

# Filogeografía (*Herichthys*, Perciformes: *Cichlidae*), nuevos: género (*Nosferatu*) y especie *H. tepehua*

MAURICIO DE LA MAZA BENIGNOS\*, CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA\*\*, MARÍA DE LOURDES LOZANO VILANO\*\*\*, MARÍA ELENA GARCÍA RAMÍREZ\*\*\*, IGNACIO DOADRIO\*\*\*\*



La tribu heroini forma el segundo grupo monofilético más grande de cíclidos neotropicales, se distribuye desde la provincia de Buenos Aires, Argentina, hasta la cuenca del río Bravo en América del Norte.

Esta tribu incluye los herichthyines, representados por los géneros *Paraneotroplus* y *Vieja*, como lo reportaron McMahan *et al.*,<sup>1</sup> *Herichthys*, *Paratheraps*, *Theraps*, *Tomocichla* y *Thorichthys*, junto con un “género sin nombre”.<sup>2-4</sup>

Algunos factores que han obstaculizado hasta ahora el análisis, tanto filogenético como morfológico, a nivel intragenérico incluyen alta diversidad de taxón, amplios intervalos de distribución, plasticidad fenotípica y taxones que “provocan que conjuntos de caracteres sean inadecuados para revelar relaciones”.<sup>3-6</sup>

El cambio climático en los últimos 4 millones de años incluye el fin del período templado<sup>7</sup> con precipitación invernal más alta, condiciones más frescas y húmedas durante el Pleistoceno y el Holoceno temprano, en el norte de México.<sup>8,9</sup> Se propone que tanto el neovolcanismo como el cambio climático jugaron grandes papeles en la diversificación temporal y espacial.

El objetivo de este estudio implica revisar la historia evolutiva del género *Herichthys*, observar sus relaciones filogenéticas, así como los patrones temporales y biogeográficos asociados mediante la caracterización de variaciones morfológicas y estructura; se propone una hipótesis biogeográfica para el grupo.

## MÉTODOS

Los especímenes del género *Herichthys*<sup>3,10,11</sup> y especies nominales representativas del género se colectaron con anzuelos y redes de pesca. El tamaño de la muestra de 20 ejempla-

\* Pronatura Noreste, A.C.

\*\* Universidad Nacional Autónoma de México.

\*\*\* Universidad Autónoma de Nuevo León.

\*\*\*\* Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid, España.

res por localidad se basó en el estado de conservación de las especies conforme a la NOM-059.<sup>12</sup> Los especímenes colectados se fijaron en formol a 10%, luego transferido a isopropanol a 50%; y finalmente, depositado en la Colección Ictiológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UANL. Para el estudio genético se tomaron las aletas pectorales, se preservaron en etanol a 95%, y se depositaron en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, España (MNCN).

## Morfométrica y merística

Se tomaron 55 características biométricas (13 merísticas y 42 morfométricas) a 279 ejemplares en total. Las medidas se tomaron en mm y en las diagnosis y descripciones se expresan en porcentaje de la longitud patrón (LP) o la longitud cefálica (LC).<sup>13,14</sup> Tres especímenes de cada población, excepto *N. steindachneri* (1), *N. bartoni* (1 placa faríngea) y *H. minckleyi* (0), se removieron los tractos digestivos y placas faríngeas inferiores. El número de dientes en el margen posterior y el eje medio de la superficie oclusal se contaron bajo los criterios de Taylor y Miller,<sup>14</sup> Snoeks<sup>15</sup> y Chakrabarty.<sup>16</sup> Los datos de ecología y distribución se tomaron durante las colectas (2005-2007).

Se analizaron los componentes principales (ACP) y la función discriminante (AFD) al conjunto de datos morfométricos con el software Statistix vers. 1.7. Las medidas se estandarizaron para remover la alometría, con la ecuación  $M_s = M_o(L_s/L_o)^b$ .<sup>17,18</sup> Se examinó (a) la morfología de los caracteres observables; (b) pigmentación reproductiva; (c) anatomía del tracto digestivo y (d) ecología.

## Extracción de ADN, amplificación de PCR, y secuenciación

El ADN genómico se aisló de las aletas, con proteinasa K estándar y métodos de extracción de fenol/cloroformo<sup>19</sup> y se resguardó a 4°C. El ADN se amplificó por el gen citocromo *c* subunidad de oxidasa I (Cox1, 585 bp), vía reacción en cadena

de la polimerasa (PCR). El proceso de amplificación fue bajo las 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). Los PCR se realizaron en 10-1 reacciones, con 0.4 mM de cada “primer”, 0.2 mM de cada Dntp, 2mM MgCl<sub>2</sub>, una unidad de ADN polimerasa Taq (Invitrogen) y 10 ng de la plantilla de ADN. Los productos del PCR se ejecutaron en 1% gel de agarosa, para confirmar la amplificación, y se purificaron con el equipo EXOSAP-IT PCR Product Clean-Up (Usb). Ambas cadenas se obtuvieron mediante el secuenciador de ADN automatizado ABI PRISM 3700 (Applied Biosystems).

### Análisis de datos

Los cromatogramas y alineamientos se revisaron visualmente y se verificaron en MEGA5.<sup>20</sup> Para las inferencias filogenéticas se aplicó un modelo separado de mejor ajuste para cada posición de codón por gen. El modelo evolutivo de sustitución de nucleótido se estimó con el criterio de información de Akaike corregido (AICc) y el criterio de información Bayesiano (BIC), como se implementó en el programa jModeltest.<sup>21</sup>

Los haplotipos del conjunto de datos se conformaron de 149 individuos, 146 grupo interno (69 de este estudio + 77 secuencias de GenBank) y nueve secuencias del grupo externo de GenBank se estimaron con DnaSP 5.0.<sup>22</sup> Se generó una red unificadora de medidas con ilustración de las frecuencias de los haplotipos, cono NETWORK v 4.5.1.6.<sup>23</sup>

Se planteó una hipótesis filogenética bajo la estimación de máxima verosimilitud (ML) y se implementó con RAXML. El programa realiza una búsqueda heurística con el modelo general de tiempo reversible (GTR), que permite la partición de datos, y produce valores de verosimilitud a partir de GTRCAT; una aproximación GTR con optimización de tasas de sustitución individual por sitio y clasificación de aquellas tasas individuales a un cierto número de categoría de tasas.

La Inferencia Bayesiana (BI) se realizó con MrBayes versión 3.1.2,<sup>24</sup> con el modelo de mejor ajuste en BIC por partición de codón. Las ejecuciones BI fueron con ocho cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC), 10 millones de generaciones, muestreando cada mil pasos. Los primeros 1000 árboles fueron descartados como *burn-in*. Con el programa Tracer v 1.4<sup>25</sup> se evaluó la convergencia de ejecución y determinar los *burn-ins*.

Los tiempos de divergencia entre linajes mitocondriales principales se estimaron con un enfoque coalescente-Bayesiano como fue implementado en BEAST 1.6.1.<sup>26</sup> Para

el análisis, se consideró el gen mtDNA (Cox1) y se usó la matriz de 31 haplotipos y 585 bp. Se aplicó un reloj molecular lognormal-relajado sin correlaciones, con el modelo SRD06 de sustitución nucleótido.<sup>27</sup> Debido a la ausencia de registros fósiles o datos geológicos, las estimaciones de edad se calibraron con una distribución *a priori* uniforme para el parámetro de tasa media de mutación de 0.8%/Ma, con valores inferiores y superiores de 0.5-1.2% por cada millón de años, basado en lo que se ha reportado en otra ictiofauna dulceacuícola para *loci* mitocondriales.<sup>2,28-34</sup>

La prueba AMCMC fue ejecutada por 30 millones de generaciones para optimizar la escala de factores de la función *a priori*. Se revisó *burn-in*, convergencia y estacionariedad de los diferentes análisis en Tracer 1.5.

### Demografía histórica

Los patrones de demografía histórica se inferieron a partir de estimaciones del tamaño de la población efectiva en el tiempo, con el método Skyline Plot Bayesiano (BSP), como fue implementado en BEAST v. 1.5.4.<sup>26</sup> Este método estima una distribución de los tamaños de población efectiva a través del tiempo, vía procedimientos de MCMC, moviéndose hacia atrás hasta que el tiempo del ancestro común más reciente se alcanza. Aplicamos diez grupos de intervalos coalescentes (m), y “primers” para el modelo filogenético. Con el modelo HKY + L evaluamos la heterogeneidad a lo largo de todas las ramas, *particionando* por posiciones de codón, al separar terceras de primeras y segundas posiciones, asumir un reloj molecular estricto, y con una tasa uniforme con un valor inicial de 0.8% de mutación por Ma, con intervalos inferiores y superiores de 0.5-1.2%, respectivamente.<sup>2, 33, 35</sup>

### RESULTADOS

Los resultados del gráfico del análisis morfométricos, el ACP agrupado de 42 variables estandarizadas, de PC1 contra PC2, explica 44.3% de la variación total en la forma entre los especímenes, y proporciona una clara separación entre las dos agrupaciones de puntos, cada una correspondiendo a especímenes de *Herichthys* y del nuevo género *Nosferatu*. La base de la aleta pélvica, la base de la aleta pectoral, altura máxima y LC fueron las variables que más contribuyeron a las diferencias en PC1. La longitud de la mandíbula, la distancia desde la aleta dorsal hasta el origen de la aleta anal, la distancia desde el origen de la aleta anal hasta la base hipural y la base de la aleta anal contribuyeron a las diferencias en PC2. Además, el AFD de

la base de datos morfométrica clasificó correctamente 99% de *Herichthys* y 100% del nuevo género *Nosferatu*.

La edad estimada del grupo interno analizado (*Herichthys* + *Nosferatu* n. gen.) es aproximadamente 7 Ma (~5 a 11 Ma 95% HPD). Esta divergencia inicial fue seguida por la separación entre ambos géneros hace aproximadamente 5 Ma (3-8 Ma 95% HPD). Sin embargo, a pesar de sus orígenes antiguos, los procesos de intradiversificación en ambos géneros fueron recuperados como más recientes.

Se obtuvieron dos clados adicionales en el nuevo género *Nosferatu*: clados *panctostictus* y *steindachneri*. El clado monofilético *panctostictus* está compuesto por una especie nominal, *H. panctostictus*, el cual tiene el intervalo de distribución más amplio y el número más alto de haplotipos (5) en el género. La divergencia entre los clados *panctostictus* y *steindachneri* ocurrió poco después de la separación del clado *bartoni* (~2 Ma, 1-3 Ma, 95% HPD).

El clado *steindachneri*, morfológicamente el más diverso en el nuevo género *Nosferatu*, está compuesto por tres especies nominales: *N. pame*, *N. pratinus* y *N. steindachneri*. El clado también mostró los niveles de diferenciación interna más altos entre *N. pratinus* y *N. bartoni*, *N. labridens*, y *N. panctostictus*, respectivamente.

Los verdaderos *Herichthys* presentaron un nivel de divergencia endogrupal inferior, comparado con el nuevo género *Nosferatu*; las reconstrucciones filogenéticas mostraron una resolución pobre, y ninguna especie se recuperó como monofilética. Además, discernimos que los verdaderos *Herichthys* son jóvenes comparados con el nuevo género *Nosferatu* (~1 Ma, 0.5-2 Ma, 95% HPD).

### Nuevo género *Nosferatu*

*Especie tipo.* *Nosferatu pame*, designación original

*Diagnosis.* Difiere de *Herichthys* en las siguientes medidas: cuerpo menos alto (media 41%, SD 2% vs. media 45%, SD 2%); base de aleta dorsal más corta (media 55%, SD 2% vs. media 58%, SD 2%); base de aleta anal más corta (media 22%, SD 2% vs. media 24%, SD 2%); origen de aleta dorsal a origen de aleta anal más corto (media 51%, SD 3% vs. media 55%, SD 2%); base de aleta posdorsal a origen de aleta anal más corto (media 33%, SD 3% vs. media 36%, SD 3%), entre otras. La aleta dorsal comprimida raramente se expande más allá del tercio anterior de la aleta caudal. Un ciego intestinal alargado, elástico y liso (que no se presenta en *Herichthys*) se adhiere al estómago *saccular*. El género se distingue de la mayoría de los otros géneros de *Heroines* por las siguientes

sinapomorfias: pigmentación reproductiva: oscurecimiento del área ventral, y se extiende sobre los orificios nasales, series operculares o aletas pectorales. Todos con marcas rojas o moradas en la axila de la aleta pectoral, excepto *N. bartoni*. Dientes anteriores ordenados regularmente, bien espaciados, cónicos, unicúspides, pronunciadamente recurvados y puntiagudos, con implantación erecta; con transición a la prolongación en el tamaño del par de dientes con sínfisis en relación con los otros dientes en la fila exterior de la mandíbula superior, evocativo a los del vampiro *Nosferatu* (por tanto = dientes *Nosferatu*formes); y un par menos desarrollado en la mandíbula inferior. Dientes posteriores pequeños y puntiagudos, pocas o ninguna fila posterior de dientes diminutos en la mandíbula superior; los dientes en las mandíbulas son cónicos, recurvados, bien espaciados y puntiagudos; la fila frontal anterior se ordena irregularmente, recurvada y puntiaguda (frecuentemente gastados en especímenes más viejos).

*Distribución geográfica.* Vertiente atlántica en Veracruz, Hidalgo, Querétaro y Tamaulipas, en la cuenca del río Pánuco-Tamesí; sistema lagunar de San Andrés, incluyendo los sistemas del río Tigre y Tamiahua y sus tributarios: los ríos Cucharas y Naranjos.

*Composición de especies.* *Nosferatu molango*, *N. pame*, *N. pratinus*, *N. bartoni*, *N. labridens*, *N. panctostictus*, y *N. steindachneri*.

### *Herichthys* Baird & Girard, 1854

*Especie tipo.* *Herichthys cyanoguttatus* Baird y Girard, 1854. *Diagnosis.* Difiere del nuevo género *Nosferatu* en que la marca roja/morada en la axila de la aleta pectoral está ausente, y la aleta dorsal comprimida se extiende más allá del tercio frontal de la aleta caudal (para la morfométrica comparativa (ver nuevo género *Nosferatu* en la sección previa). El género se distingue de la mayoría de otros *Heroine* por las siguientes sinapomorfias: seis a siete barras verticales en el flanco, con una serie de manchas oscuras abajo de la línea lateral que componen las marcas principales. Pigmentación reproductiva: oscurecimiento de la mitad posterior y las áreas anteroventrales no se extienden sobre los orificios nasales, series operculares y aletas pectorales. Dientes anteriores estrechamente espaciados, espatulados, bicúspides o ligeramente bicúspides, o una mezcla entre bicúspides y cónicos desafilados, con una curvatura derecha, con longitudes sin diferencia entre las mandíbulas superior e inferior, excepto en *H. minckleyi*.

*Distribución geográfica.* Ríos en la vertiente atlántica de México y Texas, norte de PDM, incluye: Santa Ana, Misantla,

Nautla, Solteros, Tecolutla, Tenixtepec, Cazones, Pantepec, Pánuco, Soto la Marina, San Fernando, Bajo río Bravo, río Nueces en Texas y Cuatro Ciénegas; ausente en el río Conchos.

*Composición de especies.* *H. deppii*, *H. tepehua* n. sp., *H. carpintis*, *H. tamasopoensis*, *H. cyanoguttatus*, *H. teporatus*, y *H. minckleyi*.

## DISCUSIÓN

El análisis molecular y morfológico apoya que el nuevo género *Nosferatu* es distinto del verdadero *Herichthys*. Los resultados coinciden con la interpretación de De la Maza<sup>3</sup> del grupo labridens = nuevo género *Nosferatu* conformado con *N. steindachneri* (restringido al río Tamasopo), *N. labridens* (restringido a Media Luna y sus alrededores), *N. pratinus* (restringido a río el Salto, aguas arriba de las cascadas de Micos), *N. pame* (restringido al río Tamasopo), el polimórfico *N. pantostictus* que incluye un número de formas lólicas y lénticas parapátricas que habitan los tramos inferiores de la cuenca del río Pánuco-Tamesí y los sistemas de lagunas costeras de Tamiahua y San Andrés, y *N. molango* (restringido a Laguna Azteca). Esta última especie puede corresponder al fenómeno de contacto secundario<sup>36</sup> entre ambos géneros, ya que *N. molango* expuso afinidad de ADN mitocondrial con los verdaderos *Herichthys*. Además, estudios filogenéticos, particularmente el uso de ADN nuclear, son necesarios para clarificar su estado taxonómico.

Se han hecho hipótesis con base en similitudes morfológicas entre ambas especies,<sup>37,38</sup> que *N. pame* y *N. steindachneri* evolucionaron simpátricamente, y se infirió que éstos fueron análogos al polimórfico *H. minckleyi* en la cuenca de Cuatro Ciénegas.<sup>37</sup> Además, Artigas<sup>38</sup> afirmó, con base en distribuciones de las dos especies, que *N. pame* se encuentra aguas arriba de las cascadas del río Tamasopo, mientras que *N. steindachneri* no, que *N. pame* es la especie ancestral de ambas.

Los verdaderos *Herichthys* incluyen ahora siete especies diagnosticables morfológicamente distintas: *H. deppii* (restringido a la cuenca del río Nautla-Misantla) y el alopátrico *H. tepehua* n. sp. (restringido a los sistemas de ríos Pantepec, Cazones, Tenixtepec, Tecolutla y Solteros); *H. carpintis* que incluye un número de formas lólicas y lénticas parapátricas que habitan la cuenca del río Pánuco-Tamesí, excepto en el río Tamasopo, y los sistemas de lagunas de Tamiahua y San Andrés; *H. tamasopoensis* (restringido al Río Tamasopo); *H. teporatus* restringido al río Soto la Marina; *H. cyanoguttatus* que incluye un número de formas alopátricas que habitan el

río San Fernando, el río Bravo y los ríos adyacentes del suroeste de Texas; y el polimórfico *H. minckleyi* (endémico al valle de Cuatro Ciénegas).

Nuestro tiempo de divergencia, estimado a través del TMVB, es de ~7 Ma (~5-11 Ma 95% HPD) para el grupo madre (*Herichthys* + *Nosferatu*) de su clado hermano, y corresponde con la formación del Macizo Chiconquiaco-Palma Sola. El Macizose localiza entre el Golfo de México y la Sierra Madre Oriental (SMO). Es parte de la Provincia Alcalina Oriental (PAOM), un cinturón volcánico que se extiende 2000 km en dirección NNO-SSE, desde el norte de Coahuila a Palma Sola, Veracruz, a lo largo de los planos costeros del GDM<sup>39,40</sup> e intersecta el TMVB en el Macizo Chiconquiaco-Palma Sola (6.9-3.2 Ma) en el centro de Veracruz.<sup>39-41</sup>

El cambio climático en los últimos 4 millones de años incluye el fin del periodo templado (5-3 Ma) e intensificación significativa de glaciaciones en el hemisferio norte ~2.75 Ma.<sup>7</sup> Mayores precipitaciones invernales con condiciones significativamente más frescas y húmedas que hoy, las cuales prevalecieron al norte de México durante el Pleistoceno y el Holoceno temprano. Las secuencias glaciares cuaternarias en el centro de México indicaron que hubo al menos cinco avances glaciares a finales del Pleistoceno y Holoceno temprano.<sup>8,9</sup> Supongamos que estos eventos devastaron las poblaciones ciclidas al norte del paralelo 24N y posiblemente más al sur, excepto por los refugios localizados en manantiales templados, como Cuatro Ciénegas. En un estudio reciente,<sup>42</sup> se dató como 5.6 Ma el evento cladogenético que creó a *H. minckleyi*. Nuestro análisis de historia demográfica de los verdaderos *Herichthys* expuso una contracción durante el Pleistoceno inferior que coincide con algunos de los avances glaciares en Norteamérica durante este periodo. Estos avances habrían forzado la contracción de intervalo para *Herichthys* (excepto *H. minckleyi*, el cual permaneció en las aguas templadas de Cuatro Ciénegas) a la cuenca del río Pánuco, mientras el clima se deterioraba. En tiempos más recientes, alrededor de 65,000 años atrás, algunas poblaciones de *Herichthys* se hubieran expandido una vez más desde el río Pánuco y reinvasado los ríos al norte.

## RESUMEN

El género *Herichthys*, considerado como representativo monofilético de los ciclidos neotropicales al noreste de México y el sur de Texas, se distribuye sobre un área con intrincada historia geológica y climática, y afecta la diversificación temporal y espacial al norte del Eje Volcánico Transversal de

México. Se realizó una reconstrucción filogenética evolutiva con un fragmento del gen mitocondrial Cox1. Se evaluó la morfología y su correspondencia con la diferenciación molecular, sugiriendo un escenario biogeográfico basado en un reloj molecular e historia demográfica. Se describió un nuevo género (*Nosferatu*: *Nosferatu pame*, *N. molango*, *N. pratinus*, *N. bartoni*, *N. labridens*, *N. pantostictus* y *N. steindachneri*), y una especie *Herichthys tepehua*.

**Palabras clave:** *Nosferatu*, *Herichthys*, Cox1, Filogenia, Filogeografía.

## ABSTRACT

The genus *Herichthys* is considered the representative of the monophyletic Neotropical cichlids in northeastern Mexico and southern Texas. It is spread over an area characterized by an intricate geological and climatic history, which affected the temporal and spatial diversification north of the Transversal Volcanic Axis of Mexico. An evolutionary phylogenetic reconstruction was performed using a fragment of mitochondrial Cox1 gene. Morphology and their correspondence with the molecular differentiation was assessed; a biogeographical scenario based on a molecular clock and demographic history was suggested. In addition, a new genus (*Nosferatu*: *Nosferatu pame*, *N. molango*, *N. pratinus*, *N. bartoni*, *N. labridens*, *N. pantostictus* y *N. steindachneri*) and a species *Herichthys tepehua* were described.

**Keywords:** *Nosferatu*, *Herichthys*, Cox1, Phylogeny, Phylogeography.

## REFERENCIAS

- McMahan, C.D., A.D. Geheber & K.R. Piller, 2010. Molecular systematics of the enigmatic Middle American genus Vieja (Teleostei: Cichlidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 293-300.
- Concheiro-Pérez, G.A., I. Oldlich, G. Ortí, E. Bermingham, I. Doadrio & R. Zardoya, 2006. Phylogeny and biogeography of 91 species of heroine cichlids (Teleostei: Cytochrome b gene). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 91-110.
- De la Maza-Benignos, M. & M.L. Lozano-Vilano, 2013. Description of three new species of the genus *Herichthys* (Perciformes: Cichlidae) from eastern Mexico, with redescription of *H. labridens*, *H. steindachneri*, and *H. pantostictus*. *Zootaxa* 3734: 101-129.
- Ričan, O., R. Zardoya & I. Doadrio, 2008. Phylogenetic relationships of Middle American cichlids (Cichlidae, Heroini) based on combined evidence from nuclear genes, mtDNA, and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 941-957.
- 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: 192-203.
- 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.
- Ravelo, A.C., D.H. Andreasen, M. Lyle, A. Olivarez-Lyle & M.W. Wara, 2004. Regional climate shifts caused by gradual global cooling in the Pliocene epoch. *Nature* 429: 263-267.
- Metcalfe, S.E., S.L. O'Hara & M. Caballero, 2000. Late Quaternary climate change in Mexico. *Quaternary Science Reviews* 19: 699-721.
- Metcalfe, S.E., 2006. Late Quaternary environments of the northern deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 258-273.
- Kullander, S.O., 2003. Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. In Reis, E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris (eds), *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. EdiPUCRS, Porto Alegre: 635-636.
- Miller, R.R., W.L. Minckley & S.M. Norris, 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. Museum of Zoology, University of Michigan/University of Chicago Press, Ann Arbor, MI/ Chicago, IL: 490 pp.
- Semarnat 2010 (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, protección ambiental-especies nativas de México y de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio lista de especies en riesgo.
- Álvarez, J., 1970. Peces mexicanos (claves). Servicio de Investigaciones Pesqueras Nacional. Instituto Nacional de Investigaciones Biológicas, México: 166 pp.
- 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, University of Kansas*, Kansas 104: 1-24.
- Snoeks, J. 1994. The Haplochromines (Teleostei, Cichlidae) of Lake Kivu (East Africa). *Annales-Musee e Royale de l'Afrique Centrale. Sciences Zoologiques* 270: 1-221.
- Chakrabarty, P. 2007. A Morphological Phylogenetic Analysis of Middle American Cichlids with Special Emphasis on the Section '*Nandopsis*' sensu Regan, Vol. 198. Misc. Pub., Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, MI: 1-31.
- Elliott, N.G., K. Haskard & J.A. Koslow, 1995. Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. *Jour. of Fish Biol.* 46: 202-220.
- Ruiz-Campos, G., F. Camarena-Rosales, A. Varela-Romero, S. Sánchez-González & J. De la Rosa-Vélez, 2003. Morphometric variation of wild trout populations from northwestern Mexico (Pisces: Salmonidae). *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13: 91-110.
- Sambrook, J., E. Fritsch & T. Maniatis, 1989. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Laboratory, New York.
- 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.
- Posada, D., 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution* 7: 1253-1256.
- Librado, P. & J. Rozas. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
- Bandelt, H.J., P. Forster & A. Rohl. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16: 37-48.
- Huelsenbeck, J.P. & F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Rambaut, A. & A. Drummond, 2007. Tracer [computer program].

- <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>.
26. Drummond, A. & A. Rambaut. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7: 214.
  27. 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.
  28. 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.
  29. Mateos, M., O. I. Sanjur & R. C. Vrijenhoek. 2002. Historical biogeography of the live bearing fish genus Poeciliopsis (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Evolution* 56: 972-984.
  30. 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.
  31. 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.
  32. Doadrio, I. & O. Domínguez. 2004. Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 416-430.
  33. 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.
  34. 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.
  35. Ornelas-García, C.P., O. Domínguez-Domínguez & 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.
  36. Nosal, P., L. Harmon & O. Seehausen. 2009. Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 145-156.
  37. Kornfield, I. & J.N. Taylor. 1983. A new species of polymorphic fish *Cichlasoma minckleyi*, from Cuatro Ciénegas, México (Teleostei: Cichlidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 96: 253-269.
  38. Artigas-Azas, J. M., 2006. *Herichthys steindachneri*. *Cichlid News* 15: 15-22.
  39. Ferrari, L. T., M. Tagami, M. Eguchib & M. T. Orozco-Esquivela. 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: 284-306.
  40. 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.
  41. Vasconcelos-Fernández, J.M. & J.A. Ramírez-Fernández. 2004. Geología y petrología del complejo volcánico de Villa Aldama, Tamaulipas. *Ciencia* 7: 40-44.
  42. R1'can, O., L. Pialek, R. Zardoya, I. Doadrio & J. Zrzavy. 2012. Biogeography of the Mesoamerican Cichlidae (Teleostei: Heroini): colonization through the GAARlandia land bridge and early diversification. *Journal of Biogeography*: 1-15.

Recibido: 23/09/15

Aceptado: 23/10/15