

La cherehuita *Hubbsina turneri* De Buen (1941) (Pisces: Goodeidae). Origen, distribución y su uso en la regionalización de la cuenca del Lerma

Rodrigo Moncayo Estrada¹
Isabel Israde Alcántara²
Víctor Hugo Garduño Monroy²

¹Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Instituto Politécnico Nacional, Unidad Michoacán.

²Departamento de Geología y Mineralogía, Instituto de Investigaciones Metalúrgicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Moncayo Estrada, R., I. Israde Alcántara y V. H. Garduño Monroy, 2001. La cherehuita *Hubbsina turneri* De Buen (1941) (Pisces: Goodeidae). Origen, distribución y su uso en la regionalización de la cuenca del Lerma. *Hidrobiológica* 11 (1): 1-18.

RESUMEN

El propósito del presente trabajo es analizar los aspectos que determinaron el origen y distribución en el tiempo de *Hubbsina turneri* (cherehuita) a partir de un punto de vista biogeográfico histórico. Para tal fin, primero se relaciona a dicha especie con lo documentado sobre la subfamilia Goodeinae reafirmando su estrecha afinidad con *Girardinichthys*, concluyendo que han derivado a partir de un ancestro común cercano probablemente durante el Mioceno Superior. En este período se identifica la formación de las grandes depresiones lacustres, por bloqueo de los antiguos causes en la región central de México. Más adelante, se exponen diferentes hipótesis sobre la distribución espacio-temporal de la cherehuita en los lagos de Cuitzeo y Zacapu que son los sitios de su distribución actual. En particular, el primero tiene su origen en el límite del Mioceno Superior, donde parece coincidir con la formación de *Hubbsina turneri*. Por su parte, se discute el origen y evolución del lago de Zacapu a partir del lago de Cuitzeo, remontándose al período Mioceno Superior, lo que explica la distribución actual del goodeido. Estos dos lagos probablemente estuvieron conectados en el Plioceno-Pleistoceno para sucesivamente aislarse en el Pleistoceno-Holoceno, dando los elementos que sustentan el que conserve su identidad específica la cherehuita. Todo esto, junto con otros elementos, permite proponer una regionalización del Lerma con base en la distribución de *Hubbsina turneri* integrando al lago de Zacapu y el Río Angulo como parte de la subprovincia del Medio Lerma y esclarece la restricción geográfica de esta especie, debido a que recientemente no se han capturado individuos en la Subcuenca del Río Grande de Morelia y el lago de Cuitzeo, lugar de donde procede la descripción original.

Palabras clave: *Hubbsina turneri*, goodeido, origen, distribución, biogeografía histórica, geología, Zacapu, Cuitzeo, regionalización del Lerma.

ABSTRACT

The purpose of this paper is to analyse the underlying causes of the origin and distribution of *Hubbsina turneri* (cherehuita) from the standpoint of its biogeographic history. First, the relationship between this specie with the other members of the subfamily is discussed based on bibliographic references of the Goodeinae, and is confirmed that *Hubbsina* is closely related to *Girardinichthys*, having their origin from the most recent common ancestor probably in Late Miocene. Period of time where the disruption of drainages establishes the formation of lacustrine depressions of Mesa Central. Second, there is the exposition of different hypothesis about the temporal-space distribution of this fish. Particularly, the origin and evolution of lake Zacapu and lake Cuitzeo is also discussed, the actual sites of distribution of the species, concluding that the first established at Middle-Late Pliocene, mean while Cuitzeo origin occupied the Late Miocene, period of time that seems to coincide with the development of *Hubbsina turneri*. Both bodies of water probably were

joint at Pliocene-Pleistocene, and then they separate at Pleistocene-Holocene epoch. These geological and morphostructural context, allow to explain the distribution of this goodeid and why it do not evolved in two different species. Another conclusion, is the suggestion of a division of the Lerma basin, according with the distribution of *Hubbsina turneri* incorporating Lake Zacapu and Rio Angulo as part of the Middle Lermae ichthyological subprovince. Also, It put in clear the restriction of the species because of there is no actual records of *Hubbsina turneri*, in the Rio Grande de Morelia (interior) basin and the Lake of Cuitzeo, places of its original description.

Key words: *Hubbsina turneri*, goodeid, origin, distribution, biogeographic history, geology, Zacapu, Cuitzeo, Lerma basin division.

INTRODUCCIÓN

El estudio del origen, la evolución de las especies y la manera como se han adaptado a los cambios de su entorno en el tiempo, involucran tanto factores locales como regionales. En los factores locales es básico el análisis estructural y funcional, partiendo de la identidad específica de los organismos, así como una catalogación geográfica de las localidades donde se presentan. Mientras que en los factores regionales es importante considerar las barreras de dispersión y la biogeografía histórica (Eberhardt y Thomas, 1991). En este contexto, *Hubbsina turneri* es un excelente caso de estudio puesto que representa parte de una subfamilia confinada y evidentemente originada en la Mesa Central de México (Goodeinae), con su centro de mayor abundancia en la cuenca del Lerma. Aunado a esto, por sus características biológicas en general y vulnerabilidad en particular, así como lo peculiar de su distribución, es factible estructurar un planteamiento específico de su origen. Asimismo, el hecho de ser un género monoespecífico y debido a su relación con otros géneros, permite marcar las pautas para entender la regionalización que presenta el Lerma.

Ante tal posibilidad, como primera etapa se realizó un análisis taxonómico y ecológico con individuos de las poblaciones de los lagos de Cuitzeo y de Zacapu, que corroboró que las dos coinciden con las características estipuladas para *H. turneri* (Moncayo, 1993). Esto, debido a que al registrarse a *H. turneri* en el lago de Zacapu (Medina y Campos, 1991), existió en principio incertidumbre de su identidad con base en dos elementos. Primero, porque resultaba en una distribución no conocida para la especie (figura 1), mientras que varios autores la consideraban confinada a la cuenca interior del Río Grande de Morelia (Aguirre-Jones, 1975; Chacón, 1980; Uyeno et al., 1983), que contienen a la presa de Cointzio que es su localidad típica (De Buen, 1941). Segundo, porque en el estudio para el sistema del Río Lerma que contempló la división en subprovincias ictiogeográficas (Díaz-Pardo et al., 1993), y aún en su nueva propuesta de reevaluación (Vega y Paulo-

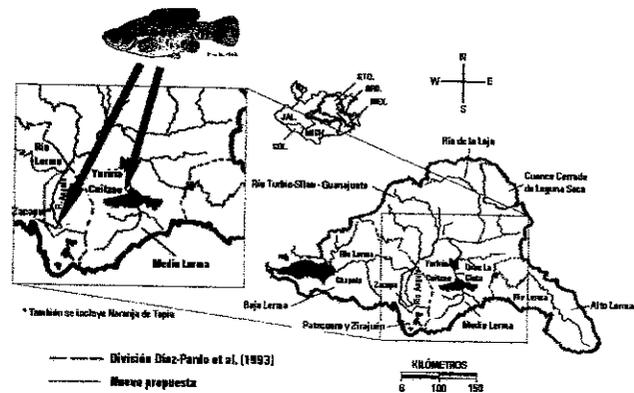


Figura 1. Distribución de *Hubbsina turneri*. Además, se indican las tres subprovincias ictiogeográficas de la provincia del Río Lerma según Díaz-Pardo et al., (1993) y la nueva propuesta de modificación de la misma resultado del presente trabajo (el dibujo del pez es de De Buen [1941]; el mapa base modificado de López-López y Díaz-Pardo [1991]).

Maya, 1995), se consideró a ambas localidades en subprovincias diferentes. Con respecto a esto último, asimismo se hizo una comparación entre estos y otros cuerpos de agua, concluyendo que se puede considerar al lago de Zacapu junto con Cuitzeo en la misma subprovincia del Medio Lerma (Moncayo, 1993).

De acuerdo con estos antecedentes, el propósito del presente trabajo es entrar en una segunda etapa para clarificar el origen de la especie y su distribución en el tiempo a partir de un punto de vista biogeográfico histórico. Para ello, se discuten diferentes aspectos taxonómicos, abordando los rasgos evolutivos que relacionan a *H. turneri* con otros goodeinos. Se establece su relación con las especies de *Girardinichthys*, para comparar e inferir algunas características de la manera como ha evolucionado *H. turneri* y de su distribución en el tiempo y espacio geológico. Todo esto, se discute a la luz de los estudios que se tienen de otros grupos de peces en la región y a las diferentes evidencias de los eventos geológicos. Puesto que se integra un análisis morfoestructural mediante el cual se podrá

observar que previo a la aparición de los aparatos volcánicos recientes (Plio-Cuaternarios), las cuencas de Zacapu y Cuitzeo tuvieron en algún tiempo geológico comunicación a través de amplios canales que obedecen a estructuras morfotectónicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El origen y distribución de *Hubbsina turneri* en el tiempo, se describe de manera correlativa e inferencial deductiva debido a la escala involucrada (Nelson, 1969; Barbour, 1973a). Su análisis en el principio de la biogeografía histórica está dividido en cuatro secciones, siguiendo en parte las propuestas de Ball (1974) y Grande (1990), basada principalmente en la relación de los taxa endémicos y la historia geológica, en el siguiente contexto:

a) A partir de una revisión bibliográfica se recopiló la información acerca de la relación dentro de los Goodeinos, para identificar cuales especies presentan un patrón de relaciones taxonómicas relativas más estrechas con *Hubbsina turneri*. De tal forma de contar con tiempos y procesos de origen y especiación mejor documentados para compararlos con los descritos para esta especie.

b) Para concretar un planteamiento del origen de *Hubbsina turneri* dentro de la subfamilia y explicar los patrones de distribución de las especies con las que más estrechamente se encuentra emparentada, definidas a partir del análisis anterior, se identificaron las relaciones taxonómicas de los grupos biológicos con los patrones de relación de las áreas geográficas ocupadas por las mismas (apoyándose con los estudios que se tienen de otros grupos de peces: aterínidos, ciprínidos, etc.). De tal suerte, que los datos distribucionales a partir de grupos monofiléticos claramente definidos y taxonómicamente bien estudiados, fueran los elementos clave que constituyeran el análisis dentro del contexto de la biogeografía histórica (Myers y Giller, 1994).

c) En lo que corresponde a la distribución actual de *Hubbsina turneri* en las áreas relacionadas con su presencia (Cuitzeo y Zacapu) y el replanteamiento de la regionalización del Lerma, se hizo una discusión de diferentes hipótesis. Se desarrolló en la última de ellas una búsqueda de los patrones que se repetían considerando la ictiofauna en diferentes cuerpos de agua, además de tomar en cuenta las hipótesis de vínculos preexistentes propuestas por diferentes autores (De Buen, 1943 y Álvarez, 1972).

Para dicha comparación de las ictiofaunas se emplearon las composiciones obtenidas de los estudios en otros cuerpos de agua y los del presente trabajo en los distintos lugares visitados, corroborando con los antecedentes

de muestreos en los mismos y los registros de los catálogos de diferentes Colecciones Ictiológicas. Se aplicó un coeficiente de similitud binaria por medio del Índice de Similitud de Simpson (Krebs, 1989) representado por la fórmula (Sánchez y López, 1988):

$$RN 2 = \frac{100 (s)}{N2}$$

donde *s* son las especies compartidas y *N2* el sitio con el menor número de especies. Esto en virtud de que la biogeografía histórica plantea como método para determinar las distribuciones presentes y las relaciones entre áreas, la similitud específica actual y las características geográficas en el pasado geológico, asociadas a los eventos geológicos (Simberloff *et al.*, 1981; Rosen, 1994).

Para la identidad taxonómica al nivel de especie de todo el material ictiológico recolectado (1990-96) (tabla 1; anexo 1) para los lagos de Cuitzeo y Zirahuén, se utilizaron las claves y/o descripciones de Hubbs y Turner (1939), Rosen y Bailey (1963), Álvarez (1970), Barbour (1973b), Barbour y Miller (1978) y Chernoff y Miller (1986), actualizándose los nombres según las revisiones de Uyeno *et al.* (1983), Smith y Miller (1987), Mayden *et al.* (1992) y Webb (1998). Además, se emplearon los registros de los ejemplares depositados en la Colección Ictiológica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) y los del catálogo de la Colección de Peces Dulceacuícolas de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN y el de la Universidad de Michigan, Ann Arbor, Museo de Zoología.

d) Se indagó por aquellos eventos geológicos los cuales, como los ictiológicos, dan el mismo patrón de relación entre las áreas. Esto con el fin de fortalecer las hipótesis planteadas, así como los análisis precedentes, puesto que los caracteres naturales por si mismos, no son elementos completos, solo parciales, del análisis biogeográfico (Craw, 1983).

En este último inciso, se realizó un análisis morfológico, donde se digitalizaron hojas topográficas 1:50 000 y emplearon los materiales editados por el INEGI de las cartas digitalizadas 1:250 000, el método consistió en elaborar cartas altimétricas y blocs diagrama, con la finalidad de analizar los rasgos morfológicos principales (fallas, bloques levantados, antiguos volcanes, valles, etc.). Con esta metodología se logró caracterizar las isohipsas formadas por los aparatos volcánicos recientes, y después a través de programas de cómputo, se retiraron las curvas relacionadas al vulcanismo reciente y así analizar cuales eran las características morfológicas antes de los aparatos volcánicos. Cuando se detectaron antiguos valles o canales se estudió

Tabla 1. Lista de especies de peces nativos que habitan diferentes cuerpos de agua en la Cuenca del Río Lerma.

¹ Zacapu ^a	² Cuitzeo ^a	³ Río La Laja ^a	⁴ Río Angulo ^a	⁵ Pátzcuaro ^b	⁶ Zirahuén ^b	⁷ Río Duero ^b
GOODEIDAE	GOODEIDAE	GOODEIDAE	GOODEIDAE	GOODEIDAE	GOODEIDAE	GOODEIDAE
<i>Skiffia lermæ</i>	<i>Skiffia bilineata</i> *	<i>Skiffia lermæ</i>	<i>Allophorus robustus</i>	<i>Skiffia lermæ</i>	<i>Skiffia lermæ</i>	<i>Skiffia multipunctata</i> *
<i>Allophorus robustus</i>	<i>Skiffia lermæ</i>	<i>Allophorus robustus</i>	<i>Goodea atripinnis</i>	<i>Allophorus robustus</i>	<i>Allophorus robustus</i>	<i>Allophorus robustus</i>
<i>Goodea atripinnis</i>	<i>Allophorus robustus</i>	<i>Goodea atripinnis</i>	<i>Xenotoca variata</i>	<i>Goodea atripinnis</i>	<i>Allotoca dugesii</i>	<i>Goodea atripinnis</i>
<i>Xenotoca variata</i>	<i>Goodea atripinnis</i>	<i>Xenotoca variata</i>	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	<i>Allotoca dugesii</i>	<i>Allotoca meeki</i> *	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	<i>Xenotoca variata</i>	ATHERINIDAE	ATHERINIDAE	<i>Allotoca diazi</i> *	ATHERINIDAE	<i>Chapalichthys encaustus</i> *
<i>Hubbsina turneri</i> *	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	<i>Chirostoma jordani</i>	<i>Chirostoma jordani</i>	ATHERINIDAE	<i>Chirostoma estor copandaro</i> *	ATHERINIDAE
<i>Allotoca dugesii jordani</i>	<i>Hubbsina turneri</i> *	<i>C. humboldtianum</i>	<i>C. arge</i>	<i>Chirostoma estor estor</i> *	<i>C. attenuatum zirahuén</i> *	<i>Chirostoma</i>
ATHERINIDAE	<i>Allotoca dugesii</i>	<i>C. arge</i>	<i>C. labarcae</i>	<i>C. grandocule</i> *		<i>C. arge</i>
<i>Chirostoma humboldtianum</i>	ATHERINIDAE	CYPRINIDAE	CYPRINIDAE	<i>C. attenuatum attenuatum</i> *		CYPRINIDAE
CYPRINIDAE	<i>Chirostoma jordani</i>	<i>Algansea tincella</i>	<i>Algansea tincella</i>	<i>C. patzcuaro</i> *		<i>Algansea tincella</i>
<i>Hybopsis calientis</i>	<i>C. compressum</i>	<i>Hybopsis sallei</i>	<i>Hybopsis alta</i>	CYPRINIDAE		<i>Hybopsis sallei</i>
POECILIIDAE	CYPRINIDAE	<i>H. calientis</i>	POECILIIDAE	<i>Algansea lacustris</i> *		<i>H. calientis</i>
<i>Poeciliopsis infans</i>	<i>Algansea tincella</i>	<i>H. alta</i>	<i>Poeciliopsis infans</i>			<i>H. alta</i>
	<i>Hybopsis sallei</i>	POECILIIDAE				POECILIIDAE
		<i>Poeciliopsis infans</i>				<i>Poeciliopsis infans</i>
	POECILIIDAE	CATOSTOMIDAE				CATOSTOMIDAE
	<i>Poeciliopsis infans</i>	<i>Scartomyzon austrinum</i>				<i>Scartomyzon austrinum</i>
						PETROMYZONTIDAE
						<i>Lampetra geminis</i>
						<i>L. espadicea</i>

^a Localidades que se encuentran en la Subprovincia del Medio Lerma (modificado de Díaz-Pardo *et al.*, 1993).

^b Localidades que se encuentran en la Subprovincia del Bajo Lerma (según Díaz-Pardo *et al.*, 1993).

* Especies pertenecientes exclusivamente a una subprovincia definiéndola.

¹Zacapu (Moncayo, 1993; presente estudio). ²Cuitzeo (Aguirre-Jones, 1975; Chacón, 1980, presente estudio). ³Río La Laja (López-López y Díaz-Pardo, 1991). ⁴Río Angulo (Medina, 1993). ⁵Pátzcuaro (Rosas, 1976a; Chacón, 1993). ⁶Zirahuén (Chacón y Múzquiz, 1991; presente estudio). ⁷Río Duero (Ledesma, 1987; Lyons *et al.*, 1995).

si geológicamente había depósitos lacustres, que corroboraran la presencia de tirantes de aguas.

ANTECEDENTES

El estudio de los goodeinos, a diferencia de las otras familias que comparten con ellos varios de los cuerpos de agua en la Región Hidrológica del Río Lerma y sistemas adjuntos, se ha dificultado en el sentido sistemático, debido a su gran radiación adaptativa en hábitats y nichos tróficos, los cuales son ocupados generalmente por otros peces (Turner y Grosse, 1980). Lo anterior, aunado a que son vivíparos con una exclusiva adaptación reproductiva (Turner, 1933; 1940; Miller y Fitzsimons, 1971; Lombardi y Wourms,

1979) han derivado en su diversificación genérica y no solamente específica como en los géneros *Chirostoma* o *Algansea*. De antemano, es hasta recientemente que en los análisis taxonómicos los criterios han sido uniformizados, llegando a aclarar el status de las especies (Webb, 1998).

De acuerdo a las especies con las que se ha relacionado *H. turneri* desde su descripción original, primeramente fue ubicada, con base en la clasificación de Hubbs y Turner (1939), dentro de la subfamilia Goodeinae junto a *Xenophorus* debido a la estructura del septo ovárico (De Buen, 1941). Sin embargo, en una reagrupación genérica, a partir del mismo criterio, Smith (1980) la propone en una posición incierta. Asimismo, *Xenophorus captivus* es de las pocas especies de goodeinos que se encuentran en la

vertiente del Atlántico en tributarios del Río Pánuco en San Luis Potosí (Álvarez, 1970). Además de lo distante de sus localidades, ambas especies difieren en varias de las características que distintos autores han empleado en la clasificación de esta subfamilia, mismas que se muestran en la tabla 2.

Otro género con el que se ha relacionado más cercanamente es *Skiffia* (tabla 2), puesto que, como explica Fitzsimons (1981), en ambos los poros y canales sensoriales de la cabeza están ausentes. Sin embargo, el mismo autor aclara que "se necesita más información para evaluar la posibilidad que en la evolución de los [goodeinos] el desarrollo de la condición del grupo sin poros y canales ha ocurrido independientemente en dos o más líneas filética". A este respecto, Webb (1998), encuentra en el patrón de los poros y canales del lacrimal diferencias entre ambos géneros. La causa se deriva de que el hueso lacrimal es muy estrecho para *H. turneri*, mientras que las especies de *Skiffia* lo tienen solamente estrecho anteroposteriormente. Por otra parte, las especies de *Skiffia* tienen una amplia distribución en el Lerma y sistemas adjuntos y han sido simpátricas con *H. turneri* en los dos cuerpos de agua (*S. lerma* y *S. bilineata* en Cuitzeo¹ y *Skiffia lerma* en Zacapu). Un aspecto más que indirectamente indica la posibilidad de una mayor relación es la movilidad electroforética de las proteínas, pues comparten los mismos valores en 13² de ellas, lo que representa la mayor afinidad de *H. turneri* con otras especies, semejante a la relación con las del género *Girardinichthys* (Grudzien *et al.*, 1992). Esta última información se retoma de la matriz propuesta por los autores, la cual es resultado de una matriz inicial, en donde se eliminan los caracteres de estado que no brindan información filogenética. Aquí se maneja el principio de que conforme ocurre un mayor número de sustituciones de los aminoácidos, se incrementa la diferenciación de los grupos, puesto que se amplía el tiempo evolutivo (Nei, 1987).

En cuanto a las diferencias, en las especies del género *Skiffia* la forma del septo ovárico y la posición del tejido ovígero son distintos a los de *H. turneri*. Lo mismo ocurre con la trofotenia de los embriones, que en *Skiffia* se caracteriza por una estructura diferente y tres procesos, mientras que en *H. turneri* cuenta sólo con dos (Hubbs y Turner, 1939; De Buen, 1941; Kingston, 1978). Además, en el criterio de clasificación de Smith (1980) el género *Skiffia* se integra en el grupo *Goodea* mientras que *Hubbsina* pertenece al grupo *Characodon* (con maxilar protractil y sin maxilar protractil, de manera respectiva). Finalmente, otro aspecto son los cariotipos, en donde el número para las especies de *Skiffia* va de 26 a 48 cromosomas y si bien el último valor es igual al que tiene *H. turneri*, éstos difieren en su morfología (Uyeno *et al.*, 1983).

Por lo que respecta a otros caracteres (tabla 2), el número de vértebras es similar en varios géneros de la subfamilia y en el caso de *Hubbsina* su valor queda intermedio de acuerdo al intervalo conocido en el total de las especies de goodeinos (29 a 42) (Miller y Uyeno, 1980). Lo mismo ocurre con las escamas de la línea lateral (31-44), lo que pudiera responder a las tallas semejantes de los integrantes de la subfamilia, incluso en los géneros que alcanzan tamaños grandes como *Goodea* y *Allophorus* es similar el patrón. La variación del número en este intervalo principalmente depende de lo esbelto del organismo (las únicas excepciones son *Ataenobius toweri*, *Allodontichthys polylepis* y el género *Ilyodon*, que presentan valores mayores) (Rauchenberger, 1988). En lo referente a las branquiespinas, su número muestra grandes diferencias entre los goodeinos, sin embargo, su clasificación con este caracter cae en dos estados discretos: primero, con 9 a 19 branquiespinas y, segundo, con 20 a 54 branquiespinas en el primer arco branquial (Webb, 1998). Fitzsimons (1972) señala que el espectro trófico en la familia es muy amplio y las branquiespinas responden a una adaptación particular en la alimentación y de ahí su gran variación (tabla 2).

De Buen (1941) y Miller y Fitzsimons (1971) identifican como caracter común entre *Girardinichthys* y *Hubbsina* la notable extensión de la aleta dorsal, mismo que las aparta de la mayoría de las especies. Por su parte, Mendoza (1956) señala la afinidad en la forma y estructura de la trofotenia, aunque difieren en longitud. Otro aspecto que relaciona ambos taxa es el propuesto por Smith (1980) basado en la presencia o ausencia de premaxilar protractil, resultando que los dos géneros se agrupan en el linaje *Characodon*, es decir, no protractil. Con respecto a la clasificación de Fitzsimons (1981) a *Hubbsina* y *Girardinichthys* se les ubica dentro del grupo III, en donde es característica la falta de canales y poros sensoriales en la cabeza, los cuales son sustituidos por neuromastos. En cuanto a los cariotipos, Uyeno *et al.* (1983) encuentran que ambos géneros aparentemente presentan el mismo número y forma (tabla 2). Un aspecto adicional que relaciona a estos dos géneros, es el propuesto con el examen electroforético para el análisis sistemático de los goodeinos basados en los datos de las aloenzimas, donde a partir de un análisis de agrupamientos resultan alineados próximamente compartiendo 13 proteínas con el mismo valor de movilidad electroforética (Grudzien *et al.*, 1992: figura 3). Los mismos autores remarcan la importancia de este tipo de estudios porque sus resultados se encuentran relativamente libres de los efectos de una selección natural fuerte. Como parte de una propuesta integradora empleando el DNA mitocondrial y diferentes caracteres morfológicos, donde se incluyen los previamente descritos, Webb (1998) en el análisis filogenético de los

Tabla 2. Comparación de las características entre varios géneros de goodeinos.

Características	<i>Hubbsina</i> ¹	<i>Girardinichthys</i> ²	Géneros <i>Skiffia</i> ³	<i>Xenophorus</i> ⁴	<i>Characodon</i> ⁵	<i>Goodea</i> ⁶
Distribución ⁷	Río Lerma	Río Lerma Valle de México	Río Lerma; Río Ameca (Pacífico)	Río Pánuco, S. L. P.	Río Mezquital, Durango	Río Lerma Río Pánuco
Tipo de Ovario ⁸	1	2	2	1	intermedio	1
Forma del Septo Ovárico ⁹	incompleto, ambos extremos	completo	completo	incompleto, ambos extremos	completo	completo
Ubicación ¹⁰	dorso-lateral	dorso-lateral	dorso-lateral	centro-extremos	centro-extremos	centro-extremos
Forma de la Trofotenia ¹¹	lateral simple	cuatro procesos	tres procesos	listón irregular	lateral simple	roseta roseta ¹²
Exposición de Branquiespinas ¹³	si	no	no	no	si	si
Premaxilar protráctil o no ¹⁴	Characodon	Characodon	Goodea	Goodea	Characodon	Goodea
Aleta Dorsal	31-36	18-31	11-18	12-14	11-13	12-15
Aleta Anal	11-15	18-36	14-15	13-15	13-16	14-15
Esc. Línea Lateral	33-37	35-45	30-40	34-39	31-33	34-44
Branquiespinas ¹⁵	10-13	15-18	24-34	19-29	13-17	34-54
Vértebra ¹⁶	33-34	33	30-35	-	32-35	-
Poros y Canales Sensoriales ¹⁷	grupo III	grupo III	grupo III	grupo II	grupo II	grupo II
Número de Cromosomas	48	48	26-48	48	24	48
Forma de los Cromosomas ¹⁸	Stt	stt	M, m, sm y stt	sm, st y stt	M	sm y stt
Electroforesis (Proteínas) ¹⁹	todos (28)	13	13	12	8	10

¹ Información recabada de De Buen (1941), Mendoza (1956), Moncayo (1993) y estudio actual.² Información recabada de Hubbs y Turner (1939) y Díaz-Pardo y Ortiz-Jiménez (1986).³ Información recabada de Hubbs y Turner (1939) y Kingston (1978).⁴ Información recabada de Hubbs y Turner (1939).⁵ Información recabada de Hubbs y Turner (1939), Smith y Miller (1986) y Webb (1998).⁶ Información recabada de Hubbs y Turner (1939), Barragán y Magallón (1994) y Webb (1998).⁷ Según el criterio de Álvarez (1970).⁸ Según lo describen Hubbs y Turner (1939:12).⁹ Hubbs y Turner (1939) proponen el criterio, aunque Webb (1998) no considera que exista una sustancial variación jerárquica.¹⁰ Esta es la ubicación del tejido ovigero, la palabra «centro» representa al septo ovárico y «extremos» a la parte dorsal y ventral de las paredes del ovario.¹¹ Según lo describe Webb (1998).¹² Hubbs y Turner (1939:14) describen características particulares para este tipo, tanto en forma como en estructura de ahí que se repita el nombre.¹³ Exposición de las branquias durante el desarrollo de los embriones dentro del ovario.¹⁴ De acuerdo al criterio empleado en la clasificación: con premaxilar protráctil y sin premaxilar protráctil por Smith (1980). El grupo Goodea incluye las especies con premaxilar protráctil y el grupo Characodon aquellas sin premaxilar protráctil.¹⁵ Consultar el texto para una mayor discusión de este carácter.¹⁶ Los recuadros que presentan un guión indican que no se cuenta con información.¹⁷ De acuerdo al criterio empleado en la clasificación de poros y canales sensoriales cefálicos por Fitzsimons (1981). Grupo I = el canal supraorbital es continuo entre el segundo y tercer poro; grupo II = el canal supraorbital se encuentra interrumpido entre el segundo y tercer poro; grupo III = canales y poros ausentes.¹⁸ M = metacéntricos; sm = submetacéntricos; st = subtelocéntricos; stt = subtelocéntricos-telocéntricos y m = metacéntrico pequeño (Uyeno et al., 1983:500).¹⁹ Número de proteínas que tienen el mismo valor de movilidad electroforética con respecto a *Hubbsina turneri* (Grudzien et al., 1992:804-805). Estos números se toman de una matriz reducida en el trabajo donde se eliminaron los caracteres estado que no brindaban información filogenética. Los mismos autores hacen pruebas para estimar la frecuencia de homocigotos raros, resultándoles en un 0.97%, lo cual, junto con los promedios observados, sugirió que había una pequeña posibilidad de inferir relaciones falsas. La movilidad de las aloenzimas más frecuentes de *Goodea atripinnis* (28) fue el registro al 100%, considerándose así como el estándar interno.

goodeidos sitúa a ambos géneros en el grupo Girardinichthyini (grupo D). Su relación monofilética está principalmente diagnosticada por: 1) en términos morfológicos a partir de la cintura pélvica, aleta dorsal y canales acusticolaterales de la cabeza, 2) por dos caracteres de aloenzimas y 3) con base en cinco sustituciones de secuencias de nucleótidos. Para fines de discusión, cabe señalar que Webb (1998), incluye en este mismo grupo a *Tapatia*.

El análisis comparativo antes señalado coincide con las conclusiones de Uyeno *et al.* (1983) en cuanto a que ambos géneros comparten un ancestro común reciente. Esto de acuerdo a lo que explican Barbour y Miller (1978) al referir que "dos especies o grupos de especies que comparten estados de caracteres derivados, se asume que se han desarrollado a partir de un ancestro común inmediato, considerándoseles más cercanamente relacionadas que los taxa en que faltan dichos caracteres". Asimismo, es conveniente hacer una consideración en cuanto a la distribución de las mismas, puesto que si bien se ubican en el sistema Río Lerma - *Girardinichthys viviparus* en el Valle de México - no son simpátricas, sin embargo ocupan un área contigua (figura 2).

NOTA: ¹Aunque su último reporte para la subcuenca es en 1980 (Colección de Peces UMSNH CPU390). En recientes colectas no se han obtenido registros, por lo que se teme que halla desaparecido (Díaz-Pardo *et al.*, 1993).

² La movilidad de las aloenzimas más frecuentes de *Goodea atripinnis* (28) fue el registro al 100%, considerándose así como el estándar interno (Grudzien *et al.*, 1992). Esto entra dentro del intervalo de los estudios filogenéticos (20 a 40) (Nei, 1987).

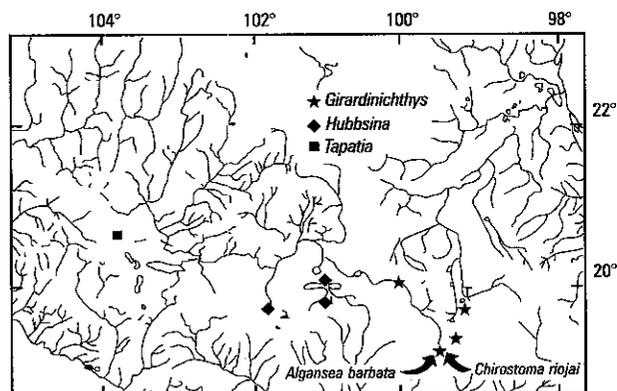


Figura 2. Distribución de las especies de *Girardinichthys*, *Hubbsina* y *Tapatia*, mostrándose además la presencia del ciprínido *Algansea barbata* y el aternídeo *Chirostoma riojai* en el Alto Lerma, evidenciando su aislamiento (mapa base modificado de Barbour [1963b]).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La relación *Hubbsina* - *Girardinichthys* y su origen.

La descripción del origen de *H. turneri* se puede estructurar con base en las dos etapas de evolución definidas para las distribuciones de los taxa (Crisci y Morrone, 1992): la primera, cuando los factores climáticos y geográficos son favorables, los organismos se hallan en estado de "movilidad", expandiendo su área de distribución geográfica en forma activa. Y la segunda, cuando han ocupado todo el espacio geográfico o ecológico disponible, su distribución se estabiliza, permitiendo el aislamiento espacial de las poblaciones en distintos sectores del área, mediante barreras y la consecuente diferenciación en nuevos taxa.

Si se conforma una secuencia de los eventos en el pasado, el ancestro común de *Hubbsina* y *Girardinichthys* pudo expandirse y distribuirse tanto en el Alto como en el Medio Lerma (primera etapa). Cabe mencionar que en el contexto del análisis de los cambios climáticos globales a partir del ODP (Ocean Drilling Program) es justo en este período, Mioceno Medio-Superior (entre 10 y 7 M. a.), que se tienen a escala global ciclos de óptimo termal y de incremento del nivel marino (Barron y Keller, 1982; Haq *et al.* 1987), que a escala continental se manifiestan como episodios de mayor humedad permitiendo el desarrollo de drenes fluviales así como la continuidad y permanencia de zonas inundadas Vanlandingham 1967. Los mayores aportes de sílice disponible y la humedad imperante provee las condiciones ideales para el desarrollo y sucesiva acumulación de depósitos de diatomitas con una máxima diversificación de géneros (Khursevich, 1994). Estos depósitos están representados en varias regiones del globo, en Norte América (Bradbury 1987; Krebs, 1990; Israde-Alcántara, 1997; Israde-Alcántara y Garduño-Monroy, 1999; Israde-Alcántara y Garduño-Monroy, en prensa), Europa y Asia (Khursevich, 1994; Temniskova *et al.*, 1990; Serieyssl y Gasse, 1991), África (Fourtanier y Gasse, 1988; Servant *et al.*, 1988; Zalat, 1996), Sudamérica (Fourtanier *et al.*, 1993). En relación a la dimensión en tiempo y espacio del origen de *Hubbsina*, se considera que las rocas donde se establece el lago Cuitzeo tiene una edad de 8 ± 2 M.a. (CFE, 1985). Esta edad es consistente con la presencia de *Thalassiosira cuitzeonensis* (Serieyssl *et al.* 1980) que es una diatomea cuyas características morfológicas y su distribución en el tiempo han sido asignadas al Mioceno Superior, dado lo arcaico de su estructura y su semejanza con formas ancestrales del centro de Europa y Norte de África (Gasse, 1991) y China. Checar con Bradbury y la cita de la *Thalassiosira* de China.

En la zona del centro de México los estudios de las asociaciones de diatomeas tardo-miocénicas en estos lagos indica cuerpos de agua someros relativamente permanentes con abundante vegetación acuática.

Tabla 3. Descripción de los eventos biológicos, geológicos y la edad que determinaron el origen y evolución de *Hubbsina turneri* y especies afines.

Evento Biológico	Evento Geológico	Edad
Formación de <i>Hubbsina</i> y <i>Girardinichthys</i> a partir de un ancestro común.	Fallamiento NW-SE que separa al Alto Lerma del Medio Lerma y fallamiento lateral NE-SW.	10 - 8 M. a. Mioceno Superior
Formación de las especies del género <i>Girardinichthys</i> : <i>G. multiradiatus</i> y <i>G. viviparus</i> .	Fallamiento NW-SE que separa el Valle de México con el Alto Lerma y fallamiento lateral NE-SW. Inicio de la formación del lago de Cuitzeo.	8 - 7 M. a. Mioceno Superior
Ampliación de la distribución de <i>Hubbsina</i> hacia de Zacapu.	Fase de fallamiento normal NE-SW con apertura del canal Chucándiro-el lago Huaniqueo. Gran desarrollo de cuerpos de agua. Inicio de formación del lago de Zacapu.	7 M. a. Mioceno Superior
Distribución de <i>Hubbsina</i> en el lago de Cuitzeo y el Lago Zacapu. Gran abundancia de diatomitas en toda esta área.	Intensificación y basculamiento del fallamiento normal NE-SW. Apertura del canal Chucándiro-Huaniqueo con gran desarrollo de cuerpos de agua (gran subsidencia).	< 6 Ma. Plioceno
Aislamiento de las poblaciones de <i>Hubbsina</i> en los lagos de Cuitzeo y de Zacapu.	Vulcanismo Monogenético del Corredor Tarasco y Fallamiento NE-SW y E-W. Reconexión del Alto Lerma con el Valle de México.	< 1 Ma. Cuaternario

Posteriormente en el Mioceno Superior-Plioceno inferior (ca. 7 a ca. 3.5 M.a, segunda etapa), a causa del aislamiento de las dos regiones del Alto y Medio Lerma debido al vulcanismo y a la actividad tectónica (fallamiento Taxco-Querétaro), tuvo lugar la diferenciación de las especies de ambos géneros (tabla, 3). Particularmente entre ca. 6 y 4 M.a se observan extensos sistemas lacustres aislados en el corredor del paralelo 19° (regiones de Chapala hacia Atlacomulco). Esto es coincidente con lo que se considera la época de la diversificación de una mitad de los goodeinos (Webb, 1998). La flora de diatomeas contenida en estos sedimentos sugiere la existencia de cuerpos de aguas tendiente a profundos en donde se desarrollan especies "centrales" (Israde-Alcántara y Garduño Monroy 1999). En términos geológicos, este período se caracteriza por el fallamiento normal E-W del Cinturón Volcánico Mexicano (CVM), obviamente acompañado por episodios volcánicos explosivos y efusivos que se intercalan con las sucesiones lacustres del Mioceno Superior dando forma a los relieves que distinguen al CVM (Pasquare et al., 1991; Garduño-Monroy y Negrín, 1992). Seguramente por el cambio de la geometría de la subducción del pacífico se abandonan los sistemas de fallamiento NW-SE para dar paso a los sistemas E-W que configuran la actual arquitectura del CVM, con relieves volcánicos y depresiones lacustres características.

Para períodos posteriores, ca. 3 M.a, Plioceno medio superior se intensifica el aislamiento citado en cuanto a *Hubbsina* y *Girardinichthys*, asociado posiblemente al inicio de los ciclos glaciares-interglaciares y sucesiva disminución del nivel marino (Leroy et al., 1999) lo cual incide en el continente

como una fase de menor humedad, causando la fragmentación lacustre (Israde-Alcántara y Garduño-Monroy, 1999) y el endemismo de algunas especies (Israde-Alcántara y Garduño-Monroy, 1999). Particularmente la presencia del aterínido *Chirostoma riojai* y el ciprínido *Algansea barbata*, como peces endémicos del Alto Lerma, sugieren dicha separación de la cabecera lo que permitió el desarrollo de su identidad (Barbour y Miller, 1978) (figura 2). Es en esta época, cuando en el Centro de México se instalan secuencias fluviales y planicies aluviales y se expanden las praderas dentro del contexto de una gran actividad tectónica. Todo lo anterior es confirmado por los estudios de cambios en la distribución del plancton y el incremento en los valores del isótopo de oxígeno O18 a nivel marino, lo que indica climas fríos y secos, así como un aumento del hielo en la Antártica y por lo tanto se infiere un descenso del nivel del mar de hasta 50 metros (Skeletton y Kennet, 1975; Berggren y Haq, 1976; Sclater, 1985).

Por otro lado, y considerando toda el área de distribución de los goodeinos, hacia la región del Bajo Lerma (localidad de Santa Rosa, Jalisco¹), se tiene el registro de *Tapatia occidentalis* Álvarez y Arriola, 1972, un fósil del Mioceno y el más antiguo de la subfamilia (Grudzien et al., 1992). Esta especie se ubica como miembro del grupo *Girardinichthyini* siendo un taxón emparentado con *Girardinichthys* y *Hubbsina*, ya que presenta caracteres derivados que las relacionan, tal es el caso de la recurvatura de los radios andropodiales (Miller y Smith, 1986). Así, podríamos suponer un patrón de vicariancia con *Girardinichthys* como el descendiente del organismo ancestral al oriente

de este sistema (región Alto Lerma), *Hubbsina* conforma el descendiente del organismo ancestral en la parte central (región Medio Lerma) y *Tapatía* correspondería al descendiente del organismo ancestral en la parte occidental (región Bajo Lerma).

Particularmente, el género *Girardinichthys* cuenta con dos especies: *G. multiradiatus* y *G. viviparus*. *G. multiradiatus* ocupa la cabecera del Río Lerma y otras zonas en el Alto Lerma, y es considerado como taxón basal de uno de los grupos que forman a la familia. Esto junto con el carácter del número de radios de las aletas dorsal y anal, sugiere que es ancestro de *G. viviparus* (Grudzien *et al.*, 1992).

Por lo que respecta a *G. viviparus*, ésta ocurre sola, sin ningún otra especie de la familia, en el Valle de México (Álvarez y Navarro, 1957) y su presencia en dicho lugar, se relaciona con lo que Barbour (1973a) comenta para la localización de *Chirostoma jordani* y *C. humboldtianum* en el mismo sitio. En primera instancia, esto es reflejo de que la zona del Valle de México formó parte del Alto Lerma en el Mioceno Medio, separándose sucesivamente en el Mioceno Superior (Mosser, 1996), dando origen a *G. viviparus* (tabla, 3). Por su parte, la falta de diferenciación morfológica entre las poblaciones de *Chirostoma* en los mismos sitios, está más en función de la estructura comunitaria (con base en la menor divergencia de este grupo con respecto a los goodeinos). Aunado a esto, por una reconexión sucesiva del Valle de México y el Lerma, a través del fallamiento NE – SW y E – W el cual corta la sierra de Las Cruces a finales del Pleistoceno, dando lugar al nuevo contacto entre especies e intercambio genético (Barbour, 1973a). Lo anterior se apoya con la presencia de registros fósiles de peces en el Valle de México, desde finales del Pleistoceno y principios del Holoceno, de cuyo estudio se concluye que en estas épocas ya estaban bien establecidas las especies actualmente distribuidas (Álvarez y Moncayo, 1976).

Estos antecedentes conforman un patrón de referencia brindado por la conformación de las dos especies de *Girardinichthys* (tabla, 3) con respecto a la identidad taxonómica de las poblaciones de *H. turneri* en el lago de Cuitzeo y el de Zacapu.

NOTA: La localidad de Santa Rosa, Jalisco, se encuentra más involucrada con la tectónica de fragmentación de la Baja California de dirección NW - SE y representaría otra cuenca aislada del Mioceno - Plioceno.

***Hubbsina turneri* y su distribución actual.**

La distribución actual de *H. turneri*, plantea de inmediato la interrogante: ¿cómo es que se presenta la especie en el lago de Zacapu cuando se le consideraba confinada en la cuenca interior del Río Grande de Morelia?

Con el afán de acotar todas las posibilidades, se identifican tres hipótesis que pueden contribuir a la resolución de esta pregunta: la primera, se sustenta en la existencia de una migración reciente, una segunda establece una introducción accidental o deliberada y finalmente la tercera considera que es el resultado de la unión y posterior separación de los dos cuerpos de agua en un período geológico.

En cuanto a la primera, la migración pudo iniciarse en el siglo XVI cuando se abrió el Dren La Cinta (Corona, 1946), que comunica el lago de Cuitzeo con el embalse de Yuriria y subsecuentemente con el Río Lerma, ruta que siguió *H. turneri* hasta entrar por el Río Angulo hacia el lago de Zacapu, que en ese tiempo abarcaba una mayor superficie debido a la existencia de su ciénaga circundante (Guzmán, 1985) (figura 3).

En este sentido, cabe señalar que hay pruebas de invasión y distribución recientes de especies de peces ante la apertura del Dren La Cinta -principalmente aquellos con más amplia distribución en el Lerma-, tal es el caso de *Algansea tinella* que manifiesta un patrón clinal de variación y que encuentra en Yuriria una localidad de nivel base con individuos de varios intervalos de talla (Barbour y Miller, 1978); o el bagre *Ictalurus dugesi* que llegó a tener una pesquería importante en el mismo embalse (Soto-Galera *et al.*, 1991).

Sin embargo se presenta poco probable esta posibilidad, debido a la gran vulnerabilidad documentada para *H. turneri* (Soto-Galera *et al.*, 1998), con base en su ausencia en algunos sitios e inminente restricción. A su sensibilidad, puesto que está relacionada con zonas más bien lacustres o de ríos y canales con flujos suaves como lo demuestran los registros de captura. Asimismo su susceptibilidad, resaltada por las

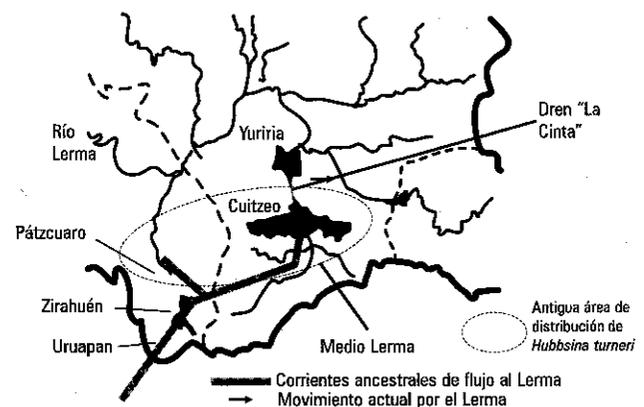


Figura 3. Diagrama donde se presenta el probable flujo ancestral hacia el Lerma, por donde están los lagos en esta región, según De Buen (1940) y Álvarez (1972). También, se marca la posible ruta de dispersión de *Hubbsina turneri* a través del Lerma, en tiempo reciente, ante la apertura del dren "La Cinta". Adicionalmente, se delimita el área probable de distribución antigua.

características morfológicas y anatómicas como su amplia aleta dorsal y la exposición de los neuromastos, y conductuales al tener hábitos nocturnos, lo que la pone en desventaja en cuanto a la competencia y desplazamiento por otras especies. Todo esto en contraste con el hecho de que entre el lago de Cuitzeo y Zacapu se tienen condiciones pendiente arriba (1840 msnm y 2000 msnm respectivamente), y aunque esta no es muy pronunciada—o incluso fuera en sentido contrario—habría procesos de competencia y depredación constantes con otros organismos. Interacción con especies ya establecidas en los diferentes hábitats del recorrido, así como fluctuaciones del nivel del agua, en lo que sería un largo trayecto (250 km aproximadamente). Al mismo tiempo implicaría una migración masiva de la población o bien que dicha migración se realizara en varias etapas llegando a colonizar un sitio donde existía una condición del hábitat adecuada para su establecimiento.

Por lo que se refiere a la segunda hipótesis, muchos de los eventos de transfaunación (introducción de las especies nativas de sus cuerpos de agua de origen a otros de la misma región) se han llevado a cabo principalmente con aterínidos y ciprínidos (Rosas, 1976a). Aún en la expectativa de un traslado accidental, las especies que se han introducido no se encuentran en las localidades definidas para *H. turneri*. Incluso en el supuesto de que la especie *Chirostoma humboldtianum* en el lago de Zacapu fuera transfaunada (Díaz-Pardo, 1998¹ com. pers.), lo cual no cuenta con algún elemento que lo avale, el único sitio donde cohabita con el goodeido es el mismo lago.

Esto reduce la posibilidad de su introducción al ser transportada junto con especies exóticas como la carpa (*Cyprinus carpio*), a partir de la Subcuenca del Río Grande de Morelia y/o el lago de Cuitzeo hacia Zacapu. Sin embargo, el primer registro de la siembra de este ciprínido en Zacapu es de 1986 (Ruiz, 1995² com. pers.), mientras que un año antes el Centro Piscícola Morelos localizado a cinco kilómetros de Zacapu, tenía una producción de crías de carpa de alrededor de 3 millones 435 mil (Tamayo, 1987). Para considerar que *H. turneri* fuera introducida intencionalmente, hay que tomar en cuenta la ictiofauna del lago de Zacapu y su relación con otros cuerpos de agua (tabla 1 y 3), así como la presencia de esta especie en la laguna contigua de Naranja de Tapia (figura 1), por lo que esto no se cree probable.

La tercera hipótesis se fundamenta en que la comparación del desarrollo de hábitat dulceacuicolas y la distribución de los peces en los sistemas que drenan al Lerma, revelan que las zonas de mayor riqueza específica ictiofaunística corresponden más cercanamente a sus características paleogeográficas (Mioceno - Plioceno), que a los patrones hidrográficos modernos (Miller y Smith, 1986). Como Álvarez (1972) expuso, "la existencia de cuencas aisladas, pero pobladas por peces que indudablemente pertenecen a la fauna

Lermense, hace pensar en que la cuenca del Lerma tuvo fisonomía o estructura geográfica diferente a la actual". La provincia geológica del Lerma es una región con depósitos aluviales y vulcanosedimentarios que presenta importantes espesores, producto de la inestabilidad tectónica típica en los arcos volcánicos continentales donde se alternan procesos volcánicos y fallamiento activo (movimientos verticales). Esto permite asumir que estuvo cubierta por una serie de grandes lagos cuyos drenajes fluviales que los alimentaban fueron desviados de sus cursos por efecto del vulcanismo activo y tectonismo (Barbour, 1973a; Miller y Smith, 1986).

Aunado a lo anterior, partiendo de criterios ictiofaunísticos, De Buen (1943) expone que el lago de Cuitzeo formó parte de un tributario del Lerma que fluía de Zirahuén a Pátzcuaro y hacia el noreste unido al Río Grande de Morelia hasta Cuitzeo. Por su parte, Álvarez (1972) expone la posible existencia de una corriente a partir de las cercanías de Uruapan hacia Zacapu, pasando por Zirahuén y Pátzcuaro (figura 3), la cual se truncó por procesos tectónicos iniciados hace 1 M. a. y cuyo cierre ocurrió hace 700 mil años aproximadamente. Ya sea que se trate de una u otra posibilidad—o que incluso las dos corrientes hubieran existido simultáneamente bifurcándose hacia uno y otro lados—hay dos consideraciones que hacen ambos autores. Primero, que existió vínculo entre diferentes cuerpos de agua, y segundo, para Cuitzeo su separación de la corriente principal parece más reciente a la de los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén, puesto que su ictiofauna asemeja más a la del Río Lerma y tributarios (en cuanto al lago de Zacapu, éste sigue unido al mismo río por medio del Río Angulo). Esto se apoya en la presencia de *Chirostoma jordani* y *Algansea tincella* en Cuitzeo y de *Hybopsis calientis* en Zacapu, que también se encuentran en el Río de La Laja, tributario actual en la subprovincia del Medio Lerma (López-López y Díaz-Pardo, 1991; Díaz-Pardo et al., 1993) (tabla 1).

Partiendo de lo precedente y como otro elemento base para entender la identidad y distribución de *H. turneri* en el contexto de la última hipótesis, es importante comentar acerca del origen del lago de Zacapu donde está involucrado el lago de Cuitzeo, analizando las afinidades entre los dos.

NOTA: ¹ Dr. Edmundo Díaz Pardo Responsable del Laboratorio de Ictiología y Limnología de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional.

² Biólogo Tarcisio S. Ruiz A. Jefe del Centro Piscícola Morelos 1993-95, SEMARNAP.

Similitudes entre las provincias morfoestructurales de la cuenca de Zacapu y la de Cuitzeo.

Con base en lo expuesto para el origen de *Hubbsina*, se pudiera sugerir que la vasta cuenca lacustre donde se

forma la especie, en el Mioceno Superior, abarcaba desde Cuitzeo hasta Zacapu y de ahí su distribución actual. La cuenca de Zacapu está compuesta por depósitos fluviolacustres y vulcanosedimentarios, estos bordeados por vulcanitas, a partir del Mioceno Medio-Superior (Garduño-Monroy y Ngerín, 1992, Demant 1992). Las vulcanitas que conforman el substrato de la cuenca de Zacapu pertenece al Mioceno Superior-Plioceno, y son coronadas por los aparatos monogenéticos del Pliocuaternario (Pasquare *et al.*, 1990). En los sectores meridional y septentrional de Zacapu las fallas más antiguas son las NE-SW, del Mioceno Superior-Plioceno, ellas cortadas por estructuras E - W que desarrollan la actual depresión lacustre.

Sin embargo, es factible su derivación a partir de Cuitzeo que por levantamiento y basculamiento (tilting) provocado por las fallas NE-SW (tanto de rocas volcánicas como de lacustres de edad Mioceno Superior [Israde-Alcántara y Garduño-Monroy, 1999]) e incremento en su volumen de agua, se derramara al sudoeste dando origen a Zacapu (tabla, 3). Esta posibilidad se basa en la ubicación en el espacio geográfico actual de Cuitzeo y Zacapu (19 53' y 19 51') junto con la tendencia noreste de la Ciénaga de Zacapu y por las isohipsas de nivel de los 2000 msnm presentes en los dos sitios. Asimismo, la dirección del curso del agua queda atestiguada por el acomodo de las tendencias estructurales de las líneas de fallas comentadas anteriormente (figura 4), las cuales están delimitando dos corredores. El primero es el del Valle de Chucándiro-Huaniqueo donde se observa una pequeña cadena de pequeños espejos de agua orientados NE-SW (figura 5),

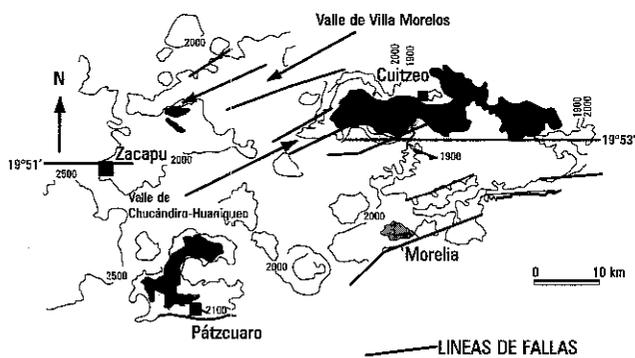


Figura 4. Mapa de las isohipsas principales de las cuencas de Cuitzeo y Zacapu.



Figura 5. Carta morfológica de la conexión entre las cuencas de Cuitzeo y Zacapu. Modificado de Greggio (1995).

ellos ocupan las depresiones formadas por las fallas y el segundo valle de la misma naturaleza, y además paralelo al anterior es el Valle de Villa Morelos (figura 5), el cual debido al fallamiento y levantamiento de bloques llega a tener altura que van de 2000 a 2250 msnm. Al oeste de ambos valles y comunicados con ellos se tiene la depresión lacustre de Zacapu, la cual corresponde a un graben donde los máximos desniveles son de 150 m, provocado también por fallas NE-SW que afectan a aparatos volcánicos Mio-Pliocénicos.

Adicionalmente, si observamos un perfil trazado entre las depresiones de Zacapu y Cuitzeo pasando por el Valle de Chucándiro-Huaniqueo, se tiene que si se removieran los aparatos volcánicos Plio-Cuaternarios del Cerro La Batea, Loma el Pitahayo y Loma La Huaracha, que alcanzan alturas de hasta 2000 m, quedarían intercomunicadas (figura 6a), a pesar de que se puede ver que el desnivel de ambas depresiones es de 144 m. Es obvio que este desnivel actual nos haga pensar que no existió ninguna relación entre ambas depresiones, sin embargo si consideramos que el fallamiento provocó en el sector de Cuitzeo, desniveles de más de 200 m a causa de un continuo hundimiento de su cuenca (subsidiencias) persistente aún en la actualidad (figura 6b), mientras que en Zacapu son inferiores (150 m máximo, por detenerse tiempo atrás) podemos inferir que la actividad de los movimientos verticales fue mayor hacia el oriente, factor que es corroborado por los antiguos sedimentos lacustres que se encuentran levantados a más de 40 m de elevación. Cabe mencionar que durante una perforación a núcleo continuo de 40 m en el actual lago de Cuitzeo en diciembre de 1995, no se llegó a encontrar la cima de los sedimentos lacustres antiguos (ahora levantados). Por lo tanto, si se revirtiera restando este proceso se llegaría a tener el nivel de sedimentación de ambas depresiones a la misma cota topográfica (aproximadamente a 1950 msnm).

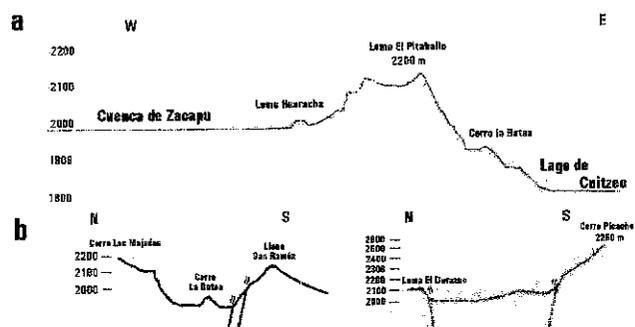


Figura 6. Perfiles topográficos de los bloques característicos de Cuitzeo y Zacapu. a) Perfil entre las depresiones de Zacapu y Cuitzeo; b) perfiles mostrando las subcuencas persistentes en la actualidad.

***Hubbsina turneri* su desarrollo e identidad.**

A partir de las evidencias que anteceden, la última hipótesis es más restrictiva que las dos primeras (*sensu* Ball, 1976), por lo tanto tiene mayor contenido informativo y su poder de explicación se incrementa, porque incorpora más hechos y carece de las inconsistencias de las otras. Por lo cual, se puede proponer que *Hubbsina turneri* se origina hacia el Medio Lerma por Cuitzeo y, además, mantuvo su identidad en el tiempo y durante su ampliación de distribución a Zacapu, distribuyéndose antiguamente (en el Mioceno Superior) en forma continua en el área donde ahora está Cuitzeo hasta Zacapu (figura 3) (tabla, 3), en lo que pudo ser uno de los protolagos de amplia zona inundada.

No obstante, queda aún una interrogante por resolver: si en forma repetida se ha mencionado que los goodeidos tienen una importante radiación adaptativa ¿por qué no se diferenció en dos especies *Hubbsina* como fue el caso de *Girardinichthys*?

Para ello si retomamos el desarrollo y evolución de *H. turneri*, se considera que es por los procesos tectónicos y volcánicos recientes (Plio-Cuaternarios), que la población original quedó dividida en los dos lugares. Además, se pudiera considerar que ocurriera un aislamiento gradual de los dos cuerpos de agua entre los cuales permanecieron algunas conexiones menores, puesto que hay documentadas algunas transgresiones lacustres en el Pleistoceno (fechadas entre 28,800 a 24,700 a. P.) (Arnauld *et al.*, 1994). Esto permitió que las especies más pequeñas como *H. turneri*, *Chirostoma jordani* y *Algansea tincella* (las dos últimas presentes en diferentes cuerpos de agua en la ciénaga de Zacapu) no se separaran totalmente, mientras que las de mayor talla como el *Chirostoma compressum* si lo hiciera. Lo anterior se relaciona con las características

de los aparatos volcánicos en el corredor de Chucándiro-Huaniqueo (figura 5), los cuales se pueden considerar como eventos históricos (menos de 1 M. a.) que hacen aún más reciente el momento en que en forma definitiva se aislaron dichas poblaciones, siendo a finales del Pleistoceno y principios del Holoceno (tabla, 3). No se considera de igual forma el Valle de Villa Morelos como el de Chucándiro-Huaniqueo a pesar de que se encontraron sedimentos lacustres más antiguos - con espesores de más de 30 m denominados unidad El Gato (Greggio, 1995) - porque su sector NE fue cerrado más antiguamente por el volcán tipo escudo del Cerro Las Ventanas, el cual parece el responsable de que se perdiera la comunicación entre el Valle de Villa Morelos y la depresión de Cuitzeo (figura 5).

A partir de esto y como elemento adicional que refuerza la identidad específica de *H. turneri* tanto en el lago de Cuitzeo como en Zacapu, se tiene que es probable que fuera anterior la diferenciación de *Girardinichthys multiradiatus* y *G. viviparus* en el Alto Lerma y el Valle de México, respectivamente, a los tiempos y eventos señalados para *H. turneri*. Paralelamente, ya se había rebasado el final del período de tiempo calculado para el reloj molecular de la familia en cuanto a la divergencia a lo largo de cada linaje de especies (Grudzien *et al.*, 1992).

Por el momento se considera probable una diferenciación a nivel subespecífico de las poblaciones de *H. turneri* en Cuitzeo y Zacapu (Moncayo en preparación) con base en las diferencias morfológicas posiblemente originadas por dos razones: (1) debido a las adaptaciones tanto estructurales como tróficas a diferentes hábitats (Barbour y Miller, 1994), que es común entre los goodeidos como por ejemplo *Ilyodon* y en otros grupos altamente divergentes de teleósteos (Turner y Grosse, 1980; Grudzien y Turner, 1984); y (2) debido a que muchas o quizá la mayoría de las subespecies de peces al nivel mundial, se han originado durante el Pleistoceno Post-Pleistoceno (Moyle y Cech, 1988). Sin embargo, como se comentó, hay un factor de presión de selección y otro de constitución y potencial genético intrínseco a cada especie lo que requiere ser analizado por medio de más estudios.

Por lo que respecta a la actual distribución de *H. turneri* en el lago de Zacapu, el registro de polen y diatomeas en los últimos 8,000 años indican que se ha mantenido una ciénaga de aguas relativamente abiertas con condiciones de pH variable en el contexto de un clima tendiendo a templado el cual ha sido interrumpido por una fase seca entre 7,000 a 4,000 años (Arnauld *et al.*, 1997; Lozano y Xelhuantzi, 1997, Metcalfe 1997). Particularmente entre 6,000 y 7,000 años se presenta como un lago de aguas

salobres y eutróficas (Fritz *et al.*, 2000). Sin embargo, cabe aclarar que aquí no se contempla el disturbio antropogénico actual.

Hubbsina turneri y la regionalización del Lerma.

Un criterio adicional para apoyar el vínculo de los lagos de Cuitzeo y Zacapu, se tiene a partir del análisis de la similitud en la ictiofauna actual presente para diferentes cuerpos de agua al nivel específico (tabla 1 y 4). Se puede observar mayor afinidad entre las localidades del Medio Lerma definidas por Díaz-Pardo *et al.* (1993), incluyendo ahora a Zacapu muy próximo con Cuitzeo y el Río Angulo mucho más cerca del Río de la Laja. Basados en este análisis se coincide con lo expuesto por Barbour (1973a) quien presenta una división del Lerma bajo características geológicas e ictiogeográficas, donde deja incluido a Zacapu y a los Ríos de La Laja y Turbio-Silao en la misma zona. Con base en esto, se propone que el lago de Zacapu y el Río Angulo se consideren dentro de la subprovincia del Medio Lerma, junto con el lago de Cuitzeo, el resto de la división del Lerma formulada por Díaz-Pardo *et al.* (1993) no se modifica (figura 1). Cabe agregar que si bien la mayoría de las especies en Zacapu presentan amplia distribución en todo el Lerma, la presencia de *H. turneri* es el elemento principal que sustenta esta modificación y se incluye al Río Angulo puesto que además de tener su origen en Zacapu comparte especies afines con los sitios del Medio Lerma (tabla 1 y 4).

El hecho de que el lago de Zacapu y el Río Angulo no hayan sido incluidos por Díaz-Pardo *et al.* (1993), así como por Vega y Paulo-Maya (1995) en su regionalización del Lerma, es probable que se deba a que los registros bibliográficos no habían mencionado a *H. turneri* y las especies que se reportan para este lugar son de amplia distribución (*Chirostoma humboldtianum* e *Hybopsis calientis*) (Álvarez, 1963b; Barbour, 1973b; Chernoff y Miller, 1986), no obstante existen registros de *Hubbsina turneri* tiempo atrás en colecciones ictiológicas (ENCB-IPN P1669, 1963; UMSNH CPUM575, 1982). Además que su trabajo se basa en características ambientales e

ictiogeográficas actuales, mientras que el desarrollo de la cuenca del Lerma tiene implícito un antecedente geológico y evolutivo que no se puede ignorar si se quiere explicar el por qué de las distribuciones de los organismos que la componen.

Por su parte, el Río Duero a pesar de tener valores de similitud altos con el Río Angulo y el Río de La Laja por contener especies ampliamente distribuidas (tabla 4), es ya una zona perteneciente a otra subprovincia debido principalmente a la presencia de las especies características *Skiffia multipunctata* y *Chapalichthys encaustus* (tabla 1) (Díaz-Pardo *et al.*, 1993; Lyons *et al.*, 1995).

Como consideración importante dentro de este apartado en el enfoque biogeográfico histórico, es la presencia de alguna especie sólo en el lago de Cuitzeo o en el de Zacapu, tal es el caso de *Chirostoma compressum* (sin *C. grandocule compressum* De Buen loc. tip., 1940), característica del primero. Esto representó cierto aislamiento entre dichos sitios, aún estando vinculados, probablemente originado por una adaptación de las mismas especies a determinadas condiciones ambientales imperantes hacia ambas regiones. En lo que respecta a ambos lagos de Cuitzeo y Zacapu, se presenta en el área de la unión un macizo montañoso de mayor antigüedad que pudo, en su momento, quedar como una gran isla separando los dos corredores antes mencionados (el de Villa Morelos en el norte y el de Chucándiro-Huaniqueo al sur) (figura 5) promoviendo en parte una distribución discontinua de dicha especie.

Otros ejemplos más por medio de peces del aislamiento parcial entre dichos cuerpos de agua, es la diferenciación geográfica de las poblaciones del ciprínido *Hybopsis calientis*, en donde por medio de los conteos de las escamas de la línea lateral se distinguen las poblaciones del Río de La Laja, el Río Grande de Morelia (Chernoff y Miller, 1986) y el lago de Zacapu (Medina, 1993). Por su parte, entre los goodeidos de los lagos de Cuitzeo y de Zacapu se presentan algunas características morfométricas y merísticas que varían en *Skiffia lermae* (Medina, 1993) y en *H. turneri*

Tabla 4. Comparación de las especies de diferentes cuerpos de agua por medio del Índice de Similitud de Simpson.

	Zacapu	Cuitzeo	Río de La Laja	Río Angulo	Pátzcuaro	Zirahuén	Río Duero
Zacapu	-	80	70	50	40	50	50
Cuitzeo		-	61.5	70	40	50	53.8
Río de La Laja			-	80	30	33.3	76.9
Río Angulo				-	20	16.7	80
Pátzcuaro					-	83.3	20
Zirahuén						-	16.7
Río Duero							-

(Moncayo, 1993) como son los radios de la aleta caudal y la longitud ocular, respectivamente. Particularmente, la diferencia entre *Skiffia lermae* en Zacapu y en Cuitzeo implicaría una divergencia relativamente reciente, puesto que éstas presentan pocas diferencias morfológicas y en su dieta, incluso si se compara con la población de Pátzcuaro (Duarte, 1981 la estudia en Cuitzeo; Rosas, 1976a la estudia en Pátzcuaro; Moncayo, 1996 la estudia en Zacapu). La probable causa que determinara que *Skiffia lermae* tendiera a la especiación en Zacapu, resulta de acuerdo a la constitución y cambio genéticos propios del género, entre lo que se puede destacar los diferentes rearrreglos cromosómicos entre las distintas especies (Uyeno *et al.*, 1983), que han ocasionado que de él se deriven cuatro especies actualmente descritas (Grudzien *et al.*, 1992).

CONCLUSIONES

A partir del análisis de los diferentes aspectos taxonómicos y rasgos evolutivos se corrobora la existencia de una relación estrecha entre *Hubbsina* y *Girardinichthys*, que permite comprender el desarrollo y la evolución de *Hubbsina turneri*.

Partiendo de que estos géneros se han derivado de un ancestro común cercano, *Hubbsina* y *Girardinichthys* probablemente aparecieron durante el Mioceno Superior, período a través del cual se llegaron a formar las primeras depresiones lacustres, todas ellas relacionadas con el fallamiento N.NE, S.SW.

Debido a que el lago de Cuitzeo inicia su formación anterior al de Zacapu (Mioceno Superior: 8 M. a.) *H. turneri* se desarrolla inicialmente en el primero y alrededor del Mioceno Superior (ca. 7-6 M. a.), se expande hacia Zacapu por efecto de una transgresión de las aguas de Cuitzeo que obedecen al fallamiento NE-SW.

El hecho de que *H. turneri* conserve su identidad específica en los lugares de su actual distribución puede deberse a que el aislamiento de ambas zonas se llevó a cabo en forma gradual en el final del Pleistoceno y principios del Holoceno a través del corredor Chucándiro-Huaniqueo, mientras que la probable separación de las especies de *Girardinichthys* había sido ya desde finales del Mioceno.

Lo anterior ratifica que los fenómenos geológicos regionales como fueron el tectonismo (movimientos verticales que dan lugar a depresiones lacustres), el vulcanismo (originan barreras) y el clima, prepararon los escenarios para controlar la diversidad y distribución de las especies de peces de la región central del país. Lo precedente hace notar que las cuencas lacustres no deben ser analizadas como partes estáticas a lo

largo de su historia geológica, se debe considerar que ellas son productos de la subducción de la placa Pacífica por debajo de la placa Norteamericana, la cual ha generado una severa fragmentación y movimientos verticales en los últimos dos millones de años.

El análisis anterior y la presencia de *H. turneri*, permiten proponer la modificación de la división de la provincia del Río Lerma, incluyendo al lago de Zacapu y al Río Angulo en la subprovincia del Medio Lerma.

Si las distribuciones de las faunas presentes son un reflejo de su historia pasada, entonces se deben elaborar hipótesis basadas en teorías de la fauna ancestral. Lo que realmente importa en la formulación de hipótesis, no es la lógica de su descubrimiento, sino la lógica de su justificación.

AGRADECIMIENTOS

Un profundo agradecimiento a Mercedes E. de Moncayo, Alejandra Pedraza Barrera y Marta Olga Sánchez Pietrasanta por su valiosa colaboración en la elaboración de este trabajo, de igual forma a José De la Cruz Agüero, María Eugenia Moncayo López, Joaquín Arvizu Martínez, Humberto Wright López así como a Gustavo De La Cruz Agüero, por los comentarios y sugerencias en el primer borrador del escrito y los del Equipo de Zacapu de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Miguel Martínez Trujillo, Francisco De La Chica en la última versión y a Edmundo Díaz-Pardo por su exhaustiva revisión que enriquecieron sustancialmente su contenido. Finalmente, un agradecimiento al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) por todo el apoyo brindado.

ANEXO 1.

Material examinado (se incluyen los valores del número de individuos entre paréntesis). Todos los ejemplares se encuentran depositados en la Colección Ictiológica de la Universidad de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, en proceso de catalogación.

Lago de Cuitzeo: recolecta 1990-1991: *Chirostoma jordani* (5,153); *Goodea atripinnis* (4,568); *Xenotoca variata* (2,473); *Zoogoneticus quitzeoensis* (20); *Allophorus robustus* (6); *Poeciliopsis infans* (10).

Lago de Zirahuén: recolecta 1991: *Chirostoma estor copandaro* (30); *Chirostoma attenuatum zirahuén* (20); *Allophorus robustus* (14); *Allotoca dugesii* (4); *Allotoca meeki* (45); *Skiffia lermae* (5).

Lago de Zacapu: recolecta 1995-1996: *Chirostoma humboldtianum* (428); *Hybopsis calientis* (3317); *Goodea atripinnis* (1183); *Hubbsina turneri* (534); *Xenotoca variata* (712); *Zoogoneticus quitzeoensis* (43); *Skiffia lermae* (1265); *Allophorus robustus* (13); *Poeciliopsis infans* (3); *Allotoca dugesii* (5).

LITERATURA CITADA

- AGUIRRE-JONES, M. L., 1975. Contribución al conocimiento de la fauna íctica del Lago de Cuitzeo, Mich. Tesis Profesional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México, 114 p.
- ÁLVAREZ, J., 1963. Ictiología mexicana II. El pez blanco de Zacapu, nueva especie para la ciencia. *Ciencia México XXII*(6): 197-200.
- ÁLVAREZ, J., 1970. Peces mexicanos (claves). Instituto Nacional de Investigaciones Pesqueras, Servicio de Investigaciones Pesqueras Estatales 1, 166 p.
- ÁLVAREZ, J., 1972. Ictiología michoacana V. Origen y distribución de la ictiofauna dulceacuícola michoacana. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México* 19: 155-161.
- ÁLVAREZ, J. y L. NAVARRO, 1957. Los peces del Valle de México. Secretaría de Marina, Dirección General de Pesca México, 62 p.
- ÁLVAREZ, J. y J. ARRIOLA L., 1972. Primer goodeido fósil, procedente del Plioceno jalisciense (Pisces, Teleostomi). *Boletín de la Sociedad de Ciencias Naturales de Jalisco* 6: 6-15.
- ÁLVAREZ, J. y M. E. MONCAYO, 1976. Contribución a la paleoictiología de la Cuenca de México. *Anales del Instituto Nacional de Antropología e Historia* 6: 191-242.
- ARNAULD, CH., P. CAROT y M. F. FAUVET-BERTHELOT, 1994. Introducción. pp. 9-28. En: P. PÉTRÉQUIN (Comp.). *8000 años de la Cuenca de Zacapu, evolución de los paisajes y primeros desmontes*. Centre D'Etudes Mexicaines et Centraméricaines, México.
- ARNAULD, CH., S. METCALFE y P. PÉTRÉQUIN, 1997. Holocene climatic change in the Zacapu basin, Michoacan: synthesis of results. *Quaternary International* 43-44: 173-179.
- BALL, I. R., 1974. A contribution to the phylogeny and biogeography of the freshwater triclads (Platyhelminthes: Turbellaria). pp. 339-401. En: N. W. RISER y M. P. MORSE (Comps.) *The biology of the Turbellaria*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- BALL, I. R., 1976. Nature and formulation of biogeographic hypotheses. *Systematic Zoology* 24(1): 407-430.
- BARBOUR, C. D., 1973a. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces:Atherinidae): a species flock from Mexican Plateau. *Copeia* (3): 533-556.
- BARBOUR, C. D., 1973b. The systematic and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson (Pisces:Atherinidae). *Tulane Studies Zoology and Botany* 18: 97-141.
- BARBOUR, C. D. y R. R. MILLER, 1978. A revision of the mexican cyprinid fish genus *Algansea*. *Miscellaneous Publishes Museum of Zoology, University of Michigan* 155: 1-72.
- BARBOUR, C. D. y R. R. MILLER, 1994. Diversification in the mexican cyprinid fish genus *Algansea monticola* (Pisces:Cyprinidae) with description of a new subspecies. *Copeia* (3): 662-676.
- BARRAGÁN, J. y S. MAGALLÓN B., 1994. Peces dulceacuícolas mexicanos X. *Goodea atripinnis* (Ciprinodontiformes:Goodeidae). *Zoología Informa* 28: 27-36.
- BARRON, J. y G. KELLER, 1982. Widespread Miocene deep-sea hiatuses: coincidence with periods of global cooling. *Geology* 10: 577-581.
- BERGGREN, R. y H. HAO, 1976. The andalusian Stage (Late Miocene): biostratigraphy, biochronology and paleoecology. *Palaeogeografía, Palaeoclimatología, Palaeoecología* 20: 67-129.
- BRADBURY, J. P., 1984. Continental diatom biostratigraphy and paleolimnology. *Memorias 8th International Diatom Symposium*: 667-686.
- CORONA, N. J., 1946. *Cuitzeo (estudio antropogeográfico)*. Balsal, Morelia, Mich. México. 69 p.
- CRAW, R. C., 1983. Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different? *Systematic Zoology* 32(4): 431-438.
- CRISCI, J. V. y J. J. MORRONE, 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladista: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias* 6: 87-97.
- CHACÓN T., A., 1980. Contribución al conocimiento de la ecología y composición de la ictiofauna del Lago de Cuitzeo, Mich. Tesis Profesional, Facultad de Biología UMSNH. México, 75 p.
- CHACÓN T., A., 1993. *Pátzcuaro un lago amenazado. Bosquejo limnológico*. Sría. De Difusión Cultural, Editorial Universitaria, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México, 144 p. y 5 Apéndices.
- CHACÓN T., A. y E. MÚZQUIZ I., 1991. El Lago de Zirahuén, Michoacán, México reconocimiento ambiental de una cuenca michoacana. *Biología Acuática* 2. Revista del Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología UMSNH. Editorial Universitaria 30 p.
- CHERNOFF, B. y R. R. MILLER, 1986. Fishes of the *Notropis calientis* complex with a key to the southern shiners of México. *Copeia* (1): 170-183.
- DE BUEN, F., 1940. Sobre una colección de peces de los lagos de Pátzcuaro y Cuitzeo. *Ciencia México* 1(7): 306-308.

- DE BUEN, F., 1941. Un nuevo género de la familia Goodeidae perteneciente a la fauna ictiológica mexicana. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México* 2: 133-140.
- DE BUEN, F., 1943. Los lagos michoacanos. I. Caracteres generales. El Lago de Zirahuén. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 4(3-4): 211-232.
- DEMANT, A., J. N. LABAT, D. MICHELET y J. TRICART, 1992. El proyecto Michoacán. 1983-1987. Medio Ambiente e introducción a los trabajos arqueológicos. CEMCA. *Colección Etudes Mesoamericaines* 11-12.
- DÍAZ-PARDO, E. y D. ORTIZ-JIMÉNEZ, 1986. Reproducción y ontogenia de *Girardinichthys viviparus* (Pises:Goodeidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México* 30(1-4): 45-66.
- DÍAZ-PARDO, E., M. A. GODÍNEZ-RODRÍGUEZ, E. LÓPEZ-LÓPEZ y E. SOTO-GALERA, 1993. Ecología de los peces de la Cuenca del Río Lerma, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México* 39: 103-127.
- DUARTE S., P., 1981. Contribución al conocimiento de los hábitos alimentarios de 12 especies de peces del Lago de Cuitzeo, Mich. Tesis Profesional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México 63 p.
- EBERHARDT, L. L. y J. M. THOMAS, 1991. Designing environmental field studies. *Ecological Monographs* 61(1): 53-73.
- FITZSIMONS, J. M., 1972. Revision of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican Plateau. *Copeia* (4): 728-756.
- FITZSIMONS, J. M., 1981. Sensory head pores and canals in goodeid fishes. *Occasional Papers Museum of Zoology Louisiana State University* 60: 1-10.
- FOURTAJER, E. y F. GASSE, 1988. Premiers jalons d'une biostratigraphie et evolution des diatomées lacustres de Africa depuis 11M.a. *Comptes rendus Academie des Sciences Paris* 306(11): 1407-1408.
- FOURTAJER E., F. GASSE, O. BELLIER, M. BONHOMME e I. ROBLES, 1993. Miocene non marine diatoms from western cordillera basins of Northern Perú. *Diatom Research* 8(1): 13-30.
- GARDUÑO-MONROY, V. H. y L. NEGRÍN, 1992. Magmatismo, hiatus y tectonismo de la Sierra Madre Occidental y del Cinturón Volcánico Mexicano. *Geofísica Internacional* 31(4): 417-429.
- GARDUÑO-MONROY, V. H. e I. ISRADE-ALCANTARA, 1998. Existió interconexión entre los lagos de Patzcuaro, Zirahuén, Cuitzeo y Zacapu? Un punto de vista de la evolución ecológica de las depresiones lacustres. Instituto de Investigaciones Metalúrgicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 1° Congreso Nacional de Limnología, Morelia, Michoacán.
- GASSE, F., 1991. African diatom palaeocology and biostratigraphy. *Journal of African Earth Sciences* 12(1-2): 325-334.
- GRANDE, L., 1990. Vicariance biogeography. pp. 448-451. En: D. E. G. BRIGGS y P. R. CROWTHER (Comps.). *Palaeobiology: a synthesis*. Blackwell Scientific Publications, London.
- GREGGIO, L., 1995. Estudio geológico e morfométrico dell'area del Lago di Cuitzeo, Messico Centrale. Tesis Profesional, Università degli Studi di Milano. Italia 183 p.
- GRUDZIEN, T. A. y B. J. TURNER, 1984. Genic identity and geographic differentiation of trophically dichotomous *Ilyodon* (Teleostei:Goodeidae). *Copeia* (1): 102-107.
- GRUDZIEN, T. A., M. M. WHITE y B. J. TURNER, 1992. Biochemical systematics of the viviparous fish family Goodeidae. *Journal of Fish Biology* 40: 801-814.
- GUZMÁN A., J. N., 1985. La desecación de la Ciénega de Zacapu: orígenes y consecuencias. Tzintzun, Órgano de Información del Departamento de Historia, Miembros de la Asociación de Historiadores Latinoamericanos y del Caribe, A. C. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). México :26-37.
- HUBBS, C. L. y C. L. TURNER, 1939. Studies of the fishes of the Order Cyprinodontes. XVI. A revision of the Goodeidae. *Miscellaneous Publishes Museum of Zoology, University of Michigan* 42: 1-90.
- ISRADE-ALCANTARA, I., 1997. Neogene diatoms of the central sector of the Mexican volcanic belt (Cuitzeo Lake) and its relationship with the volcanotectonic evolution. *Quaternary International* 43: 137-143.
- ISRADE-ALCANTARA, I., 1999. Los lagos tectónicos y volcánicos de Michoacán. pp. 45-73. En: CORONA-CHÁVEZ e I. ISRADE-ALCANTARA. (Comps.). La carta geológica de Michoacán, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- ISRADE-ALCANTARA, I. y V. H. GARDUÑO-MONROY, 1999. Lacustrine record in a volcanic intra-arc setting: the evolution of the Late Neogene Cuitzeo basin system (central-western Mexico, Michoacan). *Elsevier, PALAEO*
- ISRADE-ALCANTARA, I. y V. H. GARDUÑO-MONROY, en prensa. Lacustrine record in a volcanic intra-arc setting: The evolution of the Late Neogene Cuiseo Basin System (Central Western México). pp. 209-227 En: L. CABRERA y A. SAEZ (Comps.) *Ancient and Recent lacustrine systems in convergent margins* Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology Special Issue 151 (1-3).
- KHURSEVICH, G., 1994. Evolution of freshwater centric diatoms within the Eurasian continent. *Memorias 13th International Diatom Symposium* :507-520.
- KINGSTON, D. I., 1978. *Skiffia francesae*, a new species of goodeid fish from western México. *Copeia* (3): 503-508.
- KREBS, C. J., 1989. *Ecological Methodology*. Harpes Collins Publishers. 654 p.

- KREBS, W., 1990. The biochronology of freshwater planktonic diatom communities in western North America. *Memorias 11th International Diatom Symposium* :485-499.
- KREBS, W., P. BRADBURY y E. THERIOT, 1987. Neogene and quaternary lacustrine diatom biochronology, Western USA. *Palaeos* 2: 505-513.
- LEDESMA-AYALA, C. L., 1987. Estudio ictiológico del río Duero, Michoacán. Tesis Profesional, Universidad Autónoma de Nuevo León. México 102 p y 1 apéndice
- LOMBARDI, J. y J. P. WOURMS, 1979. Structure, function, and evolution of trophotaeniae, placental analogues of viviparous fishes. *American Zoologist* 19: 976.
- LÓPEZ-LÓPEZ, E. y E. DÍAZ-PARDO, 1991. Cambios distribucionales en los peces del Río de La Laja (Cuenca Río Lerma), por efecto de disturbios ecológicos. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas México* 35: 91-116.
- LOZANO, S. y S. XELHUANTZI, 1997. Some problems in the late Quaternary pollen records of central México : Basin of México and Zacapu. *Quaternary International* 43-44: 117-123.
- LYONS, J., S. NAVARRO-PÉREZ, P. A. COCHRAN, E. SANTANA C. y M. GUZMÁN-ARROYO, 1995. Index of biotic integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in West-Central Mexico. *Conservation Biology* 9(3): 569-584.
- MAYDEN, R. L., B. M. BURR, L. M. PAGE y R. R. MILLER, 1992. The native freshwater fishes of North America. pp. 827-863. En: R. L. MAYDEN (Comp.). *Systematics, historical ecology and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford California.
- MEDINA N., M., 1993. Ictiofauna de la subcuenca del Río Angulo Cuenca Lerma-Chapala, Michoacán. Tesis Profesional, Facultad de Biología UMSNH. México 146 p.
- MEDINA N., M. y S. CAMPOS P., 1991. Listado y distribución de la ictiofauna de la subcuenca del Río Angulo, Michoacán, México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Resúmenes II Congreso Nacional de Ictiología, Monterrey, Nuevo León.
- MENDOZA, G., 1956. Adaptations during gestation in the viviparous cyprinodont teleost, *Hubbsina turneri*. *Journal of Morphology* 99: 73-96.
- MILLER, R. R. y J. M. FITZSIMONS, 1971. *Ameba splendens*, a new genus and species of goodeid fish from Western México, with remarks on the classification of the Goodeidae. *Copeia* 1: 1-13.
- MILLER, R. R. y T. UYENO, 1980. *Allodontichthys hubbsi*, a new species of goodeid fish from Southwestern Mexico. *Occasional Papers Museum of Zoology, University of Michigan* 629: 1-13.
- MILLER, R. R. y M. L. SMITH, 1986. Origen and geography of the fishes of Central Mexico. pp. 487-517. En: C. H. HOCUTT y E. O. WILEY (Comps.). *The zoogeography of North American freshwater fishes*. John Wiley & Sons. New York
- MONCAYO E., R., 1993. Aspectos taxonómicos y bioecológicos de *Hubbsina turneri* De Buen (1941) (Pisces:Goodeidae) en Michoacán. Tesis Profesional, Facultad de Biología UMSNH. México 116 p.
- MONCAYO E., R., 1996. Estructura y función de la comunidad de peces de la Laguna de Zacapu, Michoacán, México. Tesis de Maestría en Ciencias, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. México 172 p.
- MOSSER, F., 1996. Atlas geológico del Estado de México. Inf. Tec. (Inédita).
- MOYLE, P. B. y J. J. CECH, 1988. *Fishes. An introduction to ichthyology*. Prentice Hall, New Jersey. 559 p.
- MYERS, A. A. y P. S. GILLER, 1994. Process, pattern and scale in biogeography. pp. 3-12. En: A. A. MYERS y P. S. GILLER (Comps.). *Analytical biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London.
- NEI, M., 1987. Genetic distance and molecular phylogeny. pp 193-223. En: N. RYMAN y F. UTTER (Comps.). *Population genetics and fishery management*. University of Washington Press, Seattle and London.
- NELSON, G. J., 1969. The problem of historical biogeography. *Systematic Zoology* 18(3): 243-246.
- PASQUARE, G., L. FERRARI, V. H. GARDUÑO-MONROY y A. TIBALDI, 1990. Migraciones di un arco vulcanico continentale: della Sierra Madre Occidental all' Arco Vulcanico Messicano. *Atti del 75 Congresso della Soc. Geol. Ital. Italia* :96-101.
- RAUCHENBERGER, M., 1988. A new species of *Allodontichthys* (Cyprinodontiformes:Goodeidae), with comparative morphometrics for the genus. *Copeia* (2): 433-441.
- ROSAS M., M., 1976a. Peces dulceacuícolas que se explotan en México y datos sobre su cultivo. Editorial Tercer Mundo, Instituto Nacional de la Pesca, 135 p.
- ROSAS M., M., 1976b. Datos biológicos de la ictiofauna del Lago de Pátzcuaro, con especial énfasis en la alimentación de sus especies. *Memorias del Simposio Sobre Pesquerías en Aguas Continentales, Tuxtla Gutiérrez. Chiapas* :299-366.
- ROSEN, D. E. y R. M. BAILEY, 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography, and systematics. *Bulletin of American Museum of Natural History* 126(1): 1-176.
- ROSEN, B. R., 1994. Biogeographic patterns: a perceptual overview, Part II. pp. 23-55. En: A. A. MYERS y P. S. GILLER (Comps.). *Analytical biogeography, an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London.
- SÁNCHEZ, O. y G. LÓPEZ, 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica México* (75): 119-145.

- SERIEYSSOL, K. y F. GASSE, 1991. Diatomees Neogenes du massif central Francais: quelques faits biostratigraphiques. *Comptes rendus Academie des Sciences Paris* 312(II): 957-964.
- SERIEYSSOL K., I. ISRADE-ALCÁNTARA y F. GASSE, 1998. *Thalassiosira disparcomb.* Nov and *T. cuizeonensis spec. nov.* (Bacillariophyceae) found in Miocene sediments from France and México. *Nova Hedwigia* 66(1-2): 177-186. Stuttgart.
- SERVANT, V., J. PAICHELER y B. SEMELIN, 1986. Miocene Lacustrine Diatoms from Turkey. *Memorias 9th International Diatom Symposium* :165-179.
- SHACKLETON N. y J. KENNETT, 1975. Miocene temperature history of the Cenozoic and the indication of Antarctic glaciation: Oxygen and carbon isotope analysis in DSDP sites 277, 279 and 281. pp. 743-755. En: J. P. KENNETT et al. (Comps.). *Rep. Deep-Sea Drill. Proj.* vol. 29. U. S. Gov. print. Office, Washington, D.C.
- SIMBERLOFF, D., K. L. HECK, E. D. MCCOY y E. F. CONNOR, 1981. There have been no statistical test of cladistic biogeographical hypothesis. pp. 40-93. En: G. NELSON y D. E. ROSEN (Comps.). *Vicariance biogeography: a critique.* Columbia University Press, New York.
- SMITH, M. L., 1980. The evolutionary and ecological history of the fish fauna of the Rio Lerma basin, Mexico. Tesis de Doctorado en Ciencias, University of Michigan. EUA 200 p.
- SMITH, M. L. y R. R. MILLER, 1986. Mexican goodeid fishes of the genus *Characodon*, with description of a new species. *American Museum of Natural History, Novitates* 2851: 1-14.
- SMITH, M. L. y R. R. MILLER, 1987. *Allotoca goslinei*, a new species of goodeid fish from Jalisco, Mexico. *Copeia* (3): 610-616.
- SOTO-GALERA, E., J. BARRAGÁN y E. LÓPEZ-LÓPEZ, 1991. Efectos del deterioro ambiental en la distribución de la ictiofauna lermense. *Universidad: Ciencia y Tecnología* 1(4): 61-68.
- TAMAYO D., P., 1987. Produce 4 millones de crías al año. Zacapu: centro acuícola eficiente en el manejo de la carpa. *Acuavisión* III(9): 17-18,23.
- TEMNISKOVA, T., O. RUMENOVA y M. VALERA, 1990. Non-Marine diatoms from Neogene sediments of Bulgaria. *Memorias 10th International Diatom-Symposium*, pp. 357-365.
- THERIOTH E. y P. BRADBURY, 1987. Mesodyction, a new fossil genus of the centric diatom family Thalassiosiraceae from the Miocene Chalk Hills formation, western Snake River Plain, Idaho. *Micropaleontology* 33: 356-367.
- TURNER, C. L., 1933. Viviparity superimposed upon ovo-viviparity in the Goodeidae, a family of Cyprinodont Teleost fishes of the Mexican Plateau. *Journal of Morphology* 55(2): 207-251.
- TURNER, C. L., 1940. Pericardial sac, trophotaeniae, and alimentary tract in embryos of goodeid fishes. *Journal of Morphology* 57(2): 271-285.
- TURNER, B. J. y D. J. GROSS, 1980. Trophic differentiation in *Ilyodon*, a genus of stream-dwelling goodeid fishes: speciation versus ecological polymorphism. *Evolution* 14(2): 259-270.
- UYENO, T., R. R. MILLER y J. M. FITZSIMONS, 1983. Karyology of the cyprinodontoid fishes of the Mexican family Goodeidae. *Copeia* (2): 497-510.
- VAN LANDINGHAM, S., 1967. Paleocology and microfloristics of Miocene diatomites from the Otis Basin-Juntura Region of Harney and Malheur Counties, Oregon. *Beihfte zur Nova Hedwigia, Heft* :26-71.
- VEGA R., MA. T. y J. PAULO-MAYA, 1995. Propuesta de reevaluación a la delimitación de subprovincias biogeográficas de la Provincia Lerma. Laboratorio de Ictiología y Limnología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas - Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN). Resúmenes XIII Congreso Nacional de Zoología, Morelia, Michoacán.
- WEBB, S. A., 1998. A phylogenetic analysis of the Goodeidae (Teleostei:cyprinodontiformes). Tesis de Doctorado en Ciencias, University of Michigan. EUA 280 p.
- ZALAT, A., 1996. A new record of non marine diatoms from early Miocene sediments in the northern part of the Western Desert, Egypt. *N. Jb. Geol. Palaont. Mh.* :31-42.

Recibido: 1 de septiembre de 2000.

Aceptado: 18 de enero de 2001.