2007)

0: Aleta pectoral corta, no llega al origen de la aleta anal



1: Aleta pectoral sobre llega o sobrepasa el origen de la aleta anal

(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

**68. Longitud de la aleta pectoral sobre la aleta anal** (carácter 75 modificado; Chakrabarty, 2007)

0: Aleta pectoral corta no extendida en la vertical de la base de la 4ta espina anal (*T. callolepis*)

1: Aleta pectoral extendida más allá de la vertical de la base de la 4ta espina anal (resto de congéneres)

(A) (CI = 0.5; RI = 0.75; HI = 0.5)

(B) (CI = 0.5; RI = 0.75; HI = 0.5)

**69. Forma de aleta caudal** (carácter 81 modificado; Chakrabarty, 2007)

0: Aleta caudal (redondeada o subtruncada con lóbulos redondeados (*T. salvini* y *C. robertsoni*))

1: Aleta caudal (truncada, emarginada o lunada con lóbulos puntiagudos (*Thorichthys*))

(A) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

(B) (CI = 1; RI = 1; HI = 0)

**Tabla 4.** Matriz de 69 caracteres usada para el análisis de máxima parsimonia de la distribución de caracteres en cíclidos del género *Thorichthys* y grupos externos.

| Especies / Carácter        | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>O. mossambicus</i>      | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>C. robertsoni</i>       | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| <i>P. bulleri</i>          | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  |
| <i>T. salvini</i>          | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  |
| <i>V. zonata</i>           | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  |
| <i>T. affinis</i>          | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  |
| <i>T. aureus</i>           | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. callolepis</i>       | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  |
| <i>T. helleri</i>          | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. cf. helleri</i>      | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. maculipinnis</i>     | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. cf. maculipinnis</i> | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. meeki</i>            | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  |
| <i>T. cf. meeki</i>        | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <i>T. panchovillai</i>     | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. pasionis</i>         | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <i>T. socolofi</i>         | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  |

| Especies / Carácter   | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 |
|-----------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>O. mossambicus</i> | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>C. robertsoni</i>  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <i>P. bulleri</i>     | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>T. salvini</i>     | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>V. zonata</i>      | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 2  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  |
| <i>T. affinis</i>     | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  |

|                            |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>T. aureus</i>           | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>T. callolepis</i>       | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>T. helleri</i>          | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| <i>T. cf. helleri</i>      | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>T. maculipinnis</i>     | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>T. cf. maculipinnis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>T. meeki</i>            | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>T. cf. meeki</i>        | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>T. panchovillai</i>     | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| <i>T. pasionis</i>         | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>T. socolofi</i>         | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Especies / Carácter        | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 |
|----------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>O. mossambicus</i>      | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>C. robertsoni</i>       | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  | 2  | 1  | 1  | 2  | 0  | 2  |
| <i>P. bulleri</i>          | 1  | 0  | 1  | 0  | 3  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <i>T. salvini</i>          | 2  | 0  | 1  | 0  | 3  | 1  | 2  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 0  |
| <i>V. zonata</i>           | 1  | 0  | 0  | 0  | 2  | 1  | 2  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 3  | 2  | 2  |
| <i>T. affinis</i>          | 1  | 1  | 1  | 2  | 2  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 3  | 2  | 2  |
| <i>T. aureus</i>           | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  |
| <i>T. callolepis</i>       | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 2  | 2  |
| <i>T. helleri</i>          | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 2  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  |
| <i>T. cf. helleri</i>      | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 2  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  |
| <i>T. maculipinnis</i>     | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 2  | 2  |
| <i>T. cf. maculipinnis</i> | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  |
| <i>T. meeki</i>            | 0  | 1  | 1  | 2  | 2  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 3  | 2  | 2  |
| <i>T. cf. meeki</i>        | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 2  | 0  | 0  | 0  | 1  | 2  | 1  | 3  | 2  | 2  |
| <i>T. panchovillai</i>     | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  |
| <i>T. pasionis</i>         | 1  | 1  | 1  | 1  | 2  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 2  | 1  | 3  | 2  | 2  |
| <i>T. socolofi</i>         | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 2  | 0  | 3  | 1  | 1  |

| Especies / Carácter   | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 |
|-----------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>O. mossambicus</i> | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>C. robertsoni</i>  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 0  |
| <i>P. bulleri</i>     | 0  | 0  | 0  | 0  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>T. salvini</i>     | 0  | 0  | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 0  | 0  |
| <i>V. zonata</i>      | 0  | 0  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  |
| <i>T. affinis</i>     | 0  | 1  | 1  | 0  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. aureus</i>      | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. callolepis</i>  | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 0  | 1  |
| <i>T. helleri</i>     | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  |
| <i>T. cf. helleri</i> | 1  | 1  | 0  | 1  | 0  | 1  | 1  | 1  | 1  |

|                            |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>T. maculipinnis</i>     | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. cf. maculipinnis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. meeki</i>            | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. cf. meeki</i>        | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. panchovillai</i>     | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. pasionis</i>         | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| <i>T. socolofi</i>         | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |

## ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y DELIMITACIÓN DE ESPECIES

Con la matriz obtenida (Tabla 4) y la polarización de caracteres mediante el método del grupo externo, se obtuvo una filogenia de las especies validas y afines del género *Thorichthys*. Esta filogenia presenta valores del soporte de Bremer a partir de 1,696 árboles y un índice de bootstrap de 10,000 réplicas (Fig. 34). Se obtuvo una filogenia con un soporte del 65% en los valores de bootstrap para el género *Thorichthys* (nodo 28), 45% para el grupo “*T. meeki*” (nodo 29) y 39% para el grupo “*T. helleri*” (nodo 21) (Fig. 34).

La filogenia obtenida muestra un valor de índice de retención (RI) de 0.5751. En el se encuentran para los siguientes caracteres un valor de 0 o de retención nula; carácter 9, 12, 29, 49 (sinapomorfía o autapomorfía de *P. bulleri*, *T. salvini* y *C. robertsoni*), mismo valor (RI=0) que presentan los caracteres 2, 4, 12, 28 los cuales son compartidos entre *T. cf. helleri*, *T. maculipinnis*, *T. cf. maculipinnis*, *T. cf. meeki* y *T. socolofi*. Por su parte, los caracteres 35, 46, 53, 54 son apomorfías de *T. meeki*, *T. helleri*, *T. socolofi* y *T. pasionis*, los caracteres 18, 37, 43, 50 (RI=0) son compartidos entre diferentes linajes. Este índice (RI) que reduce el sesgo debido a la autapomorfía, es alto cuando los cambios de estado ocurren predominantemente en los nodos internos y bajo cuando los cambios están concentrados en ramas pertenecientes a taxones terminales. El RI tiene la ventaja de que no es sensible a los caracteres no informativos, autapomorfías o sinapomorfías (Farris, 1989). La longitud del árbol en la filogenia de la figura 34 es de 206 pasos.

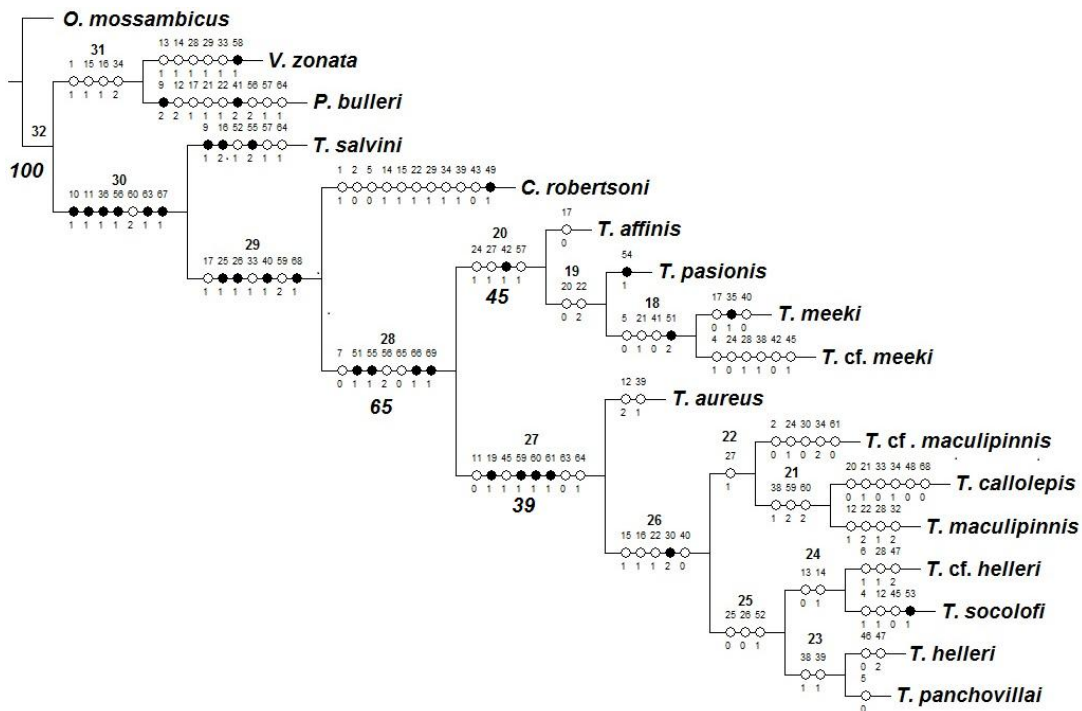
El carácter 9 (*P. bulleri* y *T. salvini*), 10, 19, 36, 49 (*C. robertsoni*), 35 y 51 (*T. meeki*), 53 (*T. socolofi*), 54 (*T. pasionis*), 55, 58 (*V. zonata*), 66, 67 y 69, presentan un valor de 0 para el índice de homoplasia (HI) siendo apomorfías o sinapomorfías para las especies mencionadas. El árbol obtenido presenta un índice de homoplasia (HI) de 0.5631.

El índice de consistencia (CI) estima la cantidad de sinapomorfías, por lo que valores iguales a 1 indican ausencia de homoplasia, el cual tiende a aumentar de acuerdo al número de autapomorfías,

los árboles con un CI entre 0.25 a 0.39 reflejan una elevada cantidad de homoplasia (López-Caballero y Pérez-Suárez, 1999). En el caso de la filogenia de las especies válidas el índice es de 0.4369, de los cuales 26 caracteres utilizados tienen valores del índice de consistencia por debajo de 0.39 (Fig. 34)

Solo el 42% (29 caracteres) del total de caracteres utilizado muestran un índice de retención (RI) mayor a 0.6 lo que estaría indicando un nivel bajo de homología (sinapomorfías) para el caso de esta primera filogenia (Fig. 34).

Los resultados indican que el género *Thorichthys* es un grupo monofilético, apoyado por siete caracteres, tres de ellos como homoplásicos con respecto a *O. mossambicus* (especies con todos los caracteres en estado 0 para enraizar el árbol): carácter 56 (posición de la mancha caudal), carácter 7 (5 poros a lo largo del canal sensorial mandibular) y carácter 65 (sin vaina de escamas presente en la base de la aleta dorsal), estos dos últimos son sinapomórficos para el género *Thorichthys*. Además de cuatro caracteres propios de las especies de *Thorichthys* (sinapomórficos), carácter 51 (línea lateral superior sobre la mancha de la tercera barra lateral), carácter 55 (6 franjas en el lateral del cuerpo), carácter 66 (perfil de la cabeza alto) y carácter 69 (aleta caudal truncada) (Fig. 34)



**Figura 34.** Filogenia de las especies válidas y afines del género *Thorichthys* (*T. cf. helleri*, *T. cf. maculipinnis* y *T. cf. meeki*) polarizadas con grupos externos *O. mossambicus*, *C. robertsoni*, *T. salvini*, *P. bulleri*, y *V. zonata*, a partir del criterio de optimización de Máxima Parsimonia: único

árbol obtenido de la búsqueda tradicional en software TNT. Longitud del árbol = 206, CI = 0.4369, RI = 0.5751, HI = 0.5631. Los círculos negros indican apomorfías (sinapomorfías o autapomorfías), los círculos blancos muestran homoplasias. Números en cursivas muestra el porcentaje de bootstrap. Números de nodo en la parte superior de los caracteres.

La lista de sinapomorfías se obtuvo a partir de la descripción de árboles del software Winclada (Nixon, 2002). Las sinapomorfías estrictas se muestran en negritas y subrayadas indicadas por el número de carácter solo para el conjunto de especies del género *Thorichthys* (Fig. 34).

*C. robertsoni*: 1, 2, 5, 14, 15, 22, 29, 34, 39, 43, 49

*P. bulleri*: 9, 12, 17, 21, 22, 41, 56, 57, 64

*T. salvini*: 9, 52, 55, 57, 64

*V. zonata*: 13, 14, 28, 29, 33, 58

*T. affinis*: 17

*T. aureus*: 12, 39

*T. callolepis*: **20**, 21, 33, 34, **48, 68**

*T. helleri*: **46**, 47

*T. cf. helleri*: **6**, 28, 47

*T. maculipinnis*: 12, 22, 28, **32**

*T. cf. maculipinnis*: 2, 24, **30**, 34, **61**

*T. meeki*: 17, **35**, 40

*T. cf. meeki*: 4, 24, 28, **38, 42**, 45

*T. panchovillai*: 5

*T. pasionis*: **54**

*T. socolofi*: 4, 12, 45, **53**

Se reconocen dos grupos en el género: el grupo "*T. meeki*" (nodo 20) (Fig. 34) contiene a tres especies validas, *T. affinis*, *T. pasionis*, *T. meeki* y a una especie afín *T. cf. meeki*. Soportado por cuatro caracteres, tres homoplásicos y uno sinapomórfico (carácter 42: pterigióforos anales en contacto con la primera columna vertebral hemal), *T. affinis* presenta una homoplasia (carácter 17). *T. pasionis* muestra una autapomorfía (carácter 54: manchas negras en el origen de las escamas de la línea lateral superior).

Para el caso de *T. meeki* y *T. cf. meeki* de la laguna de Bacalar, existen tres homoplasias y una sinapomorfía (carácter 51: línea lateral superior que recorre el ecuador o la parte central de la mancha de la mancha lateral) a diferencia del resto de las especies la cual pasa sobre el primer tercio superior del área que abarca la mancha lateral. Además, *T. meeki* presenta una autapomorfía indicada por el carácter 35 la cual se refiere a la forma del hueso cuadrado elongado o rectangular y el conjunto de huesos infraorbitales más robustos o anchos que el resto de sus congéneres (Fig. 24).

Hay diferencias entre *T. meeki* y *T. cf. meeki* en cuanto a la coloración lateral, siendo en la primera especie de color grisáceo a oscuro al igual que las aletas impares (dorsal, anal y caudal) con una

franja negra en la aleta dorsal ligeramente intensa. En *T. cf. meeki* “bacalar” la coloración es de azul turquesa brillante, con motas de la misma tonalidad a manera de líneas horizontales en las aletas dorsal y anal, las aletas son coloración azul-grisácea con tonos anaranjados. La mancha lateral de la tercera franja esta orlada de una coloración azul turquesa de igual manera que la mancha oscura del opérculo a diferencia de *T. meeki* que no presenta tales ornamentaciones. Con respecto a la coloración de la región ventral, gular y membranas branquiostegas de tonos rojos en *T. meeki* y de color salmón en *Thorichthys cf. meeki*. En cuanto a la merística, *T. meeki* presenta modalmente 16 espinas dorsales vs en *T. cf. meeki* con 15, la aleta anal con 9 espinas vs 8, mayor cantidad de branquiespinas 16-17 vs 15 y mayor cantidad de escamas longitudinales hasta 33 vs 28 respectivamente (Figs. 1, 11, 12; Tabla 4).

El grupo “*T. helleri*” (nodo 27) presenta cuatro homoplasias y cuatro sinapomorfías (carácter 19, margen anterior del opérculo) y 59, 60 y 61, que corresponden a la coloración distintiva de este grupo a la forma de la mancha lateral y motas posteriores, franja horizontal (L inversa) y manchas iridiscentes sobre el cuerpo.

*Thorichthys aureus* es la especie que muestra una primera divergencia con respecto a las demás especies del género, en ella presenta dos homoplasias (carácter 12 y 39), posteriormente se forma un grupo con el resto de las especies (nodo 26) donde se reconoce una sinapomorfía (carácter 30: borde posterior del urohial cóncavo). Así mismo, es evidente dos agrupaciones, la primera correspondiente a *T. callolepis*, *T. maculipinnis* y *T. cf. maculipinnis* (Fig. 34).

Para el caso de *T. callolepis* presenta dos autapomorfías para el género *Thorichthys*; carácter 48 (ausencia de mancha opercular) y carácter 68 (longitud de la aleta pectoral corta que no llega más allá de la 4 espina de la aleta anal) ambos caracteres son homoplásicos con *C. robertsoni*, *P. bulleri* y *V. zonata* para el primer caso y *T. salvini*, *P. bulleri* y *V. zonata* para el segundo (Fig. 34).

La segunda agrupación formada por *T. helleri*, *T. cf. helleri*, *T. panchovillai* y *T. socolofi* (nodo 25) presenta una sinapomorfía correspondiente al carácter 52 (mancha oscura en la aleta dorsal) la cual es homoplasia con *T. salvini* en donde esta característica es variable. En *T. socolofi* hay una autapomorfía señalada por el carácter 53 (mancha oscura en la aleta anal en posición posterior) (Fig. 34).

De manera complementaria, se obtuvo un segundo cladograma donde solo se incluyen a las especies válidas a partir de la misma matriz de caracteres (Tabla 4; Fig. 35).



se forman dos clados para el resto del grupo (nodo 20), uno por *T. helleri*, *T. panchovillai* y *T. socolofi* el cual esta soportado por tres características sinapomórficas dentro del género *Thorichthys* y son homoplásicas con alguna de las especies de cíclidos utilizadas como grupos externos, las cuales hacen referencia al carácter 25 y 26 (forma de la dentición de la placa faríngea inferior) y la presencia de la mancha oscura característica de la aleta dorsal (carácter 52) la cual varía en su posición en cada uno de los terminales (Fig. 35).

El otro clado, se forma por *T. callolepis*, *T. maculipinnis*, el cual esta soportado por el carácter 27 (dientes aglomerados en la fila central de la placa faríngea inferior), característica que es homoplásica (fig. 35). El grupo *meeki* (*T. affinis*, *T. meeki* y *T. pasionis*) es definido por tres sinapomorfías (carácter 24, 42, 44) referentes a la cantidad de dientes de las hileras centrales de la placa faríngea, pterigióforos anales en contacto con la espina hemal y número de espinas anales.

### ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

Adicional a los 367 registros consultados en las colecciones de referencia, se revisaron 545 registros a partir de bases de datos de la UMMZ, MCZ, AMNH, CINVSTAV; Unidad Mérida (CINV-NEC) y La Colección de Peces de ECOSUR, Unidad Chetumal (ECO-CH-P) (Tabla 5) (Anexo 2). Se realizó búsqueda en literatura donde se obtuvieron 126 registros georeferenciados, además se complementó con información de 48 secuencias moleculares georeferenciadas Řičan *et al.* (2016) (Anexo 3). A partir de los registros se elaboró un mapa de las ocurrencias de cada una de las especies a lo largo de su distribución (Fig. 36; Anexo 1, 2, 3).

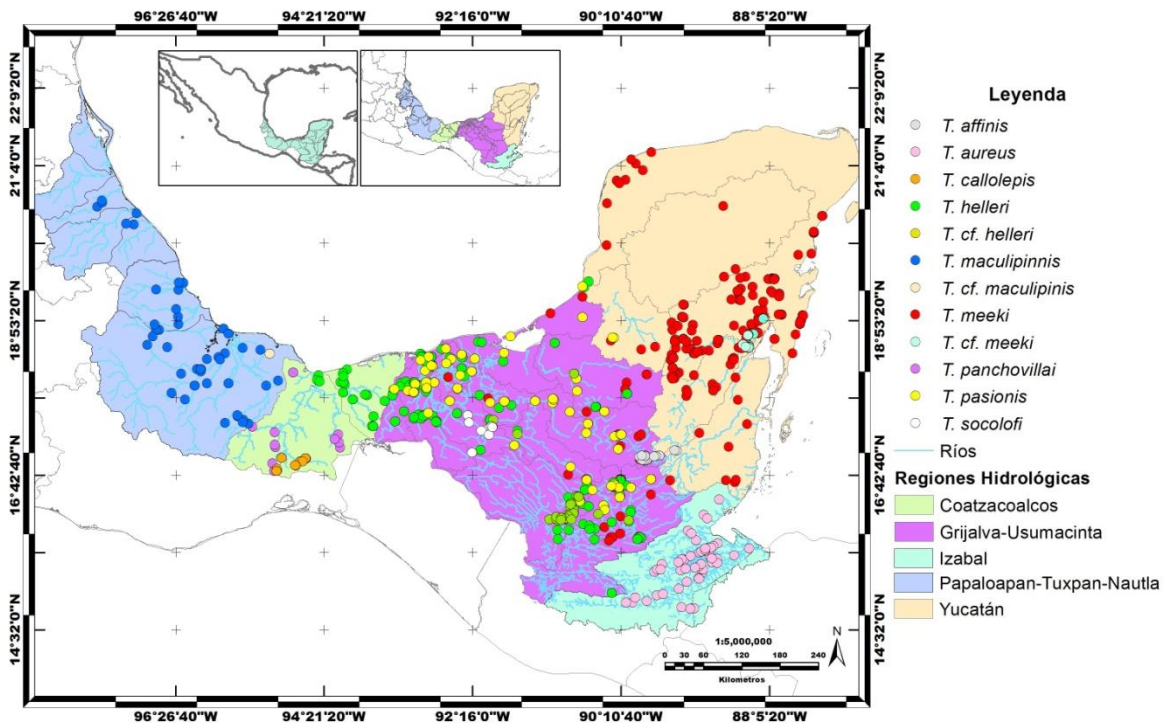
**Tabla 5.** Número de registros consultados en bases de datos de colecciones ictiológicas.

| Especies               | Bases de datos |          |     |          |      |
|------------------------|----------------|----------|-----|----------|------|
|                        | UMMZ           | CINV-NEC | MCZ | ECO-CH-P | AMNH |
| <i>T. affinis</i>      | 26             |          | 1   |          |      |
| <i>T. aureus</i>       | 43             |          |     |          | 1    |
| <i>T. callolepis</i>   | 1              |          |     |          |      |
| <i>T. helleri</i>      | 59             | 1        | 3   | 1        |      |
| <i>T. maculipinnis</i> | 26             |          |     |          |      |
| <i>T. meeki</i>        | 23             | 64       | 5   | 244      |      |
| <i>T. panchovillai</i> | 4              |          |     |          |      |
| <i>T. pasionis</i>     | 39             |          |     |          |      |
| <i>T. socolofi</i>     | 4              |          |     |          |      |
| <b>Total</b>           | 225            | 65       | 9   | 245      | 1    |



Se reconoce a *T. maculipinnis* (círculos azules) como la especie cuya distribución es el límite septentrional del género, confinada originalmente a la cuenca del Río Papaloapan y posteriormente se registro su traslocación en la cuenca Tuxpan-Nautla (Fig. 36). Así mismo, esta especie se encuentra en la cuenca del Río Balsas, principalmente en el Río Amacuzac, a causa de su introducción con motivo de su reproducción y comercialización en acuicultura (Fig. 41).

*Thorichthys callolepis* es una de las especies cuya distribución es de la menos amplias del género, presente solo en la cuenca superior del Río Coatzacoalcos y tributarios, en el estado de Oaxaca (círculos naranjas) (Figs. 36, 39). Habita de manera simpátrica con *T. panchovillai*, especie la cual tiene un área de distribución más amplia en el Río Uxpanapa (Figs. 36, 43), a partir de registros de literatura se ha detectado su presencia en la cuenca inferior del Río Coatzacoalcos (círculos morados). *Thorichthys socolofi* es la especie cuya distribución es de las más restringidas del género, la cual está confinada a la subcuenca del Río Tulijá en la cuenca inferior del río Grijalva en Chiapas (círculos blancos) (Figs. 36, 45).



**Figura 36.** Mapa del área de distribución y ocurrencias de las especies validas y afines del género *Thorichthys* en México, Belice, Guatemala y Honduras.

La distribución de *T. affinis* principalmente se encuentra en el Petén Guatemalteco (Lago Petén y cuerpos de agua asociados) dentro de la región del Usumacinta y hay registros de su presencia en la cuenca del Río Hondo aunque es dudosa. Así mismo, especie se ha registrado en el estado de

Tabasco (Río San Pedro) sin embargo es necesario verificar para corroborar su presencia en esta área (círculos grises) (Figs. 36, 37).

La especie que presenta la distribución más amplia del grupo es *T. meeki* al encontrarse en diversos cuerpos acuáticos a lo largo de la península de Yucatán (círculos rojos), al sur en Belice cuyo límite es la cuenca de River Monkey, hacia el este en el Grijalva-Usumacinta, el registro más norteño es en el estado de Veracruz, en la cuenca del Río Tonalá. Así mismo, hay una especie afín, *T. cf. meeki*, que se encuentra restringida al sistema lagunar del Río Hondo (Laguna de Bacalar, Los Milagros) (círculos azul celeste) (Figs. 36, 42).

*Thorichthys helleri* y *T. passionis* se encuentran presentes en el sistema Grijalva-Usumacinta siendo más frecuente encontrar a la primera especie al este de la región (círculos verdes) y a *T. passionis* al oeste, esta última especie ocasiones se encuentra de manera simpátrida con poblaciones de *T. meeki* al este de la península de Yucatán (círculos amarillos) (Figs. 36, 44).

Las ocurrencias de *T. aureus* muestran su dominancia en la región del Izabal-Polochic-Motagua en Guatemala, esta especie es el límite austral del género, al detectarse en la cuenca de Río Motagua al norte de Honduras (círculos rosas) (Figs. 36, 38).

## DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

A partir de las ocurrencias obtenidas de bases de colecciones, bases de datos y literatura se actualizó la distribución de las especies.

### *Thorichthys affinis*

**Distribución:** La distribución de *T. affinis* comprende la región del Petén, principalmente en el Lago Peten Itzá, Yaxhá y lagunas cercanas como Laguna Perdida, Sacpuy, Petenxil, Quex, Salpetén, Macanche, Sacnab (Deevey *et al.*, 1980; Barrientos-Contreras, 2015), Lago Yaxhá en la cuenca del Río Mopán (Barrientos *et al.*, 2015a), la cuenca del Río San Pedro-Candelaria en la región del Balancán, Tabasco, México, cuenca superior del Usumacinta (Castillo-Domínguez, 2011; Elías *et al.*, 2020). Se tiene un registro en el Río Hondo en Quintana Roo (Schmitter-Soto, 1998; Miller *et al.* 2009), sin embargo los estudios recientes no han señalado su presencia en la cuenca (Ruiz-Cauich, 2011; López-Vila *et al.*, 2014) (Fig. 37).

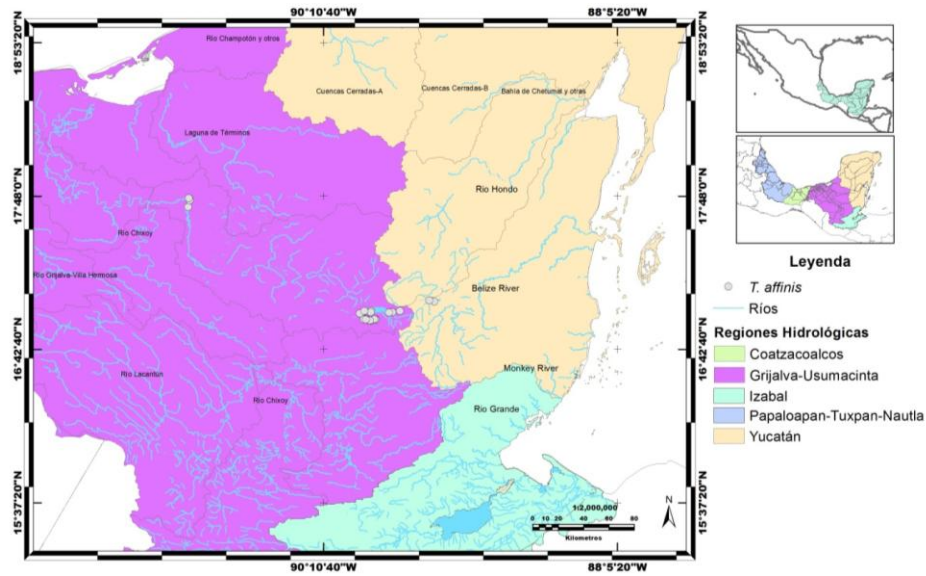


Figura 37. Distribución de *Thorichthys affinis*.

### *Thorichthys aureus*

**Distribución:** Desde el Río Grande en Belice hacia el sur en Moho River, Temash River, Río Sarstún, (Elías *et al.*, 2020). Con amplia distribución en los ríos de la cuenca de Polochic-Izabal principalmente en Lago Izabal, en el Río Polochic-Cahabón, Guatemala y cuenca del Río Motagua, Honduras (Miller, 1907; Bussing, 1976; Greenfield y Thomerson, 1997; Stawikowski y Werner., 1998; Pérez-Alvarado *et al.*, 2005; Matamoros *et al.*, 2009; Elías *et al.*, 2020) (Fig. 38).

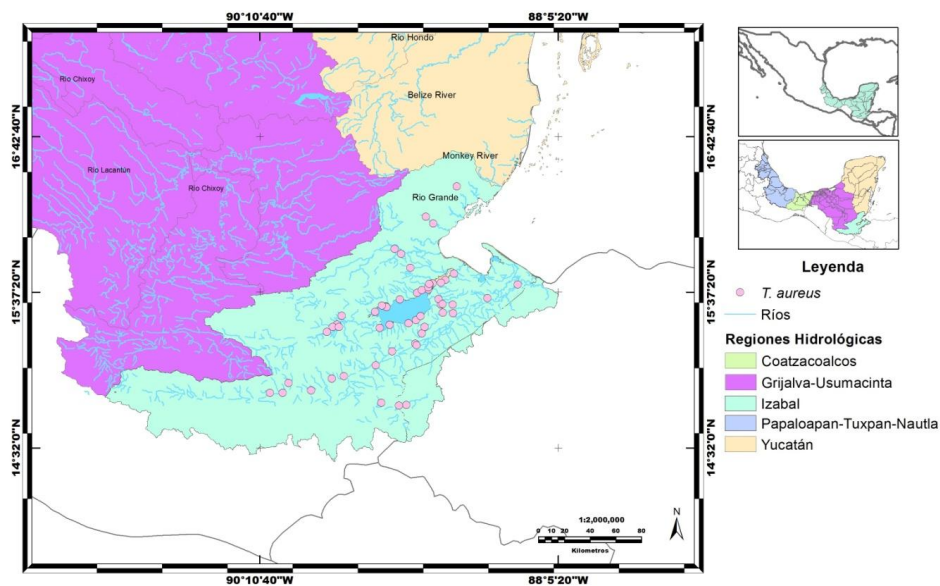
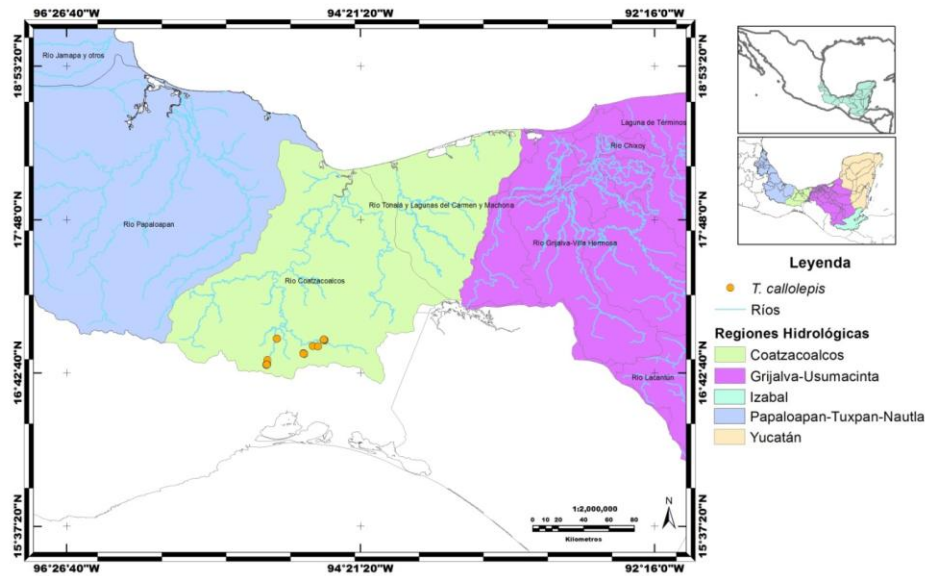


Figura 38. Distribución de *Thorichthys aureus*.

### *Thorichthys callolepis*

**Distribución:** Cuenca superior del Río Coatzacoalcos, Río Almoloya, Santo Domingo Petapa, Río Malatengo (Regan 1904; Miller *et al.*, 2009). En Santa María Petapa y Río El Ajal, El Barrio de la Soledad. En el Río El Corte, Escolapa, El Pinal, Negro, Los Milagros, Santa María Chimalapa, Oaxaca (López-Segovia, 2018; López-Segovia y Del Moral-Flores, 2019) (Fig. 39).



**Figura 39.** Distribución de *Thorichthys callolepis*.

### *Thorichthys helleri*

**Distribución:** Cuenca del Río Tonalá, región Coatzacoalcos. Cuenca inferior del Río Grijalva (Peñitas, Tabascal, Teapa), cuenca de Grijalva-Villahermosa, cuenca de la Laguna de Términos, Río San Pedro-Candelaria, cuenca superior del Río Usumacinta (Río Lacantún, Chixoy y La Pasión). Al este de la península de Yucatán hasta la cuenca del Río Champotón, así mismo hasta la ecorregión de Lachúa en Cobán, Verapaz y Parque Nacional Laguna del Tigre (Río San Pedro, Chocop y Candelaria) Guatemala (Granados, 2001; Barrientos *et al.*, 2000; Miller *et al.*, 2009; Morales-Navarro, 2015; Elías *et al.*, 2020) (Fig. 40).

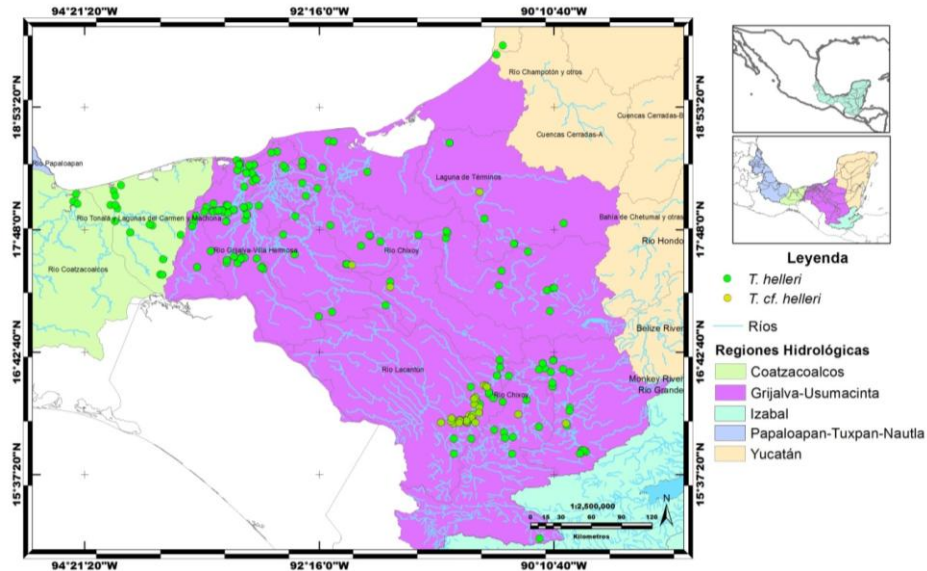


Figura 40. Distribución de *Thorichthys helleri* (puntos verdes) y *T. cf. helleri* (puntos verde olivo).

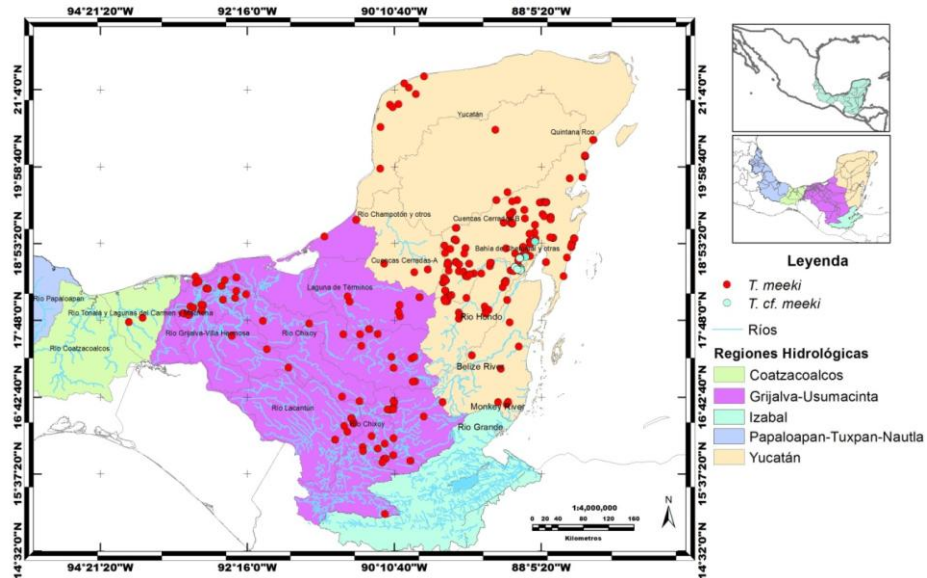
### *Thorichthys maculipinnis*

**Distribución:** En la región del Río Papaloapan en los estados de Oaxaca y Veracruz. Hay registros de su traslocación en las cuencas del Río Cazones, Tecuantepec-Apulco y Solteros (De la Maza-Benignos 2014). Además de ocurrencias en el Río Tecolutla, Chachalacas, Antigua, Jamapa, Conjunto y Blanco Otapa, Blanco, Tonto, Papaloapan, San Juan (Miller y Taylor, 1984; Obregón-Barboza, 1990; Obregón-Barboza *et al.*, 1994; Artigas-Azas, 2000; Miller *et al.*, 2009). Se encuentra confinada a la región hidrológica del Río Papaloapan-Tuxpan-Nautla (Miller *et al.*, 2009). Como especie traslocada se encuentra en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH) en el sistema hidrológico Chontalcoatlán-Amacuzac, región hidrológica del Río Balsas en la vertiente del Pacífico, debido a su introducción como parte de las actividades de cultivo de peces de ornato en el estado de Morelos y Guerrero (Mejía-Mojica *et al.*, 2012, 2014; Franco-Archundia *et al.*, 2018; Mejía-Mojica, 2018) (Fig. 41). La población de *T. cf. maculipinnis* “catemaco” está restringida al Lago de Catemaco, Veracruz.





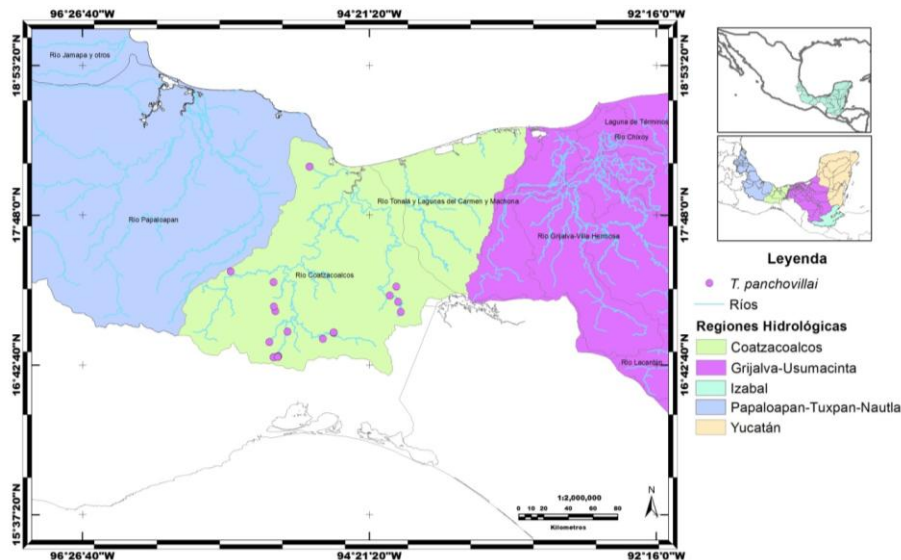
Quintana Roo (Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez, 1996; Gamboa-Pérez y Schmitter-Soto, 1999; Elías *et al.*, 2020) (Fig. 42).



**Figura 42.** Distribución de *Thorichthys meeki* (puntos rojos) y *T. cf. meeki* “bacalar” (puntos azul turquesa).

### *Thorichthys panchovillai*

**Distribución:** Cuenca superior del Río Coatzacoalcos, Río Almoloya, localidad de El Ajal, Estación Almoloya, Guivicía, Santa María Petapa; Río Petapa, Matías Romero Avendaño (Del Moral-Flores *et al.*, 2017). Río El Corte y Negro, Santa María Chimalapa, Oaxaca. Río Uxpanapa, Poblado 12 La Horqueta, Poblado 13 Colonia del Valle, Poblado 14, Uxpanapa, Veracruz (López-Segovia, 2018) (Fig. 43).



**Figura 43.** Distribución de *Thorichthys panchovillai*.





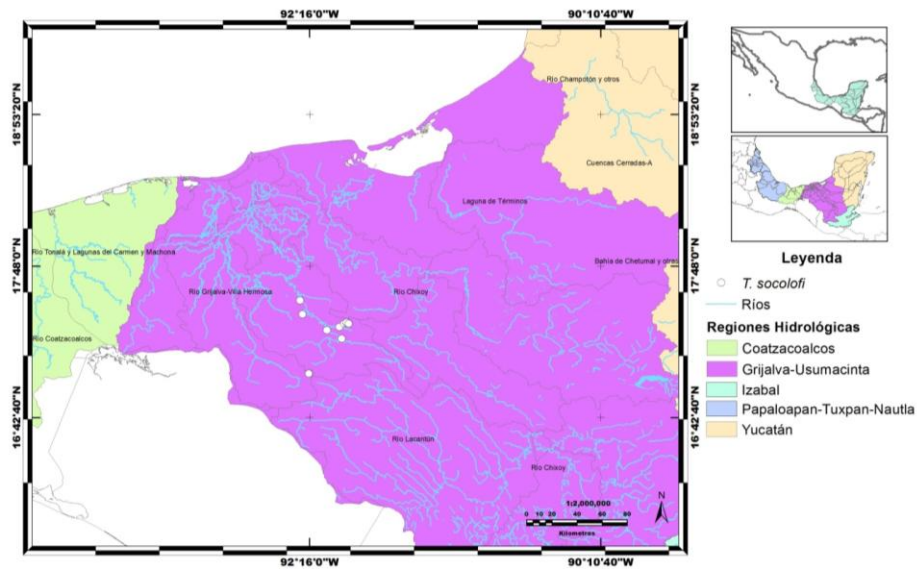


Figura 45. Distribución de *Thorichthys socolofi*.

### BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA

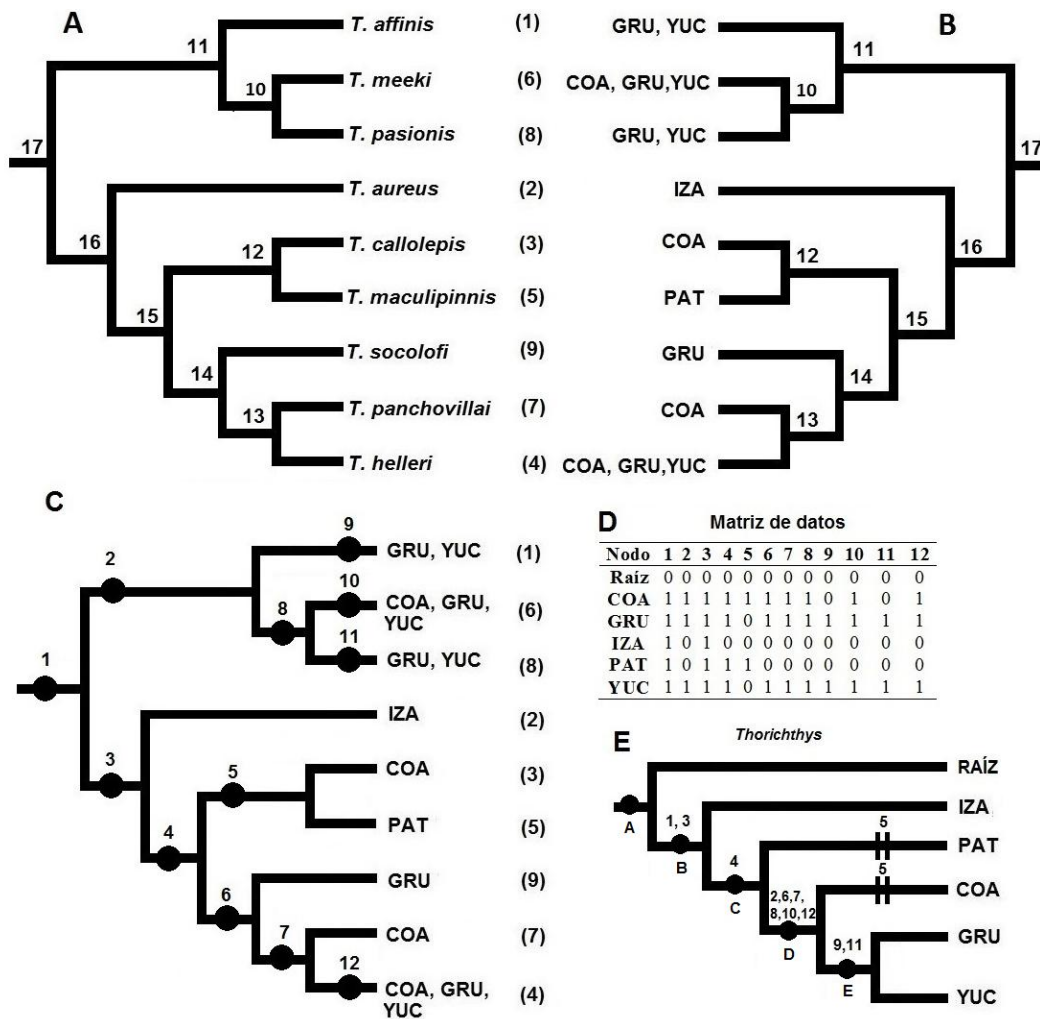
Con la información generada se procedió a construir una matriz de distribución de áreas definidas por regiones hidrológicas (Fig. 36; Tabla 6). Esta información se complemento con el árbol filogenético del género (Figs. 34, 35) en la cual se sustituyeron las especies por las áreas de distribución para construir un cladograma taxonómico de áreas (Morrone y Escalante, 2016b) (Fig. 46).

Tabla 6. Matriz de áreas (regiones hidrológicas) de presencia-ausencia analizada de especies validas y afines del género *Thorichthys*.

| Regiones hidrológicas de México | Especies          |                  |                      |                   |                        |                 |                        |                    |                    |
|---------------------------------|-------------------|------------------|----------------------|-------------------|------------------------|-----------------|------------------------|--------------------|--------------------|
|                                 | 1                 | 2                | 3                    | 4                 | 5                      | 6               | 7                      | 8                  | 9                  |
|                                 | <i>T. affinis</i> | <i>T. aureus</i> | <i>T. callolepis</i> | <i>T. helleri</i> | <i>T. maculipinnis</i> | <i>T. meeki</i> | <i>T. panchovillai</i> | <i>T. pasionis</i> | <i>T. socolofi</i> |
| A. Coatzacoalcos (COA)          | 0                 | 0                | 1                    | 1                 | 0                      | 1               | 1                      | 0                  | 0                  |
| B. Grijalva-Usumacinta (GRU)    | 1                 | 0                | 0                    | 1                 | 0                      | 1               | 0                      | 1                  | 1                  |
| C. Izabal (IZA)                 | 0                 | 1                | 0                    | 0                 | 0                      | 0               | 0                      | 0                  | 0                  |
| D. Papaloapan-Tuxpan (PAT)      | 0                 | 0                | 0                    | 0                 | 1                      | 0               | 0                      | 0                  | 0                  |

|                  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| E. Yucatán (YUC) | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
|------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|

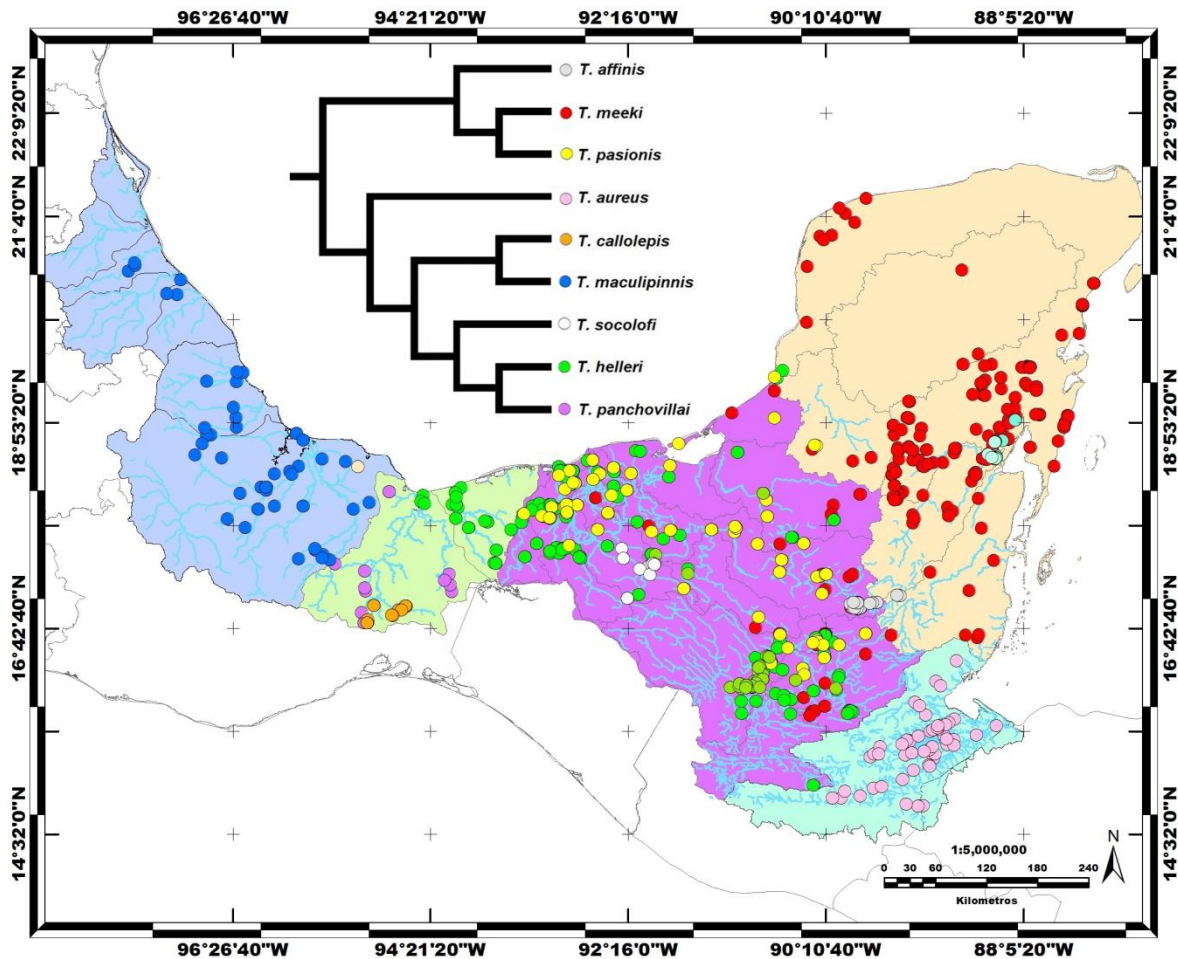
El cladograma resuelto de áreas necesitó tres pasos extra (especies ubicadas más de una vez en el árbol) y dos paso óptimos (especies ubicadas una sola vez) para explicar el patrón de distribución (Fig. 46); se mostró que las relaciones entre las áreas se pueden conservar a partir de la filogenia obtenida, en la cual hay monofilia para explicar la vicarianza (Fig. 35). El área ancestral corresponde a la región de Yucatán indicada por la presencia de una especie de *T. meeki* (no. 6), y algunas ocurrencias de *T. affinis* (no. 1), *T. helleri* (no. 4) y *T. pasionis* (no. 8) (Fig. 46 D, nodo 16).



**Figura 46.** Reconstrucción obtenida a partir de la biogeografía cladística, A) Cladograma taxonómico del género *Thorichthys*; B) Cladograma taxonómico de áreas; C) Obtención de cladograma general usando el análisis de parsimonia de Brooks; D) Matriz de datos; E) Cladograma general de áreas bajo el supuesto (0). Las especies corresponden a los números entre paréntesis,

áreas de distribución mediante siglas ( COA, GRU, IZA; PAT, YUC), números en el cladograma C para los nodos y taxones de distribuidos ampliamente.

Con los resultados se asumió un primer proceso de dispersión, posteriormente la vicarianza *a priori* para resolver los problemas de linajes simpátricos, seguido de una explicación *a posteriori* por dispersión y vicarianza de aquellas especies presentes en las cuencas superiores del Río Grijalva y Usumacinta (centro de diversificación del género), para las especies *T. affinis*, *T. helleri* y *T. socolofi*. En la península de Yucatán (*T. meeki* y *T. pasionis*) e Izabal (*T. aureus*), a la par de eventos de dispersión y vicarianza en las cuencas superiores del Coatzacoalcos donde se encuentran *T. callolepis*, *T. panchovillai* así como en el extremo norte para *T. maculipinnis* como límite de la distribución del género (Fig. 47).



**Figura 47.** Distribución y filogenia del género *Thorichthys* en Mesoamérica.

De manera complementaria, se utilizó la filogenia del género *Vieja*, así como ocurrencias y áreas de distribución (Fig. 48; Tabla 7) para un construir un mapa de distribución y un cladograma resuelto

de áreas, ya que este grupo tiene una distribución similar a *Thorichthys*. Posteriormente se empleó el método de árboles reconciliados en ambos géneros para compararlos (Figs. 46, 49, 50).

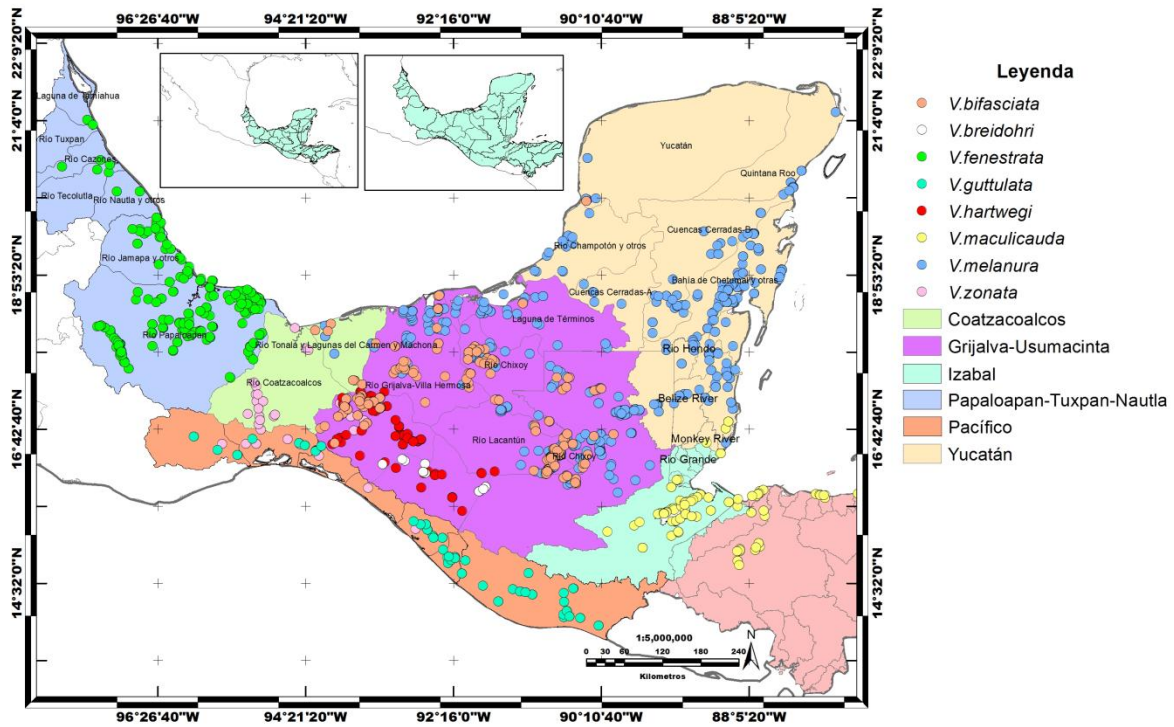
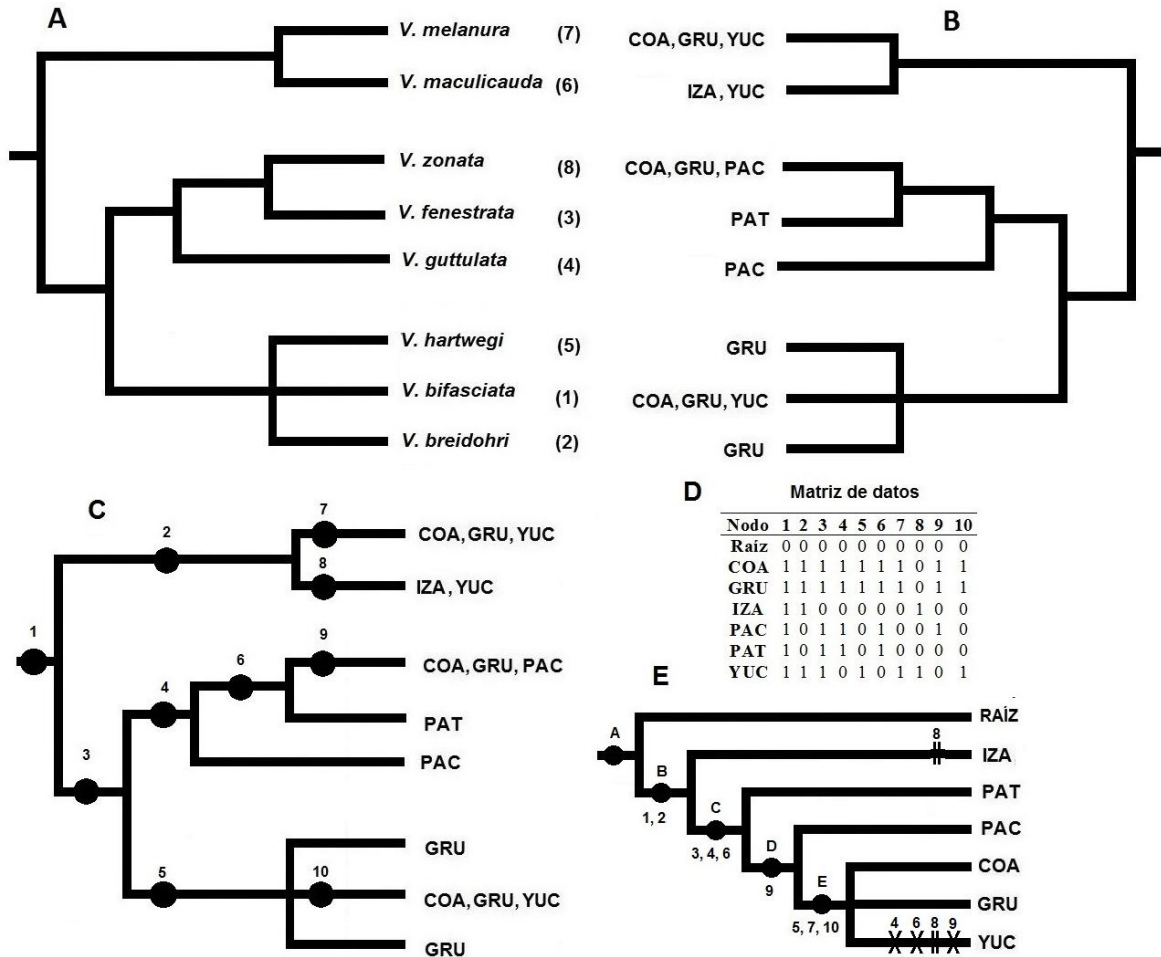


Figura 48. Área de distribución del género *Vieja* en México y Centroamérica.

Tabla 7. Matriz de áreas (regiones hidrológicas) de presencia-ausencia de las especies válidas del género *Vieja*.

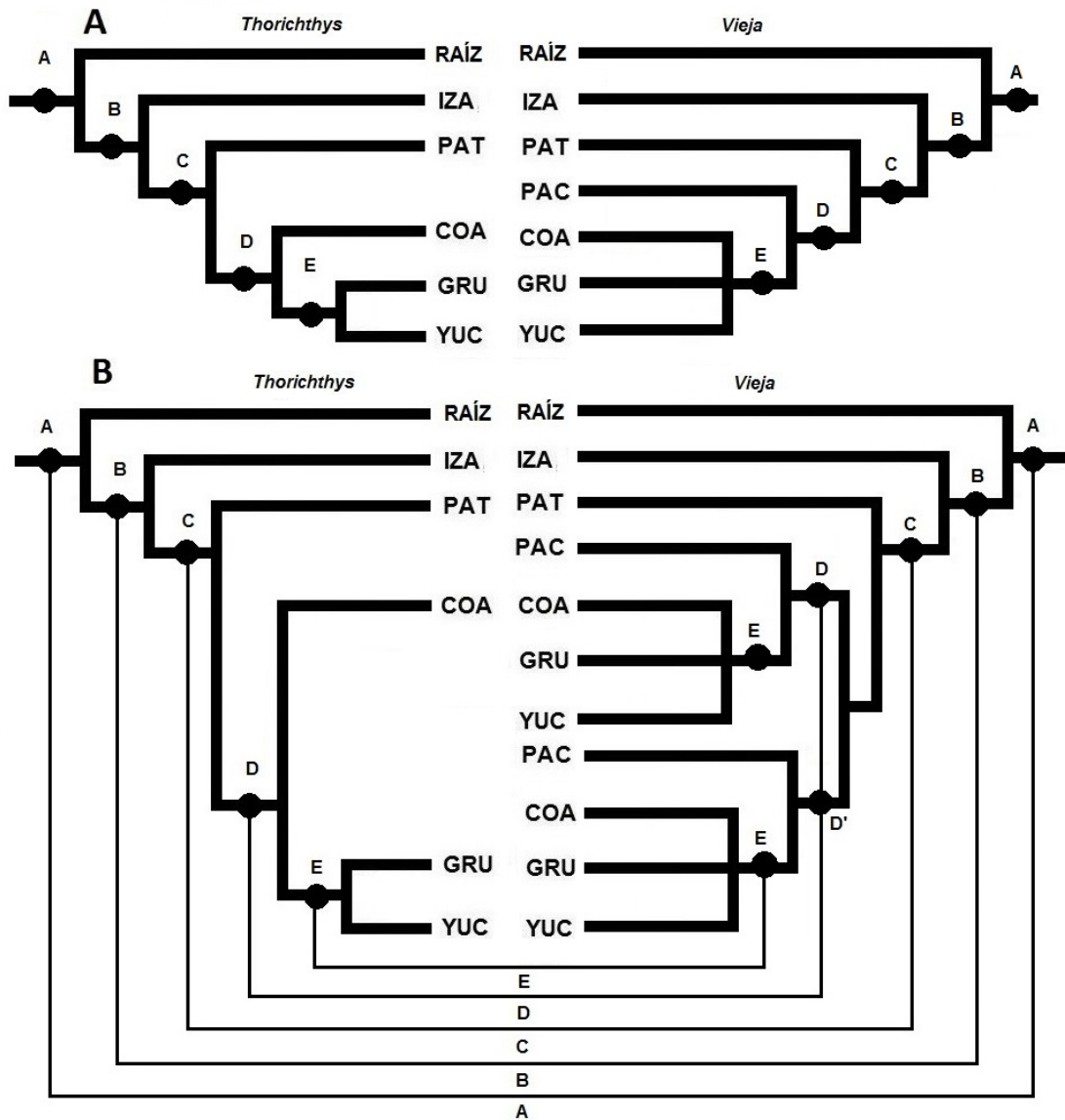
| Regiones Hidrológicas        | Especies             |                     |                      |                     |                    |                       |                    |                  |
|------------------------------|----------------------|---------------------|----------------------|---------------------|--------------------|-----------------------|--------------------|------------------|
|                              | 1                    | 2                   | 3                    | 4                   | 5                  | 6                     | 7                  | 8                |
|                              | <i>V. bifasciata</i> | <i>V. breidohri</i> | <i>V. fenestrata</i> | <i>V. guttulata</i> | <i>V. hartwegi</i> | <i>V. maculicauda</i> | <i>V. melanura</i> | <i>V. zonata</i> |
| 1. Coatzacoalcos (COA)       | 1                    | 0                   | 0                    | 0                   | 0                  | 0                     | 1                  | 1                |
| 2. Grijalva-Usumacinta (GRU) | 1                    | 1                   | 0                    | 0                   | 1                  | 0                     | 1                  | 1                |
| 3. Izabal (IZA)              | 0                    | 0                   | 0                    | 0                   | 0                  | 1                     | 0                  | 0                |
| 4. Pacifico (PAC)            | 0                    | 0                   | 0                    | 1                   | 0                  | 0                     | 0                  | 1                |
| 5. Papaloapan-Tuxpan (PAT)   | 0                    | 0                   | 1                    | 0                   | 0                  | 0                     | 0                  | 0                |
| 6. Yucatán (YUC)             | 1                    | 0                   | 0                    | 0                   | 0                  | 1                     | 1                  | 0                |



**Figura 49.** Reconstrucción obtenida a partir de la biogeografía cladística del género *Vieja*, A) Filogenia obtenida de Řičan *et al.* (2016a); B) Cladograma taxonómico de áreas; C) Obtención de cladograma general usando el análisis de parsimonia de Brooks; D) Matriz de datos; E) Cladograma general de áreas bajo el supuesto (0). Las especies corresponden a los números entre paréntesis, áreas de distribución mediante siglas (COA, GRU, IZA; PAC, PAT, YUC), números en el cladograma C para los nodos y taxones de distribuidos ampliamente. Extinciones en el cladograma E representadas por X.

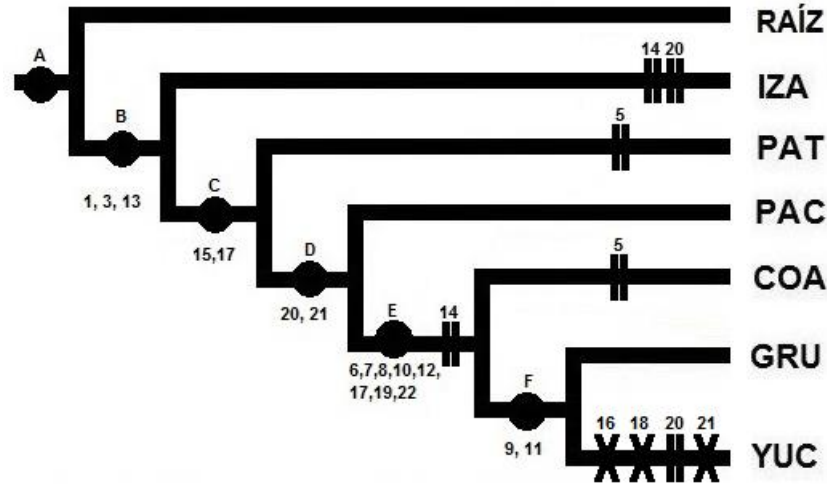
La Figura 49 muestra eventos similares para el género *Vieja* con respecto a *Thorichthys*, en el cual hay un primer proceso de dispersión de diferentes géneros de cíclidos en Mesoamerica, posteriormente eventos de vicarianza *a priori* que explican la presencia de especies endémicas y de distribución restringida, seguido de una explicación *a posteriori* por dispersión y vicarianza de aquellas especies presentes en las cuenca superior del Río Grijalva tal es el caso de *V. breidohri* y *V. hartwegi*, en el Lago Izabal *V. maculicauda*. Al igual que en la península de Yucatán en la que se encuentra *V. melanura*, produjo posibles eventos de extinción recientes, a la par de eventos de

dispersión y vicarianza en la cuenca del Río Papaloapan (*V. fenestrata*) en la cuenca superior del Coatzacoalcos y el área del Río Tehuantepec, donde se encuentra *V. zonata* y hacia el sur en la cuenca del Río Tonalá, Pijijiapan, Escuintla vertiente del Pacífico mexicano y Guatemala donde se distribuye *V. guttulata* (Fig. 47).



**Figura 50.** A) Método de árboles reconciliados entre *Thorichthys* y *Vieja*, caso complejo en el que no hay correspondencia completa entre cladogramas; B) Resolución del caso complejo duplicando el nodo D y E para reconciliar ambos cladogramas.





**Figura 51.** Cladograma general de áreas para ambos géneros mediante análisis de parsimonia de Brooks a partir de la matriz de la figura 46D y 49D correspondiente a *Thorichthys* y *Vieja* respectivamente. Extinciones en el cladograma representadas por X.

Se identifica correspondencia en las áreas de especies entre los géneros, siendo el área ancestral la región del Lago Izabal entre *T. aureus* y *V. maculicauda* (Fig. 46 y 49, nodo B), especies que representan el límite sur del género (Fig. 50B, nodo B; Fig. 51 nodo B). Posteriormente los eventos de dispersión y vicarianza restringieron la distribución de *T. maculipinnis* y *V. fenestrata* (Fig. 50B, nodo C; Fig. 51 nodo C) siendo especies endémicas y límite norteño de ambos géneros. El área del Pacífico solo con distribución de *V. guttulata* sin presencia de algún representante del género *Thorichthys* (Fig. 50B, nodo C; Fig. 51 nodo C).

El área del Río Coatzacoalcos, Yucatan, y Grijalva-Usumacinta presentó una historia similar en ambos géneros, siendo compleja en *Vieja*. Sin embargo, se considera el centro de diversificación de ambos géneros a esta última área, en donde *Thorichthys socolofi* y *Thartwegi* son linajes endémicos de las cuencas superiores del Río Usumacinta y Grijalva respectivamente (nodo A; Grijalva-Usumacinta: GRU), en esta área *T. helleri*, *T. pasionis*, *V. bifasciata* y *V. melanura* son especies ampliamente distribuidas (Figs. 47, 48; Fig. 50B, nodo E; Fig. 51, nodo E).

La península de Yucatán muestra eventos similares de dispersión en *V. melanura* que presenta amplia distribución en esta zona al igual que *T. meeki*. Algunas ocurrencias de *V. maculicauda* al sur de Belice, mientras que *V. bifasciata* junto con *T. helleri* y *T. pasionis* con registros puntuales para el este de la Península de Yucatán (Figs. 47, 48; Fig. 50B, nodo E; Fig. 51, nodo E). El patrón de distribución es similar entre *T. callolepis*, *T. panchovillai* y *V. zonata* (no. 8) para la cuenca del Río Coatzacoalcos (Fig. 50B, nodo D; Fig. 51, nodo D).

## ANÁLISIS DE DISPERSIÓN-VICARIANZA

Se construyó la siguiente serie de comandos para analizar la biogeografía del *Thorichthys* mediante software DIVA (Ronquist, 1996, 1997), el cual consiste en utilizar un árbol donde las áreas están codificadas en números y las especies en letras, con la finalidad de elaborar una matriz de distribución (Figs. 35, 52; Tabla 6).

```
tree 1 = [&U] ((1,(6,8)),(2((3,5),(9,(4,7)))));
```

```
distribution BE BE BE C A D B ABE A;
```

```
optimize;
```

```
return;
```

Para este análisis se utilizó la filogenia obtenida de las especies validas, ya que de las especies afines su situación taxonómica se esclarece en la sección de discusión.

**Tabla 8.** Distribución ancestral de las especies de *Thorichthys* en México, Belice, Guatemala y Honduras. A-E corresponde a las áreas de distribución ancestral. El conjunto del lado derecho correspondió con la distribución ancestral más óptima. Los procesos de dispersión (d) y vicarianza se ubicaron en las áreas del árbol donde ocurrieron.

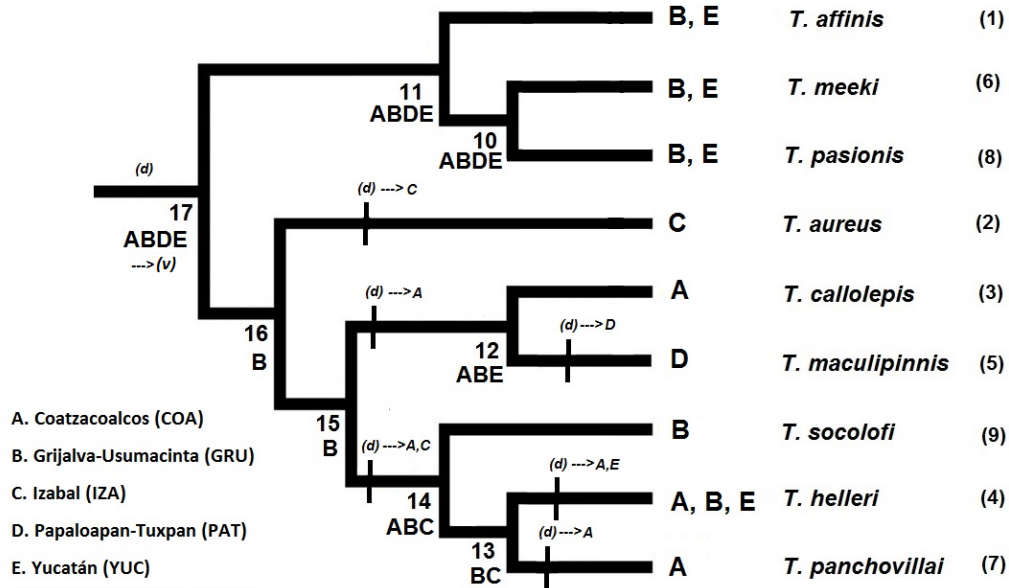
| Nodo      | Terminales               | Áreas presentes |
|-----------|--------------------------|-----------------|
| <b>10</b> | Ancestro de terminal 6-8 | AD ABD ADE ABDE |
| <b>11</b> | Ancestro de terminal 1-8 | ADE ABDE        |
| <b>12</b> | Ancestro de terminal 3-5 | AB ABE          |
| <b>13</b> | Ancestro de terminal 4-7 | BC              |
| <b>14</b> | Ancestro de terminal 9-7 | AB ABC          |
| <b>15</b> | Ancestro de terminal 3-7 | B               |
| <b>16</b> | Ancestro de terminal 2-7 | B               |
| <b>17</b> | Ancestro de terminal 1-7 | ABDE            |

DIVA arrojó mediante búsqueda heurística un máximo de 5 áreas. Se encontró el siguiente número de áreas ancestrales; cuatro para el nodo 10, dos para el nodo 11, 12 y 14, una para el nodo 13, 15, 16 y 17 (Tabla 8; Fig. 52).

La mejor reconstrucción encontrada por DIVA requiere de 8 dispersiones. La dispersión inicial ocurrió en el nodo 17. Los procesos de dispersión explican las áreas ancestrales en los nodos 13 al 16 (Fig. 52). De esta manera se puede interpretar que la distribución de *Thorichthys* por un proceso de dispersión inicial y posterior vicarianza en el nodo ABDE (Fig. 52, nodo 11), en donde se



diferenciaron los dos grupos de *Thorichthys*, las especies del grupo “*T. meeki*” en los nodos 10 y 11 en el área del Río Usumacinta y Yucatán y el grupo “*T. helleri*” a partir del nodo 16, siendo el Río Usumacinta el principal centro de dispersión; posteriormente hubo eventos de dispersión en la región del Río Coatzacoalcos, Papaloapan-Tuxpan e Izabal (Fig. 51, nodo 16).



**Figura 52.** Cladograma por áreas (regiones hidrológicas) utilizado para el análisis en el software DIVA para las especies validas del género *Thorichthys*. v= vicarianza, d= dispersión. Números entre paréntesis indican a las especies.

La hipótesis biogeográfica propuesta mostró un patrón de distribución redundante donde las aéreas A, B, E simultáneamente albergaron dos especies, además de que hubo linajes con amplia distribución. De estos, *T. affinis*, *T. meeki* y *T. pasionis* se localizaron en las áreas B (Grijalva-Usumacinta) y E (Yucatán), mientras que la especie *T. helleri*, también se presenta en las mismas áreas y junto con *T. callolepis* y *T. panchovillai* se encuentran en la región del Coatzacoalcos (A, Coatzacoalcos) (Tabla 6; Figs. 46, 52). Las áreas del Izabal (C, IZA) y la del Papaloapan-Tuxpan (D) presentan una situación distinta donde las únicas especies encontradas son *T. aureus* y *T. maculipinnis* respectivamente. Sin embargo, se corrigió mediante el por el supuesto 0, al usar una explicación *a posteriori* por dispersión, procesos considerados azarosos en la historia de un grupo (Van Veller *et al.*, 1999).

## DISCUSIÓN

### FILOGENIA

El presente análisis permitió reconocer el valor taxonómico que algunos caracteres estructurales tienen en la taxonomía de cíclidos, en este caso de *Thorichthys*, unos a nivel de género y otros en clados más incluyentes. Los resultados son similares a los de estudios previos como el de Roe *et al.* (1997), Hulsey *et al.* (2004), Concheiro-Pérez (2007) quienes utilizan algunas de las especies que conforman el género *Thorichthys* siendo este un grupo monofilético.

El 42% (29 caracteres) del total utilizado para construir la primera filogenia presentan un índice de retención mayor a 0.6 (Fig. 34) y 25 caracteres para la segunda (fig. 35) (Tabla 4). Se ha planteado que los caracteres morfológicos presentan altos niveles de homoplasia, bajos niveles de resolución y bajos niveles de soporte (Scotland *et al.*, 2003), aunque hay caracteres estructurales que apoyan la formación de grupos naturales a un nivel particular y tienen un efecto importante en el soporte de los clados.

De acuerdo con Miller y Taylor (1984), dentro del género se pueden reconocer dos grupos con base en sus características anatómicas y merísticas. El grupo denominado “*T. helleri*” (integrado por *T. aureus*, *T. callolepis*, *T. helleri*, *T. maculipinnis*, *T. cf. maculipinnis* “catemaco”, *T. panchovillai* y *T. socolofi*), que se caracteriza por tener de 10 a 14 branquiespinas, de VII a VIII espinas en la aleta anal, mandíbula inferior no proyectada más allá de la superior, de 6 a 12 dientes centrales en la placa faríngea inferior (Figs. 34, 35).

Este grupo presenta manchas iridiscentes de color azul turquesa en la región cefálica, orbital, en los costados y sobre la mancha lateral. Las aletas anales y margen de las mismas de color amarillo, o naranja (Figs. 1, 32, 33). El margen de la aleta pélvica (espina) presenta una línea de color azul (en diferentes tonalidades), siendo variable en *T. panchovillai* (Fig. 1).

Así mismo, dentro del grupo “*T. helleri*” se observan dos agrupaciones que coinciden con lo presentado por Říčan *et al.* (2016a), el clado conformado por *T. maculipinnis*, *T. callolepis* donde se incluye a *T. aureus* y otro clado conformado por *T. helleri*, *T. panchovillai* y *T. socolofi*, este último grupo caracterizado por presentar una mancha característica en la aleta dorsal (carácter no. 52) la cual varía en su posición y extensión en cada uno de los terminales (Figs. 34, 35).

Con respecto al clado “*T. meeki*”, Miller y Taylor (1984) mencionan que *T. affinis* está relacionado con esta especie y *T. passionis*, grupo que se caracteriza por presentar una mandíbula inferior,

proyectada más allá que la superior (Fig. 17), branquiespinas frecuentemente mayor a 15; 12 o más dientes en las hileras centrales de la placa faríngea inferior (Miller *et al.*, 2009). Además, no presentan (*T. meeki* y *T. passionis*) o están en menor cantidad (*T. affinis*, *T. cf. meeki* “bacalar”) las manchas iridiscentes sobre la región cefálica, orbital, laterales del cuerpo y mancha lateral, en ocasiones esta última orlada de color azul (frecuente en *T. affinis*) (Figs. 1, 32, 34, 35).

Así mismo, el grupo “*T. meeki*” presenta una franja horizontal longitudinal marcada, que va desde la región posterior orbital sobre el dorsal del opérculo hasta la región caudal, siendo la sección que se encuentra enseguida de la mancha lateral hacia la región caudal más tenue, en donde se asemeja a una segunda mancha. Para el caso de *T. cf. meeki* “bacalar” y *T. affinis* la línea es tenue en ocasiones no evidente, solo presente la mancha lateral (Figs. 1, 31, 34, 35).

*Thorichthys affinis*, *T. meeki*, *T. cf. meeki* “bacalar” y *T. passionis* presentan márgenes superior e inferior (radios no bifurcados) de la aleta caudal de color oscuro, característica que no presenta el grupo *T. helleri*, incluso llegan a ser tenues en el caso de *T. aureus* (Fig. 1). Este grupo generalmente presenta una coloración negra en el margen de la aleta pélvica (espina) al igual que en la aleta anal. La línea lateral superior pasa sobre el ecuador de la mancha lateral en *T. meeki* y *T. cf. meeki*, en *T. passionis* y *T. affinis* puede encontrarse sobre el primer tercio de la línea lateral (Figs. 1, 32, 33).

Se muestran diferencias entre *T. maculipinnis* y *T. cf. maculipinnis* en el proceso posterior alveolar de la mandíbula (carácter 2), un mayor número de las filas de dientes de la placa faríngea inferior (carácter 24), borde posterior irregular del urohial, una forma ligeramente romboidal en el hueso lacrimonasal, además de la abundancia de iridiscentes e intensidad de las barras laterales (Figs. 17, 22, 23, 24, 32). La primera filogenia (Fig. 34) indica una separación entre estas especies, sin embargo Lorán-Núñez *et al.* (2013) mencionan que *T. cf. maculipinnis* “catemaco” o «mojarra chirina» conocida de manera local, es una especie trasplantada en el Lago de Catemaco, esta misma información fue mencionada por parte de pescadores locales, quienes refieren que fue sembrada hace algunos años, aunque no especifican que institución, fecha, autoridad o persona quien lo realizó.

Hulsey *et al.* (2004), realizaron un estudio sobre la diversificación temporal de los cíclidos mesoamericanos a partir de genes de *Cyt-b*, obtuvieron una filogenia mediante análisis bayesiano. Entre las especies se encuentran *T. callolepis*, *T. helleri*, *T. aureum*, *T. meeki* y *T. maculipinnis*. De esta última utilizaron secuencias a partir de ejemplares recolectados en la localidad de Río Dos Caños (29020, 29021; no. 14) y del Lago de Catemaco, Veracruz (29026, 29019; no. 13), en donde

se muestra que estos ejemplares no presentan diferencias para reconocerlas como especies diferentes las cuales forman un grupo entre ellas soportado por el 66% de probabilidad, así mismo están relacionados con *T. callolepis* formando un clado dentro del grupo "*T. helleri*" soportado a su vez por el 63% de probabilidad. Esta agrupación entre *T. maculipinnis* y *T. callolepis* es similar a los resultados obtenidos en el presente trabajo en la primera filogenia (nodo 21 y 22) y en el segundo cladograma (Fig. 35, nodo 17). De igual manera estas dos especies forma un clado junto a *T. aureus* (grupo "*T. maculipinnis*") como lo muestra Řičan *et al.* (2016a) y McMahan *et al.* (2015).

Esto indica que las diferencias entre *T. maculipinnis* y *T. cf. maculipinnis* son consecuencia de adaptación local por parte de la población presente en el Lago de Catemaco a este tipo de ambientes, (sistemas acuáticos lóticos vs sistemas lénticos) y no de una posible especie nueva aislada en esta área, que se ve reflejado en las medidas corporales en relación con la longitud estándar de la población del Lago de Catemaco son mayores a las de los ejemplares recolectados en los ríos de la cuenca del Papaloapan.

Con respecto a la merística no existe variación en la cantidad de espinas dorsales escamas, branquiespinas, aunque sí una ligera disimilitud el número de espinas anales (VIII en *T. maculipinnis* vs VII en *T. cf. maculipinnis*), escamas longitudinales (27 vs 28) respectivamente, en ocasiones *T. maculipinnis* presenta menor número de vertebrae caudales.

Miller y Van Conner (1997) indican que el estatus taxonómico de los cíclidos en el Lago de Catemaco no es claro. Un caso similar ocurre con *Vieja fenestrata*, Danko (1992) y Artigas (1993) mencionan que la verdadera *V. fenestrata* no habita en el lago y principalmente se encuentra en los tributarios y ríos de la cuenca del Papaloapan. Lorán-Núñez *et al.* (2013) reconocen que hay variaciones en coloración entre esta especie como las bandas oscuras y del desarrollo de labio inferior en *V. fenestrata* que no se observan en *V. cf. fenestrata* (variedad de rosa), además el cuerpo de la mojarra blanca es más alto que el de *V. fenestrata* que habita en cuerpos de agua lóticos (cuerpo alargado y menos alto).

En los sistemas lénticos, la ictiofauna no tiene que enfrentarse a las modificaciones temporales de la corriente; se manifiestan condiciones hidrodinámicas más estables, de modo tal que la morfología se puede relacionar con el tipo de hábitat en que se encuentran, por ejemplo peces altos con aletas pectorales y pélvicas bien desarrolladas (Soria-Barreto, 2009).

Por otra parte, Řičan *et al.* (2016a) estudiaron las relaciones filogenéticas de cíclidos de la tribu Heroini basados en DNA mitocondrial (mtDNA: cyt b, ND4, COI, 16S) y DNA nuclear (nDNA: S7i1, RAG1, RAG2), entre las muestras analizadas se encuentran las de *Thorichthys* colectados en algunas localidades cercanas al drenaje Ixcán en la cuenca alta del Usumacinta, los cuales se identificaron como *Thorichthys cf. helleri* y *T. helleri* (Řičan *et al.*, 2016a). En el presente trabajo se analizaron registros de la CNPE-IB (18584, 18542, 18994, 20854) que se han identificado como *T. cf. helleri* ya que estos registros se encuentran cercanos a los sitios colectados por Řičan *et al.* (2016a) (Río Chixoy, Negro, Lacantún).

Estos registros de *T. cf. helleri* se compararon con ejemplares de *T. helleri* de localidades de la cuenca inferior del Grijalva y Usumacinta, los cuales muestran diferencias en el carácter número 6 (ángulo agudo vs ángulo recto del hueso articular), 28 (sin suturas menor que 5 vs mayores a 5 en la cara ventral de la placa dental faringo-branquial inferior) y 46 (número de espinas dorsales 15 vs 16) de la primera filogenia (Fig. 34). Sin embargo no forman parte del grupo “*T. helleri*” y no reflejan el agrupamiento de esta especie afín con el grupo “*T. meeki*” como lo menciona Řičan *et al.* (2016a) donde se presentan como linajes hermanos (Figs. 34, 36) (Anexo 3).

Řičan *et al.* (2016a) reconocen que la agrupación obtenida entre *T. cf. helleri*, *T. meeki* y de otros cíclidos analizados, además de sus resultados con respecto al de otros autores son diferentes en la posición de niveles filogenéticos. Ellos mencionan que dicha diferencia se debió a una probable mala determinación de los ejemplares o contaminación del material genético. Los resultados con respecto a este trabajo no consideran a *T. cf. helleri* como una nueva especie del género. Así mismo, algunas de las muestras de esta especie afín (*T. cf. helleri*) tienen una georeferenciación distinta a la de ejemplares propios del área del Río Lacantún, Lacanjá, Chixoy, Negro e Ixcán, México y Guatemala, las cuales Řičan *et al.* (2016a) identifican como una tentativa nueva especie. En este caso, las secuencias provienen de la parte media-baja del Grijalva-Usumacinta, tal es el caso de la muestra KU854628 (K68\_T\_sp\_cf\_helleri\_M58\_2\_12I) de la cuenca del Río Grijalva, cerca de la localidad de Malpasito y del Embalse Netzahualcóyotl (Presa Malpaso) entre los límites de Chiapas y Tabasco, en el Río Candelaria en Campeche (KU854622, C37\_T\_sp\_cf\_helleri\_M43\_1\_17B) y cerca de la Ciudad de Palenque, Chiapas (KU854623, K64\_T\_sp\_cf\_helleri\_M44\_3\_16).

Soria-Barreto (2009) menciona que en el Lago Lacanjá se colectaron organismos de *Thorichthys* sp., los cuales no fueron utilizados en su estudio sobre ecomorfología, ya que reconoce características que no corresponden a alguna especie descrita para la zona (*T. helleri*) y a partir del análisis de morfometría tradicional y geométrica se planteaba la hipótesis de una entidad taxonómica diferente.

Además, Soria-Barreto (2009) menciona que especies de *Thorichthys* (*T. helleri* y *T. meeki*) al igual que *Trichromis salvini* y *Parachromis friedrichsthalii*, presentan una aleta dorsal más alta para el Río Tzendales. Las especies de *Thorichthys* de esta misma localidad poseen aletas anales y pectorales más largas, altura cefálica mayor y orbita ocular en posición más dorsal con respecto a otras especies de cíclidos, en el caso de las especies del género *Vieja* esta tendencia la presentan en menor grado. Así mismo, especies como *Petenia splendida*, *P. friedrichsthalii* y *T. salvini* se distinguen en parte de *Thorichthys* por poseer una mayor longitud de la mandíbula inferior y región cefálica. En el lago Lacanjá *T. meeki* posee un aplanamiento en el pedúnculo caudal y aleta anal más larga en comparación con *T. helleri* de la misma localidad el cual posee un pedúnculo caudal más largo (Soria-Barreto, 2009). En el presente trabajo no se tuvo a disposición material de *T. cf. helleri* proveniente de la cuenca superior del Río Negro e Ixcán en el área de Guatemala, en la cual se encontrarían ejemplares cuyas características son ligeramente diferentes a la de *T. helleri*, de acuerdo con la filogenia obtenida Řičan *et al.* (2016a), por lo cual no se pudo verificar y analizar con mayor detalle.

*Thorichthys. meeki* y *T. cf. meeki* “bacalar” muestran una menor cantidad de vértebras caudales (12) con respecto al resto del género (13), la cual es atribuida al «síndrome» léntico que se refiere al decremento en el número de vertebras del pedúnculo caudal e incremento del número de espinas de la aleta anal, pedúnculo caudal corto y cuerpo alto (Řičan *et al.*, 2016a) (Fig. 16; Tabla 2, 3). Esto coincide con el tipo de ambiente en la cual habita *T. meeki* principalmente en cenotes que se encuentran en el área de la península de Yucatán (Miller *et al.*, 2009), además de lagunas y ríos de flujo lento (Artigas-Azas, 1996), para el caso de *T. cf. meeki* presente en el sistema Lagunar de Quintana Roo. Estas especies a diferencia de *T. cf. maculipinnis*, población que habita en un ambiente léntico (Lago de Catemaco), este «síndrome» solo se ve reflejado en un ligero aumento de las espinas anales con respecto a *T. maculipinnis* de los tributarios y ríos de la región Papaloapan-Tuxpan-Nautla (8 vs 7 espinas anales).

Entre *T. cf. meeki* “bacalar” y *T. affinis* la coloración corporal es similar, *T. affinis* presenta una coloración azul en los laterales menos intensa con tonos grises o un azul opaco, la región ventral, gular y membranas branquióstegas de color amarillo intenso (tonalidad similar a la que presenta *T. passionis*) vs coloración salmón-anaranjado en *T. cf. meeki*. *Thorichthys affinis* presenta tenues motas azules en las aletas dorsal y anal que va acompañada de una tonalidad amarilla o anaranjada (Figs. 1, 5, 12).

Con respecto a los caracteres óseos entre *T. affinis* y la especie afín de *T. meeki* se encontraron algunas diferencias en el hueso articular (ángulo de proceso ángulo-articular recurvado, ángulo ventral agudo del articular y extremo del dentario redondeado vs ángulo articular recto, ángulo ventral recto y extremo puntiagudo del dentífero respectivamente (carácter 4, 6 y 5) (Fig. 17; Tabla 4), una espina del hueso cuadrado mas alargada vs menos alargada que el borde posterior (Fig. 18, carácter 13; Tabla 4);, hueso opercular sin protuberancia dorsal y borde posterior convexo vs con protuberancia y borde posterior recto (Fig. 20, carácter 17, 18; Tabla 4).

Se identificaron variaciones en la forma del foramen de la escapula (Fig. 21, carácter 20, 21, 22; Tabla 4). *Thorichthys* cf. *meeki* discrepa de las especies que conforman el grupo “*T. meeki*” por una menor cantidad de dientes en las filas centrales de la placa faríngea, suturas mayores a 5 en la zona ventral de la placa faríngea, una ligera fusión de los huesos hipurales y tres o menos pterigióforos anales en contacto con la primera espina hemal (Figs. 22, 25, 26; carácter 24, 29, 38, 42; Tabla 4). El RI es igual a 0 en el carácter 4, 18, 29, el CI mayor a 0.4 en el carácter 22, 29 y 44, y todos los caracteres anteriormente mencionados con excepción de 29 y 42 tienen un HI mayor a 0.6.

Sin embargo, como se menciona en la sección de distribución, *T. affinis* se encuentra presente en la cuenca del Lago Petén y cuerpos de agua asociados, su presencia en la cuenca del Río Hondo es dudosa, para el caso de *T. cf. meeki* “bacalar” está confinada al sistema Lagunar en la zona baja de la cuenca del Río Hondo (Laguna de Bacalar, Xul-Há, Los Milagros) por lo que estudios moleculares pueden dar mayor información para confirmar esta entidad taxonómica (Schmitter-Soto, 1998, 2019 com. pers.; Miller *et al.*, 2009).

La filogenia obtenida a partir de los elementos utilizados (merística, características fenotípicas, morfológicas) tanto de las especies afines utilizadas en este trabajo (Fig. 34) así como solo de las especies validas (Fig. 35) son similares a los resultados obtenidos por Řičan *et al.* (2016a) basados en DNA mitocondrial). Lo que refleja la monofilia además de mostrar que este género está conformado por dos grupos *T. meeki* y *T. helleri* y este último conformado por dos clados, el grupo “*T. maculipinnis*” y el grupo “*T. socoloffi*”.

## DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

La ictiofauna de la región del noroeste de Guatemala puede ser explicada por las relaciones hídricas entre las subcuencas (Barrientos *et al.*, 2018). Los ríos La Pasión, Salinas y San Pedro (este último

se origina en el Peten Guatemalteco) son tributarios del Río Usumacinta, comunicados entre si, a excepción de la región de los lagos del distrito de Petén (Lago Petén Itzá) la cual se considera como una cuenca endorreica y aislada (Castillo-Domínguez, 2011). Barrientos *et al.* (2000) señalaron que la mayoría de los componentes de la ictiofauna encontrados en el Parque Nacional Laguna del Tigre (PNLT) al Noroeste de Guatemala pertenecen a un grupo ampliamente distribuido de peces encontrados entre el Río Coatzacoalcos al norte y el Río Polochic/Río Sarstún en el sur. Los procesos históricos y climáticos (Plio-Pleistoceno) permitieron una conexión histórica entre estas zonas, lo cual explica su similitud en la composición íctica (Miller, 1966; Myers, 1966; Matamoros *et al.*, 2012, 2015; Barrientos *et al.*, 2018).

El Petén se encuentra en la región sur de la península de Yucatán, que se caracteriza por ser un área de topografía kárstica y distrito de lagos endorreico compuesto por aproximadamente 14 grandes cuerpos de agua, de los cuales el lago Petén y Yaxhá son los más grandes, a pesar de formar parte de diferentes cuencas hidrológicas (Río Usumacinta y Río Mopán respectivamente) presentan comunidades biológicas similares (Deevey *et al.*, 1980; Leyden, 1987; Barrientos *et al.*, 2015a).

El área de distribución natural para *T. affinis* son los Lagos de Peten Itzá (localidad tipo), Yaxhá y cuerpos de agua cercanos como laguna Perdida, Sacpuy, Petenxil, Quex, Salpetén, Macanche, Sacnab (Figs. 36, 37) (Deevey *et al.*, 1980; Barrientos *et al.*, 2015a). Cíclidos como *Mayaheros urophthalmus*, *Trichromis salvini*, *Rocio octofasciata* y *Vieja melanura*, Peclíidos (*Gambusia yucatanana*, *Poecilia petenensis*) y *Astyanax petenensis* suelen habitar de manera simpátrida (Valdez-Moreno *et al.*, 2005; Barrientos *et al.*, 2015a; Schmitter-Soto, 2017). Se tiene un registro de *T. affinis* en la cuenca del Río Hondo (Schmitter-Soto, 1998) sin embargo, estudios recientes no han señalado su presencia en la zona por lo que resulta dudosa (Ruiz-Cauich, 2011; López-Vila *et al.*, 2014; Schmitter-Soto, 2019 com. pers.).

Esta especie comparte su distribución con *T. helleri* y *T. passionis* en la cabecera del Río San Pedro entre los límites del norte de Guatemala y el extremo oriental del estado de Tabasco, aunque es necesario revisar más registros. En colecciones para corroborar las ocurrencias de *T. affinis* en esta área (Fig. 36) (Castillo-Domínguez, 2011).

Por su parte, la distribución de *T. aureus* va desde el Río Belice al sur de este país hacia al sur de Guatemala, desde la cuenca del Río Grande (Greenfield y Thomerson, 1997; Barrientos y Quintana, 2012). La presencia de *Thorichthys aureus* registrada por Scholz y Vargas-Vázquez (1998) en la



cuenca del Río Hondo es dudosa, debido a que no se conocen ejemplares siendo *T. meeki* y *T. cf. meeki* “bacalar” las especies que suelen encontrarse en esta región, Así mismo, se menciona que es difícil distinguirla de *T. meeki*, sin embargo el número de branquiespinas y la proyección de la mandíbula inferior son caracteres útiles para su distinción (Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez, 1996; Gamboa-Pérez y Schmitter-Soto, 1999; Schmitter-Soto, 1998; 2007b; López-Vila *et al.*, 2014). De la misma manera no resulta congruente su presencia reportada para la región del Usumacinta coincidiendo con la distribución que presenta *V. maculicauda* (Figs. 48-50; Tabla 7) (Granados-Dieseldorff *et al.*, 2012; Morales-Navarro, 2015).

El sistema Izabal perteneciente a la división Polochic-Izabal (Lago Izabal, Río Dulce, Río Polochic) es muy rico en ictiofauna con la presencia entre 33 a 53 especies (Haltop 1995). Según Miller (1966), esta área tiene predominancia de las familias Poeciliidae y Cichlidae. El sistema Izabal está bordeado por la Sierra de las Minas y las Montañas del Mico y paralelas al límite sur, la Sierra de Santa Cruz y Sierra Chamá crean la división hacia el norte, de esta última se origina el Río Polochic el cual es el principal afluente del Lago Izabal (Dickinson, 1974; Brinson y Nordlie, 1975; Barrientos, 2005).

Miller (1907) determinó la extensión de la ictiofauna en la cuenca del Río Motagua reconociendo a sus representantes neárticos y neotropicales, de manera similar al trabajo de Meek (1905) en el Istmo de Tehuantepec, México. Miller (1907) identifica a dos especies pertenecientes al género *Thorichthys* (*T. helleri* y *T. ellioti*), las cuales se tratan de sinonimias de *T. aureus*, reportados en tributarios del Lago Izabal y Río Motagua.

Esta reportada la presencia de *T. aureus* en el Río Dulce y el Lago Golfete (efluentes del Lago Izabal) al igual que en los Ríos Motagua y Sarstún (Morales-Lechuga, 2004; Pérez-Alvarado *et al.*, 2005; Froese, Pauly y Torres, 2020). La localidad tipo de esta especie se encuentra en el Lago Izabal, cuyo límite sur de su distribución y del género se encuentra en el departamento de Copán, en el extremo norte de Honduras, dentro del delta del Río Motagua (Bussing, 1976; Stawikowski y Werner, 1998; Pérez-Alvarado *et al.*, 2005; Matamoros *et al.*, 2009) (Figs. 36, 38). Algunas especies que suelen encontrarse junto a *T. aureus* son: *Cryptoheros cutteri*, *C. spilurus*, *Chuco microphthalmus*, *Mayaheros urophthalmus*, *Vieja maculicauda*, *Pseudoxiphophorus anzuetoi* y *Astyanax belizianus* (Pérez-Alvarado *et al.*, 2005; Matamoros *et al.*, 2009; Schmitter-Soto, 2017).

Por su parte, *T. meeki*, especie cuya distribución límite hacia el sur se encuentra en la cuenca de River Monkey en Belice (Winemiller *et al.*, 2011), hacia los pantanos del Lago Mafredi en la cuenca de Punta Gorda, siendo muy abundante en el Río Belice y al norte de este país (Greenfield y Thomerson, 1997). Esselman *et al.* (2006) identifica a esta especie en los ríos principales de River Monkey y de Maya Mountain Marine Transect (MMTA; siglas en inglés) principalmente en las planicies costeras y en las cabeceras del Río Trio y Swasey. Así mismo, las ocurrencias obtenidas muestran su presencia en los ríos San Pedro, La Ilusión, La Pasión, hasta la ecorregión de Lachuá en Cobán, Verapaz y Parque Nacional Laguna del Tigre, Guatemala (Fig. 36) (Barrientos *et al.*, 2000; Castillo-Domínguez, 2011; Barrientos *et al.*, 2015; Morales-Navarro, 2015).

Esta especie se distribuye ampliamente hacia el norte de la península de Yucatán. Hubbs (1936) menciona que pocas especies muestran relaciones estrechas hacia el norte de la misma, lo que pudo deberse a que desde la región del Río Grande hacia el norte en Veracruz existía una transición entre la fauna neártica y la neotropical de Centroamérica. Esta especie se encuentra junto a *Astyanax brevimanus*, *A. angustifrons* y *Mayaheros urophthalmus* (Schmitter-Soto, 2017), frecuentemente en una variedad de hábitats acuáticos, como cenotes, manantiales o estanques y poco frecuente en lagunas costeras (Hall, 1936; Schmitter-Soto, 1998; Miller *et al.*, 2009) (Figs. 36, 42).

Para el caso de *Thorichthys cf. meeki* (*T. cf. meeki* “bacalar”), Schmitter-Soto (1998; 2019 com. pers.) y Miller *et al.* (2009), mencionan que la población de la Laguna de Bacalar y cuerpos de agua asociados (Laguna Xul-Há, Los Milagros) es una entidad diferente a *T. meeki* (Fig. 36) (Sánchez-Sánchez, 2016), que es señalada en la primera filogenia obtenida (Fig. 34). A pesar de la similitud en coloración entre *T. cf. meeki* “bacalar” y *T. affinis*, por su distribución restringida en regiones distintas, además de la diferenciación en los caracteres morfológicos revisados, resulta complicado explicar que *T. affinis* sea la misma especie que se distribuye en la zona baja de la cuenca del Río Hondo (Laguna de Bacalar) (Bloque Maya Oriental), siendo *T. meeki* la especie con mayor ocurrencia en esta área, por lo que *Thorichthys cf. meeki* puede considerarse tentativamente como una nueva entidad taxonómica (Figs. 31, 35) (Deevey *et al.*, 1980; Barrientos *et al.*, 2015a; Castillo-Domínguez, 2011; Schmitter-Soto, 1998, 2019 com. pers.; Miller *et al.* 2009; Elías *et al.*, 2020).

López-Vila *et al.* (2014) mencionan que el sistema Río Hondo y las lagunas de Los Milagros-Bacalar forma parte de una región con alto grado de endemismo, siendo *T. cf. meeki* “bacalar” especie que habita junto con *Astyanax bacalarensis*, *Gambusia yucatana* y *Vieja melanura* (Miller,

1982; Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez, 1996; Gamboa-Pérez y Schmitter-Soto, 1999; Schmitter-Soto, 1998; 2007b).

*Thorichthys pasionis* es fácilmente distinguible por su patrón de coloración y merística, comparte su distribución con *T. helleri* y *T. meeki*. Rivas (1962) menciona que *Cichlasoma champotonis* y *C. hyorhynchum* (sinonimias de las especies antes mencionadas respectivamente) se encuentran como simpátricas en el Río Pasionis y Sayaxché, afluentes del Grijalva- Usumacinta donde se extienden ampliamente (Rodiles-Hernández *et al.*, 1999; Valdez-Moreno *et al.*, 2005; Caballero-Domínguez, 2011; Granados-Dieseldorff *et al.*, 2012; Barrientos *et al.*, 2015a).

A partir de los datos de ocurrencia, *T. pasionis* tiene una mayor presencia las cuencas inferiores del Río Grijalva y Usumacinta, Laguna de Términos hasta la ecorregión de Lachuá en Cobán, Verapaz y Parque Nacional Laguna del Tigre, Guatemala, siendo menor su abundancia en algunos lagos al este de la península de Yucatán en los estados de Campeche y Tabasco (Figs. 36, 44) (Barrientos *et al.*, 2000; Morales-Navarro, 2015). Comparte su distribución con *Astyanax angustifrons*, *Hyphessobrycon compressus*, *Gambusia sexradiata*, *Phallichthys fairweatheri*, *Rocio octofasciata*, *Theraps irregularis*, *Trichromis salvini* y *Vieja melanura* (Rivas, 1962).

Para el caso de *T. helleri*, especie que tiene una amplia distribución en el sistema Grijalva-Usumacinta, cuyos registros más septentrionales se encuentran en la región costera de la cuenca del Coatzacoalcos y Río Tonalá, se encuentra también al este hasta la cuenca del Río Champotón y en Guatemala en la ecorregión de Lachuá en Cobán, Verapaz, Parque Nacional Laguna del Tigre y Río Chixoy (Figs. 36, 40) (Rodiles-Hernández *et al.*, 1999; Barrientos *et al.*, 2000, 2015a; CONAP-INAB, 2003; Valdez-Moreno *et al.*, 2005; Morales-Navarro, 2015).

Miller y Taylor (1984) mencionan la localidad tipo de *T. socolofi* en el Río Misalá (afluente del Río Tulijá de la cuenca del Grijalva) debajo del puente en Adolfo Ruiz Cortines (17°23'N, 92°01'W), en la carretera de Palenque a Agua Azul, a 19.6 km S. Sin embargo, las coordenadas no son exactas en algún cuerpo de agua ni en las especificaciones que proporcionan. Al realizar una revisión del área, se encontró que localidad más cercana y posible se encuentra en el denominado Puente Misol-Há en el Río Misol-Há, lugar a la entrada del Poblado Adolfo Ruiz Cortines a 20.5 km de Palenque, en la carretera (Ocosingo-Palenque) (17°23'14.2"N 91°59'20.3"W; 17.387280, -91.988969). Este río se encuentra en la parte superior de las cascadas de Misol-Há a 2.4 km en carretera. Es probable un error en la traducción del nombre del Río Misol-Há a Misalá, a si mismo en esta zona hay registros

de esta especie de colectas anteriores (1982) que se encuentran depositados en la UMMZ (210819, 210820) (CEIEG, 2015b; Google, 2020) (Fig. 45).

Son pocos los registros que hay de *T. socolofi* en colecciones y se caracteriza por ser quizás la especie cuya área de distribución es la menos extensa de todas las especies, los registros la confinan como endémica a los ríos y tributarios (Río Tulijá, Misol-Há, Bascán) de la subcuenca del Río Tulijá, que se extiende en principalmente en el municipio Salto del Agua y porciones de los municipios de Chilón, Palenque y Tumbalá, Chiapas (Figs. 36, 45) (INEGI, 2005; CEIEG, 2015 a,b; Cordero-Bleizeffer *et al.*, 2016). Su presencia en la cuenca del Río Lacantún resulta dudosa por lo que es necesario corroborar registros. *Thorichthys socolofi* comparte su distribución en algunos puntos con *T. helleri* en la cuenca inferior del Río Usumacinta (Miller y Taylor 1984), suele estar asociada con *Astyanax aff. brevimanus*, *Brycon* sp., *Rhamdia guatemalensis*, *Priapella compressa*, *Xiphophorus alvarezii*, *Chuco intermedius* y *Rheoheros lentiginosus*.

Otra especie de distribución restringida es *T. callolepis*, localizada en la cuenca superior del Coatzacoalcos, en los ríos y tributarios en el estado de Oaxaca (Figs. 36, 39). En simpatria con *T. callolepis* se encuentra *T. panchovillai*, sin embargo el área de distribución de esta última tiene mayor amplitud, la cual comprende la parte media-baja de la cuenca del Coatzacoalcos y del Río Uxpanapa, en el municipio de Uxpanapa, Veracruz (Figs. 36, 43) (Del Moral-Flores *et al.*, 2017; López-Segovia, 2018; López-Segovia y Del Moral-Flores. 2019).

Las especies con las que se encuentran asociadas a estos linajes son: *Astyanax finitimus*, *Atherinella schultzi*, *Pseudoxiphophorus aff. taeniatus*, *Priapella intermedia*, *X. clemenciae*, *Maskaheros regani*, *P. bulleri* y *V. zonata* (Del Moral-Flores *et al.*, 2017; Schmitter-Soto, 2017; López-Segovia, 2018; López-Segovia y Del Moral-Flores, 2019).

La única especie que cuya distribución está restringida a la región del Papaloapan es *T. maculipinnis*, frecuentemente confundida con *T. aureus* (sistema Polochic-Izabal-Motagua) y con *T. panchovillai* (cuenca del Río Coatzacoalcos) (Fig. 36) (Steindachner, 1864; Pellegrin, 1904; Conkel, 1993; Miller, 1907; Espinosa-Pérez *et al.*, 1993; Artigas-Azas, 2000; Del Moral-Flores *et al.*, 2017). Esta especie amplió su distribución al norte de México en la cuenca del Río Tuxpan-Nautla (Obregón-Barboza, 1990; Obregón-Barboza *et al.*, 1994). Además, existen registros de esta especie en la cuenca de Río Amacuzac (región hidrológica del Río Balsas) en la vertiente del Pacífico debido a su introducción como parte de las actividades de cultivo de peces de ornato en el estado de Morelos (Fig. 45) (Franco-Archundia *et al.*, 2018; Mejía-Mojica, 2018). Entre las

especies asociadas a *T. maculipinnis* en el área de su distribución natural se encuentran: *Hyphessobrycon compressus*, *X. helleri*, *T. salvini* y *V. fenestrata* (Obregón-Barboza, 1990).

Se reconoce que el género *Thorichthys* pertenece a un grupo ampliamente distribuido de peces en Mesoamérica que se pueden encontrar desde el Río Papaloapan-Tuxpan-Nautla al norte y el Río Polochic-Río Sarstún-Motagua en el sur (Regan, 1906-08; Miller, 1966, 1976; Barrientos *et al.*, 2000; Bussing, 2002; Matamoros *et al.*, 2009). Lo cual coincide con la distribución de otros géneros como *Atherinella*, *Xiphophorus*, *Phallichthys*, *Trichromis* y *Vieja*. Estas relaciones pueden deberse deben a la presencia de ancestros comunes que una vez habitaron las regiones del Usumacinta (Rosen y Bailey, 1959; Rosen, 1979; Weyl, 1980; Chernoff. 1986; Barrientos *et al.*, 2000).

### **BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA**

Los resultados a partir de la biogeografía cladística evidencian la importancia de utilizar estos métodos para entender los procesos de dispersión, vicarianza y extinciones entre las áreas y la distribución de los diferentes linajes. La dispersión del género *Thorichthys* como proceso inicial para explicar el patrón de distribución, es comparable con diferentes géneros de peces dulceacuícolas presentes en Centroamérica y Mesoamérica.

La diversidad y distribución de peces de agua dulce está influida por las relaciones históricas de las cuencas hidrográficas (Unmack, 2001; Hulsey *et al.*, 2004), por la complejidad del hábitat, de la activa historia geológica en esta región (fallas, vulcanismo, orogenia y cambio del nivel del mar) en los últimos millones de años (Martin, 1972; Jackson y Budd, 1996). Se ha mencionado que los orígenes de los principales componentes de la ictiofauna en Centroamérica en esta región se remontan al Cenozoico temprano (McMahan *et al.*, 2013; Tagliacollo *et al.*, 2015) al tiempo estimado del cierre del istmo de Panamá que ocurrió hace 20 millones de años (Bacon *et al.*, 2015).

El norte de Centroamérica ha experimentado cambios en su configuración desde el Paleoceno hasta el Mioceno (Rosen, 1975; Pindell, 1994; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). Además, se ha planteado la hipótesis de que durante el Plio-Pleistoceno, las fluctuaciones climáticas tuvieron un fuerte impacto en los cuerpos de agua en esta región (Brenner *et al.*, 2002; Anselmetti *et al.*, 2006; Hodell *et al.*, 2008). Esta compleja historia de eventos geológicos y climáticos es probablemente una de los principales factores que ha moldeado la distribución de la riqueza íctica en esta región (Barrientos *et al.*, 2018).

Matamoros *et al.* (2015) mencionan que la estructura biogeográfica de los peces y de fauna en general en Centroamérica ha sido fuertemente influenciada por la dispersión a lo largo de las llanuras costeras del Pacífico y Atlántico, debido a la conectividad de drenajes limitada por barreras montañosas. Evidencia de ello, es la baja cantidad de especies primarias y la alta riqueza de especies secundarias como la familia Poeciliidae y Cichlidae, que se desplazaron hacia el norte de América Central en el Paleógeno y llegaron a dominar los cuerpos de agua continentales de América Central (Hulsey *et al.* 2010; Matamoros *et al.*, 2012; Morales-Cazan y Albert, 2012). Hrbek *et al.* (2007) y Řičan *et al.* (2012) indican que estas dos familias llegaron al norte de América Central, por medio de una conexión entre esta área y América del Sur durante el Cretácico superior, cuya colonización de los cíclidos en Mesoamérica pudo haber ocurrido alrededor de 16 ma., al igual que los sinbránquidos (12,7-23 ma.) en el Mioceno (Perdices *et al.*, 2005) y los rivulidos entre 18 a 20 ma. (Murphy *et al.*, 1999)

Matamoros *et al.* (2012) reconocen algunas provincias ícticas en América Central, dos en la vertiente atlántica y dos en el Pacífico, a diferencia de Bussing (1976) quien proponía provincias más grandes, las cuales son identificadas por el conjunto de especies únicas. Miller (1966) y Myers (1966), mencionan a la región del Río Motagua como una zona de transición biogeográfica entre las regiones de mayor riqueza de especies ícticas al norte y menor al sur de esa zona. Además, los drenajes del Río Motagua y los ríos Polochic-Izabal parecen ser distintos en composición ictiofaunística. Sin embargo, es necesario realizar más investigaciones para probar la hipótesis de que estos drenajes fluviales pueden ser zonas de transición.

Esta disparidad en la distribución cíclidos neotropicales en la falla de Motagua ha sido documentada por diversos autores (Myers, 1966; Bussing, 1985; Perdices *et al.*, 2002; Concheiro-Pérez *et al.* 2007), siendo el clado de los Amphilophines los que presentan mayor diversidad al sur de la misma y algunas especies siguen la vertiente del Pacífico hacia el norte. En contraste, el grupo corona de los Herichthyines están restringidos al área norte de la falla de Motagua, siendo el patrón general de distribución para diversos géneros entre los que se encuentran *Chiapaheros*, *Trichromis*, *Vieja* y *Thorichthys* (Concheiro-Pérez *et al.*, 2007).

El estudio de Concheiro-Pérez *et al.* (2007) indica al menos dos colonizaciones independientes de cíclidos Heroini en Mesoamérica, lo que explicaría en parte que los cíclidos centroamericanos del clado Heroini no forman un grupo monofilético. Esta amplia diversidad de especies no fue el resultado de una sola radiación en Centroamérica como lo menciona López-Fernández *et al.* (2013). Siendo la provincia del Usumacinta el área con mayor riqueza y de endemismos de especies de

cíclidos al igual que para otros grupos de peces neotropicales. De manera similar, el área de los grandes lagos de Nicaragua tiene una alta diversidad producto de eventos biogeográficos y evolutivos, donde la especiación ocurrió después de la colonización en las áreas (Miller, 1966; Bussing, 1985).

Řičan *et al.* (2016) realizaron la reconstrucción histórica biogeográfica de los clados de cíclidos de América Central, reconocieron tres clados endémicos que evolucionaron en dos cuencas producto de al menos tres diversificaciones separadas, siendo la provincia de San Juan y del Usumacinta, las de mayor riqueza. Esta última, conocida por ser la más región continua más grande y antigua de mayor diversidad para los cíclidos. Ambas zonas se reconocen como áreas ancestrales de diversificación, de al menos 15 grupos corona del clado Herichthyine los que han evolucionado en el Usumacinta de forma gradual, mientras que el resto de la diversificación en Centroamérica pudo tratarse de eventos de alopatría.

Řičan *et al.* (2016) y Elías *et al.* (2020) mencionan que el entendimiento sobre la diversificación de los cíclidos en Centroamérica depende de las unidades geográficas elegidas para realizar las reconstrucciones, por lo que propusieron una nueva clasificación de áreas endémicas para eliminar los nombres subjetivos de las unidades geográficas, siendo la región del Río Grijalva y del Usumacinta parte de este análisis, regiones en las cuales hay diversos registros de *T. helleri* y *T. pasionis*. Las ocurrencias de *T. socolofi* se restringen para el área de la cuenca del Tulijá (cuenca baja del Grijalva) y *T. affinis* para la cuenca superior del Usumacinta. En el área de Polochic-Motagua (Řičan *et al.*, 2016) actualmente Polochic-Cahabón (Elías *et al.*, 2020), se encuentran *T. aureus* y *V. maculicauda* siendo endémicas para esta zona (Figs. 47, 48, 50).

De acuerdo al análisis de árboles reconciliados y DIVA se puede plantear históricamente e interpretar a la región del Usumacinta como centro de diversificación de géneros de cíclidos entre ellos *Trichromis*, *Cribroheros*, *Thorichthys* y *Vieja*, a partir de un primer proceso de dispersión en Mesoamérica, siendo la región del Lago Izabal reconocida como el área ancestral del género. Así mismo ocurrió un primer evento de vicarianza en la región del Grijalva-Usumacinta, Izabal, Yucatán, Coatzacoalcos y Papaloapan, subsecuentemente eventos de dispersión en la región del Grijalva-Usumacinta hacia el Papaloapan y dentro de cada una de las cuencas, al igual que procesos de vicarianza en las cuencas del Usumacinta y Coatzacoalcos lo que definieron y restringieron las áreas donde habitan las especies del género (Fig. 52; dispersión nodo 17) (Elías *et al.*, 2020). Siendo *T. socolofi*, *T. helleri* y *T. pasionis* las cuales presentan distribución similar a especies del género *Vieja* (*V. breidohri*, *V. hartwegi* y *V. bifasciata*) en los Ríos Grijalva y Usumacinta (Figs. 47, 48 50). La presencia de *T. pasionis* con registros puntuales al oeste de la región de Yucatán y la

presencia de *T. helleri* en la cuenca baja del Coatzacoalcos puede ser a causa una reciente dispersión (Figs. 46, 51, 52; dispersión en el nodo 14 y en el terminal número 4).

El mismo evento puede explicar la distribución actual de *T. meeki*, la cual presenta una mayor dominancia en la zona este del la Cuenca del Río Usumacinta, así como en la península de Yucatán (Bloque Maya Norteño) y en la región del Río Hondo (Bloque Maya Oriental) (Elías *et al.*, 2020) cuyo patrón de distribución coincide con *V. melanura* (Elías *et al.*, 2020). La plataforma de Yucatán experimentó introgresión marina y porciones de la misma quedaron sumergidas hasta el Plioceno (López-Ramos, 1975; Vázquez-Domínguez y Arita, 2010), además, la colonización de peces neotropicales (cíclicos, poecílicos y carácidos) fue reciente (Strecker *et al.*, 2004; Miller *et al.*, 2009). En esta área, con pocos ríos grandes pero numerosos cenotes, *T. meeki* se adaptó con una fisionomía robusta y alta (síndrome léntico) (Vázquez-Domínguez y Arita, 2010; McMahan *et al.*, 2013; Řičan *et al.*, 2016) (Figs. 46-48, 50).

Por su parte, la cuenca del Coatzacoalcos en el área del Istmo de Tehuantepec, es una zona geológicamente muy compleja (Ferrusquía-Villafranca, 1993), producto de diversos eventos tectónicos, así como cambios en el nivel del mar y levantamiento continental, lo que ha creado cuencas aisladas (De Cserna, 1989). Las oscilaciones del nivel del mar durante el Mioceno permitieron una comunicación intermitente entre las cuencas hidrológicas, contribuyendo a que el componente biótico neotropical pudiera para extenderse en ambas vertientes de México (Myers, 1966; Coney, 1982; Rosen, 1985).

Estas áreas con actividad tectónica activa están estrechamente asociadas con la vicarianza, la dispersión o extinciones, lo que a menudo conduce a una evolución y especiación independientes. Se dice que las especies que colonizaron activa o pasivamente nuevos entornos, o mediante la migración sobre puentes terrestres, se han dispersado. Además de estos procesos, la expansión y contracción de la distribución, la especiación simpátrica y la extinción local influyen aún más en la riqueza de especies locales modificando la diversidad; siendo la riqueza de especies de peces dulceacuícolas mayor a bajas elevaciones y hacia las costas (Hoorn *et al.*, 2018).

Estos eventos han provocado el asilamiento y diferenciación de la fauna local, en este caso de las poblaciones de *T. callolepis* (Figs. 46, 51 dispersión en el nodo 12) y *T. panchovillai* (Figs. 46, 51, evento de dispersión en el nodo 14 y en el terminal número 7) así como vía de desplazamiento de poblaciones de *Vieja zonata* entre la vertiente atlántica del Coatzacoalcos y la del Pacífico en la cuenca del Río Tehuantepec (Figs. 47, 48, 50). Soria-Barreto (2009) y Řičan *et al.* (2016) catalogan a las especies de *Thorichthys* como detritívoras, por lo que estudios específicos sobre la dieta entre



*T. callolepis* y *T. panchovillai* podrían dar información adicional sobre la radiación adaptativa, de especies del género que viven de forma simpátrica parcial o completa (Řičan *et al.*, 2016).

De manera complementaria, Mulcahy y Mendelson (2000) y Savage y Wake (2001) mencionan que el Istmo de Tehuantepec ha tenido un efecto de bifurcación de la fauna tropical, dirigido de las tierras bajas hacia los ambientes costeros, lo que además de la presencia de *T. callolepis* y *T. panchovillai*, coincide con algunos registros de *T. helleri* hacia la costa del estado de Veracruz. Mientras que al norte del estado, se distribuye *T. maculipinnis* cuyos registros (Fig. 41) se encuentran principalmente en la zona media baja de la cuenca del Papaloapan, siendo endémica de esta región. Esto coincide con el confinamiento de *V. fenestrata* en la misma área. Contreras *et al.* (1996) reconocen en la Punta del Morro una importante discontinuidad biogeográfica que marca una transición entre los peces Neártico y Neotropical siendo esta zona el extremo septentrional de la distribución de este género.

## CONCLUSIONES

El género *Thorichthys* es monofilético en el cual se reconocen dos clados principales, grupo “*T. meeki*” (*T. affinis*, *T. meeki* y *T. pasionis*) y el grupo “*T. helleri*” conformado por dos clados el grupo “*T. maculipinnis*” (*T. aureus*, *T. callolepis*, *T. maculipinnis*) y el grupo “*T. socolofi*” (*T. helleri*, *T. panchovillai* y *T. socolofi*).

La especie afín *T. cf. maculipinnis* presente en el Lago de Catemaco no se considera una nueva entidad taxonómica sino una población *T. maculipinnis* adaptada a ambientes lénticos.

Con respecto a *T. cf. helleri* no se considera como una nueva especie y distinta de *T. helleri*, como parte del grupo *T. meeki* aunque es necesario analizar ejemplares provenientes de la cabecera del Río Ixcán en Guatemala.

La ictiofauna endémica distintiva presente en la Laguna de Bacalar y del sistema lagunar del Río Hondo, así como, las diferencias óseas, fenotípicas y merísticas entre *T. meeki* y *T. cf. meeki* “bacalar” se considera a esta última tentativamente como una nueva especie.

Tres especies presentan distribución restringida *T. callolepis* para la cuenca superior del Coatzacoalcos, *T. socolofi* en la cuenca del Río Tulijá y *T. cf. meeki* en el sistema Lagunar de la cuenca del Río Hondo.

*Thorichthys maculipinnis* es la única especie presente en la región del Papaloapan, Tuxpan y Nautla siendo el límite septentrional del género. En simpatría se encuentran *T. callolepis* y *T. panchovillai* presentes en la cuenca superior del Río Coatzacoalcos. *Thorichthys helleri* y *T. pasionis* se encuentra en simpatría en la región del Grijalva-Usumacinta y *T. meeki* ampliamente distribuida en la península de Yucatán. *T. affinis* se reconoce como endémica del Lago Petén Itzá en Guatemala y *T. aureus* propia del Sistema Polochic-Izabal-Motagua, Guatemala y Honduras, siendo el límite sur del género.

Se reconoce como área ancestral a la región del río Usumacinta como centro de dispersión del género *Thorichthys* en donde se produjo un primer evento de vicarianza, posteriormente eventos de dispersión y vicarianza que produjo la restricción, extinción, delimitación en la distribución de las especies del género, de otros grupos de cíclidos y peces de la división ictiofaunística del Usumacinta.

## LITERATURA CITADA

- Aguirre-Macedo, M. L. y García-Magaña, L.** 1994. Metacercarias de cíclidos nativos del sureste de México; taxonomía y claves para su reconocimiento. *Universidad y Ciencia*, 11: 5-35.
- Allgayer, R.** 2010. Réhabilitation de l'espèce *Heros maculipinnis* Steindachner, 1864 (Pisces: Cichlidae) du bassin du Rio Papaloapan au Mexique. *L'an Cichlidé*, 10: 27-30.
- Álvarez J.** 1950. Clave para la determinación de especies en los peces de las aguas continentales mexicanas. Ciudad de México, Secretaría de Marina, Dirección General de Pesca e Industrias Conexas. México. 144 p.
- Artigas, A. J. M.** 1993. Rare jewels of the Tehuantepec Isthmus. *American Cichlid Association Buntbarsh Bulletin*, 155: 1-7.
- Artigas Azas, J. M.** 1996. *Thorichthys meeki*, el Boca de Fuego en su Habitat". *Cichlid Room Companion*. Consultado en: <https://cichlidae.com/article.php?id=7&lang=es> el 4 de agosto de 2020,
- Artigas-Azas, J. M.** 2000. El Olvidado *Thorichthys maculipinnis*. *Cichlid Room Companion*. Consultado en: <https://cichlidae.com/article.php?id=143&lang=es>, el 1 de abril de 2020.
- Ayala-Pérez, L. A., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernández, D., Sosa-López, A. y Martínez-Romero G. E.** 2015. *Ictiofauna marina y costera de Campeche*. Universidad Autónoma de Campeche, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco. 502 p.
- Barel, C.D.N., Van Oijen, M. J. P. Witte F. & Witte-Maas, E. L. M.** 1977. An introduction to the taxonomy and morphology of the Haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. *Netherlands Journal of Zoology*, 27: 333-389.
- Barrientos, C. A.** 2005. Fish abundance and community composition in native and non-native littoral aquatic plants at Lake Izabal, Guatemala. Master of Sciences Thesis, University of Florida, Miami, USA. 41 p.
- Barrientos C., Elias D. & Quintana, Y.** 2015a. Fishes from Lake Yaxhá, Mayan Biosphere Reserve, Petén, Guatemala. *Check List*, 11(5): 1751, doi: <http://dx.doi.org/10.15560/11.5.1751>

- Barrientos Contreras, C.A.** 2015. Life history variation and artisanal fishery assessment of the Giant Cichlid (*Petenia splendida* Gunther 1862) in Guatemalen lakes. Ph.D. Thesis. School of Forest Resources and Conservation, University of Florida.
- Barrientos, C., Kinh, H. A & Chernoff, F.** 2000. Cap. 4. An ichthyological survey of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala.(pp. 41-48). In. Brandon T. Bestelmeyer, B. T. y E. Alonso, L. E. (eds.). 2000. *A Biological Assessment of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala*. RAP Bulletin of Biological Assessment 16, Conservation International, Washington, DC.
- Barrientos, C. y Quintana, Y.** 2012. Evaluación del impacto de especies no nativas en los lagos Atilán, Izabal y Peten Itzá; y caracterización del hábitat de especies nativas y no nativas de peces. Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología 9: 1–75.
- Barrientos, C., Quintana, Y., Elías, D. J., y Rodiles-Hernández, R.** 2018. Peces nativos y pesca artesanal en la cuenca Usumacinta, Guatemala. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(Supl. dic): 118-130. <https://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2180>
- Bermingham, E. & Martin, E. P.** 1998. Comparative mtDNA phylogeography of Neotropical freshwater fishes: Testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology*, 7: 499-517.
- Bremer, K.** 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1994.tb00179.x>
- Brinson, M. M. & Nordlie, F. G.** 1975. II. Lakes. 8. Central and South America: Lake Izabal, Guatemala. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 19 (2): 1468-1479. DOI: 10.1080/03680770.1974.11896206
- Burgess, W. E.** 2000. The *Cichlasoma* story. *Herichthys*, the break-up. *Tropical Fish Hobbyist*, 48 (11): 44-54.
- Bussing, W.** 1976. Geographic distribution of the San Juan ichthyofauna of Central America with remarks on its origin and ecology. (157-175 p.). En: Thorson, T.B. (Ed.) *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. 663 p.

- Bussing, W. A. 1985.** Patterns of distribution of the Central American ichthyofauna (453–473 p.).  
En: Stehli, F.G., Webb, S.D. (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Publishing, Vol. 4. 532 p. 10.1007/978-1-4684-9181-4.
- Bussing, W. A. 1998.** Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Freshwater Fishes of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46 Suppl. 2: 1-468.
- Bussing, W. A. 2002.** *Peces de las Aguas Continentales de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San Jose, Costa Rica. 271 p.
- CABI. 2017.** *Thorichthys meeki* (firemouth cichlid) [original text by anonymous]. In Invasive Species Compendium. CAB International, Wallingford, U.K. Available: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/121019>. consultado el 9 de abril de 2020.
- Castillo-Dominguez, A. 2011.** Ictiofauna del Río San Pedro, Balancán, Tabasco, México, Tesis de Doctorado. El Colegio de La Frontera Sur. Villahermosa, Tabasco. 93 p.
- CEIEG (Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica de Chiapas). 2015a.** Perfiles Municipales. Gobierno del Estado de Chiapas. Consultado en: <http://www.ceieg.chiapas.gob.mx/home/spgpypg-edicion-dic-2015/> el 29 de marzo de 2020.
- CEIEG (Comité Estatal de Información Estadística y Geográfica de Chiapas). 2015b.** Municipio Salto del Agua. Perfiles Municipales. Gobierno del Estado de Chiapas. Consultado en : [http://www.ceieg.chiapas.gob.mx/mapas/img/mapas/Mapa\\_Base/077.pdf](http://www.ceieg.chiapas.gob.mx/mapas/img/mapas/Mapa_Base/077.pdf) el 29 de marzo de 2020
- Chakrabarty P. 2007.** A Morphological Phylogenetic Analysis of Middle American Cichlids With Special Emphasis on the Section "*Nandopsis*" *sensu* Regan. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 198: 1-31.
- Chakrabarty, P. 2006.** Systematics and historical biogeography of Greater Antillean Cichlidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39(3); 619-627. doi:10.1016/j.ympev.2006.01.014
- Chernoff, B. 1986.** Phylogenetic relationships and reclassification of menidiine silverside fishes, with emphasis on the tribe Membradini. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 138: 189-249.
- Coates, A. G. 1997.** The forging of Central America. In: Coates, A.G. (Ed.), *Central America, a Natural and Cultural History*. Yale University Press. 1-37 p.

- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua).** 2009. Regiones Hidrológicas, escala 1:250000. República Mexicana. - Subdirección General Técnica. México, D.F. En: [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rh250kgw.xml?\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/rh250kgw.xml?_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no)
- CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas) e INAB (Instituto Nacional de Bosques).** 2003. *Plan maestro, Parque Nacional laguna Lachuá.* Cobán, Alta Verapaz. Guatemala. 118 p.
- Concheiro Pérez, G. A., Řičan, O., Ortí, G., Bermingham, E., Doadrio, I., & Zardoya, R.** 2007. Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cichlidae) based on sequences of the cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(1): 91-110. doi:10.1016/j.ympev.2006.08.012
- Coney, P.J.** 1982. Plate tectonic constraints on the biogeography of Middle America and the Caribbean region. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69: 432–443.
- Conkel, D.** 1993. Cichlids of North & Central America. Tfh Pubns Inc; 1st ed. 191 p.
- Contreras, B.S., Obregón, H. & Lozano, M. L.** 1996. Punta del Morro, an interesting barrier for distributional patterns of continental fishes in north and central Veracruz, México. *Acta Biologica Venezuelica*, 16: 37–42.
- Contreras-MacBeath, T., Rodríguez, M.B., Sorani, V., Goldspink, C. & Reid, G.M.** 2014. Richness and endemism of the freshwater fishes of Mexico. *Journal of Threatened Taxa*, 6(2): 5421-5433.
- Cordero-Bleizaffer, R. G., Espinosa-Pérez, H. y Contreras-MacBeath, T.** 2016 . *Thorichthys socolofi* (Miller y Taylor, 1984). Mojarra de Misalá, Chiapas Cichlid. En. Ceballos, G., Díaz-Pardo, E., Martínez-Estévez, L. y Espinosa-Pérez, H. (coords.). *Los peces dulceacuícolas de México en peligro de extinción*. FCE. UNAM, IE, CONABIO, CONANP, SECSA. México. 487 p.
- Corfield, J., Diggles, B., Jubb, C., McDowall, R. M., Moore, A., Richards, A. & Rowe, D. K.** 2007. Review of the impacts of introduced aquarium fish species that have established wild populations in Australia. Draft final report. Australian Government Department of the Environment and Water Resources. 281 p.

- Craw R. C. & Weston P.** 1984. Panbiogeography: A progressive research program?. *Systematic Zoology*, 33: 1-13.
- Danko, D.** 1992. In pursuit of the pink fenestratum. *Cichlid News Magazine*, 1 (3): 7-9.
- Deevey, E.S., Brenner, M., Flannery, M.S. & Yezdani, G.H.** 1980. Lakes Yaxhá and Sacnab, Petén, Guatemala: limnology and hydrology. *Archives of Hydrobiology*, 57: 419-460.
- De Cserna, Z.** 1989. An outline of the geology of Mexico (223-264 p.). En Bally, A. W., Palmer, A. R. (eds.). *The geology of North America: An overview*. Geological Society of America , The Geology of North America. Boulder, Colorado. 619 p.
- De la Maza-Benignos, M.** 2014. Sistemática, zoogeografía y evolución del género *Herichthys* (Pisces: Cichlidae), en el noreste de México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. San Nicolás de los Garza. N. L. 251 p.
- Del Moral-Flores L.F., López-Segovia E. y Arellano-Hernández T.** 2017. Descripción de *Thorichthys panchovillai* sp. n., una nueva especie de cíclido (Actinopterygii: Cichlidae) de la cuenca del Río Coatzacoalcos, México. *Revista Peruana de Biología*, 24(1): 3-10. doi: 10.15381/rpb.v24i1.13104
- Del Moral-Flores L.F., Ramírez-Villalobos A. J., Martínez-Pérez J. A. y De la Cruz-Torres J.** 2016. *Capítulo 33. Colección de peces del laboratorio de Zoología de la FES Iztacala, UNAM*. En: Del Moral-Flores L.F., Ramírez-Villalobos A. J., Martínez-Pérez J. A., González-Acosta A. F. y Franco-López J. (Coord.). 2016. Colecciones Ictiológicas de Latinoamérica. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Estado de México, México.
- Díaz-Gallegos, J.R., Mas, J.F. & Velázquez, A.** 2010. Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 31(2): 180–196.
- Díaz-Pardo, E. y Ramos-Rivera, P.** 2017. Sistematización de la Colección nacional de peces dulceacuícolas mexicanos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. Version 1.3. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Occurrence dataset. Consultado en GBIF.org <https://doi.org/10.15468/kvpsei>. el 15 de septiembre de 2019.
- Dickinson, J. C.** 1974. *Fisheries of Lake Izabal, Guatemala*. *Geographical Review*, 64(3): 385-409. doi:10.2307/213559

- Ebach M.C. J.J. & Morrone.** 2005. Forum on historical biogeography: What is cladistic biogeography?. *Journal of Biogeography*, 32: 2179-2187.
- Eigenmann, C. H.** 1893. Catalogue of the fresh-water fishes of Central America and Southern Mexico. *Proceeding of the United States National Museum*, 16 (925): 53-60.
- Elías, D. J., McMahan, C. D., Matamoros, W. A., Gómez-González, A. E., Piller, K. R. & Chakrabarty, P.** 2020. Scale(s) matter: Deconstructing an area of endemism for Middle American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 2020 (00): 1–19. DOI: 10.1111/jbi.13941
- Espino, G.** 2017. Physicochemical Changes of the Water of Alvarado Lagoon, Veracruz, Mexico in Interrupted Periods in Middle Century. *Journal of Aquaculture & Marine Biology*, 5(3): 1-6.
- Espinosa-Pérez, H., Gaspar-Dillanes, M. T. y Fuentes-Mata, P.** 1993. *Listados faunísticos de México. III. Los peces dulceacuícolas Mexicanos.* Universidad Nacional Autónoma de México. 98 p.
- Esselman, P.C., Freeman, M.C & Pringle, C. M.** 2006. Fishassemblage variation between geologically defined regions and across a longitudinal gradient in the Monkey River basin, Belize. *Journal of North American Benthological Society*, 25 (1): 142–156. doi: 10.1899/0887-3593(2006)25[142:FVBGDR]2.0.CO;2
- Farris, J. S.** 1989. The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics*. 5: 417-419. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1989.tb00573.x>
- Felsenstein, J.** 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39 (4): 783-791. DOI: 10.2307/2408678
- Ferrusquía-Villafranca, I.** 1993. Geology of Mexico: A synopsis. (3– 107 p.) En: Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (eds.). *Biological diversity of Mexico origins and distribution.* Oxford University Press, Oxford. 812 p.
- Franco-Archundia, M. P., Arce-Uribe, E. & Luna-Figueroa, J.** 2018. Current Knowledge of the cichlid fishes of the Amacuzac River, México. *Avances en Investigación Agropecuaria*, 22 (2):55-65.
- Fraser, T. H.** 1968. Comparative osteology of the Atlantic snooks (Pisces, *Centropomus*). *Copeia*, 3: 433-460.



- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & R. van der Laan (eds).** 2020. Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references. Consultado el 30 de mayo, 2020. Disponible en (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmai>)
- Froese, R., Pauly, D. & Torres A. D.** (eds). 2020. Fishbase. World Wide Web publicación electrónica. <https://www.fishbase.de/summary/Thorichthys-aureus.html>, Consultado el 24 de marzo de 2020.
- Fuller, P. L., Nico, L. G. & Williams, J. D.** 1999. *Nonindigenous fishes introduced into inland waters of the United States. American Fisheries Society, Special Publication*, 27: 613 p.
- Gamboa-Pérez, H. C. & Schmitter-Soto J. J.** 1999. Distribution of ciclid fishes in the litoral of Lake Bacalar, Yucatán Peninsula. *Environmental Biology of Fishes*, 54; 35-43.
- García-Magaña, L.** 1990. Variación estacional de los helmintos endoparásitos de *Cichlasoma synspilum* en la Laguna de las Ilusiones, Tabasco, México. Tesis de licenciatura. División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa, Tabasco, 123 p.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility).** 2020. GBIF *Vieja* Fernández-Yépez, 1969. Occurrence Download. Disponible en: <https://doi.org/10.15468/dl.hfzndy>. Consultado el 4 de junio de 2020.
- Google.** 2020. Mapa de Puente Misol-ha, Salto del Agua, Chiapas, en Google maps. Consultado en <https://www.google.com.mx/maps/place/17%C2%B023'14.2%22N+91%C2%B059'20.3%22W/@17.3872778,-91.9911609,1011m/data=!3m2!1e3!4b1!4m5!3m4!1s0x0:0x0!8m2!3d17.3872778!4d-91.9889722>, el 29 de marzo de 2020.
- Goloboff, P. A., Farris, J. & Nixon, K.** 2003. TNT. Tree Analysis Using New Technology. Program and Documentation. <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>
- Gomez-Álvarez, M.** 2006. Descripción anatómica del desarrollo del esqueleto de *Cichlasoma nigrofasciatum* (Günther, 1869) Actinopterygii: Cichlidae. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. 46 p.
- Granados, P.** 2001. Ictiofauna de la laguna Lachuá, Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura. Universidad de San Carlos, Guatemala. 73 p.

- Granados-Dieseldorff, P., Christensen, M.F. y Kihn-Pineda, P. H.** 2012. Fishes from Lachua Lake, upper Usumacinta basin, Guatemala. *Check List*, 8(1): 95–101.
- Greenfield, D. W. & Thomerson, J. E.** 1997. *Fishes of the continental waters of Belize*. University Press of Florida, Gainesville, Florida. 311 p.
- Günther, A.** 1862. *Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Acanthopterygii, Pharyngognathi and Anacanthini in the collection of the British Museum*. British Museum, London. V. 4. 534 p.
- Günther, A.** 1869. An account of the fishes of the states of Central America based on collections made by Capt. J. M. Dow, F. Godman, Esq., y O. Salvin, Esq. *Trans. Zoological Society of London*, 6: 377-494.
- Haltop, K. K.** 1995. *La fauna y delta del Polochic, Izabal, Guatemala. Cuerpo de Paz, Defensores de la Naturaleza*. Guatemala. 50 p.
- Hasse, J. J.** 1981. Characters, synonymy, and distribution of the middle American cichlid fish *Cichlasoma meeki*. *Copeia*, 1981 (1): 210–212. doi:10.2307/1444057
- Hoorn, C., Perrigo, A. & Antonelli, A.** 2018. Mountains, Climate and Biodiversity: An Introduction (88-110 p.). En: Hoorn, C., Perrigo, A., Antonelli, A., (eds). *Mountains, Climate and Biodiversity*. Oxford, UK: Wiley-Blackwell. 544 p.
- Hrbek, T., Seckinger, J. & Meyer, A.,** 2007. A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43 (3): 986–998. doi:10.1016/j.ympev.2006.06.009
- Hubbs, C. L.** 1935. Fresh-water fishes collected in British Honduras and Guatemala. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 28: 1-22.
- Hubbs, C. L.** 1936. Fishes of the Yucatan Peninsula. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 457 (17): 157-287.
- Hubbs, C. L. y Lagler, K. F.** 1958. *Fishes of the Great Lakes region*. 2nd edn. Michigan: Cranbrook Institute of Science, Bloomfield Hills. 332 p.
- Hulsey, C. D., Hollingsworth, P.R. & Fordyce, J.A.** 2010. Temporal diversification of Central American cichlids. *BMC Evolutionary Biology*. 10, 279. doi:10.1186/1471-2148-10-279.

- Hulsey, C. D. & López-Hernández, H.** 2011. Cap 17. Nuclear Central America. In: Albert, J. y Reis, R. (Eds.). *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press. 279-291 p.
- Hulsey, C. D., García-de León, Y., Sánchez, D. A., Hendrickson & Near, T. J.** 2004. Temporal diversification of Mesoamerican cichlid fishes across a major biogeographic boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 754–464.
- Humphries, C. J. & Parenti L.** 1989. *Cladistic biogeography*. Oxford Monographs on biogeography 2. Oxford University Press.
- Ilves, K. L., Torti, D. & López-Fernández, H.** 2018. Exon-based phylogenomics strengthens the phylogeny of Neotropical cichlids and identifies remaining conflicting clades (Cichliformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 118, 232–243. doi:10.1016/j.ympev.2017.10.008.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía).** 2005. Salto del Agua, Chiapas. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, Clave geoestadística 07077, Disponible en: [http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos\\_geograficos/07/07077.pdf](http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/07/07077.pdf). Consultado el 29 de marzo de 2020.
- IDEG (Infraestructura de Datos Espaciales de Guatemala).** 2018. Sistema Nacional de Información Territorial (SINIT) – SEGEPLAN. Secretaria de Panificación y Programación de la Presidencia. Gobierno de Guatemala. Disponible en: <http://ideg.segeplan.gob.gt/geoportail/>. Consultado el 11 de junio de 2020.
- Jackson, J. B. C. & Budd, A. F.** 1996. Evolution and environment: Introduction and overview. (1-20 pp.) In: Jackson, J.B.C., Budd, A.F., & Coates A. G. (eds.). *Evolution & Environment in Tropical America*. The University of Chicago Press, Chicago & Londres. 436 p.
- Jelks, H. L., Walsh, S. J., Burkhead, N. M., Contreras-Balderas, S., Díaz-Pardo, E., Hendrickson, D. A., Lyons, J., Mandrak, N.E., McCormick, F., Nelson, J.S., Platania, S.P., Porter, B. A., Renaud, C. B., Schmitter-Soto, J.J., Taylor, E. B. & Warren, Jr. M. L.** 2008. Conservation status of imperiled North American freshwater and diadromous fishes. *Fisheries*, 33 (8): 372–407.

- Jordan, D. S. & Evermann, B. W.** 1896. Checklist of the fishes and fish like vertebrates of North and Middle America. *Report of the Commissioner of Fish and Fisheries*, 21: 207-584.
- Jordan, D. S. & Evermann, B. W.** 1898 The fishes of North and Middle America : a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. *Bulletin of the United States National Museum*, 2 (47): 1241-2183.
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, C. J. & Williams, D. M.** 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2nd Ed. Oxford University Press, Oxford, 228 p.
- Kluge, A. G. & Farris, J.S.** 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*. 18 (1): 1-32. doi: 10.2307/2412407
- Kobelkowsky, A.** 2004. Osteología de la mojarra de mar, *Diapterus auratus* Ranzani (Teleostei: Gerreidae). *Hidrobiológica*, 14 (1): 1-10.
- Kullander, S. O.** 2003. Family Cichlidae (Cichlids): In: Reis, R.E., Kullander, S.O. y Ferraris, C.J. Jr. (Eds.), *Checklist of the Freshwater Fishes of Central and South America*. Porto Alegre. EDIPUCRS. 605–654 p.
- Kullander, S.O. & Nijssen, H .** 1989. *The cichlids of Surinam*. E.J. Brill, Leiden. 256 p.
- Kullander, S. O.** 1998. A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). In: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M.S. y Lucena, C.A.S. (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, 461–498 p.
- Kullander, S.O.** 1986. *Cichlid fishes of the Amazon River drainage of Peru*. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 431 p.
- Lamothe-Argumedo, R.** 1997. Hospederos definitivos, intermediarios y paraténicos de *Gnathostoma* en Veracruz y Oaxaca, México. *Cuadernos Mexicanos de Zoología*, 3: 22-28.
- Lee, D. S., Gilbert, C. R., Hocutt, C. H., Jenkins, R. E., McAllister, D. E. & Stauffer, J. R. Jr.** 1980. Atlas of North American freshwater fishes. *Publication of the North Carolina Biological Survey*, No. 1980. 867 p.

- Lehner, B. & Grill, G.** 2013. Global river hydrography and network routing: baseline data and new approaches to study the world's large river systems. *Hydrological Processes*, 27 (15): 2171–2186. Disponible en: [www.hydrosheds.org](http://www.hydrosheds.org). Consultado el 5 de septiembre de 2020.
- Leyden, B.W.** 1987. Man and climate in the Maya lowlands. *Quaternary Research*, 28: 407-414. doi: 10.1016/0033-5894(87)90007-X
- López-Caballero, E. J. y Pérez-Suárez, G.** 1999. Métodos de análisis en la reconstrucción filogenética. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 45-56
- López-Fernández, H., Arbour, J. H., Winemiller, K. O. & Honeycutt, R. L.** 2013. Testing for ancient adaptive radiations in Neotropical cichlid fishes. *Evolution*, 67: 1321 – 1337
- Lopez-Ramos, E.** 1975. Geological summary of the Yucatan Peninsula. (257–282 p). En: Naim A. E. M. y Stehli, F. G. (Eds.), *The Gulf of Mexico and the Caribbean Boston*, MA: Springer. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8535-6\\_7](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8535-6_7)
- López-Segovia, E.** 2018. Listado sistemático de la ictiofauna de la selva zoque de Santa María Chimalapa, Oaxaca: con comentarios de su biogeografía, conservación y etnobiología. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. 107 p.
- López-Segovia, E. y L. F. Del Moral-Flores.** 2019. Etnoictiología Zoque de Santa María Chimalapa, Oaxaca, México. *Etnobiología*, 17 (3): 49-65.
- López-Vila, J. M., Valdéz-Moreno, M. E., Schmitter-Soto, J. J., Mendoza-Carranza, M., y Herrera-Pavón, R. L.** 2014. Composición y estructura de la ictiofauna del río Hondo, México-Belice, con base en el uso del arpón. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(3): 866-874. doi:10.7550/rmb.35806
- Lorán-Núñez, R.M., Valdez-Guzmán, A. J., Martínez-Isunza F. R. y Gaspar-Dillanes, M. T.** 2013. Lago de Catemaco, Veracruz (93-118 pp.) En: Gaspar-Dillanes M.T. y Aguilar-Montaño, D.(Eds.) *Pesquerías Continentales de México*. Instituto Nacional de Pesca. 125 p.
- Lundberg, J. G., Linares, O. J. Antonio, M. E. & Nass. P.** (1988). *Phractocephalus hemiliopterus* (Pimelodidae, Siluriformes) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela: A further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. *Journal Vertebrate Paleontology*, 8 (2): 131–138.

- Lyons, T.J.** 2019a. *Thorichthys affinis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T192909A2179813. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T192909A2179813.en>. Consultado el 9 de Abril de 2020.
- Lyons, T.J.** 2019b. *Thorichthys maculipinnis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T138885345A2179834. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T138885345A2179834.en>. Consultado el 9 de Abril de 2020.
- Lyons, T.J.** 2019c. *Thorichthys pasionis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T192915A2179855. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T192915A2179855.en>. Consultado el 9 de Abril de 2020.
- Lyons, T.J. y Daniels, A.** 2019. *Thorichthys aureus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T192910A2179820. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T192910A2179820.en>. Consultado el 9 de Abril de 2020.
- Maderey-R, L. E. y Torres-Ruata, C.** 1998. Hidrografía. Extraído de Hidrografía e hidrometría, IV.6.1 (A). Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1: 4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México. En: [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/hidro4mgw.xml?\\_xsl=/db/metadatos/fgdc\\_html.xsl&\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/hidro4mgw.xml?_xsl=/db/metadatos/fgdc_html.xsl&_indent=no)
- Martin, M.** 1972. A biogeographic analysis of the freshwater fishes of Honduras. Unpubl. Ph.D. Dissertation. University of Southern California. Los Angeles. 588 p.
- Matamoros, W.** 2019. *Thorichthys socolofi*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T192916A2179862. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T192916A2179862.en>. Consultado el 9 de Abril de 2020.
- Matamoros, W. A., Kreiser, R. B. & Schaefer, J. F.** 2012. A delineation of Nuclear Middle America biogeographical provinces based on river basin faunistic similarities. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22: 351–365.
- Matamoros, W.A., McMahan, C.D., Chakrabarty, P., Albert, J.S. & Schaefer, J. F.** 2015. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America revisited: Myers's hypothesis in the twenty-first century. *Cladistics*, 31: 177-188. doi:10.1111/cla.12081

- Matamoros, W. A., Schaefer, J. F. & Kreiser, B. R.** 2009. Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Honduras. *Zootaxa*, 2307 (1): 1–38. doi:<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2307.1.1>.
- McMahan, C. D., Chakrabarty, P., Sparks, J. S., Smith, W. L. & Davis, M. P.** 2013. Temporal patterns of diversification across global cichlid biodiversity (Acanthomorpha: Cichlidae). *Plos One*, 8, e71162. doi:10.1371/journal.pone.0071162
- McMahan, C. D., Davis, M. P., Domínguez-Domínguez, O., García-de- León, F. J., Doadrio, I. & Piller, K. R.** 2013. From the mountains to the sea: Phylogeography and cryptic diversity within the mountain mullet, *Agonostomus monticola*, (Teleostei: Mugilidae). *Journal of Biogeography*, 40: 894-904. doi:10.1111/jbi.12036
- McMahan, C. D., Geheber, A. D. & Piller, K. R.** 2010. Molecular systematics of the enigmatic Middle American genus *Vieja* (Teleostei: Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57 (3): 1293–1300. doi: 10.1016/j.ympev.2010.09.005.
- McMahan, C. D., Matamoros, W. A., Piller, K. R. & Chakrabarty, P.** 2015. Taxonomy and systematics of the herichthyins (Cichlidae: Tribe Heroini), with the description of eight new Middle American genera. *Zootaxa*, 3999 (2): 211-234. doi: 10.11646/zootaxa.3999.2.3
- Meek, S. E.** 1904. The fresh-water fishes of Mexico north of the isthmus of Tehuantepec. *Field Columbian Museum, Zoölogical Series*, 5. 223 p.
- Meek, S. E.** 1907 Notes on fresh-water fishes from Mexico and Central America. *Publication Field Columbian Museum, Zoological Series*, 7 (5): 1-157.
- Mendoza-Franco, E., Vidal-Martínez, V., Aguirre-Macedo, L., Rodríguez-Canul, R. & Scholz, T.** 2000. Species of *Sciadicleithrum* (Dactylogyridae: Ancyrocephalinae) of cichlid fishes from southeastern Mexico and Guatemala: new morphological data and host and geographical records. *Comparative Parasitology*, 67: 85-91.
- Mendoza-Franco, E.F., Scholz, T. & Vidal-Martínez, V. M.** 1997. *Sciadicleithrum meekii* sp. n. (Monogenea: Ancyrocephalinae) from the gills of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae) from cenotes (= sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica*, 44: 205-208.
- Mejía-Mojica, H.** 2018. Peces Exóticos Invasores en la Región Hidrológica Prioritaria Río Amacuzac, Morelos. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Centro de

Investigaciones Biológicas. Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto No. LI006. Ciudad de México. 31 p.

- Mejía-Mojica, H., Contreras-MacBeath, T., & Ruiz-Campos, G.** 2014. Relationship between environmental and geographic factors and the distribution of exotic fishes in tributaries of the Balsas river basin, Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 98(2): 611–621. doi:10.1007/s10641-014-0298-8
- Mejía-Mojica, H., Rodríguez-Romero, F. J. y Díaz-Pardo, E.** 2012. Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical*, 60 (2): 669-681.
- Mendoza-Carranza, M., Sepulveda-Lozada, A., Dias-Ferreira, C. & Geissen, V.** 2016. Distribution and bioconcentration of heavy metals in a tropical aquatic food web: A case study of a tropical estuarine lagoon in SE Mexico. *Environmental Pollution*, 210: 155-165.
- Meerman, J.** 2016. GIS and Spatial Data for Belize. Disponible en: <http://biological-diversity.info/GIS.htm>. consultado el 11 de junio de 2020.
- Miller, N.** 1907. The fishes of the Motagua River, Guatemala. *Bulletin American Museum of Natural History*, 23 (2): 95-123.
- Miller, R. R.** 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, 1966 (4): 773-802.
- Miller, R. R.** 1976. Geographical distribution of Central American fishes, with addendum. (125-156 p) In: *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes* (T. B. Thorson, ed.). University of Nebraska Press, Lincoln, NE, USA.
- Miller, R. R.** 1982. Pisces. En: Hulbert, S. H. y Villalobos- Figueroa, A. (eds.). *Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies*. San Diego State University, San Diego. 486-501 p.
- Miller, R. R., Minckley, W. L. y Norris, S. M.** 2009. *Peces dulceacuícolas de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C., El Colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos, Ciudad de México. 559 p.



- Miller, R. R. & Nelson B. C.** 1961. Variation, life colors, and ecology of *Cichlasoma callolepis*, a cichlid fish from southern Mexico, with a discussion of the *Thorichthys* species group. *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 622: 1-9.
- Miller, R. R. & Taylor, J. N.** 1984. *Cichlasoma socolofi*, a new species of cichlid fish of the *Thorichthys* group from northern Chiapas, Mexico. *Copeia*, 4: 933-940.
- Miller, R.R. & Van Conner, J.** 1997. Peces de Catemaco. (451–456 pp). En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C. (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 647 p.
- Morales-Cazan, A. L. y Albert, J. S.** 2012. Monophyly of Heterandriini (Teleostei: Poeciliidae) revisited: a critical review of the data. *Neotropical Ichthyology*, 10(1): 19–44. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252012000100003>
- Morales-Lechuga, A. A.** 2004. Composición y abundancia de peces asociados a vegetación acuática sumergida (El Golfete, Livingston, Izabal). Tesis de Licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala. 66 p.
- Morales-Navarro, S. Del C.** 2015. Línea base de ictiofauna en Río La Ilusión y Río Las Mulas, Eco región Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura. Centros de Estudios del Mar y Acuicultura. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala. 72 p.
- Morrone, J. J.** 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43 (3): 438–441.
- Morrone, J. J.** 2001. Sistemática, biogeografía, evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. Ed. 1. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J. J. & Crisci, J. V.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401.
- Morrone, J. J. y Escalante, E.** 2016a. Cap. 2. Breve historia de la biogeografía (31-82 p.). *Introducción a la biogeografía*. Universidad Nacional Autónoma de México. 1ra Ed. Ciudad de México.
- Morrone, J. J. y Escalante, E.** 2016b. Cap. 7. Biogeografía evolutiva de biotas.(183-228 p.) *Introducción a la biogeografía*. Universidad Nacional Autónoma de México. 1ra Ed. Ciudad de México.

- Morrone, J. J. y Escalante, E. 2016c.** Cap. 6. Reconstrucción de la historia biogeográfica de un taxón (155-182 p.). *Introducción a la biogeografía*. Universidad Nacional Autónoma de México. 1ra Ed. Ciudad de México .
- Mulcahy, D.G. & Mendelson, J.R., III.** 2000. Phylogeography and speciation of the morphologically variable widespread species *Bufo valliceps*, based on molecular evidence from mtDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 17: 173–189.
- Muñoz-Alonso, L. A y Ramos-Rivera, P. 2017.** Actualización y enriquecimiento de las bases de datos del proyecto de evaluación y análisis geográfico de la diversidad faunística de Chiapas. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. Occurrence dataset GBIF.org, disponible en en: <https://doi.org/10.15468/kndvje> consultado el 13 de enero, 2020.
- Murphy, W.J., Thomerson, J.E. & Collier, G.E.** 1999. Phylogeny of the Neotropical killifish family Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplochiloidei) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 13 (2): 289–301. doi: 10.1006/mpev.1999.0656
- Muscio, H. J.** 2010. Capítulo 9: Transferencia Horizontal, Cladismo y Filogenias Culturales. (223-251 p.) En: García-Rivero, D. y Escacena-Carrasco, J.L. (Eds.). *Clasificación y Arqueología: Enfoques y Métodos Taxonómicos a la Luz de la Evolución Darwiniana*. Prensa de la Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Myers, G. S.** 1949. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 28: 315–322.
- Myers, G.** 1966. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia*, 1966, 766–773.
- MZC (Museum of Comparative Zoology).** 2020. MCZBASE: The Database of the Zoological Collections, Museum of Comparative Zoology, Harvard University. 2020. Disponible en: <https://mczbase.mcz.harvard.edu/guid/MCZ:Ich:93497>, consultado el 24 de marzo. 2020.
- Neil, S. J.** 1984a. Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). *Environmental Biology of Fishes*, 10 (1/2): 59-68.
- Neil, S. J.** 1984b. Color Pattern Variability and Behavioral Correlates in the Firemouth Cichlid, *Cichlasoma meeki*. *Copeia*, 1984 (2): 534-538.

- Nelson, G. & Platnick, N. I.** 1980. A vicariance approach to historical biogeography. *BioScience*, 30: 339-343.
- Nelson, J. S., Crossman, E. J., Espinosa Pérez, H., Findley, L. T., Gilbert, C. R., Lea, R. N. & Williams, J. D.** 2004. *Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico*. American Fisheries Society, Special Publication 29. Bethesda, Maryland. 6 Ed. 386 p.
- Nico, L., Fuller, P. & Neilson, M.** 2017. *Thorichthys meeki* Brind, 1918. U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, Florida. Disponible en: <http://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?SpeciesID=446>, consultado el 9 de abril, 2020.
- Nixon, K. C.** 2002. WinClada, vers. 1.00.08. Publicado por el autor. Ithaca, Nueva York. Disponible en <http://www.cladistics.com>
- Obregón-Barboza, H.** 1990. Análisis taxonómico y zoogeográfico de los peces de la zona norte y centro del estado de Veracruz, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, N. L. 134 p.
- Obregón-Barboza, H., Contreras-Balderas, S. & Lozano-Vilano, M. L.** 1994. The fishes of northern and central Veracruz, Mexico. *Hydrobiologia*, 286 (2), 79–95. doi:10.1007/bf00008499
- Osorio-Sarabia, D., Pineda-López, R. y Salgado-Maldonado, G.** 1987. Fauna helmintológica de peces dulceacuícolas de Tabasco. Estudio Preliminar. *Universidad y Ciencia*, 4: 5-31.
- Otoni, E. P.** 2015. Evaluating the use of the anterior ceratohyal morphology to diagnose *Laetacara* Kullander, 1986, with comments on other cichlid genera (Cichlidae: Cichlasomatini). *Vertebrate Zoology*, 65(1): 57-64.
- Paramo, S.** 1984. Ictiofauna del Río González y Lagunas adyacentes, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 1(2): 5-16.
- Paulo-Maya, J. y Ramos-Rivera, P.** 2017. Actualización del inventario de peces dulceacuícolas del río Papaloapan. Version 1.3. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. GBIF.org. Disponible en <https://doi.org/10.15468/y3f2sc>, consultado el 24 de marzo, 2020.

- Pease, A. A., Mendoza-Carranza, M., & Winemiller, K. O.** 2018. Feeding ecology and ecomorphology of cichlid assemblages in a large Mesoamerican river delta. *Environmental Biology of Fishes*, 101(6): 867–879. doi:10.1007/s10641-018-0743-1
- Pellegrin, J.** 1904. Contribution à l'étude anatomique, biologique et taxinomique des poissons de la famille des Cichlidés. *Memories de la Société Zoologique de France*, 16 (2-4): 41-400.
- Perdices, A., Bermingham, E., Montilla, A. & Doadrio, I.** 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25 (1): 172–189. doi:10.1016/S1055-7903(02)00224-5
- Perdices, A., Doadrio, I. & Bermingham, E.** 2005. Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei: Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 460–473. doi:10.1016/j.ympev.2005.01.020
- Pérez-Alvarado, L. C., Álvarez-Renée, M., Mojica, A., Dix, M. A. y Dix, M.** 2005. La ictiofauna del Refugio de Vida Silvestre Bocas del Polochic y la cuenta del lago de Izabal: composición, distribución y ecología. Unesco's the Man and the Biosphere Programme (MAB). Disponible en: <http://www.unesco.org/mab/doc/mys/2005/guatemala.pdf>. Consultado el 4 de marzo, 2020. 301 p.
- Pinacho-Pinacho, C. D., Sereno-Uribe, A. L., Pérez-Ponce de León, G. & García-Varela, M.** 2015. Checklist of the species of *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) in fishes and turtles in Middle-America, and their delimitation based on sequences of the 28S rDNA. *Zootaxa*, 3985: 98-116.
- Platnick, N. I. & Nelson, G.** 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Biology*, 37: 410-419.
- Quicke, D. L. J.** 1996. *Principles and techniques of contemporary taxonomy*. Blackie Academic & Profesional. Londres. 311 p.
- Ramírez-Jiménez, P.D.** 1993. Caracterización de la helmintofauna de *Cichlasoma pasionis* Rivas, 1962 y *Cichlasoma helleri* Steindachner, en la Laguna de las Ilusiones, Tabasco, México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Instituto de Artes y Ciencias de Chiapas, Tuxtla-Gutiérrez, Chiapas. 156 p.

- Regan, C. T.** 1904. Descriptions of new of little-known Fishes From México and British Honduras. *Annals and magazine of Natural History Series* 7, 8 (76): 258-259 .
- Regan, C. T.** 1905. A revision of the fishes of the American cichlid germs *Cichlosoma* and of the allied genera. *Annual Magazine of Natural History Series* 7, 16: 225-243. doi:10.1080/03745480509443673
- Regan, C. T.** 1906-1908. Pisces in *Biologia Centrali-Americana* 8. R.H. Porter, Londond 203 p.
- Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferraris, C. J. Jr. (eds).** 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. CLOFFSCA. EDIPUCRS, Porto Alegre. 729 p.
- Řičan, O., Piálek, L., Zardoya, R. Doadrio, I. & Zrzavý, J.** 2012. Biogeography of the Mesoamerican Cichlidae (Teleostei: Heroini): colonization through the GAARlandia land bridge and early diversification. *Journal of Biogeography*, 40 (3): 579–593. doi:10.1111/jbi.12023
- Řičan, O., Piálek, L., Dragová, K. & Novák, J.** 2016a. Diversity and evolution of the Middle American cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) with revised classification. *Vertebrate Zoology*, 66 (1): 1-102.
- Řičan, O., Piálek, L., Dragová, K. & Novák, J.** 2016b. Diversity and evolution of the Middle American cichlid fishes...: Supplementary material 1: Specimen sampling with GenBank Accession Nos. Consultado el 1 de octubre de 2019. En: [https://www.researchgate.net/publication/299599536\\_Diversity\\_and\\_evolution\\_of\\_the\\_Middle\\_American\\_cichlid\\_fishes\\_Supplementary\\_material\\_1\\_Specimen\\_sampling\\_with\\_GenBank\\_Accession\\_Nos](https://www.researchgate.net/publication/299599536_Diversity_and_evolution_of_the_Middle_American_cichlid_fishes_Supplementary_material_1_Specimen_sampling_with_GenBank_Accession_Nos)
- Rivas, L. R.** 1962. *Cichlasoma pasionis*, a new species of cichlid fish of the *Thorichthys* group, from the Rio de la Pasion, Guatemala. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 25 (2): 148-156.
- Rodiles-Hernández, R. y González-Díaz, A.** 2006. Ficha técnica de *Thorichthys socolofi*. En: Schmitter-Soto, J. J. (compilador). Evaluación del riesgo de extinción de los cíclidos mexicanos y de los peces de la frontera sur incluidos en la NOM-059. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No.CK001. México. D.F. 73-79 p.

- Rodiles-Hernández, R., Díaz-Pardo, E. & Lyons, J.** 1999. Patterns in the species diversity and composition of the fish community of Lacanja River, Chiapas, México. *Journal of Freshwater Ecology*, 14(4): 455–468. doi:10.1080/02705060.1999.9663704
- Roe, K. J., Conkel D. & Lydeard, C.** 1997. Molecular Systematics of Middle American Cichlid Fishes and the Evolution of Trophic-Types in ‘*Cichlasoma (Amphilophus)*’ and ‘*C. (Thorichthys)*’. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 7 (3): 366–376. doi: 10.1006/mpev.1997.0408
- Rojó, A. L.** 1988. Diccionario enciclopédico de anatomía de peces. Monografía *del Instituto Español de Oceanografía*, 3: 1-566.
- Ronquist, F.** 1996. DIVA 1.1. user’s manual. Department of Systematic Zoology, Uppsala University. Disponible en ; [http://www.ib.usp.br/~silvionihe/pdf/Ronquist%201996\\_DIVA%20user%20manual.pdf](http://www.ib.usp.br/~silvionihe/pdf/Ronquist%201996_DIVA%20user%20manual.pdf), consultado el 6 de mayo, 2020.
- Ronquist, F.** 1997. Dispersal-Vicariance analysys: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46: 195-203.
- Rosa-Velázquez, M.I.D., Espinoza-Tenorio, A., Díaz-Perera, M.A., Ortega-Argueta, A., Ramos-Reyes, R. & Espejel, I.** 2017. Development stressors are stronger than protected area management: A case of the Pantanos de Centla Biosphere Reserve, Mexico. *Land Use Policy*, 67: 340-351.
- Rosen, D. E.** 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 162: 267-375.
- Rosen, D. E.** 1985. Geological hierarchies and biogeographical congruence in the Caribbean. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72: 636–659.
- Rosen, D. E., & Bailey, R. M.** 1959. Middle-American poeciliid fishes of the genera *Carlhubbisia* and *Phallichthys*, with descriptions of two new species. *Zoologica*, 44: 1-44.
- Ruiz-Cauich, L. E.** 2011. Un modelo trófico para la cuenca del río Hondo, México. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur: Unidad Chetumal. Chetumal Quintana Roo. 165 p.

- Sabaj, M. H.** 2019. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology: An Online Reference. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Washington, DC. Version 7.1. Disponible en: [https://asih.org/sites/default/files/2019-04/Sabaj\\_2019\\_ASIH\\_Symbolic\\_Codes\\_v7.1.pdf](https://asih.org/sites/default/files/2019-04/Sabaj_2019_ASIH_Symbolic_Codes_v7.1.pdf). Consultado el 21 septiembre de 2020.
- Salgado-Maldonado, G.** 1985. Crecimiento alométrico y consideraciones taxonómicas sobre *Neoechinorhynchus golvani* Salgado-Maldonado, 1978 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) parásito de peces dulceacuícolas en Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 2: 57-66.
- Salgado-Maldonado, G.** 2006. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. *Zootaxa*, 1324: 1-357.
- Salgado-Maldonado, G.** 2013. Redescription of *Neoechinorhynchus (Neoechinorhynchus) golvani* Salgado-Maldonado, 1978 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) and description of a new species from freshwater cichlids (Teleostei: Cichlidae) in Mexico. *Parasitology Research*, 112 (5): 1891-1901. <http://dx.doi.org/10.1007/s00436-013-3374-7>
- Salgado-Maldonado, G. & Kennedy, C. R.** 1997. Richness and similarity of helminth communities in the tropical cichlid fish *Cichlasoma urophthalmus* from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Parasitology*, 114 (6): 581-590.
- Salgado-Maldonado, G., Aguilar-Aguilar, R. Cabañas-Carranza, G. Soto-Galera, E. & Mendoza-Palmero, C.** 2005a. Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan River basin, Mexico. *Parasitology Research*, 96: 69-89.
- Salgado-Maldonado, G., Pineda-López, R., García-Magaña, L., López-Jiménez, S., Vidal-Martínez, V. M. & Aguirre-Macedo, M. L.** 2005b. Helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. En: Bueno, J., Álvarez, F. y Santiago, S. (Eds.) *Biodiversidad del estado de Tabasco*. Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, México. 145-166 p.
- Salgado-Maldonado, G., Caspeta-Mandujano, J.M., Moravec, F., Soto-Galera, E., Rodiles Hernández, R., Cabañas-Carranza, G. & Montoya-Mendoza, J.** 2011. Helminth parasites of freshwater fish in Chiapas, Mexico. *Parasitology Research*, 108 (1): 31-59. [doi:10.1007/s00436-010-2035-3](https://doi.org/10.1007/s00436-010-2035-3)

- Sánchez, A. J., Florido, R., Álvarez-Pliego, N. y Salcedo, M. A.** 2015. Distribución de *Pterygoplichthys* spp. (Siluriformes: Loricariidae) en la cuenca baja de los ríos Grijalva-Usumacinta. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(4): 1099-1102.
- Sánchez- Sánchez, J. A.** 2015. Estudio hidrogeoquímico de las aguas subterráneas en la zona sur del Estado de Quintana Roo, México. Tesis de Doctorado. El Colegio de la Frontera Sur: Unidad Chetumal. 164 p.
- Savage, J. M. & Wake, M. H.** 2001. Reevaluation of the status of taxa of Central American caecilians (Amphibian: Gymnophiona), with comments on their origin and evolution. *Copeia*, 2001: 52–64.
- Scharpf, C. & Lazara, K. J.** 2019. The ETYFish Project. Cichliformes (part 7): Cichlidae: Cichlinae. Fish Name Etymology Database. Disponible en: [http://www.etyfish.org/wp-content/uploads/2019/03/ETYFish\\_Cichlidae7.pdf](http://www.etyfish.org/wp-content/uploads/2019/03/ETYFish_Cichlidae7.pdf). Consultado el 2 de septiembre, 2019.
- Schmitter-Soto, J. J.** 1998. *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. El Colegio de la Frontera Sur. Unidad Chetumal. 239 p.
- Schmitter-Soto, J. J.** 2007a. Phylogeny of species formerly assigned to the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae). *Zootaxa*, 1618: 1-50.
- Schmitter-Soto, J. J.** 2007b. A systematic revision of the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae), with the description of two new genera and six new species. *Zootaxa*, 1603: 1-76.
- Schmitter-Soto, J. J.** 2017. A revision of *Astyanax* (Characiformes: Characidae) in Central and North America, with the description of nine new species. *Journal of Natural History*, 51 (23/24): 1331-1424. doi: 10.1080/00222933.2017.1324050
- Schmitter-Soto, J. J.** 2019. Comunicación personal. 8 de noviembre de 2019. El Colegio de la Frontera Sur. Unidad Chetumal. Quintana Roo, México
- Schmitter-Soto, J. J. y Cázares, D.** 2008. Actualización de la colección ictiológica de Ecosur-Chetumal. El Colegio de la Frontera Sur. Unidad Chetumal. Bases de datos SNIB-CONABIO, proyectos No. EC001, S026\_peces y B015. México, D.F. Disponible en: [http://www.snib.mx/iptconabio/resource?r=SNIB-EC001-EC0010906F\\_corregida-ND](http://www.snib.mx/iptconabio/resource?r=SNIB-EC001-EC0010906F_corregida-ND), consultado el 7 de noviembre, 2019.



- Schmitter-Soto, J. J. y Gamboa-Pérez, H.** 1996. Composición y distribución de peces continentales en el sur de Quintana Roo, península de Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical*, 44:199-212.
- Scholz, T. y J. Vargas-Vázquez.** 1998. Trematodes from fishes of the Hondo river and freshwater lakes of Quintana Roo, Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 65: 91-95.
- Scholz, T., Aguirre-Macedo, M.L. & Salgado-Maldonado, G.** 2001. Trematodes of the family Heterophyidae (Digenea) in Mexico: a review of species and new host and geographical records. *Journal of Natural History*, 35: 1733-1772.
- Scholz, T., Vargas-Vázquez, J., Moravec, F., Vivas-Rodríguez, C. & Mendoza-Franco, E.** 1995. Metacercariae of trematodes of fishes from cenotes (= sinkholes) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Folia Parasitologica*, 42: 173-192.
- Schultz, R. & Dibble, E.** 2012. Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: The role of invasive plant traits. *Hydrobiologia*, 684: 1-14.
- Scotland, R. W., Olmstead, R. G. & Bennett J. R.** 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Systematic Biology*, 52: 539–548.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales).** 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010.
- Sistema de Planificación Hídrica Local en Honduras. 2018.** USAID - Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)- Dirección General de Recursos Hídricos (DGRH). Disponible en: <https://www.arcgis.com/home/item.html?id=c895ac7ef21547ba91b9138e2b75c6fb> consultado el 11 de junio, 2020.
- Sistema de Planificación Hídrica Local en Honduras. 2019.** USAID - Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)- Dirección General de Recursos Hídricos (DGRH). Disponible en: <https://www.arcgis.com/home/item.html?id=34d77b59ee58408f9da10ebbf308d8e> consultado el 11 de junio, 2020.

- Soria-Barreto, M.** 2009. Ecomorfología de los ciclidos en la selva Lacandona (REBIMA), Chiapas, México. Tesis de Doctorado. El Colegio de La Frontera Sur. 162 p.
- Stawikowski, R. & Werner, U.** 1998. *Die Buntbarsche Amerikas, Band 1*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, Germany. 540 p.
- Steindachner, F.** 1864. Beiträge zur Kenntniss der Chromiden Mejico's und Central-Amerika's. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe*, 23 (2): 57-74.
- Strecker, U., Faúndez, V. H. & Wilkens, H.** 2004. Phylogeography of surface and cave *Astyanax* (Teleostei) from Central and North America based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33: 469-481. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.07.001>
- Taylor J.N. & Miller, R. R.** 1980. Two new fishes, genus *Cichlasoma*, from Chiapas, Mexico. *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 693: 1-16.
- Taylor, W. R. & Van Dyke, G. C.** 1985. Revised procedures for staining and clearing smallfishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9 (2): 107-119.
- Thorsen, D. H. y Westneat, M. W.** 2005. Diversity of pectoral fin structure and function in fishes with labriform propulsion. *Journal of Morphology*, 263; 133– 150.
- Torres-Castro, I. L., Vega-Cendejas, M. E., Schmitter-Soto, J. J., Palacio-Aponte, G. y Rodiles-Hernández, R.** 2009. Ictiofauna de sistemas cárstico-palustres con impacto antrópico: los petenes de Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, 57 (1-2): 141-157.
- Tyler, J. C.** 1983. Osteology, phylogeny and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes). *NOAA Technical Report. NMFS Circulation*, 434- 422.
- UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History).** 2020. Fish Colecction. Division of Fishes, U-M LSA Museum of Zoology. Disponible en: [https://fms02.lsa.umich.edu/fmi/webd/ummz\\_fish](https://fms02.lsa.umich.edu/fmi/webd/ummz_fish), <https://lsa.umich.edu/ummz/fishes/collections.html>, consultado el 24 de marzo. 2020.

- Valdez-Moreno, M. E., Pool-Canul, J. & Contreras-Balderas, S.** 2005. A checklist of the freshwater ichthyofauna from El Petén and Alta Verapaz, Guatemala, with notes for its conservation and management, *Zootaxa*, 1072: 43-60.
- Valencia-Díaz, X. G.** 2003. Analisis filogenetico del género *Herichthys* Baird y Girard, 1984 (Teleostei: Cichlidae). Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 51 p.
- Van Veller, M. G. P., Zandee, M. & Kornet, D. J.** 1999. Two requirements for obtaining valid common patterns under different assumptions in vicariance biogeography. *Cladistics*, 15: 393-406.
- Vázquez-Domínguez, E. & Arita, H. T.** 2010. The Yucatan peninsula: Biogeographical history 65 millions years in the making. *Ecography*, 33: 212–219.
- Vega-Cendejas, M.** 2019a. *Thorichthys helleri*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T192913A2179841. Disponible en <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T192913A2179841.en>. Consultado el 9 de Abril, 2020.
- Vega-Cendejas, M.** 2019b. *Thorichthys meeki*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T192914A2179848. Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T192914A2179848.en>. Consultado el 9 de abril, 2020.
- Vega-Cendejas, M. E.** 2002. Contribución al conocimiento taxonómico de los peces que habitan los sistemas acuáticos de la reserva de Calakmul, Campeche. Instituto Politécnico Nacional. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. S177. México, D.F.
- Vega-Cendejas, M. E.** 2018. Contribución al conocimiento taxonómico de los peces que habitan los sistemas acuáticos de la reserva de Calakmul, Campeche. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. GBIF.org Disponible en: <https://doi.org/10.15468/ehm1jh> consultado el 20 de enero, 2020.
- Vega-Cendejas, M. & Lyons, T.J.** 2019. *Thorichthys callolepis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T192911A2179827. Disponible en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T192911A2179827.en>. Consultado el 9 de Abril, 2020.

- Velazquez-Velaquez, E., Lopez-Vila, J. M., Gomez-Gonzalez, A. E., Romero-Berny, E. I., Lievano-Trujillo, J.L. & Matamoros, W.A.** 2016. Checklist of the continental fishes of the state of Chiapas, Mexico, and their distribution. *ZooKeys*, 632: 99-120.
- Verónica-Vallejo, R., Rodiles-Hernández, R., Nava, J., García, M., Valenzuela, E., Tárano, R., Liénart, H. G., Murillo-Pérez, B. y Carballo-Charles, E.** 2011. Inventario de los peces del sistema lacustre del Area de Protección de Flora y Fauna Metzabok, Selva Lacandona, Chiapas, México. El Colegio de la Frontera Sur: Unidad San Cristobal. San Cristobal de las Casas, Chiapas. 14 p.
- Vidal-Martínez, V. M., Aguirre-Macedo, M.L., Scholz, T., González-Solís, D. & Mendoza-Franco, E.F.** 2001a. *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. Academia, Praha. 165 p.
- Wassersug, R. J.** 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Technology*, 51(2): 131-134.
- Weyl, R.** 1980. *Geology of Central America, Beiträge zur regionalen Geologie der Erde*, Gebruder Borntraeger, Berlin, Germany. 371 p.
- Winemiller, K.O., Hoetinghaus, D.J., Pease, A.A., Esselman, P. C., Honeycutt, R. L., Gbanaador, D., Carrera, E. & Payne, J.** 2011. Stable isotope analysis reveals food web structure and watershed impacts along the fluvial gradient of a Mesoamerican coastal river. *River Research and Applications*, 27: 791–803. doi:10.1002/rra.1396
- Xiong, W., Sui, X., Liang, S. & Chen, Y.** 2015. Non-native freshwater fish species in China. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25: 651-687. doi: 10.1007/s11160-015-9396-8

## ANEXO

### ANEXO 1. Registros de colecciones

#### Registros Colecciones

*Thorichthys affinis* (n=2)

UMMZ 1 registro

*Thorichthys aureus* (n=1)

UMMZ 1 registro

*Thorichthys callolepis* (n=168)

CNPE-IB; 1 registros (n=1). CIFI; 15 registros (n=165). UMMZ 1 registro (n=1)

*Thorichthys helleri* (n=748)

CNPE-IB; 123 registros (n=734). CIFI; 2 registros (n=11), UMMZ; 2 registros (n=3).

*Thorichthys cf. helleri* (n=307)

CNPE-IB; 61 registros (n=307).

*Thorichthys maculipinnis* (n=136)

CNPE-IB 13 registros (n=116). CIFI 5 registros (n=20)

*Thorichthys cf. maculipinnis catemaco* (n=15)

CNPE-IB 1 registro (n=2) CIFI 1 registro (n=13)

*Thorichthys meeki* (n=653)

CNPE-IB 70 registros (n=633), CIFI 2 registros (n=14), CIICMYL 1 registro (n=1), UMMZ 2 registros (n=5)

*Thorichthys cf. meeki “bacalar”* (n=118)

CIFI 3 registros (n=38), CNPE-IB 2 registros (n=80)

*Thorichthys panchovillai* (n=45)

CNPE-IB 1 registros (n=7). CIFI; 14 registros (n=38)

*Thorichthys pasionis* (n=628)

**CNPE-IB** 37 registros (n=555), **CIFI** 1 registro (n=65), **CIICMYL** 2 registros (n=7), **UMMZ** 1 registro (n=1)

*Thorichthys socolofi* (n=23)

**CNPE-IB** 3 registros (n=19), **CIFI** 2 registros (n=3), **UMMZ** 1 registro (n=1).

| Especies             | Lat        | Lon         | No. Catalogo | Colección      |
|----------------------|------------|-------------|--------------|----------------|
| <i>T. affinis</i>    |            |             |              | 146074 UMMZ    |
| <i>T. aureus</i>     |            |             |              | 146074 UMMZ    |
| <i>T. callolepis</i> | 16.7999992 | -95.0166702 |              | 8988 CNPE_IB   |
| <i>T. callolepis</i> | 16.951389  | -94.949861  |              | 25 CIFI        |
| <i>T. callolepis</i> | 16.940572  | -94.610825  |              | 79 CIFI        |
| <i>T. callolepis</i> | 16.848294  | -94.760756  |              | 86 CIFI        |
| <i>T. callolepis</i> | 16.946056  | -94.616072  |              | 96 CIFI        |
| <i>T. callolepis</i> | 16.899861  | -94.693306  |              | 106 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.898203  | -94.657153  |              | 126 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.940572  | -94.610825  |              | 145 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.951389  | -94.949861  |              | 297 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.951389  | -94.949861  |              | 460 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.946056  | -94.616072  |              | 499 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.943389  | -94.614806  |              | 512 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.943389  | -94.614806  |              | 513 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.944826  | -94.615778  |              | 550 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.898203  | -94.657153  |              | 611 CIFI       |
| <i>T. callolepis</i> | 16.767076  | -95.021944  |              | 1632 CIFI-1632 |
| <i>T. callolepis</i> |            |             |              | 146074 UMMZ    |
| <i>T. helleri</i>    | 17.5499992 | -92.9583359 |              | 463 CNPE-IB    |
| <i>T. helleri</i>    | 16.3516674 | -90.7549973 |              | 3672 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 17.126158  | -91.675796  |              | 5620 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.3516674 | -90.7549973 |              | 5683 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.3999996 | -90.9166641 |              | 5777 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 19.4333324 | -90.6333313 |              | 6595 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.3352776 | -90.7555542 |              | 6904 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 17.3333334 | -91.6333313 |              | 8319 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.5725002 | -90.6566696 |              | 8342 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.5       | -90.6833344 |              | 8366 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.5725002 | -90.6566696 |              | 8388 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.5725002 | -90.6566696 |              | 8405 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 17.0244446 | -92.2711105 |              | 8406 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.2999992 | -90.7166672 |              | 8407 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.3516674 | -90.7549973 |              | 8409 CNPE-IB   |
| <i>T. helleri</i>    | 16.2666664 | -90.6333313 |              | 8410 CNPE-IB   |

---

|                   |            |             |       |         |
|-------------------|------------|-------------|-------|---------|
| <i>T. helleri</i> | 16.083334  | -91.1833344 | 8518  | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 16.4011116 | -90.773056  | 8571  | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9536114 | -93.1194458 | 8889  | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.5013885 | -93.0897217 | 10302 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.957777  | -93.215278  | 11492 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9563885 | -93.2102814 | 11509 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9622231 | -93.1750031 | 11519 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9661102 | -93.1600037 | 11528 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9699993 | -93.144165  | 11538 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9661102 | -93.1302795 | 11545 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9458332 | -93.0800018 | 11557 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9738884 | -93.0286102 | 11568 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9738884 | -93.0286102 | 11569 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0288887 | -93.2058334 | 11602 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0158329 | -93.0933304 | 11613 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.8730564 | -93.0927811 | 11652 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.8708324 | -93.0958328 | 11662 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9738884 | -93.0286102 | 11680 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9458332 | -93.0800018 | 11689 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9661102 | -93.1302795 | 11701 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9661102 | -93.1302795 | 11704 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9661102 | -93.1600037 | 11709 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9547215 | -93.2866669 | 11724 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0158329 | -93.0933304 | 11733 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0111103 | -93.0836105 | 11750 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0141659 | -93.078331  | 11757 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.1927776 | -94.0299988 | 11816 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.5463886 | -92.9308319 | 11826 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.1397228 | -94.0933304 | 11843 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.01726   | -94.12537   | 11858 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.7727776 | -93.9486084 | 11902 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.3977776 | -93.6811142 | 11916 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.3977776 | -93.6811142 | 11917 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.4147224 | -92.9997253 | 11928 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3899994 | -92.9688873 | 11940 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3786106 | -92.9786148 | 11948 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3786106 | -92.9786148 | 11951 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.2425003 | -92.8244476 | 11970 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.9850006 | -94.0622253 | 11982 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3255558 | -92.996109  | 12006 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0169449 | -94.0800018 | 12031 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0169449 | -94.0800018 | 12032 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.8713894 | -94.0841675 | 12070 | CNPE-IB |

---

---

|                   |            |             |       |         |
|-------------------|------------|-------------|-------|---------|
| <i>T. helleri</i> | 17.7727776 | -93.9486084 | 12086 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.395834  | -93.6624985 | 12100 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3786106 | -92.9786148 | 12130 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3255558 | -92.996109  | 12137 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3747215 | -92.9791641 | 12158 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3011112 | -92.914444  | 12166 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0983334 | -94.0811081 | 12187 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.7727776 | -93.9486084 | 12233 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.8713894 | -94.0841675 | 12257 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.4147224 | -92.9997253 | 12293 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3786106 | -92.9786148 | 12300 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3747215 | -92.9791641 | 12326 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3011112 | -92.914444  | 12330 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.4686108 | -92.7747192 | 12345 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.395834  | -93.6624985 | 12404 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.93327   | -92.91275   | 1261  | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.75      | -93.5       | 15501 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.8333333 | -92.1666667 | 15507 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.1133333 | -94.4294444 | 15517 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.2117    | -92.4172    | 16675 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.346     | -92.2359    | 16681 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.4818    | -92.6925    | 16685 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0978    | -92.3825    | 16688 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3613    | -92.4149    | 16701 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.3613    | -92.4149    | 16702 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.1658    | -92.2796    | 16710 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.4053    | -92.4161    | 16712 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.4053    | -92.4161    | 16718 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.4053    | -92.4161    | 16721 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.36515   | -92.58359   | 16965 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.0491    | -94.45327   | 17711 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 18.02691   | -94.415683  | 17754 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 16.084641  | -91.01964   | 18475 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 16.1043    | -91.01481   | 18530 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 16.40904   | -90.78237   | 19672 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 16.29587   | -90.88634   | 19952 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 16.14244   | -90.926361  | 20283 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 17.395834  | -93.6624985 | 20767 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 16.17041   | -90.8439    | 21139 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> | 16.5       | -90.6833344 | 21151 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> |            |             | 21305 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> |            |             | 21386 | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i> |            |             | 21416 | CNPE-IB |

---



---

|                       |           |             |          |         |
|-----------------------|-----------|-------------|----------|---------|
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21431    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21499    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21514    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21609    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21627    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21685    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21693    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21697    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21704    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 21714    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 22077    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 22160    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     | 17.577804 | -92.483522  | 22305    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     | 16.1043   | -91.01481   | 22347    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     | 16.12129  | -91.08657   | 22366    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     | 16.08454  | -91.01967   | 22371    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     | 16.10293  | -91.01457   | 23075    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     | 16.10293  | -91.01457   | 23083    | CNPE-IB |
| <i>T. helleri</i>     | 17.446478 | -92.763342  | 741      | CIFI    |
| <i>T. helleri</i>     | 17.457172 | -92.780378  | 742      | CIFI    |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 188034   | UMMZ    |
| <i>T. helleri</i>     |           |             | 188065-5 | UMMZ    |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.083334 | -91.1833344 | 8535     | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.10293  | -91.01457   | 18487    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.09956  | -90.9563    | 18492    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.12684  | -90.91204   | 18509    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.11418  | -90.94113   | 18515    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.08066  | -91.02012   | 18526    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.08918  | -90.95257   | 18538    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.12612  | -90.90988   | 18542    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.28687  | -90.87143   | 18584    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.084641 | -91.01964   | 18646    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.09956  | -90.9563    | 18659    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.12684  | -90.91204   | 18673    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.14229  | -90.92611   | 18688    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.17041  | -90.8439    | 18691    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.28687  | -90.87143   | 18706    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.14229  | -90.92611   | 18994    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.17041  | -90.8439    | 19011    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.12129  | -91.08657   | 19029    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.29587  | -90.88634   | 19039    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.08466  | -91.01993   | 19585    | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i> | 16.14244  | -90.92630   | 19592    | CNPE-IB |

---

---

|                        |            |             |       |         |
|------------------------|------------|-------------|-------|---------|
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.07514   | -90.0704    | 19600 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.10296   | -90.95631   | 19607 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.10397   | -90.95238   | 19622 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.12618   | -90.90971   | 19632 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.11594   | -90.94011   | 19652 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.09956   | -90.9563    | 19976 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.11627   | -90.92544   | 19981 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.110904  | -90.93909   | 20289 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.07514   | -91.0704    | 20295 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.12618   | -90.90971   | 20311 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.24697   | -90.88506   | 20321 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.41233   | -90.79944   | 20330 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.07952   | -91.02095   | 20439 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.10128   | -90.95779   | 20461 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.14703   | -90.93127   | 20464 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.09366   | -91.09243   | 20475 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.13272   | -90.91235   | 20490 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.12684   | -90.91204   | 20854 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.17041   | -90.8439    | 20872 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.29587   | -90.88634   | 20882 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.08454   | -91.01967   | 20894 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.40904   | -90.78237   | 20927 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.216694  | -90.841306  | 21000 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.30872   | -90.87557   | 21097 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.15128   | -90.89665   | 21103 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.4011116 | -90.77356   | 21112 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  |            |             | 21385 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.12684   | -90.91204   | 22391 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.12129   | -91.08657   | 22402 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.08454   | -91.01967   | 22410 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.17041   | -90.8439    | 22423 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.12684   | -90.91204   | 22428 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.1043    | -91.01481   | 22435 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.09956   | -90.9563    | 22447 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.2958    | -90.88643   | 22455 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.10293   | -91.01457   | 23006 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.10293   | -91.01457   | 23008 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.10293   | -91.01457   | 23021 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.10293   | -91.01457   | 23030 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. helleri</i>  | 16.10293   | -91.01457   | 23043 | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i> | 19.414307  | -96.332195  | 2039  | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i> | 19.3166676 | -96.4000015 | 2450  | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.1333332 | -96.3666687 | 8947  | CNPE-IB |

---

|                                       |            |             |       |         |
|---------------------------------------|------------|-------------|-------|---------|
| <i>T. maculipinnis</i>                | 17.8666668 | -96.5       | 8954  | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 17.5333328 | -95.5666656 | 8972  | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 17.4333324 | -95.4166641 | 8977  | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 19.4174995 | -96.3958359 | 9122  | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 17.4433327 | -95.75      | 10599 | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 18.7459722 | -96.7164722 | 16890 | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 18.5       | -95.5       | 15529 | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 18.7500556 | -96.67075   | 16900 | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 18.7535833 | -96.7188333 | 16912 | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 19.32072   | -96.71874   | 20023 | CNPE-IB |
| <i>T. maculipinnis</i>                |            |             | 213   | CIFI    |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 18.506528  | -96.557556  | 718   | CIFI    |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 18.659889  | -96.763483  | 821   | CIFI    |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 17.48773   | -95.487841  | 1555  | CIFI    |
| <i>T. maculipinnis</i>                | 17.454083  | -95.498389  | 1605  | CIFI    |
| <i>T. cf. maculipinnis</i> “catemaco” |            |             | 15531 | CNPE-IB |
| <i>T. cf. maculipinnis</i> “catemaco” | 18.416505  | -95.11694   | 674   | CIFI    |
| <i>T. meeki</i>                       | 17.93327   | -92.91275   | 1258  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 17.93327   | -92.91275   | 1265  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 16.3516674 | -90.7549973 | 3673  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.9833336 | -91.1666641 | 5589  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 17.126158  | -91.675796  | 5620  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.6000004 | -90.3166656 | 6221  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 20.4947224 | -88.7352753 | 6231  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.7066669 | -88.2438889 | 6243  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.6202774 | -88.0169449 | 6248  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.6202774 | -88.0169449 | 6256  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 19.5       | -88.4250031 | 6304  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 19.60988   | -88.5618    | 6310  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 19.4833336 | -88.5       | 6321  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 19.1780548 | -88.621666  | 6324  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.6202774 | -88.0169449 | 6329  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 19.2166672 | -90.7166672 | 6580  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 16.7166672 | -90.9166641 | 8341  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.2177773 | -89.4499969 | 9568  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.3588886 | -89.4433365 | 9570  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.6205559 | -89.2994461 | 9578  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.6205559 | -89.2994461 | 9590  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.2177773 | -89.4499969 | 9594  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.3588886 | -89.4433365 | 9599  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.2177773 | -89.4499969 | 9618  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.6205559 | -89.2994461 | 9638  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>                       | 18.2177773 | -89.4499969 | 9641  | CNPE-IB |

---

|                 |            |             |       |         |
|-----------------|------------|-------------|-------|---------|
| <i>T. meeki</i> | 18.2177773 | -89.4499969 | 9653  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588886 | -89.4433365 | 9665  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.6205559 | -89.2994461 | 9682  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.6205559 | -89.2994461 | 9689  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.8050003 | -89.3758316 | 9696  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.2177773 | -89.4499969 | 9703  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588886 | -89.4433365 | 9709  | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.5908337 | -89.2580566 | 10260 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 17.9738884 | -93.0286102 | 11578 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 17.8983326 | -93.1758347 | 11622 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 17.8936119 | -93.1622238 | 11632 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 17.8730564 | -93.0927811 | 11653 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 17.8708324 | -93.0958328 | 11663 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 17.8983326 | -93.1758347 | 11765 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.4147224 | -92.9997253 | 11929 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.3491669 | -92.9536133 | 11964 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.2425003 | -92.8244476 | 11971 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.2461109 | -92.848053  | 11981 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.3255558 | -92.996109  | 12005 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.3491669 | -92.9536133 | 12148 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.2425003 | -92.8244476 | 12177 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 17.7727776 | -93.9486084 | 12241 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.0166667 | -92.9166667 | 15505 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.2117    | -92.4172    | 16676 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.0881    | -92.6094    | 16689 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.1124    | -92.4372    | 16693 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.2801    | -92.6321    | 16697 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.2801    | -92.6321    | 16699 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.2801    | -92.6321    | 16700 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.1658    | -92.2796    | 16704 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.4053    | -92.4161    | 16713 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.4053    | -92.4161    | 16719 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 18.36515   | -92.58359   | 16724 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 16.2166944 | -90.8413056 | 18112 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 16.40905   | -90.7841    | 20336 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 19.8075    | -87.680556  | 20643 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 16.40904   | -90.78237   | 20932 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 16.40904   | -90.78237   | 21153 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> |            |             | 21520 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> |            |             | 21552 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 17.577804  | -92.483522  | 22306 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 16.10293   | -91.01457   | 23059 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i> | 16.10293   | -91.01457   | 23076 | CNPE-IB |

---

|                               |            |             |   |         |
|-------------------------------|------------|-------------|---|---------|
| <i>T. meeki</i>               | 16.3352776 | -90.7555542 | sin numero, mismos datos de recolecta CNPE 6905 | CNPE-IB |
| <i>T. meeki</i>               | 21.091508  | -89.967747  | 792   | CIFI    |
| <i>T. meeki</i>               | 21.152717  | -90.031683  | 797   | CIFI    |
| <i>T. meeki</i>               |            |             | 188064-5  | UMMZ    |
| <i>T. meeki</i>               |            |             | 210926  | UMMZ    |
| <i>T. meeki</i>               |            |             | 753   | CIICMYL |
| <i>T. cf. meeki</i> “bacalar” | 18.5041676 | -88.3830566 | 2781  | CNPE-IB |
| <i>T. cf. meeki</i> “bacalar” | 18.6769447 | -88.3919449 | 2789  | CNPE-IB |
| <i>T. cf. meeki</i> “bacalar” | 18.548902  | -88.460866  | 768   | CIFI    |
| <i>T. cf. meeki</i> “bacalar” | 18.514608  | -88.424969  | 1603  | CIFI    |
| <i>T. cf. meeki</i> “bacalar” | 18.674635  | -88.388731  | 1604  | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 17.1333332 | -95.0500031 | 8960  | CNPE    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 17.094936  | -94.126421  | 484   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.951203  | -94.949508  | 501   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.875508  | -95.082008  | 502   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.943389  | -94.614806  | 503   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.767028  | -95.021889  | 504   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.767028  | -95.021889  | 505   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.765556  | -95.052194  | 508   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.765556  | -95.052194  | 509   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 17.167664  | -94.144119  | 510   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.944826  | -94.615778  | 551   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.899861  | -94.693306  | 603   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 17.278255  | -94.157541  | 831   | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 17.213319  | -94.205425  | 1628  | CIFI    |
| <i>T. panchovillai</i>        | 16.767076  | -95.021944  | 1630  | CIFI    |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.4286118 | -91.8236084 | 452   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 16.3516674 | -90.7549973 | 3674  | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 17.126158  | -91.675796  | 5620  | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.9333324 | -90.7166672 | 6575  | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 16.3352776 | -90.7555542 | 6905  | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 17.8772221 | -93.0852814 | 11643   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 17.8730564 | -93.0927811 | 11795   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 17.8730564 | -93.0927811 | 11796   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.2425003 | -92.8244476 | 12010   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.2461109 | -92.848053  | 12181   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.0166667 | -92.9166667 | 15504   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.346     | -92.2359    | 16677   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.1124    | -92.4372    | 16694   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.2801    | -92.6321    | 16698   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.1658    | -92.2796    | 16705   | CNPE-IB |
| <i>T. pasionis</i>            | 18.4053    | -92.4161    | 16714   | CNPE-IB |

|                    |            |             |        |   |
|--------------------|------------|-------------|--------|---|
| <i>T. pasionis</i> | 16.40904   | -90.78237   | 19960  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> | 16.40905   | -90.7841    | 20337  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> | 18.3255558 | -92.996109  | 20706  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> | 16.40904   | -90.78237   | 20767  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> | 16.40904   | -90.78237   | 20937  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> | 16.40904   | -90.78237   | 21078  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> |            |             | 21342  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> |            |             | 21343  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> |            |             | 21477  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> |            |             | 21562  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> |            |             | 21675  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> | 16.10293   | -91.01457   | 23077  | CNPE-IB   |
| <i>T. pasionis</i> | 18.2425003 | -92.8244476 |        | Sin número de registro, datos de colecta igual a CNPE-11971 |
| <i>T. pasionis</i> | 17.8983326 | -93.1758347 |        | Sin número de registro, datos de colecta igual a CNPE 11662 |
| <i>T. pasionis</i> | 18.2801    | -92.6321    |        | sin numero de registro, datos de colecta igual a CNPE-16700 |
| <i>T. pasionis</i> | 18.2425003 | -92.8244476 |        | Sin número de registro, datos de colecta igual a CNPE 11970 |
| <i>T. pasionis</i> | 17.8730564 | -93.0927811 |        | Sin numero de registro, datos de colecta igual a CNPE-11653 |
| <i>T. pasionis</i> | 18.1658    | -92.2796    |        | sin numero de registro, datos de colecta igual a CNPE-16704 |
| <i>T. pasionis</i> | 18.2461109 | -92.848053  |        | Sin numero de registro, datos de colecta igual a CNPE-11981 |
| <i>T. pasionis</i> | 17.93327   | -92.91275   |        | Sin número de registro, datos de colecta igual a CNPE-1258  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.93327   | -92.91275   |        | Sin número de registro, datos de colecta igual a CNPE-1265  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.72955   | -92.018589  | 748    | CIFI  |
| <i>T. pasionis</i> |            |             | 624    | CHICMYL   |
| <i>T. pasionis</i> |            |             | 753    | CHICMYL   |
| <i>T. pasionis</i> |            |             | 184626 | UMMZ  |
| <i>T.ocolofi</i>   | 17.0244446 | -92.2711105 | 8445   | CNPE-IB   |
| <i>T.ocolofi</i>   | 17.0244446 | -92.2711105 | 8446   | CNPE-IB   |
| <i>T.ocolofi</i>   | 17.0244446 | -92.2711105 | 8447   | CNPE-IB   |
| <i>T.ocolofi</i>   | 17.390917  | -91.999667  | 1648   | CIFI  |
| <i>T.ocolofi</i>   | 17.275083  | -92.034667  | 1656   | CIFI  |
| <i>T.ocolofi</i>   |            |             | 225050 | UMMZ  |

## ANEXO 2. Registros de bases de datos

*T. affinis* (n= sin contabilizar)

UMMZ 26 registros, MZC Ichthyology 1 registro.

*T. aureus* (n= sin contabilizar)

UMMZ 43 registros, AMNH 1 registro

*T. callolepis* (n= sin contabilizar)

UMMZ 1 registro

*T. helleri* (n= sin contabilizar)

UMMZ 59 registros, CINV-NEC 1 registro, MZC 3 registros, ECO-CH-P 1 registro

*T. maculipinnis* ( n=sin contabilizar)

UMMZ 26 registros

*T. meeki* (n= sin contabilizar)

UMMZ 23 registros, CINV-NEC 64 registros, MCZ 4 registros, ECO-CH-P 227 registros

*T. cf. meeki* “bacalar”

ECO-CH-P 17 registros; MCZ 1 registro

*T. panchovillai* (n= sin contabilizar)

UMMZ 4 registros (registrados como *T. maculipinnis*)

*T. passionis* (n= sin contabilizar)

UMMZ 39 registros

*T. socolofi* (n= sin contabilizar)

UMMZ 4 registros

| Especie           | Lat       | Lon        | No. Catálogo | Colección | Referencia  |
|-------------------|-----------|------------|--------------|-----------|---|
| <i>T. affinis</i> | 16.922204 | -89.876419 | 143716       | UMMZ      | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.922204 | -89.876419 | 143717       | UMMZ      | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.930192 | -89.893332 | 143718       | UMMZ      | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.921594 | -89.872363 | 143720       | UMMZ      | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.922652 | -89.871812 | 143721       | UMMZ      | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.922652 | -89.871812 | 143722       | UMMZ      | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.922204 | -89.876419 | 143723       | UMMZ      | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.923395 | -89.887706 | 143724       | UMMZ      | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.965928 | -89.9095   | 143725       | UMMZ      | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.918474 | -89.860003 | 143726       | UMMZ      | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.921758 | -89.807553 | 143727       | UMMZ      | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.913343 | -89.841834 | 143728       | UMMZ      | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.924996 | -89.891268 | 143729       | UMMZ      | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |

|                   |            |             |        |      |   |
|-------------------|------------|-------------|--------|------|---|
| <i>T. affinis</i> | 16.96556   | -89.91927   | 143731 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.913343  | -89.841834  | 143732 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.918474  | -89.860003  | 143733 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.923277  | -89.814377  | 143740 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.923277  | -89.814377  | 143741 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.915922  | -89.84801   | 143742 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.922204  | -89.876419  | 143817 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 16.983333  | -89.633333  | 188045 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.974312  | -89.686747  | 190140 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. affinis</i> | 17.05      | -89.391667  | 194082 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. affinis</i> | 17.0583333 | -89.4263889 | 194144 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.98452   | -89.838459  | 212603 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.971115  | -89.71047   | 224988 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. affinis</i> | 16.975     | -89.8417    | 93497  | MCZ  | MZC (Museum of Comparative Zoology), 2020.  |
| <i>T. aureus</i>  | 15.39578   | -89.635676  | 146074 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.344634  | -89.70778   | 146097 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.378391  | -89.666334  | 169878 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 14.933592  | -89.817043  | 169879 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 14.833001  | -89.150086  | 188160 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 14.916667  | -90.016667  | 190561 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>  | 15.016667  | -89.672222  | 190570 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>  | 15.533333  | -88.908333  | 190593 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>  | 15.925     | -89.2333333 | 190608 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.7916667 | -89.1222222 | 190626 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.5222222 | -89.2944444 | 190637 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.516667  | -89.288889  | 190650 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>  | 15.75      | -88.816667  | 190666 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>  | 15.5722222 | -88.925     | 190688 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.5791667 | -88.5833333 | 190707 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.333333  | -89.041667  | 190725 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>  | 15.4555556 | -89.6027778 | 190733 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.3791667 | -89.6222222 | 190745 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 14.828807  | -89.201825  | 193861 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 14.916667  | -90.105556  | 193881 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>  | 14.9861111 | -89.9763889 | 193971 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.1097222 | -89.3644444 | 193980 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>  | 15.2611111 | -89.0888889 | 193996 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |



|                      |            |             |        |      |   |
|----------------------|------------|-------------|--------|------|---|
|                      |            |             |        |      | History), 2020.   |
| <i>T. aureus</i>     | 15.2077778 | -89.25      | 194013 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.033333  | -89.588889  | 194041 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>     | 15.6611111 | -88.9916667 | 197150 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.6638889 | -88.9833333 | 197168 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.6611111 | -88.9916667 | 197179 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.683333  | -88.966667  | 197193 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>     | 15.8902778 | -89.1875    | 197220 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.7083333 | -88.8777778 | 197241 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.6722222 | -88.9888889 | 197261 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.6888889 | -88.9083333 | 197275 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.3791667 | -89.0222222 | 197313 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.4777778 | -88.8958333 | 197321 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.533333  | -88.826389  | 197332 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. aureus</i>     | 15.675     | -88.3722222 | 197345 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 14.8486111 | -89.3263889 | 197371 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 16.362424  | -88.797334  | 205262 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.640073  | -88.996613  | 224998 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.473903  | -88.823877  | 225016 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 16.14871   | -89.015138  | 247862 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 16.102145  | -88.963114  | 247907 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. aureus</i>     | 15.25      | -89.08      | 32191  | AMNH | Froese <i>et al.</i> , 2020.  |
| <i>T. callolepis</i> | 16.773611  | -95.018056  | 178845 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i>    | 17.072985  | -90.212547  | 143818 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 17.259201  | -90.236475  | 143819 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i>    | 17.277914  | -90.184892  | 143820 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 17.277914  | -90.184892  | 143821 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 17.27939   | -90.174313  | 143822 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 17.301362  | -90.666581  | 143823 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 16.636942  | -90.18314   | 143824 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 16.637007  | -90.183029  | 143825 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 16.636942  | -90.18314   | 143826 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 16.557769  | -90.096223  | 143827 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 16.21338   | -90.034201  | 143828 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 16.056344  | -90.06084   | 143829 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>    | 15.837422  | -89.928226  | 143831 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |

|                   |            |             |        |      |   |
|-------------------|------------|-------------|--------|------|---|
| <i>T. helleri</i> | 15.837422  | -89.928226  | 143832 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i> | 15.824726  | -89.890375  | 143833 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i> | 15.836987  | -89.927325  | 143838 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i> | 16.187088  | -90.040776  | 143840 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i> | 16.530321  | -90.034888  | 143841 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i> | 16.532445  | -90.204039  | 143842 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i> | 16.56642   | -90.25862   | 143843 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i> | 16.636942  | -90.18314   | 143844 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i> | 17.916667  | -92.478611  | 184630 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 18.583333  | -92.183333  | 184697 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.552778  | -92.951944  | 184711 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.997222  | -93.270833  | 184726 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 15.833333  | -89.911111  | 187964 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 15.8055556 | -91.0666667 | 188002 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 16.404167  | -90.188889  | 188034 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 16.4041667 | -90.1888889 | 188034 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 16.6083333 | -90.2777778 | 188065 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 16.608333  | -90.277778  | 189914 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 16.6083333 | -90.277778  | 189914 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 16.283333  | -90.420833  | 189935 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 15.9541667 | -90.5444444 | 189951 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 16.0194444 | -90.7083333 | 189976 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 15.9388889 | -90.9138889 | 190004 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 16.4986111 | -90.5777778 | 190056 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 16.6416667 | -90.6583333 | 190082 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 16.5555556 | -90.3111111 | 190103 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History). 2020; Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017. |
| <i>T. helleri</i> | 17.491667  | -92.025278  | 191739 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 15.804167  | -90.55      | 193915 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.743056  | -91.813889  | 196426 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.747222  | -91.818611  | 196440 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 18.568056  | -91.105556  | 196634 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.559444  | -93.025278  | 196649 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.552778  | -92.951944  | 200700 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.920833  | -93.363056  | 201964 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.883889  | -92.922222  | 202718 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.866667  | -93.383333  | 203312 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.826389  | -93.394722  | 203316 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.539722  | -92.8225    | 209338 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i> | 17.653611  | -91.893333  | 209367 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |

|                        |            |             |        |          |   |
|------------------------|------------|-------------|--------|----------|---|
| <i>T. helleri</i>      | 18.568056  | -91.105556  | 210909 | UMMZ     | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i>      | 17.893056  | -90.794444  | 210924 | UMMZ     | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i>      | 17.690278  | -91.719444  | 210939 | UMMZ     | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i>      | 16.434853  | -90.191948  | 212593 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. helleri</i>      | 17.925     | -92.909722  | 213466 | UMMZ     | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i>      | 17.491944  | -92.019444  | 225033 | UMMZ     | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. helleri</i>      | 17.491268  | -92.020247  | 225033 | UMMZ     | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017; UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. helleri</i>      | 17.854556  | -90.090639  | 1629   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.  |
| <i>T. helleri</i>      | 18.00833   | -92.8917    | 59671  | MCZ      | MZC (Museum of Comparative Zoology), 2020.  |
| <i>T. helleri</i>      | 17.55524   | -92.9485    | 59669  | MCZ      | MZC (Museum of Comparative Zoology), 2020.  |
| <i>T. helleri</i>      | 17.99068   | -92.9326    | 59664  | MCZ      | MZC (Museum of Comparative Zoology), 2020.  |
| <i>T. helleri</i>      | 15.8069444 | -89.9441667 | 5194   | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.   |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.14      | 108566 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 124185 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 124210 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 124222 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 124244 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.17      | -96.09      | 124258 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 124285 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.54      | -96.84      | 162471 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.8       | -95.67      | 173755 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.8       | -95.67      | 186673 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.8       | -95.67      | 192825 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 17.97      | -95.17      | 192835 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18         | -96         | 196673 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.04      | -95         | 209630 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.47      | -95.25      | 209644 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.7       | -95.7       | 209652 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.7       | -95.7       | 209660 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 210770 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 210782 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 210788 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.2       | -96.09      | 210799 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18         | -95.7       | 210983 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18         | -95.7       | 210991 | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.42      | -95.75      | 97675  | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.37      | -95.84      | 97676  | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. maculipinnis</i> | 18.34      | -96         | 97677  | UMMZ     | Paulo-Maya y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. meeki</i>        | 16.530321  | -90.236475  | 143897 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. meeki</i>        | 16.532445  | -90.271204  | 143898 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. meeki</i>        | 16.56642   | -90.184892  | 143900 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. meeki</i>        | 16.636942  | -90.174313  | 143901 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |

---

|                 |            |             |        |          |  |
|-----------------|------------|-------------|--------|----------|--|
|                 |            |             |        |          | History), 2020.  |
| <i>T. meeki</i> | 16.649215  | -90.666581  | 143902 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 16.649215  | -90.18314   | 143903 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 16.649215  | -90.183029  | 143904 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.119854  | -90.18314   | 143905 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.25375   | -89.928226  | 143907 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.277914  | -89.890375  | 143908 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.27939   | -90.212547  | 143910 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.301362  | -89.070456  | 143911 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 16.636942  | -88.69909   | 143912 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 16.637007  | -89.484801  | 143913 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.6       | -90.6583333 | 187188 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 16.6083333 | -88.575078  | 189916 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 16.6416667 | -88.556917  | 190085 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.426003  | -88.403712  | 190420 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 18.152002  | -89.3611111 | 190427 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 18.433661  | -89.1533333 | 190435 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 16.434853  | -89.752641  | 212594 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4752778 | -88.0519444 | 246441 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.1088889 | -88.6588889 | 246848 | UMMZ     | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 18.123194  | -89.815667  | 867    | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.587333  | -89.417361  | 931    | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.516389  | -89.697528  | 966    | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 19.106083  | -89.297     | 1025   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.854444  | -89.46125   | 1033   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.938722  | -89.315806  | 1035   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 17.857944  | -89.244778  | 1093   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.6205    | -89.299722  | 1095   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.820472  | -89.163111  | 1097   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.092778  | -89.461861  | 1207   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.067639  | -89.422889  | 1215   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.399222  | -89.464722  | 1222   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.155056  | -89.42075   | 1223   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 17.906917  | -89.258472  | 1224   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 17.819361  | -89.256556  | 1226   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.588444  | -89.256778  | 1227   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.216667  | -89.450722  | 1228   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |
| <i>T. meeki</i> | 18.751833  | -89.452611  | 1235   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.   |

---

---

|                 |           |            |      |          |                      |
|-----------------|-----------|------------|------|----------|----------------------|
| <i>T. meeki</i> | 18.358889 | -89.443028 | 1240 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.415028 | -89.1365   | 1267 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.155056 | -89.42075  | 1270 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.586917 | -89.414778 | 1288 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.426667 | -89.143361 | 1290 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.330083 | -89.4815   | 1292 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 17.915    | -90.116028 | 1296 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.488917 | -89.255194 | 1305 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.216667 | -89.450722 | 1311 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.336111 | -89.471222 | 1319 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.123194 | -89.815667 | 1320 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.475222 | -89.888944 | 1323 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 19.106083 | -89.297    | 1341 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.067639 | -89.422889 | 1350 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.358889 | -89.443028 | 1354 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.116694 | -89.403361 | 1357 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.091028 | -89.437917 | 1363 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.820472 | -89.163111 | 1370 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.742472 | -89.178472 | 1386 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.854444 | -89.46125  | 391  | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.092778 | -89.461861 | 1416 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.399222 | -89.464722 | 1428 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.100111 | -89.4615   | 1441 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.421167 | -89.155361 | 1459 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.48675  | -89.192306 | 1468 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.481806 | -89.1955   | 1490 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.588444 | -89.256778 | 1492 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.430806 | -89.145611 | 1496 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.415028 | -89.1365   | 1501 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.938722 | -89.315806 | 1504 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.064861 | -89.451778 | 1526 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.358889 | -89.443028 | 1532 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 19.106083 | -89.297    | 1534 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.586917 | -89.414778 | 1545 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.586917 | -89.414778 | 1551 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.587333 | -89.417361 | 1553 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.587333 | -89.417361 | 1561 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.587333 | -89.417361 | 1564 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.587333 | -89.417361 | 1567 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.587333 | -89.417361 | 1573 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.588444 | -89.256778 | 1588 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.588444 | -89.256778 | 1592 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |
| <i>T. meeki</i> | 18.925972 | -89.293694 | 1599 | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018. |

---

---

|                 |            |             |        |          |  |
|-----------------|------------|-------------|--------|----------|--|
| <i>T. meeki</i> | 18.012472  | -90.097528  | 1613   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.                       |
| <i>T. meeki</i> | 17.854556  | -90.090639  | 1627   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.                       |
| <i>T. meeki</i> | 17.915     | -90.116028  | 1637   | CINV-NEC | Vega-Cendejas, 2018.                       |
| <i>T. meeki</i> | 21.2527    | -89.7499    | 31443  | MCZ      | MZC (Museum of Comparative Zoology), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 18.00833   | -92.8917    | 75624  | MCZ      | MZC (Museum of Comparative Zoology), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 18.08333   | -88.5667    | 93497  | MCZ      | MZC (Museum of Comparative Zoology), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 17.76667   | -88.5333    | 171917 | MCZ      | MZC (Museum of Comparative Zoology), 2020. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9638889 | -87.9172222 | 32     | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 38     | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 50     | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 85     | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 198    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 18.9672222 | -87.9205556 | 201    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 253    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 284    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 400    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 427    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 435    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 443    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 444    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 458    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 469    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 471    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 514    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 525    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 18.9638889 | -87.9172222 | 528    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 581    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 636    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 638    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 645    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 677    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 680    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 692    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 697    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 711    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 729    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 769    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 770    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 774    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 821    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 836    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 839    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 884    | ECO-CHP  | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.            |

---

---

|                 |            |             |      |         |                                 |
|-----------------|------------|-------------|------|---------|---------------------------------|
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 896  | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 936  | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 944  | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 954  | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 956  | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3575    | -88.5886111 | 1003 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.1494444 | -88.1736111 | 1039 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1177778 | -87.4644444 | 1067 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 1076 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 1084 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 1089 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 1100 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 1107 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 1186 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 1193 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5533333 | -88.4597222 | 1272 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 1337 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 1338 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.1266667 | -87.4636111 | 1349 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 1357 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9638889 | -87.9172222 | 1361 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9638889 | -87.9172222 | 1362 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9572222 | -87.6213889 | 1370 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 20.3536111 | -87.3463889 | 1387 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.1780556 | -88.5216667 | 1437 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5175    | -88.4377778 | 1442 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5875    | -89.4175    | 1452 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5016667 | -88.5202778 | 1455 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.3605556 | -88.325     | 1488 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.3297222 | -88.4936111 | 1491 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9533333 | -88.1633333 | 1496 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8897222 | -87.6436111 | 1533 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4705556 | -88.0291667 | 1540 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.7408333 | -88.4575    | 1545 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.5       | -88.7241667 | 1549 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.1061111 | -89.2972222 | 1608 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8336111 | -87.66      | 1611 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4577778 | -88.9372222 | 1615 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 17.9388889 | -88.8769444 | 1620 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.7066667 | -88.2555556 | 1624 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4961111 | -88.4788889 | 1634 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5972222 | -89.11      | 1639 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4661111 | -88.1038889 | 1646 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |

---

---

|                 |            |             |      |         |                                 |
|-----------------|------------|-------------|------|---------|---------------------------------|
| <i>T. meeki</i> | 18.5875    | -89.4175    | 1665 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9388889 | -89.3105556 | 1677 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 1681 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8897222 | -87.6436111 | 1701 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8336111 | -87.66      | 1705 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9572222 | -87.6213889 | 1714 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8897222 | -87.6436111 | 1716 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8255556 | -88.3397222 | 1728 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6855556 | -87.7186111 | 1734 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4208333 | -87.7655556 | 1743 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8144444 | -88.585     | 1761 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.1069444 | -89.2983333 | 1771 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5041667 | -88.3830556 | 1772 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6119444 | -88.8005556 | 1798 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9144444 | -88.2461111 | 1800 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8336111 | -87.66      | 1816 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4613889 | -89.0383333 | 1823 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5863889 | -89.4102778 | 1843 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5641667 | -88.8161111 | 1847 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.1780556 | -88.5216667 | 1864 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5775    | -88.4186111 | 1884 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2788889 | -88.5258333 | 1892 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1013889 | 1898 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6119444 | -88.8005556 | 1924 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6144444 | -89.4138889 | 1971 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8258333 | -88.3411111 | 1972 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4977778 | -88.3894444 | 1984 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9144444 | -88.2461111 | 1989 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4975    | -89.4005556 | 2022 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.7066667 | -88.2555556 | 2046 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6113889 | -88.8122222 | 2178 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.3297222 | -88.4936111 | 2321 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.0383333 | -88.1772222 | 2327 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4661111 | -88.1038889 | 2332 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.0244444 | -88.2536111 | 2343 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4694444 | -88.08      | 2347 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5972222 | -89.11      | 2350 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.3297222 | -88.4936111 | 2355 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2413889 | -88.3188889 | 2356 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4705556 | -88.0291667 | 2358 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4694444 | -88.08      | 2368 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.1494444 | -88.1736111 | 2373 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.5       | -88.7241667 | 2377 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |

---



---

|                 |            |             |      |         |                                 |
|-----------------|------------|-------------|------|---------|---------------------------------|
| <i>T. meeki</i> | 19.3605556 | -88.325     | 2379 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588889 | -89.4433333 | 2589 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2615 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2618 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.8241667 | -87.5       | 2641 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2678 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2692 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2702 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2703 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2710 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2713 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2731 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2735 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4661111 | -88.1038889 | 2739 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2749 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2753 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2760 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.445     | -89.1016667 | 2818 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9672222 | -87.9205556 | 2895 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5972222 | -89.11      | 3100 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5775    | -88.4186111 | 3107 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3594444 | -89.4430556 | 3125 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.3011111 | -88.5347222 | 3126 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.7055556 | -88.2566667 | 3154 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8786111 | -88.2372222 | 3406 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.7472222 | -88.3244444 | 3408 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5775    | -88.4186111 | 3415 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6958333 | -88.3744444 | 3421 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.7661111 | -88.3038889 | 3427 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8786111 | -88.2372222 | 3431 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.7472222 | -88.3244444 | 3444 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6958333 | -88.3744444 | 3448 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5775    | -88.4186111 | 3456 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8786111 | -88.2372222 | 3458 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8786111 | -88.2372222 | 3464 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.7472222 | -88.3244444 | 3471 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.5775    | -88.4186111 | 3472 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6958333 | -88.3744444 | 3479 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8347222 | -88.3436111 | 3594 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8347222 | -88.3436111 | 3595 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.9544444 | -87.6130556 | 3607 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8558333 | -87.6575    | 3612 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2611111 | -87.9541667 | 3627 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |

---

---

|                 |            |             |      |         |                                 |
|-----------------|------------|-------------|------|---------|---------------------------------|
| <i>T. meeki</i> | 19.4694444 | -88.0302778 | 3636 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2611111 | -87.9541667 | 3643 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4697222 | -88.0152778 | 3698 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2611111 | -87.9541667 | 3700 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3575    | -88.5886111 | 3722 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.1236111 | -89.8158333 | 3734 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4977778 | -88.3894444 | 3739 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.3011111 | -88.5347222 | 3751 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4697222 | -88.0152778 | 4027 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.8786111 | -88.2372222 | 4032 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4933333 | -88.4816667 | 4357 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2611111 | -87.9541667 | 4415 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4697222 | -88.0152778 | 4433 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2244444 | -87.9525    | 4438 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.4933333 | -88.4816667 | 4613 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4694444 | -88.0302778 | 4620 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4625    | -88.0225    | 4636 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2244444 | -87.9525    | 4651 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.3       | -88.065     | 4668 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2611111 | -87.9541667 | 4679 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2713889 | -88.0430556 | 4705 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2244444 | -87.9525    | 4715 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4697222 | -88.0152778 | 4737 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.4625    | -88.0225    | 4740 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2611111 | -87.9541667 | 4759 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 19.2244444 | -87.9525    | 4762 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.2177778 | -89.45      | 4775 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588889 | -89.4433333 | 4790 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6205556 | -89.2994444 | 4801 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6205556 | -89.2994444 | 4808 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.2177778 | -89.45      | 4818 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588889 | -89.4433333 | 4831 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.2177778 | -89.45      | 4844 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588889 | -89.4433333 | 4854 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6205556 | -89.2994444 | 4858 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6205556 | -89.2994444 | 4883 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588889 | -89.4433333 | 4891 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.2177778 | -89.45      | 4903 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.2177778 | -89.45      | 4910 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.6205556 | -89.2994444 | 4919 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588889 | -89.4433333 | 4925 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.2177778 | -89.45      | 4932 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |
| <i>T. meeki</i> | 18.3588889 | -89.4433333 | 4934 | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008. |

---

|                             |            |             |        |         |  |
|-----------------------------|------------|-------------|--------|---------|--|
| <i>T. meeki</i>             | 18.6205556 | -89.2994444 | 4944   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 18.4933333 | -88.4816667 | 5071   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 16.9311111 | -89.875     | 5173   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 15.8069444 | -89.9441667 | 5186   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 15.8069444 | -89.9441667 | 5195   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 15.8844444 | -90.1866667 | 5254   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 16.1266667 | -90.1813889 | 5260   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 16.5325    | -90.1883333 | 5273   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 15.9766667 | -90.4088889 | 5335   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 15.8316667 | -90.3213889 | 5340   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 15.8352778 | -90.295     | 5348   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 15.8352778 | -90.295     | 5349   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 15.8352778 | -90.295     | 5382   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 18.4452778 | -89.1013889 | 6122   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 18.1144444 | -89.1497222 | 6152   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 18.3394444 | -88.6086111 | 6167   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 17.9902778 | -88.8902778 | 6171   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 17.8722222 | -89.2380556 | 6201   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. meeki</i>             | 18.5016667 | -88.5202778 | 6225   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.69167   | -88.3083    | 75625  | MZC     | MZC (Museum of Comparative Zoology). 2020.                     |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.6797222 | -88.3847222 | 1755   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.535     | -88.3819444 | 1893   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.5147222 | -88.375     | 1949   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.5186111 | -88.3847222 | 2025   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.91      | -88.1733333 | 3404   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.6797222 | -88.3847222 | 3419   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.91      | -88.1733333 | 3433   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.6797222 | -88.3847222 | 3437   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.6797222 | -88.3847222 | 3453   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.6797222 | -88.3847222 | 3461   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.6797222 | -88.3847222 | 3467   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.91      | -88.1733333 | 3478   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.6797222 | -88.3847222 | 3481   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.5147222 | -88.375     | 3742   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.5147222 | -88.4088889 | 4365   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.5147222 | -88.4088889 | 4606   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. cf. meeki bacalar</i> | 18.5147222 | -88.4088889 | 5069   | ECO-CHP | Schmitter-Soto y Cázares, 2008.                                |
| <i>T. pancovillai</i>       | 17.311111  | -95.051389  | 178547 | UMMZ    | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.                             |
| <i>T. pancovillai</i>       | 16.773611  | -95.018056  | 178846 | UMMZ    | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.                             |
| <i>T. pancovillai</i>       | 17.101389  | -95.040278  | 184535 | UMMZ    | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.                             |
| <i>T. panchovillai</i>      | 17.389035  | -95.363386  | 234806 | UMMZ    | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. pasionis</i>          | 16.584067  | -90.269786  | 143758 | UMMZ    | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |

|                    |            |             |        |      |   |
|--------------------|------------|-------------|--------|------|---|
| <i>T. pasionis</i> | 16.56642   | -90.25862   | 143759 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 16.649215  | -89.752641  | 143798 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 16.649215  | -89.752641  | 143799 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 16.649215  | -89.752641  | 143800 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 16.649215  | -89.752641  | 143801 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 16.649215  | -89.752641  | 143802 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 16.649215  | -89.752641  | 143803 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.072985  | -90.212547  | 143804 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.072985  | -90.212547  | 143805 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.255556  | -90.233333  | 143806 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.259201  | -90.236475  | 143806 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.25375   | -90.271204  | 143807 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.277914  | -90.184892  | 143808 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.277914  | -90.184892  | 143809 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.277914  | -90.184892  | 143810 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.27939   | -90.174313  | 143811 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.301362  | -90.666581  | 143812 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 16.530321  | -90.034888  | 143813 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 16.532445  | -90.204039  | 143814 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |
| <i>T. pasionis</i> | 17.916667  | -92.478611  | 184626 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 16.4       | -90.194444  | 189901 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 16.283333  | -90.420833  | 189937 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 16.2208333 | -90.4055556 | 190026 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera. 2017: UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. pasionis</i> | 16.4986111 | -90.5777778 | 190059 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera. 2017: UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. pasionis</i> | 16.6416667 | -90.6583333 | 190087 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera. 2017: UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. pasionis</i> | 16.5555556 | -90.3111111 | 190106 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera. 2017: UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |
| <i>T. pasionis</i> | 19.365278  | -90.72      | 190877 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.743056  | -91.813889  | 196431 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.920833  | -93.363056  | 196661 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 18.658333  | -91.729167  | 200703 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.930556  | -92.476944  | 201965 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.747222  | -91.818611  | 209370 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 18.638889  | -90.276389  | 210898 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.893056  | -90.794444  | 210927 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.983333  | -92.929722  | 213460 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.925     | -92.909722  | 213467 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 17.983333  | -92.929722  | 223288 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.  |
| <i>T. pasionis</i> | 18.6425    | -90.2938889 | 246459 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020.                                    |

|                    |           |            |        |      |  |
|--------------------|-----------|------------|--------|------|--|
| <i>T. socolofi</i> | 17.358889 | -92.052778 | 209317 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.                             |
| <i>T. socolofi</i> | 17.386667 | -91.988056 | 210819 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.                             |
| <i>T. socolofi</i> | 17.386667 | -91.988056 | 210820 | UMMZ | Muñoz-Alonso y Ramos-Rivera, 2017.                             |
| <i>T. socolofi</i> | 17.335656 | -92.141031 | 225050 | UMMZ | UMMZ (University of Michigan Museum of Natural History), 2020. |

### ANEXO 3. Registros de literatura

#### 126 registros (Localidad/Coordenadas/ Referencia)

##### *T. affinis* 4 registros

Dren Capulin Río San Pedro en la región de Balancan (Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°43' 16"N 91°08'18"W; 17.721111, -91.138333) (Castillo-Domínguez, 2011).

Dren López Zamora, Río San Pedro en la región de Balancan ( Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°46'09"N, 91°07'35"W; 17.769167, -91.126389) (Castillo-Domínguez, 2011).

Dren Naranjito, Río San Pedro en la región de Balancan (Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°46'59"N , 91°08'02"W; 17.783056, -91.133889) (Castillo-Domínguez, 2011).

Lagos del distrito (Petén Itza) (16°58'59.88"N, -89°53'9.6"W) (Barrientos *et al.*, 2018).

##### *T. aureus* 12 registros

Hotel Karilinda, playa mariscos, Izabal, Guatemala (15°25'30.2"N 89°05'05.0"W; 15.425053, -89.084712) (Pérez *et al.*, 2005).

Río Banco, Mariscos, Izabal, Guatemala (15°27.206N 89°3.126W; 15.453433, -89.052100) (Pérez *et al.*, 2005).

Playa Aldea Izabal, Izabal, Guatemala (15°24.324N 89°08.123W; 15.405400, -89.135383) (Pérez *et al.*, 2005).

Pescadores en Río Oscuro, Izabal, Guatemala (15°22.273N 89°20.224W; 15.371217, -89.337067) (Pérez *et al.*, 2005).

Punta Chapín, cerca de desembocadura, Izabal, Guatemala (15°23.567N 89°16.011W; 15.392783, -89.266850) (Pérez *et al.*, 2005).

Playa finca Paraíso, Izabal, Guatemala (15°34.292N 89°11.801W; 15.571068, -89.196512) (Pérez *et al.*, 2005).

Hotel Ecológico, El Estor, Izabal, Guatemala (15°31.664N 89°19.273W; 15.527733, -89.321217) (Pérez *et al.*, 2005).

Río Pedernales, Izabal, Guatemala (15°36.949N 89°04.525W; 15.615817, -89.075417) (Pérez *et al.*, 2005).

Río Razul, Izabal, Guatemala (15°38.183N 89°02.612W; 15.636383, -89.043533) (Pérez *et al.*, 2005).

Playa Backpacker's, Izabal, Guatemala (15°39.375N 88°59.891W; 15.656250, -88.998183) (Pérez *et al.*, 2005).

Cerca de Exmibal, Izabal, Guatemala (15°29.081N 89°22.163W; 15.484683, -89.369383) (Pérez *et al.*, 2005).

Puente Amatillo, Izabal, Guatemala (15°32.360N 88°53.908W; 15.539333, -88.898467) (Pérez *et al.*, 2005).

***T. helleri*** 48 registros

Laguna Horizonte, El Espino, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.244444, -92.8375) (Paramo, 1984).

Río Gonzalez, a un tercio del trayecto de la Laguna Horizonte a la confluencia con el Arroyo Boca Grande, Tabasco (18.279167, -92.847778) (Paramo, 1984).

Jalapita, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.373611, -92.845833) (Paramo, 1984).

Laguna La Tinaja, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.373611, -92.845833) (Paramo, 1984).

Laguna Santa Anita, parte NE, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.373611, -92.845833) (Paramo, 1984).

Laguna Horizonte, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.225, -92.858611) (Paramo, 1984).

Río González, a dos tercios del trayecto de la Laguna Horizonte , Tabasco (18.300278, -92.865278) (Paramo, 1984).

Laguna Chifladero, adyacente al Río González, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.363889-92.972222) (Paramo, 1984).

Laguna Santa Anita, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.373611, -92.845833) (Paramo, 1984).

Río González, entre la Laguna Santa Anita y la Laguna Provecho, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.373611, -92.845833) (Paramo, 1984).

Laguna Juliva sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.341667, -92.972222) (Paramo, 1984).

Río González, en su desembocadura (Barra de Chiltepec), sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.373611, -92.845833) (Paramo, 1984).

Laguna Santa Anita, parte SW sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.359722 -92.890278).

Río González, a la mitad del trayecto entre Jalapita y la desembocadura (Barra de Chiltepec), sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.373611, -92.845833) (Paramo, 1984).

Laguna Provecho, adyacente al Río González, sistema del Río Mezcalapa, Tabasco (18.3875, -92.968056) (Paramo, 1984).

Dren Capulín, Río San Pedro en la región de Balancán (Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°43' 16"N 91°08' 18"W; 17.721111, -91.138333) (Castillo-Domínguez, 2011).

Dren López Zamora, Río San Pedro en la región de Balancán ( Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°46'09"N, 91°07'35"W; 17.769167, -91.126389) (Castillo-Domínguez, 2011).

Dren Naranjito, Río San Pedro en la región de Balancán ( Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°46'59"N , 91°08'02"W; 17.783056, -91.133889) (Castillo-Domínguez, 2011).

Sistema Pom. Atasta en Campeche (18°34'44.7"N 92°08'11.4"W; 18.579085, -92.136488 (Ayala-Pérez *et al.*, 2015).

Camellones Chontales, Tabasco (17°45'08"N, 92°35'10"W; 17.752222, -92.586111) (Aguirre-Macedo y García-Magaña, 1994; Salgado-Maldonado, 2006).

Lago El Espino (= El Horizonte) (Cuenca del Río Grijalva), Tabasco (18°14'57"N, 92°49'59"W; 18.249167, -92.833056) (Aguirre-Macedo y García-Magaña, 1994; Mendoza-Franco *et al.*, 2000; Scholz *et al.*, 2001; Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado *et al.* 2005b; Salgado-Maldonado, 2006).

Lago El Rosario (Cuenca del Río Tonalá), Tabasco (17°50'00", 93°45'00"; 17.833333, -93.750000) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2005b; Salgado-Maldonado, 2006).

Lago Las Ilusiones (Cuenca del Río Grijalva), Tabasco (17°59'46"N, 92°56'17"W: Corrección de coordenadas 17.842622, -93.774981) (Salgado-Maldonado, 2006).

Lago Santa Anita (Cuenca del Río Grijalva y González), Tabasco (18°22'15"N, 92°53'10"W; 18.370833, -92.886111) (Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado, 2006).

Lago Yumká, Tabasco (18°00'37"N, 92°48'12"W; 18.010278, -92.803333) (Mendoza-Franco *et al.*, 2000; Scholz *et al.*, 2001; Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado, 2006).

Estanques cerca de Tucta, Tabasco (18°10'40"N, 92°56'01"W; 18.177778, -92.933611) (Salgado-Maldonado, 2006).

Río San Pedro (Cuenca del Río Usumacinta), Tabasco (17°45'00"N, 91°23'00"W; 17.749520, -91.383634) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2005b; Salgado-Maldonado, 2006).

Río Teapa (Cuenca del río Grijalva), Tabasco (17°31'56"N, 92°58'05"W; 17.531209, -92.966999) (Aguirre-Macedo y García-Magaña, 1994; Salgado-Maldonado, 2006).

Lago El Vapor, Campeche (18°18'38"N, 91°50'09"W; 18.310556, -91.835833) (Aguirre-Macedo y García-Magaña, 1994; Salgado-Maldonado, 2006).

Río Champotón (19°21'0"N 90°40'0"W; correccion de coordenadas 19.352034, -90.688872) (Salgado-Maldonado, 2013; Pinacho-Pinacho, 2015).

Río Lacantún, el Remolino (16°14'46"N 90°50'8"W; 16.243730, -90.847955) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2011; Pinacho-Pinacho, 2015).

Laguna las Ilusiones (17°59'46"N 92°56'17"W; 17.996111, -92.938056); (Ramírez-Jiménez 1993; García-Magaña 1990; Salgado-Maldonado y Kennedy, 1997; Pinacho-Pinacho, 2015).



La Reversa, río Chajul, río Lacantún (16°04'52"N, 90°56'55"W; 16.081111, -90.948611) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2011).

Río San Pedro, Río Tzendales (16°17'54"N, 90°53'13"W; 16.298333, -90.886944) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2011).

Arroyo El Remolino, Reforma Agraria (16°14'46" N, 90°50'08"W; 16.246111, -90.835556) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2011).

Río Chacámax, Palenque (17°03'55"N, 92°09'08"W; 17.065278, -92.152222) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2011).

Salinas, Río Salado (15°59'53.16"N, -90°37'14.84"W; 15.9981, -90.620789) (Barrientos *et al.*, 2018).

Salinas, Río San Benito (15°56'45.06"N, -90°36'51.80"W) (Barrientos *et al.*, 2018).

Salinas, Tributario (sin nombre) (16°2'46.86"N, -90°18'34.27"W; 16.04635, -90.309519) (Barrientos *et al.*, 2018).

Salinas, Río Sauce (15°3'7.59"N, -90°18'22.82"W; 15.052108, -90.306339) (Barrientos *et al.*, 2018).

Ixcán, Río Pescado (15°56'21.37"N, -91°4'10.02"W; 15.939269, -91.06945) (Barrientos *et al.*, 2018).

Río Sébol, cerca de poblado de San Bartolomé, Alta Verapaz (15°48'25"N -89°56'39"W; 15.806944, -89.944167) (Valdez, Moreno, 2005).

Río Escondido and Río San Pedro (17°25.94' N 90°38.65' W; 17.432333, -90.644167) (Barrientos *et al.*, 2000).

Río Chocop (17°36.13' N 90°24.53' W; 17.602167, -90.408833) (Barrientos *et al.*, 2000).

Candelaria I (17°40.33' N 90°31.86' W; 17.672167, -90.531000) (Barrientos *et al.*, 2000).

Candelaria II (17°40.31' N 90°31.99' W; 17.671833, -90.533167) (Barrientos *et al.*, 2000).

Lago San Pedrito, Tabasco (18°20'36"N 92°33'50"W; 18.343333, -92.563889) (Pease *et al.*, 2018).

Río Polo, Tabasco (18°29'21"N 92°38'23"W; 18.489167, -92.639722) (Pease *et al.*, 2018).

***T. maculipinnis*** 4 registros

Arroyo en la localidad "San Juan Evangelista" cerca de Valle Nacional (17°46'15"N 96°18'33"W; 17.770833, -96.309167), Cuenca del Río Papaloapan (Salgado-Maldonado *et al.*, 2005a).

Cosamaloapan, Veracruz (18°20'00"N, 95°49'00"W; 18.333333, -95.816667) (Lamothe-Argumedo. 1997; Salgado-Maldonado, 2006).

Xicatlacotla, Morelos (18°31'23"N, 99°11'20"W: 18.523056, -99.188889) (Mejía-Mojica *et al.*, 2014).

Las Huertas, Guerrero (18°28'52"N, 99°58'28"W: 18.481111, -99.974444 ) (Mejía-Mojica *et al.*, 2014).

***T. meeki*** 35 registros

Localidad de Sarabia, en el río Hondo en el estado de Quintana Roo (18°29'34.0"N 88°28'46.3"W; 18.492765, -88.479531) (Lopez-Vila *et al.*, 2014).

La Union en el río Hondo en el estado de Quintana Roo (17°56'42.2"N 88°50'00.7"W; 17.945067, -88.833521) (Lopez-Vila *et al.*, 2014).

En Río Hondo en el Poblado de la Union (17°55'N, 88°51'W; 17°55'01.5"N 88°51'17.0"W; 17.917075, -88.854731), (Scholz y Vargas-Vázquez, 1998).

Río Hondo en la villa del Ramonal (18°16'N, 88°38'W; 18.266667, -88.633333) (Scholz y Vargas-Vázquez, 1998).

Laguna Paiyegua cerca del poblado Valle Hermoso (19°10'N, 88°30'W; [19.166667, -88.500000) (Scholz y Vargas-Vázquez, 1998).

En Lago El Chiribital, Tabasco (17°59'24"N, 93°04'22"W; 17.990000) (Salgado-Maldonado, 2006).

En Lago El Espino (= El Horizonte) (Cuenca del Río Grijalva), Tabasco (18°14'57"N, 92°49'59"W; 18.249392, -92.833393) (Salgado-Maldonado, 2006).

Lago El Rosario (Cuenca del Río Tonalá), Tabasco (17°50'00" - 17°56'00"N, 93°45'00" - 99°56'00"W; 17.833333, -93.750000) (Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado, 2006)

Río San Pedro (Cuenca del Río Usumacinta), (17°45'00"N, 91°23'00"W; 17.749520, -91.383634) (Salgado-Maldonado, 2006).

Cenote Dzaptún, Yucatán (20°51'19"N, 90°14'09"W); correccion de coordenadas 20.850250, -90.235617 (Mendoza-Franco *et al.*, 1997; Salgado-Maldonado, 2006).

Cenote Azul Bacalar, Quintana Roo (18°38'11"N, 88°24'46"W) (correccion de coordenadas 18.645960, -88.412373 (Salgado-Maldonado, 2006).

Cenote Cabañas, Quintana Roo (20°07'51"N, 87°27'57"W; 20.130833, -87.465833) (Scholz *et al.*, 1995, Mendoza-Franco *et al.*, 1997, 2000; Salgado-Maldonado, 2006).

Cenote Chek-há (cerca de Celestún), Yucatán (20°51'39"N, 90°06'49"W; 20.860833, -90.113611) (Scholz *et al.*, 1995; Salgado-Maldonado, 2006),

Cenote Hunucmá, Yucatán (21°00'03"N, 89°52'06"W; 21.000833, -89.868333) (Scholz *et al.*, 1995; Salgado-Maldonado, 2006).

Cenote Noc-choncunchey (cerca de Celestún), Yuc 20°48'53"N, 90°11'47"W; 20.813604, -90.196548 ( Scholz *et al.*, 1995; Mendoza-Franco *et al.*, 1997; Salgado-Maldonado, 2006).

Lago La Abundancia (= Nuevo Becal), Campeche (18°37'12"N, 89°18'22"W; 18.625463, -89.301960) (Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado, 2006).

Pantano cerca de Mahahual, Quintana Roo (18°58'17"N, 87°57'30"W; 18.971389, -87.958333) (Mendoza-Franco *et al.*, 2000; Salgado-Maldonado, 2006).

Laguna Zoh, Campeche (18°35'25"N, 89°25'01"W; 18.588172, -89.418336) (Vidal- Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado, 2006).

Opening of río San Pedro into río Tzendales (16°17'54"N, 90°53'13"W; 16.298333, -90.886944) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2011).

El Raizal (Lago Paraíso) Sistema Lagunar Catazajá (17°47'20"N, 92°02'34"W; 17.788889, -92.042778) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2011).

Hool, Campeche (19°30'51.82"N 90°26'55.13"W; 19.514394, -90.448647). (Pinacho-Pinacho, 2015)

Salinas, Río Salado (15°59'53.16"N, -90°37'14.84"W) (Barrientos *et al.*, 2018).

Salinas, Río San Benito (15°56'45.06"N, -90°36'51.80"W) (Barrientos *et al.*, 2018).

Salinas, Tributario (sin nombre) (16°2'46.86"N, -90°18'34.27"W) (Barrientos *et al.*, 2018).

Salinas, Río Sauce (15°3'7.59", -90°18'22.82") (Barrientos *et al.*, 2018).

Río San Simón, Alta Verapaz (15°47'03"N, -90°20'34"W; 15.784167, -90.342778) (Valdez-Moreno, 2005).

Río Candelaria, Alta Verapaz (15°53'04"N, -90°11'12"W; 15.884444, -90.186667) (Valdez-Moreno, 2005).

Río Sébol, cerca de poblado de San Bartolomé, Alta Verapaz (15°48'25"N, -89°56'39"W; 15.806944, -89.944167) (Valdez-Moreno, 2005).

Petén "Hampol", Campeche (19°56'36" N, 90°22'31" W; 19.943333, -90.375278 ) (Torres-Castro *et al.*, 2009).

Péten "El Remate", Calkiní, Campeche (20°32'04" N, 90°22'13"W; 20.534444, -90.370278) (Torres-Castro *et al.*, 2009).

Laguna Flor de Luna (17°35.97' N, 90°53.84' W; 17.599500, -90.897333) (Barrientos *et al.*, 2000).

Río San Pedro (17°25.94' N, 90°38.65' W; 17.432333, -90.644167) (Barrientos *et al.*, 2000).

Río Chocop (17°36.13' N, 90°24.53' W; 17.602167, -90.408833) (Barrientos *et al.*, 2000).

Candelaria I (17°40.33' N, 90°31.86' W; 17.672167, -90.531000) (Barrientos *et al.*, 2000).

Candelaria II (17°40.31' N, 90°31.99' W; 17.671833, -90.533167) (Barrientos *et al.*, 2000).

### ***T. pasionis***

22 registros

Dren Capulin, Río San Pedro en la región de Balancan ( Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°43'16"N 91°08'18"W; 17.721111, -91.138333) (Castillo-Domínguez, 2011).

Dren López Zamora, Río San Pedro en la región de Balancan ( Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°46'09"N, 91°07'35"W; 17.769167, -91.126389) (Castillo-Domínguez, 2011).

Dren Naranjito, Río San Pedro en la región de Balancan ( Tributario del Río Usumacinta que nace en el Petén Guatemalteco), (17°46'59"N , 91°08'02"W; 17.783056, -91.133889) (Castillo-Domínguez, 2011).

Camellones Chontales, Tabasco (17°45'08"N, 92°35'10"W; 17.752222, -92.586111) (Salgado-Maldonado, 2006)

Lago El Chiribital, Tabasco (17°59'24"N, 93°04'22"W; 17.991005, -93.073030) (Salgado-Maldonado, 2006)

El Espino (= El Horizonte) (Cuenca del Río Grijalva), Tabasco (18°14'57"N, 92°49'59"W; 18.249392, -92.833393) (García- Magaña, 1994; Vidal-Martínez *et al.*, 2001); Salgado-Maldonado, 2006).

Lago El Pozo, Tabasco (18°00'35"N, 92°48'11"W; 18.009722, -92.803056) (Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado *et al.*, 2005b)

Lago Las Ilusiones (Cuenca del río Grijalva), Tabasco (17°59'46"N, 92°56'17"W; 17.996111, -92.938056) (Scholz *et al.*, 2001, Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado *et al.*, 2005b; 2006).

Lago Santa Anita (Cuenca del Río Grijalva y González) (18°22'15"N, 92°53'10"W; 18.370833, -92.886111) (Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado, 2006).

Lago Yumká, Tabasco (18°00'37"N, 92°48'12"W; 18.010278, -92.803333) (Scholz *et al.*, 2001; Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado, 2006).

Estanques cerca de Tucta, Tabasco (18°10'40"N, 92°56'01"W; 18.177778, -92.933611) (Salgado-Maldonado, 2006).

Río Puyacatengo (Cuenca del Río Grijalva), Tabasco 17°34'58"N, 92°53'22"W; 17.582410, -92.889155 (Vidal-Martínez *et al.*, 2001; Salgado-Maldonado, 2006).

Río San Pedro (Cuenca del Río Usumacinta), Tabasco 17°45'00"N, 91°23'00"W; 17.749745, -91.385436 (Salgado-Maldonado, 2006).

Río Usumacinta, Frontera Echeverría (16°49'24"N, 90°53'18"W; 16.823333, -90.888333) (Salgado-Maldonado *et al.*, 2011).

Lago el Chiribital (17°59'24"N 93°4'22"W; 17°59'0"N 93°4'0"W; 17.990898, -93.073636)  
(Salgado-Maldonado 1985; Osorio-Sarabia *et al.* 1987; Pinacho-Pinacho, 2015).

Lago el Espino (18°14'57"N 92°49'59"W; 18.249523, -92.833463) (Salgado-Maldonado, 1985;  
Osorio-Sarabia *et al.*, 1987; Pinacho-Pinacho, 2015).

Río San Pedro (17°45'0"N 91°23'0"W; 17.749674, -91.385526) (Salgado-Maldonado 1985  
(Pinacho-Pinacho, 2015).

Laguna Flor de Luna, (17°35.97' N 90°53.84' W; 17.599500, -90.897333) (Barrientos *et al.*, 2000).

Río San Pedro (17°25.94' N 90°38.65' W; 17.432333, -90.644167) (Barrientos *et al.*, 2000).

Río Chocop (17°36.13' N 90°24.53' W; 17.602167, -90.408833) (Barrientos *et al.*, 2000).

Lago San Pedrito, Tabasco (18°20'36"N 92°33'50"W; 18.343333, -92.563889) (Pease *et al.*, 2018).

Río Polo, Tabasco (18°29'21"N 92°38'23"W; 18.489167, -92.639722) (Pease *et al.*, 2018).

#### ***T. socolofi* 3 registros**

Arroyo El Vergel, afluente del Río Tulijá, Colonia San Francisco, Salto de Agua, Chiapas (17°33'N,  
92°20'W; 17.550000, -92.333333, coordenadas aproximadas) (Rodiles-Hernández y González-  
Díaz, 2006).

Arroyo Pitutal, afluente del Río Tulijá, Colonia Independencia (17°27'N, 92°19'W; 17.450000, -  
92.316667) (Rodiles-Hernández y González-Díaz, 2006).

Río Misalá, puente Ruiz Cortines, afluente del Río Tulijá, carretera Palenque-Agua Azul, 19.6 km  
al S de Palenque (17°23'N, 92°01'W; 17.383333, -92.016667, coordenadas aproximadas) localidad  
tipo (Miller y Taylor, 1984; Google, 2020).

#### **GenBank 49 registros**

##### ***T. aureus* 1 registro**

GenBank: JX437637, Polochic, Guatemala (15°40.702N 88°59.419W; 15°40'42.1"N 88°59'25.1"W)  
(Řičan *et al.*, 2016).

GenBank: KU854633, Lago Peten Itza, San Pedro, Guatemala (16°55'39.8"N 89°54'37.1"W)  
(Řičan *et al.*, 2016b).

***T. callolepis*** 5 registros

GenBank: KU854643, Río El Ajal, Coatzacoalcos, Oaxaca, Mexico (16°46'04.0"N 95°01'18.5"  
W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854642, Río El Ajal, Coatzacoalcos, Oaxaca, Mexico (16°46'02.3"N 95°01'16.7"  
W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854640 Río El Ajal, Coatzacoalcos, Oaxaca, Mexico (16°46'02.3"N 95°01'16.7"  
W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854641 Tributario, Río Escolapa,Coatzacoalcos, Oaxaca, Mexico (16°50'35.6"N  
94°45'13.2"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854639 Río Escolapa, Coatzacoalcos, Oaxaca, Mexico (16°50'50.1"N  
94°45'38.9"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

***T. helleri*** 6 registros

GenBank: KU854658, Pedregal, Choapas, Veracruz, Mexico (17°32'07.4"N 93°39'19.5"W) (Řičan  
*et al.*, 2016b).

GenBank: KU854662, Río Teapa, Teapa, Lower Grijalva, Chiapas, Mexico (17°29'57.5"N  
92°59'34.1"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854663, Río Teapa,Lower Grijalva, Tabasco, Mexico (17°32'24.2"N 92°57'45.8"W)  
(Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854661, Posiblemente Río El Vicente, municipio Juárez, Lower Grijalva, Chiapas,  
Mexico (17°36'21.6"N W 93°13'49.1"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854659, Río Pichucalco, Lower Grijalva, Chiapas, Mexico (17°31'33.3"N  
93°05'18.7"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854660, Tributario Río El Mico, Rio Grijalva Lower Grijalva, Chiapas, Mexico  
(17°27'47.9"N 93°21'08.8"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

***T. cf helleri*** 6 registros

GenBank: KU854626, Lacantun, Chiapas, Mexico (N16°04'46.1"N 91°01'10.8"W) (Řičan *et al.*, 2016).

GenBank: KU854627, Lacantun, Chiapas, Mexico (N16°04'57.9"N 90°52'31.3"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854624, Chixoy Negro, Chiapas, Mexico (16°09'24.3"N 90°29'38.0"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854625, Upper Usumacinta, Chiapas, Mexico, (17°17'12.9"N 91°38'02.6"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854622, Candelaria, Campeche, Mexico (18°08'00.6"N 90°50'14.3"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854623, Lower Usumacinta, Chiapas, Mexico (17°28'59.4"N 91°58'27.6"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

***T. maculipinnis*** 14 registros

GenBank: KU854652, Río Cazonas, Papaloapan, Veracruz, Mexico (20°29'04.2"N 97°32'32.9"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854653, Río Cazonas, Papaloapan, Veracruz, Mexico (20°32'34.3"N 97°28'28.0"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854654, Tributario, Río Tecolutla, Papaloapan, Veracruz, Mexico (20°23'38.7"N 96°59'27.9"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854655, Papaloapan, Veracruz, Mexico (20°14'02.6"N 97°01'50.1"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854657, Papaloapan, Veracruz, Mexico (20°19'53.5"N 97°08'25.1"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854656, Tributario, Río Cazonas, Papaloapan, Veracruz, Mexico (20°34'18.9"N 97°28'55.3"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854651, Río Jamapa, Papaloapan, Veracruz, Mexico (18°50'05.1"N 96°24'00.9"W) (Řičan *et al.*, 2016b).



GenBank: KU854647, Río Jamapa, Papaloapan, Veracruz, Mexico ( 18°49'40.1"N 96°44'12.3"W)  
(Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854646, Tributario, Río Jamapa, Papaloapan, Veracruz, Mexico (18°56' 14.4"N  
96°24'22.2"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854648, Tributario, Río Papaloapan, Papaloapan, Veracruz, Mexico (17°57' 52.6"N  
96°10'21.1"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854649, Papaloapan, Veracruz, Mexico (17°57' 52.6"N 96°10'21.1"W) (Řičan *et al.*,  
2016b).

GenBank: KU854650, Papaloapan, Veracruz, Mexico (17°57' 52.6"N 96°10'21.1"W) (Řičan *et al.*,  
2016b).

GenBank: KU854644, Río Jamapa, Papaloapan, Veracruz, Mexico (19°02'31.4"N 96°26'05.4"W)  
(Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854645, Río San Juan, Papaloapan, Veracruz, Mexico (17°32'54.0"N 95°34'22.4"W)  
(Řičan *et al.*, 2016b).

***T. meeki*** 7 registros

GenBank: KU854631, Río Hondo, Quintana Roo, Mexico (17°53'39.2"N 88°52' 37.9"W) (Řičan *et al.*,  
2016b).

GenBank: KU854632, Chixoy Negro, Chiapas, Mexico (16°09'24.3"N 90°29' 38.0"W) (Řičan *et al.*,  
2016b).

GenBank: KU854634, Río Candelaria, Campeche, Mexico (18°03' 48.4"N W90°48'22.8"W)(Řičan  
*et al.*, 2016b).

GenBank: KU854637, Candelaria, Campeche, Mexico (18°08' 00.6"N 90°50'14.3"W) (Řičan *et al.*,  
2016b).

GenBank: KU854638, Hondo, Quintana Roo, Mexico (18° 19'47.9"N 88°35' 36.9"W) (Řičan *et al.*,  
2016b).

GenBank: KU854636, Hondo, Quintana Roo, Mexico(18°19'47.9"N 88°35'36.9"W) (Řičan *et al.*,  
2016b).

GenBank: KU854635, Tulija, Chiapas, Mexico (N17°23'05.1" W91°59'01.2"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

***T. passionis*** 2 registros

GenBank: KU854629, Río Candelaria, Campeche, Mexico (18°03'48.4"N 90°48'22.8"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854630 Río Candelaria, Campeche, Mexico (18°08'00.6"N 90°50'14.3"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

***T. panchovillai*** (Como *T. cf. maculipinnis*) 3 registros

GenBank: KU854667, Coatzacoalcos, Oaxaca, Mexico (18°09'07.9"N 94°47'24.7"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854668, Coatzacoalcos, Oaxaca, Mexico (18°09'07.9"N 94°47'24.7"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854669, Río El Ajal. Coatzacoalcos, Oaxaca, Mexico (16°46'04.0"N 95°01'18.5" W) (Řičan *et al.*, 2016b).

***T. socolofi*** 3 registros

GenBank: KU854665, Cascadas Misol-ha, Tulija, Chiapas, Mexico (17°23'31.0"N 91°59'58.6"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854664, Cerca de cascadas Misol-ha, parque ecoturístico, Tulija, Chiapas, Mexico (17°23'05.1"N 91°59'01.2"W) (Řičan *et al.*, 2016b).

GenBank: KU854666, Cerca de cascadas Misol-ha, parque ecoturístico, Tulija, Chiapas, Mexico (17°23'05.1"N 91°59'01.2"W) (Řičan *et al.*, 2016b).