

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO



**SISTEMÁTICA, ZOOGEOGRAFÍA Y EVOLUCIÓN DEL GÉNERO
HERICHTHYS (PISCES: CICHLIDAE), EN EL NORESTE DE
MÉXICO**

TESIS

COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CON ACENTUACIÓN EN MANEJO DE VIDA SILVESTRE Y DESARROLLO
SUSTENTABLE

POR

MAURICIO DE LA MAZA BENIGNOS

SAN NICOLAS DE LOS GARZA, N.L.

MARZO 2014

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

SUBDIRECCIÓN DE POSTGRADO

**SISTEMÁTICA, ZOOGEOGRAFÍA Y EVOLUCIÓN DEL GÉNERO
HERICHTHYS (PISCES: CICHLIDAE), EN EL NORESTE DE MÉXICO**

TESIS COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS CON ACENTUACIÓN EN MANEJO DE VIDA
SILVESTRE Y DESARROLLO SUSTENTABLE

POR

MAURICIO DE LA MAZA BENIGNOS

APROBADA:

COMISION DE TESIS:

PRESIDENTE:

DRA. MARIA DE LOURDES LOZANO VILANO

SECRETARIO:

DR. JUAN ANTONIO GARCIA SALAS

VOCAL 1:

DRA. MARIA ELENA GARCÍA RAMÍREZ

VOCAL 2

DR. ARMANDO JESUS CONTRERAS BALDERAS

VOCAL 3:

DR. ROBERTO MERCADO HERNÁNDEZ

SAN NICOLÁS DE LOS GARZA, NUEVO LEÓN, MÉXICO DICIEMBRE 2013

DEDICATORIA

A Sylvia Elena con todo mi amor por su paciencia,
confianza y apoyo durante estos años de arduo trabajo.

Gracias por estar a mi lado



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
SUBDIRECCION DE POSGRADO

ACTA DE EXAMEN PREDOCTORAL

El día **15 de Abril del 2010**, en una de las aulas de la Subdirección de Postgrado de la Facultad de Ciencias Biológicas de la U.A.N.L., siendo las **15:00** Horas, se celebró el examen predoctoral en su modalidad oral, del alumno **M.C. MAURICIO DE LA MAZA BENIGNO** del Programa de Doctorado en Ciencias con Acentuación en **Manejo de Vida Silvestre y Desarrollo Sustentable**.


Los miembros de este jurado predoctoral: **DR. ARMANDO J. CONTRERAS BALDERAS, DRA. MA. ELENA GARCÍA RAMÍREZ, DR. DAVID LAZCANO VILLARREAL, DR. JOSÉ MA. TORRES AYALA, DR. HOMERO LÓPEZ SOTO**, procedieron a interrogar al alumno sobre diferentes aspectos, de acuerdo a lo estipulado en el Reglamento de exámenes Predoctorales de esta Subdirección dando por terminado el interrogatorio a las **15:35** horas, después de deliberar en privado, se comunicó al alumno que resultó **APROBADO** en su examen predoctoral.


"ALERE FLAMMAM VERITATIS"


ABRIL 15 DEL 2010

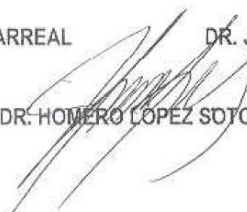
JURADO PREDOCTORAL


DR. ARMANDO J. CONTRERAS BALDERAS


DRA. MA. ELENA GARCÍA RAMÍREZ


DR. DAVID LAZCANO VILLARREAL


DR. JOSÉ MA. TORRES AYALA


DR. HOMERO LÓPEZ SOTO

Ciudad Universitaria, C.P. 66451 A.P. 46 "F" San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.
Tel. Y Fax: (81) 83521560 (81) 83783961
dresendez@fcb.uanl.mx

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento a la Dra. María de Lourdes Lozano Vilano por su asesoría, consejos y apoyo, y sobre todo por su paciencia y amistad.

A la Dra. María Elena García Ramírez por sus atinados consejos, por sus pláticas, enseñanzas y revisiones durante el desarrollo de este trabajo, y sobre todo por su amistad.

Al Dr. Armando Jesús Contreras Balderas por su ayuda, consejos y revisiones durante el desarrollo de este trabajo por sus agradables pláticas y por su amistad.

Al Dr. Roberto Mercado Hernández por sus enseñanzas y ayuda en los aspectos estadísticos del presente trabajo.

Al Dr. Juan Antonio García Salas, Dr. Ignacio Doadrio, Dra. Claudia Patricia Ornelas, Dr. Anthony A. Echelle, Dr. Michael E. Douglas, y Dr. Juan Jacobo Schmitter-Soto por sus consejos y apoyo en las revisiones de los escritos tanto de la tesis como de los artículos enviados a publicación.

A Marco Arroyo, Hazzaed Ochoa, Alejandro Espinosa, Emanuel Pimentel, Jesús María Leza Hernández, y Anarbol Leal por su apoyo y ayuda entusiasta durante los viajes de colecta.

A Lilia Vela Valladares por su ayuda en la disección de los ejemplares analizados; a Alejandro Garza por la elaboración de los mapas, y a Martha Valdéz y a Aslam Narváez-Parra por los dibujos de las placas faríngeas y dientes.

Finalmente a todas aquellas personas que de alguna forma colaboraron en la culminación de este trabajo a todos ellos mi más sincero agradecimiento.

INDICE

CAPITULOS

ÍNDICE.....	6
ÍNDICE DE TABLAS.....	10
ÍNDICE DE FIGURAS.....	15
RESUMEN.....	22
ABSTRACT.....	23
I. INTRODUCCIÓN.....	24
2. ANTECEDENTES.....	27
2.1. Taxonomía y Sistemática.....	27
2.2. Paleohidrografía.....	28
2.2.1. Corredor Palma Sola-Tampico.....	29
2.2.2. Corredor Tampico-Cuatro Ciénegas.....	32
2.2.3. Barras y lagunas costeras.....	36
2.3. Paleoclima.....	37
3. AREA DE ESTUDIO.....	38
3.1. Localización.....	38
3.2. Fisiografía.....	39
3.2.1. Cuenca del río Nautla.....	39
3.2.2. Cuenca río Tecolutla.....	41
3.2.3. Cuenca del río Cazonas.....	42
3.2.4. Cuenca del río Tuxpam.....	43
3.2.5. Cuencas del río Pánuco y del río Tamesí.....	44
3.2.6. Cuenca del río Soto la Marina.....	45
3.2.7. Cuenca del río San Fernando.....	46
3.2.8. Cuenca del río Bravo.....	47
3.2.8.1. Subcuenca del río San Juan.....	47
3.2.8.2. Subcuenca del río Álamo.....	48
3.2.8.3. Subcuenca de los ríos Salado-Nadadores.....	48
4. HIPÓTESIS.....	50

5. OBJETIVOS.....	51
5.1. General.....	51
5.2. Particulares.....	51
6. MATERIAL Y METODOS.....	52
6.1. Método de Campo.....	52
6.2. Análisis Morfométrico y Merístico.....	53
6.3. Filogenia Molecular.....	56
6.3.1. Extracción del ADN, amplificación del PCR y Secuenciación.....	57
6.3.2. Análisis de los datos.....	57
6.3.3. Terminología empleada.....	60
7. RESULTADOS.....	63
7.1. Zoogeografía y Distribución Actual.....	63
7.2. Análisis Morfológico.....	75
7.3. Análisis de Componentes Principales (PC) y Discriminante (DA) de la morfometría para <i>Herichthys</i> vs. <i>Nosferatu</i> género nuevo...	76
7.3.1. CP de la morfometría para <i>Herichthys</i> vs <i>Nosferatu</i> nuevo género.....	76
7.3.2. DA de la morfometría para <i>Herichthys</i> vs <i>Nosferatu</i> nuevo género.....	78
7.3.3. DA de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes a los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i> ...	80
7.4. Clustering Jerárquico en base a distancias/similitud de Correlación de Pearson.....	83
7.5. Analisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes al género <i>Herichthys</i>	85
7.6. Análisis Discriminante Clasificadorio (CDA) de la morfometría entre las supraespecies <i>H. [cyanoguttatus]</i> y <i>H. [deppii]</i>	88
7.7. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos de <i>H. [cyanoguttatus]</i>	90
7.8 Análisis discriminante clasificadorio (CDA) de la morfometría entre <i>H. [cyanoguttatus] cyanoguttatus</i> , <i>H. [cyanoguttatus] teporatus</i> y <i>H. [cyanoguttatus] carpintis</i> ..	93
7.9. Análisis Discriminante Clasificadorio (CDA) de la morfometría entre linajes específicos de <i>H. [deppii]</i>	95
7.10. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linaje	

	(formas) de <i>H. [deppii tepehua</i> n. sp. que habita las cuencas de los ríos Pantepec, (Cazones, Tecolutla, Solteros = Turquesa) y Tenixtepec.....	97
7.11.	Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes al género nuevo <i>Nosferatu</i> ...	100
7.12.	CDA de la morfometría para linajes específicos dentro del género nuevo <i>Nosferatu</i>	103
7.13.	DA de la morfometría entre <i>N. pratinus</i> n. sp., <i>N. pame</i> n. sp. y <i>N. pantostictus</i>	105
7.14.	Relaciones filogenéticas.....	110
7.15.	Divergencia genética (p=distancias sin corregir) Cox1.....	112
7.16.	Nuevo género <i>Nosferatu</i>	114
7.16.1.	<i>Nosferatu</i> Nuevo Género.....	114
7.16.2.	<i>Nosferatu labridens</i> (Pellegrin 1903).....	118
7.16.3.	<i>Nosferatu pantostictus</i> (Taylor y Miller 1983)...	124
7.16.4.	<i>Nosferatu pratinus</i> n. sp.....	131
7.16.5.	<i>Nosferatu pame</i> n. sp.....	136
7.16.6.	<i>Nosferatu molango</i> n. sp.....	142
7.16.7.	<i>Nosferatu steindachneri</i> (Jordan y Snyder 1900).	147
7.16.8.	<i>Nosferatu bartoni</i> (Bean 1892).....	153
7.17.	Género <i>Herichthys</i> Baird y Girard, 1854.....	155
7.17.1.	Linajes del sur de la Sierra Tantima.....	157
7.17.1.1.	<i>Herichthys</i> [supraespecie: <i>deppii</i>] Nov....	157
7.17.1.2.	<i>Herichthys [deppii] deppii</i> (Heckel, 1840).....	158
7.17.1.3.	<i>Herichthys [deppii] deppii</i> : <i>Zanjas de Arena</i>	166
7.17.1.4.	<i>Herichthys tepehua</i> , n. sp.....	169
7.17.1.4.1.	Formas alopátricas de <i>H. tepehua</i>	176
7.17.1.4.1.1.	<i>H. tepehua</i> Turquesa.....	176
7.17.1.4.1.2.	<i>H. tepehua</i> Tenixtepec.....	183
7.17.2.	Linajes del norte de la Sierra Tantima.....	187
7.17.2.1.	<i>Herichthys [supraespecie: cyanoguttatus]</i> Nov.....	187
7.17.2.1.1.	<i>Herichthys [cyanoguttatus cyanoguttatus</i> Baird y Girard, 1854.....	188
7.17.2.1.2.	Linajes alopátricos de <i>H. cyanoguttatus</i> : río San Fernando...	193
7.17.2.2.	<i>Herichthys teporatus</i> (Fowler, 1903).....	194

7.17.2.3.	<i>Herichthys carpintis</i> (Jordan y Snyder, 1899).....	198
7.17.2.4.	<i>Herichthys [cyanoguttatus] Tamasopoensis</i> Artigas-Azas, 1993.....	204
7.17.3.	<i>Herichthys minckleyi</i> Kornfield y Taylor, 1983.	208
8.	DISCUSIÓN.....	213
8.1.	Implicaciones taxonómicas.....	213
8.2.	Patrones biogeográficos.....	215
8.3.	Evidencias de dispersión reciente al norte del río Soto la Marina.....	218
9.	CONCLUSIONES.....	220
10.	LITERATURA CITADA.....	223
	ANEXOS.....	238

INDICE DE TABLAS

Tabla		
I.	Lista de caracteres morfométricos en inglés/español.....	54
II.	Distribución actual de la familia Cichlidae al norte de la PDM.....	64
III.	Cargas para los primeros siete componentes principales de los datos morfométricos agrupados para <i>Herichthys</i> (n= 279) y <i>Nosferatu</i> (n= 95).....	77
IV.	Tasa de clasificación (CDA) mostrando la separación morfométrica entre los linajes pertenecientes a los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i>	78
V.	Funciones lineares de clasificación para los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i>	79
VI.	Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para la Función discriminante 1.....	81
VII.	Coeficientes discriminantes estandarizados para la función discriminante 1, entre linajes específicos dentro de los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i> nuevo. Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.....	81
VIII.	Centroides de grupo de acuerdo a la Función 1 para los linajes específicos de los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i> nuevo.....	83
IX.	Centroides de grupo para cada una de las funciones (100% de la variación) de acuerdo a GDA, para los linajes específicos dentro de los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i> nuevo.....	84
X.	Estrategia de clustering.....	84
XI.	Correlación cophenética muestra un alto grado de significancia ($p=0.000$).....	84
XII.	Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.....	87
XIII.	Coeficientes discriminantes estandarizados para las	

	funciones discriminantes 1 y 2, entre linajes específicos pertenecientes al género <i>Herichthys</i> . Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.....	87
XIV.	Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para linajes específicos dentro del género <i>Herichthys</i>	88
XV.	Tabla de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre los agregados de especies dentro de <i>H. [cyanoguttatus]</i> vs <i>H. [deppii]</i>	88
XVI.	Funciones lineares de clasificación que separan el agregado de especies <i>H. [cyanoguttatus]</i> de <i>H. [deppii]</i>	89
XVII.	Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.....	92
XVIII.	Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, entre linajes específicos de <i>H. [cyanoguttatus]</i> que habitan al norte de la Sierra Tantima. Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.....	92
XIX.	Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para los linajes específicos de <i>H. [cyanoguttatus]</i> que habitan al norte de la Sierra Tantima.....	93
XX.	Tasa de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre <i>H. [cyanoguttatus]</i> <i>cyanoguttatus</i> , <i>H. [cyanoguttatus] teporatus</i> y <i>H. [cyanoguttatus] carpintis</i>	94
XXI.	Funciones lineares de clasificación que separan morfométricamente a <i>H. [cyanoguttatus] cyanoguttatus</i> de <i>H. [cyanoguttatus] carpintis</i> y de <i>H. [cyanoguttatus] teporatus</i>	94
XXII.	Tasa de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre <i>H. [deppii] deppii</i> y <i>H. [deppii] tepehua</i> n. sp.....	96
XXIII.	Funciones lineares de clasificación que separan	

morfométricamente a <i>H. [deppii] deppii</i> de <i>H. [deppii tepehua</i> n. sp.....	96
XXIV. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.....	99
XXV. Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, entre formas de <i>H. [deppii] tepehua</i> . Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.....	99
XXVI. Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para las formas de <i>H. [deppii] tepehua</i>	100
XXVII. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.....	102
XXVIII. Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, para los linajes específicos del género nuevo <i>Nosferatu</i> . Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.....	102
XXIX. Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para los linajes específicos del género nuevo <i>Nosferatu</i>	103
XXX. Tasa de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre linajes específicos en el género nuevo <i>Nosferatu</i>	104
XXXI. Funciones lineares de clasificación que separan Morfométricamente entre linajes específicos dentro del género nuevo <i>Nosferatu</i>	104
XXXII. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.....	106
XXXIII. Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, para <i>N. pantostuctus</i> , <i>N. labridens</i> y <i>N. pame</i> . Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.....	107
XXXIV. Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para <i>N. pantostuctus</i> , <i>N. labridens</i> y <i>N. pame</i>	108

XXXV. Tasa de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre <i>N. pame</i> , n. sp., <i>N. pantostictus</i> y <i>N. pratinus</i> n. sp.....	108
XXXVI. Funciones lineares de clasificación que separan morfométricamente entre <i>N. pame</i> n. sp. <i>N. pantostictus</i> y <i>N. pratinus</i> n. sp.....	109
XXXVII. La tabla muestra la divergencia genética (Dp =distancias sin corregir) <i>Cox1</i> entre el género nuevo <i>Nosferatu</i> y <i>Herichthys</i> . Se utilizaron los géneros <i>Paraneetroplus</i> y <i>Vieja</i> como grupos externos.....	112
XXXVIII. La tabla muestra la divergencia genética (Dp =distancias sin corregir) <i>Cox1</i> entre las especies que conforman al género nuevo <i>Nosferatu</i> . Se utilizó a <i>Herichthys</i> y los géneros <i>Paraneetroplus</i> y <i>Vieja</i> como grupos externos.....	112
XXXIX. La tabla muestra la divergencia genética (Dp =distancias sin corregir) <i>Cox1</i> entre <i>H. carpintis</i> , <i>H. cyanoguttatus</i> , <i>H. deppii</i> , <i>H. tamasopoensis</i> , <i>H. tepehua</i> n. sp. y <i>H. teporatus</i>	113
XL. Morfométrica comparada entre los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i>	238
XLI. Conteos merísticos comparados entre los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i>	239
XLII. Morfométrica comparada entre las especies que conforman el género nuevo <i>Nosferatu</i>	240
XLIII. Merística de <i>N. labridens</i> , <i>N. pame</i> n. sp., <i>N. pantostictus</i> , <i>N. pratinus</i> n. sp. y <i>N. molango</i> n. sp.....	242
XLIV. Morfométrica de <i>H. deppii</i> , <i>H. deppii</i> Zanjás de Arena, <i>H. cyanoguttatus</i> , <i>H. teporatus</i> , <i>H. carpintis</i> , <i>H. tamasopoensis</i> y <i>H. tepehua</i>	243
XLV. Merística de <i>H. deppii</i> , <i>H. deppii</i> Zanjás de Arena, <i>H. cyanoguttatus</i> , <i>H. teporatus</i> , <i>H. carpintis</i> y <i>H. tamasopoensis</i>	246
XLVI. Morfométrica de <i>H. tepehua</i> , <i>H. tepehua</i> Turquesa <i>H.</i>	

<i>tepehua</i> Tenixtepec, <i>H. deppii</i> y <i>H. deppii</i> Zanjas de arena.....	248
XLVII. Merística de <i>H. tepehua</i> , <i>H. tepehua</i> Turquesa, <i>H. tepehua</i> Tenixtepec, <i>H. deppii</i> y <i>H. deppii</i> Zanjas de arena.....	250

INDICE DE FIGURAS

Figura

1. EL mapa muestra los puntos de colecta a lo largo y ancho del área de estudio.....	39
2. Medidas empleadas en el desarrollo de la base de datos de la Morfométrica.....	53
3. Medidas empleadas en el desarrollo de la base de datos de la morfométrica.....	54
4. El mapa muestra las cuencas e hidrología superficial del área de estudio; los puntos muestran los sitios muestreados; y las letras la distribución actual de la familia Cichlidae al norte de Punta Del Morro: (A) <i>Herichthys minckleyi</i> , (B y C) <i>H. cyanoguttatus</i> , (D) <i>H. cyanoguttatus</i> San Fernando, (E) <i>H. cyanoguttatus</i> Baños de San Ignacio, (F) <i>H. teporatus</i> , (G y H) <i>H. carpintis</i> y <i>H. pantostictus</i> , (I) <i>H. carpintis</i> y <i>H. pratinus</i> , (J) <i>H. tamasopoensis</i> , <i>H. pame</i> y <i>H. steindachneri</i> , (K) <i>H. labriden</i> y <i>H. bartoni</i> , (L) <i>H. molango</i>	73
5. El mapa muestra las cuencas de los ríos Pánuco-Moctezuma, Tuxpan-Pantepec, Cazones, Tecolutla, Nautla-Misantla, así como su hidrología superficial; los puntos muestran los sitios muestreados; y las letras la distribución actual de la familia Cichlidae al norte de Punta Del Morro: (G y H) <i>Herichthys carpintis</i> y <i>H. pantostictus</i> , (M) <i>H. sp.</i> Pantepec, (N) <i>H. sp.</i> formas turquesa y <i>Thorichthys maculipinnis</i> , (O) <i>H. sp.</i> Tenixtepec, (P) <i>Rocio octofasciata</i> , (Q y R) <i>H. deppii</i> (S) <i>Paraneetroplus fenestratus</i>	74
6. Gráfica de puntos para el PC1 vs PC2 para el material agrupado perteneciente a <i>Herichthys</i> y <i>Nosferatu</i> género nuevo.....	77
7. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes a los géneros <i>Herichthys</i> y <i>Nosferat</i> nuevo.....	81

8. Dendograma donde se muestra el clustering jerárquico usando el método del vecino más lejano (furthest neighbour) en centroides de grupo para cada una de las funciones (100% de la variación), en base a distancias/similitud de Correlación de Pearson.....	85
9. Analisis Discriminante (DA) de la morfometria entre linajes específicos pertenecientes al género <i>Herichthys</i>	86
10. DA de la base de datos de la morfométrica entre linajes específicos de <i>Herichthys [cyanoguttatus]</i> que habitan al Norte de la Sierra de Tantima.....	91
11. DA de la base de datos de la morfométrica entre formas alopátricas de <i>Herichthys tepehua</i> n. sp.....	98
12. DA de la base de datos de la morfométrica entre linajes específicos dentro del género nuevo <i>Nosferatu</i> . Las funciones discriminantes separan completamente a <i>N. labridens</i> de la Media Luna y a <i>N. molango</i> n. sp. del Lago Azteca; y forman un cluster en el cuadrante inferior derecho conformado por <i>N. pratinus</i> n. sp., <i>N. pantostictus</i> y <i>N. pame</i> n. sp.....	102
13. DA de la base de datos de la morfométrica entre <i>N pantostictus</i> , <i>N. pame</i> y <i>N. pratinus</i> muestra la separación entre las tres especies.....	106
14. Relaciones filogenéticas de los haplotipos encontrados en la región Noreste de México del género <i>Herichthys</i>	111
15. Los dibujos por Aslam Narváez-Parra muestran los colmillos anteriores en <i>Nosferatu pratinus</i> , <i>N. labridens</i> y <i>N. bartoni</i> frente a los dientes en <i>Herichthys carpintis</i>	117
16. Los dibujos por Martha Valdéz muestran la superficie oclusal de las placas faríngeas inferiores en <i>Nosferatu steindachneri</i> , <i>N. molango</i> , <i>N. pratinus</i> , <i>N. labridens</i> , <i>N. pame</i> , y <i>N. pantostictus</i>	118
17. Lectotipo UANL 20809 <i>Nosferatu labridens</i>	119
18. <i>Nosferatu labridens</i> colectado en la Media Luna.....	119
19. <i>N. labridens</i> del canal de la Media Luna en su cruce con la carretera al sur de Río Verde colectadoas el 19 de julio de 1968.	

Superior: macho en librea reproductiva 96.7 mm LP; abajo hembra en librea reproductiva 95.5 mm LP. Fotos por E.C. Theriot en Taylor y Miller, (1983).....	122
20. Hábitat de <i>N. labridens</i> y <i>N. bartoni</i> en la Media Luna, San Luis Potosí.....	123
21. <i>Nosferatu pantostictus</i> fotografiado en el río Tigre, afluente de la Laguna de San Andrés en Villa Aldama, Tamaulipas.....	125
22. Híbrido de <i>H. carpintis</i> x <i>Nosferatu pantostictus</i> adulto fotografiado en el río Platón Sánchez, cuenca baja del río Pánuco, Veracruz, México, muestra la marca roja en la axila, detrás de la aleta pectoral.....	125
23. <i>Nosferatu pantostictus</i> fotografiado en el río Naranjos, afluente de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México.....	126
24. <i>Nosferatu pantostictus</i> . Holotipo. UMMZ 207699 (1:79.5 mm LP, hembra no cargada) Laguna de Chairel cerca de Tampico, México, R.M. y J.H. Darnell y E. Liner, diciembre 29, 1952. Fotografía E.C. Theriot.....	126
25. <i>Nosferatu pratinus</i> . n. sp.....	131
26. Holotipo UANL 19212 <i>Nosferatu pratinus</i> n. sp.....	132
27. Río El Salto, aguas arriba de las cascadas de Micos, San Luis Potosí...	135
28. <i>Nosferatu pame</i> n. sp.....	136
29. Holotipo. UANL 19213 <i>Nosferatu pame</i> n. sp.....	137
30. <i>Herichthys pame</i> n. sp. del río Tamasopo, UMMZ 198798, hembra en librea reproductiva, 89.00 mm LP, colectada el 29 de enero de 1976. Dibujo por Mark Orsen en Taylor y Miller, (1983).....	140
31. Hábitat de <i>N. pame</i> n. sp. en Tamasopo, S.L.P.....	141
32. <i>Nosferatu molango</i> n sp.....	142
33. Holotipo. UANL 10214 <i>Nosferatu molango</i> n. sp.....	143
34. Laguna Azteca en Molango, Hidalgo, hábitat de <i>N. molango</i>	146
35. <i>Nosferatu steindachneri</i> (Jordan y Snyder 1900).....	148
36. <i>Nosferatu steindachneri</i> , holotipo, CAS (SU) 6164, 61 mm LT,	

del Río Verde en Rascón.....	148
37. <i>Nosferatu steindachneri</i> UANL 17437.....	149
38. <i>Nosferatu bartoni</i> (Bean, 1892).....	153
39. USNM tipo. 43765. Dibujo por AH Baldwin que se muestra en el trabajo de Meek (Fig. 68, página 212) de <i>Nosferatu bartoni</i>	153
40. Los dibujos por Aslam Narváez-Parra muestran las caras oclusal y caudal de la placa faríngea inferiores en <i>Nosferatu bartoni</i> y <i>N. pratinus</i> , así como la cara oclusal de la placa faríngea inferior en <i>Herichthys tamasopoensis</i> , <i>H. carpintis</i> , <i>H. cyanoguttatus</i> , <i>H. tepehua</i> n. sp., y <i>H. deppii</i>	156
41. <i>Herichthys deppii</i> colectado en La Palmilla (Río Bobos), Veracruz.....	159
42. Neotipo UANL 20300, <i>Herichthys deppii</i> , La Palmilla (Río Bobos), Tlapacoyan, Ver.....	160
43. En la fotografía superior <i>Herichthyys [deppii] deppii</i> colectado en La Palmilla (río Bobos), en la ilustración inferior <i>Herichthys geddesi</i> (Regan, Pisces, 1906-1908).....	161
44. <i>Herichthys deppii</i> colectado en La Palmilla (Rio Bobos) en el acuario.....	162
45. Río Bobos, Cuenca alta del río Nautla. <i>H. deppii</i> habita los remansos anidando entre las grandes rocas.....	164
46. <i>Herichthys [deppii] deppii</i> Zanjas de Arena, uno de dos ejemplares que se conocen, colectado en Zanjas de Arena, en el ramal norte de la cuenca baja del río Nautla.....	166
47. <i>Herichthys [deppii] deppii</i> Zanjas de Arena, uno de dos ejemplares que se conocen, colectado en Zanjas de Arena, en el ramal norte de la cuenca baja del río Nautla.....	167
48. Arroyo Sanjas de Arena, único sitio donde se lograron colectar los dos ejemplares conocidos de <i>H. deppii</i> Zanjas de Arena. El sitio ha sido invadido por <i>Paraneetroplus fenestrata</i> la cual sobrenumerana <i>H. deppii</i> en proporción de más de 500 ejemplares a 1.....	168

49. <i>H. tepehua</i> del río Pantepec. Fotografiado en Salsipuedes, Francisco Z. Mena, Puebla, México.....	169
50. UANL 20297 <i>Herichthys tepehua</i> n. sp. holotipo.....	170
51. Macho de <i>H. tepehua</i> n. sp. en el acuario muestra las marcas (líneas) paralelas sólidas (nunca punteadas), onduladas, color verde azulado, muy visibles en las mejillas que se extienden desde el borde del pliegue posterior-dorsal del labio hasta el borde ventral de la órbita del ojo.....	173
52. Hembra <i>H. tepehua</i> del río Pantepec con librea reproductiva en el acuario.....	174
53. <i>H. tepehua</i> Turquesa del río Cazonos colectado en Zanatepec, Venustiano Carranza, Puebla, Mexico, cuenca del río Cazonos.....	176
54. <i>H. tepehua</i> Turquesa del río Tecolutla colectado en Estero Tlahuanapa, Veracruz, cuenca del río Tecolutla.....	177
55. <i>H. tepehua</i> Turquesa del río Solteros colectado en el sistema Solteros, Veracruz, Mexico Lat. 20.2647580, Long -97.0546300.....	177
56. Macho de <i>H. [deppii] tepehua</i> Turquesa del río Cazonos en el acuario.....	178
57. Hembra de <i>H. [deppii] tepehua</i> Turquesa del río Cazonos en el acuario en librea reproductiva.....	179
58. Hembra de <i>H. [deppii] tepehua</i> Turquesa colectada en el río Cazonos en el acuario, muestra las marcas características en los cachetes y región cefálica dorsal.....	180
59. UANL 20298, macho adulto 134.46 SL, Zanatepec, Venustiano Carranza, Puebla, Mexico, cuenca del río Cazonos, Lat. 20.4702330, Long.-97.7584210, masl 389, 1 m depth, Colector M. De La Maza-Benignos, 27 septiembre, 2005.....	181
60. Sistema Solteros donde habita una ecoforma de <i>H. tepehua</i>	182
61. <i>H. tepehua</i> Tenixtepec colectada en arroyo Sta. Agueda, Papantla, Veracruz, Mexico, cuenca del río Tenixtepec.....	183
62. <i>H. tepehua</i> Tenixtepec UANL 20299, macho adulto 102 mm	

LP, Arroyo Sta. Agueda, Papantla, Veracruz, Mexico, cuenca del río Tenixtepec, Lat. 20.71566667, Long -98.04983333.....	185
63. Arroyo Santa Agueda en la Cuenca del río Tenixtepec, Papantla, Veracruz, hogar de <i>H. tepehua</i> Tenixtepec.....	186
64. <i>H. cyanoguttatus</i> colectado y fotografiado en Bustamante, Nuevo León.....	189
65. Macho de <i>H. cyanoguttatus cyanoguttatus</i> del río San Juan, afluente del río Bravo muestra su librea reproductiva en el acuario.....	191
66. <i>H. cyanoguttatus</i> de la cuenca del río San Fernando, Tamaulipas.....	193
67. <i>H. teporatus</i> colectado en el Ejido Nueva Independencia, río Purificación, afluente del río Soto la Marina.....	194
68. Hembra de <i>H. teporatus</i> del río Purificación, afluente del río Soto la Marina muestra su librea reproductiva en el acuario.....	196
69. La ilustración del holotipo SU 6162 <i>Neetroplus carpintis</i> Jordan y Snyder, 1899 colectado en la Laguna del Carpintero, cuenca del río Pánuco aparece en la descripción original.....	198
70. <i>H carpintis</i> fotografiado en el Estero Cucharas, afluente de la Laguna de Tamiahua, en Veracruz, México.....	199
71. <i>H. carpintis</i> , forma riverina fotografiado en el Nacimiento del río Mante, cuenca del río Pánuco-Tamesí en Tamaulipas, México.....	199
72. <i>H carpintis</i> del río Gatos, río arriba de las cascadas de Micos (río el Salto) en Tamaulipas, México.....	200
73. <i>H. carpintis</i> del río Tigre, afluente de la Laguna de San Andrés en Tamaulipas, México.....	200
74. SU 6162 <i>Neetroplus carpintis</i> Jordan y Snyder, 1899 Holotype.....	201
75. <i>H. tamasopoensis</i> . Fotografía tomada en Las Cascadas, río Tamasopo, San Luis Potosí, México.....	205
76. Holotipo UMMZ 221577 <i>Herichthys tamasopoensis</i> , macho adulto, 85.5 mm LP “Las Cascadas” (99°23’47” W Long.,	

21°56'47''N. Lat.) río Tamasopo (Artigas-Azas, <i>Herichthys tamasopoensis</i> n. sp., a new cichlid from México (Pisces, Cichlidae), 1993).....	205
77. <i>Herichthys minckleyi</i> en la Poza de la Becerra, Cuatro Ciénegas, Coahuila. Foto por Tomolyka.....	209
78. <i>Herichthys minckleyi</i> , holotipo UMMZ 209434, 93.4 mm LP macho, de la Poza de la Becerra (Kornfield y Taylor, 1983).....	209
79. Paratipo UMMZ 179832, macho 93.5 mm LP. Forma con dientes faríngeos papiliformes, Poza de la Becerra, Cuatro Ciénegas de Carranza, Coahuila, México, 1961 (Kornfield y Taylor, 1961).....	210
80. Pozas Azules en Cuatro Ciénegas, Coahuila. Hábitat de <i>H. minckleyi</i>	211

RESUMEN

La presente Tesis Doctoral tuvo como objetivo determinar el estatus taxonómico de los miembros del género *Herichthys* en el noreste de México, así como establecer sus relaciones evolutivas, zoogeográficas y filogenéticas. Se realizaron viajes de colecta a los cuerpos de agua que conforman la distribución histórica de la familia Cichlidae en el norte de la Punta del Morro, y se obtuvo el material biológico, el cual fue fijado y depositado en la Colección Ictiológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UANL. Se obtuvieron muestras de tejidos de aletas pectoral o pélvica, se extrajo ADN, se amplificó el gen mitocondrial Citocromo Oxidasa I (*CoxI*) vía reacción en cadena polimerasa (PCR) en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, España. Se conformó una base de datos genética, y se complementó con datos provenientes del genebank. Se infirió un árbol filogenético de Bayes y se estimó la divergencia genética (D_p =distancias sin corrección) entre los diferentes linajes. Se tomó biometría a 374 ejemplares de *Herichthys*, se integró una base de datos y se sometió a Análisis de Componentes Principales, Análisis Discriminante y de Similitud en base a Clustering Jerárquico. El análisis de la morfométrica reveló una asociación altamente significativa entre los grupos analizados y los caracteres predictivos que permiten discriminar entre linajes; además se observa un alto grado de traslape en las medidas de los caracteres diagnósticos individuales que los separan y sin el uso de funciones canónicas predictivas, dificultan la categorización taxonómica en base a la morfométrica. Los resultados obtenidos fueron validados por bajos niveles de divergencia interespecífica detectados en el análisis genético, lo cual permitió inferir altos niveles de plasticidad fenotípica en el grupo, y la consecuente presencia de formas geográficas intraespecíficas. En base a lo anterior, se formuló una Teoría de dispersión, aislamiento, hibridación introgresiva, reticulación y especiación simpátrica para el grupo; asociando los resultados con la información disponible sobre los eventos paleohidrológicos, volcánicos y climáticos conocidos para la región. Se clarificó el estatus taxonómico de las especies dentro del género *Herichthys*, se describe un nuevo género, cuatro nuevas especies, y se desarrolló una propuesta taxonómica con fundamento en los conceptos de especie vigentes conforme al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica en su edición de 1999.

ABSTRACT

The objective of the present thesis was to determine the taxonomic status of the members of the genus *Herichthys* in northeastern Mexico, as well as to establish their evolutionary, zoogeographic and phylogenetic relationships. Biological material was obtained during collecting trips to the water bodies that make up the historical distribution range of the Cichlidae family north of the Punta del Morro. The material was fixed in formaline and deposited in the “Colección Ictiológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UANL”. Tissue samples of pectoral or pelvic fins were obtained and DNA was extracted. The mitochondrial gene cytochrome oxidase I (Cox1) was amplified via polymerase chain reaction (PCR) at the “Museo Nacional de Ciencias Naturales” of Madrid, Spain. A genetic data base was obtained. The database was supplemented with data from genebank. A Bayes phylogenetic tree was inferred and the genetic divergence (Dp = distances without correction) among the different lineages was estimated. Biometrics was taken from 374 *Herichthys* specimens. The integrated database was subjected to Principal Component Analysis, Discriminant Analysis and Similarity Based Hierarchical Clustering. Morphometric analysis showed a highly significant association between the groups analyzed and predictive characters that discriminate between lineages. Nonetheless, a high degree of overlap was observed for the individual diagnostic characters in most measurements, which do not allow discrimination between some of the lineages without the use of predictive canonical functions, making taxonomic categorization based on morphometric analysis difficult. Morphometric results were validated by low levels of interspecific genetic divergence, allowing inference of high levels of phenotypic plasticity in the group; and the existence of divergent intraspecific geological forms. Based on the above, a theory of dispersion, isolation, introgressive hybridization, reticulation and sympatric speciation was made for the group by combining the results with the available information on the palaeo hydrology of the region, as well as paleo volcanic and climatic events. The taxonomic status of the species within the genus *Herichthys* was clarified, a new genus and four new species were described, and a taxonomic proposal was developed based on existing species concepts, under the International Code of Zoological Nomenclature in its 1999 edition.

I. INTRODUCCIÓN

Los peces de la familia Cichlidae, orden Perciformes se encuentran distribuidos en América, El Caribe, África, Madagascar y Asia. La familia se compone de por lo menos 105 géneros, y más de 1300 especies descritas que habitan aguas dulces y salobres; su taxonomía tiene una historia larga y muy complicada, además, de que los estudios moleculares a menudo producen desacuerdo filogenético entre los árboles de genes mitocondriales y las inferencias en las relaciones filogenéticas basadas en caracteres morfológicas. Por ejemplo, se observan discrepancias entre el análisis filogenético-morfológico por Chakrabarty (2007) y los árboles basados en genes mitocondriales por Hulsey *et al.* (2004); Concheiro-Pérez *et al.* (2006) y López-Fernández *et al.* (2010).

Los cíclidos de la tribu Heroini forman el segundo grupo monofilético más grande de cíclidos neotropicales, su distribución va desde Sudamérica hasta la cuenca del río Bravo en América del Norte; incluye los Herichthyines, constituidos por los géneros *Herichthys*, *Vieja*, *Paratheraps*, *Theraps*, *Tomocichla* (Concheiro-Pérez *et al.*, 2006; McMahan *et al.*, 2010) y posiblemente otros como *Herotilapia* y *Thorichthys*, que requieren revisión.

El concepto actual de *Herichthys* proviene de Kullander (1996) quién trató de resolver el problema de un gran número de cíclidos de Centro y Norte América que se encontraban ubicados dentro del género *Cichlasoma*, y este último salvo *Cichlasoma salvini*, *Cichlasoma beani*, *Cichlasoma grammodes*, y *Cichlasoma pearsei* que son centroamericanas, ahora se limita a un grupo monofilético conformado casi exclusivamente por especies sudamericanas.

El género se encuentra en la mayoría de los cuerpos de agua de los afluentes inferiores del río Bravo, a excepción de la cuenca del río Conchos en Chihuahua, al Valle de Ocampo, Coahuila, México, y hacia el sur al río Santa Ana en Palma Sola, Veracruz, México; a lo largo de la vertiente Atlántica del Golfo de México, en la cara este de la Sierra Madre Oriental, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta 1,274 m. sobre el nivel del mar.

Las especies actualmente reconocidas de *Herichthys* están débilmente diferenciadas. Los datos merísticos son muy similares, y la morfométrica varía dentro de límites estrechos entre especies nominales; se han enfatizado las limitaciones de utilizar criterios pheneticos (= morfológicos) en la delimitación de las especies de la familia Cichlidae y Los estudios genéticos recuperan divergencias mínimas inclusive entre especies nominales reconocidas.

Los cíclidos del Género *Herichthys* han cobrado relevancia mundial como peces populares de ornato con características muy deseables entre los acuaristas; tanto por sus variados y brillantes colores, como por presentar una etología compleja que “denota cierto grado de inteligencia”; atractivo cortejo de apareamiento, y cuidado paterno interesante. Dado el tamaño que alcanzan algunas de las especies, algunas de estas son consideradas peces “de plato” y constituyen un componente importante de la dieta e ingesta de proteína de los habitantes de las regiones donde se distribuyen.

Algunos miembros del grupo se encuentran oficialmente protegidos por las leyes mexicanas bajo el estatus de “raro” o “en peligro de extinción” conforme a la NOM-59-SEMARNAT-2010. Existen reportes de que otro tanto de las poblaciones poco conocidas, otrora abundantes, se han vuelto raras, se encuentran amenazadas o están en peligro de extinción.

La información evolutiva que el taxón puede generar, producto de su probable monofilia y distribución geográfica justifica por sí solo su estudio a fondo. Dicha labor permite adentrarse en los fenómenos geológicos y paleohidrográficos que permitieron las migraciones entre cuencas a través del tiempo y el espacio, y que permitieron al grupo cruzar barreras biofisiográficas colonizando nuevos hábitat; y esta información es importante ya que puede ser extrapolable a otros grupos Biológicos.

Aunado a todo lo anterior, este trabajo es importante ya que a la fecha existe discrepancia en cuanto al número de especies que se encuentran en el área de estudio, estando el taxón lleno de sinonimias subjetivas de acuerdo a la definición del Código internacional de nomenclatura zoológica (CINZ) (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999), mismas que en ocasiones parecen no estar suficientemente sustentadas, y que derivan más de opiniones personales que de estudios formales, científicos y sistemáticos.

Por lo anterior al determinar el estatus taxonómico de los miembros del género *Herichthys*, así como establecer sus relaciones evolutivas, zoogeográficas y filogenéticas en el noreste de México ayuda primeramente a contar con un mayor conocimiento del grupo y de la biodiversidad de México; y por otro lado ayudará a estudios posteriores, que servirán para realizar una buena reglamentación y legislación de la pesquería de las especies, de tal manera que sea sustentable y que asegure la supervivencia de cada una de las especies que en si son importantes para humanidad.

2. ANTECEDENTES

2.1. Taxonomía y Sistemática

Los cíclidos en general tienen una historia taxonómica y de nomenclatura larga y compleja (Concheiro-Pérez *et al.*, 2006), y el género *Herichthys* no es la excepción; inclusive aquellas especies que presentan un consenso general, parecen estar débilmente diferenciadas, donde los conteos merísticos son similares para la mayoría de las especies, la morfométrica varía dentro de límites estrechos, y los análisis moleculares basados en ADN mitocondrial tienden a producir la discordancia y confusión filogenética característica de grupos donde la hibridación natural e introgresión conducen al amalgamiento de linajes, o derivan en nuevos linajes de origen híbrido (Ulrich y Klee, 2004).

Desde Kullander (1996) el género *Herichthys* consistentemente se ha considerado como representante monofilético de Cichlidae en el noreste de México y sur de Texas, a excepción de Chakrabarty (2007) quien determinó que el grupo era parafilético. Este es diagnosticable sobre la base de librea de apareamiento y morfología dental (Kullander, 1998).

Kullander en Reis *et al.* (2003) menciona 10 especies dentro del género *Herichthys*: *H. deppii* (Heckel, 1840), *H. geddesi* Regan, 1905 *incertae cedis*, *H. carpintis* (Jordan y Snyder, 1899), *H. pantostictus* (Taylor y Miller, 1983), *H. tamasopoensis* Artigas-Azas, 1993, *H. steindachneri* (Jordan y Snyder, 1899), *H. bartoni* (Bean, 1892), *H. labridens* (Pellegrin, 1903), *H. cyanoguttatus* (Baird y Girard, 1854), y *H. minckleyi* (Kornfield y

Taylor, 1983). La lista considera las siguientes especies como sinónimos: *H. carpintis* considerado sinónimo senior de *Heros teporatus* (Fowler, 1903) y *Heros laurae* (Regan, 1908); *H. cyanoguttatus* sinónimo senior de *Heros pavonaceus* (Garman, 1881) y *Parapetenia cyanostigma* (Hernández-Rolón, 1990); y *H. deppii* considerado sinónimo senior de *Heros Montezuma* (Heckel, 1840).

La taxonomía del género se basa en los siguientes autores:

- *Herichthys deppii* (Heckel, 1840) *sensu* (Lampert y Hanneman, 2002); (Miller *et al.* 2005) y (Concheiro-Pérez *et al.*, 2006).
- *H. geddesi* Regan, 1905 *incertae cedis*.
- *H. carpintis* (Jordan y Snyder, 1899) *sensu* (Álvarez, 1970).
- *H. pantostictus* (Taylor y Miller, 1983), *H. tamasopoensis* Artigas-Azas, 1993.
- *H. steindachneri* (Jordan y Snyder, 1899) *sensu* (Taylor y Miller, 1983); (Miller *et al.*, 2005); y (Artigas-Azas, 2006).
- *H. bartoni* (Bean, 1892) *sensu* (Taylor y Miller, 1983); (Hulsey *et al.*, 2004); (Miller, *et al.*, 2005) y (Concheiro-Pérez *et al.*, 2006).
- *H. labridens* (Pellegrin, 1903) *sensu* (Hulsey *et al.*, 2004); (Miller *et al.*, 2005) y (Concheiro-Pérez *et al.* 2006).
- *H. cyanoguttatus cyanoguttatus* (Baird y Girard, 1854) *sensu* (Álvarez, 1970); *H. cyanoguttatus pavonaceus* (Garman, 1881) *sensu* (Álvarez, 1970).
- *H. minckleyi* (Kornfield y Taylor, 1983).

Stawikowski y Werner (1998) han reconocido dos complejos distintos dentro del género *Herichthys*, y dicha apreciación se ha mostrado consistente con los árboles filogenéticos mitocondriales que ubican al complejo labridens como grupo hermano del resto de *Herichthys* (López-Fernández *et al.*, 2010; Hulsey *et al.*, 2004 y Concheiro-Pérez *et al.*, 2006).

2.2. Paleohidrografía

El área de estudio se caracteriza por una compleja historia geográfica y geológica que se refleja en la topografía y batimetría de la cuenca del Golfo de México. En esta, las amplias llanuras costeras del sur de Texas comienzan a estrecharse gradualmente entre el Golfo de México y la Sierra Madre Oriental (SMO) para finalmente entrar en contacto con las rocas volcánicas de origen cuaternario pertenecientes al Eje Neovolcánico Mexicano (ENM), que alcanza el Océano Atlántico en la latitud 20° N (Bryant *et al.*, 1991), y cuya porción más oriental se conoce como Punta del Morro (PDM) (Contreras-Balderas *et al.* 1996).

La Provincia Alcalina Oriental Mexicana (PAOM) consiste en un cinturón de regiones de carácter magmático que se extiende por aproximadamente 2,000 km en dirección NNW-SSE desde el norte de Coahuila, a lo largo de la Planicie Costera del Golfo de México, hasta Palma Sola, Veracruz. Comprende el cinturón Candela-Monclova, la Sierra de Picachos, la sierra de San Carlos-Cruillas, la sierra de Tamaulipas, la sierra Tantima-Otontepec, la Planicie de Tampico-Misantla y el Macizo de Palma Sola (Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004).

A continuación se analiza cada una de estas regiones, los corredores y las cuencas que se ubican dentro de la PAOM entre los accidentes orográficos arriba mencionados:

2.2.1. Corredor Palma Sola-Tampico

En la sección más austral del área de estudio, se presenta un rompimiento faunístico (Contreras-Balderas *et al.*, 1996), a la altura de la PDM producto del ENM cuando este alcanzó el Golfo de México hace 5 a 17 millones de años durante el Mioceno (Byerly, 1991; Ferrari *et al.*, 1999 y 2005).

Una serie de eventos vicariantes redefinieron las cuencas alrededor de la actual PDM, separando y aislando poblaciones sureñas y norteñas de peces que condujeron a la formación de pares cladísticos como: *Atratostecus spatula* / *A. tropicus* (Lepisosteidae); *Dorosoma cepedianum* / *D. anale* (Clupeidae); *Astyanax mexicanus* / *A. aeneus* (Characidae); *Ictiobus labiosus* / *I. meridionalis* (Catastomidae); *Ictalurus cf. Furcatus* / *I. meridionalis* (Ictaluridae) y *Poecilia latipinna* / *P. petenensis* (Poeciliidae) (Contreras-Balderas *et al.*, 1996).

Se han identificado tres episodios principales de magmatismo en el oriente mexicano. Dichos episodios revelan un desarrollo volcánico Neogénico en esta región (Ferrari *et al.*, 2005), y consecuentemente, posibles agentes vicariantes y/o agentes de reticulación e hibridación introgresiva *sensu* Seehausen (2004).

El inicio de los episodios volcánicos comenzó durante el Mioceno Medio e incluyó la formación de los cuerpos intrusivos y sub-volcánicos que se localizan en Palma Sola, Veracruz (Ferrari *et al.*, 1999).

Hace 12 a 17 millones de años, un arco discontinuo volcánico que se extendió al este alcanzó el Golfo de México. Dicho arco se encuentra conformado por sucesiones andesíticas localizadas entre el norte de Michoacán y la Ciudad de México, así como un segmento ligeramente pronunciado que corre de este a oeste en los estados de Puebla y Veracruz (Ferrari *et al.*, 1999).

El segundo episodio se encuentra representado por el Mioceno tardío y Plioceno temprano al norte y este del anterior. Incluye Tlanichol, Tantima - Otontepec y Alamo con dataciones de hace 6.5 a 7.5 millones de años (Ferrari *et al.*, 2005).

El tercer episodio ocurrió en el Plioceno tardío y Cuaternario. Dicho volcanismo se asocia a la subducción que dominó la región alrededor de Palma Sola, Poza Rica, Metlatoyuca y Huautla (Ferrari *et al.*, 2005). Durante éste, una serie de flujos masivos de lava cubrieron la vertiente oriental de la SMO, al poniente de Poza Rica, Veracruz; abarcando una extensa zona que corre del poniente de Huauchinango, Puebla hasta la región costera entre Poza Rica y Tuxpam en Veracruz.

Dichos flujos alcanzaron cientos de metros de espesor, rellorando paleovalles (Ferrari *et al.*, 2005) y probablemente redelimitaron las cuencas de los ríos Pantepec, Cazones y Tecolutla, así como el sistema Solteros, en sus secciones media y alta hace 1.3 a 1.6 millones de años.

En la cuenca del río Pantepec, al noroeste de Poza Rica en el área de Metlatoyuca, municipio de Francisco Z. Mena, Puebla, se observan dos flujos importantes de lava expuesta (Ferrari *et al.*, 2005). Ambos flujos, uno en Poza Rica y otro en Metlatoyuca, representan un pulso importante de volcanismo alcalino en la parte oriental del ENM. Estos fueron datados entre 1.3 y 1.6 millones de años atrás (Ferrari *et al.*, 2005).

Más al norte, el campo volcánico de Álamo se localiza en la cuenca del río Tuxpan-Pantepec y está conformado por al menos 40 volcanes monogenéticos que rodean la sierra de Tantima-Otontepec. Muestras de diez cuellos volcánicos fueron datadas por Ferrari *et al.* (2005) entre los 6.6 y los 9.04 millones de años.

Tanto la sierra Tantima-Otontepec y el campo volcánico de Álamo se ubican en un plano carente de evidencias visibles de falla. La sierra corresponde a una estructura volcánica de 19 km de largo, 5 km de ancho y 1320 m de altura con una marcada alineación NE que se eleva desde la planicie costera del Golfo de México. Ferrari *et al.* (2005) dataron entre 6.57 y 6.91 millones de años la formación de la sierra de Tantima-Otontepec.

Al oeste del campo volcánico de Álamo, en el estado de Hidalgo, en la cuenca del río Pantepec, la SMO consiste en una sucesión Mesozoica, marina, gruesa e involucionada formada por dobleces y enclaves de la Orogenia Laramide (Ferrari *et al.*, 2005).

Entre “Tlanichol y Huejutla en el estado de Hidalgo, Robin y Bobier (1975) identificaron cuatro fases de actividad volcánica.” La lava cerca de Molango y Tlanichol fueron datadas con edades de entre 2.82 y 7.3 millones de años (Ferrari *et al.*, 2005).

Cruzando el parte-aguas que forma la Sierra Tantima-Otontepec en su cara norte, se delimitan el sistema lagunar de Tamiahua en la cara sotavento y en la barlovento, la sección más sur-oriental de la cuenca del río Pánuco-Tamesí. Este es el resultado de eventos asociados a la elevación del nivel del mar, ocurrida a finales del último episodio glacial durante el Pleistoceno (Bryant *et al.*, 1991) a finales de Cuaternario (Mc Intire y Ho, 1969).

El río Pánuco tiene atributos que contribuyeron a sus altos niveles de biodiversidad y endemismos, entre los que destacan una posición geográfica en la zona de transición entre el neártico y el neotrópico, y la presencia de importantes gradientes altitudinales así como longitudinales, y consecuentemente ambientales; presencia de manantiales múltiples con temperaturas estables, así como importantes conglomerados calcáreos subyacentes que son altamente susceptibles de erosión, y que facilitaron el pirataje de cuencas hidrográficas aledañas, la formación de agentes vicariantes y de dispersión; La

ictiofauna de dicha cuenca está compuesta por al menos 85 especies dulceacuícolas, 25 primarias, 36 secundarias y 24 costeras (Miller *et al.*, 2005).

En la cuenca del río Pánuco, la sub-cuenca sedimentaria del río Verde consiste en un graben (depresión) tectónico cuyo génesis se remonta al Terciario-Cuaternario (aproximadamente hace 1.8 millones de años) sobre basaltos de 25 metros de espesor, producto de fuerte actividad volcánica durante el Mioceno-Plioceno y que se superponen a riolitas de origen oligocénico.

Durante el comienzo del Pleistoceno, un levantamiento del valle formó una serie de humedales endorreicos alimentados por manantiales cársticos como la Media Luna (Planer-Friedrich, 2000). En el curso del Pleistoceno, las condiciones nuevamente cambiaron, y la mayor parte de los lagos desaparecieron conforme el río Verde cortaba su paso a través del valle, ramificando dichos sistemas con la cuenca del río Pánuco (Planer-Friedrich, 2000).

Mientras que la naturaleza a detalle de otros accidentes topográficos como las cascadas de Micos, el Salto y Tamul, o el Puente de Dios en la Huasteca Potosina permanecen poco estudiados, se puede inferir que la formación de dichas estructuras también corresponden al Pleistoceno medio a tardío, hace 1.5 millones a 12,000 años.

2.2.2. Corredor Tampico-Cuatro Ciénegas

La sub-cuenca del río Tamesí en el estado de Tamaulipas presenta menos arroyos y afluentes que la sub-cuenca del río Pánuco. Ello por razones asociadas a un menor relieve, así como una menor precipitación.

En dicha sub-cuenca, La Sierra del Abra, localizada en el extremo oriental de la SMO muestra algunos de los manantiales cársticos de mayor altura en el mundo, incluyendo el Nacimiento del río Mante (Gary y Sharp, 2006).

La Sierra de Tamaulipas se ubica entre la SMO y el litoral del Golfo de México. Su parteaguas separa la sub-cuenca del río Tamesí de la cuenca del río Soto la Marina. Su estructura se encuentra 100 km al poniente de la SMO, elevándose hasta los 1,100 metros sobre el nivel del mar. Está conformada por diversas cadenas montañosas

conocidas como Sierra Azul, Buenavista y La Grulla, que corresponden a una expresión del Arco de Tamaulipas; un domo anticlinal de 200 km de longitud.

La Sierra de Tamaulipas es el resultado de una deformación basal involucionada, cuyo alzamiento principal cesó en el Eoceno medio. Desde entonces, en muchas localidades, los carbonatos del Cretácico temprano han permanecido por encima del nivel del mar (Ford, 2000; Gary y Sharp, 2006). La sierra de Tamaulipas separa la cuenca estructural de Burgos de la de Tampico-Misantla (Bryant *et al.*, 1991).

Durante el Terciario, la actividad ígnea provocó un fuerte impacto sobre la geomorfología regional. Del Oligoceno al Plioceno, rocas intrusivas seccionaron partes de la Sierra de Tamaulipas, mientras que flujos basálticos hicieron erupción en las secciones frontales de la SMO.

El complejo volcánico de Villa Aldama corresponde a la región más extensa y reciente de rocas ígneas ubicadas a lo largo del Golfo de México. Esta se conforma de volcanes en escudo y flujos de lava datados de entre 0.532 - 1.8 millones de años (Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004), con algunos de ellos de apenas 250 mil años de edad. El complejo muestra características de vulcanismo explosivo (Camacho, 1993; Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004; Gary y Sharp, 2006).

La cuenca del río Soto la Marina tiene una extensión total de 2,448.24 km². Abarca los municipios de San Carlos, Burgos, San Nicolás, Cruillas y Jiménez en Tamaulipas. Geográficamente se encuentra delimitada al poniente por la SMO, al Sur por la sierra de Tamaulipas, y al Norte por la Sierra de San Carlos-Cruillas. Estas últimas están geológicamente conformadas por un conjunto de cuerpos intrusivos ígneos, emplazados en calizas, correspondientes al vulcanismo de las planicies; cuya actividad volcánica comenzó en el Oligoceno; y se desarrolló en el Mioceno con predominio de rocas alcalinas, y en el plio-cuaternario con emisiones basálticas (Demant y Robin, 1975; Bryant *et al.*, 1991).

Por su parte, el complejo volcánico de Villaldama, en su porción más cercana a la costa, en el poblado de Rancho de Piedra, separa una serie de pequeños esteros que drenan a la Barra del Tordo, verbigracia Carrizal y El Panal o Tepehuajes que pertenecen al sistema lagunar San Andrés, que incluye al río Tigre.

La Sierra de San Carlos-Cruillas consiste en un complejo alcalino formado por afloramientos aislados de rocas ígneas en un área de aproximadamente 5,000 km² (Aranda-Gómez *et al.*, 2005 y Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004). Se extiende de sur a norte entre las cuencas superiores de los ríos San Fernando o Conchos y Soto la Marina, hacia el límite de Tamaulipas con Nuevo León, con una elevación máxima de 1,700 msnm. A diferencia de la Sierra de Tamaulipas que contiene actividad explosiva, la Sierra de San Carlos-Cruillas presenta actividad efusiva, expresada como derrames, mesetas y cuellos volcánicos (Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004). Su parte oriental es amplia y tendida, mientras que la occidental, también conocida como Sierra Chiquita, es más escarpada y alcanza altitudes promedio de 1,200 msnm.

La sierra de los Pamoranés forma parte del complejo Sierra de San Carlos-Cruillas. Corre de noroeste a sureste en una extensión de cuarenta kilómetros, al norte del río San Fernando. Se interna levemente en el Estado de Nuevo León, y aunque sus elevaciones son de poca significación, su cima representa una sección del parteaguas que separa la cuenca del río San Fernando de la sub-cuenca del río San Juan perteneciente a la cuenca del río Bravo. Otras sierras en la región incluyen la Sierra de Méndez y de San Felipe, cuyas terrazas están conformadas por depósitos de gravas cuaternarias sobre conglomerado de Reynosa de origen Plioceno (García-Ramírez *et al.*, 2006).

En la planicie al oriente de la Sierra Madre Oriental afloran únicamente estratos Cretácicos, pizarras con diferente inclinación y dirección pero con laminación uniforme debido a presión tectónica probablemente de principios del Terciario (http://cdigital.dgb.uanl.mx/la/1020082342/1020082342_008.pdf, s.f.).

El río Bravo fluye sobre una amplia planicie de sedimentos de origen Cenozoico, pasando por la región conocida como “Big Bend” hacia el Golfo de México. Sus principales afluentes son: los ríos Pecos, Devils, Chama y Puerco en los Estados Unidos y los ríos Conchos, Salado-Nadadores, Álamo y San Juan en México.

No fue sino hasta el Pleistoceno tardío que el Bajo Río Bravo se conectó con el Alto Río Bravo, muy posiblemente a la altura de la región de las Cuencas Cerradas del Norte, en Chihuahua, México (Miller *et al.*, 2005).

En la cuenca del río Bravo, en Coahuila, México se observa una estrecha relación entre la distribución del vulcanismo de tipo intraplaca y fallas de basamento generadas durante el Jurásico (Aranda-Gómez *et al.*, 2005).

La Subprovincia del Golfo de Sabinas se caracteriza por la presencia de sierras paralelas, estrechas y alargadas con fuertes pendientes topográficas y grandes acantilados, las cuales separan a valles amplios de suave pendiente topográfica. Entre las sierras que rodean a los valles de la zona se encuentran las siguientes: al oriente la Sierra Santa Rosa con 2,140 msnm; al sur las Sierra Obayos-Hermanas con 1,250 msnm y Sierra Pájaros Azules con 1,850 msnm (CONAGUA, 2002).

La zona muestra valles y cuencas topográficas que corresponden a sinclinales, así como sierras que corresponden a anticlinales orientadas generalmente de noroeste-sureste (CONAGUA, 2002).

De forma paralela al río Sabinas se observan otras formas del relieve que conforman una serie de mesetas, conformadas por lutitas, algunas coronadas por derrames lávicos de basalto, con orientación E-O, que separan el valle del río Salado del valle del río Sabinas. Estas están edificadas por conglomerados en la margen izquierda del río Sabinas (Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004 y Aranda-Gómez *et al.*, 2005).

En la porción meridional del estado de Coahuila se localizan los campos volcánicos de Las Esperanzas (de aproximadamente 2.8 millones de años de edad) al sur de Sabinas (Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004; Aranda-Gómez *et al.*, 2005), Ocampo (3.4 a 1.8 millones de años) y Las Coloradas (Plioceno-Cuaternario), así como los volcanes El Piojo, La Víbora y el intrusivo Tetillas (Aranda-Gómez *et al.*, 2005).

La sierra de Santa Rosa, donde nacen los ríos Babia y Sabinas corresponde a un pliegue por doblez de falla que separa estilos contrastantes de deformación entre el Cinturón Plegado de Coahuila y la Plataforma Burro-Peyotes al noreste (Aranda-Gómez *et al.*, 2005).

El Cinturón Plegado de Coahuila se ubica entre las fallas de San Marcos y La Babia. Es de morfología controlada por pliegues formados durante la Orogenia Laramide (Terciario temprano) y contrasta con aquélla en el bloque de Coahuila al sur y en la Plataforma Burro-Peyotes. En el Cinturón Plegado de Coahuila es común que los ejes de

los pliegues formen arreglos ortogonales entre sí o cambien bruscamente de rumbo. Se cree que esto fue causado por fallas en el basamento preCretácico que fueron reactivadas durante la deformación del Terciario temprano e influyeron en el plegamiento (Aranda-Gómez *et al.*, 2005).

2.2.3. Barras y lagunas costeras

Las barras y lagunas costeras como la barra de Nautla, Tampamachoco, Laguna de Tamiahua, Laguna de San Andrés, y Laguna Madre son resultado de eventos asociados a la elevación del nivel del mar ocurrida a finales del último episodio glacial durante el Pleistoceno (Bryant *et al.*, 1991) a finales de Cuaternario (Mc Intire y Ho, 1969).

Desde entonces, las tasas de elevación del nivel del agua no han sido catastróficas, por lo que las playas de barrera continúan hasta el presente. Durante los últimos 3,000 años, el área de lagunas decreció, producto de la regresión costera y la sedimentación conforme los niveles eustáticos del mar cambian levemente. El alargamiento de las barreras y el cierre de algunos pasajes con el mar se asocian con la regresión costera, alterada al medio lagunar, particularmente a lo largo de las secciones más áridas (Mc Intire y Ho, 1969).

Mientras que los grandes ríos como el río Bravo y el Pánuco vacían sus aguas directamente al Golfo de México, formando deltas y amplios valles aluviales, los ríos más pequeños forman valles estrechos que con frecuencia drenan a esteros –i.e. río Tuxpam-Pantepec, río Cazonas y río Tecolutla- o lagunas costeras separadas del Golfo de México por islas barrera o por barras –i.e. río Nautla- (Bryant *et al.*, 1991).

En Texas, Estados Unidos., la Isla del Padre es la mayor de las islas barrera con una longitud de 210 km. Cabo Rojo, en la Laguna de Tamiahua, es otro ejemplo de isla barrera. Su formación se asocia al incremento del nivel del mar al fin del último episodio glacial en el Pleistoceno.

La Laguna Madre en Tamaulipas, con una longitud de 200 km, es resultado del proceso de formación del Delta del río Bravo. No así, las lagunas de los ríos San Fernando y Soto la Marina que se formaron debido a cambios en los sistemas hidrológicos durante el Pleistoceno (Bryant *et al.*, 1991).

2.3. Paleoclima

El cambio climático de los últimos 4 millones de años incluye el fin del período cálido (de 5 a 3 millones de años atrás) y una intensificación importante de la glaciación del Hemisferio Norte hace 2.75 millones de años (Ravelo *et al.*, 2004).

Aunque discrepantes, las dataciones resultado de investigaciones acerca de las secuencias glaciales del Cuaternario en el centro de México, llevadas a cabo separadamente por Hein, y por White y sus colaboradores, coinciden en que hubo al menos cinco avances glaciales en el centro de México; que al menos tres de ellos ocurrieron en el Pleistoceno tardío; y al menos uno en el Holoceno (Metcalfé *et al.*, 2000 y Metcalfé, 2006).

Mientras que la naturaleza exacta de las condiciones climáticas en el Cuaternario tardío permanece poco comprendida para el norte y centro de México; el último Máximo Glacial hace 18,000-20,000 años en el Pleistoceno, generalmente es interpretado como una era de frío extenuante en la porción este de Norteamérica. Meyer (1973) citado por Metcalfé *et al.* (2000) sugiere que hace apenas 12,480 años el clima regional en lo que hoy es el Desierto Chihuahuense, alrededor de Cuatro Ciénegas era más frío y húmedo, con bosques extensos de pinos y mixtos en las montañas adyacentes, y abanicos aluviales.

El Pleistoceno tardío tuvo mayores precipitaciones invernales derivadas de sistemas frontales de altitud media. En el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano, las condiciones de las regiones áridas en el este del Desierto Chihuahuense eran más frías y húmedas que hoy día. Las condiciones climáticas actuales solo comenzaron hasta hace alrededor de 4,000 años, coincidiendo con la llegada del mar en el Golfo de México a sus niveles actuales (Metcalfé *et al.*, 2000).

3. AREA DE ESTUDIO

3.1. Localización

El área de estudio corresponde al área de distribución histórica del género *Herichthys*. Esta se encuentra entre las coordenadas 27°03'00''N, -102°30'00''W; 26°27'26''N, -97°24'13''; 19°45'00''N, -96°07'14''W; y 21°35'55''N, -100°08'05''W. Abarca la cuenca del Golfo de México, a lo largo de la vertiente Atlántica de la Sierra Madre Oriental, hasta el Eje Neovolcánico Mexicano (ENM). Incluye las cuencas hidrográficas - de norte a sur- del río Bravo y las subcuencas de Cuatro Ciénegas en Coahuila, del río Salado-Nadadores y río San Juan; el río San Fernando en Nuevo León y Tamaulipas; la cuenca endorreica de San Ignacio; el río Soto la Marina en Nuevo León y Tamaulipas; los ríos Tigre y Chijol en Tamaulipas; el río Pánuco incluidas sus subcuencas y sistema lagunar en Veracruz, Hidalgo, San Luis Potosí y Tamaulipas, incluido el sistema de la Media Luna; el sistema lagunar Tamiahua en Veracruz; la cuenca del río Tuxpan-Pantepec en Veracruz, Puebla e Hidalgo; la cuenca del río Cazones-San Marcos en Veracruz y Puebla; la cuenca del río Tenixtepec en Veracruz; la cuenca del río Tecolutla en Veracruz y Puebla; y las cuencas de los ríos Nautla y Misantla en Veracruz y Puebla; y Santa Ana en Veracruz, así como los sistemas hidrológicos en el los Atlixcos; bordeando la cara sotavento de la Sierra Madre Oriental y la cara norte del ENM (Fig. 1).

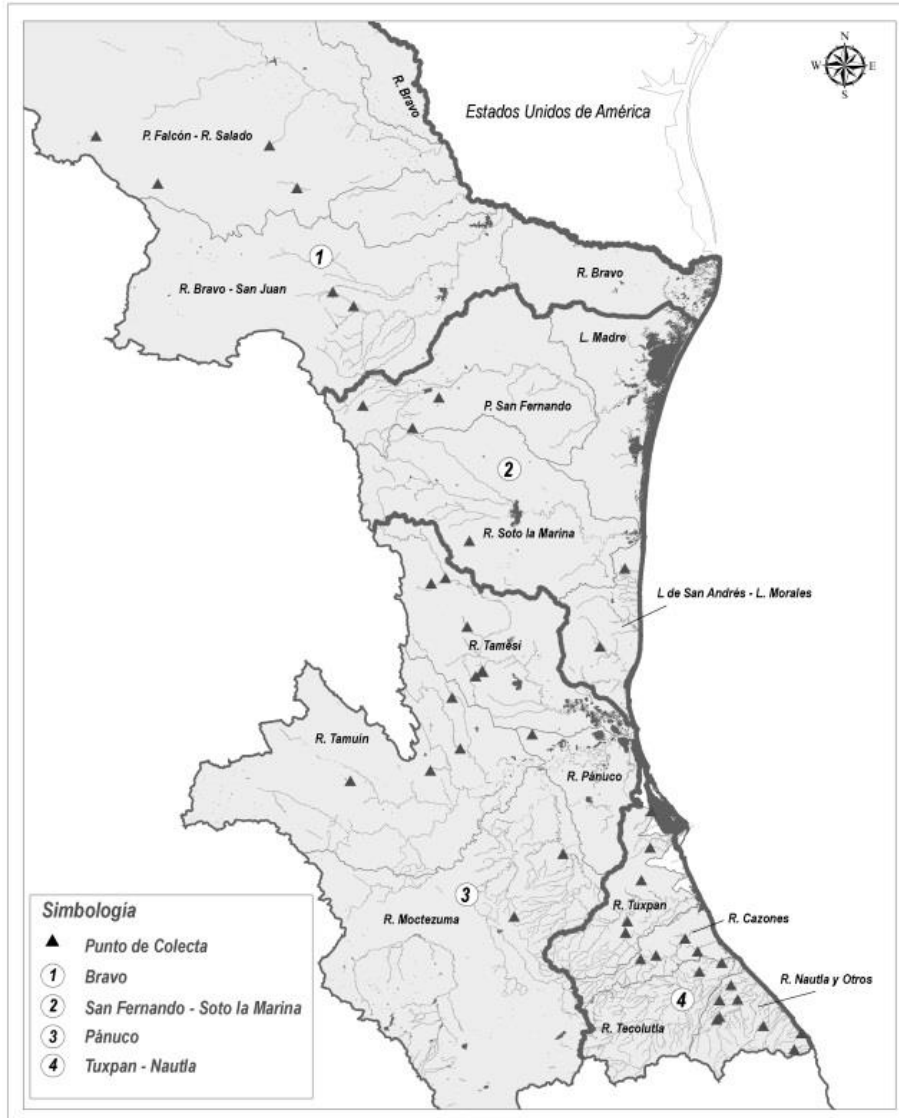


Figura 1. EL mapa muestra los puntos de colecta a lo largo y ancho del área de estudio.

3.2 Fisiografía

3.2.1. Cuenca del río Nautla

“La cuenca del río Nautla se encuentra situada geográficamente entre los 19°29' y 20°15' latitud norte, y entre 96°46' y 97°27' longitud oeste (CONAGUA, 2005). Tiene un área aproximada de 2,376 km². Se distribuye en una pequeña porción en el estado de Puebla y el estado de Veracruz (CFE, 1977).

El río Nautla nace en la Sierra Madre Oriental, en el Cofre de Perote, a una altitud de 4,150 m.s.n.m. Al inicio se le conoce con el nombre de arroyo Borregos cuyo curso sigue un rumbo hacia el norte a través de una topografía accidentada; aguas abajo recibe por su margen derecha la aportación del arroyo Las Ánimas. A 2.5 km aguas debajo de la confluencia del arroyo Las Ánimas afluye por la margen derecha el río Puerco; a 3 km aguas abajo de esta confluencia se le une por la margen derecha el arroyo El Suspiro. Este tiene su origen en las inmediaciones del Cofre de Perote; sigue su curso hacia el norte y cambia hacia el noreste en la zona del sistema hidroeléctrico Las Minas. A 3 km aguas abajo recibe por la margen derecha la aportación del arroyo Tenexpanoya para cambiar su rumbo hacia el noreste hasta su afluencia con el río Trinidad. El río Trinidad fluye hacia el noreste en áreas de topografía abrupta y pendientes pronunciadas que muestran taludes escarpados; cambia el rumbo de su cauce hacia el noroeste y recibe algunas aportaciones menores por ambas márgenes. A partir de este tramo la corriente principal toma el nombre de río Bobos, recibiendo por su margen derecha aportaciones de los arroyos Xoxotla y Tepanapa. A 6 km al noreste de Tlapacoyan, Ver., le fluye al río Bobos, y por su margen izquierda el río Tomata. Este río sigue una dirección noreste a través de una penillanura hasta su desembocadura en el Golfo de México. En este tramo afluyen al río Bobos por su margen derecha los ríos San Pedro y Quilate.

Uno de los principales afluentes del río Bobos, por la margen izquierda, es el río María de la Torre que nace en el estado de Puebla, en el poblado de San Sebastián, a 1,750 m de altitud con el nombre de río Xoloco. A partir de la confluencia del arroyo Colorado y el río Chapalapa con el río Bobos éste cambia su nombre por el de río Nautla, el que discurre a través de una zona de meandros, pasa cerca del poblado de Nautla y se desvía hacia el norte desembocando finalmente al Golfo de México formando la Barra de Nautla, cerca de la que recibe por la margen izquierda la aportación del estero Tres Encinos que en su origen se le conoce como arroyo del Potrero.

“Entre los límites de la cuenca de los ríos Nautla y Actopan se sitúan pequeños ríos que desembocan directamente al Golfo de México, entre los que destacan los ríos Misantla, Colipa, Juchique, Santa Bárbara, Santa Ana, Platanar y Barranca de Hernández, así como las lagunas del Camarón y de San Agustín” (Pereyra-Díaz y Pérez-Sesma, 2005).

3.2.2. Cuenca del río Tecolutla

“La cuenca del río Tecolutla se encuentra entre los paralelos 19°28’ y 20°30’ de latitud norte y entre los meridianos 96°58’ y 98°15’ de longitud oeste del meridiano de Greenwich” (CONAGUA, 2005).

Está ubicada en los estados de Tlaxcala, Hidalgo, Puebla y Veracruz; el área quedrena, hasta la desembocadura en el Golfo de México, se estima en 7,342 km² (CFE, 1977).

En la cuenca se pueden distinguir tres zonas:

a) La parte alta, en la Sierra Madre Oriental, en la que los cauces se encuentran alojados en cañones angostos y profundos con fuertes pendientes.

b) La parte intermedia en donde disminuye la pendiente del cauce y es posible construir vasos de almacenamiento para generar energía eléctrica.

c) La parte baja que atraviesa la planicie costera del estado de Veracruz, hasta la desembocadura en el Golfo de México (CFE, 1977).

Los arroyos que dan origen a esta importante corriente nacen en la Sierra de Puebla en los distritos de Huauchinango, Zacatlán, Acatlán y Teziutlán. La corriente principal recibe los nombres de arroyo Zapata, río Coyuca, río Apulco y finalmente río Tecolutla. Los afluentes principales son los ríos Xiucayucan, Tehuantepec, Laxaxalpan; en el curso medio recibe las aportaciones del arroyo Joloapan y río Chichicotzapa. El colector general tiene su origen en el arroyo Zapata, a una elevación de 3,500 msnm y 20 km al norte de Huamantla de Juárez, Tlax., afluyen a él los arroyos Huicolotla y Los Lobos por la margen izquierda, a partir de estas confluencias recibe el nombre de río Coyuca. Su curso se desarrolla a 2,000 m de altitud en el estado de Puebla, donde recibe por la margen izquierda los arroyos Tetzoncuahuixtic y San José y por la margen derecha los

arroyos Texocuixpan y Tlapizqaco; en este sitio el colector se empieza a llamar río Apulco. En su recorrido el colector general recibe a 1,460 m de altitud al arroyo La Gloria (Pereyra-Díaz y Pérez-Sesma, 2005).

“La corriente principal recibe por su margen derecha a los arroyos Xilita y Santalaco. El primero nace en el Cerro Caculco a 2,500 msnm a 2 km al oeste de Zacapoaxtla, Pue. y después de un recorrido de 7 km se une al colector a 1,000 m de elevación y a 3.5 km aguas abajo de la confluencia del arroyo La Gloria” (Pereyra-Díaz y Pérez-Sesma, 2005). Esta cambia su curso al norte, por un angosto cañón; después de flanquear la zona abrupta del cerro San Cristóbal. A 6 km aguas abajo confluye por su margen derecha el río Xiucayucan, donde el colector inicia su descenso por una zona abrupta de aproximadamente 15 km hacia la planicie costera, lugar donde la corriente recibe los afluentes más importantes” (Pereyra-Díaz y Pérez-Sesma, 2005).

“Al iniciar su recorrido por la planicie costera el río Apulco recibe por su margen derecha al arroyo La Aurora y por su margen izquierda la afluencia del río Cuichat. Otros afluentes de importancia del río Apulco, que afluyen por su margen izquierda, son los ríos Tecuantepec y Laxaxalpan, que tienen como subafluente al río Necaxa. Los afluentes antes descritos confluyen al colector en la planicie costera y a partir de esta zona a la corriente se le conoce con el nombre de río Tecolutla. En el curso bajo por su margen derecha recibe las aportaciones del arroyo Mexonate y río Joloapan. Éste nace con el nombre de río El Encanto al sureste de Mexcalcuahutla, Pue., a 1,800 m de altitud; aguas abajo se le conoce con el nombre de río Acateno, continúa su trayectoria al noreste como río Rancho Viejo, cambiando posteriormente su nombre a río Joloapan. El colector continúa su recorrido hacia el ENE a través de la planicie costera, pasa por Gutiérrez Zamora y cerca de su desembocadura afluyen a él por la margen derecha el río Chichicatzapa y el estero Ostiones, finalmente descarga sus aguas al Golfo de México por la Barra de Tecolutla. Entre la Barra de Tecolutla y Nautla se encuentra el arroyo Solteros que desemboca al Golfo de México a la altura de la Barra de Riachuelos” (Pereyra-Díaz y Pérez-Sesma, 2005).

3.2.3. Cuenca del Río Cazones

“La cuenca del río Cazonos se encuentra situada geográficamente entre los 20°03’ y 20°45’ latitud norte, y entre 97°12’ y 98°18’ longitud oeste; tiene un área aproximada de 2 688 km², distribuida entre los estados de Hidalgo, Puebla y Veracruz” (CONAGUA, 2005).

“Los arroyos formadores de esta corriente descienden de la sierra de Hidalgo; nacen en el parteaguas que limita al río Tulancingo, 10 km al este de la ciudad del mismo nombre a una elevación de 2,750 msnm dando lugar a la formación del arroyo Chaltecontla el que en sus orígenes se denomina río Los Reyes. Su curso sigue su rumbo noreste y sus aguas se controlan en la presa Los Reyes a 2,165 m de altitud; con ellas se alimenta el vaso Necaxa, mediante un túnel que conduce las aguas de la presa al arroyo Tlalcoyunga y de éste por un canal a la planta hidroeléctrica de Texcapa. Aguas abajo de la presa Los Reyes todavía en la zona abrupta de la Sierra y a 1,000 msnm se une al río Pahuatitla al que a su vez afluye por su margen izquierda el río Trinidad” (Pereyra-Díaz y Pérez-Sesma, 2005).

“Desde la confluencia de los arroyos Chaltecontla y Pahuatitla la corriente recibe el nombre de río San Marcos; su curso sigue dirección noreste por zonas de topografía media en donde afluyen por la margen derecha los arroyos Naupan, Tlaxcalantongo y Chcualoque a elevaciones de 550, 150 y 80 m, respectivamente hasta la zona de Poza Rica, Ver., desde donde fluye por la planicie costera con el nombre de río Cazonos, desembocando al Golfo de México, a través de la Barra de Cazonos, después de drenar los esteros de Naranjos por su margen izquierda y Limón por la derecha. Aguas abajo de la ciudad de Poza Rica recibe por la margen izquierda los arroyos Totolopa, Acuatempa y Naranjos y por la margen derecha el estero Limón” (Islas y Pereyra, 1990).

“Entre la cuenca de los ríos Cazonos y Tecolutla se localizan pequeñas corrientes que vierten sus aguas directamente al Golfo de México, entre las cuales se encuentran: arroyo Puente de Piedra, río Tenixtepec, arroyo Boca Enmedio y estero Boca de Lima” (Pereyra-Díaz y Pérez-Sesma, 2005)

3.2.4. Cuenca del Río Tuxpan

“La cuenca del río Tuxpan se encuentra localizada geográficamente entre los 20°18’ y 21°15’ latitud norte, y entre 97°17’ y 98°32’ longitud oeste; tiene un área aproximada de 5,899 km², distribuida entre los estados de Hidalgo, Puebla y Veracruz” (CONAGUA, 2005).

“Esta corriente nace en el estado de Hidalgo con el nombre de río Pantepec, a una elevación de 2750 msnm, al oeste de Tenango de Doria; se forma con las aportaciones de los ríos Blanco y Pahuatlán; aguas abajo por la margen izquierda concurren los arroyos Rancho Nuevo y Beltrán, cuyo principal afluente es el arroyo Grande. Estas corrientes afluyen al colector entre los 100 y 80 msnm, aproximadamente donde inicia la planicie costera. A menos de 50 m de altitud confluye el río Vinasco, principal afluente del Pantepec. Este río nace en el estado de Veracruz a 550 msnm con la aportación por la margen izquierda del arroyo Toluca; por la margen derecha concurre el río Chiflón. Aguas abajo de la confluencia del río Vinasco con el río Pantepec se le conoce a la corriente con el nombre de río Tuxpan. Aguas abajo de esta confluencia, por la margen derecha afluye el río Mequetla, que se forma en los límites del estado de Veracruz y Puebla; aguas abajo por su margen izquierda afluye el río Buenavista que nace en la Sierra de Tantima y Otontepec. A partir de esta confluencia y a la altura del poblado Rancho Nuevo, el río Tuxpan cambia la dirección de su curso hacia el norte hasta el poblado de Timbradero, sitio en el cual vuelve a cambiar su dirección hacia el oriente, formando una serie de meandros y capturando por la margen izquierda al arroyo Ojitos y por la derecha al arroyo Tecomate que nace a 5 km al sureste de la población de Castillo de Teayo. Finalmente, el río Tuxpan desemboca al Golfo de México en el sitio denominado Barra de Tuxpan, en donde se forma por su margen derecha el estero Jácome” (Islas y Pereyra, 1989).

“Entre los ríos Tuxpan y Cazones se encuentra el río Tecostempa que forma el estero y la laguna de Tumulco, así como al arroyo Juan González que da lugar al estero del mismo nombre que se sitúa a 7 km al NNO de la Barra de Cazones.” (Pereyra-Díaz y Pérez-Sesma, 2005).

3.2.5. Cuencas Cuenca del río Pánuco y del río Tamesí

El río Pánuco-Tamesí nace como río Moctezuma en el Valle de México, como río Calabozo en Veracruz, como río San Juan del Río en Querétaro, como río Tula en Hidalgo, como río Santa María en San Luis Potosí, y como río Chihue, río Sabinas y río Frío en Tamaulipas entre otros muchos afluentes y nacimientos que agregan sus aguas al sistema que supera los 500 km en su recorrido.

Dentro de la cuenca del río Pánuco, la sub-cuenca del río Verde se subdivide a su vez en seis subcuencas: (1) Noroeste de Cerritos-Villa Juárez (794 km²) con los ríos Los Aguantos, El Sauz, La Caldera, El Palmito, San Pedro, La Mora, El Santo y El Brinco; (2) Sur de Cerritos-Villa Juárez la subcuenca del río San Isidro (357 km²), que es endorreica y drena de forma artificial al río Choy e incluye los ríos El Tigre, Choy, Camposanto y Nacimiento; (3) subcuenca Norte de San Bartolo (838 km²) con los ríos Cien Tinajas, Sta. Teresa, Las Flores y La Cañada; (4) sub cuenca del río San Ciro (272 km²) que drena de forma subterránea al río Verde o río Santa María; (5) al norte de San Ciro la subcuenca del río Plazuela (550 km²) que drena al río Plazuela con los ríos Santa Rita, Los López y Nacimiento; y (6) la subcuenca del Río Verde que es la más grande de todas con 1720 km² (Planer-Friedrich, 2000). Algunos manantiales en la región incluyen Media Luna, Antejitos, Ojo de Agua de Solana, Charco Azul y Sonora entre otros.

El río Tamesí nace entre las serranías que forman el valle de Palmillas, con el nombre de río Chihue, en Puerto de los Duraznos. Sigue su curso a través del valle de Jaumave en el Altiplano Mexicano Nordoriental y atraviesa los municipios de Llera de Canales, Cd. Mante y Gonzáles donde se le nombra río Guayalejo. Continúa por Altamira para finalmente atravesar Tampico, donde se le conoce con el nombre de Tamesí antes de unirse al río Pánuco. Al río Guayalejo se unen los ríos Sabinas y Frío que nacen en la SMO en la sierra de “El Cielo”, en Gómez Farías, Tamaulipas y más tarde el río Mante que nace en el municipio de dicho nombre al pie de la Sierra del Abra.

3.2.6. Cuenca del Río Soto la Marina

La cuenca del río Soto la Marina tiene una extensión total de 2,448.24 km². Abarca los municipios de San Carlos, Burgos, San Nicolás, Cruillas y Jiménez en Tamaulipas.

Geográficamente se encuentra delimitada al poniente por la SMO, al Sur por la sierra de Tamaulipas, y al Norte por la Sierra de San Carlos-Cruillas.

El río Soto la Marina nace con el nombre de río Purificación a unos 35 km al sureste de Arramberi, Nuevo León, en la Sierra de Gándara, a elevaciones ligeramente mayores a 3,000 m.s.n.m. En su primer tramo desciende con tendencia general hacia el norte hasta unos 10 km antes de su confluencia con el río Blanco. Aquí cambia de dirección al noreste recibiendo aportaciones muy importantes por la margen izquierda del río Blanco. Unos 12 km río abajo de esta confluencia se unen por la margen izquierda las aportaciones del río San Antonio.

A la altura de Santa Cruz cambia su dirección hacia al este-sureste, en un tramo de unos 50 km; pasa por Nuevo Padilla y 25 km adelante recibe aportaciones del río Pílon, y 2 km después, de los varios afluentes que forman el río Corona. Estas confluencias actualmente ocurren dentro del vaso de la Presa Vicente Guerrero, construida 3 km aguas abajo de la confluencia con el río Corona.

A partir de ahí toma el nombre de río Soto la Marina y zigzaguea hacia el oriente hasta Abasolo, donde cambia de dirección hacia el sur-sureste pasando por la población de Soto la Marina, cambiando de rumbo hacia el oriente recibiendo por la margen derecha la aportación del arroyo Palmas, para continuar su recorrido hasta su desembocadura en el Golfo de México (CONAGUA, 2003b).

Por su parte, el complejo volcánico de Villaldama, en su porción más cercana a la costa, en el poblado de Rancho de Piedra, separa una serie de pequeños esteros que drenan a la Barra del Tordo, verbigracia Carrizal y El Panal o Tepehuajes que pertenecen al sistema lagunar San Andrés, que incluye al río Tigre.

3.2.7. Cuenca del Río San Fernando

El río San Fernando nace con el nombre de río Pablillo. Se inicia a unos 60 km al suroeste de Linares, N. L., cerca de los cerros Pablillo e Infiernillo. Corre con dirección noroeste pasando por Linares. Aguas abajo se le unen por la margen derecha, el río Camarones y el arroyo de Los Anegados; y por la margen izquierda el arroyo Santa Rosa, el río Camacho, el río Potosí y el arroyo Pomona. Atraviesa Vaquería donde toma dirección oriente hasta Villa Méndez. En este último tramo recibe las aportaciones de los

arroyos San José y Burgos por la margen derecha, y en Villa Méndez la del arroyo San Lorenzo por la margen izquierda. Cambia de dirección y continúa hacia el sureste recibiendo al arroyo Salado y al arroyo Pamorán por la margen derecha. Unos 15 km río abajo del poblado de San Fernando, se le une el arroyo Chorreras por la margen derecha, continuando con dirección noreste hasta desembocar en la albúfera Laguna Madre, y de ésta al Golfo de México (CONAGUA, 2003a).

En los márgenes de la cuenca del río San Fernando se ubica la ciénaga de San Ignacio. Esta se localiza en el Sur de Nuevo León, en un valle inter-montano de la sub-provincia de Sierras y Valles que separa a la cuenca del río San Fernando del río San Juan. Cubre una superficie alongada de 8 km por 800 m de ancho situada en posición Este-Oeste a 250 m.s.n.m. (García-Ramírez *et al.*, 2006 y Barbarín-Castillo *et al.*, 1988). El manantial termal principal tiene un área de 20 m y profundidad de 1.4 m (Lozano-Vilano y Contreras-Balderas, 1999).

3.2.8. Cuenca del río Bravo

El Río Bravo (Dinerstein *et al.*, 2001) tiene una longitud de 3,034 km, y drena una área de 607,965 km². Su cauce principal inicia en los Montañas San Juan de Colorado, en los Estados Unidos. Fluye a través del Valle de San Luis en Colorado, hacia el sur por Nuevo México y luego por Texas, donde se convierte en frontera internacional con México.

3.2.8.1 Subcuenca del río San Juan

Después del río Conchos, el río San Juan es el segundo afluente en importancia del río Bravo. Tiene su origen en el arroyo La Chueca que recibe aportaciones de varios arroyos pequeños perennes que bajan de la SMO. El arroyo La Chueca fluye con dirección sureste hasta la presa La Boca, y de ahí continúa con el nombre de río San Juan, cambiando su dirección hacia el noreste y recibiendo por la margen izquierda las aportaciones del río Santa Catarina y por la margen derecha las del río Ramos. Más adelante pasa por el poblado de San Juan Vado para continuar hacia el oriente,

confluyendo en su margen derecha con el arroyo Garrapatas, el río Pílon y el arroyo Mohinos. En esta última confluencia modifica su dirección hacia el noreste.

Aguas abajo, recibe la aportación de su mayor afluente, el río Pesquería, por la margen izquierda, y sigue hacia el norte hasta el municipio de Los Aldama, Nuevo León. Aquí, cambia su rumbo hacia el oriente y después hacia el noreste hasta alcanzar la presa "Marte R. Gómez".

El río San Juan descarga en el río Bravo adelante de Ciudad Camargo. Sus subcuencas intermedias son las siguientes: presa Marte R. Gómez, río Pesquería, río Salinas, río San Miguel, río Santa Catarina, río Ramos y río Pílon (Gobierno del Estado de Nuevo León, 2005).

3.2.8.2. Subcuenca del río Álamo

En la cuenca del río Bravo-Sosa de 3,582108 km² cuadrados, destaca el río Sosa que nace en la Sierra Picachos. Sus afluentes son los arroyos Reyes, Arias y San Jerónimo que se unen en una sola corriente cerca del municipio de General Treviño para drenar al río Álamo. Este presenta como subcuencas intermedias el arroyo Saladito, río Sosa y río Álamo (Gobierno del Estado de Nuevo León, 2005).

3.2.8.3. Subcuenca de los Ríos Salado-Nadadores

En la porción meridional del estado de Coahuila se localizan los campos volcánicos de Las Esperanzas (de aproximadamente 2.8 millones de años de edad) al sur de Sabinas (Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004 y Aranda-Gómez *et al.*, 2005), Ocampo (3.4 a 1.8 millones de años) y Las Coloradas (Plioceno-Cuaternario), así como los volcanes El Piojo, La Víbora y el intrusivo Tetillas (Aranda-Gómez *et al.*, 2005).

En la Sierra de Santa Rosa, nacen los ríos Babia y Sabinas. El río Sabinas escurre de NW a SE, descargando sus aguas en el vaso de la Presa Venustiano Carranza, donde confluyen los Ríos Salado y Nadadores. Este último escurre en dirección sur-norte (CONAGUA, 2002).

El río Nadadores nace en las inmediaciones de la población de Cuatro Ciénegas. Sus primeros afluentes bajan de las sierras de San Marcos y de la Fragua, de una altitud de 2,000 m.s.n.m. Corre en dirección este, pasa por la población de Cuatro Ciénegas, y sale a la planicie por el puerto del Carmen en la sierra de Nadadores, para luego pasar cerca del poblado de Nadadores y San Buenaventura, y de ahí cambia de dirección hacia el noreste, hasta su confluencia con el río Sabinas en la presa Venustiano Carranza.

4. HIPÓTESIS

Los eventos geográficos y geológicos en el noreste mexicano, provocaron que un grupo de cíclidos se adaptaran a los diversos hábitats y nichos ecológicos, formando nuevas especies en el tiempo y espacio.

5. OBJETIVOS

5.1. General

Determinar el estatus taxonómico de los miembros del Taxón *Herichthys*, y establecer sus relaciones evolutivas, zoogeográficas y filogenéticas en el Noreste de México.

5.2. Particulares

- Revisar la literatura y mapear poblaciones conocidas.
- Detectar áreas potenciales que pudiesen contener poblaciones del género desconocidas o no mencionadas en la literatura.
- Muestrear y recolectar material biológico.
- Tomar la Biometría de los ejemplares muestreados.
- Comparar y determinar el estatus taxonómico de las poblaciones.
- Revisión y estudio zoofisiográfico y geocronológico del área.
- Realizar análisis filogenéticos, y multifactoriales con el fin de determinar diferencias diagnósticas entre las poblaciones
- Describir las especies nuevas, siempre y cuando así se determine.

6. MATERIAL Y METODOS

6.1. Método de Campo

Se delimitaron las cuencas y sub-cuencas en el área de estudio utilizando la Información geográfica digital del tema Hidrología de INEGI (2013).

Se detectaron potenciales barreras biofisiográficas y se realizaron viajes de colecta a las cuencas y cuerpos de agua que la conforman.

Con la ayuda de una atarraya de 3 m de diámetro y 1/8' de luz de malla, se muestrearon cabeceras de cuenca, zonas costeras, y tramos de río aguas arriba de accidentes topográficos como cascadas, así como manantiales y cuencas endorreicas dentro de cada sistema hidrológico que conforma el área de estudio (Figura 1).

En varias ocasiones (62 viajes de colecta a 41 localidades distintas) se colectó material perteneciente a las especies nominales que se han asignado al género *Herichthys* exceptuando *H. minckleyi* (Kornfield y Taylor, 1983), y su ictiofauna acompañante, en su intervalo histórico de distribución. Los ejemplares colectados fueron inicialmente fijados en formol al 10%, transferidos a isopropanol al 50% y depositados en la Col. Ictiológica de la F.C.B. de la UANL.

Se obtuvieron las coordenadas geográficas para cada sitio muestreado con un geoposicionador (GARMIN Etrex modelo Legend 2006). Los sitios se referenciaron a nivel de cuenca, sub-cuenca y cuerpo de agua. Se elaboró el mapa actual de distribución de la familia Cichlidae al norte de la PDM con ayuda del software ArcGIS®.

6.2. Análisis Morfométrico y Merístico

Para evaluar y comparar parámetros morfológicos entre linajes, se realizaron las biometrías tomando en consideración 42 caracteres morfológicos y 13 merísticos (Fig. 1 y 2, Tabla 1) en 279 ejemplares del grupo *Herichthys deppii* y 95 del grupo *H. labridens*. Las medidas están dadas en porcentaje de longitud patrón (LP) o de longitud cefálica (LC); se siguió a Álvarez, 1970; Taylor y Miller, 1983.

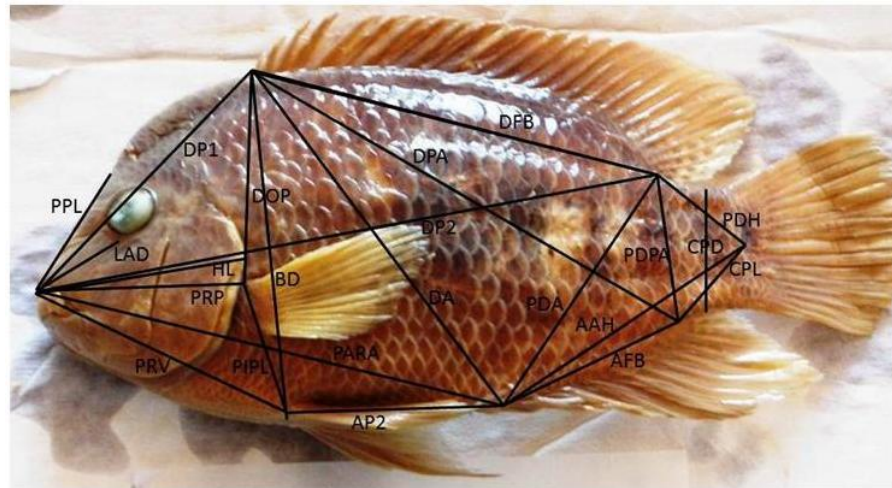


Figura 2. Medidas empleadas en el desarrollo de la base de datos de la morfométrica.



Figura 3. Medidas empleadas en el desarrollo de la base de datos de la morfométrica.

Se removieron tractos digestivos y placas faríngeas inferiores mediante disecciones realizadas a tres ejemplares de cada población, excepto en: *H. steindachneri* con solo uno, *H. bartoni*, *H. minckleyi* y *H. sp.* Zanjias de Arena ninguno por ser pobres sus poblaciones, para lo cual se realizaron conteos de dientes a lo largo del margen del eje posterior, así como la línea media sobre la superficie oclusal, siguiendo el método de Taylor y Miller, 1983; Snoeks, 1994; Barel *et al.*, 1977 y Chakrabarty, 2007.

Utilizando el software statistiXL vers. 1,6 beta, se sometió la base de datos de la morfometría a análisis de componentes principales (CP), seguido por análisis discriminante (DA) con el propósito de:

- A: Probar hipótesis de separación, determinando la manera más parsimoniosa de distinguir entre grupos.
- B: Identificar diferencias entre linajes.
- C: Identificar aquellos caracteres que contribuyen mayormente a la separación entre los grupos.
- D: Determinar las funciones canónicas discriminantes que mayormente contribuyen a la separación de los grupos; y que permiten predecir la categoría taxonómica a la que los individuos pertenecen.

Se realizaron pruebas de significancia utilizando la *chi* cuadrada. Igualmente con el propósito de conocer el grado de similitud entre las especies y subespecies, se realizó un análisis de clustering jerárquico usando el método del vecino más lejano (furthest neighbour) a los centroides de grupo para cada una de las funciones canónicas discriminantes obtenidas, considerando el 100% de la variación y en base a distancias/similitud de Correlación de Pearson.

Tabla I. Lista de caracteres morfométricos en inglés/español y las siglas utilizadas para cada medida.

Body depth	Altura máxima	BD
Head length	Long. cefálica	HL
Dorsal fin base	Base aleta dorsal	DFB
Anal fin base	Base aleta anal	AFB
Predorsal distance	distancia predorsal	DP1
Rostral tip-anal fin origin	Rostro - origen anal	PARA
Rostral tip-pectoral fin origin	Rostro - origen pectoral	PRP
Rostral tip-ventral fin origin	Rostro - origen ventral	PRV
Caudal peduncle length	Longitud pedúnculo caudal	CPL
Caudal peduncle depth	Altura mínima	CPD
Post dorsal distance	Distancia postdorsal	DP2
Dorsal fin origin-anal fin origin	Origen dorsal - origen anal	DA
Post dorsal fin base-anal fin origin	Base post-dorsal - origen anal	PDA
Dorsal fin origin-post anal fin base	Origen dorsal - Base post - anal (DPA)	DPA
Post Dorsal fin base- post anal fin base	Bse post - dorsal - base post-anal	PDPA
Dorsal fin origin-pectoral fin origin	Origen dorsal - origen pectoral	DOP
Postdorsal fin base-	Base post-	PDH

hypural base	dorsal - abanico hypural	
Anal fin origin-hypural base	Origen anal - abanico hypural	AAH
Anal fin origin-pelvic fin origin	Origen anal - origen pélvica	AP2
Pelvic fin origin-pectoral fin origin	Pélvica - origen pectoral	PIPL
Head width	ancho cefálico	HW
Interorbital width	Distancia inter-orbital	IOW
Snout length	Distancia pre-orbital	SNL
Lower jaw length	Longitud de la maxila	LjL
Premaxillary pedicel length	Longitud premaxila	PPL
Cheek depth	Similar a órbita a la maxila	CHD
Eye diameter	Diámetro ocular	ED
Lachrymal depth	Altura máxima lacrimal	LAD
Snout width	anchura del hocico	SNW
Preorbital width	Ancho pre-orbital	POW
Snout width across the lachrymal	Ancho lacrimal	LAW
Lower jaw width	Ancho maxilar	LJW
Pectoral fin base	Base pectoral	BP1
Pelvic fin base	Base pélvica	BP2

Gill rakers upper limb	Branquiespinas superior
Gill rakers lower limb	Branquiespinas inferior
Gill rakers	Branquiespinas totales
Spinous dorsal fin rays	Espinas dorsales
Dorsal fin rays	radios blandos dorsales
Anal fin spines	Espinas anales
Anal fin rays	Radios blandos anales
Pectoral fin rays	Radios pectorales
Scales in the lateral line	Escamas longitudinales
Scales between lateral line and dorsal fin origin	Escamas superior
Scales in the lower lateral line	Escamas inferior
Scales between lateral line and dorsal fin origin	Escamas transversales superior
Scales between lateral line and anal fin origin	Escamas transversales inferior
Scales between pectoral and pelvic fin bases	Escamas pectoral-pélvica
Series of scales on the cheeks	Escamas cachetes

6.3. Filogenia Molecular

Para la obtención de muestras para la extracción de ADN se obtuvieron trozos de aletas (pectorales y/o pélvicas). Estas fueron preservadas en alcohol grado analítico al 70%. Posteriormente para la mayoría de los casos los peces fueron devueltos a su medio natural.

6.3.1. Extracción del ADN, amplificación del PCR y secuenciación

La colección de tejidos se procesó en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, donde los tejidos fueron colocados en tubos de 2 mL con etanol al 70% y se conservaron a 4° C. Previo a la extracción del ADN, los tejidos fueron lavados con agua destilada para retirar restos de etanol. Para la extracción de ADN se utilizó el método estándar del fenol – cloroformo de Sambrook *et al.* (1989).

Se amplificó el ADN para el gen citocromo oxidasa subunidad I (*CoxI*, 585 bb) por vía de reacción en cadena polimerasa (PCR) a partir de 62 ejemplares representando todos los sitios de colecta. Los cebadores utilizados para el *CoxI* fueron los FISHF1-F 5' TCAACCAACCACAAAGACATTGGCAC y FISHR1-R 3' TAGACTTCTGGGTGGCCAAAGAATCA (Ward *et al.*, 2005). EL proceso de amplificación se llevo a cabo bajo las siguientes condiciones de temperatura: 95°C (5 min), 35 ciclos a 94°C (45 s), 54°C (1 min), 72°C (90 s), y 72°C (5 min). Se realizaron los PCR en creaciones de 10-µL que contenían 0.4 mM de cada primer, 0.2 mM de cada dNTP, 2 mM de MgCl₂, 1 unidad de Taq ADN polimerasa (Invitrogen) y 10 ng de plantilla de DNA. Los productos de PCR fueron visualmente analizados en geles de agarosa al 1.5%, y los positivos fueron purificados con EXOSAP-IT PCR Product Clean – Up (Usb) o precipitados con etanol. Se secuenciaron ambas hebras en un secuenciador automático para ADN ABI PRISM 3700 (Applied Biosystems).

6.3.2. Análisis de los Datos

Se revisaron y verificaron los cromatogramas visualmente. Los alineamientos fueron llevados a cabo con el MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011). Las inferencias filogenéticas se llevaron a cabo con el fragmento de dato *Cox1*, utilizando el modelo de mejor ajuste independiente para cada posición de codón en los genes. El modelo evolutivo de sustitución de nucleótidos se estimó utilizando el criterio de Akaike para la información corregida (AICC) y el criterio de información bayesiano (BIC), tal como se aplica en el programa jModeltest (Posada, 2008).

Se estimaron los haplotipos del conjunto completo de datos compuesto por 149 individuos, incluyendo 146 ejemplares pertenecientes al grupo interno (69 colectados para este estudio + 77 secuencias de GenBank) y 9 secuencias para el grupo externo provenientes de GenBank utilizando el software DnaSP 5,0 (Librado y Rozas, 2009). Se construyeron los haplotipos por exclusión de los sitios con datos faltantes para un total de 352 pares de bases.

Se desarrolló una hipótesis filogenética bajo la máxima verosimilitud (ML) implementado con RAXML, que utiliza un algoritmo rápido de escalada (Stamatakis, 2006). El programa realiza una búsqueda heurística con un modelo general reversible en el tiempo (GTR) que permite la partición de datos y produce valores de probabilidad utilizando GTRCAT; una aproximación GTR con la optimización de las tasas individuales por sitio de sustitución y la clasificación de los tipos individuales en un cierto número de categorías. Para reconstruir el árbol de ML, se seleccionó GTRMIX como modelo de sustitución de nucleótidos, lo que ocasiona que RAXML infiera árboles (búsqueda de una buena topología) bajo el modelo GTRCAT. Una vez completado el análisis en el modelo GTRMIX, RAXML se cambió a GTRGAMMA, y se evaluó la topología final del árbol que produjo valores de probabilidad estables. Se establecieron tres particiones de codones dentro gen *Cox1*, realizando 100 inferencias para cada análisis, y se encontró el mejor árbol ML mediante la comparación de las probabilidades finales entre ellos. Para evaluar la solidez de las ramas internas del árbol de ML se calcularon 100 repeticiones de arranque para el conjunto de datos.

La inferencia bayesiana (BI) se llevó a cabo utilizando la versión 3.1.2 MrBayes (Huelsenbeck y Ronquist, 2001), utilizando el modelo de mejor ajuste en BIC por partición de codón. Las corridas de BI se realizaron con ocho cadenas de Markov Monte

Carlo (MCMC), diez millones de generaciones, con toma de muestras cada mil pasos. Los primeros 1,000 árboles fueron descartados con “burn-in”. Se utilizó el programa v1 trazer. 4 (Rambaut y Drummond, 2007) para evaluar la convergencia de ejecución y determinar el “burn-in”.

Se estimaron los tiempos de divergencia entre los principales linajes mitocondriales utilizando un enfoque de coalescencia bayesiana como se aplica en BEAST 1.6.1 (Drummond y Rambaut, 2007). Para el análisis se consideró el gen de ADN mitocondrial (Cox1) utilizando una matriz de 31 haplotipos y 585 pb. Se aplicó un lognormal reloj molecular relajado no correlacionado, utilizando el modelo de sustitución de nucleótidos SRD06 particionando los datos de los nucleótidos por posición del codón, permitiendo que las terceras posiciones difirieran de los otros dos en el sesgo de la transición, la tasa de sustitución, y la forma de la distribución gamma de la tasa de heterogeneidad (Shapiro *et al.*, 2006). Debido a la ausencia de registros fósiles o de los datos geológicos, las estimaciones de edad fueron calibradas utilizando una distribución previa uniforme para el parámetro de velocidad media, con una tasa media de mutación del 0.8% / Mya con valores inferior y superior de 0.5 a 1.2 % / Mya con algunos valores inferiores y superiores de 0.5 a 1.2 % por millón de años sobre la base de lo que se ha reportado en otras especies de peces dulceacuícolas para loci mitocondrial (Murphy *et al.*, 1999; Mateos *et al.*, 2002; Perdices *et al.*, 2002, 2005; Doadrio y Domínguez, 2004; Doadrio y Perdices, 2005; Concheiro-Pérez *et al.*, 2006; Hrbek *et al.*, 2007; Ornelas-García *et al.*, 2008).

Se realizó una prueba MCMC para 30 millones de generaciones con el fin de optimizar los factores de escala de la función *priori*. La cadena MCMC final se corrió dos veces por 20 millones de generaciones muestreados cada 2000 generaciones. Para burn-in verificamos la convergencia y la estacionalidad de los diferentes análisis en trazer 1.5. Se utilizaron mediciones de tamaños efectivo de las muestras (ESS) para determinar la significancia estadística de cada parámetro donde en la mayoría de los casos, se determinó ser mayor de 200. Por último se utilizaron los resultados combinados en el BEAST module Log Combiner 1.6.1 después de burn-in.

La saturación de nucleótidos considerando los cambios de transiciones y transversiones fué revisada graficando el número de cambios absolutos para cada posición por codón contra las distancias patrísticas para el fragmento analizado.

Las reconstrucciones filogenéticas se llevaron a cabo mediante Inferencia Bayesiana utilizando el programa Mr.Bayes versión 1.3.01 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Se utilizó el Modeltest 3.07 con el fin de encontrar el modelo evolutivo que mejor se ajusta a la matriz de datos utilizando la Información del Criterio Bayesiano (Bayesian Information Criterion, BIC) (Posada y Crandall, 1998). En base a la matriz de datos se calculó el modelo evolutivo utilizando el BIC.

Se estimaron las distancias sin corregir (distancias *D_p*), entre los taxones incluidos en el análisis utilizando el programa PAUP* 4.0 b10 (Swofford, 2000) para el fragmento *CoxI*. Posteriormente, la matriz de distancias obtenidas entre los individuos se agrupó de acuerdo a diferentes criterios a fin de calcular las distancias entre grupos, especies y linajes obtenidos en las reconstrucciones filogenéticas con el programa Sequencer v.1.

6.3.3. Terminología Empleada

El término supraespecie, aceptado por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999) en su artículo Artículo 6.2 fue popularizado en la literatura taxonómica separadamente por Mayr y Rensch; y refiere a un grupo geográficamente representativo y monofilético de taxones alopátricos o parapátricos (casi alopátricos) que se cree evolucionaron a la categoría de especies (Amadon, 1966; Mallet, 2001; Grub, 2006 y Haffer, 1985). En la definición original de (1942) Mayr menciona "...y que son morfológicamente muy distintos como para ser incluidos dentro de una sola especie" (Amadon, 1966; Sylvester-Bradley, 1954 y Mayr, 1996).

Aunque originalmente aplicado a aves, el concepto de supraespecie continúa siendo de gran utilidad en estudios acerca de evolución y zoogeografía para muchos otros taxones tan distantes como insectos y primates (Amadon, 1966; Mallet, 2001; Grub, 2006; Haffer, 1985 y Grubb, 2006).

Dado que parapatría o alopatría son elementos necesarios, más no suficientes para integrar especies dentro de supraespecies (Haffer, 1985); se consideraron otros caracteres relevantes, verbigracia geográficos, morfológicos (morfometría y merística), tipo de dentición, patrones de coloración en la librea reproductiva, así como divergencia genética y exclusividad de holotipos en los genes mitocondriales *CoxI* para inferir el estatus taxonómico de los linajes analizados.

La notación formal para el uso de supraespecie del primer orden en nomenclatura Linneana es el uso de corchetes [] alrededor del nombre de la primera especie que fue nombrada en dicho taxón [(Amadon, 1966) (Haffer, 1985)]. Para propósitos de este trabajo se interpretó que, sí un conjunto de especies emparentadas entre sí se originó de dos especies ancestrales hermanas, entonces las especies que conforman dicho conjunto pertenecen a distintas supraespecies del primer orden (supraespecies hermanas) y no a una sola supraespecie.

Debido a que existe un espacio considerable para el debate acerca de algunos de los conceptos que se utilizan en este trabajo, y que va más allá de su enfoque; y dado que las decisiones taxonómicas para linajes que en ocasiones se encuentran geográficamente separados, pero débilmente diferenciados, o para linajes parapátricos son sumamente controversiales y difíciles de discernir; y con el propósito de evitar el “problema específico” (“species-problem”), he seguido a Wiens (2004) en el uso del término linaje para describir “cualquier línea única de parentesco ascendente o descendente, como una serie ancestral de poblaciones descendientes en el tiempo, o como una rama única del árbol filogenético,” independientemente de cualquier otro tipo de mecanismo de aislamiento reproductivo –e.g. intrínseco.

Linaje alopátrico se refiere a poblaciones que se separaron geográficamente al grado que no existe flujo genético entre las mismas, independientemente de su estatus taxonómico o la presencia de caracteres que los pudiera hacer diagnosticables.

Especie biológica: “Grupo de poblaciones naturales que se reproducen entre sí, y que están reproductivamente aisladas de otros grupos análogos” (Mayr, 1996). En la definición, los mecanismos de aislamiento reproductivo son aquellos afectados por las propiedades de los individuos (intrínsecos), por lo que aislamiento geográfico de

acuerdo a dicha definición no califica como mecanismo de aislamiento intrínseco. Más, aquellas funciones que favorecen comportamientos de selección sexual si lo hacen.

Agregado de especies es un “grupo de especies, aparte de subgénero, dentro de un género, o un grupo de especies dentro de un sub-género que se denota por un nombre de grupo de especies interpolado en paréntesis (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999).

Especiación Divergencia evolutiva de subconjuntos de una especie ancestral en dos especies distintas (Seehausen, 2004).

Especiación híbrida: el origen de nuevas especies por la formación de híbridos entre especies existentes (Seehausen, 2004).

Especiación simpátrica: Especiación que ocurre en ausencia de aislamiento geográfico (Seehausen, 2004).

Introgresión: intercambio de genes entre linajes evolutivos en yuxtaposición a hibridación resultante en progenie inviable o estéril (Seehausen, 2004).

Reticulación: ocurrencia de flujo genético entre linajes separados a través de la hibridación, y la unión por medio de un proceso reticulante evolutivo de linajes separados en un árbol filogenético vía reticulación (Seehausen, 2004).

7. RESULTADOS

7.1. Zoogeografía y Distribución Actual

Álvarez (1970); Contreras-Balderas *et al.* (1996) y Miller *et al.* (2005) reportaron el límite de distribución norte de *Paraneetroplus fenestratus* (Günther, 1860), *Rocio octofasciata* (Regan, 1903) y *Thorichthys maculipinnis* (Steindachner, 1864) [**nota:** se considera a *Thorichthys maculipinnis* como sinónimo senior de *T. ellioti* Meek 1904 conforme al principio de prelación de acuerdo al artículo 23 del CINZ, (2000)] el río Chachalacas al norte del Puerto de Veracruz, y sur de la PDM.

En 1990 aparecieron los primeros registros de que *Thorichthys maculipinnis* había ampliado su límite de distribución al río Tecolutla y de que *Paraneetroplus fenestratus* había sido colectado al norte de PDM, en el río Santa Ana, tres cuencas arriba de su límite norteño conocido (Obregón-Barboza, 1990).

A partir del año 2002 comenzaron a aparecer reportes en la literatura gris acerca de la captura de ejemplares de *Paraneetroplus fenestratus* en el río Nautla, “una captura no esperada que extiende el límite de distribución norte de esta especie 80 kilómetros hacia el norte del Eje Neovolcánico Mexicano” (Lampert y Hanneman, 2002), así como de la especie *Thorichthys maculipinnis* en el río Cazones (De la Maza-Benignos, 2005). Se documentó la presencia y distribución actual de los cíclidos en el noreste mexicano al norte de la PDM.

Los géneros *Paraneetroplus* y *Thorichthys* ya se encuentran presentes en las cuencas de los ríos Misantla, Nautla, Solteros y Tecolutla, ausentes en el sistema

Tenixtepec, y nuevamente presentes, con excepción de *Paraneetroplus* en la cuenca del río Cazonés. El género *Rocio* se encuentra presente en las cuencas de los ríos Tecolutla, donde se registró fotográficamente, y Cazonés. Los cíclidos nativos del género *Herichthys* se han tornado sumamente escasos y difíciles de ubicar (inclusive con la ayuda de visor y tubo de respirar) al sur de la cuenca del río Tuxpan, exceptuando el río Bobos y el sistema Tenixtepec donde las poblaciones parecen estar sanas.

No se colectaron ejemplares de *Herichthys* en el río Santa Ana, reportado como el límite más austral de su distribución (Miller *et al.*, 2005), solo se obtuvieron ejemplares del género *Paraneetroplus*. Se capturaron u observaron tilapias (*Oreochromis* sp.) en toda el área histórica de distribución de *Herichthys*.

La distribución actual de la familia Cichlidae al norte de la PDM se presenta en la Tabla II, Figuras 4 y 5.

Tabla II. Distribución actual de la familia Cichlidae al norte de la PDM.

Especies y formas	Distribución actual al norte de la PDM	Distribución histórica					
		Taylor y Miller, 1983	Obregón-Barboza, 1990	Heijns, 1991 a y b	Kullander, 2003	Miller <i>et al.</i> , 2005	De la Maza-Benignos y Lozano-Vilano, 2013
<i>H. minckleyi</i> (Kornfield and Taylor, 1983)	Endémico del Valle de Cuatro Ciénegas, Coahuila	No hacen mención	No hace mención	No hace mención	Endémico de Cuatro Ciénegas, Coah.	Endémico del Bolsón de Cuatro Ciénegas, Coah.	No hacen mención

<i>H. cyanoguttus</i> Baird y Girard 1854	Cuenca del río Bravo, incluye las subcuencas de los ríos Salado Nadadores, Álamo y San Juan, en Coahuila y N.L. México y el río Pecos en Texas; así como la cuenca del río Nueces en Texas, EEUU.	Cuenca del río Nueces, Tx, EEUU y el bajo río Bravo, al sur hasta las cuencas de los ríos Nautla y Misantla (Nota: incluye a <i>H. teporatus</i> , <i>H. carpintis</i> , <i>H. deppii</i> , y las formas de los ríos Pantepec, Cazones, Tecolutla y Solteros)	Río Nueces, río Bravo (Tx, Coah., N.L. y Tams.) hasta la cuenca del río Pánuco (Nota: incluye <i>H. carpintis</i> y <i>H. tamasopoensis</i>)	No hace mención	Cuenca baja del río Bravo en EEUU y México	Cuenca del río Nueces, Tx, EEUU y el bajo río Bravo, al sur hasta el río Soto la Marina. Tx., Coah., N.L. y Tamps. (Nota: incluye a <i>H. teporatus</i> del río Soto la Marina)	No hacen mención
<i>H. cyanoguttus</i> forma del río San Fernando	Cuenca del río San Fernando en Nuevo León y Tamaulipas.	Ver <i>H. cyanoguttus</i>	Ver <i>H. cyanoguttus</i>	No hace mención	No hace mención	Ver <i>H. cyanoguttus</i>	No hacen mención
<i>H. cyanoguttus</i> San	Cuenca endorreica de Baños de San	Ver <i>H. cyanoguttus</i>	Ver <i>H. cyanoguttus</i>	No hace mención	No hace mención	Ver <i>H. cyanoguttus</i>	No hacen mención

Ignacio	Ignacio en N.L.			ón			
<i>H. carpintis</i> Soto la Marina <i>idem ac H. teporatus</i> (Fowler, 1903)	Cuenca del río Soto la Marina, El Panal, y Carrizal en Tamps.	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	No hace mención	Ver <i>H. carpintis</i>	Ver <i>H. cyanoguttatus</i> y <i>H. carpintis</i>	No hacen mención
<i>H. carpintis</i> (Jordan y Snyder 1899) formas lacustres	Río el Chijol y Tigre, Bajo Pánuco en las lagunas costeras de Tampico (Chairel); subcuenca del río Naranjos-Amatlán pertenecientes al sistema de la Laguna de Tamiahua en Tamps. y Ver.	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	No hace mención	Cuencas del río Pánuco y del río Soto la Marina	Partes bajas de las cuencas del río Soto la Marina al sur hasta el río Pánuco (por lo general no más de 200 m de altitud). Tamps., S.L.P. y Ver.	No hacen mención
<i>H. carpintis</i> (Jordan y Snyder 1899) formas riverinas	Cuenca media y baja del río Pánuco y Tamesí (excepto lagunas de Tampico) en Veracruz, Tamps., S.L.P., e Hidalgo, incluyendo	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	No hace mención	Ver <i>H. carpintis</i>	Ver <i>H. carpintis</i>	No hacen mención

	aguas arriba de la cascada de Micos en el subsistema de El Salto-Los Naranjos del Alto Pánuco S.L.P. Introducido en la Media Luna en S.L.P.						
<i>H. tamasopoe nsis</i> Artigas-Azas 1993	Ríos Tamasopo y Gallinas en el Alto Pánuco en S.L.P	No hacen mención	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	No hace mención	Río Tamasopo en la cuenca del río Pánuco	Cuenca del río Gallinas (sistema del río Pánuco), S.L.P.	No hacen mención
<i>N. pantostictus</i> (Taylor y Miller, 1983)	Río el Chijol y Tigre, bajo río Pánuco en las lagunas costeras de Tampico (Chairel); subcuenca del río Naranjos-Amatlán pertenecientes al sistema de la Laguna de Tamiahua en Tamps. y Ver.	Laguna de Chairel y Laguna de la Puerta, cercanas a Tampico, Tamps.	Ver <i>H. labridens</i>	No hace mención	Cuenca del río Pánuco a la laguna de Tamiahua.	Cuenca del río Tamesí (río Sabinas) lagunas costeras justo al norte (y problememente al sur) de Tampico, Tamps. y río Tigre, Tamps.	Río el Chijol y Tigre, Bajo río Pánuco en las lagunas costeras de Tampico (Chairel); subcuenca del río Naranjos-Amatlán pertenecientes al sistema de la

							Laguna de Tamiahua en Tamps. y Ver.
<i>N. pantostictus</i> (Taylor y Miller, 1983) formas riverinas	Cuenca media y baja del río Pánuco y Tamesí (excepto lagunas de Tampico) en Veracruz, Tamps., S.L.P. e Hidalgo.	Río Sabinas (cuenca del río Tamesí)	Ver <i>H. labridens</i>	No hace mención	Ver <i>H. pantostictus</i>	Ver <i>H. pantostictus</i>	Cuenca media y baja del río Pánuco y Tamesí (excepto lagunas de Tampico) en Veracruz, Tamps., S.L.P., e Hidalgo.
<i>N. pratinus</i> De la Maza-Benignos y Lozano Vilano, 2013	Aguas arriba de la cascada de Micos en el subsistema de El Salto-Los Naranjos del Alto Pánuco S.L.P.	Ver <i>H. labridens</i>	Ver <i>H. labridens</i>	No hace mención	Ver <i>H. labridens</i>	Ver <i>H. labridens</i>	Aguas arriba de la cascada de Micos en el subsistema de El Salto-Los Naranjos del Alto Pánuco S.L.P.

<i>N. steindachneri</i> (Jordan y Snyder, 1899)	Ríos Tamasopo y Gallinas en el Alto Pánuco en S.L.P.	Cuenca del río Ojo Frío (río Gallinas y Tamasopo)	No hace mención	No hace mención	Ríos Tamasopo, Gallinas y Ojo Frío en la cuenca del río Pánuco	Restringido a las partes altas de la cuenca del río Ojo Frío (río Gallinas), afluente del río Santa María (cuenca del río Pánuco), aguas arriba de la cascada de Tamul, S.L.P.	Ríos Tamasopo y Gallinas en el Alto Pánuco en S.L.P
<i>N. pame</i> De la Maza-Benignos y Lozano-Vilano, 2013	Ríos Tamasopo y Gallinas en el Alto Pánuco en S.L.P.	Ver <i>H. labridens</i>	Ver <i>H. labridens</i>	No hace mención	Ver <i>H. labridens</i>	Ver <i>H. labridens</i>	Ríos Tamasopo y Gallinas en el Alto Pánuco en S.L.P
<i>N. labridens</i> (Pellegrin, 1903)	Media Luna y subcuenca Rio Verde-Santa Isabel en el Alto Pánuco en S.L.P.	Cuenca del río Pánuco (nota: incluye a <i>H. pame</i> , <i>H. pratinus</i> y <i>H. molango</i>)	Río Pánuco, estero Cucharas y estero Tanchochín (Nota: incluye <i>H. pantostictus</i>)	No hace mención	Cuenca del río Pánuco	Cabeceras del río Verde (cuenca del río Pánuco), S.L.P.; altitud, 900-1100 m.	Media Luna y subcuenca a Rio Verde-Santa Isabel en el Alto Pánuco en S.L.P.

<i>N. bartoni</i> (Bean, 1892)	Media Luna y subcuenca Río Verde-Santa Isabel en el Alto Pánuco en S.L.P.	Cuenca alta del río Verde (cuenca del río Pánuco), S.L.P.	No hace mención	No hace menci ón	Endémic o del alto río Verde y la laguna de la Media Luna en la cuenca del río Pánuco, S.L.P.	Exclusivo de las cabeceras del río Verde, S.L.P.; altitud 1000-1100 m.	Media Luna y subcuenc a Río Verde- Santa Isabel en el Alto Pánuco en S.L.P.
<i>N. molango</i> De la Maza- Benignos y Lozano Vilano, 2013	Lago Azteca en el Alto Pánuco en Hidalgo.	Ver <i>H. labridens</i>	Ver <i>H. labridens</i>	No hace menci ón	Ver <i>H. labridens</i>	Ver <i>H. labridens</i>	Lago Azteca en el Alto Pánuco en Hidalgo.
<i>H. tepehua</i> n. sp.	Cuenca del río Tuxpan/Pantepec en Veracruz y Puebla.	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	Río Tuxpan, estero Tumilco.	Cuenc a del río Pantep ec (Tuxp an), Ver.	No hace mención	Cuenca del río Tuxpam (Pantepec)	No hacen mención
<i>H. tepehua</i> n. sp. formas turquesa	Cuenca de los ríos Cazones/San Marcos en Veracruz y Puebla; Cuenca del río Tecolutla en la subcuenca de los ríos	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	Ríos Cazones, Tecolutla	Cuenc a del río Cazon es, Ver.	No hace mención	Cuenca baja del río Cazones	No hacen mención

	Tecuntepec/Apulco; Sistema Solteros en Veracruz.						
<i>H. tepehua</i> n. sp. tenixtepec	Sistema Tenixtepec en Ver.	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	Río Tenixtepec	No hace mención	No hace mención	No hacen mención	No hacen mención
<i>H. deppii</i> (Heckel, 1840)	Cuenca del río Nautla y Misantla en Ver.; Posiblemente también en Puebla.	Ver <i>H. cyanoguttatus</i>	Ríos Nautla, Misantla, Colipa y Juchique	No hace mención	Cuencas de los ríos Nautla y Misantla, Ver.	Cuencas costeras desde el bajo río Cazones, al sur, quizá hasta el río Santa Ana, Ver.	No hacen mención
<i>Thorichthys maculipinnis</i>	Invasor en la Cuenca del río Cazones, Tecolutla/Tecuntepec-Apulco, y sistema Solteros. Ausente en el sistema Tenixtepec.	No hacen mención	Ríos Tecolutla , Chachalacas, Antigua y Jamapa.	No hace mención	Cuenca del río Papaloapan, Ver.	De un arroyo justo al norte del río Chachalacas (al oeste de Xalapa) al sur hasta la cuenca del río Coatzacoalcos. Ver. y Oax.	No hacen mención

<i>Rocio octofasciata</i>	Introducido en las cuencas de los ríos Cazones y Tecolutla/Tecuan-tepec-Apulco.	No hacen mención	Ríos Chachalacas, Antigua, Jamapa y Blanco	No hace mención	De la cuenca del río Papaloapan, Ver. México a la cuenca del río Ulúa en Honduras.	Río Chachalacas, al norte de Ciudad Cardel, Ver. al este hasta el río Ulúa, Honduras, Camp., Chis, Q.R., Tab, Yuc.	No hacen mención
<i>Paraneetropus fenestratus</i>	Invasor en el río Santa Ana, ríos Misantla, Nautla, Solteros y Tecolutla en las zonas costeras.	No hacen mención	Ríos Santa Ana , Palma Sola, Laguna Morro, Chachalacas, Antigua, Conjunto Playa Norte, Jamapa y Blanco	No hace mención	De la cuenca del río Papaloapan a la cuenca del río Chachalacas, Ver.	Río Chachalacas, 40 km al norte de Veracruz, al sur hasta la cuenca baja del río Coatzacoalcos. Oax., Pue. y Ver.	No hacen mención
<i>Oreochromis sp.</i>	Introducido en todas las cuencas hidrológicas	No hacen mención	No hace mención	No hace mención	No hace mención	No hacen mención	No hacen mención

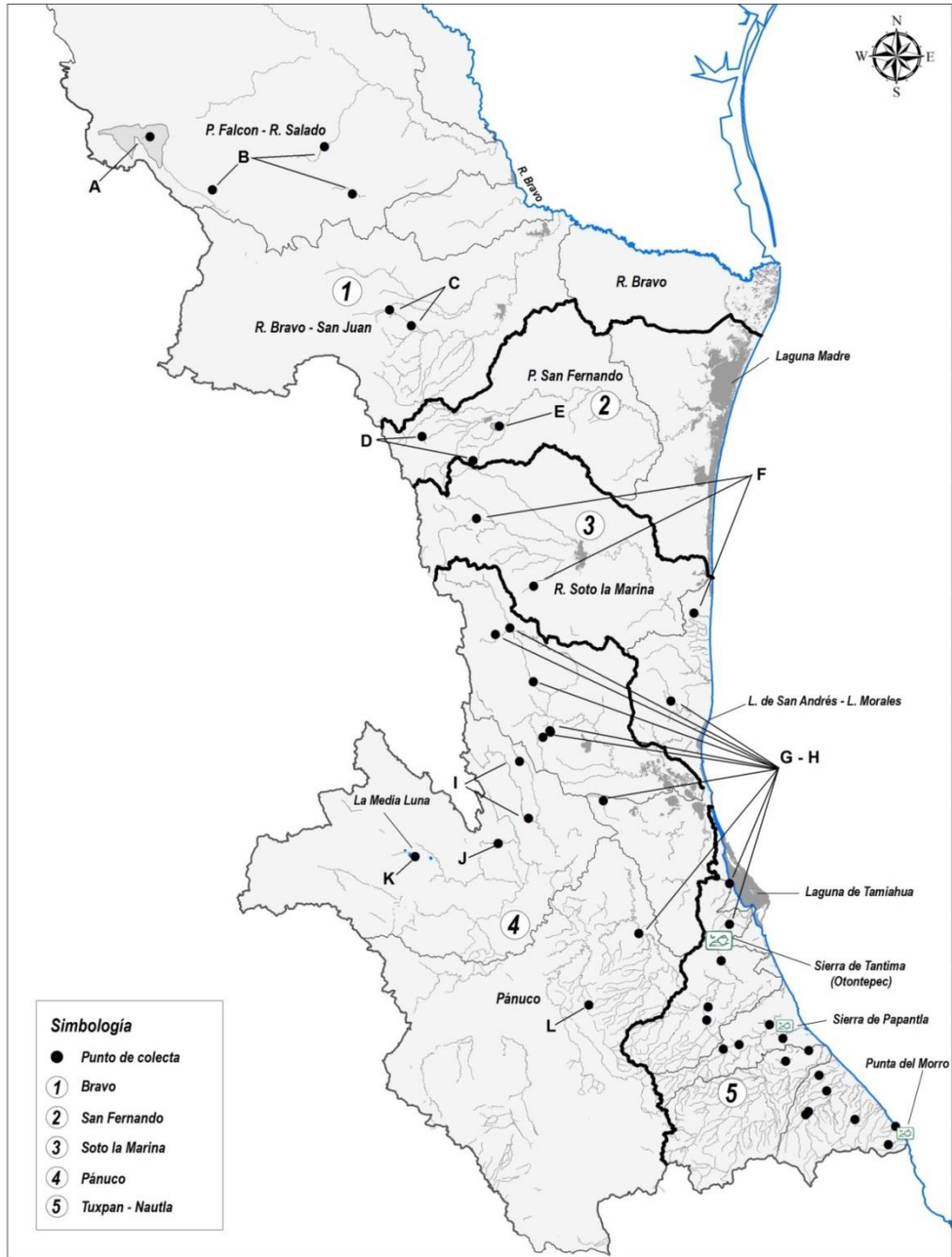


Figura 4. El mapa muestra las cuencas e hidrología superficial del área de estudio; los puntos muestran los sitios muestreados; y las letras la distribución actual de la familia Cichlidae al norte de Punta Del Morro: (A) *Herichthys minckleyi*, (B y C) *H. cyanoguttatus*, (D) *H. cyanoguttatus* San Fernando, (E) *H. cyanoguttatus* Baños de San Ignacio, (F) *H. teporatus*, (G y H) *H. carpintis* y *H. pantostictus*, (I) *H. carpintis* y *H. pratinus*, (J) *H. tamasopoensis*, *H. pame* y *H. steindachneri*, (K) *H. labridens* y *H. bartoni*, (L) *H. molango*.

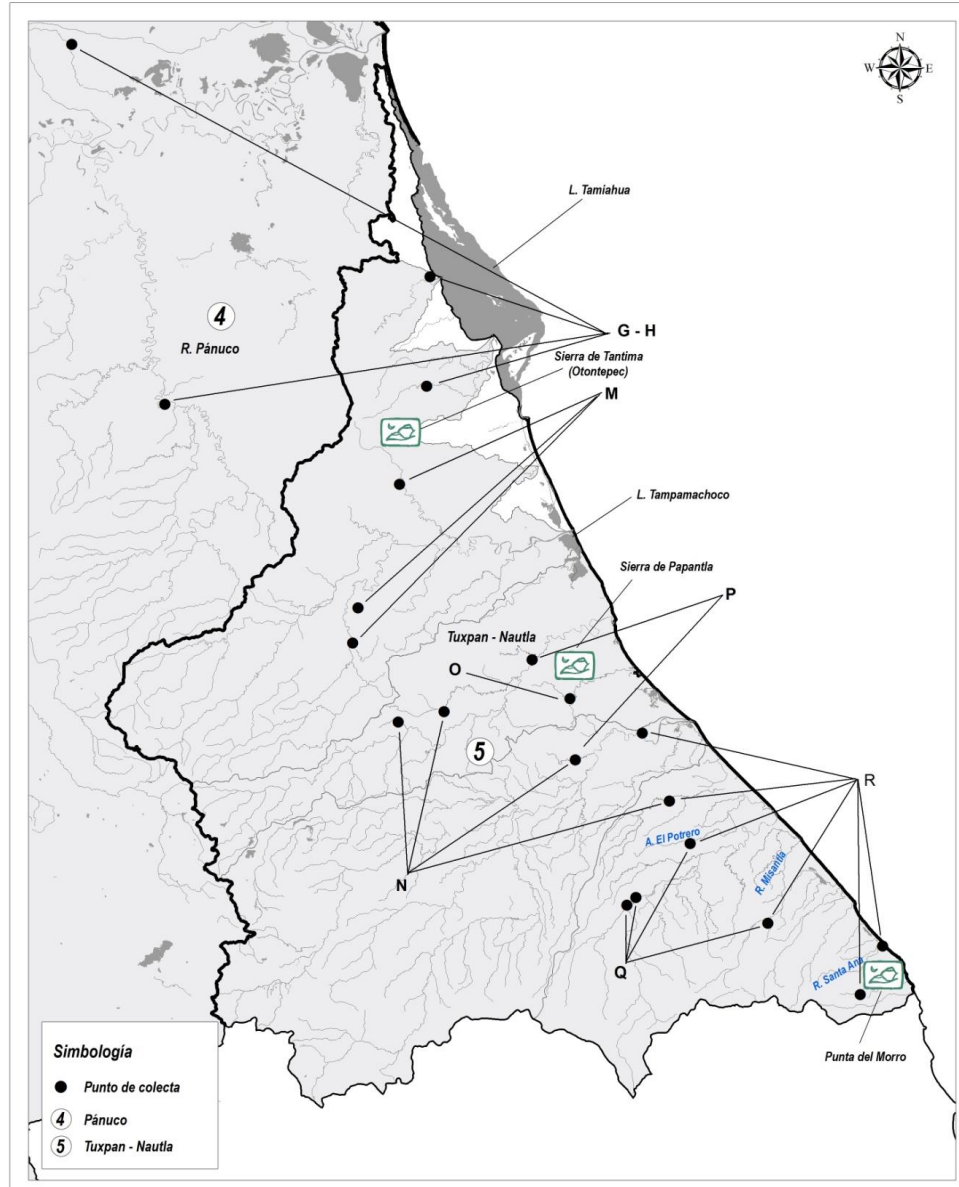


Figura 5. El mapa muestra las cuencas de los ríos Pánuco-Moctezuma, Tuxpan-Pantepec, Cazones, Tecolutla, Nautla-Misantla, así como su hidrología superficial; los puntos muestran los sitios muestreados; y las letras la distribución actual de la familia Cichlidae al norte de Punta Del Morro: (G y H) *Herichthys carpintis* y *H. pantostictus*, (M) *H. sp.* Pantepec, (N) *H. sp.* formas turquesa y *Thorichthys maculipinnis*, (O) *H. sp.* Tenixtepec, (P) *Rocio octofasciata*, (Q y R) *H. deppii* (S) *Paraneetroplus fenestratus*.

7.2. Análisis Morfológico

De acuerdo al análisis cualitativo de la morfología de los caracteres observables, la pigmentación de la librea reproductiva siguiendo a Kullander (1996), la anatomía del tracto digestivo, la ecología, incluyendo simpatría o parapatría con miembros de agregados de especies distintos, e inferencia por analogía de orígenes múltiples de adaptación en el desarrollo de colmillos curvados inferiores en *Parachromis* y *Caquetaia*, a través del proceso de evolución convergente (Martin y Bermingham, 1998); incluyendo las hipótesis filogenéticas de Hulsey *et al.* (2004); Concheiro-Pérez *et al.* (2006); Chakrabarty (2007) y López-Fernández *et al.* (2010); (g) Siguiendo a Chakrabarty (2007) y Schmitter-Soto (2007) en la interpretación de caracteres como la transición a un par de dientes symphysiales muy alargados (colmillos) en relación a los otros dientes, ubicados en la fila exterior de la mandíbula superior; y (h) la interpretación de caracteres como presencia o ausencia de ciego suave, elástico, alargado, adherido a un estómago sacular; apuntan al grupo *labridens* (aquí descrito como género nuevo *Nosferatu*) como distinto de los "*Herichthys*" restantes.

Los miembros de este último carecen de una marca roja / púrpura en la axila de la aleta pectoral, y desarrollan libreas de apareamiento en las que la mitad caudal oscurece, contrastando un palidecimiento de la mitad frontal. Las secciones oscuras no se extienden sobre la mitad pálida anterior, por encima de las fosas nasales, ni dorsalmente por encima del borde ventral de la serie opercular, ni rebasa la base de las aletas pectorales.

El “complejo *labridens*” aquí descrito como género nuevo *Nosferatu* ha sido reconocido como diferente por Stawikowski y Werner (1998); y se muestra consistentemente en los árboles filogenéticos mitocondriales como grupo hermano del “complejo *cyanoguttatus*” (López-Fernández *et al.*, 2010; Hulsey *et al.*, 2004 y Concheiro-Pérez *et al.*, 2006).

7.3. Análisis de Componentes Principales (PC) y Discriminante (DA) de la morfometría para *Herichthys* vs. *Nosferatu* género nuevo.

El análisis de PC y análisis discriminante con clasificación (CDA), y hold-out de la base de datos de la morfométrica muestra la separación entre los dos grupos de especies:

7.3.1. PC de la morfometría para *Herichthys* vs *Nosferatu* nuevo género.

En el análisis agrupado de PC para 42 variables morfométricas estandarizadas obtenidas a partir de 279 muestras de *Herichthys*, además de 95 ejemplares de *Nosferatu* nuevo género, excluyendo *N. bartoni*, *N. steindachneri* y *H. minckleyi*, la gráfica de PC1 frente a PC2 (lo que explica 44.34 % de la variación total en la forma entre los ejemplares) proporciona una buena separación entre los dos grupos de puntos, cada uno correspondiente a los especímenes de *Herichthys* y de *Nosferatu* nuevo género (Figura 6) Las variables que mayormente contribuyeron a la variación dentro del PC1 fueron: Base de la aleta pélvica, base de la aleta pectoral, profundidad del cuerpo y longitud cefálica. Longitud de la mandíbula, distancia desde el origen de la aleta dorsal al origen de la aleta anal, distancia desde el origen de la aleta anal a la base hipural, y la base de la aleta anal fueron las variables que mayormente contribuyeron a la variación dentro del PC2 (Tabla III).

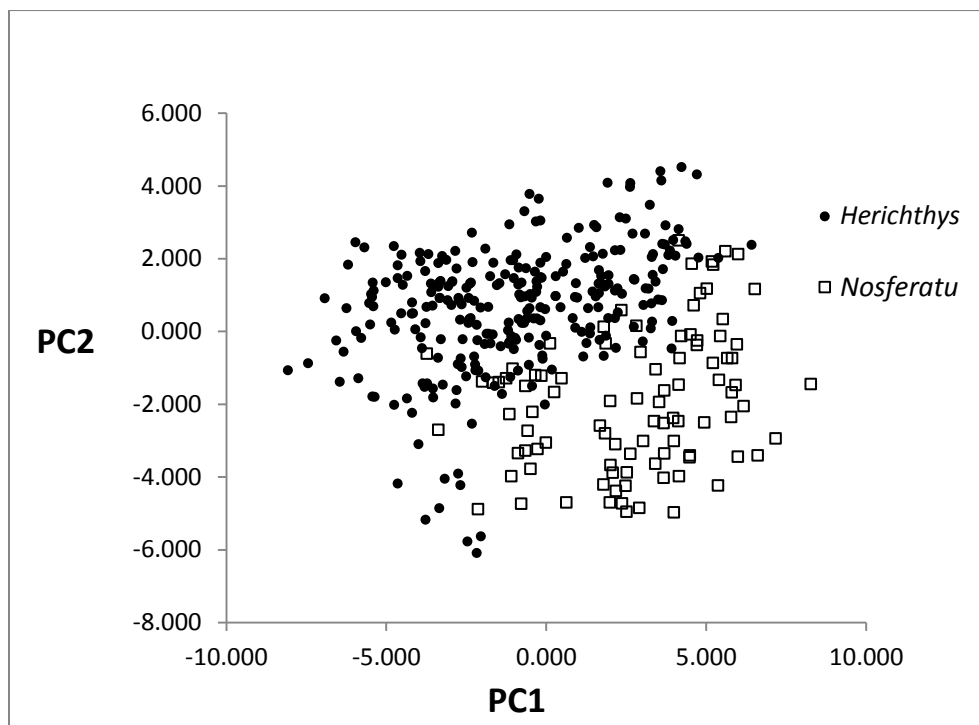


Figura 6. Gráfica de puntos para el PC1 vs PC2 para el material agrupado perteneciente a *Herichthys* y *Nosferatu* género nuevo.

Tabla III. Cargas para los primeros siete componentes principales de los datos morfométricos agrupados para *Herichthys* (n= 279) y *Nosferatu* (n= 95).

Variable	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5	PC 6	PC 7
Body depth	-0.178	0.293	0.135	-0.104	-0.093	0.022	0.033
Head length	0.204	0.116	0.370	0.001	-0.086	0.003	0.014
Dorsal fin base	0.067	0.412	-0.139	-0.019	0.023	0.049	0.074
Anal fin base	-0.163	0.153	-0.176	0.334	-0.178	0.030	-0.013
Predorsal distance	0.205	0.183	0.230	-0.049	0.056	0.143	0.013
Rostral tip–anal fin origin	0.241	0.232	0.002	-0.112	0.120	0.124	0.058
Rostral tip–pectoral fin origin	0.047	0.063	0.523	0.051	-0.029	0.032	-0.242
Rostral tip–ventral fin origin	0.206	0.227	0.208	0.079	-0.036	0.193	0.011
Caudal Peduncle length	0.107	-0.078	0.150	0.208	0.314	-0.407	0.090
Caudal peduncle depth	-0.151	0.144	0.125	0.238	-0.035	0.020	0.035
Postdorsal distance	-0.024	0.041	0.271	0.182	0.100	0.084	0.380
Dorsal fin origin–anal fin origin	-0.274	0.090	0.114	-0.080	-0.079	-0.059	0.035
Post dorsal fin base–anal fin origin	-0.185	0.199	-0.058	0.232	-0.118	-0.051	0.140
Dorsal fin origin–post anal fin base	-0.198	0.222	0.003	0.064	-0.123	-0.008	0.039
Dorsal fin origin–post anal fin base	-0.169	0.186	0.081	0.175	0.057	-0.173	0.074
Dorsal fin origin–pectoral fin origin	-0.187	0.200	0.191	-0.122	-0.093	0.002	0.032
Postdorsal fin base–hypural base	0.082	0.015	0.083	0.182	0.390	-0.431	-0.049
Anal fin origin–hypural base	0.134	0.263	-0.185	0.342	0.028	-0.047	0.123

Anal fin origin–pelvic fin origin	-0.038	0.075	0.010	-0.425	0.210	0.012	-0.065
Pelvic fin origin–pectoral fin origin	-0.157	0.238	0.063	-0.203	-0.030	-0.039	-0.252
Head width	0.161	0.238	-0.263	-0.082	0.219	0.088	0.173
Interorbital width	-0.220	0.094	-0.134	-0.144	0.035	0.013	0.024
Snout length	-0.122	-0.136	-0.114	0.185	0.218	0.283	-0.037
Lower jaw length	0.069	-0.082	-0.030	0.233	0.172	0.448	0.012
Premaxillary pedicel length	-0.057	-0.022	0.103	0.169	0.244	0.412	-0.332
Cheek depth	-0.229	-0.122	0.123	0.113	0.018	0.133	-0.021
Eye diameter	0.175	0.207	-0.041	-0.137	0.310	0.017	-0.060
Lachrymal depth	-0.198	-0.067	0.104	0.103	0.132	-0.074	-0.252
Snout width	-0.251	-0.052	0.081	-0.043	0.177	0.105	0.187
Preorbital width	-0.259	0.013	-0.032	-0.098	0.104	0.036	0.032
Snout width across lachrymal	-0.180	-0.046	0.069	-0.136	0.258	0.090	0.459
Lower jaw width	-0.208	-0.057	0.119	-0.119	0.295	-0.006	0.121
Pectoral fin base	-0.125	0.172	-0.106	0.082	0.229	-0.138	-0.385
Pelvic fin base	-0.117	0.201	-0.182	0.017	0.172	0.040	-0.209
Cum. %	31.622	44.340	52.107	59.390	65.332	69.792	72.942

7.3.2. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría para *Herichthys* vs *Nosferatu* nuevo género.

Las funciones discriminantes para los linajes específicos analizados, agregadas dentro de sus respectivos géneros mostraron una clasificación correcta y de validación (hold-out analysis) del 99% (Tabla IV).

Tabla IV. Tasa de clasificación (CDA) mostrando la separación morfométrica entre los linajes pertenecientes a los géneros *Herichthys* y *Nosferatu*.

Act. Grupo	Pred. Grupo (Std)		Act. Grupo
	<i>Herichthys</i>	<i>Nosferatu</i>	
<i>Herichthys</i>	276	3	99%
<i>Nosferatu</i>	0	95	100%
Tasa de clasificación correcta total			99%

Tabla IV. Continuación

Act. Grupo	Pred. Grupo (Std)		Act. Grupo
	<i>Herichthys</i>	<i>Nosferatu</i>	
<i>Herichthys</i>	275	4	99%
<i>Nosferatu</i>	0	95	100%

Tasa de clasificación correcta total	99%
--------------------------------------	-----

Tabla V. Funciones lineares de clasificación para los géneros *Herichthys* y *Nosferatu*.

VARIABLE	Fn 1	Fn 2
Altura máxima	-225.438	-298.969
Long. Cefálica	3617.044	3736.927
Base aleta dorsal	1282.345	1244.367
Base aleta anal	-402.892	-424.914
distancia predorsal	72.098	126.741
Rostro-origen anal	1921.195	1890.180
Rostro-origen pectoral	-1171.462	-1307.876
Rostro-origen ventral	1184.760	1234.015
Longitud pedúnculo caudal	-293.146	-161.904
Altura mínima	-1416.702	-1309.387
Distancia postdorsal	-131.875	-133.017
Origen dorsal-origen anal	-1160.206	-1157.247
Base post-dorsal-origen anal	-414.415	-432.025
Origen dorsal-base postanal	451.788	447.701
Origen dorsal-Base post -anal	-555.509	-576.213
Origen dorsal-origen pectoral	-630.600	-617.950
Base post-dorsal-abanico hypural	1090.929	1134.533
Origen anal-abanico hypural	2389.699	2415.172
Origen anal-origen pélvica	322.058	326.399
Pélvica-origen pectoral	117.275	-36.103
Ancho cefálico	2163.311	2274.419
Ancho interorbital	557.858	491.337
Distancia preorbital	734.197	757.997
Longitud de la maxila	189.177	222.092
Longitud premaxila	-5.684	-1.401
Altura máxima de cachete	114.359	94.184
Diámetro ocular	673.569	563.747
Altura máxima lacrimal	-25.480	-47.549
Ancho del hocico	-269.978	-268.477
Ancho preorbital	-59.109	-55.804
Ancho del hocico en lacrimal	470.898	479.636
Ancho maxilar	-229.988	-267.689
Base pectoral	758.159	733.560
Base pélvica	50.374	-30.290

7.3.3. Análisis discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes a los géneros *Herichthys* y *Nosferatu*

La función discriminante 1 (eje de las “X”) (Figura 7) reveló una asociación altamente significativa ($p=0.0000$) entre los taxa analizados y las variables (caracteres) predictivas, que corresponden al 47.8% de la variabilidad entre los grupos. La función discriminante agrupó, del lado izquierdo del eje de las “Y”, a los linajes correspondientes al género nuevo *Nosferatu* y del lado derecho, a aquellos linajes correspondientes al género *Herichthys*. El análisis reveló que las variables (caracteres) predictivas más significativas, y que permiten agrupar a que linaje pertenece un determinado ejemplar son: distancia del origen aleta pélvica-origen de la aleta pectoral (0.725); longitud cefálica (-0.468); Altura máxima (0.364); longitud del pedúnculo caudal (-0.355), longitud del hocico (-0.333) y ancho cefálico (-.303) (Tabla VII y VIII, Anexos, Tabla XL).

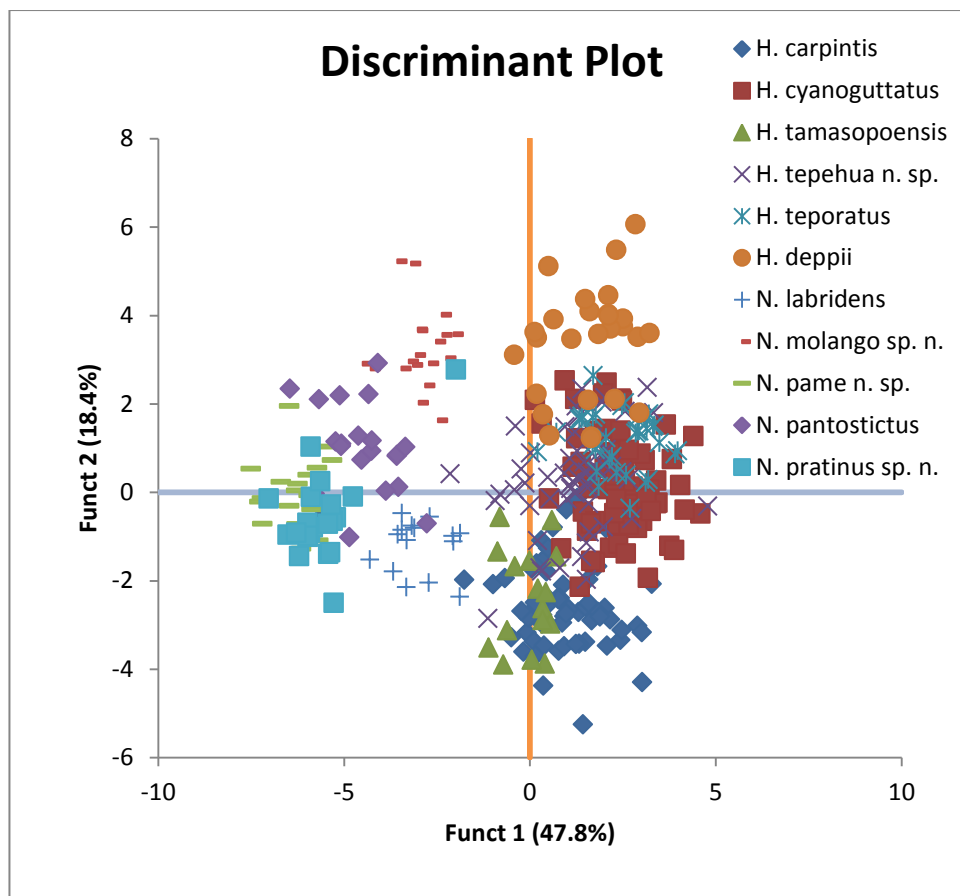


Figura 7. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes a los géneros *Herichthys* y *Nosferatu* nuevo.

Tabla VI. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para la Función discriminante 1.

	Función 1
Wilks' Lambda	0.000
Chi Sq	2687.086
DF	340
P	0.000

Tabla VII. Coeficientes discriminantes estandarizados para la función discriminante 1, entre linajes específicos dentro de los géneros *Herichthys* y *Nosferatu* nuevo. Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.

VARIABLE	FUNCIÓN 1
Altura máxima	0.364
Long. cefálica	-0.468
Base aleta dorsal	0.176

Base aleta anal	0.109
distancia predorsal	-0.133
Rostro—origen anal	0.051
Rostro—origen pectoral	0.175
Rostro—origen ventral	-0.088
Longitud pedúnculo caudal	-0.355
Altura mínima	-0.144
Distancia postdorsal	0.071
Origen dorsal—origen anal	-0.017
Base post-dorsal—origen anal	0.020
Origen dorsal—base postanal	0.020
Origen dorsal— Base post -anal	-0.006
Origen dorsal—origen pectoral	0.087
Base post-dorsal—abanico hypural	-0.259
Origen anal—abanico hypural	0.075
Origen anal—origen pélvica	-0.116
Pélvica —origen pectoral	0.725
Ancho cefálico	-0.303
Ancho interorbital	0.235
Distancia preorbital	-0.333
Longitud de la maxila	-0.144
Longitud premaxila	-0.130
Altura máxima de cachete	0.111
Diámetro ocular	0.247
Altura máxima lacrimal	0.029
Ancho del hocico	0.022
Ancho preorbital	-0.001
Ancho del hocico en lacrimal	-0.099
Ancho maxilar	0.107
Base pectoral	0.152
Base pélvica	0.274

Tabla VIII. Centroides de grupo de acuerdo a la Función 1 para los linajes específicos de los géneros *Herichthys* y *Nosferatu* nuevo.

GRUPO	FUNCIÓN 1
<i>H. carpintis</i>	0.799
<i>H. cyanoguttatus</i>	2.433
<i>H. tamasopoensis</i>	-0.053
<i>H. tepehua sp. n</i>	1.248
<i>H. teporatus</i>	2.390
<i>H. deppii</i>	1.596
<i>N. labridens</i>	-2.976
<i>N. molango n. sp.</i>	-2.997
<i>N. pame n. sp.</i>	-6.276
<i>N. pantostictus</i>	-4.501
<i>N. pratinus n. sp.</i>	-5.583

7.4. Clustering Jerárquico en base a distancias/similitud de Correlación de Pearson.

Los Resultados de clustering jerárquico usando el método del vecino más lejano (furthest neighbour) en centroides de grupo para cada una de las funciones (100% de la variación), en base a distancias/similitud de Correlación de Pearson aparecen en las Tablas IX, X y XI; para cada una de las funciones obtenidas de acuerdo a GDA para los linajes específicos de los géneros *Herichthys* y *Nosferatu* nuevo, reveló los siguientes conjuntos o clusters (Figura 8):

A. Cluster 3: agregado *Herichthys*:

1. Norte del Pánuco (*H. cyanoguttatus* y *H. teporatus*)
2. Sur de Sierra Tantima (*H. deppii* y *H. tepehua n. sp.*)
3. Pánuco (*H. carpintis* y *H. tamasopoensis*).

B. Cluster 5: Género nuevo *Nosferatu*:

4. Cluster 1 (*N. pratinus n. sp.* y *N. pame n. sp.*)
5. Cluster 2 (*N. pantostictus* y cluster 1)
6. Cluster 4 (*N. molango n. sp.* y cluster 2)

7. Cluster 5 (*N. labridens* y cluster 4).

Tabla IX. Centroides de grupo para cada una de las funciones (100% de la variación) de acuerdo a GDA, para los linajes específicos dentro de los géneros *Herichthys* y *Nosferatu* nuevo.

Centroides de Grupo	Función n 1	Función 2	Función 3	Función 4	Función 5	Función 6	Función 7	Función 8	Función 9	Función 10
<i>H. carpintis</i>	0.799	-2.580	-0.856	0.064	0.071	0.971	0.104	0.005	-0.236	0.158
<i>H. cyanoguttatus</i>	2.433	0.115	0.284	1.439	-0.041	-0.920	0.032	0.108	-0.100	0.066
<i>H. tamasopoensis</i>	-0.053	-2.396	0.238	-1.755	2.920	-1.226	-0.608	1.062	0.575	-0.310
<i>H. tepehua</i> n. sp.	1.248	0.310	-0.543	-1.044	-0.543	-0.337	0.698	-0.557	0.089	-0.341
<i>H. teporatus</i>	2.390	1.188	1.447	-0.017	-0.548	1.130	-1.290	-0.058	0.376	-0.261
<i>H. deppii</i>	1.596	3.374	-1.257	-1.580	0.224	-0.054	-0.187	0.241	-0.044	0.690
<i>N. labridens</i>	-2.976	-1.223	5.524	-1.253	-0.317	-0.213	0.715	-0.258	-0.327	0.440
<i>N. molango</i> sp. n.	-2.997	3.251	0.382	1.389	2.470	1.398	1.057	-0.110	-0.063	-0.211
<i>N. pame</i> sp. n.	-6.276	-0.043	-0.939	0.134	0.453	-0.830	-1.387	-1.246	-0.699	-0.020
<i>N. pantostictus</i>	-4.501	1.015	-0.399	-0.191	-1.616	0.025	0.061	1.645	-0.795	-0.345
<i>N. pratinus</i> sp. n.	-5.583	-0.544	-0.710	0.797	-1.030	-0.118	0.210	0.076	1.557	0.246

Tabla X. Estrategia de clustering.

2 DO			
CLUSTER	1ER ELEMENTO	ELEMENTO	SIMILARIDAD
1	<i>N. pratinus</i> sp. n.	<i>N. pame</i> sp. n.	0.850
2	Cluster 1	<i>N. pantostictus</i>	0.717
3	<i>H. deppii</i>	<i>H. tepehua</i> n. sp.	0.583
4	Cluster 2	<i>N. molango</i> n. sp.	0.552
5	<i>H. teporatus</i>	<i>H. cyanoguttatus</i>	0.407
6	<i>H. tamasopoensis</i>	<i>H. carpintis</i>	0.323
7	Cluster 4	<i>N. labridens</i>	0.143
8	Cluster 5	Cluster 3	0.062
9	Cluster 8	Cluster 6	-0.474
10	Cluster 9	Cluster 7	-0.744

Tabla XI. Correlación cophenética muestra un alto grado de significancia ($p=0.000$)

R	DF	P
0.893	53	0.000

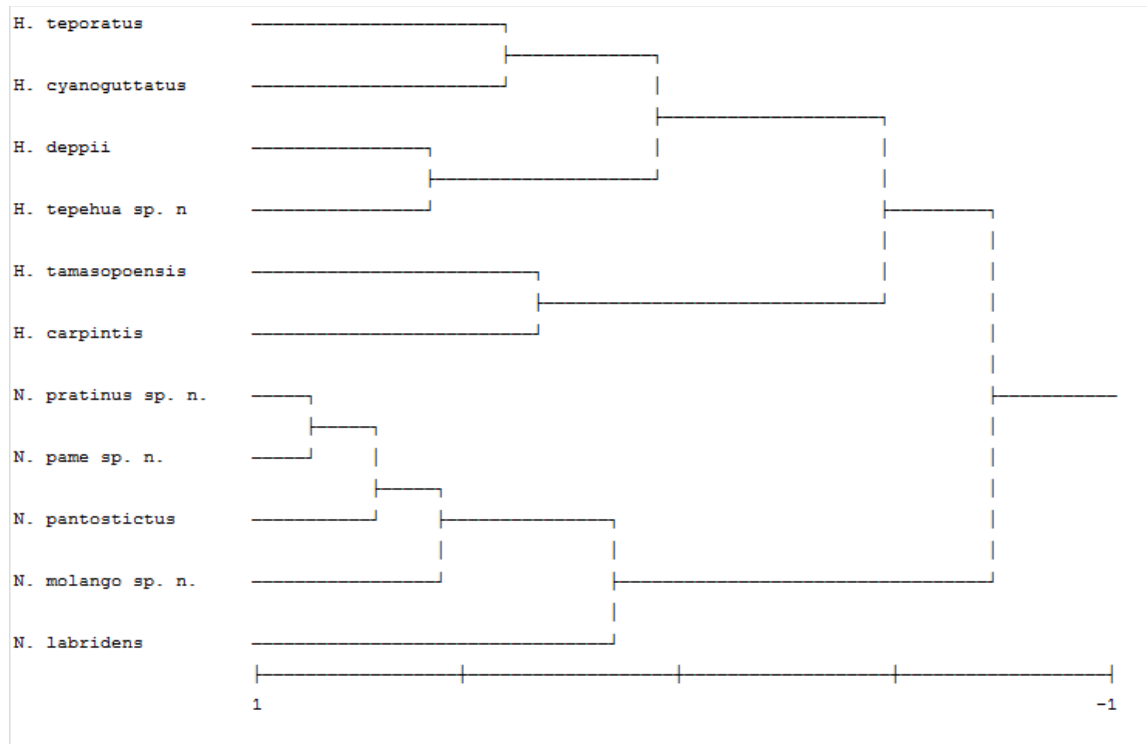


Figura 8. Dendrograma donde se muestra el clustering jerárquico usando el método del vecino más lejano (furthest neighbour) en centroides de grupo para cada una de las funciones (100% de la variación), en base a distancias/similitud de Correlación de Pearson.

7.5. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes al género *Herichthys*.

Las funciones discriminantes 1 y 2 (eje de las “X” y “Y” respectivamente) (Figura 9) para los linajes específicos pertenecientes al género *Herichthys* revelaron una asociación altamente significativa ($p=0.0000$) entre los linajes analizados y las variables (caracteres) predictivas, que corresponden al 48.6% y 24.6% respectivamente de la variabilidad entre los grupos o linajes.

Las funciones discriminantes agruparon a los linajes que habitan al sur de la Sierra de Tantima en el cuadrante superior derecho; mientras que los linajes del río Pánuco

fueron agruparon en los cuadrantes superior e inferior izquierdo. Los linajes que habitan al norte del Pánuco se agruparon en el lado inferior derecho.

EL análisis reveló que las variables (caracteres) predictivas más significativas que permiten agrupar a que linaje pertenece un ejemplar, en base a los coeficientes de las funciones discriminantes (Tablas XII, XIII, XIV y XLIV) corresponden a: distancias origen dorsal-origen anal (-0.631), origen anal-abanico hipural (0.514), ancho de la quijada (-0.498), longitud cefálica (-0.497), base de la aleta anal (0.465), y ancho del hocico (0.421) para la Función discriminante 1; así como altura máxima (-0.631), diámetro ocular (0.492), longitud cefálica (0.493), longitud de la maxila (0.467), base de la aleta dorsal (-0.463), longitud del pedúnculo caudal (0.449) y distancia posterior de la base de la aleta dorsal-abanico hypural (0.387), en la función discriminante 2.

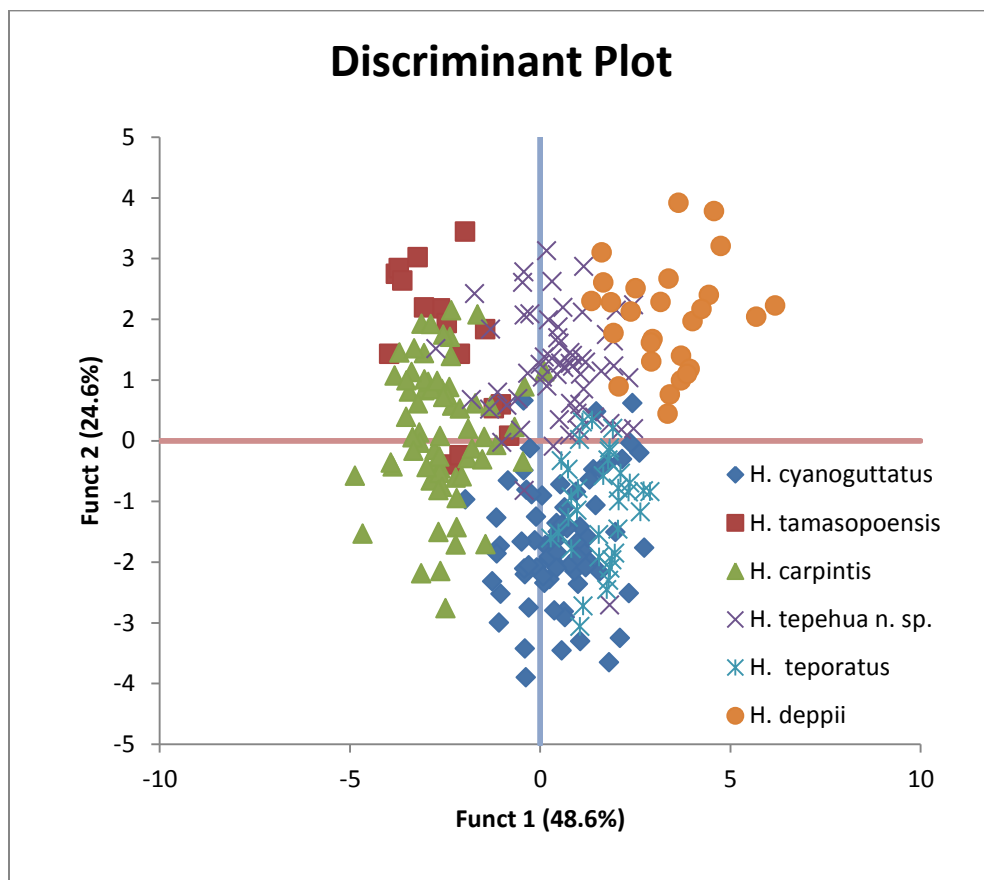


Figura 9. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes al género *Herichthys*.

Tabla XII. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.

WILKS' LAMBDA	FUNCIÓN 1	FUNCIÓN 2
Wilks' Lambda	0.018	0.083
Chi Sq	1030.104	641.212
DF	170	132
P	0.000	0.000

Tabla XIII. Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, entre linajes específicos pertenecientes al género *Herichthys*. Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.

VARIABLE	FUNCIÓN 1	FUNCIÓN 2
Altura máxima	0.097	-0.631
Long. cefálica	-0.497	0.493
Base aleta dorsal	-0.010	-0.463
Base aleta anal	0.465	0.371
Distancia predorsal	-0.001	0.038
Rostro—origen anal	0.025	0.089
Rostro—origen pectoral	-0.143	-0.139
Rostro—origen ventral	0.020	0.019
Longitud pedúnculo caudal	-0.157	0.449
Altura mínima	-0.041	-0.051
Distancia postdorsal	0.122	-0.048
Origen dorsal—origen anal	-0.631	0.225
Base post-dorsal—origen anal	0.253	0.281
Origen dorsal—base postanal	0.187	0.278
Origen dorsal— Base post -anal	-0.041	-0.126
Origen dorsal—origen pectoral	-0.119	-0.289
Base post-dorsal—abanico hypural	-0.027	0.387
Origen anal—abanico hypural	0.514	-0.081
Origen anal—origen pélvica	-0.011	-0.173
Pélvica —origen pectoral	0.267	-0.094
Ancho cefálico	-0.146	-0.094
Ancho interorbital	0.086	0.201
Distancia preorbital	0.105	0.467
Longitud de la maxila	0.052	0.160
Longitud premaxila	-0.181	0.153
Altura máxima de cachete	0.249	-0.057
Diámetro ocular	0.104	0.492

Altura máxima lacrimal	0.037	0.156
Ancho del hocico	0.421	0.180
Ancho preorbital	-0.164	-0.294
Ancho del hocico en lacrimal	-0.061	-0.001
Ancho maxilar	-0.498	0.179
Base pectoral	-0.125	-0.012
Base pélvica	-0.071	-0.177

Tabla XIV. Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para linajes específicos dentro del género *Herichthys*.

CENTROIDES GRUPO	FUNCIÓN	
	FUNCIÓN 1	2
<i>H. cyanoguttatus</i>	0.516	-1.671
<i>H. tamasopoensis</i>	-2.468	1.641
<i>H. carpintis</i>	-2.571	0.162
<i>H. tepehua</i>	0.481	1.169
<i>H. teporatus</i>	1.559	-1.094
<i>H. deppii</i>	3.337	2.025

7.6. Análisis Discriminante Clasificadorio (CDA) de la morfometría entre las supraespecies *H. [cyanoguttatus]* y *H. [deppii]*.

Las funciones discriminantes para los agregados específicos que conforman a *H. [cyanoguttatus]* vs *H. [deppii]* mostraron una clasificación correcta del 96%, y una validación (hold-out analysis) con una clasificación correcta del 91% (Tablas XV y XVI).

Tabla XV. Clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre los agregados de especies dentro de *H. [cyanoguttatus]* vs *H. [deppii]*.

	Pred. Grupo (Std)	Correctamente
	<i>Herichthy</i>	
Act. Grupo	<i>H.</i>	clasificados
	<i>[cyanoguttatus]</i> <i>H. [deppii]</i>	

<i>H. [cyanoguttatus]</i>	241	11	96%
<i>H. [deppii]</i>	0	27	100%
Tasa de clasificación correcta total			96%

Tabla XV. Continuación.

Act. Grupo	Pred. Grupo (Holdout) <i>Herichthys</i>		Correctamente clasificados
	<i>H. [cyanoguttatus]</i>	<i>H. [deppii]</i>	
<i>H. [cyanoguttatus]</i>	233	19	92%
<i>H. [deppii]</i>	6	21	78%
Tasa de clasificación correcta total			91%

Tabla XVI. Funciones lineares de clasificación que separan el agregado de especies *H. [cyanoguttatus]* de *H. [deppii]*.

Coeficientes de la función clasificatoria		
Variable	Función 1	Función 2
Altura máxima	-611.920	-737.739
Long. cefálica	3349.723	3353.404
Base aleta dorsal	1117.276	1104.331
Base aleta anal	-417.908	-308.404
distancia predorsal	283.938	323.669
Rostro—origen anal	1542.759	1558.975
Rostro—origen pectoral	-981.563	-990.151
Rostro—origen ventral	843.064	813.135
Longitud pedúnculo caudal	-369.136	-376.910
Altura mínima	-1289.979	-1339.043
Distancia postdorsal	-70.710	-63.971
Origen dorsal—origen anal	-1456.568	-1482.158
Base post-dorsal—origen anal	-158.536	-86.053
Origen dorsal—base postanal	711.763	755.949
Origen dorsal— Base post -anal	-416.203	-438.220
Origen dorsal—origen pectoral	-707.333	-783.942
Base post-dorsal—abanico hypural	1157.950	1261.467
Origen anal—abanico hypural	2048.062	2085.651
Origen anal—origen pélvica	269.618	287.067

Pélvica —origen pectoral	145.338	151.395
Ancho cefálico	2357.599	2338.954
Ancho interorbital	1072.696	1143.035
Distancia preorbital	789.267	839.096
Longitud de la maxila	213.668	211.336
Longitud premaxila	41.292	54.795
Altura máxima de cachete	67.390	74.131
Diámetro ocular	649.386	697.555
Altura máxima lacrimal	8.076	26.694
Ancho del hocico	-169.262	-127.685
Ancho preorbital	-369.981	-406.053
Ancho del hocico en lacrimal	638.267	634.359
Ancho maxilar	-385.686	-387.950
Base pectoral	650.764	594.328
Base pélvica	33.132	-14.123
Altura máxima	-2442.855	-2508.651

7.7. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos de *H. [cyanoguttatus]*.

Las funciones discriminantes 1 y 2 (eje de las “X” y “Y” respectivamente) (Figura 10) para las especies que conforman el complejo *H. [cyanoguttatus]* al norte de la Sierra de Tantima revelaron una asociación altamente significativa ($p=0.0000$) entre los linajes específicos analizados y las variables (caracteres) predictivas, que corresponden al 67.4% y 17% respectivamente de la variabilidad entre los grupos o linajes.

El análisis reveló que las variables (caracteres) predictivas más significativas que permiten agrupar a que linaje pertenece un ejemplar en base a los coeficientes de las funciones discriminantes (Tablas XVII, XVIII, XIX y XLIV) corresponden a: Ancho maxilar (-0.545), longitud cefálica (-0.535), origen dorsal—origen anal (-0.402), origen anal—abanico hypural (0.498), base de la aleta anal (0.439), ancho del hocico (0.390), longitud de pedúnculo caudal (-0.361), distancia del posterior de la base de la aleta dorsal—origen de la aleta anal (0.318) y distancia predorsal (-0.306) para la función discriminante 1; así como distancia rostro—base de la aleta pectoral (-0.708), diámetro

ocular (0.600), origen de la aleta anal—abanico hypural (0.382); distancia del posterior de la base de la aleta dorsal—abanico hypural (0.376), longitud del pedúnculo caudal (0.369), altura máxima del cachete (0.316), y distancia origen dorsal—origen pectoral (0.315) para la función discriminante 2.

El análisis también mostró que las distribuciones en los datos que conforman la morfométrica de *H. [cyanoguttatus] cyanoguttatus* y de *H. [cyanoguttatus] teporatus* se empalman casi en su totalidad; no siendo las funciones canónicas para la base de datos de la morfométrica capaces de discriminar entre ambos linajes alopátricos.

Por su parte, el análisis fue capaz de separar de forma efectiva a los linajes que habitan la cuenca del río Pánuco del resto, colocándolos en la mitad izquierda de la gráfica; así como a *H. [cyanoguttatus] carpintis* de *H. [cyanoguttatus] tamasopoensis*.

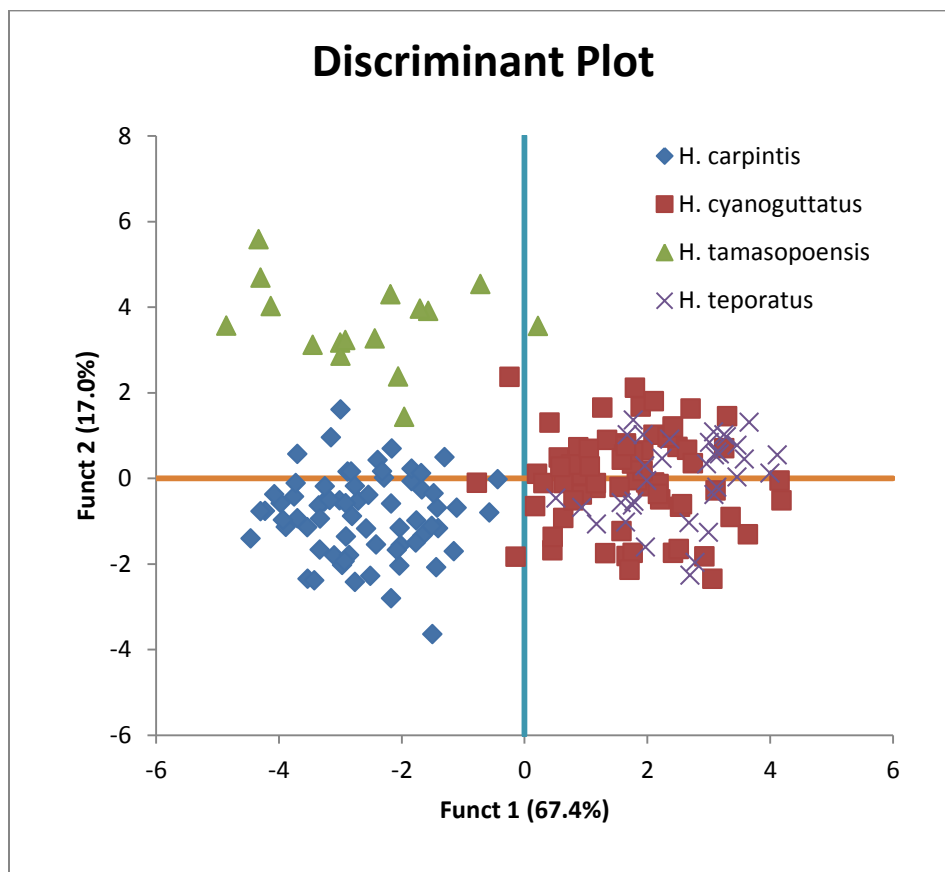


Figura 10. DA de la base de datos de la morfométrica entre linajes específicos de *Herichthys [cyanoguttatus]* que habitan al Norte de la Sierra de Tantima.

Tabla XVII. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.

	Función 1	Función 2
Wilks' Lambda	0.029	0.188
Chi Sq	607.378	287.727
DF	102	66
P	0.000	0.000

Tabla XVIII. Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, entre linajes específicos de *H. [cyanoguttatus]* que habitan al norte de la Sierra Tantima. Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.

VARIABLE	Función 1	Función 2
Altura máxima	0.241	0.085
Long. cefálica	-0.535	-0.206
Base aleta dorsal	0.223	-0.139
Base aleta anal	0.439	0.109
distancia predorsal	-0.306	0.062
Rostro—origen anal	0.110	0.070
Rostro—origen pectoral	-0.017	-0.708
Rostro—origen ventral	-0.215	-0.230
Longitud pedúnculo caudal	-0.361	0.369
Altura mínima	-0.087	-0.169
Distancia postdorsal	0.099	0.163
Origen dorsal-origen anal	-0.402	0.256
Base post-dorsal-origen anal	0.318	-0.033
Origen dorsal-base postanal	0.038	0.076
Origen dorsal-Base post -anal	-0.059	-0.189
Origen dorsal-origen pectoral	-0.001	0.315
Base post-dorsal-abanico hypural	-0.218	0.376
Origen anal-abanico hypural	0.498	0.382

Origen anal-origen pélvica	0.029	-0.033
Pélvica-origen pectoral	0.247	-0.143
Ancho cefálico	-0.057	-0.107
Ancho interorbital	0.013	-0.230
Distancia preorbital	-0.055	-0.203
Longitud de la maxila	-0.213	0.001
Longitud premaxila	-0.292	-0.285
Altura máxima de cachete	0.159	0.316
Diámetro ocular	-0.192	0.600
Altura máxima lacrimal	0.049	0.175
Ancho del hocico	0.390	-0.243
Ancho preorbital	-0.119	-0.182
Ancho del hocico en lacrimal	0.107	0.103
Ancho maxilar	-0.545	0.038
Base pectoral	0.055	-0.044
Base pélvica	0.069	-0.158

Tabla XIX. Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para los linajes específicos de *H. [cyanoguttatus]* que habitan al norte de la Sierra Tantima.

Grupo	Fn 1	Fn 2
<i>H. carpintis</i>	-2.608	-0.866
<i>H. cyanoguttatus</i>	1.720	0.000
<i>H. tamasopoensis</i>	-2.649	3.598
<i>H. teporatus</i>	2.568	0.013

7.8 Análisis discriminante clasificatorio (CDA) de la morfometría entre *H. [cyanoguttatus] cyanoguttatus*, *H. [cyanoguttatus] teporatus* y *H. [cyanoguttatus] carpintis*

El análisis discriminante clasificatorio logró la clasificación correcta del 95%. El análisis de validación (hold-out analysis) mostró una clasificación correcta del 89% (Tablas XX y XXI). En el análisis, *H. [cyanoguttatus] teporatus* no fue malclasificado como *H. [cyanoguttatus] carpintis*, ni si quiera en el análisis de validación (análisis holdout), lo cual confirma su mayor cercanía morfométrica con *H. [cyanoguttatus] cyanoguttatus* que con *H. [cyanoguttatus] carpintis*; aun cuando su apariencia cromática lo acerca más al segundo.

Tabla XX. Tasa de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre *H. [cyanoguttatus] cyanoguttatus*, *H. [cyanoguttatus] teporatus* y *H. [cyanoguttatus] carpintis*.

Act. Grupo	Pred. Grupo (Std)			Correctamente Clasificados
	<i>H. cyanoguttatus</i>	<i>H. teporatus</i>	<i>H. carpintis</i>	
<i>H. cyanoguttatus</i>	68	4	2	92%
<i>H. teporatus</i>	2	33	0	94%
<i>H. carpintis</i>	1	0	66	99%
Tasa de clasificación correcta				95%

Tabla XX. Continuación.

	Pred. Grupo (Holdout)			Correctamente Clasificados
	<i>H. cyanoguttatus</i>	<i>H. teporatus</i>	<i>H. carpintis</i>	
<i>H. cyanoguttatus</i>	61	9	4	82%
<i>H. teporatus</i>	5	30	0	86%
<i>H. carpintis</i>	2	0	65	97%
Tasa de clasificación correcta				95%

Tabla XXI. Funciones lineares de clasificación que separan morfométricamente a *H. [cyanoguttatus] cyanoguttatus* de *H. [cyanoguttatus] carpintis* y de *H. [cyanoguttatus] teporatus*.

Variable	Función 1	Función 2
Altura máxima	-677.768	-639.067
Long. cefálica	4567.787	4622.902
Base aleta dorsal	562.992	506.024
Base aleta anal	-729.209	-659.529

distancia predorsal	-577.391	-618.113
Rostro—origen anal	464.457	418.887
Rostro—origen pectoral	-611.125	-499.298
Rostro—origen ventral	885.401	888.548
Longitud pedúnculo caudal	39.558	53.682
Altura mínima	-711.019	-693.701
Distancia postdorsal	-154.372	-189.692
Origen dorsal—origen anal	-272.448	-284.139
Base post-dorsal—origen anal	-339.908	-333.820
Origen dorsal—base postanal	862.658	909.943
Origen dorsal— Base post - anal	-622.669	-659.019
Origen dorsal—origen pectoral	-1611.322	-1712.589
Base post-dorsal—abanico hypural	1126.729	1097.278
Origen anal—abanico hypural	1702.674	1750.011
Origen anal—origen pélvica	130.321	117.876
Pélvica —origen pectoral	90.011	74.291
Ancho cefálico	2378.149	2446.312
Ancho interorbital	1346.992	1415.230
Distancia preorbital (longitud del hocico)	1288.892	1268.074
Longitud de la maxila	409.633	398.469
Longitud premaxila	131.268	98.761
Altura máxima de cachete	290.871	274.275
Diámetro ocular	1589.456	1596.933
Altura máxima lacrimal	-405.186	-384.265
Ancho del hocico	-338.121	-314.740
Ancho preorbital	-292.599	-303.339
Ancho del hocico en lacrimal	735.756	714.153
Ancho maxilar	-388.939	-386.025
Base pectoral	800.598	835.256
Base pélvica	26.078	23.690
Constante	-2381.447	-2404.769

7.9. Análisis Discriminante Clasificadorio (CDA) de la morfometría entre linajes específicos de *H. [deppii]*.

El análisis discriminante clasificatorio para los linajes específicos del sur de la Sierra de Tantima logró la clasificación correcta del 97%. El análisis de validación (hold-out analysis) mostró una clasificación correcta del 78% (Tablas XXII y XXIII).

Tabla XXII. Tasa de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre *H. [deppii] deppii* y *H. [deppii] tepehua* n. sp.

Act. Group	Pred. Group (Std)		Correctamente Clasificados
	<i>H. tepehua</i>	<i>H. deppii</i>	
<i>H. tepehua</i>	59	1	0.983
<i>H. deppii</i>	2	25	0.926
Tasa de clasificación correcta			0.966

Tabla XXII. Continuación.

Act. Group	Pred. Group (Holdout)		Correctamente Clasificados
	<i>H. tepehua</i>	<i>H. deppii</i>	
<i>H. tepehua</i>	49	11	0.817
<i>H. deppii</i>	8	19	0.704
Tasa de clasificación correcta			0.782

Tabla XXIII. Funciones lineares de clasificación que separan morfométricamente a *H. [deppii] deppii* de *H. [deppii] tepehua* n. sp.

Variable	Función 1	Función 2
Altura máxima	-4246.326	-4358.203
Long. cefálica	11495.218	11468.947
Base aleta dorsal	5893.433	5957.870
Base aleta anal	6108.276	6261.655
distancia predorsal	5033.928	5152.715
Rostro—origen anal	10563.487	10643.171
Rostro—origen pectoral	-5005.843	-5066.860
Rostro—origen ventral	7447.818	7472.331
Longitud pedúnculo caudal	3368.725	3470.206
Altura mínima	-9699.887	-9825.402
Distancia postdorsal	383.369	398.946
Origen dorsal—origen anal	-5290.854	-5439.473
Base post-dorsal—origen anal	-636.708	-586.350
Origen dorsal—base postanal	-1569.174	-1513.926

Origen dorsal— Base post -anal	2039.005	2064.176
Origen dorsal—origen pectoral	-2509.937	-2578.494
Base post-dorsal—abanico hypural	7515.024	7675.480
Origen anal—abanico hypural	8294.821	8393.462
Origen anal—origen pélvica	527.206	534.997
Pélvica —origen pectoral	-908.974	-919.236
Ancho cefálico	3326.842	3350.216
Ancho interorbital	672.723	758.052
Distancia preorbital (longitud del hocico)	2754.855	2825.143
Longitud de la maxila	-2058.783	-2049.457
Longitud premaxila	435.795	424.968
Altura máxima de cachete	-107.742	-118.270
Diámetro ocular	78.727	81.192
Altura máxima lacrimonasal	-109.330	-90.705
Ancho del hocico	331.095	388.789
Ancho preorbital	-532.191	-609.416
Ancho del hocico	-407.550	-452.678
Ancho maxilar	2367.602	2360.985
Base pectoral	2641.695	2537.563
Base pélvica	-1861.666	-1906.310
Constante	-10102.765	-10261.747

7.10. Análisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes (formas) de *H. [deppii] tepehua* n. sp. que habita las cuencas de los ríos Pantepec, (Cazones, Tecolutla, Solteros = Turquesa) y Tenixtepec

Las funciones discriminantes 1 y 2 (eje de las “X” y “Y” respectivamente) revelaron una asociación altamente significativa ($p=0.0000$) entre los linajes analizados y las variables (caracteres) predictivas, que corresponden al 57.1% y 42.9% respectivamente de la variabilidad entre los tres grupos o linajes (Figura 11).

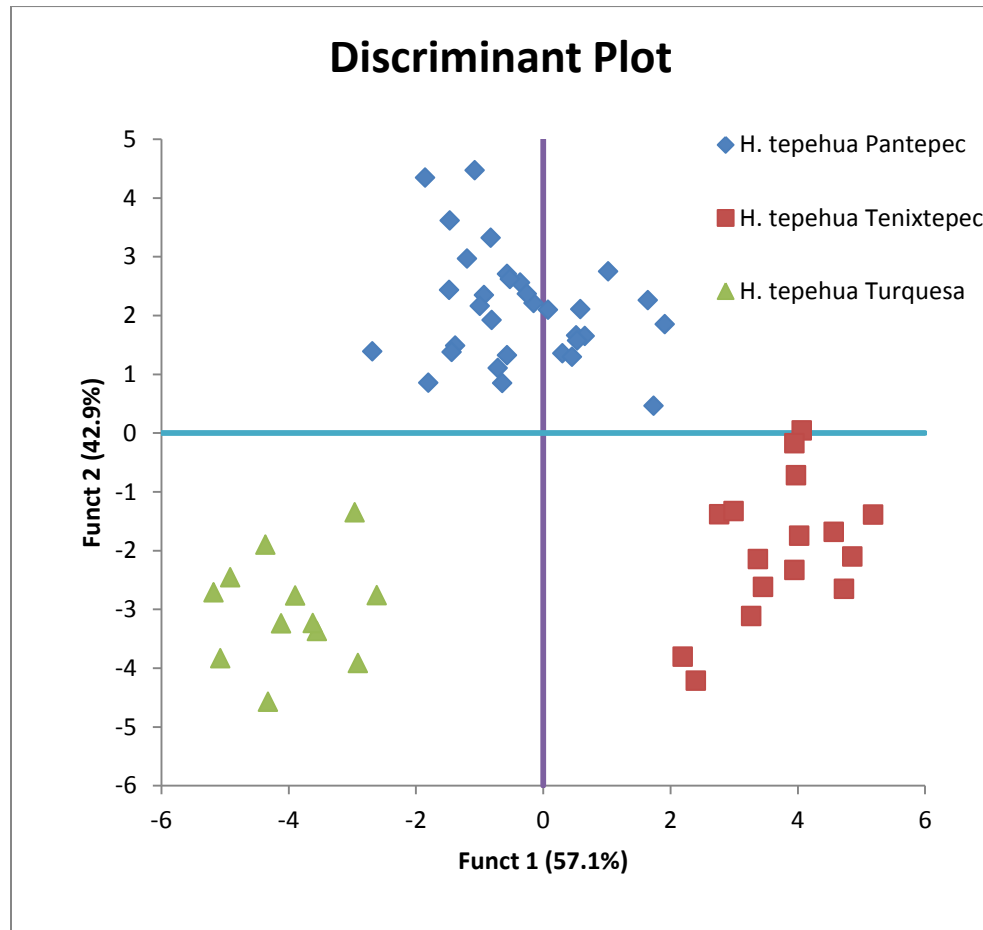


Figura 11. Análisis Discriminante (DA) de la base de datos de la morfométrica entre formas alopátricas de *Herichthys tepehua* n. sp.

EL análisis reveló que las variables (caracteres) predictivas más significativas que permiten agrupar a que linaje pertenece un ejemplar en base a los coeficientes de las funciones discriminantes (Tablas XXIV, XXV, XXVI y XLVII) corresponden a: Distancia base postdorsal—origen anal (1.892), base de la aleta dorsal (-1.818), origen dorsal—base post anal (1.228), base de la aleta anal (1.042), altura mínima (-1.002), origen dorsal—base postanal (-0.949), diámetro ocular (0.887), longitud cefálica (0.834), longitud del hocico (0.608), altura máxima (0.579), origen anal—origen pélvica (0.563), origen dorsal—origen pectoral (0.563), rostro—origen anal (0.535), base postdorsal—abanico hipural (-0.455), ancho interorbital (-0.449), origen pélvica—origen pectoral (-0.384), origen dorsal—origen anal (-0.341), rostro—origen ventral (0.331) para la función 1; así como base postdorsal—origen anal (-1.342), altura máxima

(1.610), altura máxima lacrimal (-1.292), origen dorsal—origen anal (1.181), ancho del hocico (1.103), base de la aleta dorsal (-1.088), distancia predorsal (-0.943), rostro—origen anal (0.915), longitud del pedúnculo caudal (-0.897), origen dorsal—origen pectoral (-0.876), ancho cefálico (0.783), origen dorsal—posterior de la base de la aleta anal (-0.642), base de la aleta anal (0.583), ancho cefálico (-0.561), distancia postdorsal (-0.558), longitud de la cabeza (0.550), origen dorsal—base postanal (0.507), rostro—origen de la aleta ventral (-0.488), base pélvica (0.441), y base pectoral (0.331) para la función discriminante 2.

Tabla XXIV. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.

	Función 1	Función 2
Wilks' Lambda	0.019	0.154
Chi Sq	161.407	75.704
DF	68	33
P	0.000	0.000

Tabla XXV. Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, entre formas de *H. [deppii] tepehua*. Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.

Variable	Función 1	Función 2
Altura máxima	0.579	1.610
Long. Cefálica	0.834	0.550
Base aleta dorsal	-1.818	-1.088
Base aleta anal	1.042	0.583
distancia predorsal	-0.223	-0.943
Rostro—origen anal	0.535	0.915
Rostro—origen pectoral	-0.067	0.193
Rostro—origen ventral	0.331	-0.488
Longitud pedúnculo caudal	0.036	-0.897
Altura mínima	-1.002	-0.108
Distancia postdorsal	0.029	-0.558
Origen dorsal—origen anal	-0.341	1.181
Base post-dorsal—origen anal	1.892	-1.342
Origen dorsal—base postanal	-0.949	0.507
Origen dorsal— Base post -anal	1.228	-0.642
Origen dorsal—origen pectoral	0.563	-0.876

Base post-dorsal—abanico hypural	-0.455	-0.137
Origen anal—abanico hypural	-0.108	-0.048
Origen anal—origen pélvica	0.563	-0.212
Pélvica —origen pectoral	-0.384	-0.079
Ancho cefálico	0.112	0.783
Ancho interorbital	-0.449	-0.561
Distancia preorbital	0.608	0.134
Longitud de la maxila	-0.230	-0.116
Longitud premaxila	-0.247	0.120
Altura máxima de cachete	-0.178	0.117
Diámetro ocular	0.887	-0.089
Altura máxima lacrimonasal	-0.238	-1.292
Ancho del hocico	0.157	1.103
Ancho preorbital	0.249	-0.164
Ancho del hocico en lacrimonasal	0.021	0.223
Ancho maxilar	0.209	0.008
Base pectoral	-0.251	0.331
Base pélvica	-0.063	0.441

Tabla XXVI. Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para las formas de *H. [deppii] tepehua*.

Grupo	Función 1	Función 2
H. tepehua Pantepec	-0.383	2.109
H. tepehua		
Tenixtepec	3.735	-1.961
H. tepehua Turquesa	-3.960	-3.009

7.11. Analisis Discriminante (DA) de la morfometría entre linajes específicos pertenecientes al género nuevo *Nosferatu*

Las funciones discriminantes 1 y 2 (eje de las “X” y “Y” respectivamente) (Figura 12) revelaron una asociación altamente significativa ($p=0.0000$) entre los taxa analizados y las variables (caracteres) predictivas, que corresponden al 47.5% y 30.8% respectivamente de la variabilidad entre los grupos. EL análisis reveló que las variables (caracteres) predictivas más significativas que permiten agrupar a que linaje pertenece

un ejemplar en base a los coeficientes de las funciones discriminantes (Tablas XXVII, XXVIII y XXIX) corresponden a: altura máxima (-1.148), longitud cefálica (1.032), origen dorsal—postanal (0.915), origen anal—origen pélvica (0.803), origen dorsal—origen anal (-0.758), ancho del hocico en lacrimal (0.741), origen dorsal—origen pectoral (-0.667), longitud de la premaxilla (0.615), rostro—origen ventral (0.562), base de la aleta pélvica (-0.507), longitud del hocico (0.485), ancho cefálico (0.447), base postdorsal—origen anal (0.446), altura máxima de los cachetes (0.443), pélvica—origen pectoral (0.405), ancho preorbital (0.353), base postdorsal—abanico hypural (0.336), distancia predorsal (-0.309) para la función discriminante 1; así como origen dorsal—base postanal (1.314), pélvica—origen pectoral (-0.818), base aleta dorsal (-0.716), rostro—origen pectoral (-0.602), pélvica—origen pectoral (-0.526), ancho maxilar (0.514), origen anal—origen pélvica (-0.512), ancho cefálico (0.499), longitud cefálica (0.470), base pectoral (0.365), distancia postdorsal (0.356), base postdorsal—abanico hypural (-0.331), y altura máxima (-0.359) para la función discriminante 2.

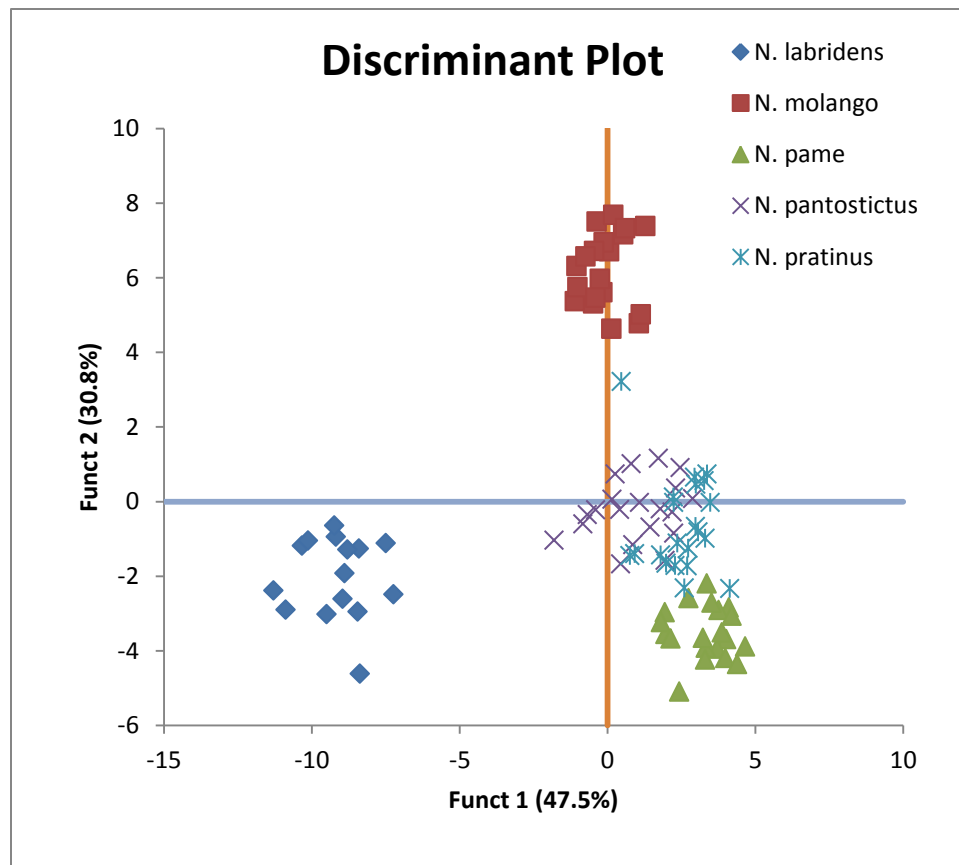


Figura 12. DA de la base de datos de la morfométrica entre linajes específicos dentro del género nuevo *Nosferatu*. Las funciones discriminantes separan completamente a *N. labridens* de la Media Luna y a *N. molango* n. sp. del Lago Azteca; y forman un cluster en el cuadrante inferior derecho conformado por *N. pratinus* n. sp., *N. pantostictus* y *N. pame* n. sp.

Tabla XXVII. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.

	Función 1	Función 2
Wilks' Lambda	0.000	0.003
Chi Sq	649.566	429.970
DF	136	99
P	0.000	0.000

Tabla XXVIII. Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, para los linajes específicos del género nuevo *Nosferatu*. Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.

Variable	Función 1	Función 2
Altura máxima	-1.148	-0.359
Long. cefálica	1.032	0.470
Base aleta dorsal	-0.124	-0.716
Base aleta anal	-0.206	0.053
distancia predorsal	-0.309	-0.124
Rostro—origen anal	0.091	0.029
Rostro—origen pectoral	0.078	-0.602
Rostro—origen ventral	0.562	0.092
Longitud pedúnculo caudal	-0.138	-0.233
Altura mínima	-0.015	0.228
Distancia postdorsal	-0.087	0.356
Origen dorsal—origen anal	-0.758	0.275
Base post-dorsal—origen anal	0.446	0.010
Origen dorsal—base postanal	0.915	1.314
Origen dorsal— Base post -anal	-0.155	-0.278
Origen dorsal—origen pectoral	-0.667	0.044
Base post-dorsal—abanico hypural	0.336	-0.331
Origen anal—abanico hypural	-0.151	0.009
Origen anal—origen pélvica	0.803	-0.512
Pélvica —origen pectoral	0.405	-0.818

Ancho cefálico	0.447	-0.526
Ancho interorbital	0.111	0.499
Distancia preorbital	0.485	0.291
Longitud de la maxila	-0.259	-0.184
Longitud premaxila	0.615	0.136
Altura máxima de cachete	0.443	0.115
Diámetro ocular	0.295	0.268
Altura máxima lacrimal	-0.042	-0.243
Ancho del hocico	-0.070	0.190
Ancho preorbital	0.353	-0.056
Ancho del hocico en lacrimal	0.741	0.080
Ancho maxilar	-0.113	0.514
Base pectoral	-0.292	0.365
Base pélvica	-0.507	-0.056

Tabla XXIX. Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para los linajes específicos del género nuevo *Nosferatu*.

Grupo	Función 1	Función 2
<i>H. labridens</i>	-9.144	-2.025
<i>H. molango</i>	-0.061	6.224
<i>H. pame</i>	3.321	-3.511
<i>H. pantostictus</i>	0.965	-0.227
<i>H. pratinus</i>	2.505	-0.625

7.12. CDA de la morfometría para linajes específicos dentro del género nuevo *Nosferatu*.

Las funciones discriminantes para los linajes específicos en *Nosferatu* género nuevo clasificaron correctamente el 99%, y reclasificaron en la validación (hold-out analysis) correctamente al 95% de las especies analizadas (Tablas XXX y XXXI).

Tabla XXX. Tasa de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre linajes específicos en el género nuevo *Nosferatu*.

Act. Grupo	Pred. Grupo (Std)					Correctamente Clasificados
	N. <i>labridens</i>	N. <i>pame</i>	N. <i>pantostictus</i>	N. <i>pratinus</i>	N. <i>molango</i>	
<i>N. labridens</i>	15	0	0	0	0	100%
<i>N. pame</i>	0	20	0	0	0	100%
<i>N. pantostictus</i>	0	0	20	0	0	100%
<i>N. pratinus</i>	0	0	0	20	1	95%
<i>N. molango</i>	0	0	0	0	19	100%
Tasa de clasificación correcta total						99%

Tabla XXX. Continuación

	Pred. Grupo (Std)					Correctamente Clasificados
	N. <i>labridens</i>	N. <i>pame</i>	N. <i>pantostictus</i>	N. <i>pratinus</i>	N. <i>molango</i>	
<i>N. labridens</i>	15	0	0	0	0	100%
<i>N. pame</i>	0	19	0	1	0	95%
<i>N. pantostictus</i>	0	1	18	1	0	90%
<i>N. pratinus</i>	0	0	0	20	1	95%
<i>N. molango</i>	0	0	0	1	18	95%
Tasa de clasificación correcta total						95%

Tabla XXXI. Funciones lineares de clasificación que separan morfométricamente entre linajes específicos dentro del género nuevo *Nosferatu*.

Variable	Función 1	Función 2	Función 3	Función 4	Función 5
Altura máxima	-8146.202	-9156.187	-9080.274	-8935.935	-9084.416
Long. cefálica	14960.508	15770.047	15921.682	15768.112	15851.796
Base aleta dorsal	898.518	951.022	814.912	602.519	475.581
Base aleta anal	841.603	684.973	599.096	521.363	748.592
distancia predorsal	-6775.813	-7024.838	-7220.113	-7136.826	-7077.318
Rostro-origen anal	3758.636	3860.399	3763.359	3884.043	3856.031
Rostro-origen pectoral	1045.051	1239.840	1011.576	1063.972	579.722
Rostro-origen ventral	7729.782	8365.792	8313.229	8300.813	8267.877

Longitud pedúnculo caudal	1662.108	1719.102	976.403	1261.583	1346.708
Altura mínima	-4059.193	-4119.694	-4149.091	-4017.702	-3771.323
Distancia postdorsal	6480.729	6252.398	6560.282	6500.738	6636.191
Origen dorsal-origen anal	1249.426	759.566	797.129	627.966	1018.670
Base post-dorsal-origen anal	-1019.535	-840.821	-805.425	-788.611	-876.048
Origen dorsal-base postanal	7812.669	8380.582	8504.606	8786.194	9078.074
Origen dorsal-Base post -anal	-6748.428	-7130.180	-7023.190	-6866.290	-7354.242
Origen dorsal-origen pectoral	-1121.941	-1930.459	-1345.949	-1679.142	-1641.112
Base postdorsal-abanico hypural	13792.779	14505.700	14280.107	14139.683	13868.159
Origen anal-abanico hypural	7092.540	6994.344	7023.202	6746.257	7001.611
Origen anal-origen pélvica	5212.694	6154.070	5658.764	5843.678	5495.575
Pélvica-origen pectoral	-4006.836	-2949.882	-3879.992	-3561.868	-4393.781
Ancho cefálico	4329.905	4607.682	4486.035	4485.126	4327.148
Ancho interorbital	-952.672	-891.387	-862.753	-912.484	-719.593
Distancia preorbital	4850.621	5097.067	5247.813	5103.147	5161.769
Longitud de la maxila	-1337.474	-1479.519	-1547.825	-1486.124	-1528.372
Longitud premaxila	3543.683	3886.976	4014.563	3881.315	3862.928
Altura máxima de cachete	-81.219	82.149	87.399	241.155	101.968
Diámetro ocular	6980.373	7125.966	7400.482	7227.886	7262.055
Altura máxima lacrimal	1164.833	1153.334	1222.420	1105.082	1068.056
Ancho del hocico	310.442	226.421	367.256	309.013	330.313
Ancho preorbital	1420.870	1688.019	1513.169	1535.307	1573.607
Ancho del hocico en lacrimal	-310.163	109.455	-45.680	116.968	28.982
Ancho maxilar	355.189	282.528	233.853	314.713	540.912
Base pectoral	4467.652	4200.890	4334.751	4217.041	4506.083
Base pélvica	-2994.232	-3652.435	-3261.238	-3502.244	-3496.869
Altura máxima	-	-	-	-	-
	13895.344	14654.569	14638.180	14535.357	14627.201

7.13. Analisis Discriminante (DA) de la morfometría entre *N. pratinus* n. sp., *N. pame* n. sp. y *N. pantostictus*.

Las funciones discriminantes 1 y 2 (eje de las “X” y “Y” respectivamente) (Figura 13) revelaron una asociación altamente significativa ($p=0.0000$) entre los linajes analizados y las variables (caracteres) predictivas, que corresponden al 73.7% y 26.3% respectivamente de la variabilidad entre los grupos. Las variables (caracteres)

predictivas más significativas aparecen en negritas (Tablas XXXII, XXXIII, XXXIV y XLII).

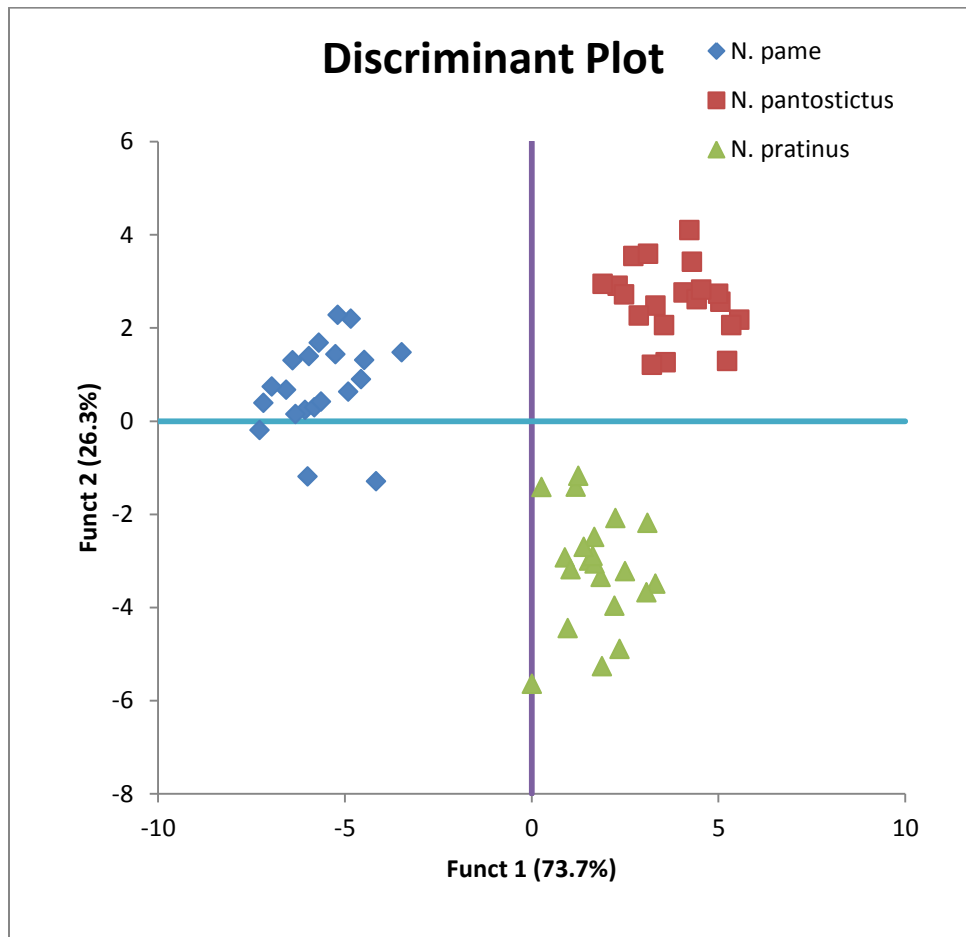


Figura 13. Analisis Discriminante (DA) de la base de datos de la morfométrica entre *N. pantostictus*, *N. pame* y *N. pratinus* muestra la separación entre las tres especies.

Tabla XXXII. Wilks' Lambda, Chi cuadrada, DF y P para las funciones discriminantes 1 y 2.

	Función 1	Función 2
Wilks'		
Lambda	0.008	0.141
Chi Sq	201.562	81.365
DF	68	33

P 0.000 0.000

Tabla XXXIII. Coeficientes discriminantes estandarizados para las funciones discriminantes 1 y 2, para *N. pantostuctus*, *N. labridens* y *N. pame*. Los valores más altos y bajos se identifican en negritas.

Variable	Función 1	Función 2
Altura máxima	0.741	-0.834
Long. cefálica	-0.332	-0.520
Base aleta dorsal	-0.811	1.258
Base aleta anal	-0.246	0.107
distancia predorsal	-0.192	0.043
Rostro—origen anal	0.224	-0.487
Rostro—origen pectoral	-0.040	0.422
Rostro—origen ventral	-0.353	0.279
Longitud pedúnculo caudal	-0.615	0.050
Altura mínima	0.285	-0.452
Distancia postdorsal	0.521	0.005
Origen dorsal—origen anal	-0.830	0.944
Base post-dorsal—origen anal	0.867	0.172
Origen dorsal—base postanal	1.083	-1.388
Origen dorsal— Base post -anal	0.043	-0.272
Origen dorsal—origen pectoral	0.810	0.712
Base post-dorsal—abanico hypural	-0.612	0.408
Origen anal—abanico hypural	-0.650	0.266
Origen anal—origen pélvica	-1.050	-0.003
Pélvica —origen pectoral	-0.859	-0.039
Ancho cefálico	-0.766	0.108
Ancho interorbital	-0.287	0.343
Distancia preorbital	0.377	0.163
Longitud de la maxila	-0.343	0.009
Longitud premaxila	0.272	0.529
Altura máxima de cachete	0.585	-0.432
Diámetro ocular	0.850	-0.075
Altura máxima lacrimal	-0.387	0.436
Ancho del hocico	0.208	0.009
Ancho preorbital	-0.350	-0.300
Ancho del hocico en lacrimal	0.105	-0.614
Ancho maxilar	-0.246	-0.728
Base pectoral	-0.039	0.235

Tabla XXXIV. Centroides de grupo de acuerdo a las funciones 1 y 2 para para *N. pantostictus*, *N. labridens* y *N. pame*.

Grupo	Función 1	Función 2
<i>N. pame</i>	-5.639	0.744
<i>N. pantostictus</i>	3.837	2.577
<i>N. pratinus</i>	1.716	-3.163

Las funciones discriminantes para *N. pame*, *N. pantostictus* y *N. pratinus* clasificaron correctamente al 100%, y reclasificaron, en la validación (hold-out analysis) correctamente al 84% de los individuos. Lo anterior se explica en función del alto grado de polimorfismo que presenta *H. pantostictus* en su área de distribución (Tablas XXXV y XXXVI).

Tabla XXXV. Tasa de clasificación (CDA) con holdout mostrando la separación morfométrica entre *N. pame*, n. sp., *N. pantostictus* y *N. pratinus* n. sp.

Act. Grupo	Pred. Grupo (Std)			Correctamente Clasificados
	<i>N. pame</i>	<i>N. pantostictus</i>	<i>N. pratinus</i>	
<i>N. pame</i>	20	0	0	100%
<i>N. pantostictus</i>	0	20	0	100%
<i>N. pratinus</i>	0	0	21	100%
Tasa de clasificación correcta total				100%

Tabla XXXV. Continuación

	Pred. Grupo (Holdout)			Correctamente Clasificados
	<i>N. pame</i>	<i>N. pantostictus</i>	<i>N. pratinus</i>	
<i>N. pame</i>	19	0	1	95%
<i>N. pantostictus</i>	2	15	3	75%
<i>N. pratinus</i>	0	4	17	81%

Tabla XXXVI. Funciones lineares de clasificación que separan morfométricamente entre *N. pame* n. sp. *N. pantostictus* y *N. pratinus* n. sp.

Variable	Función 1	Función 2
Altura máxima	-13619.117	-13286.227
Long. cefálica	32536.976	32171.880
Base aleta dorsal	1374.749	1048.432
Base aleta anal	12786.437	12584.313
distancia predorsal	-11002.589	-11154.293
Rostro—origen anal	2733.451	2834.863
Rostro—origen pectoral	3851.158	3893.172
Rostro—origen ventral	5421.726	5183.187
Longitud pedúnculo caudal	-2112.977	-2846.445
Altura mínima	-5593.679	-5271.820
Distancia postdorsal	6633.899	7133.115
Origen dorsal-origen anal	9839.854	9513.421
Base post-dorsal-origen anal	-1385.699	-535.138
Origen dorsal-base postanal	5117.057	5595.011
Origen dorsal-Base post -anal	-16765.212	-16777.760
Origen dorsal-origen pectoral	-5826.118	-5186.682
Base post-dorsal-abanico hypural	25792.089	25074.246
Origen anal-abanico hypural	6667.198	6100.788
Origen anal-origen pélvica	11280.795	10569.316
Pélvica-origen pectoral	-7526.013	-8732.118
Ancho cefálico	5452.214	5132.603
Ancho interorbital	643.362	562.824
Distancia preorbital	4091.866	4275.229
Longitud de la maxila	-1062.959	-1244.131
Longitud premaxila	3951.942	4137.686

Altura máxima de cachete	969.725	1168.216
Diámetro ocular	12956.276	13483.522
Altura máxima lacrimonasal	1173.037	1047.931
Ancho del hocico	319.995	407.524
Ancho preorbital	630.491	452.381
Ancho del hocico en lacrimonasal	1291.129	1284.772
Ancho maxilar	7872.802	7673.082
Base pectoral	6802.457	6807.654
Base pélvica	-8339.595	-7742.608
Constante	-19789.028	-19767.873

7.14. Relaciones filogenéticas

Se analizaron un total de 149 ejemplares correspondientes a 37 localidades, abarcando la distribución del género *Herichthys* en la zona noreste de México. Se obtuvieron 31 haplotipos diferentes, de los cuales 5 corresponden a grupos externos pertenecientes a dos géneros: 3 especies de género *Vieja* y 2 ejemplares correspondientes a *Paranetroplus* spp.

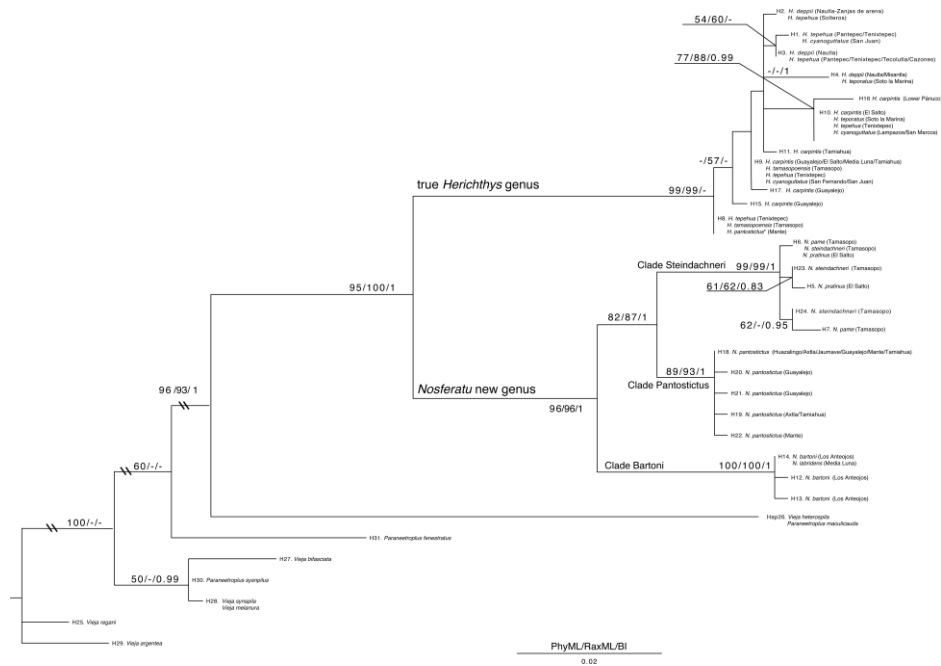


Figura 14. Relaciones filogenéticas de los haplotipos encontrados en la región Noreste de México del género *Herichthys*.

Los resultados de la reconstrucción filogenética mostraron la presencia de dos grupos bien diferenciados (el género nuevo *Nosferatu* y el género *Herichthys*) con valores de probabilidad posterior superior al 90% (ver divergencias abajo, Tablas XXXVII, XXXVIII y XXXIX). Se pudo observar que los linajes dentro de *Herichthys* presentaron una menor resolución de sus relaciones entre haplotipos; a diferencia del nuevo género *Nosferatu* que presentó mayor divergencia molecular, y mayor soporte filogenético y resolución entre haplotipos (probabilidades posteriores mayores a 80%, en la inferencia bayesiana).

Dentro del nuevo género *Nosferatu*, se observó que el primer Clado en divergir corresponde a los haplotipos de *N. bartoni* y *N. labridens*, los cuales comparten el haplotipo H14; seguido del clado conformado por *N. pantostictus*. Ambos clados presentaron una baja resolución intra e inter específica entre las poblaciones analizadas. Finalmente, se encontró en el último clado poblaciones presentes en la Huesteca Potosina, incluyendo las especies *N. steindachneri*, *N. pame* n sp. y *N. pratinus* n sp. que comparten el haplotipo H6.

En *Herichthys* las divergencias internas fueron menores, siendo para la mayoría de los casos la resolución entre unidades taxonómicas propuestas previamente reducida. Tal es el caso de *H. carpintis*, la cual no fue recuperada como monofilética. Dentro del género no se observó un clado bien soportado, siendo el único que presentó un soporte marginal (77% probabilidad posterior), el que corresponde a las poblaciones de *H. carpintis* del río El Salto, Tenixtepec y Tamiahua (Figura 14).

7.15. Divergencia genética (Dp =distancias sin corregir) *Cox1*

A continuación se muestra la divergencia genética (Dp =distancias sin corregir) *Cox1* entre las especies analizadas:

Tabla XXXVII. La tabla muestra la divergencia genética (Dp =distancias sin corregir) *Cox1* entre el género nuevo *Nosferatu* y *Herichthys*. Se utilizaron los géneros *Paraneetroplus* y *Vieja* como grupos externos.

	<i>Herichthys</i>	<i>Nosferatu</i>	<i>Paraneetroplus</i>	<i>Vieja</i>
<i>Herichthys</i>	000.75±000.74			
<i>Nosferatu</i>	007.04±001.13	002.01±001.86		
<i>Paraneetroplus</i>	008.64±001.06	008.78±000.44	006.97±002.67	
<i>Vieja</i>	009.09±001.05	009.32±000.56	005.32±003.40	004.59±003.33

Tabla XXXVIII. La tabla muestra la divergencia genética (Dp =distancias sin corregir) *Cox1* entre las especies que conforman al género nuevo *Nosferatu*. Se utilizó a *Herichthys* y los géneros *Paraneetroplus* y *Vieja* como grupos externos.

	<i>N. bartoni</i>	<i>Herichthys</i>	<i>N. labridensis</i>	<i>N. pame</i>	<i>N. pantostictus</i>	<i>Paraneetroplus</i>	<i>N. pratinus</i>	<i>N. steindachneri</i>	<i>Vieja</i>
<i>N. bartoni</i>	000.24±000.10								
<i>Herichthys</i>	007.14±000.58	000.75±000.74							

<i>N. labridens</i>	001.14 ±001.5 3	007.05 ±000.5 6	001.86 ±002.0 4						
<i>N. pame</i>	004.42 ±000.4 8	007.49 ±000.6 0	003.85 ±001.3 4	001.50 ±001.2 3					
<i>N. pantostictus</i>	003.87 ±000.5 7	006.79 ±001.3 0	003.04 ±001.7 2	002.18 ±001.5 1	000.82 ±001.6 9				
<i>Paranetropluss</i>	008.98 ±000.8 2	008.64 ±001.0 6	008.85 ±000.6 7	009.11 ±000.4 1	008.68 ±000.3 4	006.97 ±002.6 7			
<i>N. pratinuss</i>	004.55 ±000.1 0	007.61 ±000.5 0	004.12 ±000.9 7	001.05 ±001.0 8	002.83 ±000.9 9	008.92 ±000.2 1	000.00 ±000.0 0		
<i>N. steindachneri</i>	004.52 ±000.1 6	007.86 ±000.5 2	004.05 ±000.9 5	000.87 ±000.9 7	002.63 ±001.0 4	009.00 ±000.2 5	000.32 ±000.1 5	000.18 ±000.1 2	
<i>Vieja</i>	009.68 ±000.5 8	009.09 ±001.0 5	009.48 ±000.5 6	009.52 ±000.5 6	009.25 ±000.5 6	005.32 ±003.4 0	009.19 ±000.4 7	009.32 ±000.4 4	004.59 ±003.3 3

Tabla XXXIX. La tabla muestra la divergencia genética (D_p =distancias sin corregir) *Cox1* entre *H. carpintis*, *H. cyanoguttatus*, *H. deppii*, *H. tamasopoensis*, *H. tepehua* n. sp. y *H. teporatus*.

	<i>H. carpintis</i>	<i>H. cyanoguttatus</i>	<i>H. deppii</i>	<i>H. tamasopoensis</i>	<i>H. tepehua</i> n. sp.	<i>H. teporatus</i>
<i>H. carpintis</i>	000.31±00 0.38					
<i>H. cyanoguttatus</i>	000.57±00 0.43	000.46±000 .42				
<i>H. deppii</i>	001.65±00 1.11	001.43±000 .86	000.89±00 0.92			
<i>H. tamasopoensis</i>	000.70±00 0.83	000.90±000 .70	001.60±00 0.98	000.69±000. 92		
<i>H. tepehua</i> n. sp.	000.75±00 0.68	000.77±000 .56	001.08±00 0.73	000.84±000. 70	000.59±000 .54	
<i>H. teporatus</i>	000.73±00 0.32	000.42±000 .51	001.13±00 0.46	000.93±000. 15	000.81±000 .27	000.47±00 0.68

7.16. Nuevo género *Nosferatu*

La cuenca del río Pánuco y los sistemas lagunares de Tamiahua y San Andrés están delimitados por las sierras de Tamaulipas y Villa Aldama al Norte, la Sierra Otontepec-Tantima al Sur y la Sierra Madre Oriental al poniente.

La composición de Cíclidos en dichos sistemas está conformada por miembros del género nuevo *Nosferatu* y el género *Herichthys*. Ambos cohabitan simpátricamente en la mayoría de los cuerpos de agua que los conforman.

Mientras que la distribución de *Herichthys* es amplia, abarcando la vertiente Atlántica desde Palma Sola, Veracruz, hasta Ocampo, Coahuila; el género nuevo *Nosferatu* se restringe a la cuenca del río Pánuco, y los afluentes de las lagunas vecinas de Tamiahua al sur y San Andrés al norte.

El análisis genético recuperó divergencia importante (7.04%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre ambos géneros (Tabla XXXVII).

7.16.1 *Nosferatu* Nuevo Género ANEXOS (Tablas XL y XLI)

ESPECIE TIPO. *Nosferatu pame* por asignación original.

DIAGNOSIS. Difiere de *Herichthys* por las siguientes mediciones: el cuerpo más superficial (media 41 %, DE 2 % frente a media 45 %, DE 2 %); menor la base de la aleta dorsal (media 55 %, DE 2 % frente a media 58%, DE 2 %), base de la aleta anal más corta (media 22 %, DE 2 % frente a media 24 %, DE 2 %); más corta la distancia dorsal a origen de la aleta anal (media 51 %, DE 3 % frente a media 55 %, DE 2 %); más corta la distancia de la base posterior de la aleta dorsal al origen de la aleta anal (media 33 %, DE 3 % frente a media 36 %, DE 3 %); más corta la distancia del origen de la aleta dorsal a la base de la aleta anal (media 61 %, DE 3 % frente a media 65 %, DE 3%); más corta la distancia del origen de la aleta dorsal a la aleta pectoral (media 27 %, DE 2 % frente a media 29 %, DE 2 %); distancia más corta del origen de la aleta anal al origen de la aleta pélvica (media 28 %, DE 2 % frente a media 30%, DE 2 %), y distancia más corta del origen de la aleta pélvica al origen de la aleta pectoral (media 16 %, DE 1 % frente a media 28%, DE 3 %), todos en LP. Ancho interorbital delgado

(media 26 %, DE 3 % frente a media 29 %, DE 3 %); mandíbula inferior más larga (media 33 %, DE 2 % frente a media 31 %, DE 2 %); hocico delgado (media 32 %, DE 3 % frente a media 35 %, DE 3 %); ancho más estrecho en preorbital (media 27 %, DE 3 % frente a media 31 %, DE 3 %); menor base de la aleta pectoral (media 21 %, DE 2 % frente a media 23 %, DE 2 %), y menor base de la aleta pélvica (media 11 %, DE 1 % frente a media 13 %, DE 2 %), todos en LC . Aleta dorsal deprimido rara vez se expande más allá del tercio anterior de la aleta caudal. Un ciego elástico alargado, liso (no presente en *Herichthys*) se adhiere a un estómago sacular. El género se distingue de la mayoría de otros géneros Heroinas por los siguientes sinapomorfias: pigmentación de cría que consiste en el oscurecimiento de la zona ventral, que se extiende sobre las fosas nasales, la serie opercular o aletas pectorales. Todos tienen marcas rojas o moradas en la axila de la aleta pectoral, a excepción de *N. bartoni*. Los dientes anteriores colocados regularmente, bien espaciados, cónicos, unicúspides, fuertemente recurvados, y puntiagudos, con la implantación erecta; transición a la prolongación en el tamaño de los dos dientes frontales con relación a la de los otros dientes en la fila exterior de la parte superior de la mandíbula que recuerda a los del vampiro *Nosferatu* (en adelante = dientes nosferatuiformes), y un par de dientes de menor desarrollo en el maxilar inferior (Figura 15). Los dientes posteriores pequeños y puntiagudos, ninguna o pocas filas posteriores de dientes diminutos en la mandíbula superior, los dientes de las mandíbulas son cónicos, recurvados, bien espaciados, y filosos; implantados regularmente en la fila anterior e irregularmente en la fila anterior lateroposterior (con desgaste frecuente en los especímenes de mayor edad).

DESCRIPCIÓN. Cuerpo alargado y esbelto, profundidad 36-45 % (media 41 %, DE 2 %); escamas ctenoides. Base de la aleta dorsal corta 48 % -60 % (media 55 %, DE 2 %); base de la aleta anal corta 19 % -27 % (media 22 %, DE 2 %), y el origen de la base de la aleta dorsal al origen de la base de la aleta anal 45 -55 % (media 51 %, DE 3 %), todos en LP; ancho preorbital esbelto de 18 % -34 % (media 27 %, DE 3 %) de LC. Aleta dorsal XV -XVIII (moda XVI, frecuencia 60 %) 9-12 (moda 11, frecuencia 48 %); aleta anal III- VII (moda V, frecuencia 62 %), 8-10 (moda 8 , frecuencia 62 %) ; radios de la aleta pectoral 13-16 (moda 15, frecuencia 65 %); escamas ctenoides, serie longitudinal 28-34 (moda 30, frecuencia 37 %). Las principales marcas consisten en

patrones jaspeados irregulares a lo largo de los flancos, que van desde una raya horizontal discontinua débil hasta 3 a 5 manchas irregularmente constituidas. La coloración de cría es oscura en el medio anterioventral sobrepasa fosas nasales, aletas pectorales y opérculos, así como grandes porciones de la mitad posterior, casi imperceptible en *N. stendachneri*; dientes anteriores bien espaciados, cónicos, unicúspides, filosos, ligeramente a fuertemente recurvados, diferenciados en longitud entre las mandíbulas superior e inferior: un par de colmillos cortos en la mandíbula inferior, mientras que en la premaxilla tiene un par de colmillos alargados, flanqueados por dientes caniniformes más cortos en cada lado; dientes posteriores diminutos; ninguna o pocas filas posteriores en la mandíbula superior. Aleta dorsal deprimida es corta, rara vez se expande más allá tercio anterior de la aleta caudal. Estómago robusto áspero, sacular resistente, con pliegues longitudinales en las paredes con un ciego suave elástico adherido en su sección antero-dorsal.

ETIMOLOGÍA. Nombre propio, masculino. Refiere al par de colmillos curvados bien desarrollados en la mandíbula superior que está presente en todas las especies del género, y que recuerdan a los de *Nosferatu*, el vampiro de Marnau.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Vertiente del Atlántico en Veracruz, Hidalgo, Querétaro y Tamaulipas, en la cuenca del río Pánuco - Tamesí; sistemas de lagunas de San Andrés, incluyendo el Río Tigre, y el sistema de Tamiahua y sus afluentes, incluyendo el estero Cucharas y el río Naranjos.

COMPOSICIÓN DE ESPECIES. Siete especies: *Nosferatu molango*, *N. pame*, *N. pratinus*, *N. bartoni*, *N. labridens*, *N. pantostictus* y *N. steindachneri*.

OBSERVACIONES. El análisis morfológico apoya a *Nosferatu* como diferente de *Herichthys*. El análisis de ADN mitocondrial también recuperó a *Nosferatu* como monofilético, y hermano de *Herichthys*; promedio $Dp = 7.0\%$, separa a ambos géneros en términos evolutivos, ligeramente superior a la divergencia ($Dp = 5.32\%$) que se recuperó entre *Paraneetroplus* y *Vieja*. Los resultados coinciden con los análisis *mtcytb* por Hulsey *et al.* (2004), Concheiro - Pérez *et al.*, (2006) y López- Fernández *et al.* (2010) quienes registraron una tasa promedio allanada de divergencia del 7.0% entre *Nosferatu* y *Herichthys*. Además, se recuperaron tres grupos hermanos monofilético dentro de *Nosferatu*: el "clado *bartoni*" conformado por *N. labridens* y *N. bartoni* de la

Media Luna y la parte alta del Río Verde, el "clado *pantostictus*" conformado por la especie polimórfica *N. pantostictus*, y el "clado *steindachneri*" conformado por *N. steindachneri*, *N. pame*, *N. pratinus* y *N. molango*. Se detectaron 14 haplotipos *cox1* exclusivos del género: H5, H6, H7, H12, H13, H14, H18, H19, H20, H321, H22, H23, H24, H26.

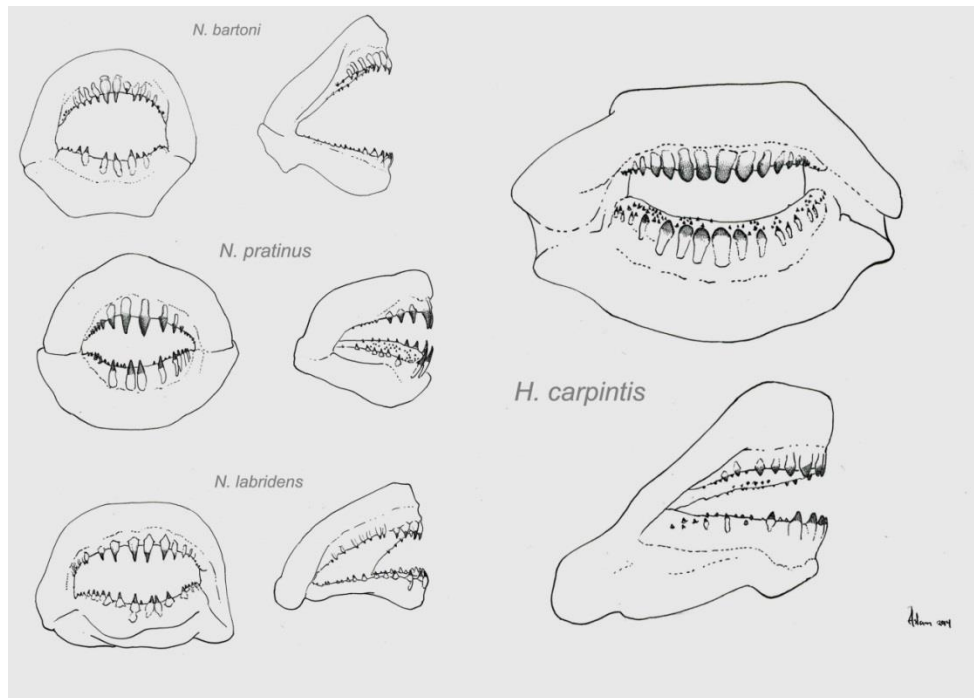
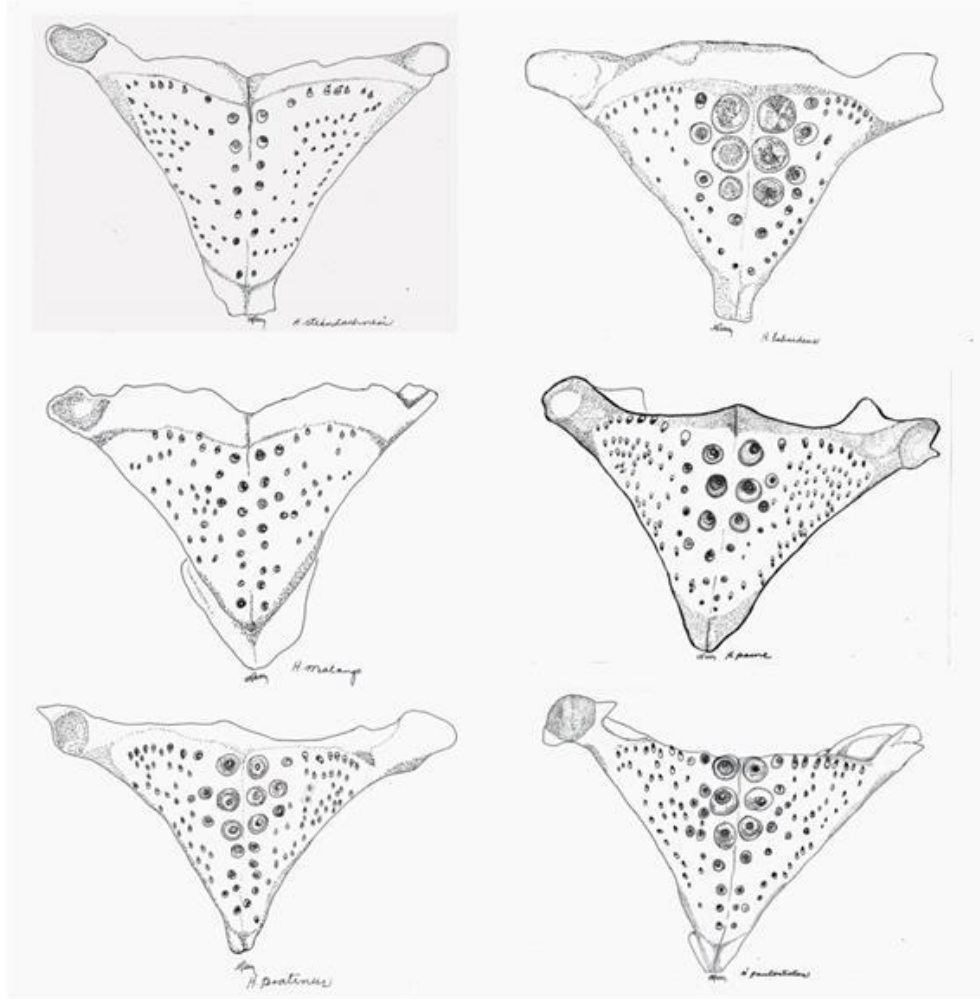


Figura 15. Los dibujos por Aslam Narváez-Parra muestran los colmillos anteriores en *Nosferatu pratinus*, *N. labridens* y *N. bartoni* frente a los dientes en *Herichthys carpintis*.



Figuras 16. Los dibujos por Martha Valdéz muestran la superficie oclusal de las placas faríngeas inferiores en *Nosferatu steindachneri*, *N. molango*, *N. pratinus*, *N. labridens*, *N. pame*, y *N. pantostictus*.

7.16.2 *Nosferatu labridens* (Pellegrin 1903), (ANEXOS, Tablas XLII y XLIII)

SINTIPO. MNHN 1889-0019 (1), 1889-0020 (1). Huasteca Potosina, San Luis Potosí, México. Alfredo Dugès.



Figura 17. Lectotipo UANL 20809 *Nosferatu labridens*.



Figura 18. *Nosferatu labridens* colectado en la Media Luna.

LECTOTIPO. UANL 20809 (76.7 mm LP, macho adulto), Media Luna, San Luis Potosi, Mexico, Lat. 21.864 Long. -100.026, 1002 masl, MMB, Junio 29 2006.

MATERIAL REVISADO. Quince ejemplares, 52–79.1 mm LP. San Luis Potosí: UANL 17509 (15:52–79.1 mm LP), mismos datos que el Lectotipo.

DIAGNÓISIS. Placa faríngea inferior muy robusta, mucho más ancha que larga, con cuernos cortos. 4 líneas de molares pigmentados, muy corpulentos, que flanquean la línea media de la superficie oclusal, incluyendo 2 hileras centrales con 5–6 molares. Ocho molares central-posteriores, muy grandes, ocupan 1/3 de la placa faríngea (Figura 16). Los demás dientes, excepto aquellos a lo largo de los márgenes exteriores de la placa, son amplios, planos y molariformes. Se distingue de las otras especies del género por la combinación de los siguientes caracteres: aleta anal III–V, 8–9; cuerpo profundo (media 44%, DE, 1% LP); pedúnculo caudal largo (media 15%, DE 1% LP); distancia del origen de la aleta dorsal al origen de la aleta anal corta (media 53%, DE 1% LP); hocico corto (media 33%, DE 2% LC) y ligeramente inclinado hacia abajo, mejillas poco profundas (media 26%, DE 2% LC). Branquiespinas 5–6 en la rama inferior del primer arco branquial. Pigmentación de librea reproductiva conserva zonas de color amarillo brillante que contrastan con zonas negras en la parte inferior de la cabeza, región ventral, y pedúnculo caudal. Las funciones lineares de clasificación que permiten discriminar morfométricamente a *N. labridens* de *N. pame* n. sp., *N. pantostictus*, *N. molango* n. sp. y *N. pratinus* n. sp., así como las tasas de clasificación se presentan en las Tablas XXXI y XXXIII.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros > 52 mm LP. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XLII y XLIII. Cuerpo alargado, altura máxima 43%-45%, cabeza larga 36%-39%; pedúnculo caudal largo 13% –16% (todos en LP). Contorno predorsal gradual y agudo, curvándose hacia fuera delante del ojo. Frente discreta. Contorno dorsal y ventral rectos a moderadamente convexos con pendientes moderadas; boca ligeramente inclinada hacia abajo. Hocico corto 29%–36% de LC. Aleta dorsal XV–XVI, 9 –12, adelantada con respecto a la vertical que se forma con el borde caudal del opérculo branquial (intersectandola entre el primer y tercer radios); deprimida, la aleta dorsal es corta. Rara vez se extiende más allá

del tercio anterior de la aleta caudal. Aleta anal III–V, 8–9. Aletas pectorales asimétricas y redondeadas. Aleta caudal redondeada. Escamas en serie longitudinal 29 –32. Dientes anteriores distribuidos de forma regular, muy espaciados, cónicos, unicúspides, redondeados, fuertemente recurvados y filosos, con implantación erecta; un par de colmillos recurvados, bien desarrollados están presentes en el maxilar superior, y un par menos desarrollado en la mandíbula inferior (Figura 15); 22 dientes en la serie externa de la premaxilla, 6–8 dientes frontales implantados de forma regular, puntiagudos, caniniformes, con cuellos moderadamente fuertes; dientes laterales y posteriores pequeños, no caniniformes, implantados de forma irregular. Dos hileras de dientes en la mandíbula inferior y 2 en el maxilar superior. Las hileras posteriores con dientes diminutos, implantados irregularmente que apenas son visibles. Placa faríngea inferior muy robusta, mucho más ancha que larga con cuernos cortos. 4 líneas de molares pigmentados, enormes flanquean la línea media de la superficie oclusal, incluyendo 2 hileras centrales con 5–6 molares (Figura 16). Ocho molares grandes, central–posteriores ocupan 1/3 de la placa faríngea. Los demás dientes, excepto aquellos a lo largo de los márgenes exteriores de la placa, son amplios, planos y molariformes. El estómago es moderadamente sacular con paredes robustas, rugosas y con pliegues longitudinales. Un ciego elástico, suave y alargado se encuentra adherido a la sección anterodorsal del estómago. El intestino forma un patrón en bucle medial doble; el lazo secundario se proyecta hacia fuera del observador y pasa por debajo del intestino. El peritoneo es uniformemente oscuro.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Cuerpo marrón, más oscuro sobre el dorso y rojizo en vientre y mejillas. Cabeza marrón, más oscura que el resto del cuerpo, salpicada de puntos pequeños de color rojizo sobre las mejillas. Estos se encuentran ausentes en algunos ejemplares. Flancos con 6–7 manchas verticales a partir del centro que se oscurecen caudalmente, incluyendo una mancha oscura vertical en la base de la aleta caudal. Las aletas son color marron y opacas (Figura 17).

COLORES EN VIVO. Color de fondo dorado a verde olivo o marrón con tonos aguamarina. El color habitual es dorado con 5–7 manchas negras en la región posterior sobre los flancos; cabeza con tonos aguamarina (Figura 18). Las aletas están punteadas de tonos aguamarina. *N. labridens* puede modificar su color a totalmente a oscuro

mientras caza (Artigas-Azas, 1996). La coloración en poblaciones riverinas es similar a la de sus parientes lacustres, pero con tonos mucho menos dorados/amarillos, más marrón y con la coloración de caza ausente. Muestran una marca de color rojo-púrpura en la axila de la aleta pectoral.

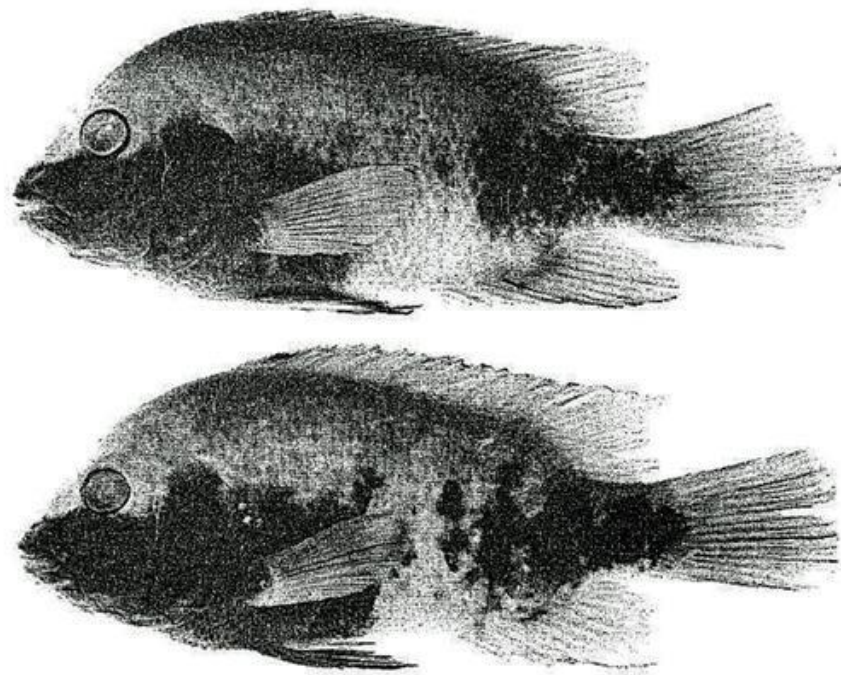


Figura 19. *N. labridens* del canal de la Media Luna en su cruce con la carretera al sur de Río Verde colectados el 19 de julio de 1968. Superior: macho en librea reproductiva 96.7 mm LP; abajo hembra en librea reproductiva 95.5 mm LP. Fotos por E.C. Theriot en Taylor y Miller, (1983).

LIBREA REPRODUCTIVA. Muestra 2 colores: amarillo brillante sobre el tercio dorso-frontal y región central del cuerpo y las aletas que contrasta con el negro de la parte inferior de la cabeza por debajo de la orbita del ojo, la región pectoral, y el tercio caudal. Las aletas caudal y anal permanecen amarillas; los primero 2 o 3 radios dorsales se oscurecen (Figura 19).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Endémica de la Media Luna, San Luis Potosí, y cabecera del Río Verde entre 1000 y 1100 msnm (Figura 20).



Figura 20. Hábitat de *N. labridens* y *N. bartoni* en la Media Luna, San Luis Potosí.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. *N. labridens* habita en la Media Luna, un manantial kárstico caliente, que existe gracias a una cresta tectónica formando una colina al suroeste (SW) de El Jabalí. La laguna desembocaba en el río Viejo. Este fue bloqueado y desviado con fines agrícolas. Se encuentra en simpatría con *N. bartoni* y con *N. carpintis*. Esta última fue trasfaunada al sistema de la Media Luna.

NOMBRES VERNÁCULOS. Mojarra caracolera amarilla, Curve-bar cichlid, Yellow labridens, Mojarra caracolera amarilla, labridens amarillo.

OBSERVACIONES. *N. labridens* fue descrito como *Heros labridens* por Pellegrin (1903) con localidad tipo "Huazteca Potosina," Guanajuato. Existe confusión con respecto a la localidad tipo exacta para la especie (Taylor y Miller, 1983), puesto que el material tipo original fue enviado a Pellegrin por el Prof. Alfredo Dugès desde el estado de Guanajuato, y Guanajuato no forma parte de la "Huasteca Potosina", ni se ubica dentro del rango histórico de distribución de los cíclidos. Regan (1906-1908) establece su distribución en México, en el río Pánuco y sus afluentes, y establece el diámetro del ojo en 4–5.5 y el ancho interorbital en 3 (ambos en LC); aleta dorsal XV–XVI, 10–11, y aleta anal V–VI, 8–9 como rasgos diagnosticables. Por lo tanto, la narrativa de Regan parece estar basada en una combinación de especies, probablemente *N. labridens*, *N.*

pantostictus, y *N. pame* sp nov. La narrativa de Álvarez (1970) determina la boca con todos los dientes cónicos y 6–8 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial como rasgos diagnósticos. Se puede inferir de esta narrativa que Álvarez probablemente no examinó linajes de la Media Luna. Taylor y Miller (1983) describieron a *N. labridens* con un cuerpo alargado y la placa faríngea inferior de moderada a bien desarrollada, con dientes faríngeos molariformes, y los costados de la cabeza y nuca manchados con puntos finos oscuros que no se extienden hacia el resto del cuerpo; con distribución como sigue: Hidalgo: Ríos Venados y Amasa, 9,7 km de Huejutla, Veracruz: río de los Hules en Tantoyuca, ríos Calabozo, y Tanchochín. Querétaro: río Santa María en Conca, a 27 km de Jalpan, San Luis Potosí: río Valles en Valles, río Axtla en Axtla, río Matlapa en Tamazuchale, río Ojitipa cerca Tancanhuitzm, río El Salto 11 km de Nuevo Morelos, La Media Luna, río Moctezuma, río Tamasopo, río Tampaón, y río Ojo Frío, Tamaulipas: río Guayalejo, río Sabinas en Gómez Farías; Ojo de Jaumave, río Tigre y río Mante. Por lo tanto, la narrativa de Taylor y Miller se basa en una mezcla de *N. labridens*, *N. Molango* n. sp., *N. pame* n. sp., *N. pratinus* n. sp., y *N. pantostictus* con base tanto en la descripción como en el origen del material examinado.

Hulsey *et al.* (2004) recuperaron el clado conformado por *N. labridens* de Media Luna y *N. bartoni* de Media Luna como hermano del clado conformado por *N. pantostictus* de los ríos Tamesí, Guayalejo y Tigre; *N. pame* n. sp. del río Tamasopo, y *N. steindachneri*.

El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio (1.14%, 3.85%, 3.05%, 4.12% y 4.05%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre *N. labridens* y *N. bartoni*, *N. pame* n. sp., *N. pantostictus*, *N. pratinus* n. sp. y *N. steindachneri* respectivamente (Tabla XXXVIII).

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. En peligro, de acuerdo con la Norma Oficial Mexicana NOM–059–ECOL–2010 y de acuerdo con la Lista Roja de Especies Amenazadas (IUCN, 2009).

7.16.3 *Nosferatu pantostictus* (Taylor y Miller 1983) (ANEXOS, Tablas XLII y XLIII)



Figura 21. *Nosferatu pantostictus* fotografiado en el río Tigre, afluente de la Laguna de San Andrés en Villa Aldama, Tamaulipas.



Figura 22. Híbrido de *H. carpintis* x *Nosferatu pantostictus* adulto fotografiado en el río Platón Sánchez, cuenca baja del río Pánuco, Veracruz, México, muestra la marca roja en la axila, detrás de la aleta pectoral.



Figura 23. *Nosferatu pantostictus* fotografiado en el río Naranjos, afluente de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México.

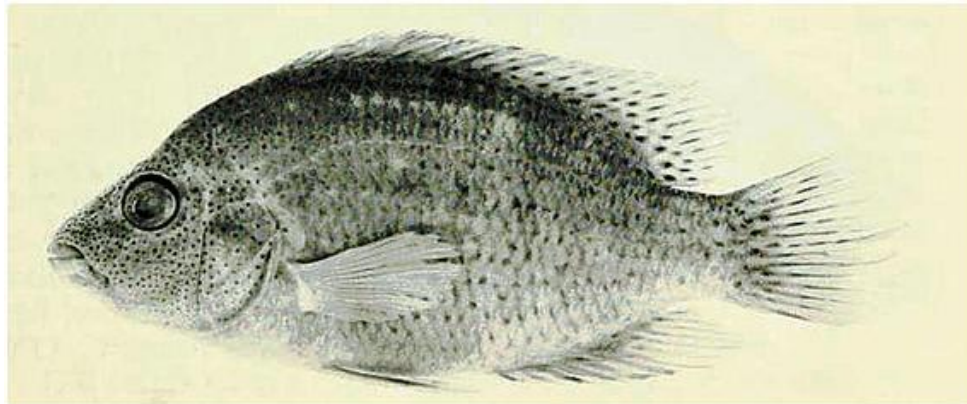


Figura 24. *Nosferatu pantostictus*. Holotipo. UMMZ 207699 (1:79.5 mm LP, hembra no cargada) Laguna de Chairel cerca de Tampico, México, R. M. y J. H. Darnell y E. Liner, Diciembre 29, 1952. Fotografía E. C. Theriot.

HOLOTIPO. UMMZ 207699 (1:79.5 mm LP, hembra no cargada) Laguna de Chairel cerca de Tampico, México, R.M. y J.H. Darnell y E. Liner, diciembre 29, 1952.

MATERIAL EXAMINADO. Ochenta y un ejemplares, 34–126.9 mm LP. Tamaulipas: UANL 17428 (13:55.7–89.8 mm LP), Ojito de Jaumave, Lat. 23.933, Long. -100.05, 778 msnm, MMB, Febrero 25, 2006; UANL 17431 (6:39.4–73.9 mm LP), Guayalejo, Lat. 23.665, Long. -100.223, 568 msnm, MMB, febrero 22, 2006; UANL

17473 (12:39.3–63.6 mm LP), río Mante, Lat. 22.73071667, Long. –98.994, 80 msnm, MMB, May 09, 2006; UANL 17477, (10:45.4–91.2 mm LP), Canal Mante, Lat. 22.717, Long. –98.9902, 82 msnm, MMB Mayo 09, 2006; UANL 17480 (6:62.6–104 mm LP), El Encino, Lat. 23.13 Long. –99.617, 119 msnm, MMB, May13, 2006; UANL 14685 (6:34–62.4 mm LP), Laguna de la Puerta, 12 km noroeste (NW) de Tampico sobre la carretera 100, SCB, Diciembre 29, 1964; Veracruz: UANL 17443 (5:55.2–76.7 mm LP), Naranjos, Lat. 22.228, Long. –98.605, 48 msnm, MMB, marzo 17, 2006; UANL 17511 (1:126.9 mm LP), Platón Sánchez, Lat. 21.295, Long. –98.364, 55 msnm, MMB, June 30, 2006; UANL 17513 (22:62–70.4 mm LP), Naranjos, Lat. 22.228, Long. –98.605, 48 msnm, MMB, Julio 1, 2006.

DIAGNÓSTICO. Se distingue por la combinación de los siguientes caracteres: mejillas poco profundas (media 28%, DE 3% LC), diámetro del ojo grande (26%, 2% DE LC), coloración en vivo pardo oscuro o leonado a marrón-olivo. En alcohol, cuerpo marrón, más claro sobre los flancos. Cabeza y región dorsal oscuras, región ventral marrón claro o blanquecina. Placa faríngea inferior moderadamente robusta y ancha, con tipo de indentación polimórfica, variable entre poblaciones; dos filas de 6–9 dientes combinados entre molariformes alargados y cónicos flanquean la línea central de la superficie oclusal, incrementando caudalmente en tamaño (Figura 16); con <20 dientes cónicos y alargados a lo largo del margen posterior de la placa. Las poblaciones costeras y lacustres de Chairel (Figura 24) y río Tigre (Figura 21), así como muchas poblaciones fluviales tienen el cuerpo cubierto con pequeños puntos oscuros en la base de las escamas, más grandes y menos marcadas en los bordes, excepto en el abdomen y la región ventral de la cabeza, formando hileras irregulares en el cuerpo. Las funciones lineares de clasificación que permiten discriminar morfométricamente a *N. pantostictus* de *N. pame* n. sp. y *N. pratinus* n. sp., así como las tasas de clasificación se presentan en las Tablas XXXIII y XXXIV.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros > 39 mm LP. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XLII y XLIII. La especie es polimórfica en toda su área de distribución; cuerpo alargado, altura máxima 36% –44%, cabeza larga, 36% –39%; pedúnculo caudal poco profundo, 14% –17% (todos en LP). Contorno predorsal inclinado y no agudo, concavo frente al ojo;

frente poco pronunciada, joroba nugal ausente; contorno dorsal y ventral rectos a moderadamente convexos con pendientes moderadas; boca terminal y puntiaguda. Aleta dorsal XVI–XVII, 9–11, adelantada con respecto a la vertical que se forma con el borde caudal del opérculo branquial (intersectandola entre el primer y tercer radios), deprimida, la aleta dorsal es corta, rara vez se extiende más allá del tercio anterior de la aleta caudal. Aleta anal V–VI, 8–10; escamas en serie longitudinal, 28–31. Dientes anteriores implantados con regularidad, bien espaciados, cónicos, unicúspides, redondeados, fuertemente recurvados y filosos, con implantación erecta; un par de colmillos recurvados, de color rojizo, bien desarrollados están presentes en la maxila superior, y un segund par menos desarrollado en la mandíbula inferior. 15 –22 dientes en la serie externa de la premaxilla, 6–8 dientes frontales implantados de forma regular, puntiagudos, caniniformes y con cuellos moderadamente fuertes; dientes laterales y posteriores pequeños, no caniniformes e implantados de forma irregular. 2–3 hileras de dientes en la mandíbula inferior; 3 hileras en la maxila superior; las hileras posteriores apenas son visibles, con dientes diminutos, implantados de forma irregular. Placa faríngea inferior moderadamente robusta y ancha, con tipo de indentación polimórfica, con molares ligeramente pigmentados en algunas poblaciones (por ejemplo, Guayalejo) y grandes, cónico–aplanados a moderadamente puntiagudos y no-agrandados y pigmentados en otras (por ejemplo, Tamiahua, Figura 23); 2 hileras de 6–9 dientes cónicos agrandados que incrementan caudalmente en tamaño y molarización flanquean la línea media de la superficie oclusal (Figura 16). 18–20 dientes cónicos a lo largo del margen posterior. El estómago es moderadamente sacular (16.42% de LP), con paredes robustas, rugosas, y con pliegues longitudinales. Un ciego elástico, suave y alargado (27% de LP) se encuentra adherido a la sección anterodorsal del estómago. El intestino forma un patrón de espiral en bucle medial doble. El lazo secundario se proyecta hacia fuera del observador y pasa por debajo del intestino. El peritoneo es uniformemente oscuro.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Cuerpo marrón, más claro en los flancos. Cabeza y región dorsal oscuras, región ventral marrón claro o blanquecina. Las formas costeras y algunos individuos y poblaciones lólicas tienen el cuerpo totalmente cubierto de puntos, a excepción del vientre y la parte inferior de la cabeza. Aletas caudal, dorsal

blanda y anal marcadas con rayas. Los patrones a lo largo de los flancos varían entre poblaciones, y van desde una raya tenue horizontal discontinua hasta 3–5 manchas irregularmente constituidas; con una mancha oscura en la base de la aleta caudal. Las marcas pueden estar borrosas o ser inexistentes en adultos mayores.

Colores en vivo. Cuerpo pardo-leonado a marrón-olivo, aletas pectorales, caudal, dorsal blanda y anal color beige a anaranjado claro. Membranas inter-radiales de las aletas dorsal blanda, caudal y anal con puntos y rayas centradas en el área basal, especialmente en la región espinosa. Las poblaciones costeras y lacustres (e.g., Chairel y río Tigre), así como muchas poblaciones riverinas tienen el cuerpo cubierto con puntos oscuros en la base de las escamas. Estos son más grandes y menos marcados en los bordes, excepto en el abdomen y en la región ventral de la cabeza. Los puntos forman hileras irregulares en todo el cuerpo; otras poblaciones de río (e.g., Tamiahua, algunos de Guayalejo, y las poblaciones lólicas del Panuco) carecen de puntos en los flancos. Todos tienen una marca de color rojo-púrpura en la axila de la aleta pectoral.

LIBREA REPRODUCTIVA. Varía entre poblaciones como señala Salazar-González, (2007). Las poblaciones de Tamaulipas, incluyendo Guayalejo, Mante, Jaumave, y El Encino, desarrollan oscurecimiento sobre las mitades anteroventral y caudal formando un continuo que es interrumpido por un área vertical pálida angulada en 70° con respecto a la horizontal con el abanico hipural; comenzando anteriormente en la sección media del abdomen, terminando a 1/3 de la distancia entre los orígenes de la aleta anal y pectoral. Las poblaciones de San Luis Potosí y Veracruz, entre ellos Tampaón y Platón Sánchez, desarrollan oscurecimiento sobre las mitades anteroventral y posterior, separados por un área pálida comenzando a mediación entre la parte anterior de la aleta anal y el origen de la aleta pectoral, formando un ángulo de 90° con la horizontal, y caudalmente en el punto medio de la base espinosa de la aleta anal formando un ángulo de 100° con la horizontal, fusionándose con la sección dorsal pálida. El oscurecimiento de la mitad caudal no alcanza el contorno dorsal anterior a la interceptación de la base de la aleta dorsal con el pedúnculo caudal.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Río Tigre en Tamaulipas (Sistema lagunar San Andrés), río Naranjos en Veracruz (Sistema de la Laguna de Tamiahua), lagunas costeras de Tampico, incluidos Chairel, la subcuenca del Tamesí-Guayalejo siendo el

manantial de Jaumave el límite occidental, y la cuenca del río Pánuco, excluyendo el valle del Río Verde, la Media Luna, el río El Salto, río Gallinas, y las cabeceras del río Moctezuma en los estados de Hidalgo y Querétaro.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. *N. pantostictus* habita simpátrica con *N. carpintis* en la mayor parte de su área de distribución, excepto en los sitios de mayor elevación, como el Ojo de Jaumave, Tamaulipas, donde comparte su hábitat con *Xiphophorus cf. variatus* y *Astyanax mexicanus* entre otras especies. Prospera en hábitats que van desde sistemas lagunares costeros con aguas turbias y sustrato fangoso, hasta cuerpos con aguas claras y corrientes, y manantiales con sustrato rocoso o arenoso. El contenido gástrico estuvo conformado por detritus (10%), algas filamentosas (80%), y caracoles (10%).

NOMBRE COMÚN. Mojarra de Chairel, Chairel Cichlid.

VARIANTES GEOGRÁFICAS. *N. pantostictus* se conforma de linajes parapátricos y alopátricos que habitan la cuenca del bajo río Pánuco y el río Tamesí; así como algunos de los afluentes de la laguna de Tamiahua y San Andrés. La especie muestra variaciones geográficas en librea reproductiva, morfométrica y merística, conforme fue observado por Salazar-González (2007). *N. pantostictus* se encuentra parapátrica con *N. labridens* y posiblemente *N. Molango* n. sp. La variación geográfica en *N. pantostictus* es más notoria entre las formas lacustres y las formas fluviales del Tamesí, Guayalejo, y el río Pánuco y sus afluentes. Las formas de río son generalmente más alargadas que las formas lacustres.

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. No se encuentra en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010 ni en la Lista Roja de la IUCN de Especies Amenazadas de 2009. *N. pantostictus* parece estar estable en la mayor parte de su rango de distribución, excepto en las zonas lagunares costeras donde aparecen escasos.

OBSERVACIONES. La especie fue descrita por Taylor y Miller (1983) como *Cichlasoma pantostictus* con localidades tipo de la Laguna de Chairel (Tampico) y río Sabinas (Sistema Tamesí-Guayalejo en Tamaulipas). Los autores determinaron “el cuerpo totalmente cubierto por pequeños puntos oscuros, a excepción del vientre y la zona ventral de la cabeza” como carácter diagnóstico. Mientras que las poblaciones lacustres de *N. pantostictus* se encuentran “totalmente cubiertos de puntos”, rasgo clave

para distinguir entre *N. pantostictus* y *N. labridens* según Taylor y Miller (1983), las poblaciones de río en realidad no son totalmente punteadas. Es plausible que la distribución geográfica de dicho rasgo llevó a Taylor y Miller (1983) a concluir erróneamente que el "patrón completamente cubierto de puntos" es clave para separar a *N. pantostictus* de *N. labridens* y que *N. pantostictus* habitaba de forma simpátrica o parapátrica con *N. labridens* en el río Guayalejo, Sabinas en Gómez Farías, Ojo de Jaumave, Río Tigre y Río Mante.

Hulsey *et al.* (2004) recuperaron a *N. pantostictus* de los ríos Tamesí, Guayalejo y Tigre como taxón hermano de un clado conformado por *N. pame* n. sp. y *N. steindachneri* del río Tamasopo.

El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio (3.87%, 3.04%, 2.18%, 2.83% y 2.63%) *Dp*=distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre *N. pantostictus* y *N. bartoni*, *N. labridens*, *N. pame* n. sp., *N. pratinus* n. sp. y *N. steindachneri* respectivamente (Tabla XXXVIII).

7.16.4. *Nosferatu pratinus* n. sp. (ANEXOS, Tablas XLII y XLIII).



Figura 25. *Nosferatu pratinus*. n. sp.



Figura 26. Holotipo UANL 19212 *Nosferatu pratinus* n. sp.

HOLOTIPO. UANL 19.212 (120,6 mm de LP, macho adulto), río Micos, San Luis Potosí, México. Lat. 22.11626667, Long. -99.16976667, 223 msnm, MMB, 27 Junio 2006.

PARATIPOS. Veintiséis individuos, 67.6–120.6 mm LP. San Luis Potosí: 17503 UANL (26:67.6–120.6 mm LP), mismos datos que holotipo.

DIAGNÓSTICO. Contorno predorsal muy inclinado y plano, cóncavo frente al ojo. Frente prominente. Los machos adultos desarrollan una especie de joroba nugal. Contornos dorsal y ventral cónicos, rectos o moderadamente convexos; lo que provoca

que la intersección con el pedúnculo caudal sea conspicua (Figura 25). La especie también se distingue por la combinación de los siguientes caracteres: distancia desde el origen de la aleta anal a la base hipural (media 36%, DE 1%). Boca ligeramente inclinada hacia abajo. Placa faríngea inferior moderadamente robusta y amplia, con 2 hileras de 8–9 molares robustos flanqueando la línea media de la superficie oclusal (Figura 16). Estos incrementan caudalmente su tamaño; los 4 más caudales son planos. Radios de la aleta dorsal V. Las funciones lineares de clasificación que permiten discriminar morfométricamente a *N. pratinus* n. sp. de *N. pantostictus* y *N. pame* n. sp., así como las tasas de clasificación se presentan en las Tablas XXXIII y XXXIV.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros > 67,6 mm LP. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XXXIII y XXXIV. Cuerpo alargado, altura máxima 39%–43%; cabeza larga 34%–41%; pedúnculo caudal largo 14%–17% (todos en LP). Contorno predorsal muy inclinado, pero no agudo; cóncavo frente al ojo. La concavidad se acentúa conforme crece el pez. Frente prominente; los machos adultos desarrollan una especie de joroba nugal. Contorno dorsal y ventral cónicos, rectos a moderadamente convexos; el contorno dorsal muestra caudalmente una pendiente que forma un ángulo de 10° con la horizontal, y que cambia abruptamente a 80° cerca de la intersección con el pedúnculo caudal. Perfil ventral recto o ligeramente convexo, forma un ángulo de 5° con la horizontal, cambia abruptamente a 45° entre la parte frontal de la base de la aleta anal y la intersección con el pedúnculo caudal; ambos perfiles dan al cuerpo del pez una apariencia cónica, haciendo muy conspicua la intersección con el pedúnculo caudal. Boca ligeramente inclinada hacia abajo, hocico corto, 35%–44% de LC. Aleta dorsal XV–XVI, 10–11, adelantada con respecto a la vertical con el borde caudal del opérculo branquial (intersectando entre el primer y tercer radios), deprimida, la aleta dorsal es corta. Rara vez se extiende más allá del tercio anterior de la aleta caudal. Aleta anal V, 8–9. Aletas pectorales asimétricas y redondeadas. Aleta caudal redondeada. Escamas en serie longitudinal, 29–33. Dientes anteriores distribuidos de forma regular, bien espaciados, cónicos, unicúspides, redondeados, fuertemente recurvados, y filosos, con la implantación erecta; un par de colmillos recurvados, bien desarrollados de color rojizo están presentes en la maxila superior, y un par menos desarrollados en la mandíbula inferior (Figura 15); 22 dientes

en la serie externa de la premaxillae; 6–8 dientes frontales, implantados de forma regular, espaciados, puntiagudos, caniniformes, con cuellos moderadamente fuertes; dientes laterales y posteriores pequeños, no caniniformes, implantados de forma irregular. Tres hileras en la mandíbula inferior y 3 hileras en el maxilar superior. Las hileras posteriores tienen dientes diminutos apenas visibles, implantados irregularmente. Placa faríngea inferior moderadamente gruesa y ancha, con indentación separada. Dos hileras de 8–9 molares gruesos y ligeramente pigmentados flanquean la línea media de la superficie oclusal (Figura 16). Estos incrementan caudalmente en tamaño y molarización. Los 4 molares más caudales son aplanados; todos los dientes de la placa, con excepción de las líneas a lo largo del margen posterior, cercano a los cuernos son agrandados o molariformes. Dieciocho dientes cónicos-aplanados y grandes a lo largo del margen posterior de la placa. El estómago es moderadamente sacular, con paredes robustas y resistentes y con pliegues longitudinales. Un ciego elástico, suave y alargado (longitud similar a la del estómago) se encuentra adherido a la sección anterodorsal del estómago. El intestino forma un patrón de espiral, en bucle medial doble; el lazo secundario se proyecta hacia afuera del observador y pasa por debajo del intestino. El peritoneo es uniformemente oscuro.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Región dorsal y cabeza rojizas, ligeramente más oscuras que el resto del cuerpo. Región ventral blanquecina o bronceada. Puntos oscuros y pequeños presentes a intervalos regulares en la región dorsal de la cabeza y el hocico hasta el borde anterior de la órbita del ojo y el lacrimal. Algunos puntos oscuros pueden estar presentes en la mitad inferior del cuerpo, alrededor o por delante de la aleta anal; la densidad de estos es muy baja. Los patrones en los flancos varían. Algunos ejemplares tienen 6 manchas oscuras en los flancos, por debajo de la línea lateral, incluyendo una marca visible en la base de la aleta caudal. Las aletas son de color canela opaco. La aleta dorsal tiene una mancha oscura en el centro que comienza en la 5ª espina y se extiende sobre la porción blanda, siguiendo el contorno dorsal (Figura 26).

COLORES EN VIVO. Verde oliva, con puntos pequeños en hocico y cabeza, especialmente en la región dorsal. Los puntos no se extienden más allá de la línea que separa la comisura de los labios y el borde ventral de la órbita. Muestran una marca roja en la axila detrás de la aleta pectoral. Las puntas de las aletas dorsal, caudal y anal son

de color rojo ladrillo y se extienden hacia el margen de la sección blanda. Muestran ya sea manchas oscuras y puntos distribuidos al azar, o patrones circunscritos a 6 bandas verticales parciales que pueden o no estar presentes.

LIBREA REPRODUCTIVA. La librea reproductiva muestra un oscurecimiento de la mitad posterior, a partir de la vertical con el extremo anterior de la aleta anal, pasando por las barras 1–4, que se fusionan; y del 3/4 anteroventral, desde el labio superior, pasando por el borde ventral de la órbita hasta la 6ª barra vertical más anterior. Las zonas pálidas incluyen el 1/4 anterodorsal y el 1/3 ventral del cuerpo, entre las barras verticales 5 y 6.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. *N. pratinus* es endémica del río El Salto, que corre a través de la Sierra La Colmena, aguas arriba de las cascadas de Micos, donde ocurren siete cascadas de 5 m de altura o más. Río arriba se ubica la localidad de El Naranjo, a 102 km al norte de Ciudad Valles en el límite estatal entre Tamaulipas y San Luis Potosí. A dos kilómetros de El Naranjo hay una serie de cascadas, entre ellas "El Salto", que tiene 70 m de altura, y "El Meco", que tiene 35 m de altura. Ambas estructuras están habitadas por *N. pratinus* (Figura 27).



Figura 27. Río El Salto, aguas arriba de las cascadas de Micos, San Luis Potosí.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. *N. pratinus* comparte hábitat en la cuenca baja del río El Salto con *H. carpintis* y con *Astyanax mexicanus*; y con *Xiphophorus nezahualcoyotl* y *Poecilia mexicana* entre otras especies de peces en las partes más altas del río.

NOMBRE COMÚN. Mojarra caracolera verde, Green Cichlid.

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. Actualmente considerado como *C. labridens* por la NOM-059-ECOL-2010 y la Lista Roja de la IUCN de Especies Amenazadas de 2009. Por lo tanto, en peligro de extinción según la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010 y de acuerdo con la Lista Roja de la IUCN de Especies Amenazadas de 2009.

ETIMOLOGÍA. De la palabra latina que significa "verde", que describe su color verdoso.

OBSERVACIONES. El análisis del gen mitocondrial *CoxI* recobró una tasa de divergencia promedio (4.55%, 4.12%, 1.05% y 2.83%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *CoxI* entre *N. pratinus* n. sp. y *N. bartoni*, *N. labridens*, *N. pame* n. sp., *N. pantostictus* y *N. steindachneri* respectivamente (Tabla XXXVIII).

7.16.5 *Nosferatu pame* n. sp. (ANEXOS, Tablas XLII y XLIII).



Figura 28. *Nosferatu pame* n. sp.



Figura 29. Holotipo. UANL 19213 *Nosferatu pame* n. sp.

HOLOTIPO. UANL 19213 (1:93.2 mm LP, macho adulto), río Tamasopo, San Luis Potosí, México. Lat. 22.51666667, Long. -99.65, 393 msnm, MMB, 08 Marzo 2006.

PARATIPOS. Veinte y ocho ejemplares, 71.5–112.3 mm SL. San Luis Potosí: 17436 UANL (13:71.5–112.3 mm LP), mismos datos que holotipo; UANL 17506 (14:76.8–93.2 mm LP), Tamasopo, Lat. 21,94605, Long. -99.40056667, 388 msnm, MMB, 28 de Junio 2006.

DIAGNÓSTICO. Se distingue por la combinación de los siguientes caracteres: contorno predorsal gradual y agudo, no—cóncavo frente al ojo; contorno dorsal y

ventral recto a moderadamente convexo, ligeramente inclinado; la intersección con el pedúnculo caudal es poco notoria. Boca ligeramente inclinada hacia abajo. En vivo el color de fondo es caqui; hocico, cabeza y cubierta de las branquias densamente salpicadas con puntos diminutos que se extienden caudalmente hasta la región de la nuca y la base de la aleta dorsal (Figura 28). Diámetro del ojo pequeño (media 23%, DE 1%), hocico largo (media 39%, DE 2%), mejillas poco profundas (media de 29%, 2% DE) (todos en LC). Placa faríngea inferior robusta mucho más ancha que larga, con cuernos cortos e indentada con fuertes molares ligeramente pigmentados. 2 hileras de 6–7 molares centrales flanquean la línea media de la superficie oclusal, los 3 más caudales son grandes y robustos (Figura 16). Las funciones lineares de clasificación que permiten discriminar morfométricamente a *N. pame* n. sp. de *N. pantostictus* y *N. pratinus* n. sp., así como las tasas de clasificación se presentan en las Tablas XXXIII y XXXIV.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros > 71.5 mm SL. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XXXIII y XXXIV. Cuerpo alargado, altura máxima 39%–43%, cabeza larga, 34%–41%, pedúnculo caudal poco profundo, 13%–15% (todos en LP). Joroba nucal ausente, contorno predorsal gradual y agudo, no—cóncavo frente al ojo. Contornos dorsal y ventral rectos, moderadamente convexos con pendiente moderada. Intersección con el pedúnculo caudal poco notoria; boca ligeramente inclinada hacia abajo. Mandíbulas iguales en tamaño o superior ligeramente protuberante (retrognata) en algunos individuos. Aletas pectorales asimétricas y redondeadas; aleta caudal redonda. Aleta dorsal XVI–XVII, 10–11, adelantada con respecto al borde caudal del opérculo branquial (intersectándola entre el primer y tercer radios), deprimida, la aleta dorsal es corta. Rara vez se extiende más allá del tercio anterior de la aleta caudal. Aleta anal V, 8–9. Escamas en serie longitudinal, 30–33. Dientes anteriores implantados con regularidad, bien espaciados, cónicos, unicúspides, redondeados, fuertemente recurvados y filosos con implantación erecta; un par de colmillos recurvados, de color rojizo, bien desarrollados están presentes en la maxila superior, y un segundo par menos desarrollado en la mandíbula inferior; 19 dientes en la serie externa de la premaxila, 6–8 dientes frontales implantados de forma regular, puntiagudos, caniniformes y con cuellos moderadamente fuertes; dientes laterales y posteriores pequeños, no—caniniformes,

espaciados e implantados de forma irregular. 2–3 hileras de dientes en la mandíbula inferior y 2–3 hileras en la maxila superior, las hileras posteriores apenas son visibles, con dientes diminutos, implantados de forma irregular. Placa faríngea inferior robusta, mucho más ancha que larga con cuernos cortos; molares grandes y ligeramente pigmentados. 2 hileras centrales de 6–7 molares flanquean la línea media de la superficie occlusal, los 3 más caudales son grandes y robustos (Figura 16). 19 dientes cónicos—aplanados y grandes a lo largo del margen posterior de la placa. El estómago es moderadamente sacular (19.8% de LP) con paredes resistentes y pliegues longitudinales. Un ciego elástico, suave, alargado (32.6% de LP) se encuentra adherido al estómago por la sección anterodorsal. El Intestino forma un patrón de espiral en bucle doble medial; el lazo secundario se proyecta hacia fuera del observador y pasa por debajo del intestino. El peritoneo es uniformemente muy oscuro.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Región dorsal y cabeza color marrón claro. Puntos oscuros y pequeños salpican la cabeza, hocico y opérculos a intervalos regulares, extendiéndose sobre la región de la nuca hasta la XVIII o XIX espina de la aleta dorsal. Algunos ejemplares tienen puntos muy espaciados a intervalos irregulares sobre los flancos. Las marcas y patrones en los flancos varían. La mayoría de los especímenes tienen 6–9 marcas visibles sobre los flancos debajo de la línea lateral, incluyendo una mancha oscura en la base de la aleta caudal; las aletas son del mismo color que el cuerpo, opacas. La sección blanda de la aleta dorsal tiene una mancha formada por una serie de puntos inter-radiales, dispuestos en líneas horizontales que siguen el contorno dorsal (Figura 29).

COLOR EN VIVO. El color base es caqui. El hocico y la cabeza, incluyendo el opérculo branquial están fuertemente salpicados de puntos diminutos que se extienden caudalmente hasta la región nugal y la base de la aleta dorsal. Muestran una una marca roja en la axila de la aleta pectoral. Las aletas dorsal, caudal y anal tienen rojo en el margen de la sección espinosa y en las secciones blandas. Manchas oscuras, puntos y patrones variables se circunscriben a 6 bandas verticales parciales, que pueden o no estar visibles (Figura 28).

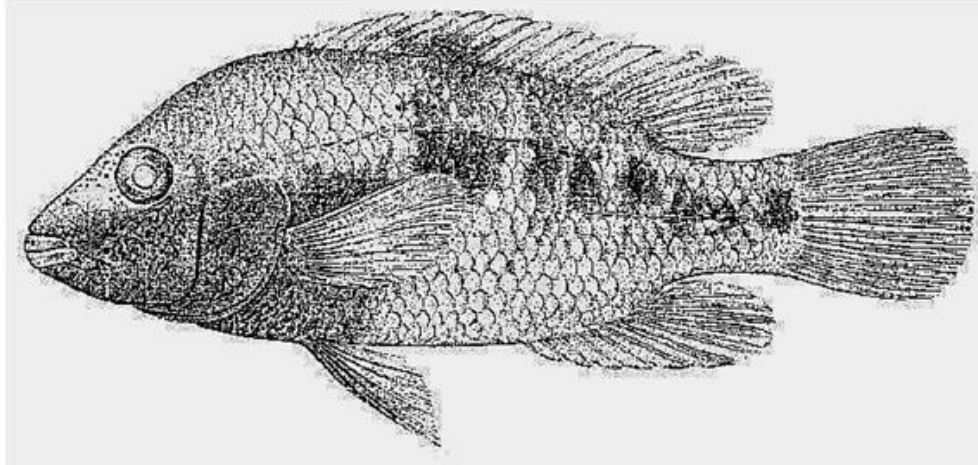


Figura 30. *Herichthys pame* n. sp. del río Tamasopo, UMMZ 198798, hembra en librea reproductiva, 89.00 mm LP, colectada el 29 de enero de 1976. Dibujo por Mark Orsen en Taylor y Miller (1983).

LIBREA REPRODUCTIVA. La librea reproductiva muestra oscurecimiento de las mitades caudo—posterior y ventroanterior, a partir de la punta del hocico en su parte dorsal, incluyendo el labio superior, pasando por el borde ventral de la órbita del ojo, a través del opérculo y el pecho. La parte oscura anterior se fusiona con la zona oscura en la mitad dorso—caudal del flanco. El área oscura caudal sigue el contorno dorsal, comenzando en la vertical con el punto medio de la base de la aleta dorsal, y es interrumpido por una zona pálida triangular a mediación entre los orígenes de la aleta ventral y anal, subiendo en sentido caudal por el costado a 75° con respecto de la horizontal, y bajando en 45° hasta el extremo posterior de la base de la aleta anal (Figura 30).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Rama principal, y afluentes del río Gallinas, incluyendo Tamasopo, Ojo Frío y Agua Buena, aguas arriba de la cascada de Tamul.



Figura 31. Hábitat de *N. pame* n. sp. en Tamasopo, S.L.P.

HÁBITAT Y ASOCIADOS. El hábitat se caracteriza por contener aguas claras con dureza por encima de 100° dH y pH entre 7.8 y 8.3 con un sustrato rocoso. Comparte hábitat con *N. tamasopoensis*, *N. steindachneri*, *Xiphophorus montezumae* y *Gambusia panuco* entre otras especies de peces (Artigas-Azas, 1993). El contenido gástrico estuvo conformado por detritus (5%), algas filamentosas (20%), caracoles (70%), y material no identificado (5%) (Figura 31).

NOMBRE COMÚN. Mojarra blanca caracolera

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. Actualmente considerado como *N. labridens* y en peligro de extinción por la NOM-059-ECOL-2001 y la Lista Roja de la IUCN de Especies Amenazadas de 2009.

ETIMOLOGÍA. El nombre se refiere a la gente de Pame, que se llama a sí misma xi'úi (o sus variantes locales) que significa indígena. El territorio xi'úi incluye 5 municipios del estado de San Luis Potosí: Ciudad del Maíz, Alaquines, Rayón, Santa Catarina y Tamasopo de donde la especie es endémica.

OBSERVACIONES. Taylor y Miller, (1983) consideran *N. pame* n. sp. como una variante geográfica de *N. labridens*. En la figura 4 de su escrito (Figura 30), la

ilustración de *N. pame* se menciona como: *C. labridens* de río Tamasopo, justo al norte de Tamasopo.

Hulsey, *et al.* (2004) reportan un clado que comprende a *N. pame* n. sp. de río Tamasopo, *N. steindachneri* y *N. pantostictus* de los ríos Tamesí y Tigre como clado hermano de otro que comprende a *N. labridens* y a *N. bartoni*, ambos de la Media Luna.

El análisis del gen mitocondrial *CoxI* recobró una tasa de divergencia promedio (4.42%, 3.85%, 2.18%, 1.05% y 0.87%) *Dp*=distancia sin corregir en el gen mitocondrial *CoxI* entre *N. pame* n. sp. y *N. bartoni*, *N. labridens*, *N. pantostictus*, *N. pratinus* n. sp. y *N. steindachneri* respectivamente (Tabla XXXVIII).

7.16.6. *Nosferatu molango* n sp. (ANEXOS, Tablas XLII y XLIII)



Figura 32. *Nosferatu molango* n sp.



Figura 33. Holotipo. UANL 10214 *Nosferatu molango* n. sp.

HOLOTIPO. UANL 10214 (1:108.9 mm LP, macho adulto), Laguna Azteca, Hidalgo, México, Lat. 20.80388333, Long. -98.74801667, 1274 msnm, MMB, 30 de Junio 2006.

PARATIPOS. Veintidós ejemplares, 83–108.9 mm LP. Hidalgo: 17.510 UANL (22:83–108.9 mm LP), mismos datos que holotipo.

DIAGNÓSTICO. Se distingue por la placa faríngea inferior angosta (un poco más ancha que larga) con 2 hileras conformadas por 8–9 molares de tamaño mediano, ligeramente pigmentados flanqueando la línea media de la superficie occlusal (Figura 16); y 11–13 dientes cónicos no-agrandados a lo largo del margen posterior. Se distingue por la combinación de los siguientes caracteres: contorno predorsal profundo y no agudo, no cóncavo frente al ojo, cabeza corta (media 35%, DE 3%), distancia del rostro al origen de la aleta pectoral (media 33%, DE 1%), pedúnculo caudal corto (media 15%,

DE 1%) y profundo (media 16%, DE 1%), distancia del origen de la aleta anal a base hipural (media 40%, DE 1%); ancho preorbital (media 30%, DE 3%); ojo pequeño (media 21%, DE 2%). Peritoneo uniformemente muy oscuro. Las funciones lineares de clasificación que permiten discriminar morfométricamente a *N. molango* n. sp. de *N. pame* n. sp., *N. pantostictus*, *N. labridens* y *N. pratinus* n. sp., así como las tasas de clasificación se presentan en las Tablas XXVIII y XXXI.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros > 83 mm LP. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XXXIII y XXXIV. Cuerpo alargado; altura máxima 39%–43% en LP, cabeza corta 33%–45%, ancho en preorbital 21%–34%, hocico largo 31%–44%, mejillas profundas 24%–35%, y ojos pequeños 16%–23% (todos en LC), pedúnculo caudal corto, 14%–16% y profundo, 15%–18%. Distancia entre el origen de la aleta anal a la base hipural larga, 38%–42% (todos en LP). Contorno predorsal profundo y no agudo, no—cóncavo frente a los ojos. Mandíbulas de longitud igual (isógnata). Frente poco conspicua, joroba nugal ausente. Boca terminal; contornos dorsal y ventral rectos a moderadamente convexos, con pendiente moderada que cambia abruptamente en sentido caudal: el perfil dorsal forma abruptamente un ángulo de 30° con la horizontal entre la base de la aleta dorsal y la intersección con el pedúnculo caudal; perfil ventral forma abruptamente un ángulo de 45° con la horizontal entre la mitad caudal de la base de la aleta anal blanda y la intersección con el pedúnculo caudal. Aleta dorsal XVI–XVIII, 10–11, adelantada con respecto al borde caudal del opérculo branquial (intersectándola entre el primer y tercer radios), deprimida la aleta dorsal es corta, rara vez se extiende más allá del tercio anterior de la aleta caudal. Aleta anal V–VII, 8–10. Aletas pectorales asimétricas y redondeadas. Aleta caudal truncal a subtruncada. Escamas en serie longitudinal, 29–34. Dientes anteriores implantados con regularidad, bien espaciados, cónicos, unicúspides, redondeados, fuertemente recurvados, y filosos, con implantación erecta; un par de colmillos recurvados, de color rojizo, bien desarrollados están presentes en la maxila superior, y un segundo par de menor tamaño en el la mandíbula inferior; 14 dientes en la serie externa de la premaxilla, 6–8 dientes frontales implantados de forma regular, puntiagudos, caniniformes y con cuellos moderadamente fuertes; dientes laterales y posteriores pequeños, no caniniformes, espaciados e implantados de forma irregular. 2

hileras de dientes en la mandíbula inferior y dos hileras en la maxila superior, las hileras posteriores apenas son visibles, con dientes diminutos, implantados de forma irregular. Placa faríngea inferior angosta (un poco más ancha que larga) con dientes muy espaciados. Dos hileras centrales de 8–9 molares de tamaño mediano, ligeramente pigmentados flanquean la línea media de la superficie oclusal (Figura 16). 11–13 dientes cónicos no agrandados a lo largo del margen posterior de la placa. El estómago es moderadamente sacular (19.09% de LP), con paredes resistentes y con pliegues longitudinales. Un ciego elástico, suave, alargado (31.5% de LP) se encuentra adherido al estómago por la sección antero-dorsal. El intestino forma un patrón de espiral en bucle medial doble; el lazo secundario se proyecta hacia fuera de observador y pasa por debajo del intestino. EL peritoneo es uniformemente muy oscuro.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Cabeza y región dorsal marrón claro. Flancos bronceados, vientre blanquecino. Cabeza, hocico y opérculos branquiales cubiertos de puntos pequeños y oscuros a intervalos regulares. Los bordes de las escamas dan una apariencia reticulada. Marcas variables. Algunos ejemplares tienen manchas oscuras espaciadas irregularmente sobre los flancos; otros tienen 8–9 marcas visibles por debajo de la línea lateral, incluyendo una marca conspicua en la región ventral de la aleta caudal. Algunos ejemplares muestran 6 barras separadas verticales que corresponden a cada mancha. Otros no muestran marcas. Todas las aletas son opacas, del mismo color que el cuerpo.

COLORES EN VIVO. Dorado claro, verde oliva en la región dorsal, muy claro en los flancos y vientre. Hocico y cabeza densamente cubiertos por puntos que se extienden caudalmente sobre el opérculo branquial y la región nuchal. Las escamas de los flancos están bordeadas por líneas oscuras en forma de diamante (bolsillos), más grueso en la mitad postero-ventral, dando a los flancos un aspecto reticulado. Muestran una marca roja en la axila, detrás de la aleta pectoral. Las aletas dorsal y caudal son del mismo color que el cuerpo, con cuatro líneas de puntos rojos que se extienden hasta las secciones blandas y son visibles sobre las membranas inter-radiales. La punta de la aleta caudal es rojiza.

LIBREA REPRODUCTIVA. La coloración de apareamiento consiste en un oscurecimiento de las cuatro bandas posteriores verticales del medio caudal, así como

secciones (incluyendo la región dorsal) de la 5a y 6a barras, incluyendo tres cuartos anterioventrales del hocico (incluyendo el labio superior), pasando por el borde ventral XI. Amplias zonas en la región posteroventral son de color pálido, especialmente sobre el flanco medio, separando la región oscura en dos secciones (Figuras 32 y 33).



Figura 34. Laguna Azteca en Molango, Hidalgo, hábitat de *N. molango*.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Cuenca del río Moctezuma, en la cabecera del río Pánuco, en Laguna Azteca, 6 km al norte de Molango, Hidalgo (20° 48'N, 98° 45' W, 1280 msnm), en un lago caliente monomítico anóxico con hipolimnion grueso y pH ácido, que lo hacen un sistema sistema eutrófico (Díaz-Pardo *et al.* 2002), y posiblemente en el río Santa María, río Venados y río Amasa en los estados de Querétaro e Hidalgo.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. Laguna Azteca (Figura 34) tiene una profundidad de 16 m, transparencia de 1-3 m, temperatura superficial de 16–27° C, y pH superficial de 7–8. No se encuentra simpátrica con otros Cíclidos. La historia natural de la especie fue extensamente estudiada por Díaz-Pardo *et al.* (2002). Tilapias, *Micropterus salmoides* y *Lepomis sp.* fueron introducidas y están teniendo un efecto

devastador sobre *N. Molango*. El contenido gástrico estaba conformado por algas filamentosas.

NOMBRE COMÚN. Mojarra Azteca.

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. Actualmente considerado *N. labridens* y en peligro de extinción por la NOM-059-ECOL-2001 y la Lista Roja de la IUCN de Especies Amenazadas de 2009. Laguna Azteca se ha visto gravemente afectada por la introducción de la lobina negra (*Micropteros salmoides*) y el pez sol (*Lepomis spp.*), que ponen en peligro la viabilidad de toda la población de *N. Molango*.

ETIMOLOGÍA. El nombre se refiere al municipio en el estado de Hidalgo donde se encuentra la Laguna Azteca. Molango se deriva de la lengua Náhuatl.

OBSERVACIONES. Díaz-Pardo *et al.* (2002) consideran *N. molango* una variante geográfica de *N. labridens*. Dicho autor estudió extensamente su comportamiento trófico, así como su historia natural. Las poblaciones de *N. molango* podrían corresponder con un fenómeno de contacto secundario, o introgresion reciente, debido a que al parecer encontramos un ejemplar de *Nosferatu*, dentro del género *Herichthys*, por lo tanto sería necesario para poder esclarecer la correspondencia evolutiva hacer un análisis molecular incluyendo marcadores nucleares y mitocondriales.

7.16.7. *Nosferatu steindachneri* (Jordan y Snyder, 1900)



Figura 35. *Nosferatu steindachneri* (Jordan y Snyder, 1900)

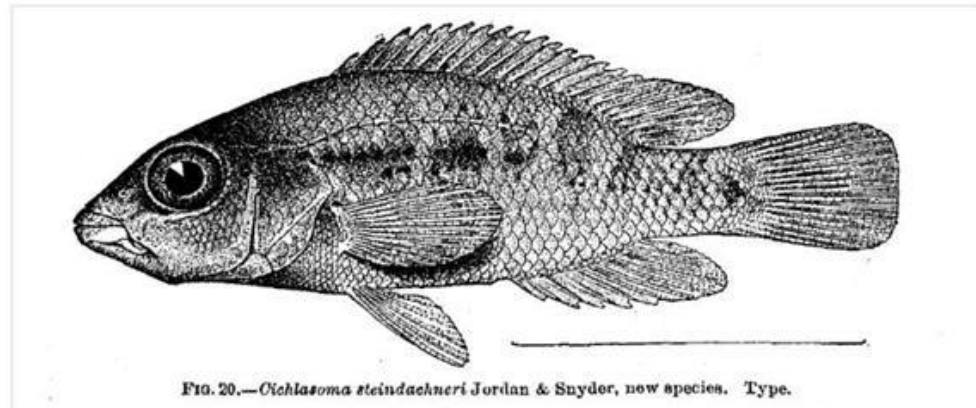


Figura 36. *Nosferatu steindachneri*, Holotipo, CAS (SU) 6164, 61 mm LT, del Río Verde en Rascón.

HOLOTIPO. SU 6164 (1:61 mm SL, peces jóvenes) Rio Verde, Rascón Río, San Luis Potosí, México, D. S. Jordan y J. O. Snyder, 24 de Enero de 1899.



Figura 37. *Nosferatu steindachneri* UANL 17437

MATERIAL EXAMINADO. Dos especímenes, 100.4–154.7 mm LP. San Luis Potosí: 17437 UANL (2:100.4–154.7 mm LP), Tamasopo, San Luis Potosí, México, Lat. 22.51666667, Long. -99.65, 393 msnm, MMB, 08 Marzo 2006.

DIAGNÓSTICO. Muy alargado. Contorno predorsal agudo. Estómago sacular (14.26% de LP), con paredes robustas y pliegues longitudinales. Un ciego elástico suave

y corto (11.9% del LP) se encuentra adherido a la sección anterodorsal del estómago. El intestino forma un patrón sencillo, acortado en forma de S. Placa faríngea inferior angosta (un poco más ancha que larga), con dentición muy espaciada. Dos hileras de 6–7 dientes cónicos, pequeños, ligeramente pigmentados flanquean la línea media de la superficie oclusal, los dos dientes más caudales son recios (Figura 16). 18 dientes angostos, cónicos, espaciados irregularmente que se curvan hacia el frente, decrecientes lateralmente en tamaño a lo largo del margen posterior. Se distingue por la combinación de los siguientes caracteres: Una sola hilera de dientes en las mandíbulas superior e inferior; en algunos ejemplares la mandíbula inferior se extiende más allá de la mandíbula superior (prognatismo).

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros > 100.4 mm LP. Cuerpo muy alargado, contorno predorsal agudo, ligeramente a no—cóncavo frente al ojo, frente no pronunciada; joroba nugal ausente (Figuras 35, 36 y 37). Contorno dorsal y ventral rectos a moderadamente convexos, con pendiente moderada; boca terminal; en algunos ejemplares la mandíbula inferior se extiende más allá de la maxila superior (prognatismo). Aletas dorsal XV–XVI, 9–10, adelantada con respecto a la vertical con el borde caudal del opérculo branquial (intersectando entre el primer y tercer radios), deprimida, la aleta dorsal es corta. Rara vez se extiende más allá del tercio anterior de la aleta caudal. Aleta anal V, 9. Escamas en serie longitudinal 28–31. Dientes anteriores distribuidos de forma regular, bien espaciados, cónicos, unicúspides, redondeados, fuertemente recurvados, y filosos, con la implantación erecta; un par de colmillos recurvados, bien desarrollados en la maxila superior y un par menos desarrollos en la mandíbula inferior; 28 dientes en la serie externa externa de la premaxillae, 5–6 dientes frontales, implantados de forma regular, puntiagudos, caniniformes, con cuellos moderadamente fuertes; dientes laterales posteriores pequeños, no-caniniformes, implantados de forma irregular. Una sola hilera en la mandíbula inferior y una sola hilera en el maxilar superior. Placa faríngea inferior angosta (un poco más ancha que larga), con indentación muy separada. Dos hileras de 6–7 dientes cónicos, pequeños, ligeramente pigmentados flanquean la línea media de la superficie oclusal, los dos dientes más caudales son recios (Figura 16). 18 dientes angostos, cónicos, espaciados irregularmente que se curvan hacia el frente, decrecientes

lateralmente en tamaño a lo largo del margen posterior. El estómago es sacular (14.26% de LP), con paredes robustas y con pliegues longitudinales. Un ciego elástico suave y corto (11.9% del SL) se encuentra adherido a la sección anterodorsal del estómago. El Intestino forma un patrón sencillo, acortado en forma de S. Peritoneo ligeramente pigmentado.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Marrón claro y blanquecino, sobre todo sobre la mitad ventral. Hocico más oscuro en la región predorsal y alrededor de la órbita del ojo. Los puntos que se observan en vivo, se borran con la edad y no son visibles en el alcohol. 6 manchas verticales poco visibles en los flancos, incluyendo una marca visible en la base de la aleta caudal. Aletas opacas y claras. Patrones de los flancos abigarrados con puntos oscuros, dispersos sobre el medio dorsal y el pedúnculo caudal (Figura 37).

COLORES EN VIVO. Amarillo olivo, muy vivo, en algunos ejemplares, y a veces muy pálido, casi blanquecino en otros, numerosos puntos finos y oscuros salpican los flancos y la región dorsal de la cabeza. Muestran una marca roja en la axila de la aleta pectoral. Los siguientes datos provienen de Artigas-Azas, (2006): "Iris amarillo. Una barra de color negro irregular se extiende justo por detrás de la órbita del ojo hasta la terminación del pedúnculo caudal, donde termina en una mancha negra; se observan manchas oscuras dispersas entre la línea lateral y la base de la aleta dorsal, y en el pedúnculo caudal." "Las aletas son translúcidas, con un borde de color amarillo en la porción dorsal y anterior de la aleta anal, y algo de verde azulado en la parte anterior de las aletas anal y pélvica".

LIBREA REPRODUCTIVA. Se obtuvieron pocos detalles acerca de la librea reproductiva. La coloración de cría es típica del agregado de especies, pero casi imperceptible.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Se trata de una especie muy rara, endémica de río Gallinas en Tamasopo y el río Frío, tributario del río Santa María, río arriba de Rascón, incluyendo los ríos Tamasopo, Agua Buena, y Ojo Frío. Se encuentra ausente en el río Tamasopo aguas arriba de la cascada.

HÁBITAT Y SUS ASOCIADOS. El hábitat se caracteriza por contener aguas claras y duras, pH 7.8–8.3 sobre un sustrato rocoso. Comparte su hábitat con *H. tamasopoensis*, *N. pame* n. sp., *Xiphophorus montezumae* y *Gambusia panuco* entre

otras especies de peces. *N. steindachneri* prefiere las pozas en los ríos de corriente rápida con vegetación acuática y ribereña; por lo general debajo de pequeñas cascadas. *N. steindachneri* es una especie piscívora que se alimenta principalmente del pez *Astyanax mexicanus*.

NOMBRE COMÚN: Mojarra de Steindachner, Mojarra del Tamasopo.

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. En Peligro según la NOM 059 SEMARNAT 2010 y vulnerable según la IUCN de 2009.

OBSERVACIONES: *N. steindachneri* es una especie rara. Durante años, fue confundido con *N. labridens*. Las descripciones de Jordan y Snyder (1899) de *N. steindachneri* mencionan las localidades de Forlón, Valles y Rascón; y se basan en una combinación de *N. steindachneri* y *N. pame* n. sp.: “La longitud total del ejemplar tipo es 61 mm. Los ejemplares más pequeños, que miden alrededor de 43 mm, tienen el cuerpo algo más profundo y la cabeza más corta. Las bandas verticales de color en la mitad posterior son mas marcadas en los ejemplares jóvenes”. El dibujo mostrado por Jordan y Snyder (Fig. 20, página 142), Meek (Fig. 67, página 211) y Taylor y Miller (1983) corresponde al *N. steindachneri* tipo SU 6164 (Figura 36). Regan (1906-1908) establece Mexico, río Pánuco y sus afluentes como intervalo de distribución. Su relato coincide casi con cualquier especie dentro de *Nosferatu*. Las anotaciones de Álvarez (1970) en general coinciden con las mías, aunque en su narrativa lo describe con "quijadas de igual tamaño", que es el caso para sólo algunos ejemplares, en particular los de menor tamaño.

Hulsey *et al.* (2004) recuperaron a *N. steindachneri* de río Gallinas, San Luis Potosí y río Tamasopo, San Luis Potosí como taxón hermano de *N. pame* n. sp. del río Tamasopo.

El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio (4.52%, 4.05%, 0.87%, 2.63% y 0.32%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre *N. steindachneri* y *N. bartoni*, *N. labridens*, *N. pame* n. sp., *N. pantostictus*, *H pratinus* n. sp. y respectivamente. (Tabla XXXVIII).

La historia natural y el comportamiento de *N. steindachneri* fue estudiada en detalle por Artigas-Azas (2006).

7.16.8. *Nosferatu bartoni* (Bean, 1892)

La siguiente descripción se basa en una revisión de la literatura, así como en observaciones de ejemplares vivos, tanto en acuarios como en la naturaleza.



Figura 38. *Nosferatu bartoni* (Bean, 1892).

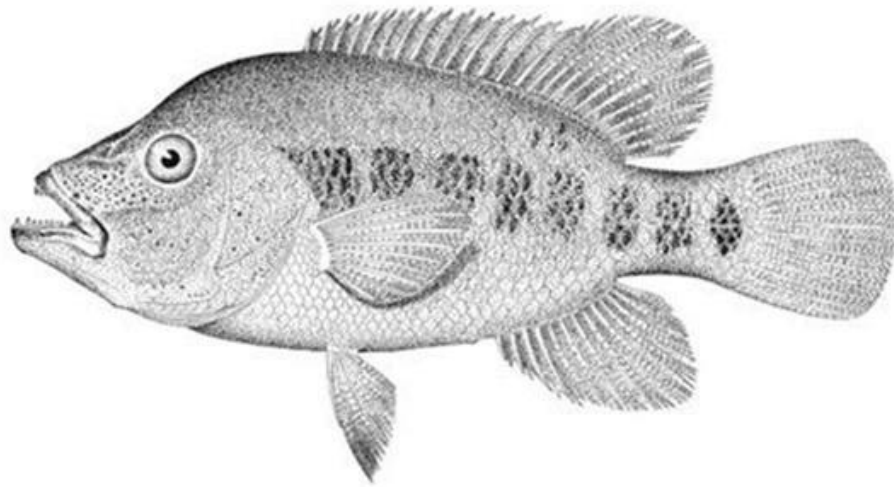


Figura 39. Tipo USNM 43765. Dibujo por AH Baldwin que se muestra en el trabajo de Meek de *Nosferatu bartoni* (Fig. 68, página 212).

LECTOTIPO. USNM 43765 Hauzteca (=Huasteca) Potosina, N. San Luis Potosí State, Mexico.

PARALECTOTIPOS. USNM 43765 (3 de 4) Hauzteca (=Huasteca) Potosina, N. San Luis Potosí State, Mexico.

DIAGNÓSTICO. Ausencia de marca color rojo-púrpura en la axila de la aleta pectoral. Librea reproductiva con pigmentación oscura en el 2/3 ventral, y pálida sobre el 1/3 dorsal; 9–12 dientes cónicos flanquean la línea media de la superficie oclusal de la placa faríngea inferior (Figura 40). Aleta dorsal XIV–XV, 11. Además, se distingue de todas las demás especies del género por una combinación de los siguientes caracteres: aleta dorsal XIV–XV, 11; aleta anal IV, 9. Mandíbulas inferior y superior del mismo tamaño, o la mandíbula inferior ligeramente proyectada sobre la mandíbula superior. Aletas pélvicas cortas, no alcanzan el origen de la aleta anal y no se extienden más allá de la aleta pectoral.

DESCRIPCIÓN. Contorno predorsal alto, inclinado, y aplanado en la parte frontal, formando una depresión angular frente al ojo. Frente prominente. Los machos adultos desarrollan joroba nugal. Mandíbulas inferior y superior iguales en tamaño, o la mandíbula inferior ligeramente saliente sobre la mandíbula superior. Álvarez (1970) menciona diámetro del ojo 4.5–5.5 veces LC. Altura máxima del cuerpo 2.3 y 2.7 veces LC. Las aletas dorsales XIV–XV, 11; aleta anal IV, 9, raramente V, 9 (Miller *et al.*, 2005) Escamas en serie longitudinal 34. 9–12 dientes cónicos flanquean la línea media de la superficie oclusal de la placa faríngea inferior; aletas pélvicas cortas, no alcanzan el origen de la aleta anal y no se extienden más allá de la aleta pectoral (Miller *et al.*, 2005). Un par de colmillos centrales recurvados están presentes en la maxila superior, y un segundo par menos desarrollado en la mandíbula inferior. Aleta caudal subtruncada.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. No se examinó material en alcohol.

COLOR EN VIVO. Coloración Base gris a marrón. Una línea horizontal de manchas negras se extiende justo desde atrás del ojo hasta una mancha prominente negra en la base de la aleta caudal (Figura 38).

LIBREA REPRODUCTIVA. Se distingue de todos los demás miembros del género por mostrar una sección oscura en la 3/4 ventral y una coloración pálida en el 1/4 dorsal.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Alto Río Verde y Media Luna a altitudes de entre los 1000 msnm y los 1100 msnm.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. La especie se encuentra simpátrica con *N. labridens* y *N. Carpintis*. Esta última fue trasfaunada en el sistema de la Media Luna.

NOMBRE COMÚN. Mojarra bicolor, Mojarra de Barton.

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. Amenazado de acuerdo a la NOM059 SEMARNAT 2010 y vulnerable según la lista roja de especies amenazadas de 2009.

OBSERVACIONES. *N. bartoni* fue descrito como *Acara bartoni* por Bean en (1892). Meek (1904) considera a *N. labridens* un sinónimo. La descripción de Meek parece estar basada en una combinación de 3 o más especies, probablemente *N. bartoni*, *N. labridens* y *N. pantostictus*, según lo sugerido por el "costado de la cabeza por lo general con pequeños puntos oscuros", un rasgo común en las últimas 2 especies. Sin embargo, el dibujo de AH Baldwin que se muestra en el trabajo de Meek (Fig. 68, página 212) es de *N. bartoni* del tipo USNM 43765 (Figura 39). La narrativa de Regan (1906–1908) sobre *N. bartoni* coincide casi con cualquier *Nosferatu* spp. en base a los rasgos morfométricos propuestos, sin embargo, la "mandíbula inferior ligeramente saliente" (prognata) y "coloración como en *N. steindachneri*" aparentemente se refieren a *N. bartoni*, y posiblemente al dibujo por AH Baldwin.

Con base en el ADN mitocondrial, Concheiro-Pérez *et al.* (2006) recuperaron a *N. bartoni* de la Media Luna y *N. bartoni* de Río Verde como taxón hermano de un clado que comprende *N. pame* n. sp. de río Frío y *N. pame* n. sp. de río Tamasopo. Hulsey *et al.* (2004) recuperaron a *N. bartoni* de la Media Luna como taxón hermano de *N. labridens* de Media Luna.

El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio (1.14%, 4.42%, 3.87%, 4.55% y 4.52%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre *N. bartoni*, y *N. labridens*, *N. pame* n. sp., *N. pantostictus*, *H pratinus* n. sp. y *H steindachneri* respectivamente (Tabla XXXVIII).

7.17. Género *Herichthys* Baird y Girard, 1854

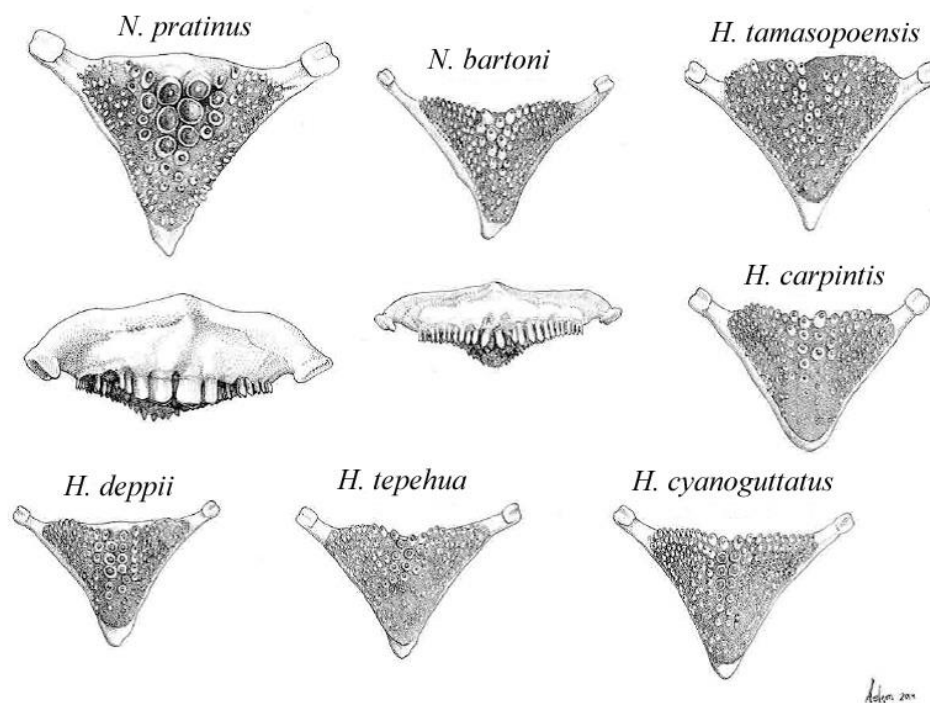


Figura 40. Los dibujos por Aslam Narváez-Parra muestran las caras occlusal y caudal de la placa faríngea inferiores en *Nosferatu bartoni* y *N. pratinus*, así como la cara occlusal de la placa faríngea inferior en *Herichthys tamasopoensis*, *H. carpintis*, *H. cyanoguttatus*, *H. tepehua* n. sp., y *H. deppii*.

ESPECIE TIPO. *Herichthys cyanoguttatus* Baird y Girard, 1854.

DIAGNÓSTICO. Difiere del nuevo género *Nosferatu* en que la marca roja / púrpura en la axila de la aleta pectoral está ausente, y la aleta dorsal deprimida alcanza más allá de la tercio frontal de la aleta caudal (para comparativos en las medidas, ver *Nosferatu* nuevo género en la sección anterior). El género se distingue de la mayoría de los otros géneros Heroines por los siguientes sinapomorfias: Muestra seis a siete barras verticales en los flancos que llevan una serie de manchas oscuras debajo de la línea lateral. La coloración de cría consiste en el oscurecimiento de la mitad posterior, y zonas anterioventrales que no se extienden por encima de las fosas nasales, ni de la serie opercular, ni de aletas pectorales. Los dientes anteriores están muy próximos entre sí, tienen forma de espátula, cincel, bicúspides o débilmente bicúspides, o una mezcla de bicúspides y cónicos romos, con una curvatura recta e indiferenciada de longitud en las mandíbulas superior e inferior (Figura 15), excepto en *H. minckleyi*.

DESCRIPCIÓN. Profundidad del cuerpo 40 % –51 % (media 45 %, DE 2 %), escamas ctenoides. Aleta dorsal XIV–XVII (moda XVI, frecuencia 15 %) 9–12 (moda 11, frecuencia 15 %); aleta anal IV–VII (moda VI, frecuencia 19 %); 6–10 (moda 8, frecuencia 16 %); radios pectorales 13–15 (moda 14, frecuencia 26 %). Dientes con forma de espátula, bicúspides o débilmente bicúspides; indiferenciados en longitud, en las mandíbulas superior e inferior. Aleta dorsal que se extiende más allá del tercio frontal de la aleta caudal.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Los ríos de la vertiente atlántica de México y Texas, al norte de PDM, incluyendo Santa Ana, Misantla, Nautla, Solteros, Tecolutla, Tenixtepec, Cazones, Pantepec, Pánuco, Soto la Marina, San Fernando, Bajo río Bravo; ausente en el río Conchos; Cuatro Ciénegas, y el río Nueces en Texas.

COMPOSICIÓN DE ESPECIES. Siete especies: *H. deppii*, *H. tepehua* n. sp., *H. carpintis*, *H. tamasopoensis*, *H. cyanoguttatus*, *H. teporatus* y *H. minckleyi*.

OBSERVACIONES. Las reconstrucciones filogenéticas exhiben una resolución pobre entre las especies. Ninguna de las especies de *Herichthys* fue recuperada como monofilética. Se detectaron 11 haplotipos *cox1* exclusivos del género: H1, H2, H3, H4, H8, H9, H10, H11, H15, H16, y H17.

7.17.1. Linajes del sur de la Sierra Tantima

Las poblaciones de *Herichthys* que habitan al sur de la Sierra de Otontepec o Tantima, en las cuencas de los ríos Pantepec, Cazones, Tenixtepec, Tecolutla y Solteros carecen de puntos o perlas iridiscentes (Figuras 4 y 5).

7.17.1.1. *Herichthys* [supraespecie: *deppii*] Nov. (ANEXOS, Tablas XLIV, XLVI, XLVII y XLVIII).

ESPECIE TIPO. *Herichthys deppii* (Heckel, 1840)

DIAGNÓISIS. Se diferencia de *H.* [supraespecie: *cyanoguttatus*] en que presenta patrones de coloración sólidos frente a patrones de coloración con puntos o perlas

iridiscentes. Se detectaron los haplotipos H2 (3%) y H3 (9%) que representan linajes divergentes exclusivos para *H. [deppii]*.

DESCRIPCIÓN. Dientes frontales en las mandíbulas delgados, truncados, bicúspides, o débilmente bicúspides; implantación erecta, con cuellos anchos y curvatura recta, indiferenciados en longitud en las mandíbulas superior e inferior, disminuyendo en tamaño caudalmente (Figura 15). Aleta dorsal larga. Deprimida se extiende posterior a la aleta caudal. La librea reproductiva se caracteriza por el oscurecimiento de la mitad caudal y el palidecimiento de la mitad frontal, exceptuando el vientre por debajo de la boca y de las aletas pectorales. En vivo carecen de una marca púrpura/roja en las axilas en la base de las aletas pectorales. Estómago sacular, carecen de ciego adherido a la sección anterodorsal. La librea reproductiva se caracteriza por el oscurecimiento de la mitad caudal y el palidecimiento de la mitad frontal, exceptuando el pecho y vientre por debajo de la altura de la boca y de las aletas pectorales.

ESPECIES. *Herichthys deppii* y *H. tepehua* n. sp.

DISTRIBUCIÓN. Vertiente atlántica de Veracruz y Puebla. Ríos Pantepec, Cazones, Tenixtepec, Tecolutla, Nautla y Misantla, así como sistema Solteros y probablemente el río Santa Ana.

7.17.1.2. *Herichthys [deppii] deppii* (Heckel, 1840) (ANEXOS, Tablas XLIV, XLVI, XLVII y XLVIII).



Figura 41. *Herichthys deppii* colectado en La Palmilla (Río Bobos), Veracruz.

SINONIMIAS. *Heros Montezuma* Heckel, 1840 (Eschmeyer y Fricke, 2011); *Heros geddesi* = *Herichthys geddesi* = *Cichlasoma geddesi* (Regan, 1905).

HOLOTIPO. El holotipo se extravió (Eschmeyer, W. N. y Fricke, R., 2011): NMW (lost) Río Misantla, Ver., F. Deppe 1824 (Miller, 2005).

NEOTIPO: Designado debido a la pérdida del holotipo y con el propósito de clarificar el estatus taxonómico y localidad tipo: UANL 20300 (1: 131 mm macho) La Palmilla (Río Bobos), Tlapacoyan, Ver. Lat. 20.0148167, Long. -97.1418333, masl 137, MMB, 20 Marzo 2006 (Figura 42).

SINTIPOS. BMNH 1880.4.7.40–45 (6) como *Herichthys geddesi* Regan, 1905; UMMZ un-cataloged male (1: 113.6 mm SL), Río Nautla en Martínez de la Torre, Ver., R. R. Miller; foto en (Miller *et al.*, 2005).



Figura 42. Neotipo UANL 20300, *Herichthys deppii*, La Palmilla (Río Bobos), Tlapacoyan, Ver.

MATERIAL EXAMINADO. 28 ejemplares 63.6–146.3 mm LP: UANL 17408 (1: 86.3 mm LP), La Palmilla (Río Bobos), Tlapacoyan, Ver. Lat. 20.0148167, long. - 97.1418333, masl 258, MMB, 26 Septiembre 2009; UANL 17458 (4: 63.6–131 mm LP), La Palmilla (Río Bobos), Tlapacoyan, Ver. Lat. 20.0148167, Long. -97.1418333, masl

137, MMB, 20 Marzo 2006; UANL 17493 (10: 72.07-146.3 mm LP), La Palmilla (Río Bobos), Lat. 20.0148167, Long. -97.1418333 masl. 258, MMM, 26 Junio 2006; UANL 17460 (7: 75.5-104.53 mm LP), Plan de Vega, Misantla, Lat. 19.9479850, Long. -96.7998240, masl 257, MMB, 21 Marzo 2006, UANL 17459 (6: 68.5-122.45 mm LP), río Filobobos, Tlapacoyan, Veracruz, Lat. 20.7225, Long. 98.03583333, masl 170, MMMB, 23 Junio 2006.

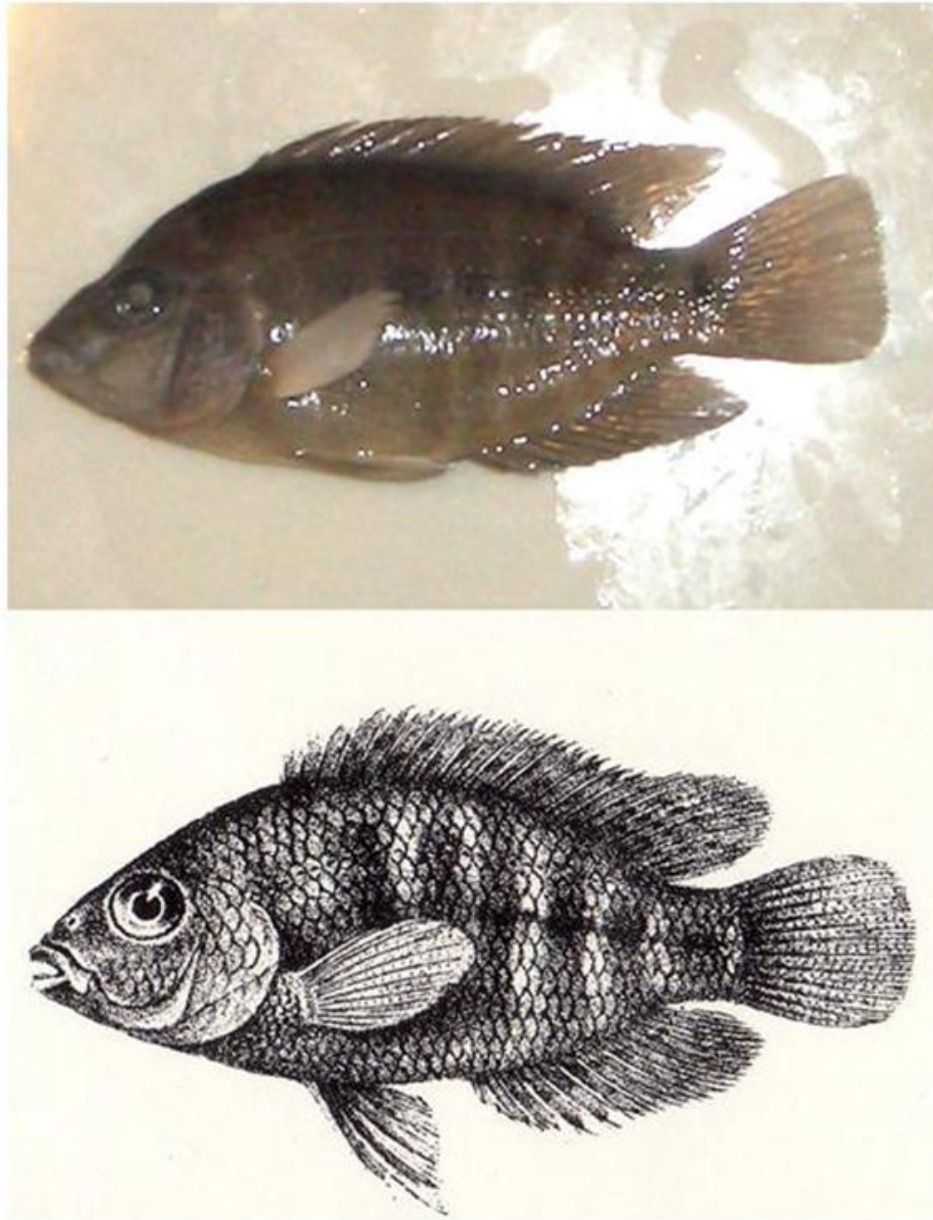


Figura 43. En la fotografía superior *Herichthyys [deppii] deppii* colectado en La Palmilla

(río Bobos), en la ilustración inferior *Herichthys geddesi* (Regan, Pisces, 1906-1908).

DIAGNÓISIS. Difiere de *H. carpintis*, *H. cyanoguttatus*, y *H. teporatus* en tener más larga la base de la aleta anal (media 27%, DE 2% vs media 22%, 24% y 25%; DE 1%, 2%, y 1 %, respectivamente) y la distancia desde el origen de la aleta anal a la base hipural (media 42%, DE 1% vs media 36%, 38%, y 39%; DE 1%, 2%, y 2%, respectivamente). También se diferencia de otros *Herichthys* en los siguientes autapomorfías: color de fondo marrón con áreas de la cabeza a veces de color gris azulado en vida y la cabeza marcada con grandes 3-5 mm pecas naranja/marrón redondas y conspicuas (Figuras 41 y 44). Contorno dorsal y ventral simétrico, convexo, da una apariencia elíptica alargada.



Figura 44. *Herichthys deppii* colectado en La Palmilla (Río Bobos) en el acuario.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros > 63.6 mm LP, con notas acerca de ejemplares más pequeños, así como coloración observada en el campo o documentada por medio de fotografías y / o especímenes vivos

mantenidos en acuarios. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XLIV, XLVI, XLVII y XLVIII. Aleta dorsal XVI–XVII, 9–12; aleta anal VI–VII, 7–10. Altura del cuerpo intermedia: 42% –48% de LP; cabeza alta, contorno dorsal y ventral simétricos y convexos, dando una apariencia elíptica y alongada; joroba nugal ausente. Todos los dientes anteriores delgados, indiferenciados en longitud en la mandíbula superior e inferior. Placa faríngea inferior robusta y ancha; dos hileras de 9–10 molares sin pigmentación que incrementan caudalmente en tamaño flanquean la línea media de la superficie oclusal (Figura 40). 20 a 22 dientes cónicos progresivamente comprimidos a lo largo del margen posterior.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Ocre, en algunos ejemplares la región ventral es blanquecina. Las aletas son del mismo color que el cuerpo, con secciones de las membranas inter—radiales dorsal y anal pálidas y moteadas. Siete barras verticales marcan los flancos, así como una serie de manchas oscuras por debajo de la línea lateral.

COLORACIÓN EN VIVO. Pardo sólido en los flancos, en ocasiones salpicados de gris o azul verdoso sobre las secciones antero-dorsales. Cabeza azul verdosa, marcada con pecas conspicuas y redondeadas de color anaranjado sobre la cubierta de las branquias, la región dorsal, y la base de las aletas pectorales que varían en tamaño y número. Dos o más hileras de pecas paralelas color naranja se extienden sobre el lacrimal desde la sección posterior-dorsal del labio hasta el borde ventral de la órbita del ojo, formando una diagonal con la horizontal. Las aletas dorsal, anal y caudal son del mismo color que el cuerpo, con puntos o rayas pequeñas en la sección blanda y la aleta caudal. Tanto en machos como en hembras, puede presentarse una mancha oscura conspicua en el centro de la aleta dorsal. Las aletas pectoral y pélvica son opacas, de color sólido. Las escamas están bordeadas por un rombo color caqui que dan a los flancos un aspecto reticulado. Adicionalmente, las escamas de los flancos, a lo largo de las mitades dorsal y caudal están pigmentadas en el centro con naranja.

LIBREA REPRODUCTIVA. En la naturaleza rara vez se observan individuos en librea reproductiva. En el acuario, las hembras palidecen, salvo seis barras verticales discretas, oscuras, separadas sobre los flancos, contrastan con la mitad pálida frontal.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Cuenca alta del río Nautla y Misantla y sus tributarios incluyendo las municipalidades de Tlapacoyan y Misantla en el estado de Veracruz, México.



Figura 45. Río Bobos, Cuenca alta del río Nautla. *H. deppii* habita los remansos anidando entre las grandes rocas.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. *Herichthys deppii* habita los remansos arenosos del río, separados por rápidos de aguas claras, con grandes rocas, en las secciones altas de la Cuenca del río Nautla (Figura 45). Comparte hábitat con *Xiphophorus cf. helleri*, *Poecilia mexicana*, *Astyanax mexicanus*, *Gobiomorus dormitor*, *Agonostomus monticola* y *Awous tajasica*. Poco se conoce de su comportamiento en vida silvestre, excepto que anida debajo de grandes rocas donde se esconde de las personas que lo constantemente los acosan con arpones de fabricación casera.

NOMBRE VERNÁCULO. Mojarra de deppii.

ETIMOLOGÍA. El nombre es conmemorativo, en honor de Ferdinand Deppe (1794–1861). Deppe fue un naturalista alemán, explorador y pintor que viajó a México

en 1824 y colectó especímenes para el Museo de Berlín junto con el Conde Von Sack y William Bullock.

OBSERVACIONES. Hasta finales de la década de 1990, tanto *H. deppii* como *H. geddesi* fueron tratados como *incertae sedis* con localidades tipo de "México" y "Sur de México", respectivamente. En 2005, Miller *et al.* señalaron que Stawikowski y Werner (1998) habían recuperado la localidad de *H. deppii* como Río Misantla, Veracruz. Kullander (2003) señaló que la validez de *H. geddesi* Regan, 1905 necesita de mayor investigación y que su atribución genérica era incierta. De acuerdo con el Museo de Historia Natural de Londres en su Base de Datos Fish Collection (21/12/2004), los sintipos BMNH 1880.4.7.40-45 (6) fueron colectados por P. Geddes en 1880, en la antigua "Hacienda del Hobo [sic] entre Veracruz y Tampico, México." el primer paso para establecer la identidad de *H. geddesi* fue determinar la localidad tipo exacta de los sintipos. La ex Hacienda del Jobo se encuentra en el municipio de Tlapacoyan, Veracruz, en la cuenca del río Nautla. El casco principal de la Hacienda del Jobo o San Joaquín del Jobo se encuentra en el estado de Veracruz, entre la ciudad de Veracruz y Tampico. La Hacienda fue comprada en 1825 por el general Guadalupe Victoria (1786-1843), primer presidente de México, y más tarde vendida por su hijo en 1857 a Rafael Martínez de la Torre, quién posteriormente la vendió a Juan B. Diez, en 1878. Por lo tanto, los (6) *H. geddesi* se colectaron en el sistema del río Nautla. Regan (1905; 1906-1908) menciona el color parduzco, así como las principales marcas compuestas de 7 u 8 barras transversales que llevan una serie de manchas negruzcas por debajo de la línea lateral; aletas verticales moteadas. Su descripción coincide con casi todas las especies de *Herichthys*. Sin embargo, el dibujo de *H. geddesi* que se muestra en la Lámina III, fig. 4, Página 188 de Regan (1906-1908) es casi seguro *H. deppii* (Figura 11), por lo tanto, en mi opinión, es sinónimo de *Heros deppii* = *Cichlasoma deppii* = *Herichthys deppi* (Heckel, 1840). La divergencia mitocondrial promedio recuperada entre *H. deppii* y *H. carpintis* fue $Dp = 1.65$ %. Se detectaron 7 haplotipos *cox1* entre los especímenes analizados, incluyendo los haplotipos H1 (~17 %), poco frecuente en *H. cyanoguttatus* (~ 6 %), H4 (~ 22 %), poco frecuente en *H. teporatus* (~ 6 %), H8 (~ 4 %), muy común en *H. tamasopoensis*, H9 (~ 4 %), muy común en *H. carpintis*, y también compartido

con *H. tamasopoensis* y *H. cyanoguttatus* y H10 (~ 4 %), muy común en *H. cyanoguttatus* y menos en *H. carpintis*.

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. No se encuentra en la Norma Oficial Mexicana NOM 059 ECOL 2001 ni en la Lista Roja de la IUCN de Especies Amenazadas de 2009. Sin embargo, de acuerdo a las observaciones en el campo, la presión de pesca a la que se encuentra sujeta durante la época de cría coloca a la especie en una situación vulnerable.

7.17.1.3. *Herichthys [deppii] deppii*: Zanjas de Arena (ANEXOS, Tablas XLVII y XLVIII).



Figura 46. *Herichthys [deppii] deppii* Zanjas de Arena, uno de dos ejemplares que se conocen, colectado en Zanjas de Arena, en el ramal norte de la cuenca baja del río Nautla.



Figura 47. *Herichthys [deppii] deppii* Zanjas de Arena, uno de dos ejemplares que se conocen, colectado en Zanjas de Arena, en el ramal norte de la cuenca baja del río Nautla.

RECONOCIMIENTO. Hocico inclinado hacia abajo. Contorno predorsal gradual y agudo, no cóncavo frente al ojo. Joroba nucal ausente. Contornos dorsal ligeramente cóncavo y ventral recto. Base de la aleta anal larga (media 26% de LP, DE 1%.); distancia origen anal—abanico hypural larga (media 41% de LP, DE 1%). Aleta anal VI. Se distingue de *H. deppii* Bobos en mayor longitud cefálica (media 38%, DE 2% vs media 35%, DE 1%), distancia más corta entre pélvica—origen pectoral (media 17% vs media 28%, DE 2%), y menor ancho interorbital (media 27%, DE 2% vs media 31%, DE 3%). En vivo el color es pardo-verdoso, sólido en los flancos. Cabeza gris-pardo-verdosa con pecas conspicuas y redondeadas color marrón que varían en tamaño y número. Dos o más hileras de pecas paralelas color marrón se extienden sobre el lacrimal desde la sección posterior-dorsal del labio al borde ventral de la órbita (Figuras 46 y 47).

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros de más de 84.35 mm LP, así como coloración observada en el campo o documentada por medio de fotografías. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XLVII y XLVIII. Aleta dorsal XV–XVI, 10–11; aleta anal VI, 8. Altura del cuerpo

intermedia, 44%–46% de LP; Contornos dorsal ligeramente cóncavo y ventral recto; joroba nucal ausente. Todos los dientes anteriores delgados y caniniformes, indiferenciados en longitud en la mandíbula superior e inferior.

COLORACIÓN EN VIVO. Fondo oscuro, pardo-verdoso en los flancos. Cabeza gris-pardo-verdosa con pecas conspicuas y redondeadas color marrón que varían en tamaño y número. Dos o más hileras de pecas paralelas color marrón se extienden sobre el lacrimal desde la sección posterior-dorsal del labio al borde ventral de la órbita del ojo formando una diagonal con la horizontal. Las aletas dorsal, anal y caudal son del mismo color que el cuerpo, con puntos o rayas pequeñas en la sección blanda y la aleta caudal. Tanto en machos como en hembras, puede presentarse una mancha oscura conspicua en el centro de la aleta dorsal. Las aletas pectoral y pélvica son opacas, de color sólido.

LIBREA REPRODUCTIVA. No se conoce.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Se colectó en el Arroyo Zanjas de Arena, en la sección norte del río Nautla (Figura 48).



Figura 48. Arroyo Sanjas de Arena, único sitio donde se lograron colectar los dos ejemplares conocidos de *H. deppii* Zanjas de Arena. El sitio ha sido invadido por *Paraneetroplus fenestrata* la cual sobrenumerana *H. deppii* en proporción de más de 500 ejemplares a 1.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. Habita un cuerpo de agua poco profundo con fondo arenoso junto con cichlidos introducidos del género *Paratheraps* y con los cuales parece estar hibridando. No se conoce de su comportamiento en vida silvestre.

NOMBRE VERNÁCULO. Mojarra de Zanjas de Arena.

ESTATUS DE CONSERVACIÓN. Extremadamente raro. Solo se tiene conocimiento de dos ejemplares colectados en el arroyo Zanjas de Arena. No se encuentra en la Norma Oficial Mexicana NOM059 ECOL 2001 ni en la Lista Roja de la IUCN de Especies Amenazadas de 2009. Parece estar hibridando con las *Paraneetroplus* *sp.*

7.17.1.4. *Herichtys tepehua*, n. sp. (ANEXOS, Tablas XLVII y XLVIII).



Figura 49. *H. tepehua* del río Pantepec. Fotografiado en Salsipuedes, Francisco Z. Mena, Puebla, México.



Figura 50. UANL 20297 *Herichthys tepehua* n. sp. holotipo.

HOLOTIPO. UANL 20297, macho adulto, 138.17 mm LP, río Pantepec, Salsipuedes, Francisco Z. Mena, Puebla, México, Long. 20.6750833, Lat. -97.8764667, masl 125, 2 m profundidad, MMB, 25 Junio 2006 (Figura 50).

PARATIPOS. Cuenca del río Pantepec: 54 ejemplares 47.5-138.17 mm LP: UANL 17490 (17: 73.66–138.17 mm LP) mismos datos que holotipo; UANL 17468, (7: 47.5–97.6 mm LP), Potrero del Llano, Temapache, Veracruz, Lat. 21.0870410, Long. – 97.7548250, 92 masl, MMB, 22 Marzo 2006; UANL 17403 (10: 53.1–106.6 mm LP), Llano de En medio, Francisco Z. Mena, Puebla, Lat. 20.7663290, Long. -97.8624350, 308 masl, MMB, 20 Agosto 2005; UANL 17489 (5: 55.1–67.7 mm LP), Llano de En medio, Francisco Z. Mena, Puebla, Lat. 20.7663290, Long. -97.8624350, 308 masl, MMB, 25 Junio 2006; UANL 17490 (15: 73.66–132.44 mm LP), Salsipuedes, Francisco Z. Mena, Puebla Long. 20.6750833, Lat. -97.8764667, 125 masl, MMB, 25 Junio 2006.

Cuenca del río Cazones: 10 ejemplares 62.44–130.55 mm LP: UANL 17409 (9: 62.44–130.55 mm SL) Zanatepec, Venustiano Carranza, Puebla, Mexico, cuenca del río Cazones, Lat. 20.4702330, Long.-97.7584210, masl 389, 1 m profundidad, colector MMB, 27 Septiembre 2005; UANL 9326 (1: 85.85 mm SL), río Buena Vista +/- 1 km N. Chicoaloque, cuenca del Río Cazones, Veracruz, H. Obregón B., 10 febrero, 1988;

Río Solteros: 5 ejemplares 58.5–119.5 mm LP: UANL 17499 (3: 58.5–78.85 mm SL) sistema Solteros, Veracruz, Mexico, Lat. 20.2647580, Long -97.0546300 masl 19, MMB, Junio 2006; UANL 17454 (2: 102.7–119.5 mm SL), sistema Solteros, Veracruz, Mexico Lat. 20.2647580, Long -97.0546300 masl 19, MMb, Marzo 2006;

Cuenca del río Tecolutla: 9 ejemplares 63.15–160 mm LP: UANL 9895 (2: 63.15– 138.1 mm SL), río Coyutla en el Puerto, cuenca del río Tecolutla, Hortencia Obregón, 12 Febrero 1988; UANL 9865 (5: 70.1–109.8 mm SL), río Necaxa en el puente El Frijolillo, Veracruz, cuenca del río Tecolutla, Hortencia Obregón, 12 Febrero 1988; UANL 9797 (1: 106.35 mm SL), río Chichicatzapan, bajo el puente 2.2 km entronque 5 de mayo – hnos. Valdez, Veracruz, cuenca del río Tecolutla, Hortencia Obregón, 9 Febrero 1988; UANL 17450 (1: 160 mm SL), Estero Tlahuanapa, Veracruz, cuenca del río Tecolutla, lat. 20.3716540, long. -97.2987560, masl 42, MMB, 18 Marzo 2006.

Cuenca del río Tenixtepec: 15 ejemplares 51.9–102.09 mm LP: UANL 17447 (15: 51.9–102.09 mm SL), Arroyo Sta. Agueda, Papantla, Veracruz, Mexico, cuenca del río Tenixtepec, Lat. 20.71566667, Long -98.04983333, masl 57, 1 m profundidad, MMB, 18 Marzo 2006.

DIAGNÓISIS: Difiere de *H. deppii* en que tiene la cabeza más larga (media 37%, DE 2% vs 35%, DE 1%); distancia más corta desde el origen de la aleta anal a la base

hipural (media 39%, DE 2% vs 42%, DE 1%), todos en LP, ojos más grandes (media 26%, DE 3% vs 24%, DE 2%) en LC. Se diferencia de *H. carpintis* en que tiene la distancia de base de la aleta anal a la base hipural más larga (media 39%, DE 2% vs 38%, SD 2%) en LP; mejillas más profundas (media 32%, DE 4% vs. 28%, DE 4%) y el hocico más largo (media 39%, DE 4% vs 37%, DE 3%), todo en LC. También difiere de otros *Herichthys* en las siguientes autapomorfías: Dos marcas visibles azules/verdes paralelas a los lados de las mejillas que se extienden desde el pliegue de labio a la órbita del ojo. Color de fondo es de color azul-verde. Comparte con *H. deppii* la ausencia de perlas iridiscentes en el cuerpo (Figura 51).

DESCRIPCIÓN. Especie polimórfica en su rango de distribución. La descripción se basa principalmente en especímenes sexualmente maduros >47.5 mm LP procedentes de la cuenca del río Pantepec, con anotaciones acerca de los más pequeños, así como la coloración observada en el campo o documentada por medio de fotografías y/o especímenes vivos mantenidos en acuarios. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XLVII y XLVIII. Aleta dorsal XV–XVII, 10–12; aleta anal IV–VI, 8–10; radios pectorales 13–15, escamas en la línea lateral 28–32. Altura del cuerpo media: 41%–49% de LP; contorno ventral moderadamente convexo, menos curvo que dorsal. Los machos desarrollan joroba nugal que comienza en la vertical con el borde frontal de la órbita del ojo. Dientes espatulados, bicúspides e indiferenciados en longitud en las mandíbulas superior e inferior. Placa faríngea inferior moderadamente gruesa y ancha; dos filas de 10–11 molares pigmentados que incrementan caudalmente en tamaño y molarización flanquean la línea media de la superficie oclusal (Figura 40). 22–24 dientes cónicos progresivamente comprimidos a lo largo del margen posterior de la placa. El estómago es sacular con fuertes paredes escarpadas (longitud 22.5% de LP).

COLORACIÓN EN ALCOHOL: Rojizo-marrón, más oscuro en la región dorsal por encima de la línea lateral. Región ventral entre la mandíbula inferior y la base de la aleta pélvica es más oscura en algunos ejemplares. Aletas pélvicas y el abdomen color marrón oscuro. Seis barras verticales en los flancos, provistas de una serie de manchas oscuras debajo de la línea lateral constituyen las marcas principales: las barras se cuentan y numeran en sucesión posterior-anterior: 1) barra con mancha en la base de la aleta caudal, 2) a mediación del pedúnculo caudal; 3) entre los radios dorsales blandos y

los radios blandos anales, 4) del los radios dorsales entre 14 y 15 a 19 que se extiende hacia el centro de la aleta anal; 5) de los radios dorsales 12 a 14 extiendiéndose hasta el tercio anterior de aleta anal, y 6) de los radios dorsales 9 a 12, extendiéndose hasta el cuarto caudal de la aleta pectoral, sin llegar a la zona abdominal.



Figura 51. Macho de *H. tepehua* n. sp. en el acuario muestra las marcas (líneas) paralelas sólidas (nunca punteadas), onduladas, color verde azulado, muy visibles en las mejillas que se extienden desde el borde del pliegue posterior-dorsal del labio hasta el borde ventral de la órbita del ojo.

COLORES EN VIVO. Color de fondo verde oliva mezclado con verde azulado; aletas dorsal y anal son del mismo color que el cuerpo, con manchas canela distribuidas arbitrariamente sobre las aletas anal, dorsal y tercio frontal de la aleta anal. Las puntas de los radios de la aleta dorsal son rojos en algunos individuos. Una mancha conspicua puede estar o no presente en el centro de la aleta dorsal tanto en machos como en hembras. Las aletas pectorales son opacas; las aletas pélvicas muestran rayas longitudinales de color verde azulado en el borde ventral. Algunos ejemplares muestran pigmentación salmón claro en los opérculos. A partir de una edad temprana, desarrollan

2–3 marcas (líneas) paralelas sólidas (nunca punteadas), onduladas, color vede azulado, muy visibles en las mejillas que se extienden desde el borde del pliegue posterior-dorsal del labio hasta el borde ventral de la órbita del ojo (Figuras 49 y 51).



Figura 52. Hembra *H. tepehua* del río Pantepec con librea reproductiva en el acuario.

LIBREA REPRODUCTIVA. En la naturaleza, rara vez se observan individuos en librea reproductiva completa. En el acuario, las hembras cambian color a un rosado pálido con manchas sutiles doradas en la zona de la nuca. Seis barras verticales paralelas en la mitad posterior de los flancos contrastan con el rosa pálido frontal. El color de base entre las barras verticales, así como las puntas rojas de los radios dorsales cambian a color dorado. Líneas paralelas sobre las mejillas, el contorno del preopérculo, el contorno ventral del opérculo y los puntos verde azulados de las aletas dorsal y anal también se tornan dorados. Las escamas comprendidas en la zona entre la aleta pectoral y la sexta barra desarrollan un borde dorado anterior que cubre un tercio de cada escama. El área oscura inicia en vertical que se forma con el noveno radio de la aleta dorsal, extendiéndose caudalmente (Figura 52). La zona oscura anterior—ventral nunca se

extiende por encima del labio superior, cubre el área faríngea y el pecho por debajo del margen ventral de la base de la aleta pectoral, fusionándose caudalmente con la porción ventral de la sexta barra vertical oscura. Las aletas pélvicas se oscurecen.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: *H. tepehua* habita la cuenca del río Tuxpam/Pantepec. Habita sus tributarios desde Potrero del Llano al este de la ciudad de Álamo, Veracruz; río arriba en los estados de Puebla y noreste de Veracruz, incluyendo arroyos, lagos naturales y artificiales y presas que conectan de forma permanente o intermitente con el río. También se presentan linajes y ecoformas en las cuencas de los ríos Cazonas, Tenixtepec, Tecolutla y sistema Solteros.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. *H. tepehua* se adapta a una amplia gama de condiciones del agua: desde un pH de 6.2 en "Llano de Enmedio", Metlatoyuca, Puebla a más de 7.6 en el río Pantepec, y desde las aguas claras que fluyen en el río durante la temporada seca, hasta condiciones turbias con niveles de visibilidad de menores a 5 cm. Parecen estar cómodos tanto en masas de agua con sustrato de roca, como en sustrato fangoso. Comparte su territorio con *Gobiomorus dormitor*, el principal pez depredador en la cuenca alta del río Pantepec. Otros taxones que comparten el hábitat incluyen *Astyanax mexicanus* y *Xiphophorus variatus*.

NOMBRE COMÚN. Guapota del río Pantepec.

ETIMOLOGÍA: Del náhuatl que significa "Los que poseen las montañas" El nombre se refiere a los 10,573 miembros restantes de acuerdo al censo de 1990 de la etnia Tepehua y su lengua, hablada en el este de México, en los estados de Veracruz, Hidalgo y Puebla, en el área de distribución de la subespecie.

OBSERVACIONES: El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio (0.68%, 0.77%, 0.84%, y 0.81%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre *H. tepehua* n. sp., *H. carpintis*, *H. cyanoguttatus*, *H. tamasopoensis* y *H. teporatus* respectivamente. El Análisis también recuperó al grupo conformado por *H. deppii* y *H. tepehua* como parafilético, con haplotipos H2 y H3 exclusiva para ambas especies. Una tasa de divergencia promedio $Dp = 1,08\%$, separa a ambas especies (Tabla XXXIX). Miller *et al.* (2005) consideraron las formas aquí descritas como *H. tepehua* como una especie no descrita.

7.17.1.4.1. Formas alopátricas de *H. tepehua*

7.17.1.4.1.1. *H. tepehua* Turquesa (ANEXOS, Tablas XLVII y XLVIII).



Figura 53. *H. tepehua* Turquesa del río Cazones colectado en Zanatepec, Venustiano Carranza, Puebla, Mexico, cuenca del río Cazones.



Figura 54. *H. tepehua* Turquesa del río Tecolutla colectado en Estero Tlahuanapa, Veracruz, cuenca del río Tecolutla.



Figura 55. *H. tepehua* Turquesa del río Solteros colectado en el sistema Solteros, Veracruz, Mexico Lat. 20.2647580, Long -97.0546300.

NOMBRE VERNÁCULO. guapota del río Cazones, turquoise cichlid.

RECONOCIMIENTO. Cabeza, especialmente en la región lacrimal punteada de patrones arbitrarios, ondulados y conspicuos de color beige, así como de pecas pequeñas que se extienden hasta la región circundante de la órbita del ojo Figuras 53, 54, 55, 56, 57 y 58). Los ejemplares maduros de las cuencas de los ríos Cazones y Tecolutla tienen el perfil dorsal y ventral fuertemente curvado con perfiles frontales muy inclinados, chatos y oblicuos. Ojos muy pequeños (Media 22% de LC, Std. Dev. 5%); base de la aleta pectoral larga (Media 25%, DE 2%), altura máxima lacrimal (media 31%, DE 4%).

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en ejemplares sexualmente maduros preservados en alcohol mayores 62.44 mm SL, con apuntes en aquellos más pequeños, y en la coloración en vivo observada en el campo o documentada con fotografías, y/o ejemplares vivos en el acuario. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XLVII y XLVIII. La forma del cuerpo de *H. tepehua* turquesa se ajusta a la

forma general de *Herichtys*. Sin embargo, los machos adultos no desarrollan joroba (copete) en la nuca, sino más bien perfiles frontales inclinados, oblicuos y chatos. Hocico largo 36%-45% LP. Perfil dorsal de la cabeza es muy curvo y redondeado. Ojos muy pequeños 12%-27%, base de la aleta pectoral larga 22%-28%, altura máxima lacrimal 24%-36% LC todos en LC. El origen de la aleta dorsal está situado en la vertical que se extiende del borde caudal de la cubierta branquial (intersecta el primer radio de la aleta dorsal).



Figura 56. Macho de *H. [deppii] tepehua* Turquesa del río Cazones en el acuario.

COLORACIÓN EN VIVO. Fondo turquesa/grisáceo. Escamas, especialmente en la mitad inferior del flanco muestran un color base pardo/beige que disminuye en intensidad hacia la mitad dorsal. Las escamas delineadas por patrones en forma de diamante, color azul grisáceo le dan un aspecto reticulado. Región ventral clara. Cabeza, especialmente en la región lacrimal punteada de patrones arbitrarios, ondulados y conspicuos de color beige, así como de pecas pequeñas que se extienden hasta la región circundante de la órbita del ojo. La vista dorsal de la cabeza y la premaxila son azul grisáceo. Se observan marcas conspicuas de color beige en el área dorsal, que inician en

el espacio interorbital y se extienden caudalmente sobre la región dorsal. Aletas dorsal y anal del mismo color que el cuerpo, muestran mosaicos turquesa oscuro entre los radios, y puntos y rayas pardo/beige y azules en las secciones blandas de las aletas dorsal y anal. En algunos individuos las puntas de los radios de la aleta dorsal muestran un tono pardo oscuro.



Figura 57. Hembra de *H. [deppii] tepehua* Turquesa del río Cazonos en el acuario en librea reproductiva.

LIBREA REPRODUCTIVA. En estado Silvestre rara vez se observan individuos en librea reproductiva. En el acuario la librea de cría corresponde a la forma general de *Herichthys*. El color base palidece ligeramente. Se observan seis barras oscuras, no muy marcadas en los costados que no se fusionan y contrastan con el tono turquesa claro de la mitad frontal. Los machos no desarrollan libreas de apareamiento completas.



Figura 58. Hembra de *H. [deppii] tepehua* Turquesa colectada en el río Cazonos en el acuario, muestra las marcas características en los cachetes y región cefálica dorsal.



Figura 59. UANL 20298, macho adulto 134.46 SL, Zanatepec, Venustiano Carranza, Puebla, Mexico, cuenca del río Cazones, Lat. 20.4702330, Long.-97.7584210, masl 389, 1 m depth, Colector MMB, 27 Septiembre 2005.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Pardo-verdoso claro, ligeramente más oscuro en los costados por encima de la línea lateral. La cabeza y nuca son gris claro. La región ventral, de la mandíbula inferior a la base de la aleta pélvica es blancuzca en algunos ejemplares. Las aletas pélvicas son transparentes y muestran rayas oscuras en la orilla ventral. Seis barras verticales en los flancos, incluida una barra manchada en la base de la aleta caudal conforman las marcas principales. Las barras se cuentan y numeran en

sucesión antero-posterior: 1) barra manchada caudal situada en la base de la aleta caudal; 2) se sitúa en la mitad caudal del pedúnculo caudal; 3) se extiende ventralmente de la base de los radios blandos de la aleta caudal a los radios blandos de la aleta anal; 4) es menos prominente que las anteriores; 5) se extiende del origen frontal de la base de la aleta anal; 6) se extiende ventralmente hasta el último cuarto de la aleta pectoral, y no llega al abdomen.



Figura 60. Sistema Solteros donde habita una ecoforma de *H. tepehua*.

HÁBITAT Y SPECIES ASOCIADAS. Secciones turbias de los ríos con fondo fangoso y cobertura con lirio. Según los habitantes locales, las ecoformas turquesas fueron muy abundantes en el río Cazonas, río Tecolutla y río Solteros (Figura 60). En la actualidad, estas se han tornado muy escasas. Restan algunas poblaciones aisladas en represas artificiales donde la pesca está restringida. Parece alcanzar la madurez sexual más tarde que las formas del río Pantepec. Algunas especies asociadas que se colectaron junto con *H. turquesa* incluyen: *Poecilia mexicana*, *Astyanax mexicanus*, *Dorosoma petenensis*, *Awous tajasica*, *Agonostomus monticola* y *Gobiomorus dormitor*.

DISTRIBUCIÓN. Cuenca del río Cazones y sus tributarios el río Agua Fría y arroyo Buena Vista; secciones altas del río Tecolutla y sus tributarios y seccion media del sistema Solteros, en los estados de Puebla y Veracruz.

OBSERVACIONES. *Herichthys tepehua* Turquesa parece estar severamente amenazado en su área de distribución. *Thorichthys maculipinnis*, *Paraneetroplus fenestratus* y *Oreochromis sp.* han invadido las tres cuencas y parecen estar desplazando a *H. tepehua* Turquesa.

7.17.1.4.1.2. *H. tepehua* Tenixtepec (ANEXOS, Tablas XLVII y XLVIII).



Figura 61. *H. tepehua* Tenixtepec colectada en arroyo Sta. Agueda, Papantla, Veracruz, Mexico, cuenca del río Tenixtepec.

NOMBRE VERNÁCULO. Mojarra de Santa Agueda, Mojarra de Tenixtepec, Tenixtepec cichlid

RECONOCIMIENTO. Perfil ventral y dorsal rectos a moderadamente curvados, dando al cuerpo una apariencia cónica. Aleta pectoral muy atrasada con respecto a la

punta del hocico, distancia de la punta del rostro a la aleta pectoral, media 38%, Std. Dev 1% (Figura 61).

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en ejemplares maduros preservados de más de 51.9 mm SL, con apuntes acerca de los más pequeños así como en ejemplares vivos observados en el campo o documentados por medio de fotografías, o ejemplares vivos en el acuario. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XLVII y XLVIII. Perfil dorsal de la cabeza moderadamente curvo. El ángulo entre el contorno dorsal de la premaxila y la línea a lo largo del borde ventral de la mandíbula inferior es agudo. Los machos maduros no desarrollan joroba en la nuca. Aleta pectoral muy atrasada con respecto a la punta del hocico, distancia rostro-aleta pectoral, 36%-39%. Escamas en la línea lateral 31-34; aleta dorsal XV-XVI, 10-11; aleta anal V-VI, 6-10; radios pectorales 14-15; aleta dorsal blanda y anal puntiagudas, se extienden paralelas, en algunos ejemplares sobrepasan la aleta caudal. Dientes bicúspidos, delgados y caniniformes, no diferenciados entre las mandíbulas superior e inferior.

COLORACIÓN EN VIVO. Costados salpicados de beige/naranja sobre mosaicos azules. Secciones ventral y frontal pálidas. Algunos ejemplares muestran un área parda clara en la cabeza que se extiende frontalmente a partir de la vertical que forma el origen de la aleta dorsal y el origen de la aleta pélvica. La cabeza, especialmente en el lacrimal y mejillas marcada con patrones ondulantes y pecas color beige o pardo distribuidas arbitrariamente. Vista dorsal de la cabeza, así como la premaxila color beige o pardo sólido. En algunos ejemplares ocho barras se originan en el dorso; la barra frontal comienza en la región predorsal en la vertical con el preopérculo. Las aletas dorsal y anal del mismo color que el cuerpo. Muestran marcas y rayas color azul oscuro en las secciones blandas. Los juveniles tienen pecas en los costados y alrededor de la base de la aleta pectoral. Estas desaparecen con la edad.

LIBREA REPRODUCTIVA. La librea reproductiva se ajusta al género. Mitad frontal pálida, mitad caudal oscura. Machos y hembras desarrollan libreas reproductivas similares.



Figura 62. *H. tepehua* Tenixtepec UANL 20299, macho adulto 102 mm LP, Arroyo Sta. Agueda, Papantla, Veracruz, Mexico, cuenca del río Tenixtepec, Lat. 20.71566667, Long -98.04983333.

COLOR EN ALCOHOL. Pardo-rojizo claro, flancos más oscuros en la región dorsal, y blanquecino debajo de la línea lateral. Región ventral de la mandíbula inferior oscura. Región del abdomen a la base de la aleta pélvica blanquecina. Aletas pélvicas transparentes con rayas oscuras en el borde ventral. Dos barras sutiles y tres conspicuas, así como una mancha oscura en la base de la aleta caudal conforman las marcas principales. Las barras se cuentan y numeran en sucesión antero-posterior: 1) barra caudal manchada ubicada en la base de la aleta caudal; 2) situada en la mitad del pedúnculo caudal; 3) se extiende ventralmente de la base de los radios blandos de la aleta dorsal a los radios blandos de la aleta anal; 4) menos prominente que las anteriores; 5) se trata de barras sutiles a lo largo de la mitad dorsal, ausentes en la mitad ventral. Manchas oscuras son conspicuas (Figura 62).



Figura 63. Arroyo Santa Agueda en la Cuenca del río Tenixtepec, Papantla, Veracruz, hogar de *H. tepehua* Tenixtepec.

HABITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. Habita aguas claras y corrientes, entre bancos de *Cabomba* sp. Comparte hábitat con *Xiphophorus variatus*, *Poecilia mexicana*, *Astyanax mexicanus*, *Gobiomorus dormitor*, *Agonostomus monticola* y *Awous tajasica*.

Poco se conoce de su comportamiento en estado silvestre. Los alevines saltan de forma alocada cuando son atacados por un depredador o cuando algún animal grande penetra el agua. Dicho comportamiento persiste en el acuario (Figura 63).

DISTRIBUCIÓN. Río Tenixtepec en la Sierra de Papantla en la región del Totonacapan en el estado de Veracruz.

7.17.2. Linajes del norte de la Sierra Tantima

Las poblaciones de *H. cyanoguttatus* que habitan al norte de la Sierra de Otontepec o Tantima, en las cuencas de los ríos Pánuco, Soto la Marina, San Fernando y Bravo presentan todas puntos o perlas iridiscentes que varía en diámetro y color, de verdoso amarillanto en *H. tamasopoensis* a azul celeste en *H. cyanoguttatus*; y que las diferencian de *H. tepehua n. sp.* del sur de dicha sierra. López-Fernández *et al.* (2010) reportan una divergencia de apenas 0.1% distinta de cero en el gen activador subunidad dos entre *Herichthys cyanoguttatus* Baird y Girard, *H. carpintis* (Jordan y Snyder), y *H. tamasopoensis* Artigas Azas. Dicha divergencia coincide con, y se refleja en la dificultad para separar categóricamente entre los distintos linajes analizados, en base a caracteres morfológicos, incluidas merística y morfométrica; por lo anterior, se coincide con la apreciación de Álvarez (1970) en el sentido que las diferencias que se observan entre poblaciones corresponden en su mayoría a simples adaptaciones ecológicas recientes (ecoformas); y que en algunos de los casos en que estas son diagnosticables, corresponden a la categoría taxonómica de especies. Las descripciones de estas se presentan a continuación:

7.17.2.1. *Herichthys* [supraespecie: *cyanoguttatus*] Nov. (ANEXOS, Tablas XLIV y XLVI).

ESPECIE TIPO *Herichthys cyanoguttatus* Baird y Girard, 1854.

SINTIPOS. ANSP 9097 (1); MCZ 15415 [ex USNM 852]; UMMZ 92113 (1); USNM 851, 852 (ahora 4). Brownsville, Texas, EU, Capt. Van Vliet y John H. Clark.

DIAGNÓISIS. Se diferencia de *H. [supraespecie: deppii]* en que presenta patrones de coloración con puntos o perlas iridiscentes. No se detectaron los haplotipos H2 y H3 que representan linajes divergentes exclusivos para *H. [deppii]*.

DESCRIPCIÓN. Presenta patrones de coloración con puntos o perlas iridiscentes. Dientes frontales en las mandíbulas delgados, truncados, bicúspides, o débilmente bicúspides; implantación erecta, con cuellos anchos y curvatura recta, indiferenciados en longitud en las mandíbulas superior e inferior, disminuyendo en tamaño caudalmente. Aleta dorsal larga. Deprimida se extiende posterior a la aleta caudal. La librea reproductiva se caracteriza por el oscurecimiento de la mitad caudal y el palidecimiento de la mitad frontal, exceptuando el vientre por debajo de la boca y de las aletas pectorales. En vivo carecen de una marca púrpura/roja en las axilas en la base de las aletas pectorales. Estómago sacular, carecen de ciego adherido a la sección anterodorsal. La librea reproductiva se caracteriza por el oscurecimiento de la mitad caudal y el palidecimiento de la mitad frontal, exceptuando el pecho y vientre por debajo de la altura de la boca y de las aletas pectorales.

ESPECIES. *Herichthys carpintis*, *H. tamasopoensis*, *H. teporatus* y *H. cyanoguttatus*.

DISTRIBUCIÓN. Cuenca del Bajo Río Bravo en los Estados Unidos y México, excluyendo el río Conchos en Chihuahua hasta la cuenca del río Pánuco.

7.17.2.1.1. *Herichthys [cyanoguttatus] cyanoguttatus* Baird y Girard, 1854. (ANEXOS, Tablas XLIV y XLVI).



Figura 64. *H. cyanoguttatus* colectado y fotografiado en Bustamante, Nuevo León.

SINÓNIMOS. *Heros pavonaceus* Garman, 1881 y *Parapetenia cyanostigma* (Hernández-Rolón, 1990).

SINTIPOS. ANSP 9097 (1); MCZ 15415 [ex USNM 852]; UMMZ 92113 (1); USNM 851, 852 (ahora 4). Brownsville, Texas, EEUU., Capt. Van Vliet y John H. Clark.

MATERIAL EXAMINADO. *H. cyanoguttatus*: **Nuevo León:** UANL 17410 (10: 85.4–122.8 mm LP), Cadereyta, Lat. 26.36666667, Long. -100.61666667, masl 327, MMB, 15 October 2005; UANL 17484 (12: 75.2–110.6 mm LP) río Santa Catarina, Cadereyta, Lat. 25.6897, Long. -100.1650333, masl. 579, MMB, 15 Octubre 2005. **Coahuila:** UANL 17435 (10: 72.1–99.8 mm LP) Río Candela, Candela, Cuenca del río Salado-Nadadores, Lat. 27.28333333, Long.-101.1333333, masl 417, MMB, 4 marzo, 2006; UANL 17700 (7: 85.95–115.5) río Salado-Nadadores (entrada Cariño de la Montaña-restaurant), M. L. Lozano-Vilano; **Nuevo León:** UANL 17425 (4: 71.6–108.9) Cañón de Bustamante, Cuenca del río Salado-Nadadores, Lat. 26.8375, Long. -101.4035, masl 491, MMB, 18 Febrero 2006; UANL 17426 (6: 71.6–99.2 mm LP) Villaldama, Cuenca del río Salado-Nadadores, Lat. 26.73, Long.-100.9911667, masl 423, MMB, 18 Febrero 2006; UANL17417 (10: 91.5–116.8 mm LP), Villagrán/Linares, San Fernando river basin, Lat. 25.23066667, Long. -99.99466667, masl 381, MMB, 6 y 8 Febrero 2006; UANL 17486 (5: 63.7–93.1) Rio Hualahuises, San Fernando river

basin, MMB, 6 junio, 2006; UANL 14976 (10: 89–126.1 mm LP) 21 kms al NE de San Fernando 24 58 49 N, 98 19 11 W, 25 noviembre, 2000.

DIAGNÓSTICO. Se diferencia de *H. teporatus* en que no desarrolla gibas prominentes. Se diferencia de *H. carpintis* en que tiene una cabeza más corta (media 35%, DE 1% frente a media 38%, DE 1%) y ojos más pequeños (media 22%, DE 2% frente a media 26%, DE 2%), todos en LC, así como la distancia más corta desde la punta rostral al origen de la aleta pectoral (media 35%, DE 1% frente a media 37%, DE 1%) en LP. Difiere de *H. carpintis* y *H. teporatus* en que tiene el hocico más largo (media 40%, DE 3% vs media 37% y 39%, DE 3% y 3%, respectivamente). También se diferencia de otros *Herichthys* en la siguiente autapomorfía: En peces vivos, pequeños <1 mm puntos iridiscentes cubren los flancos (Figura 64). Las funciones lineares de clasificación que permiten discriminar morfométricamente entre *H. carpintis*, *H. teporatus* y *H. cyanoguttatus* se presentan en la Tabla XXI.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en ejemplares sexualmente maduros > 61.7 mm LP, con anotaciones acerca de ejemplares más pequeños, y la coloración observada en el campo o documentada por medio de fotografías y / o en especímenes vivos mantenidos en acuarios. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas XLIV y XLVI. Aleta dorsal XV–XII, 5–12; aleta anal IV–VI, 8 – 10, radios pectorales 13–15, escamas en la línea lateral 28–32. Altura del cuerpo intermedia 40%–51% de LP; cabeza corta, contorno predorsal elevado, inclinado y aplanado frontalmente, forma una depresión angular frente al ojo; joroba nugal ausente, inclusive en machos adultos. Dientes caniniformes indiferenciados en longitud entre las mandíbulas superior e inferior. Dientes en la serie externa de la premaxillae 24; hileras de dientes en la serie interna de la premaxila 2–3 y en la mandíbula inferior 4; Una hilera interior anterior y 1–2 hileras posteriores en el maxilar superior. Arcadas inferior y superior redondeadas. Dientes frontales implantados de forma regular, disminuyen en tamaño caudalmente. Dientes truncados y débilmente bicúspides, con cuello ancho, curvatura e implantación rectas. Placa faríngea inferior ancha y gruesa. Dos hileras de 11 molares pigmentados flanquean la línea media de la superficie oclusal, aumentando caudalmente de tamaño (Figura 40).

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Color marrón. Seis a nueve barras verticales en los flancos, y una serie de manchas oscuras por debajo de la línea lateral constituyen las marcas principales.

COLORACIÓN EN VIVO. Grisáceo o verde espárrago con pequeños puntos azul iridiscente o verde olivo <1 mm repartidos por todo el cuerpo y las aletas. El diámetro de los puntos, la densidad, y los patrones y arreglos varían entre poblaciones y linajes; teniendo las poblaciones más septentrionales de las cuencas del río Salado—Nadadores y Ocampo, en Coahuila y Nuevo León puntos diminutos <0.5, densos y dispuestos en patrones al azar de color verde olivo; y los linajes más australes de la cuenca del río San Fernando puntos azules celeste iriscentes, alineados horizontalmente, de entre 0.5 y 1 mm. La cabeza está marcada con una serie de 3–15 hileras de puntos diagonales con respecto a la horizontal sobre el lacrimal y las mejillas, que se extienden desde el borde posterior-dorsal de pliegue del labio hasta el borde ventro-caudal de la órbita del ojo. La vista dorsal de la cabeza es gris sólida a verde espárrago sobre la premaxilla.



Figura 65. Macho de *H. cyanoguttatus* del río San Juan, afluente del río Bravo muestra su librea reproductiva en el acuario.

LIBREA REPRODUCTIVA. Seis barras verticales de los flancos se oscurecen y fusionan casi en su totalidad, oscureciendo la mitad posterior del cuerpo. Esta contrasta con la mitad pálida frontal. El área oscura inicia en la vertical con el rayo 6 o 7 de la aleta dorsal, a partir de donde se extiende caudalmente. La zona oscura antero-ventral se limita a la región faríngea, pecho y vientre; y no se extiende dorsalmente por encima del labio inferior. Las aletas pélvicas oscurecen en su borde ventral (Figura 65).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Cuenca del Bajo Río Bravo en los Estados Unidos y México, excluyendo el río Conchos en Chihuahua.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. *H. cyanoguttatus* se encuentra simpátrica con los Centrachidos (*Lepomis spp.* y *Micropterus salmoides*) en todo su rango de distribución histórico.

NOMBRES VERNÁCULOS. Guapota del río Bravo, Texas cichlid.

ETIMOLOGÍA. Se deriva del griego cyano que significa azul y guttatus que significa moteado, en alusión a las pequeñas manchas azuladas repartidas por todo el cuerpo y las aletas.

OBSERVACIONES. *Heros pavonaceus*, sintipos MCZ 24877 (5) y UMMZ 95.837 (1) fue colectado por el Dr. Palmer, y descrito por Garman (1881) de “un manantial en las cercanías de Monclova, Coahuila.” Simpre ha existido confusión respecto a la localidad tipo precisa para dicho nombre, en gran medida debido a que el material se colectó en una zona donde la cuenca del río Salado-Nadadores y el valle de Cuatro Ciénegas convergen. La narrativa de Meek (1904) de *H. pavonaceus* es muy general y coincide con *H. cyanoguttatus*. Álvarez (1970) establece la distribución de *H. pavonaceus* como Coahuila y Nuevo León (en la cuenca del río Salado-Nadadores). Kullander *et al.* (2003) lo considera sinónimo de *H. cyanoguttatus*. Aunque divergentes en apariencia general, no se encontraron diferencias merísticas ni morfométricas suficientes que permitan diferenciar entre *H. pavonaceus* y *H. cyanoguttatus*, por lo que se concluye que ambos linajes también son sinónimos. Adicionalmente, en (1990) Hernández-Rolón describió *Parapetenia cyanostigma* con el tipo de localidad Playa Bruja, Tequesquitengo, México, holotipo MNHN 1990465. Su descripción se basa en una población introducida en dicho lago de *H. cyanoguttatus*. Álvarez (1970) considera a *H. carpintis* y *H. teporatus* subespecies de *H. cyanoguttatus*. Las observaciones de

Álvarez del Villar (1970) en general coinciden con el presente estudio en el sentido que *H. carpintis* y *H. cyanoguttatus* son especies débilmente diferenciadas. El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio (0.57%, 0.90%, 0.77%, y 0.42%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre *H. cyanoguttatus* y *H. carpintis*, *H. tamasopoensis*, *H. tepehua* n. sp. y *H. teporatus* respectivamente (Tabla XXXIX). Se detectaron 4 haplotipos mitocondriales entre los especímenes estudiados, incluidos los haplotipos H1 (~ 6 %) y H4 (~ 6 %), compartidos con *H. deppii*, H9 (~ 17 %), compartido con *H. carpintis*, *H. tamasopoensis*, y *H. tepehua* n. sp., así como H10 (~ 72 %), compartido con *H. carpintis* y *H. tepehua* n. sp.

7.17.2.1.2. Linajes alopátricos de *H. cyanoguttatus*: río San Fernando



Figura 66. *H. cyanoguttatus* de la Cuenca del río San Fernando, Tamaulipas.

Algunos ejemplares de *H. cyanoguttatus* dentro de la Cuenca del río San Fernando son muy característicos y diferenciables de *H. cyanoguttatus* de la cuenca del río Bravo. Estos tienen un diámetro ocular muy pequeño 4.4–5 en LC; y su cuerpo es más alargado, 2.1–2.7 en LP. La coloración en vivo se ajusta a la de *H. cyanoguttatus* (fondo oliváceo con puntos azul iridiscente dispersos por todo el cuerpo). Sin embargo, la

puntuación está conformada por puntos más grandes que en los linajes del río Bravo, dispuestos en hileras horizontales a lo largo del cuerpo (Figura 66). No se encontraron caracteres diagnósticos morfométricos ni merísticos suficientes que permitan separar de forma efectiva los linajes del río San Fernando de aquellos del río Bravo.

7.17.2.2. *Herichthys teporatus* (Fowler, 1903) (ANEXOS, Tablas XLIV y XLVI).



Figura 67. *H. teporatus* colectado en el Ejido Nueva Independencia, río Purificación, afluente del río Soto la Marina.

HOLOTIPO. ANSP 24242. Victoria, on the Victoria river, a tributary of the Rio Soto la Marina, Tamaulipas, Mexico. Coll. S. N. Rhoads.

MATERIAL EXAMINADO. 35 ejemplares 61.7–130.8 mm LP: *H. carpintis* (Jordan y Snyder, 1899): Tamaulipas: 17411 UANL (10: 75.3–118.4 mm LP), Independencia, Hidalgo, Cuenca del río Soto La Marina, Lat. 24,802, Long. -99.9288333, 462 msnm, MMB, 2 Noviembre 2005; UANL 17481 (15: 76.8–130.8 mm LP) Independencia, Hidalgo, Cuenca del río Soto La Marina, Lat. 24,802 Long. -99.9288333, 462 msnm, MMB, Febrero 2006; UANL 17478 (10: 61.7 a 84.7 mm LP) Rio San Marcos (Cd. Victoria), Lat. 23.92566667, Long. -99.48116667, 276 msnm, MMB, 13 Mayo 2006.

DIAGNÓSTICO. Se diferencia de *H. cyanoguttatus* en que los machos adultos desarrollan gibas nucales. En vivo *H. teporatus* también difiere de *H. cyanoguttatus* en que tiene manchas iridiscentes de forma irregular 1-1.5 mm que cubren todo el cuerpo vs puntos iridiscentes <1 mm en *H. teporatus*. Se diferencia de *H. carpintis* que tiene la cabeza más corta (media 35%, DE 2% frente a media 37%, DE 1%), ojos más pequeños (media 23%, DE 1% frente a media 26%, DE 2%); la distancia de la punta rostral al origen de la aleta anal más corta (media 67%, DE 2% frente a media 71%, DE 2%), y distancia más corta desde la punta rostral al origen de la aleta pectoral (media del 35%, DE 2% frente a media 37%, DE 1%). Las funciones lineares de clasificación que permiten discriminar morfométricamente entre *H. c. carpintis*, *H. c. teporatus* y *H. c. cyanoguttatus* se presentan en la Tabla XXI. Los conteos merísticos entre las tres subespecies son indistinguibles.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en ejemplares sexualmente maduros > 63.7 mm LP, con anotaciones acerca de ejemplares más pequeños, así como la coloración observada en el campo o documentada por medio de fotografías y / o especímenes vivos mantenidos en acuarios. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas 4–6. Aleta dorsal XV–XVI, 10–12; aleta anal V–VI, 9; radios pectorales 14; Escamas en la línea lateral 28–33. Altura del cuerpo intermedia 42% –49% de LP; cabeza corta, contorno pre-dorsal inclinado, aplanado en la parte frontal, presenta concavidad angular frente el ojo; los machos adultos desarrollar gibas nucales. Dientes espatulados, truncales o débilmente bicúspides, con implantación erecta, cuello ancho y curvatura recta, indiferenciados en longitud entre las mandíbulas superior e inferior. Dientes de la serie exterior de la premaxila 18, hileras de dientes en la serie interna de la premaxila 4 y de la mandíbula inferior 4, una hilera interna anterior y 3 hileras posteriores en la mandíbula superior. Arcadas inferior y superior redondeadas. Dientes frontales implantados de forma regular, disminuyendo caudalmente en tamaño. Placa faríngea inferior ancha y moderadamente gruesa; dos filas de 10–12 dientes agrandados, ligeramente pigmentados, crecientes caudalmente en tamaño y molarización flanquean la línea media de la superficie oclusal. 20 dientes cónicos progresivamente comprimidos a lo largo de margen posterior de la placa.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Marrón olivo con la región ventral pálida. Seis a nueve barras verticales, provistas de una serie de manchas oscuras por debajo de la línea lateral sobre los flancos constituyen las marcas principales. Aletas opacas, color verde oliva oscuro.

COLORACIÓN EN VIVO. El color de fondo es verde oliva con hileras horizontales de manchas asimétricas color turquesa iridiscente de 1–1.5 mm, repartidas por todo el cuerpo en los adultos. Las aletas dorsal y anal son del mismo color que el cuerpo. Hileras de manchas de color turquesa cubren las aletas dorsal, anal y tercio frontal de la aleta caudal (Figura 67). La punta de la aleta dorsal es roja en algunos individuos. Una mancha oscura conspicua sobre el centro de la aleta dorsal puede estar presente tanto en machos como en hembras. Las aletas pectorales y pélvicas son opacas con rayas longitudinales de color azul. La cabeza está marcada con una serie de 10 a 15 hileras diagonales, con respecto a la horizontal, de puntos redondos y pequeños sobre el lacrimal y las mejillas que se extienden desde el borde posterior-dorsal de pliegue labial hasta el borde ventro-caudal de la órbita del ojo. La vista dorsal de la cabeza es gris sólida a verde olivo por encima de la premaxila. Siete barras discretas son visibles en coloración no reproductiva.



Figura 68. Hembra de *H. teporatus* del río Purificación, afluente del río Soto la Marina muestra

su librea reproductiva en el acuario.

LIBREA REPRODUCTIVA. Seis a siete barras verticales en los flancos se fusionan, oscureciendo la mitad posterior del cuerpo, que contrasta con la mitad frontal pálida del pez. El área oscura comienza en la vertical con el séptimo rayo de la aleta dorsal, y se extiende caudalmente. La zona oscura antero-ventral se extiende por encima del labio inferior, caudalmente hasta la aleta pectoral cubriendo la zona faríngea y el pecho. Las manchas a lo largo de las áreas no pigmentadas, incluidas las hileras de puntos sobre las mejillas, así como los radios dorsales rojos se tornan dorados. Las aletas pélvicas se oscurecen en su totalidad (Figura 68).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Cuenca del río Soto La Marina, incluyendo el río Blanco en Aramberri, Nuevo León, así como algunos ríos más pequeños y arroyos costeros al norte del Complejo Volcánico de Villa Aldama, incluyendo el río Carrizal y el arroyo Tepehuajes en El Panal, Tamaulipas.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. *H. c. teporatus* se ha adaptado a una amplia gama de condiciones ecológicas en la cuenca del río Soto la Marina. En el río Blanco se le encuentra a elevaciones por encima de los 1000 msnm. En el río Purificación comparte hábitat con *Xiphophorus xiphidium*, mientras que en las secciones bajas comparte su hábitat con *Poecilia mexicana*, *Poecilia formosa*, *Gambusia sp.* y *Fundulus grandis*, entre otras especies.

NOMBRE VERNÁCULO. Guapota del río Soto la Marina.

ETIMOLOGÍA. "Teporatus, de cálido, refiriéndose a las aguas termales que fluyen en el río Victoria, donde el material tipo fue colectado".

OBSERVACIONES. *Heros teporatus* fue descrita por Fowler (1903) con el río Victoria, afluente del río Soto la Marina, Tamps., México como localidad tipo. Meek (1904) sinonimizó la especie con *H. cyanoguttatus*. Álvarez (1970) considera a *H. teporatus* una subespecie de *H. cyanoguttatus* y utilizó el trinomio *H. cyanoguttatus teporatus*. Kullander en Reis *et al.* (2003) sinonimizó a "*Heros*" *teporatus* con *Herichtys carpintis*. Miller *et al.* (2005) mencionan que tanto *H. cyanoguttatus* como *H. carpintis* posiblemente hibridan en secciones de la cuenca del río Soto la Marina. Sin embargo, *H. cyanoguttatus* no está presente en esta cuenca, como se confirmó a través de los viajes de colecta, tratándose de un linaje alopatrico diagnosticable, cromáticamente similar a

H. carpintis tanto en coloración normal como en librea reproductiva, pero morfológicamente idéntico a *H. c. cyanoguttatus*. El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio ($Dp = 0.73\%$ y 0.42%) separando a *H. teporatus* de *H. carpintis* y *H. cyanoguttatus* respectivamente. Se detectaron dos haplotipos mitocondriales entre los especímenes estudiados, incluidos los haplotipos H4 (~ 17%), compartido con *H. deppii*, y H10, el más común (~ 80%), muy común en *H. cyanoguttatus*, no tanto en *H. carpintis*, y poco frecuente en *H. tepehua* n. sp. (Tabla XXXIX).

7.17.2.3. *Herichthys carpintis* (Jordan y Snyder, 1899) (ANEXOS, Tablas XLIV y XLVI).

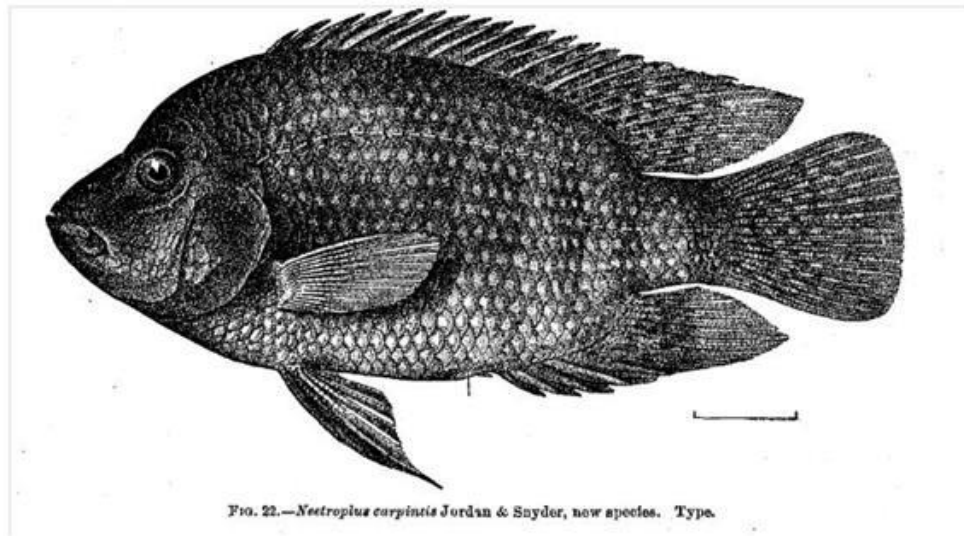


Figura 69. La ilustración del holotipo SU 6162 *Neetroplus carpintis* Jordan y Snyder, 1899 colectado en la Laguna del Carpintero, cuenca del río Pánuco aparece en la descripción original.



Figura 70. *H. carpintis* fotografiado en el Estero Cucharas, afluente de la Laguna de Tamiahua, en Veracruz, México.

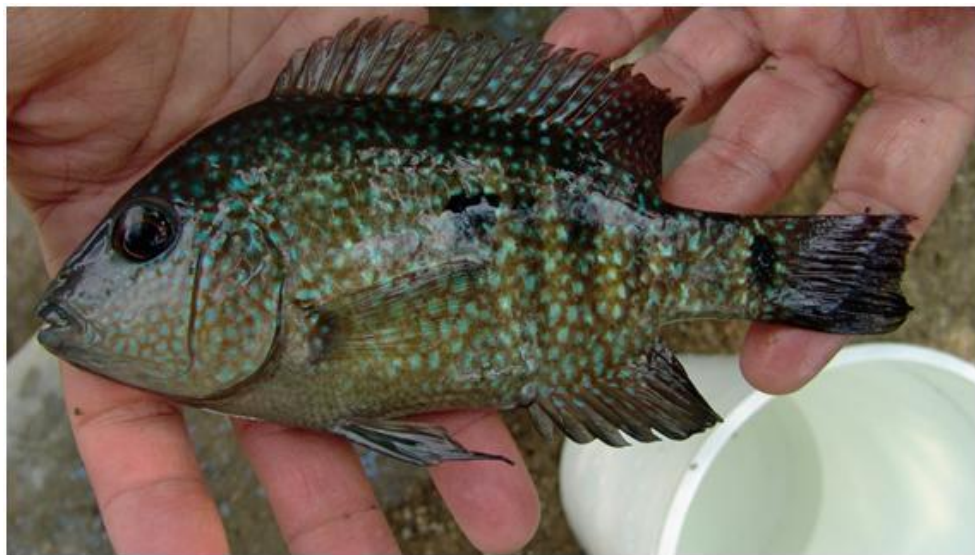


Figura 71. *H. carpintis*, forma riverina fotografiado en el Nacimiento del río Mante, cuenca del río Pánuco-Tamesí en Tamaulipas, México.



Figura 72. *H. carpintis* del río Gatos, río arriba de las cascadas de Micos (río el Salto) en Tamaulipas, México.



Figura 73. *H. carpintis* del río Tigre, afluente de la Laguna de San Andrés en Tamaulipas, México.

SINONIMIA: *Heros laurae* (Regan, 1908). A la fecha de este trabajo se considera sinónimo de *Heros teporatus* Fowler, 1903.



Figura 74. SU 6162 *Neetroplus carpintis* Jordan y Snyder, 1899 Holotype

HOLOTIPO. SU 6162; Laguna del Carpintero, cerca de Tampico, Tamaulipas, Mexico; J. O. Snyder, Enero 15 1899 (Figuras 69 y 74).

PARATIPOS. BMNH 1900.9.29.172–175 (4), FMNH (1), SU 6201 (29).

MATERIAL EXAMINADO. 67 ejemplares 53.4–119.6 mm LP: *H. carpintis*: **Tamaulipas:** UANL 17404 (10: 86.3–122.6), Nacimiento del Río Mante, Cd. Mante, cuenca del río Panuco, Lat. 23.63333333, Long. -99.13333333, masl 117, MMB, 10 Septiembre 2005; UANL 17479 (10: 72.4–119.6 mm LP) El Encino, Rio Guayalejo, Llera, cuenca del río Panuco, Lat. 23.13333333, Long -99.61666667, masl 119, MMB, 13 Mayo 2006; UANL 17430 (10: 53.4–76 mm LP) San José Salamanca, río Guayalejo, Jaumave, Cuenca del río Panuco, Lat. 23.665, long. -100.223, masl 568, MMB, 2 Noviembre 2005; **Veracruz:** UANL 17442 (10: 55.4–92.6 mm LP) *H. carpintis*, río Naranjos, Naranjos, sistema lagunar de Tamiahua, Lat. 22.22816667, Long.-98.605,

masl 48, MMB, 17 Marzo 2006; UANL 17512 (7: 79.9–107 mm LP) río Naranjos, sistema lagunar de Tamiahua, Lat. 22.22816667, Long. -98.605, masl 48, MMB, 30 junio 2006; **San Luis Potosí:** 17502 (20: 58.04–115.05 mm LP) río arriba de la cascada de Micos, cuenca del río Panuco, Lat. 22.11626667, Long.-99.16976667, masl 223, MMB, 27 junio 2006.

DIAGNÓSTICO. Difiere de *H. cyanoguttatus* en que los machos adultos desarrollan gibas nucales; de *H. teporatus* y de *H. cyanoguttatus* en que tiene la cabeza más larga (media 38%, DE 1% vs media 35% y 35%, DE 2% y 1 %, respectivamente); distancia más larga desde la punta rostral hasta el origen de la aleta pectoral (media 37%, DE 1% vs media 35% y 35%, DE 2% y 1%, respectivamente); hocico corto (media 37%, DE 3% vs media 39% y 40%, DE 3% y 3%, respectivamente), y los ojos más grandes (media 26%, DE 2% vs media 23% y 22%, DE 1% y 2%, respectivamente). También se diferencia de otros *Herichthys* en el siguiente autapomorfía: En especímenes vivos, perlas iridiscentes grandes y gruesas > 1.5 mm que dan a los peces un aspecto biselado.

DESCRIPCIÓN. Subespecie polimórfica en todo su rango de distribución (Figuras 70, 71, 72 y 73). La descripción se basa en especímenes sexualmente maduros >53.4 mm LP, con notas acerca de los más pequeños, así como coloración observada en el campo o documentada con fotografías y / o especímenes vivos mantenidos en acuarios. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas 4–6. Aleta dorsal XV–XVII, 9–12; aleta anal IV–VI, 7–10; radios pectorales 13–15, Escamas sobre la línea lateral 26–33. Altura del cuerpo 40%–50% de LP; Contorno Predorsal alto, inclinado y aplanado en la parte frontal, forma una concavidad frente al ojo. Frente prominente. Los machos adultos desarrollan gibas nucales. Dientes frontales implantados de forma regular, disminuyendo en tamaño caudalmente; truncales y débilmente bicúspides con implantación erecta, cuello ancho y curvatura recta (Figura 15). Dientes de la serie externa de la premaxila 22–28; hileras de dientes en serie interna de la premaxilla 4–5 y en la mandíbula inferior 4–5. Una hilera interior anterior y 3 hileras detrás en el maxilar superior. Arcadas inferior y superior redondeadas. Placa faríngea inferior ancha y moderadamente gruesa. La morfología de los dientes de la placa faríngea es caracter polimórfico, estos varían en su forma desde molariformes hasta cónicos en algunas

poblaciones (por ejemplo, Tamiahua). Dos hileras de 10–12 dientes pigmentados en algunas poblaciones (por ejemplo, Tamiahua), y despigmentados en otras (por ejemplo Micos), que aumentan caudalmente en tamaño y molarización, flanquean la línea media de la superficie occlusal. 20–23 dientes cónicos, progresivamente comprimidos lo largo del margen posterior (Figura 40).

COLORACIÓN EN ALCOHOL. El color base es marrón oliva. Cinco a siete barras verticales sobre los flancos, provistas de una serie de manchas oscuras por debajo de la línea lateral constituyen las marcas principales. Aletas opacas, color oliváceo oscuro; la zona ventral del cuerpo es pálida, las escamas muestran puntos claros centrales.

COLORACIÓN EN VIVO. Verde olivo con manchas (perlas) grandes, > 1.5 mm de diámetro de color verde iridiscentes; anguladas, gruesas y de forma irregular, cubren todo el cuerpo, dando al pez una apariencia biselada. Las aletas dorsal y anal del mismo color que el cuerpo, con perlas iridiscentes dispuestas sobre la aleta anal, dorsal y teciio frontal de la aleta caudal. Las puntas de la aleta dorsal son rojas en algunos ejemplares. Una mancha conspicua negra sobre la mitad de la aleta dorsal puede estar presente tanto en machos como en hembras. Las aletas pectorales y pélvicas son amarillentas con rayas azules longitudinales. La cabeza tiene series de 10–12 puntos sobre la lacrimal y las mejillas que se extienden desde el borde posterior-dorsal del pliegue del labio hasta el borde ventro-caudal de la órbita del ojo. La vista dorsal es color verde oliva sólido encima de la premaxila. Siete barras discretas son visibles en los flancos en la coloración no reproductiva.

LIBREA REPRODUCTIVA. Seis barras verticales de los flancos se oscurecen y fusionan cubriendo la mitad posterior del cuerpo, que contrasta con la mitad pálida frontal. El área oscura comienza en la vertical que se forma con el sexto rayo de la aleta dorsal y se extiende caudalmente. La zona oscura antério-ventral se extiende dorsalmente por encima del labio inferior, caudalmente sobre la región faríngea y el pecho por la base de las aletas pectorales hasta la mitad caudal oscura. Las marcas en las áreas no pigmentadas, incluidas las mejillas, así como las puntas rojas de los radios dorsales se tornan color dorado. Las aletas pélvicas se tornan negras.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Laguna de Tamiahua y sus afluentes, siendo el río Naranjos en Veracruz su límite austral, hasta la laguna de San Andrés y sus afluentes en Tamaulipas, siendo el río Tigre su límite septentrional, incluida la cuenca del río Pánuco-Tamesí por debajo de los 1200 msnm, con excepción del Río Gallinas y sus afluentes en el Río Verde.

NOMBRE VERNÁCULO. Guapota del Pánuco, Cíclido texano verde.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. *H. c. carpintis* está adaptado para una amplia gama de condiciones a lo largo de la cuenca del río Pánuco. Se encuentra simpátrica con especies del agregado *H. [labridens]* en toda su área de distribución.

OBSERVACIONES. *Herichthys carpintis* fue descrito como *Neetroplus carpintis* por Jordan y Snyder (1899) a partir de material colectado en la Laguna del Carpintero, Tamaulipas, y algunos ejemplares del río Verde cerca de Rascón en San Luis Potosí; ambas localidades en la cuenca del río Panuco. Por su parte, Regan (1908) describió a *Heros laurae*, sintipo BMNH 1908, con Tampico como localidad tipo. Se concuerda con Álvarez (1970) que considera a *H. c. carpintis* una subespecie de *H. cyanoguttatus*, distinta de *H. c. teporatus* y de *H. c. cyanoguttatus*; utilizó el trinomio *H. cyanoguttatus carpintis*.

El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio (0.57%, 0.70%, 0.75%, y 0.73%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre *H. carpintis* y *H. cyanoguttatus*, *H. tamasopoensis*, *H. tepehua* n. sp. y *H. teporatus* respectivamente (Tabla XXXIX). Se detectaron seis haplotipos mitocondriales entre los especímenes estudiados, incluidos los haplotipos H9 (~ 79%), compartido con *H. cyanoguttatus* y *H. tamasopoensis* y H10 (~ 5%), poco frecuente en *H. deppii* y muy común en *H. cyanoguttatus*. También se detectaron los haplotipos H11 (~ 2%) en las poblaciones de Tamiahua, H15 (~ 2%) del río Guayalejo, H16 (~ 9%) del Pánuco inferior, y H17 (~ 2%) del Río Guayalejo, que representa un linaje divergente exclusivo de esta especie.

7.17.2.4. *Herichthys [cyanoguttatus] tamasopoensis* Artigas-Azas, 1993
(ANEXOS, Tablas XLIV y XLVI).



Figura 75. *H. tamasopoensis*. Fotografía tomada en Las Cascadas, río Tamasopo, San Luis Potosí, México



Figura 76. Holotipo UMMZ 221577, *Herichthys tamasopoensis*, macho adulto, 85.5 mm LP "Las Cascadas" (99°23'47" W Long., 21°56'47" N. Lat.) río Tamasopo (Artigas-Azas, *Herichthys tamasopoensis* n. sp., a new cichlid from México (Pisces, Cichlidae), 1993.

HOLOTIPO. UMMZ 221577; macho adulto, 85.5 mm LP “Las Cascadas” (99°23’47’’ W Long., 21°56’47’’ N. Lat.) río Tamasopo, J.M. Artigas-Azas (Figura 76).

PARATIPOS. UMMZ 221829 (6: 72.6–86.9 mm SL), misma información que el holotipo.

MATERIAL EXAMINADO. *H. tamasopoensis*: **San Luis Potosí:** UANL 17438 (63.54–89.25 mm LP), Tamasopo. Panuco river basin, Lat. 22.51666667, Long. -99.65, masl 393, MMB, 8 marzo 2006; UANL 17507 (6: 57.25–74.35 mm LP) Las Cascaditas, Tamasopo, Lat. 21.94605, Long -99.40056667, masl 388, MMB, 28 junio, 2006.

DIAGNOSIS. Se diferencia de *H. carpintis* en que tiene el pedúnculo caudal más largo (media 17%, DE 1% vs media 15%, DE 1%), y la mandíbula inferior más corta (media 29%, DE 2% frente a media 31%, DE 2%). Se diferencia de todas las demás especies de *Herichthys* en las siguientes autapomorfías: Dientes frontales muy juntos, truncados, aplanados, unicúspides a débilmente bicúspides en ambas mandíbulas; dientes laterales bicúspides. Arcadas inferior y superior muy abultadas. Placa faríngea inferior robusta, ancha y rugosa, dos hileras de 10–12 molares papiliformes, con alta densidad, sin pigmentar flanquean la línea media de la superficie oclusal (Figura 40). Lacrimal 30–32 dientes comprimidos a lo largo del margen posterior de la placa. Perfil dorsal convexo marcadamente curvado entre la región nugal y el primer radio dorsal. Los machos adultos desarrollan gibas nucas prominentes. En vivo el color de fondo es amarillo grisáceo-verde a verde oliva, el cuerpo se encuentra cubierto con pequeños puntos color amarillo vainilla de alrededor de 1 mm de diámetro.

DESCRIPCIÓN. La descripción se basa en ejemplares sexualmente maduros > 57.25 mm SL, con anotaciones acerca de ejemplares más pequeños, así como la coloración observada en el campo o documentada por medio de fotografías y/o especímenes vivos mantenidos en acuarios. Los datos morfométricos y merísticos se resumen en las Tablas 4–6. Aleta dorsal XV–XI, 9–10; aleta anal V, 7 – 8, radios pectorales 13–14; escamas en la línea lateral 28–31. Altura del cuerpo intermedia 41% – 47% de LP. Contorno predorsal alto, inclinado y aplanado en la sección frontal, no cóncavo frente al ojo, los machos desarrollan joroba nugal. Contorno dorsal fuertemente convexo, marcadamente curvado entre la nuca y el primer radio de la aleta dorsal. Dientes caniniformes, no diferenciados en longitud en quijadas superior e inferior;

frontales aplanados, muy juntos, truncados y unicúspides a débilmente bicúspides en ambas mandíbulas; laterales bicúspides; implantación erecta, cuello ancho, curvatura recta, disminuyendo en tamaño caudalmente. Serie exterior de la premaxillae 18, hileras en la serie interna de la premaxila 5 y en la mandíbula inferior 6–7. Una hilera anterior y 5–6 hileras caudales en la mandíbula superior. Arcadas inferior y superior muy abultadas. Placa faringea inferior robusta, ancha y rugosa; dos hileras de 10–12 molares pequeños fusiformes, comprimidos, estrechamente ajustados, sin pigmentar flanquean la línea media de la superficie oclusal. Lacrimal 30–32 dientes comprimidos lo largo del margen posterior de la Placa.

COLORACIÓN EN ALCOHOL. Fondo marrón, más oscuro en la cabeza y la región dorsal. Aletas del mismo color que el cuerpo, dorsal y anal ligeramente salpicadas de manchas. Siete barras verticales discretas en la mitad caudal sobre los flancos están provistas de una serie de manchas oscuras por debajo de la línea lateral que se cuentan y se numeran en sucesión posterior-anterior: 1) la segunda más notoria en tamaño e intensidad se encuentra en la mitad posterior del pedúnculo caudal, 2, 3, 4 y 5) poco notorias, 6) la más grande y conspicua de todas, y 7) discreta o ausente. Puede presentarse una mancha negra visible sobre la parte media de la aleta dorsal tanto en machos como en hembras.

COLORACIÓN EN VIVO. Fondo gris amarillo–verde a verde oliva, más oscuro dorsalmente, ojos y cubiertas de las branquias morados, el cuerpo está cubierto con puntos de color vainilla de alrededor de 1 mm de diámetro. Los puntos son más densos en la mitad blanda de las aletas anal, caudal y sección blanda de la aleta dorsal. Están ausentes en la cabeza y el pecho. Las aletas son opacas. Siete manchas oscuras en la mitad caudal, debajo de la línea lateral hacen las marcas principales. La mancha central y caudal son las más visibles (Figura 75).

LIBREA REPRODUCTIVA. El color de fondo cambia a un caqui pálido. Cinco barras verticales en los flancos se oscurecen, contrastando la mitad caudal con la mitad frontal pálida. La zona ventral oscura no se extiende por encima del labio superior, y sigue caudalmente la región faríngea y el pecho, pasando por el margen ventral de la base de la aleta pectoral. Las áreas púrpuras alrededor de los opérculos branquiales y las

mejillas, así como las áreas pigmentadas de color salmón en la aleta dorsal se intensifican.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. Cauce principal del río Gallinas y sus tributarios en la cuenca del río Pánuco. Esta se separa del río Tamaoón por la Cascada Tamul.

HÁBITAT Y SUS ASOCIADOS. El hábitat se caracteriza por contener aguas duras y claras con pH 7.8–8.3, sobre sustrato rocoso. Comparte su hábitat con *Herichthys pame*, *H. steindachneri*, *Xiphophorus montezumae*, *Gambusia panuco* y *Astyanax mexicanus*, entre otras especies de peces.

NOMBRE VERNÁCULO. Mojarra de Tamasopo.

ETIMOLOGÍA. Tamasopoensis denota el lugar de origen del pez. Tiene su origen en la palabra indígena huasteca Tam-Azote que significa lugar de cascadas.

OBSERVACIONES. Hulsey *et al.* (2003) y Concheiro *et al.* (2006) recuperaron a *H. tamasopoensis* como linaje hermano de *H. carpintis* de los ríos Tigre y Verde, y lagunas de Champayán y de Chairel. El análisis del gen mitocondrial *Cox1* recobró una tasa de divergencia promedio (0.70%, 0.90%, 0.84%, y 0.93%) Dp =distancia sin corregir en el gen mitocondrial *Cox1* entre *H. tamasopoensis* y *H. carpintis*, *H. cyanoguttatus*, *H. tepehua* n. sp. y *H. teporatus* respectivamente (Tabla XXXIX). A pesar de las bajas tasas de divergencia mitocondrial, similares a las que se presentan entre todos los linajes afines a *H. [cyanoguttatus]*; se considera que *H. tamasopoensis* es marcadamente divergente tanto cromática como morfológicamente. Se detectaron dos haplotipos mitocondriales entre los ejemplares muestreados, incluyendo H8 (~89%), poco común en *H. tepehua* del río Tenixtepec, y H9 (~11%), muy común en *H. carpintis* y menos común en *H. cyanoguttatus*.

7.17.3. *Herichthys minckleyi* Kornfield y Taylor, 1983

Dado que no se examinó material correspondiente a *M. minckleyi*, la presente revisión se basa en la descripción original de Kornfield y Taylor (1983), así como en ejemplares vivos observados en el campo o documentados por medio de fotografías.



Figura 77. *Herichthys minckleyi* en la Poza de la Becerra, Cuatro Ciénegas, Coahuila. Foto por Tomolyka.



Figura 78. *Herichthys minckleyi*, holotipo UMMZ 209434, 93.4 mm LP macho, de la Poza de la Becerra (Kornfield y Taylor, 1983).



Figura 79. Paratipo UMMZ 179832, macho 93.5 mm LP. Forma con dientes faríngeos papiliformes, Poza de la Becerra, Cuatro Ciénegas de Carranza, Coahuila, México, 1961 (Kornfield y Taylor, 1961).

HOLOTIPO. UMMZ 209434, 93.4 mm LP macho, forma con cuerpo alto, papiliforme, Poza de la Becerra, 15.7 km sobre el camino de Cuatro Ciénegas de Carranza, Coahuila, México, R. R. Miller y familia, C. L. Hubbs, W. L. Minckley, D. R. Tindall, y J. E. Craddock, 6 Abril 1961 (Figura 78).

RECONOCIMIENTO. Especie polimórfica (Figuras 77, 78 y 79). D XV—XVII (XVI 97%) 9—12, A IV—VI (V **FREQ** 92%), rayos pectorales 13—15 (14 **FREQ** 76%). Escamas en la serie lateral 28—32. 17—22, 10—13; branquiaspinas superior 3—4, branquiaespinas inferior 7—9. La forma del cuerpo en las formas molariformes es compacta 40%—45% LP con la boca pequeña, quijadas iguales. La forma papiliforme es alargada 36%—38% con boca grande y quijada ligeramente prógnata. Aleta dorsal deprimida no rebasa el 1/3 anterior de la aleta caudal. Arcadas inferior y superior redondeadas. Dientes anteriores implantados con regularidad, bien espaciados, cónicos, unicúspides, redondeados, fuertemente recurvados y filosos, con implantación erecta; un par de colmillos recurvados, bien desarrollados están presentes en la maxila superior, y un segund par menos desarrollado en la mandíbula inferior. Placa faríngea inferior ancha (1.1—1.3 veces más ancha que larga). La dentición faríngea es un carácter dimórfico con 4—8 molares enormes, que incrementan caudalmente en tamaño y molarización flanqueando la línea media de la superficie oclusal en la forma molariforme; o ausentes con numerosos dientes delgados unicuspídos colocados en hileras irregulares en la forma

papiliforme aumentando caudalmente de tamaño. 24 dientes cónicos progresivamente comprometidos a lo largo del margen posterior de la placa.

COLOR EN ALCOHOL. Variable, que va de caqui a café oscuro o negro. Una serie de 4—7 barras difusas con manchas rectangulares centrales conforman las marcas principales. Algunos adultos muestran puntos oscuros salpicados sobre los flancos.

COLORACIÓN EN VIVO. Gris claro a caqui, o amarillo verdoso a verde grisáceo con marcas negras en los flancos. Los peces pueden modificar su coloración en lapsos de tiempo muy cortos en algunos individuos.

LIBREA REPRODUCTIVA. Presenta un dimorfismo sexual marcado. Los machos maduros se tornan verde oscuro a totalmente negros, con puntos azul claro distribuidos sobre las regiones cefálicas, flancos y aletas verticales. Las hembras desarrollan una coloración completamente blanca con las marcas de los flancos conspicuas, pero sin los puntos azules.

NOMBRE VERNÁCULO. Mojarra de Minckley, mojarra de Cuatro Ciéngas.



Figura 80. Pozas Azules en Cuatro Ciéngas, Coahuila. Hábitat de *H. minckleyi*.

HÁBITAT Y ESPECIES ASOCIADAS. Habita el sistema de pozas de Cuatro Ciénegas, Coahuila, México (Figura 80).

DISTRIBUCIÓN. Endémica de Cuatro Ciénegas, Coahuila, México.

8. DISCUSIÓN

8.1. Implicaciones taxonómicas

El análisis molecular y morfológico apoya al nuevo género *Nosferatu* como distinto de *Herichthys*. El género *Nosferatu* está conformado por *N. steindachneri* (restringido al río Tamasopo), *N. labridens* (restringido a la laguna de la Media Luna y sus alrededores), *N. pratinus* n. sp. (restringida al río el Salto, aguas arriba de las cascadas de Micos), *N. pame* n. sp. (restringida al río Tamasopo), *N. pantostictus* que incluye una serie de formas parapátricas, lólicas y lénticas que habitan en las partes bajas de la cuenca de los ríos Pánuco - Tamesí cuenca y los sistemas de lagunas costeras de Tamiahua y San Andrés, y *N. molango* (restringida a la Laguna Azteca). Esta última especie podría corresponder a un fenómeno de contacto secundario (Nosil *et al.*,2009) entre ambos géneros. Se detectó que *N. Molango* exhibe afinidad de ADN mitocondrial con *Herichthys*.

Se ha planteado la hipótesis sobre la base de similitudes morfológicas entre *N. pame* n. sp. y *N. steindachneri* (Kornfield y Taylor, 1983; Artigas-Azas, 2006), que ambas especies evolucionaron simpátricamente, e inferido que dicho proceso es análogo al de la especie polimórfica *H. minckleyi* en Cuatro Ciénegas (Kornfield y Taylor, 1983). Por su parte, Artigas-Azas (2006) sugiere en la base de la distribución de las dos especies, *N. pame* se encuentra río arriba de las cascadas de Tamasopo, mientras que *N. steindachneri* no, que *N. pame* es la especie ancestral de ambas. Los resultados del presente estudio sugieren que ambas especies junto con la alopátrica *N. pratinus* forman

un grupo parafilético. Esta hipótesis está apoyada por la presencia de haplotipos compartidos entre *N. steindachneri* y *N. pratinus* que no se comparten con *N. pame* lo cual podría ser el resultado del fenómeno de ordenación incompleta de linajes en el marcador utilizado (Nosil y Sandoval, 2008; Takahashi *et al.*, 2001) o del contacto secundario (Nosil *et al.*, 2009) de *H. pratinus* en la cuenca del río Tamasopo. Esta última hipótesis se ve apoyada por una menor divergencia entre especies alopátricas que entre simpátricas ($Dp = 0,32 \pm 000,15$ y $Dp = 000,87 \pm 000,97$, respectivamente). El análisis apoya que *N. labridens* y *N. bartoni* divergieron recientemente de un ancestro común, sobre la base de que todos los haplotipos en ambas especies son compartidos por los dos. Ninguna de las especies dentro de *Herichthys* se recuperó como monofilética. Sin embargo, el análisis apoya la validez de la supraespecie *H. [deppii]* conformada por *H. deppii* + *H. tepehua* n. sp. que se distribuye al sur de la Sierra de Tantima, sobre la base de los altos niveles de divergencia con respecto a *H. [cyanoguttatus]*, y la presencia de haplotipos exclusivos a este grupo. El análisis molecular, sin embargo, no apoya las especies *H. tamasopoensis*, *H. cyanoguttatus*, *H. teporatus* y *H. carpintis* (i.e. *H. [supraespecie: cyanoguttatus]*) como distintas unas de otras. Estas especies mostraron muy bajos valores de divergencia ($Dp < 0.75$ %), y no mostraron diferencias con *H. carpintis*, especie que cuenta con la mayor diversidad genética. Nuestros resultados coinciden con los de López- Fernández *et al.* (2010), quienes reportaron valores de divergencia de ~ 0,1 % entre estas. Sin embargo, nuestro análisis morfométrico mostró a todas ellas como claramente divergentes y diagnosticables ecológica, cromática y morfológicamente entre sí.

El estudio mostró que *Herichthys* incluye siete especies distintas: *H. deppii* (restringida a las cuencas de los ríos Nautla y Misantla) y la alopátrica *H. tepehua* n. sp. (restringida a los ríos Pantepec, Cazonas, Tenixtepec, Tecolutla, y el sistema fluvial solteros); *H. carpintis* que incluye una serie de formas parapátricas lólicas y lénticas que habitan la cuenca de los ríos Pánuco - Tamesí, excepto en el río Tamasopo, así como los sistemas lagunares de Tamiahua y de San Andrés; *H. tamasopoensis* (restringida al río Tamasopo); *H. teporatus* restringida al río Soto la Marina; *H. cyanoguttatus* que incluye una serie de formas alopátricas que habitan los ríos San Fernando, Bravo y los ríos

adyacentes en el sureste de Texas; y la especie polimorfica *H. minckleyi* (endémica del Valle de Cuatro Ciénegas).

8.2. Patrones biogeográficos

Las relaciones filogenéticas dentro de la tribu Heroini fueron ampliamente estudiadas separadamente por Hulsey *et al.* (2004), y por Concheiro-Pérez *et al.* (2006). La evidencia documentada en sus trabajos apoya la hipótesis que la biogeografía de los herichtynes ha sido fuertemente influenciada por la tectónica de placas. Adicionalmente, la evidencia que se obtuvo en el presente trabajo apoya fuertemente la hipótesis de que en el caso particular de *Herichthys*, el cambio climático de los últimos cuatro millones de años fue de gran importancia en su historia evolutiva.

En sus respectivos trabajos, ambos autores recuperaron el rompimiento del grupo troncal que llevó a la formación del ancestro común para el género *Herichthys* y sus taxa hermanos *Vieja*, *Paratheraps* y *Paraneetroplus* hace 6.7 millones de años —basado en la probabilidad máxima de divergencia— (Hulsey, *et al.* 2004) a 8.5 millones de años —basado en datación estándar de mtDNA (ca. 1.0%)— con un posterior rompimiento entre *Nosferatu* y *Herichthys* hace +/- 7.5 millones de años (Concheiro-Pérez *et al.*, 2006); o bien entre +/-12 y +/-13 millones de años respectivamente, con cálculos basados en datación geológica —calibrando en función de la separación de las cuencas de los ríos Magdalena y Orinoco hace 10–11 millones de años en Sudamérica, y la separación de Cuba de la isla Española hace 23—24 millones de años— (Concheiro-Pérez *et al.*, 2006).

En el presente estudio, el tiempo de divergencia estimado para el grupo troncal (*Herichthys* + *Nosferatu*) de su clado hermano a través de la PDM fue de ~7 Ma (5-11 Ma 95 % HPD). Dicha datación se corresponde con la formación del Macizo de Chiconquiaco – Palma Sola. Dicho macizo se encuentra entre el Golfo de México y la Sierra Madre Oriental (SMO), y forma parte de la Provincia Oriental alcalina (POA), un cinturón volcánico que se extiende 2,000 kilómetros en dirección NNW-SSE desde el

norte de Coahuila a Palma Sola, Veracruz, a lo largo de las llanuras costeras del GDM (Ferrari, 2005; Avto *et al.*, 2007) e interseca al Eje Neovolcánico Mexicano en el macizo Chiconquiaco – Palma Sola (6.9 a 3.2 Ma) en el centro de Veracruz (Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004; Ferrari *et al.*, 2005; Avto *et al.*, 2007).

Por su parte, el tiempo de divergencia estimado para la separación entre ambos géneros fue de ~ 5 Ma (3-8 Ma 95 % HPD). La datación coincide con la intensa actividad volcánica del Mioceno - Plioceno que llevó a la formación de la cuenca sedimentaria del Río Verde (Planer-Friedrich, 2000). Esto también se refleja en otros grupos con tiempos de divergencia similares (Ornelas-García *et al.*, 2008). El hundimiento repentino de la estructura de graben en dicha cuenca durante el Cuaternario formó una depresión con lagos poco profundos que estaban sujetos a la evaporación intensa en un ambiente semiárido (Planer-Friedrich, 2000). Fue en algunos de estos lagos que dentro del nuevo género *Nosferatu* divergieron los clados *bartoni* (~3Ma), *steindachneri* y *pantostictus* (~2 millones de años).

El fallamiento regional en la dirección ONO-ESE durante el transcurso del Pleistoceno (~1.8 millones de años) ocasionó que se volviera a unir el Río Verde con el río Pánuco, drenando la mayoría de los lagos, conforme el primero se abrió paso a través del valle (Planer-Friedrich, 2000; CONAGUA, 2002), lo que permitió una nueva invasión del género nuevo *Nosferatu* hacia el río Pánuco, esta vez con mecanismos evolucionados de aislamiento reproductivo que permiten la simpatria entre ambos géneros.

En las llanuras costeras, *Herichthys* no comenzó el proceso de especiación sino hasta hace ~1 Ma, a pesar de la gran actividad volcánica que se produjo en la cuenca estructural Tampico-Misantla durante el Período Mioceno - Cuaternario. La actividad volcánica en dicha zona está bien representada por la Sierra de Tantima y el campo volcánico de Alamo (7.6 a 6.6 Ma), los flujos de Tlanchinol (7.3 a 5.7 Ma), Molango (07.04 a 06.05 Ma) (Ferrari *et al.*, 2005); los campos de lava de Huejutla (7.3-2.87 Ma); los campos de lava alrededor de Palma Sola (6.9 a 3.2 Ma) (Avto *et al.*, 2006); el flujo de Huautla (~ 2.82 Ma); Metlaltoyuca (1.6 a 1.3 Ma) (Ferrari *et al.*, 2005); y las lavas de Poza Rica (1.3-1.62 Ma) (Avto *et al.*, 2006). Estos eventos rellenaron paleovalles y redefinieron las cuencas de los ríos Pánuco, Cazones, Pantepec, Tecolutla, y el sistema

fluvial solteros. Además, durante el Pleistoceno, hubo fluctuaciones repetidas en el nivel del mar que habrían permitido a *Herichthys* ancestrales eludir cualquier frontera terrestre a la dispersión (Hulsey *et al.*, 2004).

Al norte de la cuenca del río Pánuco, sobre la cuenca estructural de Burgos, la PAOM está representada por el cinturón Candela- Monclova (3.4 a 1.8 Ma) (Aranda-Gómez *et al.*, 2005), el complejo volcánico de Villa Aldama (1.8 a 0.250 Ma) (Camacho, 1993; Vasconcelos-Fernández y Ramírez-Fernández, 2004; Gary y Sharp, 2006), y las secciones Plio-cuaternarias de la Sierra de San Carlos-Cruillas y Sierra de Tamaulipas (Demant y Robin, 1975; Bryant *et al.* 1991). Al igual que en la Sierra de Tantima, la sierra de Tamaulipas ha funcionado como una barrera biogeográfica a la dispersión de *N. pantostictus*, y por lo tanto también de *H. carpintis* en las cuencas del río Pantepec y del Soto la Marina, respectivamente.

El cambio climático de los últimos 4 millones de años incluye al final del período de calentamiento (5-3 Ma) y la intensificación de las glaciaciones del hemisferio norte ~2.75 Ma (Ravelo *et al.*, 2004). Durante el Pleistoceno y principios del Holoceno prevalecieron mayores precipitaciones invernales y condiciones significativamente más frías y húmedas que hoy en el norte de México. Las secuencias glaciares del Cuaternario en el centro de México indican que hubo al menos cinco avances glaciales en el Pleistoceno tardío y el Holoceno (Metcalf *et al.*, 2000; Metcalf, 2006). Se hipotetiza que dichos eventos devastaron las poblaciones de cíclidos al norte del paralelo 24°N y posiblemente más al sur, a excepción de refugios localizados con manantiales cálidos como Cuatro Ciénegas. En un estudio reciente, Řičan *et al.* (2012), dataron en 5.6 Ma la cladogénesis que creó a *H. minckleyi*. El análisis de la historia demográfica de todas las otras especies de *Herichthys* exhibió una contracción durante el Pleistoceno inferior que coincide con algunos de los avances glaciales en América del Norte durante ese período. Dichos avances habrían contraído el área de distribución de *Herichthys* (excepto *H. minckleyi*, que se mantuvo en las aguas cálidas de Cuatro Ciénegas) a la cuenca del río Pánuco conforme se deterioró el clima. En tiempos más recientes, hace unos 65,000 años, algunas poblaciones de *Herichthys* habrían ampliado nuevamente su distribución invadiendo las cuencas del norte a partir del río Pánuco.

8.3. Evidencias de dispersión reciente al norte del río Soto la Marina

La presencia simpátrica de *N. pantostictus* con *H. carpintis* al norte de la sierra Otontepec-Tantima, y su ausencia en el río Pantepec y al norte del sistema lagunar de San Andrés; así como la presencia simpátrica de *N. pame* con *H. tamasopoensis* y *N. steindachneri*; la presencia simpátrica de *N. pratinus* con *H. carpintis* río arriba de sus respectivas cascadas; así como el límite histórico de distribución del género neártico *Lepomis*, Centrachidae al 25° N en la cuenca del río San Fernando; son bioindicadores que permiten inferir lo reciente que es la historia evolutiva del grupo, así como armar el “rompecabezas” de su dispersión.

El número relativamente bajo de especies biológicas en sentido estricto dentro del género, en razón de carencia de mecanismos efectivos intrínsecos de aislamiento reproductivo; débil diferenciación morfológica; evidencias en el gen mitocondrial *Cox1* de reticulación e hibridación introgresiva; y niveles reducidos de divergencia genética que se obtuvieron y reportan otros autores [e.g. divergencia (0.1%) distinta de cero en el gen RAG2 entre *H. cyanoguttatus* y *H. tamasopoensis*] para la genética mitocondrial entre especies reconocidas que conforman el género *Herichthys*; son indicativos de procesos recientes de especiación que contrastan con la evidencia señalada por Hulsey *et al.* (2004) y Concheiro-Pérez *et al.* (2006) que apunta a una invasión temprana de las paleocuecas al norte del Eje Neovolcánico Mexicano hace 12 o más millones de años.

Si se considera que hoy:

- a) El género *Herichthys* se encuentra ausente en la subcuenca del río Conchos, Chihuahua cuya temperatura media anual es de alrededor de 18.3° C, con temperatura media mensual mínima de 10.6°C, y máxima 26.1°C (CONAGUA, 1971—2000).
- b) Que su distribución más norteña es el río Salado-Nadadores, cuya temperatura media anual en la región de Monclova es de 21.5°C con temperatura media mensual mínima de 12.3° C y máxima 28.6°C (CONAGUA, 2002), se torna evidente que una diferencia de solo +/-2°C en

la °T media marca la diferencia entre presencia o ausencia para el género neotropical.

Dado que Cd. Victoria, en la cuenca del río San Fernando, presenta hoy, una temperatura media anual de 23.4°C, con temperatura media mensual mínima de 16.8°C, y máxima 29.9°C (CONAGUA, 1971—2000); entonces cualquier variación negativa que se aproximara a los 3°C o 4°C promedio, como habría sucedido durante los periodos interglaciales en dicha región, habría extirpado al grupo de las cuencas más norteñas, facilitado la dispersión hacia el sur (hasta el paralelo 25°N de los convergentes centrachidos. Por tanto, se infiere que —salvo el caso de *H. minckleyi*— la historia evolutiva de *Herichthys* contemporáneo, al norte del río Soto la Marina, data de apenas 18,000—20,000 años, mismos que corresponden al fin del último Máximo Glacial.

9. CONCLUSIONES

En un estudio sobre los peces Cíclidos de la Cuenca del río Pánuco, Taylor y Miller (1983) aclararon la situación de *H. steindachneri* como endémica de dicha cuenca, junto con la forma descrita en este documento como *N. pame* n. sp. También describieron a *N. pantostictus* de Laguna de Chairel y río Sabinas, en el noreste de Gómez Farías, un afluente del río Guayalejo. Llegaron a la conclusión de que todos los peces con moteado restringido a la nuca o los lados de la cabeza eran variantes geográficas de *H. labridens*, excepto *H. steindachneri*, *H. bartoni*, y *H. pantostictus*.

Los resultados del presente estudio muestran que *N. labridens*, *N. steindachneri*, *N. bartoni* y *N. pantostictus*, *sensu* Taylor y Miller (1983) comprenden tres clados distinguidos (i.e. clado *steindachneri*, clado *bartoni* y clado *pantostictus*).

El análisis morfológico coincide con la vigencia de *N. steindachneri*, y apoya a *N. pantostictus* como especie distinta. Sin embargo, los resultados obtenidos están en desacuerdo con la interpretación de Taylor y Miller (1983). Estos muestran que *N. labridens sensu* Taylor y Miller (1983) comprende linajes alopátricos, morfológicamente diagnosticables y que representan 4 especies distintas: *N. labridens* (restringido a Media Luna y sus alrededores), *N. pratinus* n. sp. (restringido al río El Salto, por encima de las cascadas de Micos), *N. molango* n. sp. (restringido a Laguna Azteca), y *N. pame* n. sp. (restringido a río Tamasopo). Los resultados también muestran que *N. pantostictus* incluye una serie de formas parapátricas lóxicas y lénticas que habitan en las partes bajas de la cuenca del río Pánuco-Tamesí.

El número relativamente limitado de especies biológicas dentro de *Herichthys*, en razón de carencia de mecanismos efectivos intrínsecos de aislamiento reproductivo, débil diferenciación morfológica y baja divergencia genética que se observa entre linajes contrastan con la evidencia [(Concheiro-Pérez *et al.*, 2006) (Hulsey *et al.*, 2004)] de una invasión temprana de las paleocuevas al norte del Eje Neovolcánico Mexicano, hace 12 o más millones de años; y refleja una historia evolutiva enrevesada, que a pesar del intenso vulcanismo regional que ocurrió a partir del Mioceno, asociado al desarrollo de la Provincia Alcalina Oriental Mexicana, debió haber sido truncada en múltiples ocasiones por fenómenos climáticos asociados a las glaciaciones del hemisferio norte; así como a los cambios eustáticos del mar que afectaron la región. Estos fenómenos provocarían en varias ocasiones extirpaciones masivas, replegando al grupo hasta sus límites australes, truncando procesos evolutivos, y forzando procesos reticulantes que se reflejan en la morfología y genética del grupo.

La evidencia que se obtuvo en el presente trabajo apoya la teoría de que, al sur del río Pánuco, el ENM, la sierra de Otontepec-Tantima y el campo volcánico de Álamo constituyen barreras orográficas a la dispersión de los Cíclidos a través de la Punta del Morro. Los estuarios hipersalinos (30 y hasta 40 PPT), la laguna de Tampamachoco y los 30 km salobres del río Tuxpam también constituyen barreras fisiográficas a la dispersión de los Cíclidos y otros grupos de peces (Contreras-Balderas *et al.*, 1996) (Miller *et al.*, 2005).

La composición actual de peces en la zona son bioindicadores de la efectividad de dichas barreras. Estas limitaron la dispersión al sur de los Fundilidos *Lucania parva*, *Fundulus grandis* y *Fundulus similis*, el Cyprinodontido *Cyprinodon variegatus*, y los Atherinidos *Menidia beryllina* y *Menidia peninsulae* [(Contreras-Balderas *et al.*, 1996) (Miller *et al.*, 2005)]; y restringen la dispersión de *H. [deppii] spp.* hacia el norte y de *H. [cyanoguttatus] spp.* y *Nosferatu spp.* hacia el sur.

La Cuenca del río Tuxpam-Pantepec se separa en su porción baja del río Cazones por una serie de colinas volcánicas de edad Cuaternaria (Bryant *et al.*, 1991) (Ferrari *et al.*, 2005)] que datan de 1.3—1.6 millones de años. 30 km de océano seguidos por una serie de estuarios salobres que forman la boca del río Cazones y penetran 8 km. Las porciones navegables del río Tuxpam también separan ambas cuencas.

La sierra de Papantla es parte de la Sierra Madre Oriental. El río Tenixtepec fluye sobre los depósitos aluviales Plio-Cuaternarios (Ferrari *et al.*, 2005) ondulados suprayacentes a la cuenca Terciaria. La composición actual de peces alrededor de la sierra de Papantla también indican la presencia de una barrera a la dispersión atlántica para el género *Ictalurus*, cuyo límite austral corresponde al río Cazonos (Contreras-Balderas *et al.*, 1996) antes de reaparecer en la cuenca del río Usumacinta y el río Belize (Miller *et al.*, 2005); dicha barrera ha propiciado el aislamiento geográfico y evolución de las formas *H. [deppii] tepehua* Tenixtepec y las aloformas de los ríos Cazonos, Tecolutla y Solteros.

10. LITERATURA CITADA

- Álvarez del-Villar, J. (1970). Peces mexicanos (Claves). Mexico, D.F. Pp 6-166. Instituto Nacional de Investigaciones Biológicas y Pesqueras.
- Amadon, D. (1966). The superspecies concept. *Systematic Zoology*, 15(2), 245—249.
- Aranda-Gómez, J. J., J. F. Luhr, T. D. Housh, G. Valdez-Moreno & G. Chávez-Cabello. (2005). El volcanismo tipo intraplaca del Cenozoico tardío en el centro y norte de México: una revisión. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Volumen Conmemorativo del Centenario, Temas Selectos de la Geología Mexicana, LVII(3), 187—225.
- ArcGIS® software by Esri. ArcGIS® and ArcMap™ are the intellectual property of Esri and are used herein under license. Copyright © Esri. All rights reserved.
- Artigas-Azas, J. M. (1993). *Herichthys tamasopoensis* n. sp., a new cichlid from México (Pisces, Cichlidae). En A. Konings, *Cichlids Yearbook 3* (págs. 65-70). Cichlid Press.
- Artigas-Azas, J. M. (1996). *Herichthys labridens*, la mojarra caracolera. *Cichlid News Magazine*; 1996, October; Aquatic Promotions. 5: 65-70. Recuperado el 25 de 09 de 2012, de <http://www.cichlidae.com/article.php?id=64&lang=es>

- Artigas-Azas, J. M. (2006). *Herichthys steindachneri*. *Cichlid News*, 15(3), 15-22.
- Avto, G., A. M. Petronille, B. Henry, L. A. Valdivia, J. Morales, & J. Urrutia-Fucugauchi. (2007). Paleomagnetism of the Eastern Alkaline Province (Mexico): contribution to the time-averaged field global database and geomagnetic instability time scale. *Earth Planets Space* 59, 775–783.
- Baird, S. F. & C. F. Girard. (1854). Descriptions of new species of fishes collected in Texas, New Mexico and Sonora, by Mr. John H. Clark, on the U.S. and Mexican Boundary Survey, and in Texas by Capt. Stewart Van Vliet, U.S. A. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 7, 24—29.
- Barbarín-Castillo, J. M., H. W. Hubberten, P. Meiburg & C. O. Rodríguez. (1988). Hidrogeoquímica de las aguas termales del Baño San Ignacio, Linares, Nuevo León, México. *Actas de la Facultad de Ciencias de la Tierra Linares*, 3, 89—99.
- Barel, C. D. N., M. J. P. Van Oijen, F. Witte & E. L. M. Witte-Maas. (1977). An introduction to the taxonomy and morphology of the Haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. *Neth. J. Zool*, 27(4), 333—389.
- Bean, T. H. (1892). Notes on fishes collected in Mexico by Prof. Alfredo Dugès, with descriptions of new species. *Proceeding of the U. S. National Museum*, 283-287.
- Bryant, W. R., J. Lugo, C. Córdova & A. Salvador. (1991). Physiometry and bathymetry, the geology of North America, Vol. J, The Gulf of Mexico Basin. *The Geological Society of America*, 13-30.
- Byerly, G. R. (1991). Igneous activity. En A. Salvador, *The Gulf of Mexico Basin: The Geology of North America. J.* (págs. 91-108.). *Geol. Soc. Am.*, Boulder.

- Camacho, A. F. (1993). *Compilación geologica de la Vertiente del Golfo de Mexico, Area 1. Comision Federal de Electricidad, Subdireccion Técnica, Gerencia de Estudios de Ingenieria Civil, Subgerencia de Estudios Geologicos: Departamento de Geologia, G (43), 123—130.*
- C.F.E. (1977), *Boletín Hidrométrico: Cuenca del río Tecolutla. Comisión Federal de Electricidad. Vol. No. 7.*
- 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.*
- CONAGUA. (1971—2000). *Normales climatológicas por estado. Recuperado el 31 de 12 de 2012, de <http://smn.cna.gob.mx/productos/normales/medias.html>*
- CONAGUA. (2002). *Determinación de la disponibilidad de agua en el Acuífero Monclova, estado de Coahuila, Comisión Nacional del Agua Subdirección General Técnica, Gerencia de Aguas Subterráneas, Subgerencia de Evaluación y Modelación Hidrogeológica. Recuperado el 28 de 12 de 2012, de http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Noticias/DR_2415.pdf*
- CONAGUA. (2002). *Determinación de la disponibilidad de agua en el Acuífero río Verde, estado de San Luis Potosí, Comisión Nacional del Agua Subdirección General Técnica, Gerencia de Aguas Subterráneas, Subgerencia de Evaluación y Modelación Hidrogeológica. Obtenido de http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Noticias/DR_2415.pdf*
- CONAGUA. (2003a). *Consejo de Cuenca del río San Fernando-Soto la Marina. Recuperado el 28 de 12 de 2012, de*

ftp://ftp.consejosdecuenca.org.mx/pub/downloads/docs_basicos/ejecutivos/18-SFSLM.pdf

CONAGUA. (2003b). Mapa de Ríos Principales de la República Mexicana, escala 1:2 700 000. Subgerencia General de Programación, Sistema de Información Geográfica del Agua, de la Comisión Nacional del Agua.

CONAGUA. (2005). Mapa Hidrológico, escala 1:1 000 000. Sistema de Información Geográfica del Agua, Subgerencia de Programación de la Gerencia Regional Golfo Centro de la Comisión Nacional del Agua.

Concheiro-Pérez, G. A., O. Rican, E. Ortí, E. Bermingham, I. Doadrio & R. Zardoya. (2006). Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cichlidae) using the cytochrome b gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 91-110.

Contreras-Balderas, S., H. Obregón & M. Lozano-Vilano. (1996). Punta del morro, una interesante barrera de los patrones de distribución de los peces continentales en el norte y centro de Veracruz, México. *Acta Biol. Venez*, Vol. 16 (4): 37-42.

De la Maza-Benignos, M. (2005). Where the Huasteca meets Totonacapan, Uncovering the "missed out" *Herichthys*. Obtenido de *The Cichlid Room Companion*: <http://www.cichlidae.com/article.php?id=358>.

Demant, A. & C. Robin. (1975). Las fases del vulcanismo en México; una síntesis en relación con la evolución geodinámica desde el Cretácico. *Revista Inst.Geol. U.N.A.M.*, 1, 66-79.

Díaz-Pardo, E., R. Pineda-López & A. Gutiérrez-Henández. (2002). Historia natural de *Chiclasoma labridens* (Teleostei: cichlidae), una especie mexicana en peligro de

extinción. En M. L. Lozano-Vilano, Libro Jubilar en Honor al Dr. Salvador Contreras Balderas (págs. 223-240).

Dinerstein, E., D. Olson, J. Atchley, C. Loucks, S. Contreras-Balderas, R. Abell, E. Íñigo, E. Enkerlin, C. Williams & G. Castillejas. (2001). Ecorregión-Based Conservation in the Chihuahuan Desert. A Biological Assessment. Documento en Adobe de un. World Wildlife Fund (WWF).

Doadrio, I. & O. Dominguez. (2004). Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31, 416-430.

Doadrio, I. & A. Perdices. (2005). Phylogenetic relationships among the Ibero-African cobitids (*Cobitis*, cobitidae) based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37, 484-493.

Drummond, A. & A. Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7, 214.

Eschmeyer, W. N. & R. Fricke. (2011). Catalog of Fishes electronic version (30 November 2011). Recuperado el 30 de 11 de 2011, de <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

Ferrari, L. T., M. Tagami. M. Eguchib & M. T. Orozco-Esquivea. (2005). Geology, geochronology and tectonic setting of late Cenozoic volcanism along the southwestern Gulf of Mexico: The Eastern Alkaline Province revisited. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 146. Pp 284– 306.

Ferrari, L., M. López-Martínez, G. Aguirre-Díaz & G. Carrasco-Nuñez. (1999). Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico. From the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. *Geology*, v. 27; no. 4; Pp. 303-306.

- Ford, D. C. (2000). Deep phreatic caves and groundwater systems of the Sierra de El Abra, Mexico. En A. B. Klimchouk, A. N. Palmer, & W. Dreybrodt (Edits.), *Speleogenesis: Evolution of karst aquifers*: Huntsville, Alabama, National Speleological (págs. 325-331). Huntsville, Alabama: National Speleological Society.
- Fowler, H. W. (1903). Life colors of *Poecilia limantouri* and description of a new *Heros* from Mexico. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 63:493—520.
- García-Ramírez, M. E., S. Contreras-Balderas & M. L. Lozano-Vilano. (2006). *Fundulus philpisteri* sp. Nv. (Teleostei: Fundulidae) de la cuenca del río San Fernando, Nuevo León, México. En Lozano-Vilano, M. L. & A. J. Contreras-Balderas (Edits.), *Studies of North American Desert Fishes in Honor of E.P. (Phil) Pister, Conservationist* (págs. 13-17).
- Gary, M. O. & J. M. Sharp. (2006). Volcanogenic karstification of Sistema Zacatón, Mexico. *Geological Society of America Special Papers* (404), 79—89. Obtenido de C:\Users\XPS-18733\Documents\UANL\LITERATURA\Volcanogenic karstification of Sistema Zacatón, Mexico — GSA Special Papers.mht
- Gobierno del Estado de Nuevo León, Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. (2005). *Enciclopedia de los Municipios de México, Estado de Nuevo León*. Recuperado el 28 de 12 de 2012, de <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/nuevoleon/medi.htm>
- Grub, P. (2006). Geospecies and superspecies in the African primate fauna. *Primate Conservation*, 20: 75—78.

- Haffer, J. (1985). Superspecies and species limits in vertebrates. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 24(3): 169—190.
- Haq, B. U., J. Hardenbol & P. R. Vail. (1987). Chronology of fluctuating sea-levels since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167.
- Heckel, J. J. (1840). Johann Natterer's neue Flussfische Brasilien's nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdeckers beschrieben (Erste Abtheilung, Die Labroiden). *Ann. Wien. Mus. Naturges.*, 352—353.
- http://cdigital.dgb.uanl.mx/1a/1020082342/1020082342_008.pdf. (s.f.). Capítulo III. Tectónica o posición geológica de los estratos y bocas en la parte sur del Estado de Nuevo León.
- Hrbek, T., J. Seckinger & A. Meyer. (2007). A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 986 – 998.
- Huelsenbenck, J. P. & F. R. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*. 17: 754 – 755.
- Hulseay, C. D., F. J. García-de-León & Y. Sánchez-Jo. (2004). Temporal diversification of Mesoamerican cichlid fishes across a major biogeographic boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 754-764.
- INEGI. 2003. Página del Instituto Nacional de Estadística y Geografía. <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/geografia/default.aspx>”. Recuperado el 01 de Abril de 2013, de <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/recnat/hidrologia/Descarga.aspx>

- International Commission on Zoological Nomenclature. (1999). International Trust for Zoological Nomenclature. Recuperado el 28 de 12 de 2012, de <http://www.nhm.ac.uk/hosted-sites/iczn/code/>
- IUCN. (2 de 9 de 2009). Red List of Threatened Species. Version 2010.3. Recuperado el 2010, de <http://www.iucnredlist.org>
- Isla, O. R. M. & D. Pereyra. (1990). Aspectos Físicos y Recursos Naturales del Estado de Veracruz III. Col. Textos Universitarios, Universidad Veracruzana, 29 pp.
- Jordan, D. S. & J. O. Snyder. (1899). Notes on a collection of fishes from the rivers of Mexico, with description of twenty new species. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 19(1899): 115—147.
- Konings, A. (2003). Beginners guide to keeping cichlids, Part 5: Central American Cichlids. Obtenido de The Cichlid Room Companion: <http://www.cichlidae.com/article.php?id=195>
- Kornfield, I. & J. Taylor. (1983). A new species of polymorphic fish *Cichlasoma minckleyi*, from Cuatro Ciénegas, Mexico (Teleostei: Cichlidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 96(2): 253—269.
- Kullander, S. O. (1983). A revision of the South American Cichlid Genus *Cichlasoma* (Teleostei: Cichlidae). Stockholm, 296 pp.: Swedish Museum of Natural History.
- Kullander, S. O. (1988). A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). En L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, y Z. M. Lucena (Edits.), Phylogeny and classification of neotropical fishes (págs. 461-498). Porto Alegre: Edipucrs.

- Kullander, S. O. (1996). *Heroina inonycterina*, a new genus and species of cichlid fish from Western Amazonia, with comments on Cichlasomine systematics. *Ichthyological exploration of freshwaters*, 7: 149-172.
- Kullander, S. O. (1998). A phylogeny and classification of the South American Cichlidae (Teleostei: Perciformes). En L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. Lucena, y C. A. Lucena, *Phylogeny and classification of neotropical fishes* (págs. 461-498). Porto Alegre: Edipucrs, Pp. 603.
- Lampert, L. & E. Hanneman. (2002). *Herichthys deppii* (Heckel, 1840) rediscovering a lost species. *Buntbarsche Bulletin*, (208): 10 – 22.
- Librado, P. & J. Rozas. (2009). DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
- López-Fernández, H., K. O. Winemiller & R. L. Honeycutt. (2010). Multilocus phylogeny and rapid radiations in Neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 1070-1086.
- Lozano-Vilano, M. L. & S. Contreras-Balderas. (1999). *Cyprinodon bobmilleri*: New species of pupfish from Nuevo León, Mexico (Pisces: Cyprinodontidae). *Copeia*, 2(1999): 382—387.
- Mallet, J. (2001). Subspecies, semispecies. En S. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity Volume 5* (págs. 253—526). Academic Press.
- Martin, A. P. & E. Bermingham. (1998). Systematics and evolution of lower Central American cichlids inferred from analysis of cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 9(2): 192-203.

- Mateos, M., O. I. Sanjur & R. C. Vrijenhoek. (2002). Historical Biogeography of the Livebearing Fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Evolution* 56: 972-984.
- Mayr, E. (1996). What is a species and what is not? *Philosophy of Science*, 63, 262—277.
- Mc Intire, W. G. y C. Ho. (1969). Development of barrier island lagoons: Western Gulf of Mexico. En: Ayala C. A. y F. B. Phleger (Edits.), *Lagunas costeras, un simposio. Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras* (págs. 49—62). UNAM—UNESCO.
- McMahan, C., A. D. Geheber & K. Piller. (2010). Molecular systematics of the enigmatic Middle American genus *Vieja* (Teleostei: Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57:1293-300.
- Meek, S. E. (1904). The freshwater fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. *Zoological Series. Field Columbian Museum, Chicago*. V: 210—2012.
- Metcalf, S. E. (2006). Late quaternary environments of the northern deserts and central transvolcanic belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93(2): 258—273.
- Metcalf, S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero & S. J. Davies. (2000). Late Quaternary climate change in Mexico . *Quaternary Science Reviews*, 19: 699-721.
- Miller, R. R., W. L. Minckley & S. Norris. (2005). *Freshwater fishes of Mexico*. Chicago and London, The Univ. Chic. Press. Pp. 490.

- Minckley, W. L. & A. C. Gerald. (1968). Preliminary limnologic information on waters of the Cuatro Ciénegas basin, Coahuila, México. *South Western Naturalist*, 13: 421—431.
- Murphy, W. J., J. E. Thomerson & G. E. Collier. (1999). Phylogeny of the Neotropical killifish family *Rivulidae* (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidei) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13, 289-301.
- NOM-059-SEMARNAT-2010. (s.f.). 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. Obtenido de http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5173091yfecha=30/12/2010
- Ornelas-García, C.P., O. Dominguez-Dominguez & I. Doadrio. (2008). Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. *BMC Evolutionary Biology* 8: 340.
- Pellegrin, J. (1903). Description de Cichlidés nouveaux de la collection du Muséum. *Bulletin du Musée National d'Histoire Naturelle*, 120-125.
- Planer-Friedrich, B. (2000). Hydrogeological and hydrochemical investigations in the Rio Verde basin, Mexico. *Freiberg On-line, Geoscience* 3: 1-145.
- Perdices, A., E. A. M. Bermingham & I. Doadrio. (2002). Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25, 172–189.
- Perdices, A., I. Doadrio & E. A. M. Bermingham. (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.

Posada D. & K. A. Crandall. (1998). MODELTEST. Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics (Oxford)*. 14: 817 – 818.

Posada, D. (2008). jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 7: 1253–1256.

Pereyra Díaz, D. & J. A. A. Pérez-Sesma. (2005). Hidrología de superficie y precipitaciones intensas 2005 en el estado de Veracruz. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. Recuperado el 15 de diciembre de 2013.

<http://www2.inecc.gob.mx/cclimatico/descargas/pdf/6.pdf>

Rambaut, A. & A. Drummond. (2007). Tracer [computer program].

<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>

Ravelo, A. C., D. H. Andreasen, M. Lyle, L. A. Olivarez & M. W. Wara. (2004). Regional climate shifts caused by gradual global cooling in the Pliocene epoch. *Nature* 429: 263-267.

Regan, C. T. (1905). A revision of the fishes of the American cichlid genus *Cichlosoma* and of the allied genera. . *Annals and Magazine of Natural History (Series 7)*, 16: 91-94.

Regan, C. T. (1906-1908). Pisces. En *Biologia Centrali Americana* (pág. 203).

Regan, C. T. (1908). Description of a new fish of the genus *Cichlosoma* from Tampico, with notes on some other fishes from Mexico and the Caribbean Sea. *Annals and Magazine of Natural History*, 8: 222-223.

- Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris. (2003). Check list of the freshwater Fishes of South and Central America (i-xi + 1-729 ed.). Porto Alegre: CLOFFSCA. EDIPUCRS.
- Říčan, O., L. Piálek, R. Zardoya, I. Doadrio & J. ZrzavyJ, (2012). "Biogeography of the Mesoamerican Cichlidae (Teleostei: Heroini): colonization through the GAARlandia land bridge and early diversification". *Journal of Biogeography*. pp. 1-15
- Salazar-Gonzalez, M. (2007). A pantostictus of a different color; a journey through the Huasteca Potosina. *The Cichlid Room Companion*. Recuperado el 10 de 09 de 2008, de <http://www.cichlidae.com/article.php?id=402>
- Sambrook J., E. F. Fritsch & T. Maniatis. 1989. In: Harbor, C. S. (Ed.), *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory, New York.
- Saiki R. K., D. H. Geldfand, S. Stoffel, S. J. Scharf, R. Higuch, G. T. Horn, K. B: Mullis & H. A. Erlich. (1988). Primer – directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerasa. *Science*. 239: 487 – 491.
- Schmitter-Soto, J. J. (2007). Phylogeny of species formerly assigned to the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae). *Zootaxa*, 1618, 1—50.
- Seehausen, O. (2004). Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(4): 198-207.
- Shapiro, B., A. Rambaut & A. J. Drummond. (2006). Choosing Appropriate Substitution Models for the Phylogenetic Analysis of Protein-Coding Sequences. *Molecular Biology and Evolution* 23: 7-9.
- Simpson, C. G. (1959). World temperatures during the Pleistocene. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 85(366): 332—349.

- Snoeks, J. (1994). The Haplochromines (Teleostei, Cichlidae) of Lake Kivu (East Africa). *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Sc. Zool* (270): 221.
- Stamatakis, A. (2006). RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690.
- Stawikowski, R., y Werner, U. (1998). *Die Buntbarsche Amerikas. Band 1*. Verlaggen Ulmer, Stuttgart, Germany. 540.
- Sylvester-Bradley, P. C. (1954). The superspecies. *Systematic Zoology*, 3(4): 145—173.
- Taylor, J. N. & R. R. Miller. (1983). Cichlid fishes (Genus *Cichlasoma*) of the Rio Panuco Basin, Eastern Mexico, with description of a new species. *Museum of Natural History, The University of Kansas, Kansas*, 104:1-24.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei & S. Kumar. (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731–2739.
- Ulrich, K. S. & B. Klee. (2004). Reticulate sympatric speciation in Cameroonian crater lake cichlids. *Frontiers in Zoology*, 1:5.
- Vasconcelos-Fernández, J. M. & J. A. Ramírez-Fernández. (2004). Geología y petrología del complejo volcánico de Villa Aldama, Tamaulipas. *Ciencia, Universidad Autónoma de Nuevo Leon*, 7 (1): 40–44.
- Ward, R. D., T. S. Zemplak, B. H. Innes, P. R. Last, & P. D. N. Hebert. (2005). DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 360: 1847 –1857.

Wiens, J. J. (2004). Notes and comments, What is speciation and how should we study it? *American Naturalist* , 163: 914-923.

You, Y., M. Huber, D. R. Müller, C. J. Poulsen & J. Ribbe. (2009). Simulation of the Middle Miocene climate optimum: implications for future climate. *Geophys. Res. Lett.*, 36, L04702, doi: 10.1029/2008GL036571.

ANEXOS

Tabla XL. Morfométrica comparada entre los géneros *Herichthys* y *Nosferatu*. Las unidades se expresan en porcentaje de Longitud Patrón (LP) o Longitud Cefálica (LC). Los valores en paréntesis corresponden a la media. Los caracteres mayormente diferenciables aparecen sombreados.

%LP	<i>Herichthys</i>				<i>Nosferatu</i>			
	MIN	(X)	MAX	DE	MIN	(X)	MAX	DE
CARATER								
Altura máxima	40%	(45%)	51%	2%	36%	(41%)	45%	2%
Long. cefálica	31%	(36%)	40%	2%	33%	(37%)	45%	2%
Base aleta dorsal	51%	(58%)	63%	2%	48%	(55%)	60%	2%
Base aleta anal	17%	(24%)	31%	2%	19%	(22%)	27%	2%
distancia predorsal	37%	(42%)	47%	2%	39%	(43%)	46%	2%
Rostro—origen anal	61%	(69%)	74%	2%	64%	(68%)	71%	1%
Rostro—origen pectoral	30%	(36%)	40%	2%	32%	(36%)	40%	2%
Rostro—origen ventral	36%	(41%)	45%	2%	38%	(41%)	46%	1%
Longitud pedúnculo caudal	10%	(15%)	19%	1%	14%	(16%)	19%	1%
Altura mínima	5%	(15%)	17%	1%	13%	(15%)	18%	1%
Distancia postdorsal	43%	(87%)	93%	6%	86%	(88%)	93%	1%
Origen dorsal—origen anal	49%	(55%)	63%	2%	45%	(51%)	55%	3%
Base post-dorsal—origen anal	30%	(36%)	56%	3%	24%	(33%)	55%	3%
Origen dorsal—base postanal	28%	(65%)	72%	3%	57%	(61%)	67%	3%
Origen dorsal— Base post -anal	11%	(18%)	29%	1%	15%	(17%)	19%	1%
Origen dorsal—origen pectoral	13%	(29%)	34%	2%	23%	(27%)	31%	2%
Base post-dorsal—abanico hypural	11%	(15%)	18%	1%	13%	(15%)	18%	1%
Origen anal—abanico hypural	33%	(38%)	44%	2%	35%	(38%)	42%	2%
Origen anal—origen pélvica	18%	(30%)	43%	2%	24%	(28%)	32%	2%
Pélvica —origen pectoral	3%	(28%)	37%	3%	14%	(16%)	18%	1%
%LC	<i>Herichthys</i>				<i>Nosferatu</i>			
Caractaer	min	(x)	max	DE	min	(x)	max	DE
Ancho cefálico	45%	(50%)	55%	2%	37%	(48%)	54%	3%
Ancho interorbital	23%	(29%)	48%	3%	20%	(26%)	31%	3%
Distancia preorbital (longitud del hocico)	30%	(39%)	49%	3%	29%	(38%)	44%	3%
Longitud de la maxila	25%	(31%)	37%	2%	26%	(33%)	39%	2%
Longitud premaxila	25%	(39%)	51%	4%	31%	(39%)	45%	3%
Altura máxima de cachete	22%	(32%)	46%	4%	22%	(30%)	38%	3%
Diámetro ocular	12%	(24%)	32%	3%	16%	(24%)	30%	2%
Altura máxima lacrimal	17%	(28%)	37%	4%	18%	(26%)	38%	3%

Ancho del hocico	23%	(35%)	43%	3%	26%	(32%)	41%	3%
Ancho preorbital	21%	(31%)	40%	3%	18%	(27%)	34%	3%
Ancho del hocico en lacrimal	21%	(32%)	40%	3%	21%	(30%)	37%	3%
Ancho maxilar	20%	(27%)	36%	3%	20%	(25%)	32%	3%
Base pectoral	18%	(23%)	29%	2%	17%	(21%)	25%	2%
Pelvic fin base	9%	(13%)	23%	2%	8%	(11%)	14%	1%

Tabla XLI. Conteos merísticos comparados entre los géneros *Herichthys* y *Nosferatu*. Los valores en paréntesis corresponden a frecuencia.

Carater	<i>Herichthys</i>				<i>Nosferatu</i>			
	min	(m)	max	freq	min	(m)	max	freq
Branquiespinas superior								
Branquiespinas inferior	2	(2)	4	0	2	(3)	4	1
Branquiespinas totales	5	(7)	8	0	5	(7)	8	0
Espinas dorsales	7	(9)	12	1	8	(10)	11	0
radios blandos dorsales	14	(16)	17	0	15	(16)	18	1
Espinas anales	9	(11)	12	0	9	(11)	12	0
Radios blandos anales	4	(6)	7	0	3	(5)	7	1
Radios pectorales	6	(8)	10	0	8	(8)	10	1
Escamas longitudinales	13	(14)	15	0	13	(15)	16	1
Escamas superior	28	(31)	34	0	28	(30)	34	0
Escamas inferior	19	(22)	28	0	20	(22)	25	0
Escamas transversales superior	6	(8)	11	0	6	(8)	9	1
Escamas transversales inferior	5	(5)	6	0	4	(5)	5	1
Escamas pectoral-pélvica	11	(11)	12	0	9	(9)	11	0
Escamas cachetes	5	(6)	7	0	4	(5)	7	1
Branquiespinas superior	5	(5)	8	0	5	(5)	7	1

Tabla XLII. Morfométrica comparada entre las especies que conforman el género nuevo *Nosferatu*. Las unidades se expresan en porcentaje de Longitud Patrón LP o Longitud Cefálica LC. Altura Máxima (AM1); Base Aleta Dorsal (BAD); Base Aleta Anal (BAA); Distancia Predorsal (DPD1); Rostro-Origen Anal (R-OD); Rostro Origen Pectoral (R-OP1); Rostro Origen Ventral (R-OV); Longitud Pedúnculo Caudal (LPC); Altura Mínima (AM2); Distancia Post Dorsal (DPD2); Origen Dorsal-Origen Anal (OD-OA); Origen Dorsal Base Post-Anal (OD); Origen Dorsal-Origen Pectoral (OD-OP1); Base Post Dorsal-Abanico Hypural (BPD2-AH); Origen Dorsal-Abanico Hypural (OD-AH); Origen Anal-Origen Pélvica (OA-OP2); Origen Pélvica-Origen Pectoral (OP2-PO1); Origen Pélvica-Base Post Dorsal (P2-BPD2); Anchura Cefálica (AC); Anchura Inter Orbital (AIO); Distancia Pre Orbital (DPO); Longitud Maxilar (LM); Longitud Pre Maxilar (LPM); Altura Máxima del Cachete (AMC); Diámetro Ocular (DO); Altura Máxima Lacrimal (AML); Ancho del Hocico (AH); Ancho Pre-Orbital (APO); Ancho Hocico Lacrimal (AHL); Ancho Maxilar (AMa); Base Pectoral (BP1); Base Pélvica (BP2).

%SL	<i>N. labridens</i>				<i>N. pame</i>				<i>N. pantostictus</i>				<i>N. pratinus</i>				<i>N. molango</i>			
	Min	X	Max	DS	Min	X	Max	DS	Min	X	Max	DS	Min	X	Max	DS	Min	X	Max	DS
AM1	43%	44%	45%	1%	37%	39%	43%	1%	36%	40%	44%	2%	39%	41%	43%	1%	39%	41%	43%	1%
LC.	36%	38%	39%	1%	35%	37%	39%	1%	36%	37%	39%	1%	34%	38%	41%	1%	33%	35%	45%	3%
BAD	53%	55%	57%	1%	52%	53%	56%	1%	52%	54%	57%	1%	48%	53%	59%	2%	55%	58%	60%	1%
BAA	21%	22%	24%	1%	19%	20%	22%	1%	21%	23%	25%	1%	19%	21%	25%	1%	22%	25%	27%	1%
DPD1	41%	43%	46%	1%	41%	43%	44%	1%	42%	43%	44%	1%	39%	44%	46%	2%	39%	40%	42%	1%
R-OA	64%	67%	68%	1%	66%	68%	70%	1%	64%	67%	70%	2%	67%	69%	71%	1%	65%	67%	69%	1%
R-OP1	35%	36%	38%	1%	35%	36%	37%	1%	35%	37%	38%	1%	33%	37%	40%	1%	32%	33%	34%	1%
R-OV	41%	42%	44%	1%	38%	41%	43%	1%	40%	42%	44%	1%	41%	42%	46%	1%	38%	40%	41%	1%
LPC	15%	16%	17%	1%	16%	17%	19%	1%	14%	15%	17%	1%	14%	16%	17%	1%	14%	15%	16%	1%
AM2	13%	15%	16%	1%	13%	14%	15%	1%	14%	15%	16%	1%	14%	15%	16%	1%	15%	16%	18%	1%
DPD21	86%	88%	93%	2%	86%	87%	90%	1%	86%	89%	91%	1%	87%	89%	91%	1%	87%	89%	90%	1%
OD-OA	50%	53%	55%	1%	47%	49%	51%	1%	45%	49%	53%	2%	48%	50%	54%	2%	51%	53%	55%	1%
BPD2-OA	32%	34%	35%	1%	30%	31%	33%	1%	32%	33%	35%	1%	30%	32%	36%	1%	24%	36%	55%	5%
OD-BPA	58%	62%	64%	1%	57%	59%	62%	1%	57%	60%	63%	2%	57%	60%	66%	2%	64%	65%	67%	1%
OD_OA	16%	17%	18%	1%	15%	17%	18%	1%	16%	17%	19%	1%	16%	17%	19%	1%	17%	18%	19%	1%
OD-OP1	28%	29%	30%	1%	23%	25%	28%	1%	24%	27%	31%	2%	25%	27%	29%	1%	25%	26%	27%	1%

BPD2-AH	13%	15%	16%	1%	15%	16%	18%	1%	13%	15%	17%	1%	13%	15%	16%	1%	13%	14%	16%	1%
OA-AH	37%	38%	40%	1%	35%	37%	39%	1%	36%	38%	40%	1%	35%	36%	39%	1%	38%	40%	42%	1%
OA-OP2	24%	25%	27%	1%	27%	29%	31%	1%	24%	27%	32%	2%	26%	29%	31%	1%	26%	28%	30%	1%
P2-OP1	15%	16%	18%	1%	15%	16%	17%	1%	14%	16%	17%	1%	15%	16%	17%	1%	14%	15%	17%	1%
P2-BPD2	47%	50%	53%	2%	44%	47%	51%	2%	42%	48%	54%	3%	45%	48%	51%	1%	37%	49%	53%	3%
% LC	<i>N. labridens</i>				<i>N. pame</i>				<i>N. pantostictus</i>				<i>N. pratinus</i>				<i>N. molango</i>			
	Min	X	Max	DS	Min	X	Max	DS	Min	X	Max	DS	Min	X	Max	DS	Min	X	Max	D S
AC	47%	50%	53%	2%	44%	47%	51%	2%	42%	48%	54%	3%	45%	48%	51%	1%	37%	49%	53%	3%
AIO	23%	26%	28%	1%	22%	25%	28%	2%	20%	25%	30%	4%	21%	25%	29%	2%	21%	28%	31%	2%
DPO	29%	33%	35%	2%	36%	39%	44%	2%	36%	39%	43%	2%	35%	40%	44%	2%	31%	40%	44%	3%
LM	27%	31%	36%	2%	29%	33%	36%	2%	30%	32%	39%	2%	30%	34%	37%	2%	26%	34%	37%	3%
LPM	31%	34%	36%	2%	36%	39%	44%	2%	38%	41%	45%	2%	37%	39%	44%	2%	31%	38%	42%	3%
AMC	22%	26%	28%	2%	26%	29%	36%	2%	26%	28%	38%	3%	29%	33%	37%	2%	24%	32%	35%	3%
DO	22%	25%	27%	2%	21%	23%	26%	1%	23%	26%	30%	2%	21%	23%	27%	1%	16%	21%	23%	2%
AML	18%	23%	26%	2%	22%	26%	29%	2%	22%	25%	32%	2%	24%	28%	33%	3%	21%	27%	38%	3%
AH	26%	28%	32%	2%	26%	31%	37%	2%	28%	31%	35%	2%	30%	33%	38%	2%	26%	35%	41%	4%
APO	23%	26%	27%	1%	23%	27%	30%	2%	18%	26%	29%	2%	23%	27%	31%	2%	21%	30%	34%	3%
AHL	21%	26%	28%	2%	26%	29%	34%	2%	26%	29%	33%	2%	28%	32%	37%	2%	26%	34%	37%	2%
AMa	20%	22%	24%	1%	21%	24%	30%	2%	21%	23%	25%	1%	23%	26%	32%	2%	21%	27%	31%	2%
BP1	18%	22%	23%	1%	19%	20%	24%	1%	18%	21%	23%	1%	18%	20%	22%	1%	17%	22%	25%	2%
BP2	9%	11%	13%	1%	8%	11%	12%	1%	9%	11%	14%	1%	9%	10%	12%	1%	10%	12%	14%	1%

Tabla XLIII. Merística de *N. labridens*, *N. pame* n. sp., *N. pantostictus*, *N. pratinus* n. sp. y *N. molango* n. sp. Branquiespinas Superior(BS); Branquiespinas inferior (BI); Branquiespinas Totales (BT); Espinas Dorsales (ED); Radios Blandos Dorsales (RBD); Espinas Anales (EA); Radios Blandos Anales (RBA); Radios Pectorales (RP1); Escamas Longitudinales (EL); Escamas Superiores (ES); Escamas Inferiores (EI); Escamas transversales Superiores (ETS); Escamas Transversales Inferiores (ETI); Escamas Pectoral-Pélvica (EP1-P2); Escamas Cachetes (EC).

Conteos	<i>H. labridens</i>				<i>H. pame</i>				<i>H. pantostictus</i>				<i>H. pratinus</i>				<i>H. molango</i>			
	Min	M	Max	F	Min	M	Max	F	Min	M	Max	F	Min	M	Max	F	Min	M	Max	F
BS	2	3	3	90%	2	3	3	80%	2	3	4	85%	2	3	4	80%	2	3	3	90%
BI	5	5	6	70%	6	7	8	70%	6	7	8	65%	6	6	8	70%	6	6	7	50%
BT	8	8	9	80%	9	10	11	70%	9	10	11	70%	8	9	11	60%	9	9	10	60%
ED	15	16	16	70%	16	16	17	90%	16	16	17	45%	15	16	16	80%	16	17	18	60%
RBD	9	11	12	50%	10	10	11	60%	9	11	11	35%	10	10	11	50%	10	11	11	80%
EA	3	5	5	90%	5	5	5	100%	5	6	6	70%	5	5	5	100%	5	6	7	70%
RBA	8	9	9	50%	8	8	9	80%	8	8	10	70%	8	8	9	60%	8	8	10	40%
RP1	14	15	15	80%	14	15	16	60%	13	15	16	40%	14	15	15	80%	15	15	16	90%
EL	29	30	32	50%	30	30	33	40%	28	30	31	50%	29	31	33	40%	29	32	34	40%
ES	20	22	24	40%	22	22	24	70%	21	22	23	50%	20	24	24	30%	22	24	25	40%
EI	8	8	9	60%	8	8	9	60%	6	8	9	50%	7	8	9	50%	7	8	9	80%
ETS	5	5	5	100%	5	5	5	100%	4	5	5	60%	4	4	5	80%	4	5	5	80%
ETI	10	11	11	50%	10	11	11	90%	9	9	10	80%	9	9	10	70%	9	10	10	80%
EP1-P2	5	6	6	70%	5	6	7	60%	4	5	5	80%	5	5	6	90%	5	6	6	60%
EC	5	5	6	60%	5	6	6	80%	5	5	5	100%	5	5	6	80%	5	6	7	80%

Table XLIV. Morfométrica de *H. deppii*, *H. deppii* Zanjas de Arena, *H. cyanoguttatus*, *H. teporatus*, *H. carpintis*, *H. tamasopoensis* y *H. tepehua*, en porcentajes de Longitudes Patrón (LP) o Longitud Cefálica (LC), Los valores en (paréntesis) representan la media. Donde: Desviación Estándar (DE); Altura Máxima (AM1); Base Aleta Dorsal (BAD); Base Aleta Anal (BAA); Base Post Dorsal (BPD); Rostro Origen Anal (R-OA); Rostro- Origen Pectoral (R-OP1); Rostro-Origen Pélvicas (R-OP2); Longitud del Pedúnculo Caudal (LPC); Altura Mínima (AMN2); Distancia Post Dorsal (DPD2); Origen Dorsal-Origen Anal (OD-OA); Base Post Dorsal-Origen Anal (BPD2-OA); Origen Dorsal-Base Post Anal (OD-BPA); Origen Dorsal-Origen Anal (OD-OA) OD; Origen Dorsal-Origen Pectoral (OD-OP1); Base Post Dorsal-Abanico Hypural (BPD2-AH); Origen Anal-Abanico Hypural (OA-AH); Origen Anal-Origen Pélvica1 (OA-OP2); Origen Pélvica-Origen Pectoral (OP2-OP1); Anchura Cefálica AC; Anchura Inter Orbital AIO; Distancia Pre Orbital DPO; Longitud Maxilar LM; Longitud Pre Maxilar LPM; Altura Máxima del Cachete AMC; Diámetro Ocular DO; Altura Máxima Lacrimal AML; Ancho del Hocico AH; Ancho Pre-Orbital APO; Ancho Hocico Lacrimal AHL; Ancho Maxilar AMA; Base Pectoral BP1; Base Pélvica BP2.

%LP	<i>H. deppii</i>				<i>H. deppii</i> Zanjas de arena				<i>H. cyanoguttatus</i>				<i>H. teporatus</i>				<i>H. carpintis</i>				<i>H. tamasopoensis</i>				<i>H. tepehua</i>								
	Min	(X)	Ma	D	Mi	(X)	Ma	D	Mi	(X)	Ma	D	Mi	(X)	Ma	DE	Mi	(X)	Ma	D	Mi	(X)	Ma	D	Mi	(X)	Ma	D	Mi	(X)	Ma	D	
AM1	42	(44	48	2	44	(45	46	2	40	(46	51	2	42	(45	49	2%	40	(44	50	2	41	(44	47	1	41	(45	49	2					
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%	%	%	%
LC	34	(35	38	1	37	(38	39	2	31	(35	38	1	31	(35	38	2%	35	(38	40	1	34	(36	38	1	34	(37	40	2					
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%	%	%	%
BAD	56	(59	63	2	58	(60	61	2	51	(60	63	2	55	(59	61	2%	54	(57	61	1	55	(58	60	1	54	(58	63	2					
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%	%	%	%
BAA	24	(27	31	2	26	(26	27	1	17	(24	28	2	23	(25	27	1%	20	(22	28	1	20	(21	23	1	21	(24	27	2					
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%	%	%	%
DPD1	39	(42	44	1	42	(43	43	0	37	(42	47	2	38	(42	45	2%	41	(43	47	1	41	(42	45	1	39	(43	45	2					
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%	%	%	%
R-OA	63	(66	70	1	66	(67	69	2	61	(69	74	2	63	(67	72	2%	65	(71	74	2	65	(68	70	1	66	(69	73	1					
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%	%	%	%
R-OP1	33	(35	37	1	37	(37	38	0	31	(35	37	1	30	(35	38	2%	35	(37	40	1	33	(35	38	1	33	(36	39	2					
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%	%	%	%
R-OV	38	(41	43	1	41	(42	42	1	36	(41	44	1	36	(41	44	2%	39	(42	44	1	39	(40	42	1	40	(42	45	1					
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%	%	%	%

LPC	14	(15	17	1	15	(15	15	0	11	(14	16	1	13	(14	16	1%	10	(15	16	1	14	(17	19	2	14	(15	17	1	
	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
AM2	14	(16	17	1	16	(16	16	0	5%	(15	17	2	13	(15	17	1%	13	(15	17	1	14	(14	15	0	13	(15	17	1	
	%)	%	%	%)	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
DPD2	43	(88	92	9	89	(90	91	1	80	(90	93	3	67	(80	92	(9	68	(87	93	7	88	(89	90	1	87	(90	92	1	
	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
OD_	50	(54	58	2	56	(57	57	1	49	(56	62	3	51	(55	59	2%	50	(55	60	2	52	(55	57	1	49	(55	63	3	
OA	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
BPD2	34	(38	42	2	38	(38	38	0	30	(36	56	3	33	(36	39	2%	31	(34	38	2	32	(34	36	1	32	(36	40	3	
-OA	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
OD-	63	(67	72	2	67	(68	69	1	28	(66	72	5	61	(66	69	2%	61	(64	68	2	62	(64	66	1	60	(65	72	3	
BPA	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
OD_	17	(19	21	1	19	(19	20	1	11	(18	29	2	14	(18	21	1%	16	(18	21	1	17	(18	20	1	16	(18	21	1	
OA	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
OD-	13	(28	32	3	30	(30	31	0	27	(30	34	2	27	(29	32	1%	26	(29	33	2	27	(29	30	1	17	(29	33	3	
OPI	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
BPD2	14	(15	17	1	15	(15	16	1	12	(14	16	1	11	(14	16	1%	13	(15	17	1	15	(16	18	1	13	(15	16	1	
-AH	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
OA-	39	(42	44	1	40	(41	41	1	33	(38	43	2	35	(39	42	2%	34	(36	39	1	36	(37	38	1	36	(39	42	2	
AH	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
OA-	25	(28	30	1	28	(28	28	1	26	(30	43	3	26	(29	33	2%	26	(31	34	2	29	(31	33	1	25	(28	33	2	
OP2	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
OP1-	23	(28	32	2	17	(17	17	0	23	(29	37	3	22	(28	31	2%	3%	(28	35	5	22	(27	31	2	12	(28	34	5	
OP2	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
%LC		H. deppii				Zanjas de arena				H. c. cyanoguttatus				H. c. teporatus				H. c. carpintis				H. c. tamosoensis				H. c. tepehua			
	Min	(X	Ma	D	mi	(X	Ma	D	Mi	(X	Ma	D	Mi	(X	ma	DE	Mi	(X	Ma	D	Mi	(X	Ma	D	Mi	(X	Ma	D	
		x	E		n	x	E		n	x	E		n	x			n	x	E		n	x	E		n	x	E		
AC	46	(50	54	2	46	(48	50	3	46	(50	55	2	46	(50	53	2%	46	(49	53	2	47	(50	54	2	45	(49	54	2	
	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	
AIO	23	(31	35	3	26	(27	28	2	24	(30	48	3	25	(31	36	2%	25	(29	34	2	25	(28	30	1	23	(28	34	2	
	%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	%)	%		%)	%	%	%)	%	%	%)	%	%	

DPO	37	(42	49	3	37	(39	40	2	33	(40	46	3	34	(39	45	3%	30	(37	43	3	33	(36	42	2	32	(39	45	4
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
LM	27	(32	36	2	30	(30	30	0	25	(31	37	2	28	(31	34	2%	26	(31	35	2	26	(29	32	2	27	(33	37	3
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
LPM	36	(41	51	4	39	(41	43	3	30	(40	49	4	26	(36	42	3%	32	(40	51	3	31	(36	42	3	25	(41	50	4
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
AMC	26	(34	39	3	30	(31	33	2	27	(34	46	4	26	(31	38	3%	22	(29	37	4	23	(29	38	4	23	(32	40	4
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
DO	20	(24	30	2	23	(26	28	4	18	(22	27	2	21	(23	26	1%	22	(26	30	2	26	(28	30	1	21	(26	32	3
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
AML	17	(31	37	4	30	(32	33	2	22	(29	35	3	21	(28	34	4%	19	(27	34	4	24	(29	37	3	18	(27	35	4
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
AH	26	(36	41	4	31	(33	34	2	23	(36	43	3	29	(34	41	3%	27	(34	39	3	32	(34	38	2	28	(35	40	3
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
APO	24	(31	37	4	28	(30	31	2	26	(32	40	3	26	(31	36	2%	21	(30	35	2	27	(30	33	2	21	(30	37	3
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
AHL	26	(32	40	4	29	(30	30	0	25	(33	40	3	25	(30	38	3%	21	(32	39	3	30	(34	39	3	23	(31	38	3
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
AMa	22	(28	34	3	23	(24	26	2	22	(27	33	3	21	(26	33	3%	20	(28	35	4	25	(30	36	3	22	(27	36	3
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
BP1	20	(23	26	2	23	(24	24	0	19	(23	28	2	20	(23	29	2%	19	(22	27	2	18	(23	28	2	19	(23	27	2
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%		%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%
BP2	11	(14	16	1	13	(15	17	3	10	(13	23	2	9%	(14	20	2%	9%	(13	16	1	9%	(13	15	2	10	(14	17	2
	%	%)	%	%	%	%)	%	%	%	%)	%	%		%)	%			%)	%	%		%)	%	%	%	%)	%	%

Tabla XLV. Merística de *H. deppii*, *H. deppii* Zanjas de Arena, *H. cyanoguttatus*, *H. teporatus*, *H. carpintis* y *H. tamasopoensis*. Los valores en (paréntesis) representan la media y Frecuencia (F). Donde Branquiespinas Superior(BS); Branquiespinas inferior (BI); Branquiespinas Totales (BT); Espinas Dorsales (ED); Radios Blandos Dorsales (RBD); Espinas Anales (EA); Radios Blandos Anales (RBA); Radios Pectorales (RP1); Escamas Longitudinales (EL); Escamas Superiores (ES); Escamas Inferiores (EI); Escamas Transversales Superiores (ETS); Escamas Transversales Inferiores (ETI); Escamas Pectoral-Pélvica (EP1-P2); Escamas Cachetes (EC).

	<i>H. deppii</i>				<i>H. deppii</i> Zanjas de arena			<i>H. c. tepehua</i>				<i>H. c. cyanoguttatus</i>				<i>H. c. teporatus</i>				<i>H. c. carpintis</i>				<i>H. c. tamasopoensis</i>			
	Mi n	(X)	Ma x	F	Min	(X)	Max	Mi n	(X)	Ma x	F	Mi n	(X)	Ma x	F	Mi n	(X m)	Ma x	F	Mi n	(M)	Ma x	F	Mi n	(X)	Ma x	F
BS	6	(7)	8	61%	7	(7)	7%	7	(9)	11	48%	5	(7)	8	53%	6	(7)	7	90%	5	(7)	9	58%	6	(7)	8	40%
BI	2	(2)	3	67%	3	(3)	3%	2	(2)	4	85%	1	(3)	3	55%	2	(2)	3	70%	1	(2)	4	58%	2	(3)	4	80%
BT	8	(9)	11	56%	10	(10)	10%	5	(7)	8	56%	7	(9)	10	58%	9	(9)	10	80%	7	(9)	12	46%	9	(10)	11	40%
ED	16	(17)	17	67%	15	-	16%	15	(16)	17	59%	15	(16)	17	60%	15	(16)	16	90%	15	(16)	17	77%	15	(16)	16	80%
RD	9	(11)	12	39%	10	-	11%	10	(11)	12	48%	5	(11)	12	55%	10	(11)	12	70%	9	(10)	12	56%	9	(9)	10	50%
EA	6	(6)	7	72%	6	(6)	6%	4	(5)	6	67%	4	(5)	6	75%	5	(6)	6	50%	4	(5)	6	86%	5	(5)	5	100%
RBA	7	(8)	10	44%	8	(8)	8%	8	(8)	10	44%	8	(9)	10	63%	9	(9)	9	100%	7	(8)	10	61%	7	(8)	8	80%
RP1	14	(14)	15	83%	12	(13)	14%	13	(14)	15	74%	13	(14)	15	88%	14	(14)	14	100%	13	(14)	15	82%	13	(14)	14	50%
EL	28	(31)	34	33%	28	(28)	28%	28	(29)	32	33%	28	(29)	32	38%	28	(31)	33	30%	26	(30)	33	35%	28	(30)	31	60%
ES	21	(24)	28	28%	21	(22)	23%	19	(22)	25	37%	16	(21)	23	33%	16	(21)	22	50%	17	(21)	26	26%	21	(23)	25	40%
EI	6	(8)	11	39%	5	(6)	7%	6	(8)	10	48%	8	(9)	14	40%	7	(9)	14	30%	6	(9)	11	46%	6	(7)	8	70%
ETS	5	(5)	5	100%	5	(5)	5%	5	(5)	5	100%	4	(5)	6	90%	5	(5)	5	100%	4	(5)	5	96%	5	(5)	5	100%
ETI	11	(11)	11	100%	11	(11)	11%	11	(11)	11	100%	10	(11)	12	83%	11	(11)	11	100%	10	(11)	12	93%	11	(11)	11	100%
EP1-P2	5	(6)	7	61%	5	-	6%	6	(6)	7	67%	5	(6)	8	45%	6	(6)	6	100%	5	(6)	7	51%	5	(6)	7	80%

EC	5	(14	8	67%	5	(6)	7%	5	(5)	6	78%	4	(5)	6	85%	5	(5)	5	100%	2	(5)	6	89%	5	(5)	5	100%
----	---	-----	---	-----	---	-----	----	---	-----	---	-----	---	-----	---	-----	---	-----	---	------	---	-----	---	-----	---	-----	---	------

Tabla XLVI. Morfométrica de *H. tepehua*, *H. tepehua* Turquesa, *H. tepehua* Tenixtepec, *H. deppii* y *H. deppii* Zanjas de arena en porcentajes de longitudes patrón (LP) o cefálica (LC). Los valores en (paréntesis) representan la media y Desviación Estándar (DE). Altura Máxima (AM1); Base Aleta Dorsal (BAD); Base Aleta Anal (BAA); Base Post Dorsal (BPD); Rostro Origen Anal (R-OA); Rostro- Origen Pectoral (R-OP1); Rostro-Origen Pélvicas (R-OP2); Longitud del Pedúnculo Caudal (LPC); Altura Mínima (AMN2); Distancia Post Dorsal (DPD2); Origen Dorsal-Origen Anal (OD-OA); Base Post Dorsal- Origen Anal (BPD2-OA); Origen Dorsal-Base Post Anal (OD-BPA); Origen Dorsal-Origen anal (OD-OA); Origen Dorsal- Origen Pectoral (OD-OP1); Base Post Dorsal-Abanico Hypural (BPD2-AH); Origen Anal-Abanico Hypural (OA-AH); Origen Anal-Origen Pélvica1 (OA-OP2); Origen Pélvica-Origen Pectoral (OP2-OP1); Anchura Cefálica (AC); Anchura Inter Orbital (AIO); Distancia Pre Orbital (DPO); Longitud Maxilar (LM); Longitud Pre Maxilar (LPM); Altura Máxima del Cachete (AMC); Diámetro Ocular (DO); Altura Máxima Lacrimal (AML); Ancho del Hocico (AH); Ancho Pre-Orbital (APO); Ancho Hocico Lacrimal (AHL); Ancho Maxilar (AMa); Base Pectoral (BP1); Base Pélvica (BP2).

%LP	<i>H. tepehua</i>				<i>H. tepehua</i> Turquesa				<i>H. tepehua</i> Tenixtepec				<i>H. deppii</i>				<i>H. deppii</i> Zanjas de arena			
	Min	(X)	Max	DE	Min	(X)	Max	DE	Min	(X)	Max	DE	Min	(X)	Max	DE	Min	(X)	Max	DE
AM1	41%	(45%)	49%	2%	43%	(44%)	47%	2%	42%	(45%)	48%	2%	42%	(44%)	48%	2%	44%	(45%)	46%	2%
LC	34%	(37%)	40%	2%	34%	(36%)	38%	1%	36%	(38%)	40%	1%	34%	(35%)	38%	1%	37%	(38%)	39%	2%
BAD	54%	(58%)	63%	2%	57%	(59%)	61%	1%	55%	(57%)	60%	1%	56%	(59%)	63%	2%	58%	(60%)	61%	2%
BAA	21%	(24%)	27%	2%	20%	(24%)	26%	2%	23%	(25%)	27%	1%	24%	(27%)	31%	2%	26%	(26%)	27%	1%
DPD1	39%	(43%)	45%	2%	41%	(42%)	45%	1%	41%	(43%)	44%	1%	39%	(42%)	44%	1%	42%	(43%)	43%	0%
R-OA	66%	(69%)	73%	1%	65%	(67%)	72%	2%	66%	(68%)	70%	1%	63%	(66%)	70%	1%	66%	(67%)	69%	2%
R-OP1	33%	(36%)	39%	2%	33%	(36%)	38%	1%	36%	(38%)	39%	1%	33%	(35%)	37%	1%	37%	(37%)	38%	0%
R-OP2	40%	(42%)	45%	1%	38%	(42%)	44%	1%	40%	(42%)	44%	1%	38%	(41%)	43%	1%	41%	(42%)	42%	1%
LPC	14%	(15%)	17%	1%	14%	(16%)	17%	1%	15%	(16%)	17%	1%	14%	(15%)	17%	1%	15%	(15%)	15%	0%
AM2	13%	(15%)	17%	1%	15%	(16%)	17%	1%	14%	(15%)	17%	1%	14%	(16%)	17%	1%	16%	(16%)	16%	0%
DPD2-	87%	(90%)	92%	1%	86%	(89%)	91%	1%	88%	(89%)	91%	1%	43%	(88%)	92%	9%	89%	(90%)	91%	1%
OD-OA	49%	(55%)	63%	3%	52%	(54%)	57%	2%	50%	(54%)	58%	2%	50%	(54%)	58%	2%	56%	(57%)	57%	1%
BPD2-OA	32%	(36%)	40%	3%	32%	(36%)	38%	1%	35%	(37%)	39%	1%	34%	(38%)	42%	2%	38%	(38%)	38%	0%
OD-BPA	60%	(65%)	72%	3%	64%	(66%)	69%	1%	61%	(65%)	67%	2%	63%	(67%)	72%	2%	67%	(68%)	69%	1%
OD_OA	16%	(18%)	21%	1%	18%	(19%)	20%	1%	18%	(19%)	20%	1%	17%	(19%)	21%	1%	19%	(19%)	20%	1%
OD-OP1	17%	(29%)	33%	3%	27%	(29%)	31%	1%	27%	(29%)	32%	2%	13%	(28%)	32%	3%	30%	(30%)	31%	0%
DPD2-AH	13%	(15%)	16%	1%	14%	(16%)	18%	1%	14%	(15%)	17%	1%	14%	(15%)	17%	1%	15%	(15%)	16%	1%
OA-AH	36%	(39%)	42%	2%	36%	(40%)	41%	1%	37%	(40%)	41%	1%	39%	(42%)	44%	1%	40%	(41%)	41%	1%

OA-OP2	25%	(28%)	33%	2%	18%	(27%)	29%	3%	26%	(28%)	29%	1%	25%	(28%)	30%	1%	28%	(28%)	28%	1%
OP2-OP1	12%	(28%)	34%	5%	24%	(30%)	36%	4%	25%	(30%)	33%	2%	23%	(28%)	32%	2%	17%	(17%)	17%	0%
AC	45%	(49%)	54%	2%	46%	(48%)	50%	1%	45%	(48%)	50%	2%	46%	(50%)	54%	2%	46%	(48%)	50%	3%
AIO	23%	(28%)	34%	2%	24%	(28%)	31%	2%	24%	(27%)	34%	3%	23%	(31%)	35%	3%	26%	(27%)	28%	2%
DPO	32%	(39%)	45%	4%	36%	(40%)	45%	3%	31%	(36%)	43%	3%	37%	(42%)	49%	3%	37%	(39%)	40%	2%
LM	27%	(33%)	37%	3%	29%	(33%)	37%	2%	28%	(31%)	35%	2%	27%	(32%)	36%	2%	30%	(30%)	30%	0%
LPM	25%	(41%)	50%	4%	36%	(42%)	46%	3%	28%	(38%)	47%	5%	36%	(41%)	51%	4%	39%	(41%)	43%	3%
AMC	23%	(32%)	40%	4%	29%	(34%)	38%	3%	25%	(30%)	35%	3%	26%	(34%)	39%	3%	30%	(31%)	33%	2%
DO	21%	(26%)	32%	3%	12%	(22%)	27%	5%	22%	(26%)	30%	2%	20%	(24%)	30%	2%	23%	(26%)	28%	4%
AML	18%	(27%)	35%	4%	24%	(31%)	36%	4%	22%	(28%)	35%	3%	17%	(31%)	37%	4%	30%	(32%)	33%	2%
AH	28%	(35%)	40%	3%	29%	(34%)	36%	2%	29%	(33%)	36%	2%	26%	(36%)	41%	4%	31%	(33%)	34%	2%
APO	21%	(30%)	37%	3%	27%	(31%)	33%	1%	25%	(28%)	35%	3%	24%	(31%)	37%	4%	28%	(30%)	31%	2%
AHL	23%	(31%)	38%	3%	28%	(31%)	34%	2%	27%	(31%)	35%	2%	26%	(32%)	40%	4%	29%	(30%)	30%	0%
AMa	22%	(27%)	36%	3%	25%	(27%)	30%	2%	21%	(25%)	30%	3%	22%	(28%)	34%	3%	23%	(24%)	26%	2%
BP1	19%	(23%)	27%	2%	22%	(25%)	28%	2%	19%	(23%)	25%	2%	20%	(23%)	26%	2%	23%	(24%)	24%	0%
BP2	10%	(14%)	17%	2%	10%	(14%)	18%	2%	11%	(13%)	14%	1%	11%	(14%)	16%	1%	13%	(15%)	17%	3%

Tabla XLVII. Merística de *H. tepehua*, *H. tepehua* Turquesa, *H. tepehua* Tenixtepec, *H. deppii* y *H. deppii* Zanjas de arena. Los valores en (paréntesis) representan la media. Donde Branquiespinas superiores (BS); Branquiespinas inferiores (BI); Branquiespinas Totales (BT); Espinas Dorsales (ED); Radios Dorsales (RD); Espinas Anales (EA); Radios anales (RA); Radios Pectorales (RP1); Escamas longitudinales (EL); Escamas Superiores (ES); Escamas Superiores (ES); Escamas inferiores (EI); Escamas Transversales Superiores (ETS); Escamas Transversales Inferiores (ETI); Escamas Pectorales (EP1); Escamas del Cachete (EC).

	<i>H. tepehua</i>				<i>H. tepehua</i> Turquesa				<i>H. tepehua</i> Tenixtepec				<i>H. deppii</i>				<i>H. deppii</i> Zanjas de arena		
	Min	(X)	Max	F	Min	(X)	Max	F	Min	(X)	Max	F	Min	(X)	Max	F	Min	(X)	Max
BS	7	(9)	11	48%	8	(9)	10	80%	8	10	11	50%	8	(9)	11	56%	7	7	7
BI	2	(2)	4	85%	2	(2)	3	70%	2	2	3	50%	2	(2)	3	67%	3	3	3
BT	5	(7)	8	56%	6	(7)	7	70%	6	7	8	50%	6	(7)	8	61%	10	10	10
ED	15	(16)	17	59%	14	(15)	16	50%	15	16	16	50%	16	(17)	17	67%	15	-	16
RD	10	(11)	12	48%	9	(11)	12	40%	10	11	11	70%	9	(11)	12	39%	10	-	11
EA	4	(5)	6	67%	5	(6)	7	70%	5	6	6	80%	6	(6)	7	72%	6	6	6
RA	8	(8)	10	44%	7	(8)	8	70%	6	8	10	60%	7	(8)	10	44%	8	8	8
RP1	13	(14)	15	74%	14	(14)	15	70%	14	14	15	80%	14	(14)	15	83%	12	13	14
EL	28	(29)	32	33%	30	(32)	33	40%	31	31	34	50%	28	(31)	34	33%	28	28	28
ES	19	(22)	25	37%	19	(24)	24	40%	23	24	26	40%	21	(24)	28	28%	21	22	23
EI	6	(8)	10	48%	7	(8)	11	50%	6	8	9	40%	6	(8)	11	39%	5	6	7
ETS	5	(5)	5	100%	5	(5)	6	60%	5	5	5	100%	5	(5)	5	100%	5	5	5
ETI	11	(11)	11	100%	11	(11)	11	100%	11	11	12	90%	11	(11)	11	100%	11	11	11
EP1	6	(6)	7	67%	5	(6)	6	80%	5	6	6	80%	5	(6)	7	61%	5	-	6
EC	5	(5)	6	78%	6	(6)	7	80%	5	5	5	100%	5	(5)	8	67%	5	6	7

