



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**



Facultad de Biología

Coordinación de Estudios de Posgrado

Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

Ecología y Conservación

**Patrones de riqueza, endemismo y diversidad beta para la
conservación de las especies y linajes de peces del centro de
México**

TESIS

Para obtener el grado de

Maestra en Ciencias Biológicas

Que presenta:

BIOL. ANA BERENICE GARCÍA ANDRADE

TUTOR:

DR. OMAR DOMÍNGUEZ DOMÍNGUEZ

Morelia Michoacán, marzo de 2017

“Nuestra lealtad es para las especies y el planeta. Nuestra obligación de sobrevivir no es sólo para nosotros mismos sino también para ese cosmos, antiguo y vasto, del cual derivamos”

Carl Sagan (1934-1996)

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mi tutor, el Dr. Omar Domínguez, quien me ha permitido incursionar en un área distinta, retarme, confiar en mí y sobre todo por permitirme ser quien soy.

Agradezco a las instituciones que apoyaron o financiaron parcialmente este proyecto de investigación; en la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), a la Coordinación de la Investigación Científica, la facultad de Biología y al laboratorio de Biología Acuática "J. Javier Alvarado Díaz". Además, a la National Science Foundation para la Southeastern Louisiana University y el proyecto financiero por el Ministerio de Economía y Competitividad de España (CGL2013-41375-P).

Personalmente agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de mi maestría, además del apoyo adicional para mi estancia en el extranjero.

Así como los apoyos otorgados por la Jefatura de la división de estudios de Posgrado, el Programa de Fortalecimiento a la Calidad Educativa (P/PROFOCIE-2015-16MSU0014T-09) y el Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas de la UMSNH para la realización de estancias y la asistencia a congresos, dentro y fuera de México.

Además quiero brindar una gratificación especial a mi comité tutorial por las observaciones, consejos y el tiempo que se tomaron para evaluar mi proyecto de investigación: Dr. Javier Salgado, Dr. Eduardo Mendoza, Dr. Enrique Martínez Meyer y al Dr. Ignacio Doadrio.

Necesariamente debo agradecer el apoyo brindado al Dr. Ignacio Doadrio quien afectuosamente me permitió incorporarme en su equipo de trabajo durante mi estancia de investigación en el Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, asimismo al Dr. Fabricio Villalobos del laboratorio de Macroecología Evolutiva del Instituto de Ecología, A. C. quienes substancialmente me ayudaron a desarrollar y finalizar este proyecto de investigación.

Especialmente quiero agradecer al Dr. Rodolfo Pérez, la Dra. Yvonne Herreras y la Dra. Martina Medina por los consejos y la comprensión.

A mis compañeros del laboratorio quienes a veces se han convertido en mi segunda familia, me han apoyado en los muestreos en campo y sobre todo han compartido conmigo buenos y malos momentos: Isaf, Naya, Paquito Loera, Pancho, Edgar, Alejandro, Oscar, Yareli,

García-Andrade Ana Berenice

Víctor, Roy y Fer, y otros tantos colegas que ahora continúan su camino en otras instituciones.

A mis aliados de batalla, Pao y Moi, con quien tuve la suerte de compartir el camino y una increíble aventura. Una vez más contra corriente, pero siempre perseverantes.

A quien por coincidir me he topado en el camino y se han convertido en mis amigas, Elo y Gaby ¡Gracias totales chicas!

A mis amigos de la facultad de Biología, quienes siempre me han tenido paciencia a pesar de mi personalidad, y me han brindado su amistad incondicional: Vianey, Adolfo y Paquito Silva.

Finalmente, pero de la forma más infinita, agradezco a mi familia por el apoyo, cariño y confianza brindados en esta etapa de mi vida, a pesar de la distancia siempre son piezas insustituibles en mi corazón. Con amor para mis padres; Aurora y Raúl, mis hermanos; Ady, Brenda y Gera y mis sobrinos.

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| RESUMEN..... | i |
| ABSTRACT..... | ii |
| I. INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 1.1 La conservación de la biodiversidad | 1 |
| 1.2 La diversidad filogenética; de sitios a regiones..... | 3 |
| 1.3 La ictiofauna del centro de México..... | 5 |
| II. OBJETIVO GENERAL..... | 7 |
| III. OBJETIVOS ESPECÍFICOS..... | 7 |
| IV. MATERIALES Y MÉTODOS..... | 8 |
| 4.1 Área de estudio..... | 8 |
| 4.1.1 El centro de México | 8 |
| 4.2 Bases de datos y muestreo..... | 9 |
| 4.3 Obtención de ADN total y amplificación del gen Citocromo b..... | 10 |
| 4.4 Análisis filogenéticos..... | 12 |
| 4.5 Medidas de diversidad | 13 |
| 4.5.1 Riqueza de especies y diversidad filogenética..... | 13 |
| 4.5.2 Estructura filogenética de los ensamblajes de peces en las regiones biogeográficas | 14 |
| 4.5.3 Patrones de diversidad beta taxonómica y filogenética | 16 |
| 4.5.4 Endemismo..... | 19 |
| 4.6 Estatus de conservación | 20 |
| V. RESULTADOS | 21 |
| 5.1 Análisis filogenéticos..... | 22 |

| | |
|--|----|
| 5.2 Riqueza de especies y diversidad filogenética | 24 |
| 5.3 Endemismo | 27 |
| 5.4 Diversidad beta taxonómica y filogenética..... | 31 |
| 5.4.1 Patrones de diversidad beta..... | 31 |
| 5.4.2 Dendrogramas de similitud..... | 33 |
| 5.5 Estatus de conservación | 36 |
| VI. DISCUSIÓN..... | 41 |
| 6.1 Patrones de diversidad local y regional | 41 |
| 6.1.1 Estructura filogenética de los ensamblajes y patrones de riqueza de especies y linajes | 41 |
| 6.1.2 Centros de endemismo | 42 |
| 6.1.3 Sobrestimación o subestimación del número de especies..... | 43 |
| 6.1.4 Patrones de diversidad regional..... | 45 |
| 6.2 Escenario de conservación de la ictiofauna del centro de México..... | 46 |
| VII. CONCLUSIONES | 51 |
| VIII. LITERATURA CITADA | 52 |
| ANEXO I TABLAS | 60 |
| ANEXO II FIGURAS | 76 |

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Dos puntos de vista de un conjunto de especies, a la izquierda las especies tiene el mismo valor de conservación, mientras que a la derecha se toman en cuenta las diferencias evolutivas. El conjunto representado consta de especies: genéticamente muy similares y de interés científico; *Drosophila silvestris* y *D. heteroneura*, los tuatara una especie de un grupo extremadamente divergente; *Sphenodon*, dos especies de hormigas con uno de los números cromosómicos más reducidos; *Myrmecia*, dos especies de canguros macropodos (*Macropus rufus* y *Lagostrophus fasciatus*) y el ratón común (*Mus musculus*). Figura y ejemplo tomados de Crozier (1997).....3
- Figura 2.** Modificación realizada en el presente estudio a la regionalización biogeográfica del centro de México propuesta por Pedraza-Marrón (2011). Se presentan un total de 22 regiones discretas, SAN= Santiago, COM= Compostela, AME= Ameca, PUM= Purificación-Marabasco, MAG= Magdalena, ETZ= Etzatlán-San Marcos, AYU= Ayuquila-Armería, SAY= Sayula, CHA= Chapala, TMZ= Tamazula-Coahuayana, COT= Cotija, BLE= Bajo Lerma, ZAC= Zacapu, PAT= Pátzcuaro, ZIR= Zirahuén, MLE= Medio Lerma, CUI= Cuitzeo, PAN= Pánuco, ALE= Alto Lerma, VME= Valle de México, ZEM= Zempoala y BAL= Balsas.....9
- Figura 3.** a) Árbol filogenético hipotético, las longitudes de las ramas son proporcionales a las relaciones de las especies a-n. b) Las líneas solidas muestran la diversidad filogenética total en una comunidad hipotética. Figura tomada y modificada de Faith y colaboradores (2004). 14
- Figura 4.** Estructura filogenética de las comunidades en dos escenarios. Tomado y modificado de Cavender-Bares *et al.*, (2004). 16
- Figura 5.** Árbol filogenético no enraizado obtenido por inferencia bayesiana que resumen las relaciones filogenéticas de 81 especies de peces presentes en el centro de México. En algunos nodos se muestran los valores de probabilidad posterior observados, las longitudes de las ramas están dadas en número de sustituciones por sitio.....23

- Figura 6.** Mapas de riqueza taxonómica (a) y filogenética (b) de la ictiofauna de la región central de México.26
- Figura 7.** Valores de endemismo filogenético (PE) obtenido para cada una de las 22 regiones evaluadas, se observa que el área con el valor más alto es Ameca (AME) y por el contrario Compostela (COM) es la de menor valor.28
- Figura 8.** Mapas donde se muestra los valores de endemismo taxonómico de la ictiofauna del centro de México; (a) endemismo taxonómico ponderado, WEI y (b) endemismo taxonómico ponderado corregido o promedio, CWEI.29
- Figura 9.** Riqueza de especies en cada región biogeográfica, además se indican las especies no compartidas con otras áreas.30
- Figura 10.** Valores multi-sitio obtenidos para los componentes de diversidad beta filogenética (PhyloSor); diversidad filogenética (PhyloSor_{PD-M}) y anidamiento de linajes (PhyloSor_{TURN-M}). Se muestran los valores de los componentes de diversidad beta taxonómica (Sørensen); anidamiento (β_{NES}) y recambio de especies (β_{SIM})...32
- Figura 11.** Valores de β_{ratio} y PhyloSor_{ratio} obtenido para las comparaciones pareadas. a) Diversidad beta taxonómica, b) Diversidad beta filogenética.33
- Figura 12.** Dendrograma de similitud del componente de recambio de especies (β_{sim}). El color dispuesto en el nombre de las áreas muestra el valor de SR obtenido. *Valores de bootstrap superiores a 95.34
- Figura 13.** Dendrograma de similitud del componente de recambio de linajes (PhyloSor_{TURN}). El color dispuesto en el nombre de las áreas muestra el valor de PD obtenido. *Valores de bootstrap superiores a 95.35
- Figura 14.** Estatus de conservación de las especies del centro de México según la UICN-2016. Abreviaturas: EX: Extinto, EW: Extinto en Estado Silvestre, CR: En Peligro Crítico, EN: En Peligro, VU: Vulnerable, NT: Casi Amenazada, LC: Preocupación Menor, DD: Datos Insuficientes, NE: No Evaluado.36
- Figura 15.** Estatus de conservación de las especies del centro de México según la NOM-059-SEMARNAT-2010. Abreviaturas: E: Probablemente extinta en el medio silvestre, P: En peligro de extinción, A: Amenazadas, Pr: Sujetas a protección especial, NE: No enlistadas.37

Figura 16. Valores de riesgo obtenidos a partir de los datos disponibles en la UICN-2016 para la ictiofauna del centro de México. (a) Valor de riesgo a partir de la suma del estatus de riesgo de las especies; (b) Valores de riesgo corregido por el número de especies en riesgo en cada área.40

Figura 17. Se muestran 43 sitios “refugio” con un alto número de especies de peces con registros actuales (>año 2000) dispuestos en las regiones biogeográficas del centro de México. Además se observan las áreas naturales protegidas; privadas, municipales, estatales y federales, los sitios RAMSAR y las regiones hidrológicas prioritarias mexicanas. Para ver detalles de los sitios; ubicación, riqueza especies, entre otros, recurrir al ANEXO I.50

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|--|----|
| Tabla 1. Cebadores utilizados para obtener el gen mitocondrial <i>cyt-b</i> en las distintas familias y/o géneros de la ictiofauna del centro de México. | 11 |
| Tabla 2. Especies no incluidas en los análisis filogenéticos. | 21 |
| Tabla 3. Modelo evolutivo de sustitución y parámetros estimados para el gen parcial <i>cyt-b</i> a través del Criterio de Información de Akaike. | 22 |
| Tabla 4. Valores de riqueza de especies, diversidad filogenética y SES de PD por área. | 25 |
| Tabla 5. Resultados obtenidos para el índice de endemismo taxonómico (WEI), endemismo taxonómico promedio (CWEI) y filogenético (PE). | 27 |
| Tabla 6. Índice de riesgo de la especies en las regiones biogeográficas tomando en cuenta la categorización de la UICN-2016. | 39 |

RESUMEN

La región central de México, en relación a los peces dulceacuícolas, se caracteriza por una alta riqueza de especies y un alto porcentaje de endemismo, por lo cual se ha definido como el hotspot más importante a nivel nacional. Por otro lado, también es considerada una de las zonas más pobladas y deterioradas a causa de las actividades antropogénicas, haciendo necesario implementar estrategias de conservación que salvaguarden esta diversidad. Con el objetivo de identificar las áreas de alta riqueza y endemismo en el centro de México, se evaluaron los patrones de variación a nivel local y las diferencias entre los ensamblajes a nivel regional, implementando dos criterios: taxonómico y filogenético. Se recopilaron los registros históricos correspondientes a 91 especies, 11 familias y 33 géneros, en 426 localidades dispuestas en 22 regiones biogeográficas utilizadas como unidades de estudio. Además, se reconstruyeron las relaciones filogenéticas del 89.01% de la ictiofauna a partir del gen mitocondrial *cyt-b*. En cada una de las áreas se estimó la riqueza de especies (SR), la diversidad filogenética (PD) y se determinó la estructura filogenética de los ensamblajes a través de un modelo nulo. Asimismo, se estimaron los índices de endemismo: taxonómico ponderado (WEI), corregido (CWEI) y filogenético (PE). También se evaluó el índice de riesgo de acuerdo al estatus de conservación de las especies en la lista roja de la UICN. Para evaluar las diferencias entre regiones, se estimaron los valores de diversidad beta composicional taxonómica (β_{sor}) y filogenética (PhyloSor), asimismo se estimó el valor de beta ratio para establecer si el recambio o anidamiento de especies o linajes son lo que determinan la variación observada. Los resultados obtenidos para SR y PD están fuertemente correlacionados y se observa una estructura filogenética dispersa de los ensamblajes en todas las regiones analizadas, proponiendo a la SR como un buen predictor de la PD para la ictiofauna de ésta región. Los sitios donde se concentra la mayor riqueza de especies y linajes son Santiago, Ameca, el Bajo Lerma y Chapala. Con respecto al endemismo taxonómico y filogenético, Ameca y el Balsas son dos de los centros de endemismo más importantes en ésta región. A nivel regional, en los análisis multi-sitio se observaron altos valores de disimilitud entre regiones para $\beta_{SOR}= 0.92$ y $PhyloSor_M=0.75$, éstas diferencias están determinadas por los componentes de recambio de especies ($\beta_{ratio}=0.05$) y linajes ($PhyloSor_{ratio}= 0.22$). La disimilitud asociada al componente de recambio sugiere que las 22 regiones biogeográficas evaluadas son candidatas potenciales como áreas de alta prioridad de conservación, ya que al proteger sólo los centros de riqueza o endemismo se dejaría de lado una alta proporción de la diversidad de peces en la región. Sin embargo, los ecosistemas acuáticos están altamente transformados lo que impide proteger de forma efectiva a la ictiofauna si los sitios se establecen al azar. Por esta razón, a partir de los registros actuales y la literatura disponible se enlistan 43 sitios a lo largo del centro de México, la mayoría son considerados relativamente prístinos y se desempeñan como refugio para las especies raras y sensibles que han sido desplazadas de los ecosistemas perturbados. De esta manera la protección de estos sitios, que en algunos casos ya existe bajo un *dec0072eto* legal, no solo garantizaría mantener la alta riqueza y endemismo de especies de peces en ésta región, también maximizaría el número de linajes o historias evolutivas protegidas.

Palabras clave: centro de México, peces dulceacuícolas, diversidad filogenética, patrones de diversidad beta, conservación

ABSTRACT

The central region of Mexico, in relation to freshwater fishes, is characterized by a high species richness and a high percentage of endemism, which has been defined as the most important hotspot at the national level. On the other hand, it is also considered one of the most populated and deteriorated areas due to anthropogenic activities, making it necessary to implement conservation strategies that safeguard this diversity. In order to identify the areas of high richness and endemism in the central Mexico, local variation patterns and regional differences were evaluated, applying two criteria: taxonomic and phylogenetic. Historical records were collected for 91 species, 11 families and 33 genera, in 426 localities arranged in 22 biogeographic regions used as study units. In addition, the phylogenetic relationships of 89.01% of ichthyofauna were reconstructed from the mitochondrial gene *cyt-b*. In each area was estimated the species richness (SR), phylogenetic diversity (PD) and the phylogenetic structure of the assemblages through a null model. Likewise, the indexes of endemism were estimated: weighted taxonomic (WEI), corrected (CWEI) and phylogenetic (PE). The risk index was also evaluated according to the conservation status of the species in the IUCN red list. To evaluate the differences between regions, the values of compositional taxonomic (β_{sor}) and phylogenetic beta diversity (PhyloSor) were estimated, as well as the value of beta ratio to determine if the turnover or nestedness of species or lineages are that determines the variation observed. The results obtained for SR and PD are strongly correlated and a dispersed phylogenetic structure of the assemblages is observed in all the analyzed regions, proposing SR as a good predictor of PD for the ichthyofauna of this region. The sites where the greatest wealth of species and lineages are concentrated are Santiago, Ameca, Lower Lerma and Chapala. With respect to taxonomic and phylogenetic endemism, Ameca and the Balsas are two of the most important centers of endemism in this region. At the regional level, high values of dissimilarity between regions for $\beta_{SOR} = 0.92$ and $PhyloSor_M = 0.75$ were observed in the multi-site analyzes. These differences are determined by the turnover component for species ($\beta_{ratio} = 0.05$) and lineages ($PhyloSor_{ratio} = 0.22$). The dissimilarity associated with the replacement component suggests that the 22 biogeographic regions evaluated are potential candidates as areas of high conservation priority, because protect only the center of richness or endemism forged could to omit a high proportion of the diversity of fishes. However, aquatic ecosystems are highly transformed which prevents effective protection of ichthyofauna if sites are established at random. For this reason, based on the current records and available literature, we listed 43 sites throughout central Mexico, most of which are considered relatively pristine and serve as a refuge for rare and sensitive species that have been displaced from ecosystems disturbed. In this way, the protection of these sites, which in some cases already exists under a legal decree, would not only guarantee to maintain the high richness and endemism of fishes in this region, would also maximize the number of protected lineages or evolutionary histories.

Keywords: central Mexico, freshwater fishes, phylogenetic diversity, beta diversity patterns, conservation

I. INTRODUCCIÓN

1.1 La conservación de la biodiversidad

La palabra diversidad hace referencia a la abundancia de diferentes objetos, así como a la variación, variedad o diferencias en las características de algún conjunto de elementos (RAE, 2014). La diversidad biológica o biodiversidad se puede puntualizar como la medida del número, variación y variabilidad de los organismos vivos. Incluyendo la diversidad dentro de las especies, entre especies y entre ecosistemas. De esta manera la biodiversidad se puede clasificar en tres niveles 1) la diversidad genética, 2) la diversidad de organismos y 3) la diversidad de ecosistemas (Gaston y Spicer, 2004). Además en algunas ocasiones se toma en cuenta la interacción con los componentes abióticos; las características de los paisajes, los sistemas hidrológicos y el clima (Swingland, 2001).

La diversidad de organismos engloba la jerarquía taxonómica y sus componentes, desde individuos, especies y hasta niveles taxonómicos superiores (Gaston y Spicer, 2004). A nivel de especies se estima que alrededor del 90% de esta diversidad no ha sido descrita (Mora *et al.*, 2011), mientras que la tasa de extinción se ha elevado hasta mil veces (Pimm *et al.*, 2014). Por lo cual una gran porción de la diversidad de especies se encuentra en riesgo de desaparecer sin ser descritas, incluso en grupos como mamíferos y aves (Less y Pimm, 2014).

Debido a lo anterior, uno de los principales retos es preservar la variación de los organismos vivos. Se sugiere que la forma más efectiva es mantener las poblaciones nativas en sus hábitats originales, por lo que se requiere la creación de reservas naturales que protejan a las especies y sus hábitats (Rodrigues y Gaston, 2002).

A nivel global una de las estrategias para establecer las áreas de conservación es la identificación de sitios de alta riqueza y endemismo de especies, definidos como hotspot de biodiversidad (Gotelli y Colwell, 2001; Myers *et al.*, 2000). Donde la riqueza está determinada como el número de especies (SR) en una región o comunidad. Bajo este supuesto, al establecer un área de protección en un hotspot, estaríamos conservando un mayor número de especies al menor costo (Myers *et al.*, 2000).

Sin embargo estas estrategias resultan insuficientes para delimitar un área de protección, ya que en la mayoría de los casos no se toma en cuenta la estabilidad climática de la zona, los procesos históricos que han estructurado las comunidades, la capacidad de resiliencia de las especies y su historia evolutiva, aspectos de suma importancia en un escenario a futuro (Fleishman *et al.*, 2006).

Una de las desventajas de solo evaluar la riqueza de especies, es que se asume que cada una de las especies analizadas en la comunidad tienen el mismo valor de conservación, riesgo de extinción, rareza, funcionalidad y relaciones filogenéticas (Vane-Wright *et al.*, 1991; Gotelli y Colwell, 2001), por lo que todas estas tienen un valor de conservación similar y son igualmente importantes de preservar (Crozier, 1997).

Por otro lado, considerando que la diversidad actual es producto de los procesos evolutivos, se ha propuesto tomar en cuenta las diferencias filogenéticas de las especies, como una medida complementaria que aporta información sobre la historia evolutiva de las especies y su valor de conservación. Así se podría promover la continuidad del potencial evolutivo contenido en las especies y se elimina el sesgo de basar las estrategias de conservación exclusivamente en el número de especies presentes (Soul, 1985; Crozier, 1997; Faith *et al.*, 2004) (**Figura 1**). A partir de este principio, se han desarrollado métodos que nos ayudan a calcular esta diferencia, incorporando el uso de árboles filogenéticos, donde se muestra la jerarquía taxonómica del conjunto de especies analizado (Vane-Wright *et al.*, 1991; Crozier, 1997).

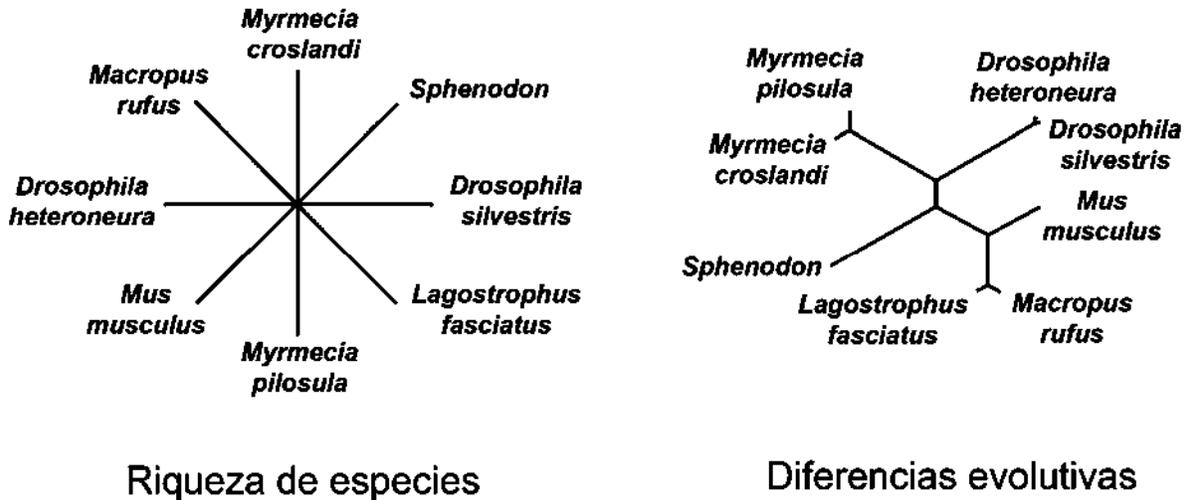


Figura 1. Dos puntos de vista de un conjunto de especies, a la izquierda las especies tienen el mismo valor de conservación, mientras que a la derecha se toman en cuenta las diferencias evolutivas. El conjunto representado consta de especies: genéticamente muy similares y de interés científico; *Drosophila silvestris* y *D. heteroneura*, los tuatara una especie de un grupo extremadamente divergente; *Sphenodon*, dos especies de hormigas con uno de los números cromosómicos más reducidos; *Myrmecia*, dos especies de canguros macropodos (*Macropus rufus* y *Lagostrophus fasciatus*) y el ratón común (*Mus musculus*). Figura y ejemplo tomados de Crozier (1997).

Desde este punto de vista las especies pasan de ser números a tener un valor único en el árbol de la vida. Así, la pérdida de una especie de un linaje antiguo y único no es equivalente a la de un linaje numeroso y de origen reciente (Brooks *et al.*, 1992, Faith y Baker, 2006, Winter *et al.*, 2013).

1.2 La diversidad filogenética; de sitios a regiones

El índice de diversidad filogenética (PD) de Faith (1992) utiliza las longitudes de ramas como medida para representar las relaciones filogenéticas entre los taxa, siendo ésta una medida ampliamente utilizada para calcular el número de historias evolutivas incluidas en un conjunto de especies que co-ocurren en un sitio.

La diversidad filogenética (PD por sus iniciales en inglés) se evalúa a partir de reconstrucciones filogenéticas, desde poblaciones hasta niveles taxonómicos superiores; géneros, familias y órdenes, considerando que las especies que co-ocurren en una comunidad o región comparten un ancestro en común. Este nivel tiene que ver directamente

con la escala espacial y taxonómica a la que se desea realizar la estimación, y la cantidad de información genética disponible del grupo en cuestión (Eguiarte *et al.*, 1999).

Así, al considerar la historia evolutiva de las especies se toma en cuenta que los taxa se han originado por procesos como la especiación y la adaptación. De esta manera, al maximizar la conservación de la diversidad filogenética estaríamos preservando el potencial evolutivo de un mayor número de linajes y minimizando la pérdida de ramas del árbol de la vida (Faith 1992; Winter *et al.*, 2013).

Por otro lado, las diferencias entre los ensamblajes de especies de sitios distintos, pueden ser determinadas a partir de los índices de diversidad beta, permitiendo evaluar la variación en escalas regionales o a lo largo de un gradiente ambiental. Esta medida de diversidad ha sido particionada en dos componentes; el recambio y el anidamiento, los cuales representan fenómenos independientes y contrarios. El recambio es resultado del reemplazo de algunas especies por otras en un ensamblaje. Mientras que el anidamiento es resultado de la pérdida de especies que no son reemplazadas, por lo cual ostenta un patrón caracterizado por encontrar sitios que representan subconjuntos de menor riqueza de especies, compartiendo especies con los sitios más ricos (Baselga, 2010).

El objetivo de incluir esta medida en los planes de conservación es evaluar los patrones de variación de la diversidad a nivel regional, adicionando estos datos en el diseño de áreas de protección. Desde esta perspectiva se sugiere que dependiendo que fenómeno determina la variación en un área se propone una estrategia de conservación distinta. Es decir, si el recambio de especies en una escala espacial es alto, se propone la creación de múltiples áreas a lo largo del espacio para cubrir exitosamente esta variación. En cambio si el anidamiento de especies es alto, entendido como la ganancia o pérdida de especies en un sitio, se recomienda enfocar los esfuerzos a áreas de alta diversidad (Baselga, 2010; Socolar *et al.*, 2016). Asimismo la incorporación de datos filogenéticos para evaluar la disimilitud de los ensamblajes nos permite establecer una relación entre la variación espacial presente en la composición de una comunidad y los mecanismos evolutivos que la influyen, como lo son la especiación y los rasgos evolutivos (Graham y Fine, 2008).

Para el estudio de la diversidad beta filogenética, se han desarrollado múltiples métodos a partir de la modificación de índices convencionales utilizados para medir la diversidad beta taxonómica, los cuales incorporan las longitudes de las ramas de las filogenias, siguiendo el principio del índice de PD referencia.

Entre ellos existe la modificación al índice de disimilitud de Sørensen, denominado PhyloSor (Bryant *et al.*, 2008). En el caso de PhyloSor, el componente de recambio es resultado del recambio de linajes en los ensamblajes, mientras que el componente de diversidad filogenética constituye el análogo del componente de anidamiento en disimilitud taxonómica, respondiendo a procesos históricos y ecológicos (Baselga, 2013).

1.3 La ictiofauna del centro de México

Los peces representan casi la mitad de los vertebrados vivos con alrededor de 32,000 especies descritas, en particular es importante destacar que aquellos que habitan en los ecosistemas dulceacuícolas representan prácticamente la mitad de la diversidad taxonómica en este grupo, con un total de 15,939 nombres válidos (Pelayo-Villamil *et al.*, 2015; Nelson *et al.*, 2016). Sin embargo, en la mayoría de los trabajos que tratan temas de diversidad global los peces no son considerados, esto es debido a deficiencias en la información disponible sobre su distribución, estatus de riesgo y taxonomía (Myers *et al.*, 2000).

La ictiofauna mexicana representa cerca del 9.8% del total a nivel mundial y está compuesta por alrededor de 2,763 especies de peces marinos, estuarinos y dulceacuícolas. En particular este último grupo representa 507 especies, de las que el 57% son endémicas (Espinosa-Pérez, 2014). Además, la riqueza y endemismos de peces se distribuye de forma desigual a lo largo de los sistemas dulceacuícolas del país, evidenciado tres centros de diversidad y endemismo en el país. El primero se ubica en la región central-sureste de México, el segundo en la parte baja de la cuenca del río Bravo y el más importante se encuentra en la denominada “Mesa Central”; incluyendo las cabeceras del río Ameca, el Sistema Lerma-Chapala-Santiago y parte de la cuenca del río Pánuco (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014a).

En la región biogeográfica de la Mesa Central, ahora denominada centro de México (*sensu* Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2009), se han registrado casi un centenar de especies de las que alrededor del 70% son endémicas (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007). La alta riqueza y endemismo se atribuyen a dos factores, el primero es el origen y evolución de la compleja y accidentada fisiografía asociada al Cinturón Volcánico Transmexicano y la historia climática regional (Moncayo *et al.*, 2001).

El segundo factor es la confluencia de dos grandes regiones biogeográficas; la neártica y la neotropical (Morrone, 2005). Estos factores, como la presencia de especies de orígenes distintos se pueden apreciar en la composición de la ictiofauna, ya que podemos encontrar especies de origen neotropical, neártico, marino y autóctono. Confluyendo un total de once familias: Atherinopsidae, Catostomidae, Characidae, Cichlidae, Cyprinidae, Gobiesocidae, Goodeidae, Ictaluridae, Petromizontidae, Poeciliidae y Mugilidae (Miller, 2009; De la Vega-Salazar, 2006; Contreras-MacBeath *et al.*, 2014b).

Sin embargo, la ictiofauna del centro de México se encuentra en riesgo como resultado de las actividades antropogénicas. El 75% de la población humana a nivel nacional se encuentra distribuida solamente en 13 cuencas hidrológicas, entre ellas el Valle de México, el río Balsas, el río Lerma-Chapala, el río Verde, Santiago y Pánuco en la región central. Además en la misma zona se agrupa el 67% de la industria y solo se dispone del 20% del agua superficial del país. Estos factores traen como resultados el deterioro de los ecosistemas acuáticos por la sobreexplotación de los recursos acuáticos. Un ejemplo de ello es el grado extremo de alteración que presentan las cuencas del lago de Cuitzeo y el río Lerma (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007; Cotler *et al.*, 2010; Dzul-Caamal *et al.*, 2012).

Además de las amenazas antropogénicas a los hábitats dulceacuícolas, los peces poseen factores de riesgo intrínsecos. Como lo son la rareza de las especies; pocas poblaciones o especies endémicas, habitar en pequeños manantiales o cuencas, poblaciones pequeñas o en declive y la hibridación con las especies translocadas o exóticas (Contreras-Balderas *et al.*, 2003), además de la reducción poblacional debido a la sobrepesca en especies de interés comercial (Winmiller *et al.*, 2016).

Dado lo anterior, es necesario establecer medidas de conservación enfocadas a minimizar la pérdida de especies de peces y sus hábitats en el centro de México. El primer paso para ello es entender los patrones de diversidad espacial evaluando medidas de diversidad tradicional; riqueza, endemismo y disimilitud taxonómica, e incluyendo las medidas análogas que involucran datos filogenéticos. Además de recopilar la información sobre el estatus de riesgo de las especies, permitiendo de manera integral identificar los sitios que salvaguarden la mayor cantidad y representatividad de la variedad de especies de peces en el centro de México.

II. OBJETIVO GENERAL

- Analizar los patrones de diversidad, taxonómica y filogenética de los peces del centro de México para identificar áreas de alta riqueza y endemismo.

III. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Reconstruir las relaciones filogenéticas de las especies de peces del centro de México.
- Obtener la riqueza de especies y la diversidad filogenética en cada región biogeográfica.
- Estimar el índice de endemismo taxonómico y filogenético en cada área.
- Evaluar el estado de riesgo de las especies en las regiones.
- Comparar los patrones de diversidad beta composicional, taxonómica y filogenética.
- Identificar áreas de alta diversidad y endemismo, comparando los patrones de diversidad taxonómica y filogenética.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

4.1.1 El centro de México

La región biogeográfica del centro de México (*sensu* Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007) abarca una región geográfica amplia, con altitudes por encima de los 1,800 m s.n.m., incluyendo la cuenca hidrológica del Lerma-Chapala-Santiago. Esta zona cubre en mayor proporción la provincia fisiográfica del Cinturón Volcánico Transmexicano (*sensu* Morrone, 2001; 2007; 2014), así como algunas secciones del Altiplano mexicano, Balsas, Sierra Madre Oriental y Occidental abarcando en mayor proporción la denominada “Mesa Central” (West, 1964). Es una región amplia, delimitada por la distribución de la ictiofauna propia del centro de México. En el presente estudio se utilizó la modificación de Pedraza-Marrón (2011) a la regionalización biogeográfica originalmente propuesta por Domínguez-Domínguez *et al.*, (2006) para el centro de México. En dicha regionalización, las áreas fueron delimitadas cuidadosamente considerando la distribución y endemismos de las especies de peces de la subfamilia Goodeinae, así como los límites de las cuencas hidrológicas y las curvas de nivel (Pedraza-Marrón, 2011).

De acuerdo a la regionalización biogeográfica propuesta (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006) se incluyen dieciocho regiones discretas. Posteriormente Pedraza-Marrón (2011) realizó una modificación a esta regionalización e incluyó cuatro nuevas áreas, sumando un total de 23 regiones para el centro de México. En el presente estudio se incluyeron 22 de las 23 regiones, excluyendo únicamente a la región de Mezquital. Catorce áreas se utilizaron como originalmente fueron propuestas, entre ellas: Alto Lerma, Bajo Lerma, Chapala, Cotija, Cuitzeo, Etzatlán-San Marcos, Magdalena, Medio Lerma, Pátzcuaro, Sayula, Valle de México, Zacapu, Zempoala y Zirahuén. El resto de las regiones; Ameca, Armería-Ayuquila, Balsas, Coahuayana-Tamazula, Compostela, Pánuco, Purificación-Marabasco y Santiago fueron modificados. Para redefinir los límites de las regiones se utilizaron tres aspectos: 1) curvas de nivel >1,800 m s.n.m. de la capa de hipsométrica nacional de INEGI (1990), 2) los límites de las sub-cuencas hidrológicas 1:1,000,000 de CONABIO (1998) y 3) los registros históricos de la ictiofauna del centro de México que han sido recopilados en el presente estudio (**Figura 2**).

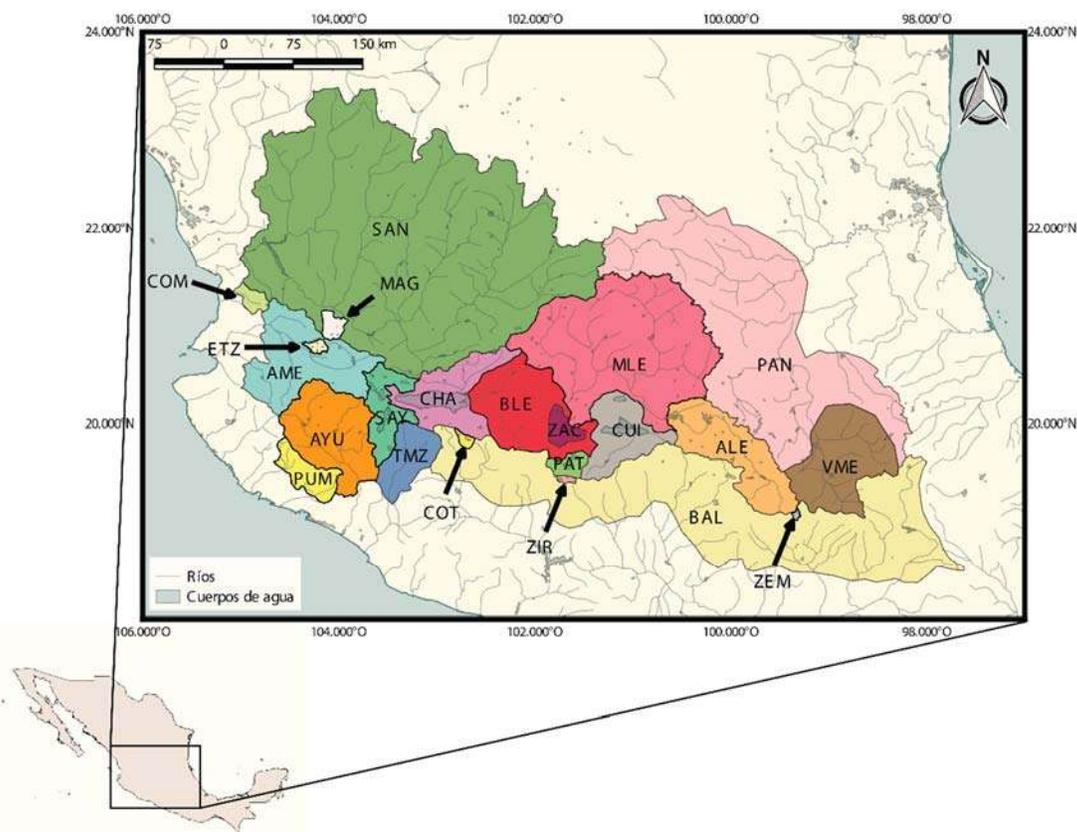


Figura 2. Modificación realizada en el presente estudio a la regionalización biogeográfica del centro de México propuesta por Pedraza-Marrón (2011). Se presentan un total de 22 regiones discretas, SAN= Santiago, COM= Compostela, AME= Ameca, PUM= Purificación-Marabasco, MAG= Magdalena, ETZ= Etzatlán-San Marcos, AYU= Ayuquila-Armería, SAY= Sayula, CHA= Chapala, TMZ= Tamazula-Coahuayana, COT= Cotija, BLE= Bajo Lerma, ZAC= Zacapu, PAT= Pátzcuaro, ZIR= Zirahuén, MLE= Medio Lerma, CUI= Cuitzeo, PAN= Pánuco, ALE= Alto Lerma, VME= Valle de México, ZEM= Zempoala y BAL= Balsas.

4.2 Bases de datos y muestreo

Para obtener la distribución regional de cada una de las especies de peces que habitan en el centro México se tomó como referencia lo reportado por Miller (2009). Posteriormente se revisó y actualizó la base de datos de registros históricos compilada por Pedraza-Marrón (2011). Esta base de datos contiene los registros de las fichas de campo de tres investigadores: Dr. John Lyons, Dr. Norman Mercado Silva y el Dr. Mathew Helmus, así como la base de datos de dos colecciones ictiológicas: la de la Universidad de Michigan y

la de la Colección de Peces de la Universidad Michoacana (CPUM). Posteriormente fueron añadidos los nuevos registros de la CPUM obtenidos durante el periodo 2009-2015.

Se reviso la disponibilidad de muestras de tejido, de 91 especies, en las bases de datos de la Colecciones de tejido de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (CTUM) y el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN), CSIC. Se identificaron las especies o poblaciones no disponibles, a partir de lo cual se planearon y realizaron nueve muestreos entre septiembre de 2014 y diciembre de 2015; (1) Bajo Lerma (septiembre 2014), (2) Cotija, Ameca y Chapala (noviembre 2014), (3) Pátzcuaro (mayo 2015), (5) Ameca, Etzatlán y Magdalena (mayo 2015), (6) río Santiago y Chapala (Agosto 2015), (7) Cuitzeo y alto Balsas (septiembre 2015), (8) Alto Lerma (octubre 2015) y (9) Cuitzeo (diciembre de 2015).

Para sistemas lénticos (lagos, lagunas o manantiales) se usaron chinchorros y redes de cuchara principalmente. En el caso de sistemas lóticos (ríos o arroyos) se utilizó un equipo de electropesca. Una vez colectados los peces se procedió a cortar la aleta pectoral derecha, caudal o pélvica. Estas fueron preservadas en criotubos de dos mililitros con alcohol grado analítico, y almacenados en una ultracongelador a -76°C . Algunos organismos fueron preservados en formalina al 10% o 5% y depositados en la Colección de Peces de la Universidad Michoacana, esto con el fin de poder corroborar la identificación taxonómica de las especies en laboratorio.

4.3 Obtención de ADN total y amplificación del gen Citocromo b

Para la obtención del ADN total de cada organismo se utilizaron dos métodos de extracción estandarizados. En ambos casos se tomó aproximadamente 2 mm^2 de tejido proveniente de la aleta pectoral o musculo, el cual fue sometido a digestión en una solución amortiguadora y proteinasa K. Posteriormente, en algunos casos se siguió el protocolo estándar de extracción de ADN de fenol/cloroformo de Sambrook y colaboradores (1989) y en otras ocasiones se utilizó el kit comercial DNeasy® Blood and Tissue (QIAGEN).

Se amplificó el gen mitocondrial Citocromo *b* (*cyt-b*) utilizando el método automático de reacción en cadena de la polimerasa (PCR), se usaron cebadores universales para

amplificar en la mayoría de las especies y únicamente cebadores específicos para la especie *Tetrapleurodon geminis* Álvarez, 1964 (Tabla 1).

Se realizaron reacciones con un volumen total de 12 µl, bajo las siguientes concentraciones finales 0.4 µM de cada cebador, 0.2 mM de cada dNTP, 1.5 mM de MgCl₂, y 1U de Taq DNA polimerasa (Invitrogen). El proceso de amplificación se llevó a cabo bajo el siguiente programa automático de PCR: cuatro minutos de desnaturalización inicial y reactivación de la Taq polimerasa a 94 °C, seguido de 35 ciclos de 30 segundos de desnaturalización a 94 °C, 30 segundos de alineamiento a 43-58 °C, y un minuto de extensión a 72 °C. Finalmente un ciclo de extensión final a 72 °C durante siete minutos. Los productos de PCR fueron sometidos a electroforesis en gel de agarosa al 1.5% teñido con SYBR® Safe (Invitrogen) y visualizados a través de luz UV. Los fragmentos amplificados fueron enviados al servicio de secuenciación htSEQ (High-Throughput Sequencing of Washington University) y Macrogen Inc. (Holanda y Korea).

Tabla 1. Cebadores utilizados para obtener el gen mitocondrial *cyt-b* en las distintas familias y/o géneros de la ictiofauna del centro de México.

| CEBADOR | SECUENCIA | FAMILIA | REFERENCIA |
|-------------------------------|--|--|---------------------------------|
| GLuDG.L (forward) | 5' TGACT TGAAR AACCA YCGTTG 3' | Goodeidae, Ictaluridae, Poeciliidae, | Palumbi, 1996 y |
| H16460 (reverse) | 5' CGAYC TTCGG ATTAA CAAGA CCG 3' | Atherinopsidae y Cyprinidae | Perdices <i>et al.</i> , 2002 |
| LA (forward) | 5' GTG ACT TGA AAA ACC ACC GTT G 3' | <i>Allotoca</i> , <i>Skiffia</i> y | Dowling <i>et al.</i> , 2002 |
| HA (reverse) | 5' CAA CGA TCT CCG GTT TAC AAG AC 3' | <i>Allodontichthys</i> | |
| Cytb494L (forward) | 5' AGC CTT CTC TTC AGT TAT ACA CAT TTG TCG 3' | <i>Tetrapleurodon</i> | Lang, <i>et al.</i> , 2009 |
| Phe1612H (reverse) | 5' CTT CAG TGC TCT GCT TTA ATG 3' | | |

4.4 Análisis filogenéticos

Para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de las especies que constituyen la ictiofauna del centro de México se recurrió al uso del gen mitocondrial *cyt-b*. Se obtuvieron secuencias y además se incorporaron otras provenientes de la base de datos de GenBank. Se consideró el rango de distribución de cada especie y se incluyó un individuo por cada región biogeográfica con la finalidad de cubrir la variación genética dentro de cada especie. En el caso de no contar con datos genéticos de la especie en todas las regiones del centro de México en las que ha sido registrada, se asumió la identidad filogenética de las poblaciones en las regiones donde no se dispone de secuencias de *cyt-b*, asumiendo la identidad filogenética de las región más próxima geográficamente. Una vez ya compilados los datos disponibles, se realizó un alineamiento manual de las secuencias utilizando el software MEGA v6 (Tamura *et al.*, 2013).

Posteriormente se obtuvo el modelo evolutivo de sustitución de bases que mejor se ajustó a la matriz de secuencias utilizando el programa JModelTest v2.2.1 (Darriba *et al.*, 2012) a través del criterio de Información de Akaike.

Para la reconstrucción filogenética se utilizaron los parámetros indicados para el modelo de sustitución que mejor se ajustó a la matriz de secuencias. Se obtuvo un árbol filogenético usando del método de inferencia bayesiana con el software MrBayes v3.1.2 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001), mediante dos simulaciones, cuatro cadenas de Markov y 15 millones de generaciones muestreando cada 500 árboles. Se corroboró la convergencia de las cadenas de Markov y que los valores de ESS (Tamaños efectivos muestrales) fueran >200 para los priors en Tracer v1.5 (Rambaut y Drummond, 2009a). El archivo final presenta 30.000 árboles reales, de los que fueron descartados el 10% (burnin) para la construcción de una topología consenso de mayoría (50%). El árbol filogenético obtenido se visualizó con ayuda de FigTree v1.3.1 (Rambaut y Drummond, 2009b).

4.5 Medidas de diversidad

Una vez obtenido los registros históricos de las especies en las localidades, se construyeron dos matrices binarias de presencia-ausencia (PAM) para las regiones. La primera denominada **especies por regiones**, de 22 filas por 91 columnas, las columnas representa las especies y las filas las regiones biogeográficas.

Para la construcción de la segunda PAM denominada **individuos por regiones**, se tomó como primer criterio el número de terminales incluidas en el árbol filogenético. Incluyendo solamente las especies con datos genéticos. Esta matriz tiene un extensión de 22 filas x 198 columnas. Las filas, al igual que en la primera matriz, representan las áreas biogeográficas y las columnas las terminales del árbol filogenético.

4.5.1 Riqueza de especies y diversidad filogenética

La riqueza de especies (SR por sus iniciales en inglés) en cada región se obtuvo al sumar los valores de las columnas en la matriz **especies por regiones**.

Para obtener el valor de diversidad filogenética se utilizó el índice de Faith. Este índice está definido como la longitud mínima de las ramas filogenéticas requeridas para abarcar un conjunto de taxa en una comunidad específica en un árbol filogenético (Faith, 1992) (**Figura 3**). Para estimar los valores de PD en cada región biogeográfica se utilizó la matriz de **individuos por regiones**, así como el árbol filogenético obtenido a partir del marcador molecular *cyt-b* para la ictiofauna del centro de México. El índice PD fue estimado utilizando el paquete Picante v1.6-2 (Kembel *et al.*, 2010) en R Project v3.2.3 (R Core Team, 2015). Una de las características de la PD y la SR es su alta correlación positiva, si la SR aumenta la PD incrementa su valor de forma proporcional, además que el valor de PD no tiene un rango definido (Faith, 1992; Winter *et al.*, 2013).

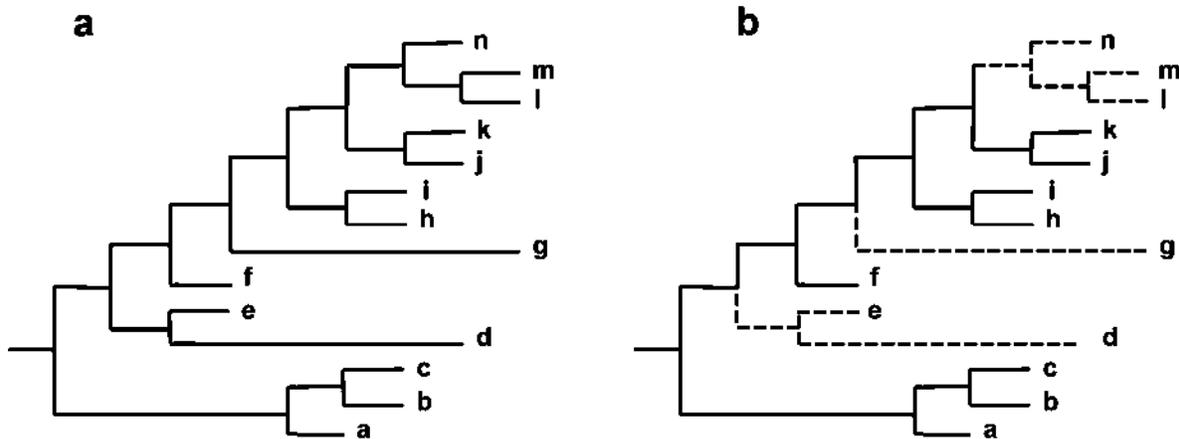


Figura 3. a) Árbol filogenético hipotético, las longitudes de las ramas son proporcionales a las relaciones de las especies a-n. b) Las líneas solidas muestran la diversidad filogenética total en una comunidad hipotética. Figura tomada y modificada de Faith y colaboradores (2004).

4.5.2 Estructura filogenética de los ensamblajes de peces en las regiones biogeográficas

Una vez obtenidos los valores de riqueza de especies y del índice de diversidad filogenética de Faith, se realizó una prueba de correlación de Pearson. Puesto que se ha documentado que la SR y PD tienden a estar correlacionados positivamente. El incremento en el número de taxa en un sitio, aumenta la probabilidad de cubrir un mayor número de linajes en un sitio o área (Chiarello *et al.*, 2015).

Además, se llevó a cabo un análisis de modelo nulo con el objetivo de probar si la distribución de las especies en las regiones con respecto a la filogenia reconstruida es aleatoria. El modelo nulo supone la distribución aleatoria de los linajes en las regiones. El análisis aplicado es similar al de Grass *et al.*, (2015). Para obtener la distribución de los valores nulos se aleatorizaron en 1,000 ocasiones las terminales del árbol filogenético, manteniendo la riqueza en cada área. Se utilizó la función `ses.pd` en el paquete `Picante` v1.6-2 para calcular los tamaños efectivos estandarizados de PD (SES, por sus siglas en ingles). Esta función utiliza la media y la desviación estándar de la distribución de los

modelos nulos para calcular los valores de SES como se muestra en la **Ecuación 1** (Leprieur *et al.*, 2012; Grass *et al.*, 2015).

Ecuación 1. Fórmula para obtener los tamaños efectivos estandarizados.

$$SES = \frac{X_{obs} - \overline{X_{null}}}{s.d. (X_{null})}$$

Donde los X_{obs} es el valor de PD, $\overline{X_{null}}$ es la media de la distribución de los valores nulos y la $s.d. (X_{null})$ representa la desviación estándar de la distribución nula. Valores de SES mayores a 1.96 indican que la PD es mayor que la esperada por la SR, mientras que valores menores a -1.96 indican valores de PD menores a los esperados de acuerdo a la SR. La desviación de los valores nulos está asociada a predicciones sobre la estructura filogenética de las especies que co-ocurren en una comunidad. Los valores positivos y superiores a 1.96 están asociados con comunidades formadas por especies no cercanamente relacionadas (filogenéticamente dispersas, en inglés “phylogenetic overdispersion”).

Por otro lado, valores negativos y menores a -1.96 están relacionados con especies cercanamente emparentadas (filogenéticamente agrupadas, en inglés “phylogenetic clustering”) (**Figura 4**) (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2004; Grass *et al.*, 2015).

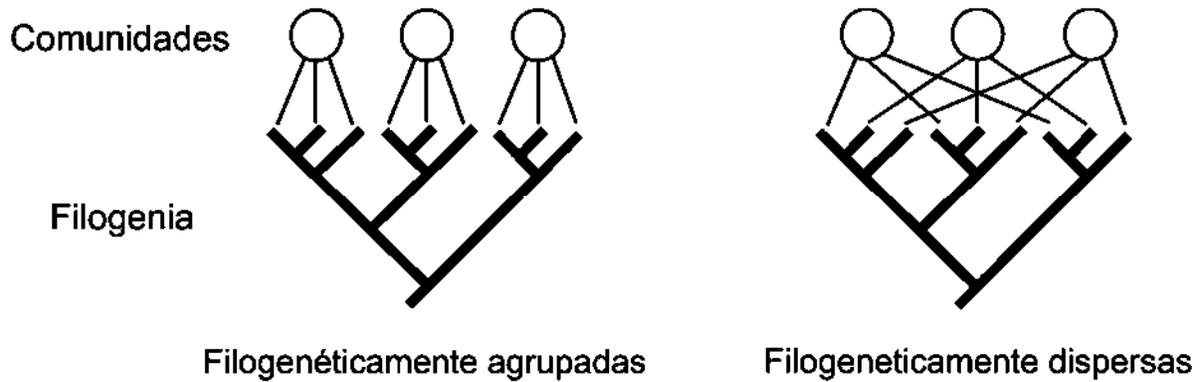


Figura 4. Estructura filogenética de las comunidades en dos escenarios. Tomado y modificado de Cavender-Bares *et al.*, (2004).

4.5.3 Patrones de diversidad beta taxonómica y filogenética

Disimilitud taxonómica

Uno de los índices más utilizados para medir la disimilitud pareada en la composición de las especies en las comunidades o sitios es el índice de Sørensen (β_{sor}). Este índice ha sido particionado en dos componentes aditivos, el recambio espacial (β_{sim}) y el anidamiento (β_{nes}). Los cuales permiten evaluar el reemplazo y/o ausencia o ganancia de especies como respuesta a los patrones de variación en la composición de los ensamblajes (Baselga, 2010). Para estimar la diversidad beta a lo largo de todo el centro de México se utilizó la medida de disimilitud multi-sitio del índice de Sørensen (β_{SOR}). Este índice, al igual que β_{sor} ha sido descompuesto en dos componentes β_{SIM} y β_{NES} (Baselga, 2010). Los componentes de los índices β_{sor} y β_{SOR} son aditivos y sus valores oscilan en un rango de 1 a 0, cuando los valores de la disimilitud total son cercanos a uno se trata de sitios que comparten una proporción baja de especies, mientras que cuando los valores se acercan a cero se trata de sitios cuya composición de especies es muy similar.

Todos los análisis estadísticos de disimilitud taxonómica se realizaron en R v3.3.1 (R Core Team, 2016) usando el paquete betapart v1.3 (Baselga *et al.*, 2013).

Disimilitud filogenética

En este caso la diversidad beta filogenética se estimó utilizando una modificación del índice de disimilitud de Sørensen. Este índice se denomina PhyloSor (Bryant *et al.*, 2008) y calcula la proporción de linajes compartidos entre dos comunidades incorporando la longitud de las ramas de los taxa de un árbol filogenético, siguiendo el principio del cálculo de la PD de Faith (1992). Al igual que en los análisis de disimilitud taxonómica, se utilizó una partición del índice PhyloSor y se obtuvieron los componentes de recambio de linajes (PhyloSor_{Turn}) y el de diversidad filogenética (PhyloSor_{PD}) al comparar por pares las regiones (Leprieur *et al.*, 2012). Asimismo, se obtuvieron los valores para la disimilitud total en la región (PhyloSor_M) y los componentes aditivos PhyloSor_{Turn-M} y PhyloSor_{PD-M}. Si el valor de PhyloSor obtenido al comparar dos comunidades es cero, estas estarán compuestas por especies similares y que comparten las mismas ramas en un árbol filogenético enraizado (Leprieur *et al.*, 2012).

Todos los análisis estadísticos de disimilitud filogenética se realizaron en R v3.3.1 (R Core Team, 2016) usando el paquete betapart v1.3 (Baselga *et al.*, 2013) y los paquetes Ape v3.4 (Paradis *et al.*, 2004).

Patrones de diversidad beta

Para conocer qué proporción de la variación geográfica observada se atribuye a cada componente de β_{SOR} . Se obtuvo la proporción de la diversidad beta total que es explicada por el componente de anidamiento (β_{ratio}) (Ecuación 2) (Dobrovolski *et al.*, 2012).

Ecuación 2. Fórmula para obtener los valores de β_{ratio} .

$$\beta_{ratio} = \frac{\beta_{NES}}{\beta_{SOR}}$$

Los valores menores a 0.5 indican que la diversidad beta está determinada por el recambio de especies, por el contrario si $\beta_{\text{ratio}} > 0.5$ el componente de anidamiento es el más importante (Dobrovolski *et al.*, 2012). De forma análoga se aplicó este índice en la disimilitud filogenética y se obtuvo la proporción entre el componente de diversidad filogenética y la diversidad beta filogenética total ($\text{Phylosor}_{\text{ratio}} = \text{PhyloSor}_{\text{PD-M}} / \text{PhyloSor}_{\text{M}}$).

De igual forma se obtuvo el valor de β_{ratio} en cada una de las comparaciones pareadas para β_{sor} y Phylosor.

Dendrogramas de disimilitud

Se construyeron dendrogramas con el objetivo de representar los valores resultantes de las comparaciones pareadas entre las regiones para ambos índices de disimilitud. Sin embargo, una de las características de las matrices de disimilitud es la presencia de una alta cantidad de ceros, unos y valores idénticos. Esta característica puede dar como resultado una topología errónea en el dendrograma.

Uno de los métodos que se implementa para evitar los sesgos producto del orden de las especies y los valores en las matrices de similitud son los métodos de re-muestreo. En este caso el método de agrupación recluster (Dapporto *et al.*, 2013) que busca evitar dicho sesgo. En un primer paso se crea un dendrograma consenso resultado de aleatorizar los sitios (o áreas) de la matriz de datos original.

En segunda instancia se estima el valor de soporte de los nodos por métodos bootstrap multiescala, aleatorizando un conjunto de especies distinto en cada escala para construir una serie de árboles. Una vez construido el árbol consenso del método bootstrap, se busca la concordancia entre éste y el árbol consenso generado en el primer paso. Los dendrogramas obtenidos son ultramétricos y muestran las relaciones de las áreas con valores de bootstrap en dos escalas de re-muestreo (X1 – X7) (Dapporto *et al.*, 2013).

Se construyeron dendrogramas para los índices β_{sim} y PhyloSor, y los componentes de recambio β_{sim} y $\text{PhyloSor}_{\text{Turn}}$. Se siguieron las recomendaciones de los autores del paquete recluster v2.8 (Dapporto *et al.*, 2013) para los índices de diversidad beta taxonómica y filogenética.

Para evaluar la relación entre el índice de disimilitud de Sørensen y su análogo PhyloSor, así como los componentes de ambos índices, recambio de especies (β_{sim}) y de linajes (PhyloSor_{TUM}), así como el componente de anidamiento (β_{nes}) y el de diversidad filogenética (PhyloSor_{PD}), se realizaron regresiones lineales para cada uno de estos pares y se obtuvieron los valores del coeficiente de correlación de Pearson (r) y de determinación (R^2).

4.5.4 Endemismo

Para la estimación del grado de endemismo en cada región, primero se eliminaron de la PAM de **especies por regiones**, las especies que no son exclusivas al centro de México. Estimamos dos tipos de índices de endemismo, esto de acuerdo a los niveles analizados. A nivel de especies se estimó el endemismo ponderado, y una corrección de este índice. Mientras que a nivel de linajes se obtuvo el endemismo filogenético ponderado.

Endemismo taxonómico

El Índice de *endemismo ponderado* (WEI) (Crisp, 2001), se calcula a través de la suma del inverso del tamaño del rango de cada taxón en el conjunto de datos. Previamente se asignó un valor de acuerdo al número de regiones biogeográficas en la que cada especie habita. De esta manera se considera que las especies pueden tener un valor máximo de uno si se encuentran en un solo sitio, si se distribuyen en dos de 0.5, y así sucesivamente. Una vez que se asignó un valor a cada especie en la matriz de presencia-ausencia los valores se sumaron para cada área (Crisp, 2001). Para corroborar que los resultados obtenidos no estuvieran sesgados por efecto de la co-ocurrencia de múltiples especies endémicas en un sitio, se estimó el índice de *endemismo ponderado corregido* (CWEI) (Crisp, 2001) el cual es resultado de dividir el valor de WEI entre el total de especies endémicas en cada sitio.

Endemismo filogenético

El índice de *endemismo filogenético* (PE) (Rosauer *et al.*, 2009), se estima a través de la suma de las ramas del árbol filogenético que sólo se encuentra en un sitio (siguiendo el principio de la PD). Al igual que el WEI, este índice toma en cuenta el rango de distribución de las ramas, en lugar de las especies. Una de las diferencias del WEI con el PE, es que este último presenta una escala de 0 a 1, asignando un valor de 1 a todo el árbol filogenético que contiene el conjunto de taxa, mientras que el valor obtenido de WEI se incrementa al igual que el inverso del rango de las especies sumadas. El PE fue estimado en el software R con ayuda de la función “*phylo.endemism.R*” (disponible en <http://davidnipperess.blogspot.com.es/2012/07/phyloendemism-r-function-for.html>).

4.6 Estatus de conservación

Se revisó en la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN-2016) el número de especies de peces dulceacuícolas del centro de México presentes en alguna categoría de amenaza y la información sobre la situación de las poblaciones de cada especie. Además, se revisó si se encontraban bajo protección de la Norma Oficial 059 de SEMARNAT publicada en 2010.

A partir de la información obtenida de la UICN-2016 se evaluó el estado de riesgo de las especies en las áreas, siguiendo la metodología propuesta por Armendáriz *et al.*, (2016). A las siete categorías de riesgo que se incluyen en la lista roja se les asignó un valor numérico: 0, datos deficientes (DD); 1, Preocupación Menor (LC); 2, Casi Amenazada (NT); 3, Vulnerable (VU); 4, En Peligro (EN); 5, En Peligro Crítico (CR); 6, Extinto en estado silvestre (EW) y Extinto (EX). Finalmente los valores obtenidos en cada región se corrigieron por el número de especies.

V. RESULTADOS

La base de datos obtenida comprende los registros de presencia (1) o ausencia histórica (0), de 11 familias, 33 géneros y 91 especies de peces en 426 localidades distintas a lo largo de las 22 regiones biogeográficas utilizadas. Las familias mejor representadas en cuanto a número de especies son: Goodeidae (36 spp.); Atherinopsidae (19 spp.) y Cyprinidae (17 spp.) (ANEXO I).

En la PAM, se puede observar que las especies que se encuentran distribuidas en mayor número de áreas son *Goodea atripinnis* Jordan, 1880 (19), *Chirostoma jordani* Woolman, 1894 (15) y *Poeciliopsis infans* (Woolman, 1894) (14). Al contrario, cuarenta especies sólo se han registrado en una región biogeográfica, esto representa el 44% de la ictiofauna evaluada.

Por otra parte, de las 91 especies incluidas en este estudio, se obtuvo la información filogenética de 82 especies (89.01%). De las especies ausentes ocho se encuentran en alguna categoría de amenaza de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT o la UICN-2016 (**Tabla 2**). Por lo que se considera que la rareza es uno de los factores que ha impedido que las especies sean recolectadas y se disponga de muestras adecuadas para los análisis moleculares.

Tabla 2. Especies no incluidas en los análisis filogenéticos.

| <i>Especies faltantes</i> | <i>Distribución</i> | <i>Categoría de amenaza</i> |
|--------------------------------|--|---|
| <i>Algansea popoche</i> | Chapala | Amenazada ¹ |
| <i>Chirostoma acuelatum</i> | Medio Lerma | |
| <i>Chirostoma bartoni</i> | La Alberca, Valle de Santiago | En peligro de extinción ¹ , Vulnerable ² |
| <i>Chirostoma charari</i> | Río de Morelia | En peligro de extinción ¹ |
| <i>Chirostoma arge</i> | Bajo Lerma, Medio Lerma, Zacapu, Río Verde | Vulnerable ² |
| <i>Evarra bustamantei</i> | Valle de México | Extinto ² |
| <i>Gobiesox fluviatilis</i> | Río Verde | Amenazada ¹ |
| <i>Sicydium multipunctatum</i> | Río Santiago | Preocupación menor ² |
| <i>Tetrapleurodon spadicea</i> | Bajo Lerma, Lago de Chapala | En peligro de extinción ¹ |

¹NOM-059-SEMARNAT-2010, ²UICN-2016

5.1 Análisis filogenéticos

El alineamiento final incluye un total de 200 secuencias parciales de 1058 pb del gen mitocondrial *cyt-b*, 198 correspondientes a 81 especies, 27 géneros y nueve familias de la ictiofauna propia del centro de México, así como de dos especies que han sido utilizadas como grupo externo para enraizar la filogenia: *Geotria australis* Gray, 1851 y *Mordacia mordax* (Richardson, 1846). En la matriz, 45 secuencias proceden de la bases de datos de Genbank (Anexo 1).

Se obtuvo el modelo evolutivo para la matriz final a través del criterio de información de Akaike, el modelo que mejor se adaptó a los datos fue TIM2+I+G (**Tabla 3**).

Tabla 3. Modelo evolutivo de sustitución y parámetros estimados para el gen parcial *cyt-b* a través del Criterio de Información de Akaike.

| Criterio | Posición | Modelo evolutivo | -lnL | Frecuencia de las bases nucleotídicas empíricas | Forma de la distribución Gamma | Proporción de sitios invariables |
|----------|----------|------------------|------------|--|--------------------------------|----------------------------------|
| AIC | 1058 pb | TIM2+I+G | 19765.7248 | A= 0.3062 C= 0.3345 G= 0.0820 T= 0.2773 | 0.6900 | 0.3690 |

-lnL= Logaritmo negativo de verisimilitud

La reconstrucción filogenética fue obtenida por inferencia bayesiana y sustenta las relaciones de las nueve familias incluidas en el análisis, con un valor de probabilidad posterior bayesiana cercano a uno (BPP>0.99). Se eliminaron los grupos externos para incluir en los análisis sólo el conjunto de especies bajo estudio. Esta filogenia presenta 147 nodos internos y 198 terminales, está enraizada e incluye las longitudes de las ramas medidas en sustituciones por sitio (**Figura 5**).

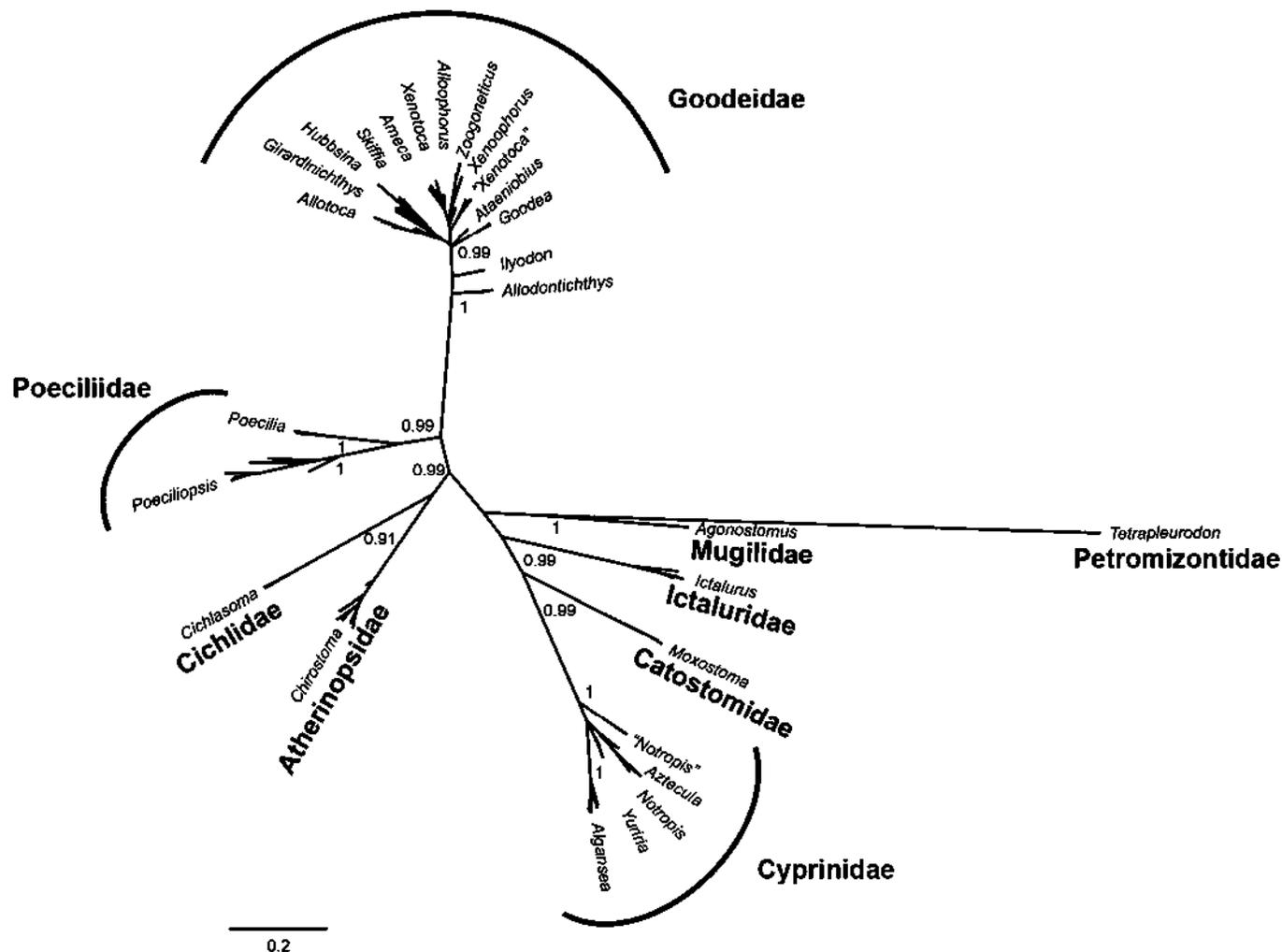


Figura 5. Árbol filogenético no enraizado obtenido por inferencia bayesiana que resumen las relaciones filogenéticas de 81 especies de peces presentes en el centro de México. En algunos nodos se muestran los valores de probabilidad posterior observados, las longitudes de las ramas están dadas en número de sustituciones por sitio.

5.2 Riqueza de especies y diversidad filogenética

Al estimar la riqueza de especies en cada región, se evidenció que las áreas con mayor valor son Chapala (CHA) y Santiago (SAN) con SR= 26, mientras que la de menor riqueza es la cuenca de Zempoala (ZEM) con solo dos especies (**Tabla 4**). El valor promedio por región biogeográfica es de 12.95 especies (Inciso a, **Figura 6**).

De igual forma se obtuvo el valor de diversidad filogenética (Faith, 1992) para cada región. El valor más alto lo obtuvo Santiago (SAN) con un valor de PD= 5.45, seguido por las regiones de Ameca, Bajo Lerma y Medio Lerma con valores de PD= 5.13 a 4.81. Similar a lo obtenido en riqueza de especies, la región con el valor más bajo fue Zempoala (PD=2.2), (inciso b, **Figura 6**).

El coeficiente de correlación de Pearson obtenido entre los valores de SR y PD muestra valores altos ($r=0.92$, $p<0.01$), corroborando la alta correlación positiva de estos dos estimadores (ANEXO II).

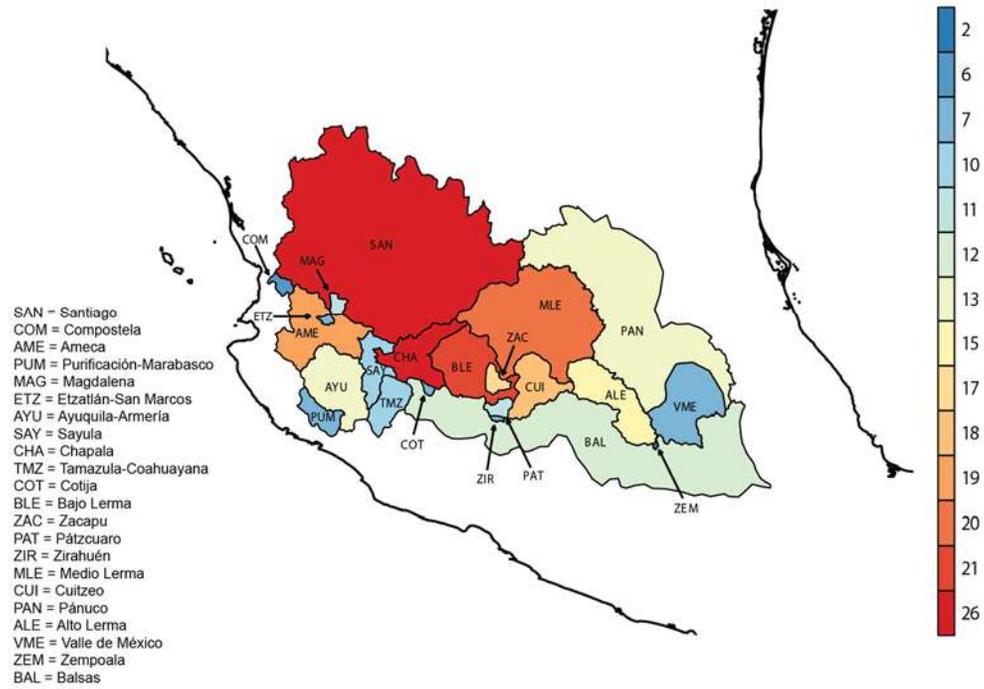
En los resultados obtenidos del modelo nulo, en 16 de las 22 regiones biogeográficas del centro de México encontramos valores de SES superiores a 1.96. Estos resultados indican que en estas áreas el valor de PD es superior al esperado por SR, y además se trata de regiones con estructura filogenética dispersa (**Tabla 4**).

Tabla 4. Valores de riqueza de especies, diversidad filogenética y SES de PD por área.

| ÁREA | SR | PD | ses.pd.z | P |
|------------------------|------------|----------------|----------|-----|
| Alto Lerma | 15 | 4.5476 | 2.2529 | *** |
| Ameca | 19 | *5.1394 | 2.6261 | *** |
| Ayuquila–Armería | 13 | 4.6150 | 3.3080 | *** |
| Balsas | 12 | 4.1555 | 2.0173 | *** |
| Bajo Lerma | *21 | *4.8940 | 2.7020 | *** |
| Chapala | *26 | 4.6075 | 1.4887 | |
| Compostela | 6 | 2.6174 | 1.3233 | |
| Cotija | 7 | 3.4602 | 3.8597 | *** |
| Cuitzeo | 18 | 4.8023 | 2.6949 | *** |
| Etzatlán-San Marcos | 7 | 3.3279 | 2.5424 | *** |
| Magdalena | 11 | 3.9970 | 2.4309 | *** |
| Medio Lerma | 20 | 4.8185 | 2.6624 | *** |
| Pánuco | 13 | 4.3301 | 2.2543 | *** |
| Pátzcuaro | 11 | 3.1536 | 0.7572 | |
| Purificación–Marabasco | 7 | 2.7540 | 0.9217 | |
| Santiago | *26 | *5.4510 | 2.9467 | *** |
| Sayula | 10 | 3.8041 | 2.3995 | *** |
| Tamazula-Coahuayana | 10 | 3.2264 | 1.3139 | |
| Valle de México | 7 | 2.9382 | 2.0321 | *** |
| Zacapu | 17 | 4.4144 | 2.2504 | *** |
| Zempoala | 2 | 2.2379 | 3.1322 | *** |
| Zirahuén | 7 | 2.4368 | 0.6014 | |

SR = Riqueza de especies, PD = Diversidad filogenética, ses.pd.z = tamaños efectivos estandarizados para PD. *En **color rojo**: representan las tres regiones con los valores más altos para cada índice. ***P-value de ses.pd.z <0.05

(a) Riqueza de especies (SR)



(b) Diversidad filogenética (PD)

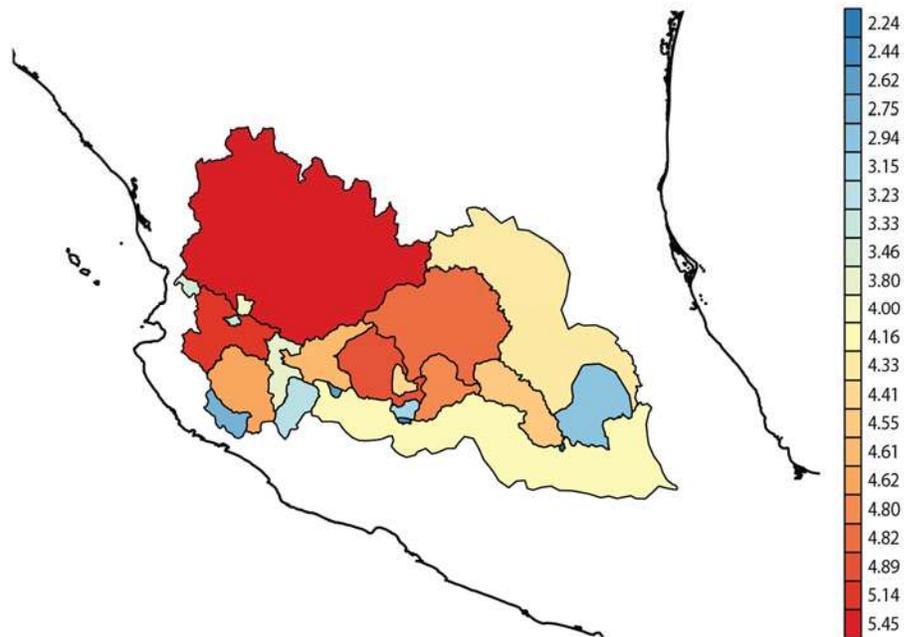


Figura 6. Mapas de riqueza taxonómica (a) y filogenética (b) de la ictiofauna de la región central de México.

5.3 Endemismo

De acuerdo a los datos recopilados en la PAM, 78 especies son endémicas a la región central de México, representando el 85.71% del total de las especies analizadas.

Se estimaron los índices de endemismo taxonómico; el índice de endemismo ponderado (WEI) y el índice corregido o promedio de endemismo taxonómico (CWEI), así como el endemismo filogenético en cada una de las regiones (**Tabla 5**).

Tabla 5. Resultados obtenidos para el índice de endemismo taxonómico (WEI), endemismo taxonómico promedio (CWEI) y filogenético (PE).

| ÁREA | WEI | CWEI | PE |
|------------------------|--------------|--------------|----------------|
| Alto Lerma | 4.33 | 0.31 | 0.4673 |
| Ameca | *7.01 | *0.47 | *0.7764 |
| Ayuquila-Armería | 2.42 | 0.30 | 0.6173 |
| Balsas | *5.60 | *0.51 | *0.6730 |
| Bajo Lerma | 4.34 | 0.22 | 0.5095 |
| Chapala | *8.65 | 0.35 | 0.3930 |
| Compostela | 0.86 | 0.22 | 0.1474 |
| Cotija | 2.08 | 0.30 | 0.3485 |
| Cuitzeo | 4.47 | 0.26 | 0.6248 |
| Etzatlán-San Marcos | 1.36 | 0.19 | 0.2161 |
| Magdalena | 2.33 | 0.23 | 0.3269 |
| Medio Lerma | 4.40 | 0.23 | 0.4693 |
| Pánuco | 4.51 | 0.38 | 0.5145 |
| Pátzcuaro | 5.02 | 0.46 | 0.2268 |
| Purificación-Marabasco | 1.25 | *0.63 | 0.4630 |
| Santiago | 4.81 | 0.24 | *0.7327 |
| Sayula | 1.34 | 0.15 | 0.2773 |
| Tamazula-Coahuayana | 3.75 | 0.42 | 0.3073 |
| Valle de México | 2.02 | 0.29 | 0.1940 |
| Zacapu | 4.59 | 0.27 | 0.4529 |
| Zempoala | 0.42 | 0.21 | 0.1340 |
| Zirahuén | 2.45 | 0.35 | 0.1728 |

*En color rojo se muestran los tres valores más altos para cada índice. Abreviaturas: WEI = Índice de endemismo ponderado, CWEI = Índice de endemismo ponderado corregido, PE = Índice de endemismo filogenético ponderado

De acuerdo con los valores obtenidos de PE, las áreas que albergan un mayor número de endemismos son Ameca, Santiago y Balsas en la región central de México (**Figura 7**). Tomando en cuenta los valores observados para el índice WEI, se observa que el mayor número de especies endémicas se ubica en las regiones Chapala, Ameca y Balsas (**Figura 8**). Al comparar los valores para ambos índices (PE y WEI), podemos observar que áreas que presentan un alto número de especies exclusivas, como Chapala, no necesariamente ostentan un alto número de linajes.

Por otra parte al eliminar la correlación con la riqueza de especies en los valores de WEI, se observa en los patrones de endemismo taxonómico promedio (CWEI) que las áreas con mayor número de especies restringidas son Purificación-Marabasco, Balsas y Ameca (**Figura 8**).

(a) Endemismo filogenético (PE)

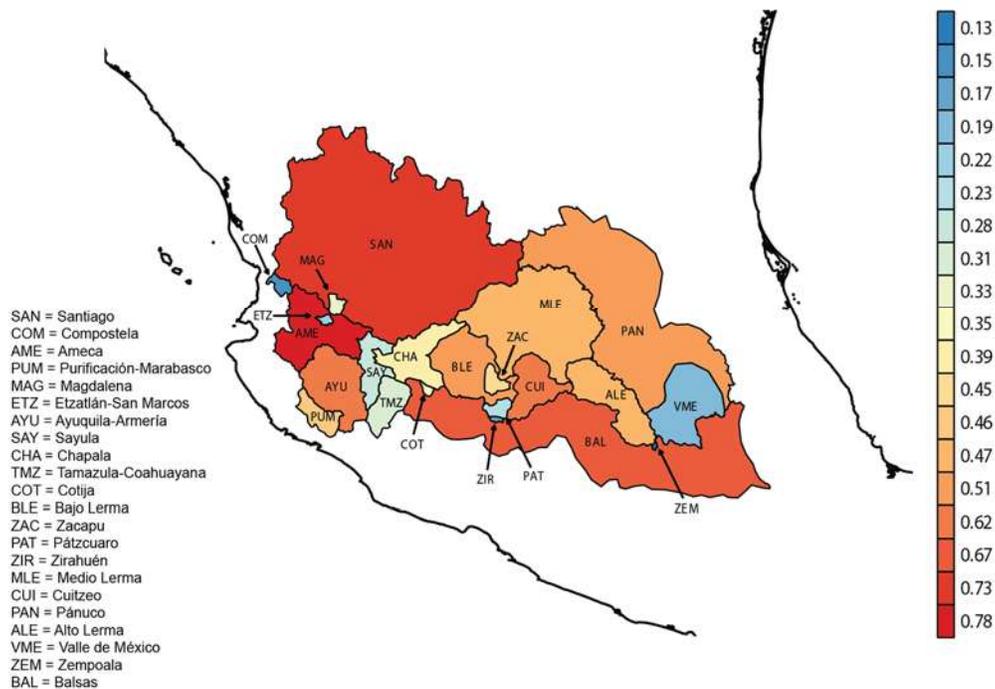
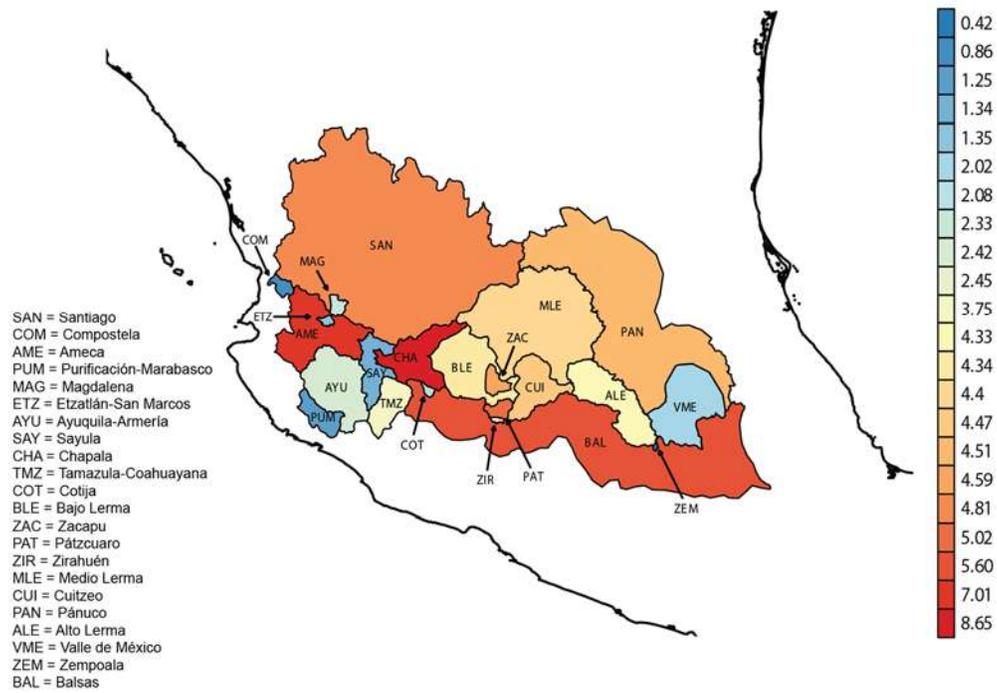


Figura 7. Valores de endemismo filogenético (PE) obtenido para cada una de las 22 regiones evaluadas, se observa que el área con el valor más alto es Ameca (AME) y por el contrario Compostela (COM) es la de menor valor.

(a) Endemismo taxonómico (WEI)



(b) Endemismo taxonómico promedio (CWEI)

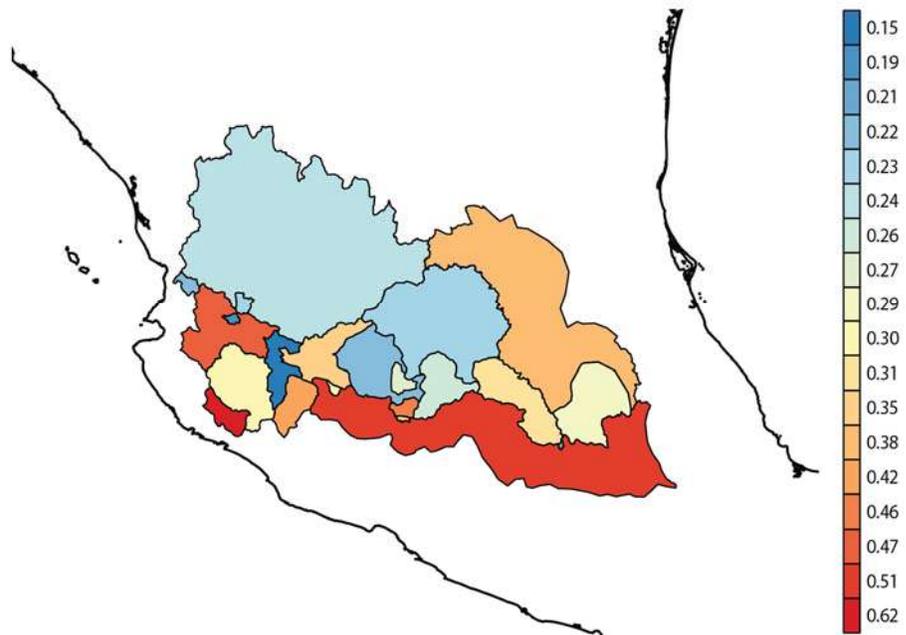


Figura 8. Mapas donde se muestra los valores de endemismo taxonómico de la ictiofauna del centro de México; (a) endemismo taxonómico ponderado, WEI y (b) endemismo taxonómico ponderado corregido o promedio, CWEI.

Al considerar ambos criterios, taxonómico (CWEI) y filogenético (PE), Ameca y el Balsas son las regiones más importantes a nivel de endemismo para la ictiofauna del centro de México. Ya que en los tres índices el valor de endemismo obtenido es alto.

Adicionalmente, se cuantificaron el número de especies restringidas en cada área; en la **Figura 9** podemos observar que Ameca es la región con el mayor número de especies no compartidas con cinco especies, y consecutivamente Santiago y Chapala con cuatro. Estos resultados coinciden con altos valores observados de WEI en dichas áreas.



Figura 9. Riqueza de especies en cada región biogeográfica, además se indican las especies no compartidas con otras áreas.

5.4 Diversidad beta taxonómica y filogenética

En las pruebas de correlación de disimilitud taxonómica y filogenética total, y entre cada uno de los componentes análogos, se encontraron relaciones positivas. Valores medios en las pruebas de correlación entre PhyloSor y β_{sor} ($r=0.76$, $p<0.01$) (ANEXO I). De modo similar los componentes de recambio de especies y linajes (ANEXO I) también presentan valores medios ($r=0.66$, $p<0.01$). En cambio al correlacionar el componente de anidamiento contra el de diversidad filogenética, se muestra una correlación positiva pero baja ($r=0.49$, $p<0.01$) (ANEXO II).

5.4.1 Patrones de diversidad beta

Diversidad beta multi-sitio

Los valores de disimilitud taxonómica a nivel regional son altos ($\beta_{SOR}=0.92$). Esta alta variación es principalmente explicada por el componente de recambio de especies entre las regiones ($\beta_{ratio}=0.05$). Es decir, la diversidad entre los sitios es producto de la pérdida de especies que son reemplazadas por otras (Dobrovolski *et al.*, 2012) (**Figura 10**).

Análogamente, el valor medio de disimilitud filogenética ($PhyloSor_M=0.75$) también está asociado principalmente al recambio de linajes ($PhyloSor_{ratio}=0.22$) entre las regiones, lo que produce las diferencias filogenéticas a nivel regional. No obstante, en este caso el componente de diversidad filogenética ($PhyloSor_{PD-M}=0.16$) contribuye de forma significativa a la variación (**Figura 10**).

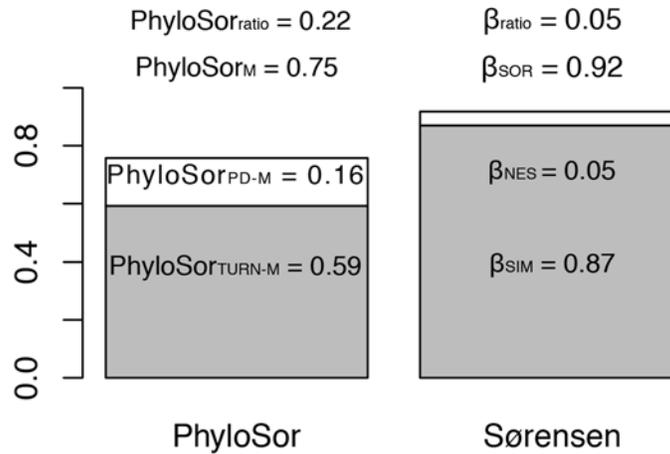


Figura 10. Valores multi-sitio obtenidos para los componentes de diversidad beta filogenética (PhyloSor); diversidad filogenética (PhyloSor_{PD-M}) y anidamiento de linajes (PhyloSor_{TURN-M}). Se muestran los valores de los componentes de diversidad beta taxonómica (Sørensen); anidamiento (β_{NES}) y recambio de especies (β_{SIM}).

Diversidad beta pareada

Se obtuvieron los valores de beta ratio en cada una de las 231 comparaciones pareadas realizadas para la diversidad beta taxonómica (β_{ratio}) y filogenética (PhyloSor_{ratio}). En el caso de β_{ratio} la mayoría de las comparaciones presentan valores menores a 0.5, por lo que las diferencias entre estos pares son resultado del recambio de especies y existen un número pequeño de pares donde las diferencias son resultado del anidamiento de especies (inciso a, **Figura 11**). En cambio en el caso de PhyloSor_{ratio} las diferencias en las comparaciones por pares están dadas por ambos componentes, diversidad filogenética y recambio de linajes (inciso b, **Figura 11**).

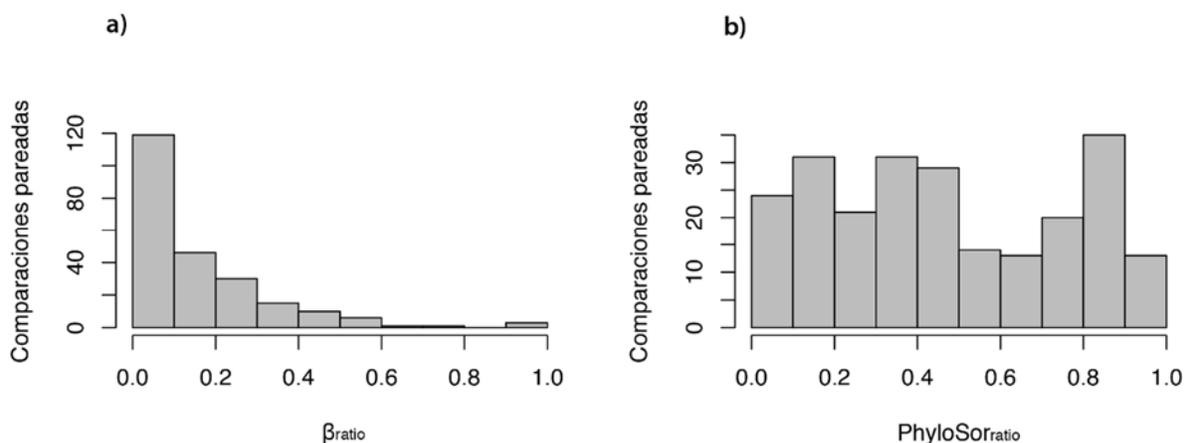


Figura 11. Valores de β_{ratio} y $\text{PhyloSor}_{\text{ratio}}$ obtenido para las comparaciones pareadas. a) Diversidad beta taxonómica, b) Diversidad beta filogenética.

5.4.2 Dendrogramas de similitud

A *posteriori*, al observar que el componente de recambio era el que en mayor proporción explicaba las diferencias entre regiones a través de PhyloSor y β_{SOR} , se eligió solamente mostrar los dendrogramas de similitud para los componentes β_{sim} (**Figura 12**) y $\text{PhyloSor}_{\text{TURN}}$ (**Figura 13**).

Disimilitud taxonómica

En el dendrograma de similitud taxonómica para el componente de recambio (**Figura 12**) se observan cinco grupos con valores de soporte de bootstrap superiores a 95; (1) los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén difiriendo solamente en el 30% de las especies, Pátzcuaro posee a las endémicas *Algansea lacustris* Steindachner, 1895, *C. patzcuaro* Meek, 1902 y *Allotoca diazi* (Meek, 1902), esta última es reemplazada por *A. meeki* (Álvarez, 1959) en Zirahuén. (2) La cuenca del río Santiago y los drenajes costeros de la región Compostela compartiendo las especies *C. humboldtianum* (Valenciennes, 1835), *G. atripinnis* y *Xenotoca eiseni* (Rutter, 1986). (3) Las cuencas del occidente Purificación-Marabasco, Ayuquila-Amería y el Tamazula-Coahuayana con hasta el 50% de similitud en las comparaciones

pareadas, las especies registradas en las tres regiones son *Ilyodon furcoides* (Jordan & Gilbert, 1882) y *Poecilia butleri* Jordan, 1889.

(4) Ameca y las cuencas endorreicas Etzatlán-San Marcos y Magdalena con hasta 60% de similitud ictiofaunística, incluyendo a las ampliamente distribuidas *G. atripinnis* y *P. infans*, así como *X. melanosoma* Fitzsimons, 1972 y la endémica *X. doadroi* Domínguez-Domínguez, Bernal-Zuñiga y Piller, 2016. Y finalmente (5) el Valle de México, Alto Lerma, Zempoala y Medio Lerma compartiendo hasta el 45% de las especies, es impórtate resaltar que Zempoala comparte todas las especies con el Alto Lerma, *Girardinichthys multiradiatus* (Meek, 1904) y *Aztecula sallaei* (Günther, 1868).

En referencia a las regiones de mayor riqueza de especies, Chapala y el Bajo Lerma son más similares entre sí que a Santiago, las primeras dos comparten hasta el 80% de la ictiofauna, difiriendo principalmente en cuatro especies del genero *Chirostoma* endémicas a Chapala. Mientras que Santiago es más parecido en composición de especies a Compostela.

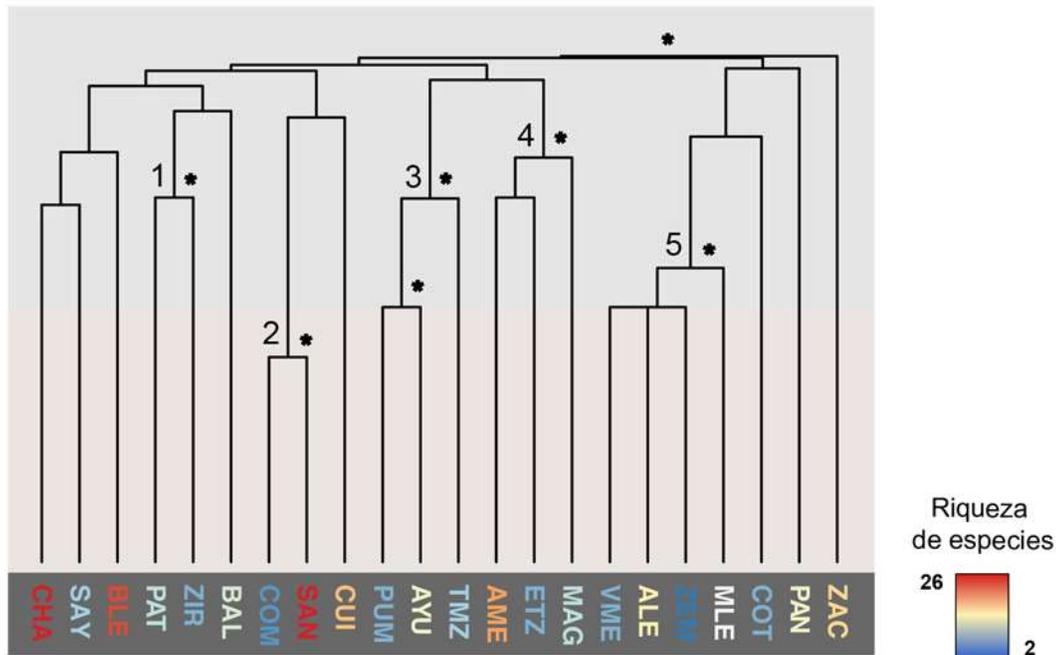


Figura 12. Dendrograma de similitud del componente de recambio de especies (β_{sim}). El color dispuesto en el nombre de las áreas muestra el valor de SR obtenido. *Valores de bootstrap superiores a 95.

Disimilitud filogenética

En el dendrograma de áreas obtenido a través de los valores de $\text{PhyloSor}_{\text{TURN}}$ todos los nodos presentan valores de bootstrap superiores a 95 (**Figura 13**). Al igual que en el dendrograma de β_{sim} los cinco grupos observados se sustentan en el de $\text{PhyloSor}_{\text{TURN}}$, con ciertas diferencias en el grupo (5), donde el Medio Lerma se encuentra asociado a Zacapu y no al Valle de México, Alto Lerma y Zempoala. Las áreas que conforman los cinco grupos comparten del 60 al 90% de los linajes filogenéticos.

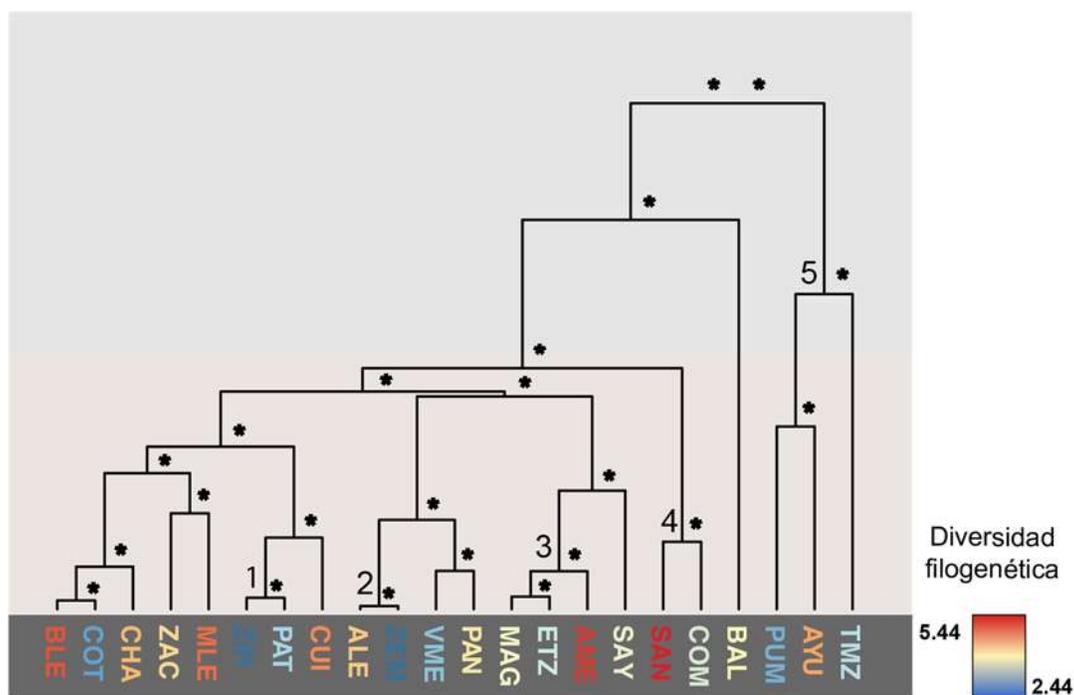


Figura 13. Dendrograma de similitud del componente de recambio de linajes ($\text{PhyloSor}_{\text{TURN}}$). El color dispuesto en el nombre de las áreas muestra el valor de PD obtenido. *Valores de bootstrap superiores a 95.

5.5 Estatus de conservación

En el anexo II se resumen el estado de conservación de las especies del centro de México de acuerdo a UICN-2016) y la NOM-059-SEMARNAT-2010. Según la UICN-2016 sólo se encuentran en alguna categoría de amenaza 24 especies de las 91 (26.37%) (**Figura 14**) de la cuales 7 especies se encuentran catalogadas como en Peligro Crítico (CR). Mientras que 39 especies (42.85%) figuran en el listado de la NOM-059-SEMARNAT-2010, y de estas 23 se encuentran en la categoría de en peligro de extinción (**Figura 15**).

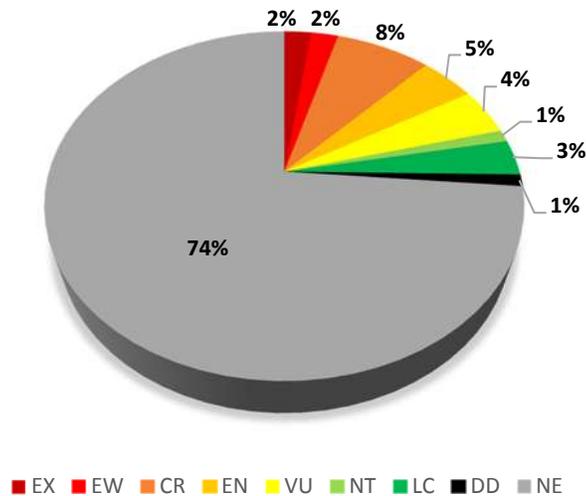


Figura 14. Estatus de conservación de las especies del centro de México según la UICN-2016. Abreviaturas: EX: Extinto, EW: Extinto en Estado Silvestre, CR: En Peligro Crítico, EN: En Peligro, VU: Vulnerable, NT: Casi Amenazada, LC: Preocupación Menor, DD: Datos Insuficientes, NE: No Evaluado.

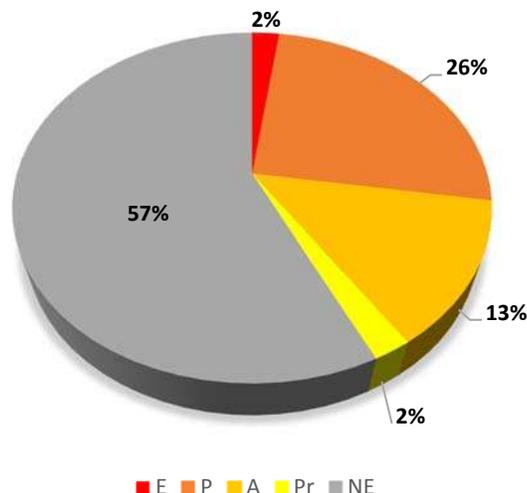


Figura 15. Estatus de conservación de las especies del centro de México según la NOM-059-SEMARNAT-2010. Abreviaturas: E: Probablemente extinta en el medio silvestre, P: En peligro de extinción, A: Amenazadas, Pr: Sujetas a protección especial, NE: No enlistadas.

De las 40 especies con registros en sólo una de las regiones biogeográficas, 20 se encuentran enlistadas en la NOM-59-SEMARNAT-2010 y 12 dentro de la lista roja (UICN, 2016). Además, de acuerdo a las listas anteriores se reconocen como extintas a las especies endémicas: *Evarra bustamantei* Navarro, 1955 del Valle de México y *Ameca splendens* Miller y Fitzsimons, 1971; *Notropis amecae* Chernoff y Miller, 1986 y *Skiffia francesae* Kingston, 1978 de la cuenca del río Ameca. De *N. amecae* y *S. francesae* se cuenta con poblaciones en cautiverio y son consideradas como extintas en vida silvestre.

Estos datos ponen en evidencia que al menos la mitad de las especies no se incluyen en la NOM-059-SEMARNAT-2010 y casi el 75% a nivel internacional.

A partir de los datos disponibles en la UICN-2016, para el 26.37% de las especie bajo estudio se evaluó el índice de riesgo para la ictiofauna en cada región. De acuerdo a los valores no corregidos para el índice de riesgo las áreas de conservación de mayor importancia para la conservación son Ameca, Pánuco y Magdalena, sitios donde se concentran un alto número de especies que han sido consideradas en alguna categoría de riesgo (**Figura 16**, inciso a). En la región Ameca se registraron seis especies en alguna categoría de riesgo; dos en preocupación menor, una en peligro crítico y tres consideradas extintas en estado silvestre.

En Pánuco, al igual que Ameca, se registraron seis especies; una en preocupación menor, una como vulnerable, dos en peligro y dos más en peligro crítico (**Tabla 6**). En ambas regiones las especies que se ubican en las categorías de mayor peligro son especies endémicas o micro-endémicas.

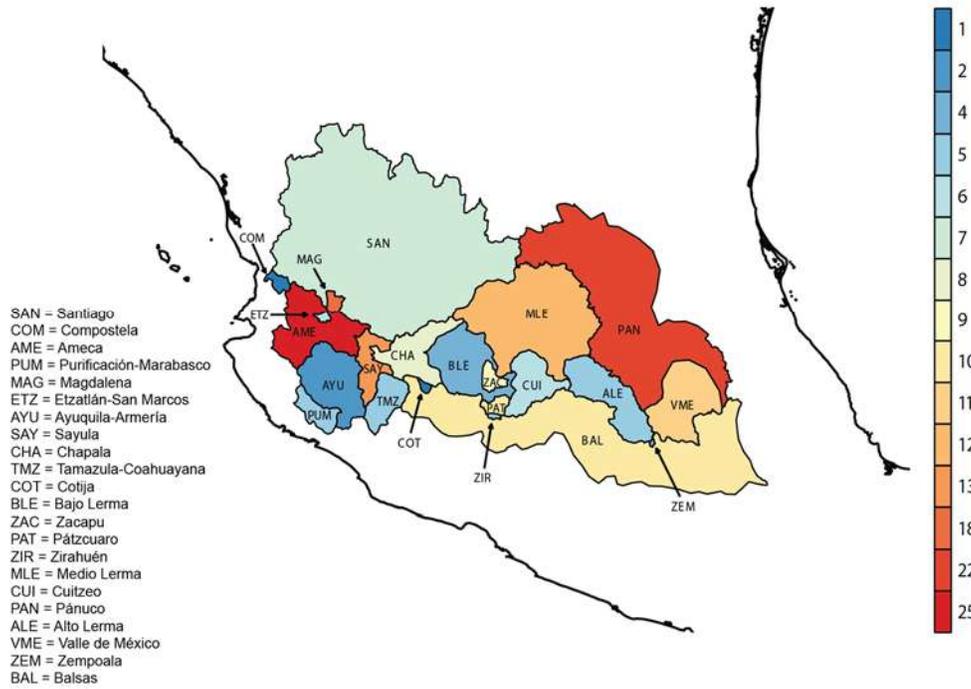
Mientras que al corregir estos valores a partir del número total de especies presentes fueron Tamazula-Coahuayana, Magdalena y Sayula las regiones con mayor riesgo de amenaza para la ictiofauna en el centro de México (**Figura 16**, inciso b). En el caso de Magdalena, dos de las cuatro especies se han ubicado en la categoría de extintas en vida silvestre, una más en peligro crítico y la restante bajo preocupación menor.

Tabla 6. Índice de riesgo de la especies en las regiones biogeográficas tomando en cuenta la categorización de la UICN-2016.

| Región | No. spp. | Índice Riesgo | Riesgo corregido | Especies catalogadas por la UICN-2016 bajo alguna categoría de amenaza |
|------------|----------|---------------|------------------|--|
| ALE | 2 | 5 | 2.5 | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> (EN), <i>Goodea atripinnis</i> (LC) |
| AME | 6 | 25 | 4.2 | <i>Agonostomus monticola</i> (LC), <i>Ameca splendens</i> (EW), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Notropis amecae</i> (EX), <i>Skiffia francesae</i> (EW), <i>Zoogoneticus tequila</i> (CR) |
| AYU | 2 | 2 | 1.0 | <i>Agonostomus monticola</i> (LC), <i>Goodea atripinnis</i> (LC) |
| BAL | 3 | 10 | 3.3 | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> (EN), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Ilyodon whitei</i> (CR) |
| BLE | 3 | 9 | 3.0 | <i>Chirostoma arge</i> (VU), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Tetrapleurodon spadiceus</i> (CR) |
| CHA | 4 | 13 | 3.3 | <i>Chirostoma arge</i> (VU), <i>Chirostoma promelas</i> (EN), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Tetrapleurodon spadiceus</i> (CR) |
| COT | 1 | 1 | 1.0 | <i>Goodea atripinnis</i> (LC) |
| COM | 1 | 1 | 1.0 | <i>Goodea atripinnis</i> (LC) |
| CUI | 2 | 6 | 3.0 | <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Hubbsina turneri</i> (CR) |
| ETZ | 2 | 6 | 3.0 | <i>Allotoca maculata</i> (CR), <i>Goodea atripinnis</i> (LC) |
| MAG | 4 | 18 | 4.5 | <i>Ataenobius toweri</i> (EN), <i>Girardinichthys multiradiatus</i> (EN), <i>Girardinichthys viviparous</i> (CR), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Ictalurus mexicanus</i> (VU), <i>Xenoophorus captivus</i> (CR) |
| MLE | 4 | 12 | 3.0 | <i>Chirostoma arge</i> (VU), <i>Chirostoma bartoni</i> (VU), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Hubbsina turneri</i> (CR) |
| PAN | 6 | 22 | 3.7 | <i>Allotoca maculata</i> (CR), <i>Ameca splendens</i> (EW), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Notropis amecae</i> (EX) |
| PAT | 3 | 10 | 3.3 | <i>Allotoca diazi</i> (CR), <i>Chirostoma attenuatum</i> (EN), <i>Goodea atripinnis</i> (LC) |
| PUM | 2 | 5 | 2.5 | <i>Agonostomus monticola</i> (LC), <i>Xenotaenia resolanae</i> (EN) |
| SAN | 4 | 7 | 1.8 | <i>Chirostoma arge</i> (VU), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Poeciliopsis prolifica</i> (NT), <i>Sicydium multipunctatum</i> (LC) |
| SAY | 3 | 13 | 4.3 | <i>Ameca splendens</i> (EW), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Skiffia francesae</i> (EW) |
| TMZ | 1 | 5 | 5.0 | <i>Ilyodon withei</i> (CR) |
| VME | 3 | 12 | 4.0 | <i>Evarra bustamantei</i> (EX), <i>Girardinichthys viviparous</i> (CR), <i>Goodea atripinnis</i> |
| ZAC | 3 | 9 | 3.0 | <i>Chirostoma arge</i> (VU), <i>Goodea atripinnis</i> (LC), <i>Hubbsina turneri</i> (CR) |
| ZEM | 1 | 4 | 4.0 | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> (EN) |
| ZIR | 2 | 5 | 2.5 | <i>Chirostoma attenuatum</i> (EN), <i>Goodea atripinnis</i> (LC) |

EX: Extinto, EW: Extinto en Estado Silvestre, CR: En Peligro Crítico, EN: En Peligro, VU: Vulnerable, LC: Preocupación Menor

(a) Valor de especies amenazadas



(b) Valor promedio de especies amenazadas

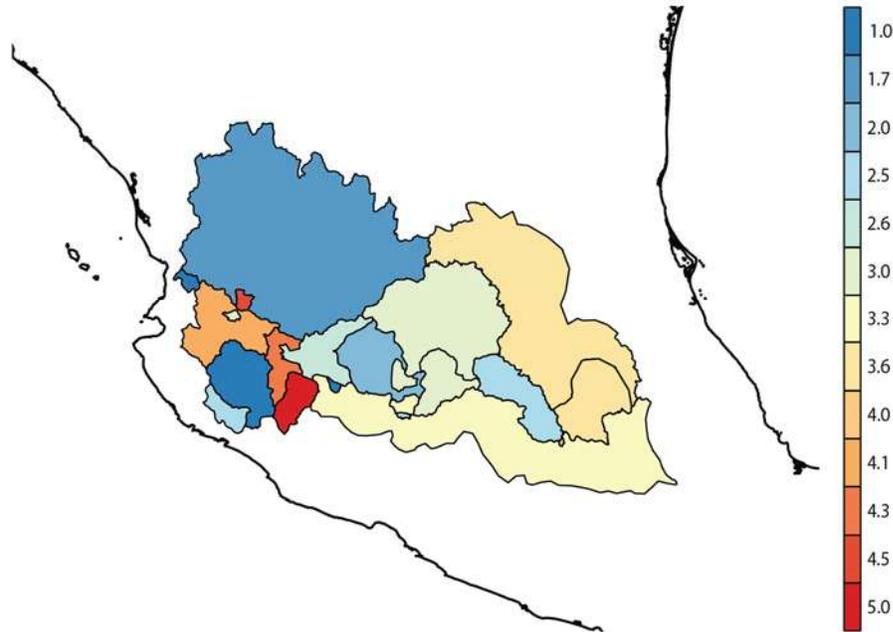


Figura 16. Valores de riesgo obtenidos a partir de los datos disponibles en la UICN-2016 para la ictiofauna del centro de México. (a) Valor de riesgo a partir de la suma del estatus de riesgo de las especies; (b) Valores de riesgo corregido por el número de especies en riesgo en cada área.

VI. DISCUSIÓN

6.1 Patrones de diversidad local y regional

6.1.1 Estructura filogenética de los ensamblajes y patrones de riqueza de especies y linajes

La inclusión de las filogenias en los estudios de conservación permite identificar sitios que mantengan la variación y el potencial evolutivo de las especies en el futuro (Faith, 2015), siendo el objetivo principal maximizar el número de historias evolutivas protegidas en un sitio o área, para lo cual es necesario probar que tipo de estructura filogenética presentan los ensamblajes (Mooers *et al.*, 2005). En el caso de los peces de la región biogeográfica del centro de México, los resultados del modelo nulo indican que el 72% de las regiones presentan valores superiores a lo esperado y en el resto se distribuyen de manera aleatoria los linajes, de manera que en las 22 regiones evaluadas las especies se encuentran filogenéticamente dispersas y no están cercanamente emparentadas.

Además, los valores de riqueza de especies y diversidad filogenética se encuentran altamente correlacionados ($r=0.92$), por lo que las regiones de mayor SR (CHA, SAN, BLE) coinciden en su mayoría con las obtenidas para la PD (SAN, AME, BLE). Considerando lo anterior y dada la estructura filogenética dispersa de los ensamblajes en las regiones, en el 95% de los casos las regiones con altos valores de SR concentran el mayor número de especies y linajes posibles de peces en el centro de México.

Por otro lado, la mayoría de las áreas biogeográficas con los valores superiores de SR y PD se ubican en la cuenca hidrológica del Río Lerma-Santiago, la cual de acuerdo a estudios previos había sido definida como el segundo centro de riqueza de especies de peces dulceacuícolas en México (Contreras-MacBeath, 2014). Sin embargo, en el presente estudio se observan un máximo de 26 especies; en Chapala y Santiago, mientras que Contreras-MacBeath (2014) reporta valores que oscilan entre 33 y 52 especies por celda de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$, valores correspondiente a las regiones de los lagos de Pátzcuaro, Cuitzeo y Chapala.

La disparidad en las cifras puede ser debido al uso de cuadrículas para evaluar la riqueza de especies, como las utilizadas por Contreras-MacBeath (2014), ya que se reconoce que los peces dulceacuícolas limitan su distribución a las cuencas hidrológicas (Birmingham y Moritz, 1998). Es decir en determinadas cuadrículas pueden aparecer especies endémicas de dos regiones biogeográficas diferentes lo que sobre valora el número de especies.

6.1.2 Centros de endemismo

En México el mayor centro de endemismo ha sido atribuido a la cuenca del río Lerma-Santiago, con hasta un 66% de endemismos cuando se excluye del listado a aquellas especies de afinidad marina que ahora se distribuyen exclusivamente en agua dulce, especies vicarias, como *Gobiesox fluviatilis* Briggs y Miller, 1960 y *Tetrapleurodon geminis* (Miller, 1986). No obstante, al evaluar este sistema dividido en nueve regiones biogeográficas (ALE, BLE, CHA, CUI, MLE, PAT, SAN, ZAC, ZIR) y comparar los valores obtenidos con el resto de las áreas del centro de México, se observa que Pátzcuaro (CWEI=0.46) es la tercera región de mayor endemismo taxonómico, siendo Cuitzeo (PE=0.6248) la cuarta región de más valor a nivel filogenético. Los resultados obtenidos contrastan con resultados previos donde se sitúa a la cuenca del río Lerma-Santiago como un importante centro de endemismo, mientras que la región Purificación-Marabasco (CWEI=0.63) emerge como el mayor centro de endemismo taxonómico. En Purificación-Marabasco se registran siete especies, tres de ellas endémicas dos pecílidos *Poecilia chica* Miller, 1975 y *Poeciliopsis turneri* Miller, 1975, así como *Xenotaenia resolanae* Turner, 1946 un goodeido (Miller, 1986).

Ahora bien, a nivel de endemismo filogenético, la cuenca del río Ameca se muestra como la región de mayor valor (PE=0.7764), también considerada una de las regiones de mayor riqueza de especies. Con anterioridad esta región había sido reportada como el cuarto centro de endemismo taxonómico en México, con 32% de las especies endémicas a las cabeceras de la cuenca (Miller, 1986). De modo similar, en el presente trabajo se reporta el 26.35% de especies endémicas tanto del alto como del bajo Ameca, incluyendo las especies de origen vicario registradas en la zona de estudio. Otro de los centros de endemismo taxonómico y filogenético reconocidos en este y trabajos anteriores es la región

del río Balsas, con un total de 12 especies registradas en las cabeceras de la cuenca y el 33% de endemismos, análogo al 35% de endemismos que es reportado por Miller (1986).

El alto porcentaje de endemismo y micro-endemismo de especies y linajes en las cuencas del centro de México y cuencas adyacentes, es resultado de los largos periodos de aislamiento entre cuencas como producto de la actividad tecto-volcánica, lo que ha permitido la especiación y extinción de las especies acuáticas, incluyendo los peces (Lyons y Mercado-Silva, 1999; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2005). El aislamiento entre las cuencas ha sido identificado como uno de los de mayor relevancia en la distribución y composición de las comunidades de peces en las cuencas occidentales de la región central mexicana (AME, AYU, PUM, COM) (Lyons y Mercado-Silva, 1999).

6.1.3 Sobrestimación o subestimación del número de especies

La incertidumbre en el número de especies es una de las principales limitantes en los estudios de macroecología y conservación, situando a los índices taxonómicos o tradicionales como medidas inestables de la diversidad (Isaac *et al.*, 2004). Ya que en un sitio o área específica podrían existir especies no descritas o sinónimas, trayendo consigo sub o sobrestimación de la riqueza y endemismo taxonómico. Estas discrepancias pueden provocar que los hotspot se muevan espacialmente al cambiar el número de especies reconocidas (Isaac *et al.*, 2004).

Los altos valores de riqueza y endemismo taxonómico contrastados con bajos valores de diversidad y endemismo filogenéticos se puede observar en regiones como Chapala, donde de las 26 especies registradas once corresponden a charales y pescados blancos pertenecientes al género *Chirostoma*, especies hermanas y de origen reciente (Barbour, 1973) agrupadas en un mismo clado. Además las distancias genéticas en los marcadores mitocondriales y nucleares son bajas y ponen en duda la validez de varias de estas especies haciendo necesaria una revisión taxonómica (Bloom *et al.*, 2004; Bloom *et al.*, 2013).

La sobrestimación del número de especies como efecto de las posibles sinonimias en el grupo de los charales y pescados blancos podría estar generalizada, ya en el centro de México representan el tercer grupo más numeroso y abundante, sólo después de goodeidos y ciprínidos (Miller, 2009).

De manera similar, en los goodeidos se reportan especies que no son sustentadas en análisis genéticos, como el caso de *Allotoca diazi* (Meek, 1902), *A. meeki* (Álvarez, 1959) y *A. catarinae* (de Buen, 1942) distribuidas en las regiones de Pátzcuaro, Zirahuén y el Balsas respectivamente, reconocidas como tres especies con datos morfológicos, pero que genéticamente se ha validado la existencia de una sola entidad taxonómica (Corona-Santiago *et al.*, 2015).

Al sinonimizar entidades biológicas la riqueza de especies en cada sitio no cambiaría y por el contrario a nivel regional descendería. De manera similar los valores de endemismo taxonómico decaerían en cada una de las regiones donde se distribuyen estas especies. Por el contrario, la existencia de especies no descritas podría subestimar la riqueza y minimizar el número de especies endémicas (Isaac *et al.*, 2004).

Particularmente en la familia Goodeidae recientemente se publicó la descripción de dos nuevas especies del género *Xenotoca* en el centro de México. La primera *X. doadroi* endémica a las regiones de Etzatlán-San Marcos y Magdalena y *X. lyonsi* Domínguez-Domínguez, Bernal-Zuñiga y Piller, 2016 a Coahuayana-Tamazula (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2016), estas dos nuevas especies eran consideradas poblaciones genéticamente divergentes de *X. eiseni* cuya área de distribución queda ahora reducida a Santiago y Compostela (Piller *et al.*, 2015).

Además, en distintos trabajos se reportan linajes divergentes de otras especies de peces en la región. Se menciona la presencia de un clado divergente de la especie *Xenotoca variata* (Bean, 1887) en Cuitzeo (Domínguez-Domínguez, 2008) y dos linajes bien diferenciados en *X. melanosoma*, el primero restringido a las regiones de Ayuquila-Armería y Coahuayana-Tamazula y el segundo presente en Ameca, Etzatlán-San Marcos, Magdalena y Sayula (Mar-Silva, 2014).

Estas nuevas entidades biológicas, además de incrementar la riqueza de especies a nivel regional, incrementan de forma directa el valor de endemismo taxonómico local, ya que adiciona especies con rangos de distribución limitados.

Por lo anterior, las medidas de diversidad que incorporan la información filogenética surgen como una alternativa para eliminar la incertidumbre específica en grupos aun poco estudiados o bien si se sospecha de la existencia de especies no descritas. Estos índices son poco sensibles a los cambios taxonómicos, puesto que esta modificación podría alterar el rango de distribución de una especie, pero no de un clado o linaje (Rosauer *et al.*, 2009).

6.1.4 Patrones de diversidad regional

En el análisis de diversidad beta en peces dulceacuícolas, a nivel global, utilizando la partición del índice de Sørensen propuesto por Baselga (2010), los valores de disimilitud entre cuencas contiguas no están asociados de forma equitativa a los dos componentes, que considera. Es decir, existen regiones dominadas por el componente de recambio y regiones donde domina el componente de anidamiento. Las regiones con altos valores de β_{sim} en peces dulceacuícolas a nivel mundial se encuentran en cuencas a grandes altitudes, asumiendo que esta característica es un indicador de la complejidad topográfica regional (Leprieur *et al.*, 2011). Además, como ya ha sido ampliamente aceptado, la distribución actual de los peces dulceacuícolas está estrechamente relacionada con el origen y evolución de las cuencas hidrológicas, debido a que estos organismos limitan su distribución a estos sistemas (Bermingham y Moritz, 1998; Leprieur *et al.*, 2011).

En el caso de las cuencas ubicadas en el territorio mexicano se reportan altos valores de diversidad beta ($\beta_{sor}= 0.75-1.0$), principalmente resultado del recambio de especies ($\beta_{sim}=0.5-1.0$) (Leprieur *et al.*, 2011). Nuestros resultados son congruentes con lo anterior, reportando altos valores de disimilitud en la región central de México ($\beta_{SOR}= 0.92$), como resultado del recambio de especies entre dichas cuencas ($\beta_{ratio}=0.05$). Además, la complejidad topográfica regional está reflejada en un gradiente altitudinal de más de 5000 metros (Caballero *et al.*, 2010), producto del vulcanismo y tectonismo que dio origen al Cinturón Volcánico Transmexicano durante el Mioceno y que aun continúa activo hasta el presente (Israde-Alcántara *et al.*, 2010).

Se ha demostrado en estudios filogenéticos y biogeográficos, que esta dinámica ha influenciado directamente el aislamiento y cladogénesis de taxa dulceacuícolas como Goodeidae (Doadrio y Domínguez, 2004), *Poeciliopsis* (Mateos *et al.*, 2002), *Algansea* (Pérez-Rodríguez *et al.*, 2009), *Notropis* (Schönhuth y Doadrio, 2003) y *Cambarellus*; un género de cangrejos decápodos (Pedraza-Lara *et al.*, 2012). Además, taxa terrestres como las lagartijas de los géneros *Sceloporus* (Bryson *et al.*, 2012) y *Barisia* (Bryson y Riddle, 2012), así como salamandras (Parra-Olea *et al.*, 2012), y plantas del género *Nolina* (Ruíz-Sánchez y Specht, 2013), presentan patrones de diversificación similares a los peces.

Por esta razón se considera que la alta complejidad topográfica en la región central de México es el principal factor responsable de los patrones de diversidad beta de las especies

de peces, caracterizado como una alta tasa de recambio de especies y linajes entre regiones. Coincidente con los factores que explican los patrones de peces dulceacuícolas a nivel global, donde además se menciona a los cambios climáticos del cuaternario como un factor determinante (Leprieur *et al.*, 2011).

Identificar las áreas de alta diversidad beta podría ayudar a maximizar la representación de la diversidad en la selección de áreas de conservación en escalas regionales. Por lo cual ha sido sugerida como medida complementaria a la riqueza de especies (Jewitt *et al.*, 2016). Además, como ya se ha mencionado, la partición de la diversidad beta permite identificar los procesos que dan origen a la disimilitud observada entre los sitios (Baselga, 2010), para así diseñar un plan de conservación adecuado dependiendo el componente que domina la variación a nivel espacial.

6.2 Escenario de conservación de la ictiofauna del centro de México

La delimitación de áreas de conservación a partir de sitios de alta diversidad o endemismo estaría dejando de lado una parte importante de la variación de la ictiofauna del centro de México, puesto que la mayoría de las diferencias entre regiones están dadas por la pérdida de especies y linajes que son reemplazados. Esta alta tasa de recambio es el principal factor que determinará los planes de conservación para los peces de esta región, sugiriendo acciones de protección enfocadas a la creación de numerosas áreas que abarquen la mayor proporción de la diversidad observada (Baselga, 2010; Leprieur *et al.*, 2011; Socolar *et al.*, 2016). A partir de lo anterior es necesario ubicar aquellos sitios prioritarios a lo largo de la región, considerando las características intrínsecas de las especies y el estado actual de los ecosistemas acuáticos en la región.

Hoy en día, las cuencas hidrográficas del centro de México presentan un alto grado de deterioro, en particular numerosos sistemas riparios se encuentran destruidos y hábitats acuáticos desecados (Cotler *et al.*, 2010). Estas afectaciones han dado paso a una serie de alteraciones físicas y químicas en los cuerpos de agua, produciendo cambios en la composición de los ensamblajes e incluso la extinción de poblaciones y especies de peces (De La Vega-Salazar y Macías-García, 2005). Estas transformaciones ictiofaunísticas, incluyendo la introducción de especies exóticas, se han reportados desde la década de los

ochenta hasta el presente, en cuencas como el río Lerma (regiones ALE, BLE, MLE, CHA, CUI, PAT y ZAC) (Díaz-Pardo *et al.*, 1993; Soto-Galera *et al.*, 1998; Lyons *et al.*, 1995; Lyons *et al.*, 1998; Mercado-Silva *et al.*, 2006), Ayuquila-Armería (Lyons *et al.*, 1995; Lyons *et al.*, 1998), Purificación-Marabasco (Lyons *et al.*, 1995; Lyons *et al.*, 1998), Ameca (López-López y Paulo-Maya, 2001), el río grande de Morelia en Cuitzeo (Soto-Galera *et al.*, 1999) y el río Balsas (Contreras-MacBeath *et al.*, 1998). La situación actual de la región es alarmante, reportándose la desaparición del 47% de las poblaciones de peces que habían sido monitoreadas desde el siglo XIX y la posible extinción de seis especies endémicas que no han sido recolectadas desde hace poco más de una década (Pedraza-Marrón, 2011), además de las cuatro ya reportadas como extintas por la UICN y la NOM-059-SEMARNAT-2010.

De acuerdo al índice de riesgo estimado, las regiones donde la ictiofauna se encuentra en mayor peligro son Magdalena, Tamazula-Coahuayana y Sayula. En cambio, las cuencas que han sido consideradas con la mayor prioridad de conservación de la diversidad en relación al elevado deterioro ecosistémico en la región (Aguilar *et al.*, 2010; Cotler *et al.*, 2010) coinciden con aquellas donde se reporta una tasa de extinción poblacional de casi el 50% y la probable extinción de algunas especies endémicas; *Algansea barbata* Álvarez y Cortés, 1964 y *Notropis marhabatiensis* Domínguez-Domínguez, Pérez-Rodríguez, Escalera-Vázquez y Doadrio, 2009 en el Alto Lerma; *Chirostoma bartoni* Jordan y Evermann, 1896 en el Medio Lerma; *Algansea popoche* (Jordan y Snyder, 1899) en Chapala, *C. patzcuaro* Meek, 1902 en Pátzcuaro y *C. charari* (de Buen, 1945) en Cuitzeo, incluyendo al Valle de México (Pedraza-Marrón, 2011).

Lo anterior sugiere que la categorización de riesgo publicada por las instituciones internacionales y mexicanas en la que se ubican las especies de peces de la región podría ser peor que lo reportado. De acuerdo a algunos trabajos, todas las especies han sufrido algún tipo de reducción en el tamaño de las poblaciones o en su rango de distribución (De La Vega-Salazar, 2006; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008; Pedraza-Marrón, 2011). En el caso de los goodeidos, Domínguez-Domínguez *et al.*, (2005) proponen una clasificación actualizada del estatus de conservación de las especies, utilizando información recabada en muestreos recientes y en la literatura disponible, aplicando los criterios de la UICN. Estos autores enlistan bajo alguna categoría de riesgo a las 36 especies de goodeidos registrados en el centro de México; una especie como Extinta en Estado Silvestre, 15 en Peligro Crítico, cinco En Peligro, dos como Amenazadas, diez Vulnerables y tres en Preocupación Menor,

esta categorización contrasta con las 12 especies catalogadas como amenazadas por la UICN-2016; dos Extintas en Estado Silvestre, seis en Peligro Crítico, dos Amenazadas y una en las categorías de Vulnerable y Preocupación Menor. Extrapolando lo anterior al resto de la ictiofauna, se puede inferir la necesidad de analizar y actualizar el estatus de conservación de las especies, tanto enlistadas como de aquellas que no se mencionan en las listas, para así identificar de manera eficiente las especies y sitios que requieren acciones inmediatas de conservación.

Por otra parte, a pesar de que todas las especies de peces en la región han sido afectadas por el deterioro de los sistemas hidrológicos y las interacciones con las especies exóticas, su distribución actual está relacionada a su capacidad de resistencia a la perturbación. En este sentido, los ensamblajes de peces encontrados en los sitios perturbados están compuestos principalmente por especies tolerantes y omnívoras (Soto-Galera *et al.*, 1999; Mercado-Silva *et al.*, 2006). Mientras que las especies sensibles o/y medianamente tolerantes han sufrido una reducción en su abundancia, rango de distribución y algunas extirpaciones locales, encontrándose actualmente restringidas a sitios relativamente prístinos ubicados en manantiales, arroyos pequeños y presas en las cabeceras de los ríos que funcionan como refugios para estas especies raras (Soto-Galera *et al.*, 1999; Mercado-Silva *et al.*, 2006; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008). La importancia de estos sitios es que debido a la alta tasa de recambio de agua, el impacto de las actividades antropogénicas no es severo y actualmente presentan un número representativo de las especies que se distribuían convencionalmente en los ríos y lagos del centro de México (Soto-Galera *et al.*, 1999; Mercado-Silva *et al.*, 2006; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008).

Posteriormente, considerando el alto grado de deterioro en las cuencas hidrológicas, los patrones de diversidad observados; la alta tasa de recambio, endemismo y además de los registros posteriores al año 2000 para la ictiofauna de la región central mexicana, se identificaron 43 sitios “refugio” a lo largo de las 22 regiones biogeográficas del centro de México (**Figura 17**). La mayoría de estos sitios, de acuerdo a la literatura, conservan un alto número de especies nativas con poblaciones grandes y han sido poco alterados por las actividades antropogénicas.

Incluso, algunos de estos manantiales son considerados los únicos refugios para ciertas especies endémicas; tal es el caso de los manantiales que alimentan al río Teuchitlán en el alto Ameca (Sitio 26), que en su momento albergaron a las ahora extintas en vida silvestre *Skiffia francesae* y *Zoogoneticus tequila* Webb y Miller, 1998 y más aún representan las

localidad tipo de estas especies (De la Vega-Salazar *et al.*, 2003; Contreras-MacBeath *et al.*, 2014a). La presencia, y en este caso extinción, de especies micro-endémicas en estos sitios “refugio” pone en evidencia la importancia y el riesgo en el que se encuentran las especies aun en zonas relativamente poco alteradas.

Además, muchos de estos manantiales son utilizados para la extracción de agua potable o han sido represados con fines de recreación; fragmentando los hábitats y poniendo en riesgo la estabilidad de las poblaciones, así como la permanencia de estos refugios en el futuro (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014a).

Respecto a aquellos sitios ubicados en el cauce de los ríos, se requieren acciones encaminadas al control de la erosión, restauración de los ecosistemas riparios, control de las especies exóticas y la implementación de una plan de manejo en la cuenca en si (Mercado-Silva *et al.*, 2006). Aparte del desarrollo de estrategias de conservación, en la mayoría de los sitios es necesario que se otorgue la protección legal. Actualmente cuatro de los 43 sitios se ubican dentro de humedales de importancia internacional o sitios RAMSAR o/y 13 en Áreas Naturales Protegidas de carácter estatal y federal, es decir ya cuenta con un decreto que protege los sitios.

Por ejemplo, sitios relativamente prístinos como el manantial “La Mintzita” (Sitio 12) en la cuenca del lago de Cuitzeo ha sido decretado como una Zona de Restauración y Protección Ambiental del Área de Recarga del "Manantial La Mintzita" y además es considerado un sitio RAMSAR (Medina *et al.*, 2005; Soto-Galera *et al.*, 1999).

Por el contrario en lugares como el lago “La Alberca” (Sitio 4), en la región del lago de Chapala, no se encuentra ninguna área de protección o bajo algún programa de manejo que salvaguarde las once especies de peces que se han registrado (Buelna, 2012).

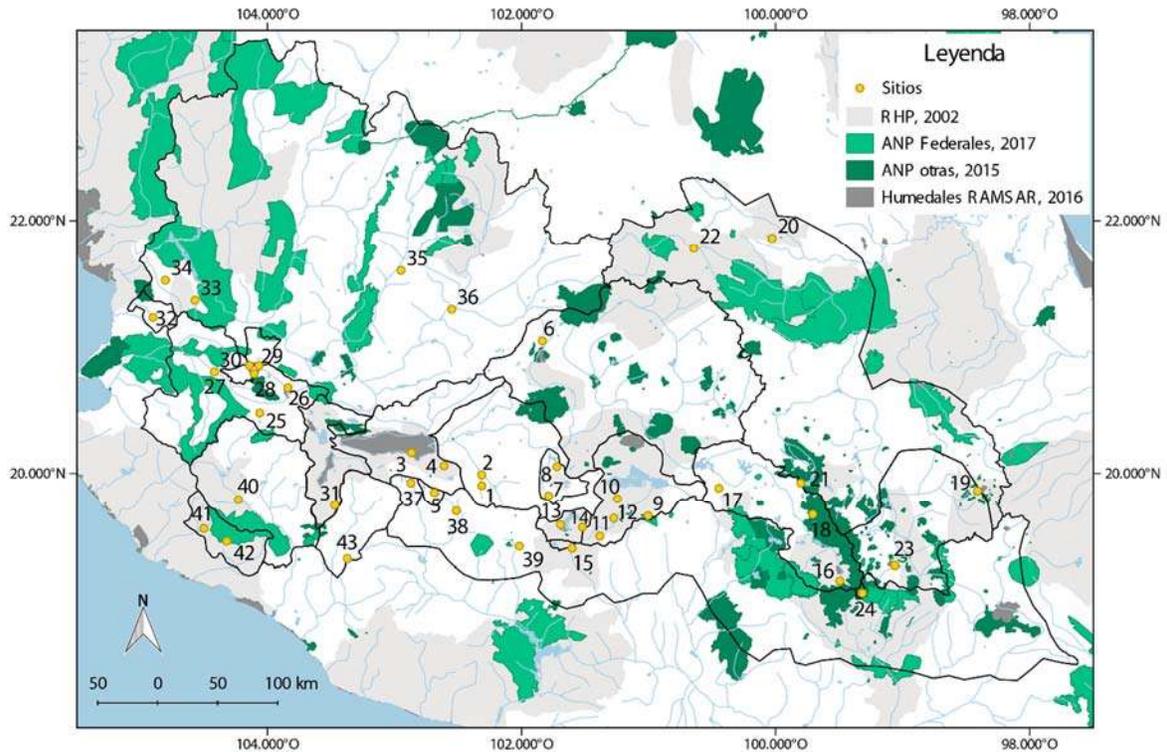


Figura 17. Se muestran 43 sitios “refugio” con un alto número de especies de peces con registros actuales (>año 2000) dispuestos en las regiones biogeográficas del centro de México. Además se observan las áreas naturales protegidas; privadas, municipales, estatales y federales, los sitios RAMSAR y las regiones hidrológicas prioritarias mexicanas. Para ver detalles de los sitios; ubicación, riqueza especies, entre otros, recurrir al ANEXO I.

En definitiva, estos sitios cubren de manera eficiente la mayor diversidad y endemismo de especies y linajes posibles, por lo cual deben ser considerados sitios prioritarios para la conservación de la ictiofauna del centro de México. Asimismo en la mayoría de los casos es necesario implementar un plan de manejo o protección de los recursos naturales como estrategia de conservación para esta lista de sitios “refugio”.

VII. CONCLUSIONES

1. La estructura filogenética de los ensamblajes es dispersa, como resultado de la presencia de especies de peces de orígenes diversos, no cercanamente emparentadas y cuya diversificación está asociada a la dinámica tecto-volcánica en la región central de México.
2. La riqueza de especies es una medida de diversidad que puede actuar como predictor de la diversidad filogenética para la ictiofauna del centro de México. Debido a la alta correlación entre ambas medidas y a que la estructura filogenética de los ensamblajes en las regiones es dispersa.
3. Las medidas de diversidad que incorporan la información filogenética son una alternativa para los peces de la región central mexicana evitando así sub o sobreestimar la riqueza y endemismo.
4. El recambio de especies y linajes son los principales procesos que dan como resultado los altos valores de disimilitud entre las regiones biogeográficas evaluadas en el centro de México.
5. Las acciones de conservación en el centro de México requiere estrategias cuyo objetivo sea el diseño de múltiples áreas de protección que preserven la mayor proporción de la variación espacial en la ictiofauna del centro de México.

VIII. LITERATURA CITADA

- Aguilar, V., M. Kolb, P. Koleff y T. Urquiza-Hass. 2010. **Las cuencas de México y su biodiversidad: una visión integral de las prioridades de conservación.** H. Cotler (Ed.), **Las cuencas hidrográficas de México. Diagnóstico y priorización**, Instituto Nacional de Ecología, México (2010), pp. 142-153.
- Armendáriz, G., B. Quiroz-Martínez y F. Álvarez. 2016. **Risk assessment for the Mexican freshwater crayfish: the roles of diversity, endemism and conservation status.** *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*: DOI: 10.1002/aqc.2671.
- Barbour, C. D. 1973. **A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): A species flock from the Mexican Plateau.** *Copeia* 1973 (3): 533-556.
- Baselga, A. 2010. **Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity.** *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143
- Baselga, A. 2013. **Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading.** *Ecography* 36: 124-128.
- Baselga, A., D. Orme, S. Villeger, J. De Bortoli y F. Leprieur. 2013. **Betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components.** R package versión 1.3. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Bermingham, E y C. Moritz. 1998. **Comparative phylogeography: concepts and applications.** *Molecular Ecology* (7): 367-369.
- Bloom, D. D., J. T. Weir, K. R. Piller y N. R. Lovejoy. 2013. **Do freshwater fishes diversify faster than marine fishes? A test using state-dependent diversification analysis and molecular phylogenetics of new world silversides (Atherinopsidae).** *Evolution* 67(7): 2040-2057.
- Bloom, D. D., K. R. Piller, N. Mercado-Silva y M. Medina-Nava. 2009. **Systematics and biogeography of the silversides tribe menidiini (Teleostomi: Atherinopsidae) based on the mitochondrial ND2 gene.** *Copeia*: 408-417.
- Brooks, D. R., R. L. Mayden, D. A. McLennan. 1992. **Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy.** *Trends in Ecology and Evolution* 7 (2): 55-59
- Bryant, J. A., C. Lamanna, H. Morlon, A. J. Kerkhoff, B. J. Enquist y J. L. Green. 2008. **Microbes on mountaininsides: Contrasting elevation patterns of bacterial and plant diversity.** *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11505-11511.
- Bryson Jr., R. W., U. O. García-Vázquez y B. R. Riddle. 2012. **Relative roles of Neogene vicariance and Quaternary climate change on the historical diversification of bunchgrass lizards (*Sceloporus scalaris* group) in Mexico.** *Molecular Phylogenetics and Evolution* (62): 447-457.
- Bryson, R.W., Jr y B. R. Riddle. 2012. **Tracing the origins of widespread highland species: a case of Neogene diversification across the Mexican sierras in an endemic lizard.** *Biological Journal of the Linnean Society* 105: 382-394.
- Buelna O., H. R. 2012. Distribución y abundancia de la ictiofauna del Lago La Alberca, Vilamar, Michoacán. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional. Instituto Politécnico Nacional. 96 pp.
- Cavender-Bares, J., D. D. Ackerly, D. A. Baum y F. A. Bazzaz. 2004. **Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities.** *The American naturalist* 163 (6): 823-843.

- Chiarello, M., A. Villèger, C. Bouvier, Y. Bettarel y T. Bouvier. 2015. **High diversity of skin-associated bacterial communities of marine fishes is promoted by their high variability among body parts, individuals and species.** *FEMS Microbiology Ecology* 91:1-12.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1998. **Subcuencas hidrológicas. Extraído de Boletín hidrológico. (1970). Subcuencas hidrológicas en Mapas de regiones hidrológicas. Escala más común 1:1000000.** *Secretaría de Recursos Hidráulicos, Jefatura de Irrigación y control de Ríos, Dirección de Hidrología.* México.
- Contreras-Balderas, S, P. Almada-Villela, M. de L. Lozano-Vilano y M. E. García-Ramírez. 2003. **Freshwater fish at risk or extinct in México.** *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 241–251.
- Contreras-MacBeath, T., H. Mejía-Mojica y R. Carrillo-Wilson. 1998. **Negative impact in the aquatic ecosystems of the state of Morelos, México from introduced aquarium and other commercial fish.** *Aquarium Sciences and Conservation* 2: 67-78.
- Contreras-MacBeath, T., M. Brito-Rodríguez, V. Sorani, C. Goldspink y G. McGregor-Reids. 2014a. **Richness and endemism of the freshwater fishes of México.** *Journal of Threatened Taxa* 6 (2): 5421-5433.
- Contreras-MacBeath, T., M. T. Gaspar-Dillanes, L. Huidobro-Campos y H. Mejía-Mojica. 2014b. **Peces invasores en el centro de México,** en R. Mendoza y P. Koleff (coords.), **Especies acuáticas invasoras en México.** *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad,* México, pp. 413-424.
- Contreras-MacBeath, E. T. 2014. **An analysis of the spatial distribution of Freshwater Fishes of Mexico, their conservation status, and development of a conservation strategy for species with imminent risk of extinction based on contemporary theories and practices.** Tesis de doctorado. Manchester Metropolitan University, UK. 236 pp.
- Corona-Santiago, D.K., I. Doadrio y O. Domínguez-Domínguez. 2015. **Evolutionary History of the Live-Bearing Endemic *Allotoca diazi* Species Complex (Actinopterygii, Goodeinae): Evidence of Founder Effect Events in the Mexican Pre-Hispanic Period.** *PLoS ONE* 10(5): doi:10.1371/journal.pone.0124138
- Cotler, A. H., Garrido, V. Bunge, M.L. Cuevas. 2010. **Las Cuencas Hidrográficas de México: Priorización y Toma de Decisiones.** H. Cotler (Ed.), **Las cuencas hidrográficas de México. Diagnóstico y priorización,** Instituto Nacional de Ecología, México (2010), pp. 210–215.
- Crisp, M., S. Laffan, H. Linder y A. Monro. 2001. **Endemism in the Australian flora.** *Journal of Biogeography*, 28, 183–198.
- Crozier R. H. 1997. **Preserving the information content of species: genetic diversity, phylogeny, and conservation worth.** *Annu Rev Ecol Syst* 28:243–268.
- Dapporto, L., M. Ramazzoti, S. Fattorini, G. Talavera, R. Vila y R. L. H. Dennis. 2013. **Recluster: an unbiased clustering procedure for beta-diversity turnover.** *Ecography* 36: 1070-1075.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo y D. Posada. 2012. **JModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing.** *Nature Methods* 9: 772.
- De La Vega-Salazar y C. Macías-García. 2005. **Principal factors in the decline of the Mexican endemic viviparous fishes (Goodeinae: Goodeidae).** En: Uribe, M. C. y H. J. Grier (Eds). **Viviparous fishes.** *New Life Publications,* pp. 505-513.
- De la Vega-Salazar, M. Y. 2006. **Estado de conservación de los peces de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes) en la mesa central de México.** *Revista de Biología Tropical* 54(1): 163-177.

- De la Vega-Salazar, M. Y., E. Ávila-Luna y C. Macías-García. 2003. **Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*.** *Biodiversity and Conservation* 12: 2043-2056.
- 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* 39: 103-127.
- Doadrio, I. y O. Domínguez-Domínguez. 2004. **Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome *b* sequence data.** *Molecular Phylogenetics and Evolution* (31): 416–430.
- Dobrovolski, R, A. S. Melo, F. A. S. Cassemiro, J. A. F. Diniz-Filho. **Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity.** *Global Ecol. Biogeogr* 21:191–7.
- Domínguez-Domínguez O. y G. Pérez-Ponce de León. 2007. **Los goodeidos, peces endémicos del centro de México.** *CONABIO Biodiversitas* 75: 12-15.
- Domínguez-Domínguez, O y Pérez-Ponce de León. 2009. **¿La mesa central de México es una provincia biogeográfica? Análisis descriptivo basado en componentes bióticos dulceacuícolas.** *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 835- 852.
- Domínguez-Domínguez, O. 2008. **Filogeografía de *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Xenotoca variata* y *Allophorus robustus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) en el centro de México: implicaciones taxonómicas y de conservación.** Tesis Doctoral. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Autónoma de México. 259 pp.
- Domínguez-Domínguez, O., D. M Bernal-Zuñiga y K. R. Piller. 2016. **The new species of the genus *Xenotoca* Hubbs and Turner, 1939 (Teleostei, Goodeidae) from central-western México.** *Zootaxa* 4189 (1): 81-98.
- Domínguez-Domínguez, O., I. Doadrio y G. Pérez-Ponce de León. 2006. **Historical biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis.** *Journal of Biogeography* (33): 1437–1447.
- Dowling, T. E., C. A. Tibbets, W. L. Minckley y G. R. Smith. 2002. **Evolutionary Relationships of the Plagopterins (Teleostei: Cyprinidae) from Cytochrome *b* Sequences.** *Copeia* (3): 665-678.
- Dzul-Caamal, R., H. F. Olivares-Rubio, C. G. Medina-Segura y A. Vega-López. 2012. **Endangered Mexican fish under special protection: Diagnosis of habitat fragmentation, protection and future – a review.** En: Lucas-Borja, M. E. (Ed). **Endangered Species: Habitat, protection and ecological significance.** *Nova Science Publishers*, pp. 111-129.
- Eguiarte, L. E., J. Larson-Guerra, J. Nuñez-Fargan, A. Martínez-Palacios, K. Santos del Prado y H. T. Arita. 1999. **Diversidad filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel de poblaciones para *Agave victoriae-reginae* en el desierto de Chihuahua, México.** *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 475-492.
- Espinosa-Pérez, E. 2014. **Biodiversidad de peces en México.** *Revista Mexicana de Biodiversidad*, suplemento 85: 450-459.
- Faith, D. P. y A. M. Baker. 2006. **Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges.** *Evolutionary Bioinformatics Online* 2:121–128.
- Faith, D. P., C. A. M. Reid y J. Hunter. 2004. **Integrating phylogenetic diversity, complementary and endemism for conservation assessment.** *Conservation Biology* 18(1): 255-161.

- Faith, D.P. 1992. **Conservation evaluation and phylogenetic diversity.** *Biological Conservation* 61: 1-10.
- Fleishman, E., R. F. Noss, B. R. Noon. 2006. **Utility and limitations of species richness metrics for conservation planning.** *Ecological Indicators* 6: 543-553.
- Gaston, K. J., y J. I. Spicer. 2004. **Biodiversity: an introduction** 2a ed. Blackwell Publishing. United Kingdom. 191 pp.
- Gotelli, N. J. y R. K. Colwell. 2001. **Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls the measurement and comparison of species richness.** *Ecology Letters* 4:379-391.
- Graham, H. C. y P. V. A. Fine. 2008. **Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time.** *Ecology Letters* 11: 1265-1277.
- Grass, I., R. Brandl, A. Botzat, E. L. Neuschulz y N. Farwing. 2015. **Contrasting taxonomic and phylogenetic diversity responses to forest modifications: comparisons of taxa and successive plant life stages in South African scarp forest.** *PLoS ONE* 10(2): e0118722. doi:10.1371/journal.pone.0118722
- Huelsenbeck, J. P. y F. Ronquist. 2001. **MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees.** *Bioinformatics* 17:754-755.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Lugo-Hupb J., Vidal Zepeda, R., Fernández-Equiarte, A., Gallegos-García, A., Zavala-H, J. y otros, 1990. 'Hipsometría'. Extraído de Hipsometría y Batimetría, 1.1.1. Atlas Nacional de México. Vol. I. Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Isaac, N. J. B., J. Mallet y G. M. Mace. 2004. **Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation.** *TRENDS in Ecology and Evolution* 19 (9): 464-469.
- Israde-Alcántara, I., W. E. Miller, V. H. Garduño-Monroy, J. Barron, M. A. Rodríguez-Pascua. 2010. **Paleoenvironmental significance of diatom and vertebrate fossils from Late Cenozoic tectonic basins in west-central México: A review.** *Quaternary International* 219:79-94.
- IUCN 2016. **The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016-1.** <http://www.iucnredlist.org> (Consultado el 30 de junio de 2016).
- Jewitt, D., P. S. Goodman, T. G. O'Connor, B. F. N. Erasmus E. T. F. Witkowski. 2016. **Mapping landscape beta diversity of plants across KwaZulu-Natal, South Africa, for aiding conservation planning.** *Biodiver. Conserv.* : DOI 10.1007/s10531-016-1190-y
- Kembel, S.W., P.D. Cowan, M.R. Helmus, W.K. Cornwell, H. Morlon, D.D. Ackerly, S.P. Blomberg, y C.O. Webb. 2010. **Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology.** *Bioinformatics* 26:1463-1464.
- Lang, N. J., K. J. Roe, C. B. Renaud, H. S. Gill, I. C. Potter, J. Freyhof, A. M. Naseka, P. Cochran, H. Espinosa-Pérez, E. M. Habit, B. R. Kuhajda, D. A. Neely, Y. S. Reshetnikov, V. B. Salnikov, M. Th. Stoumboudi y R. L. Mayden, **Novel relationships among Lampreys (Petromyzontiformes) revealed by a taxonomically comprehensive molecular data set.** *American Fisheries Society Symposium* 72: 41-55.
- Leprieur, F., C. Albouy, J. De Bortoli, P. F. Cowman, D. R. Bellwood y D. Mouillot. 2012. **Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between 'true' turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients.** *PLOS ONE* 7 (8) e42760, doi:10.1371/journal.pone.0042760.
- Leprieur, F., P. A. Tedesco, B. Hugueny, O. Beauchard, H. H. Dürr, S. Brosse y T. Oberdorff. 2011. **Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes.** *Ecology Letters* 14: 325-334.

- Less, A. C. y S. L. Pimm. 2014. **Species, extinct before we know them?** *Current Biology* 25 (5): R177-R180.
- López-López, E. y J. Paulo-Maya. 2001. **Changes in the fish assemblages in the Upper Río Ameca, México.** *Journal of Freshwater Ecology* 16(2): 179-187.
- Lyons, J. y N. Mercado-Silva. 1999. **Patrones taxonómicos y ecológicos entre comunidades de peces en ríos y arroyos en el oeste de Jalisco, México.** *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 70(2): 169-190.
- Lyons, J., G. González-Hernández, E. Soto-Galera y M. Guzmán-Arroyo. 1998. **Decline of freshwater fishes and fisheries in selected drainages of West-Central México.** *Fisheries* 23 (4): 10-18.
- 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 México.** *Conservation Biology* 9 (3): 569-584.
- Mar-Silva, A. F. 2014 **Filogeografía y Taxonomía de *Xenotoca melanosoma* Fitzsimons 1972 (Cyprinodontiformes: Goodeidae).** Tesis de Maestría. Posgrado Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán México. 99 pp.
- Medina, M., J. Lyons, T. Zubieta, E. Solorio, J. P. Ramírez y R. Galvan. 2005. **Conservation of two sites in the Central Mexico with a high diversity of livebearing fishes.** En: Uribe, M. C. y H. J. Grier (Eds). **Viviparous fishes.** *New Life Publications*, pp. 499-504.
- Mar-Silva, A. F. 2014 **Filogeografía y Taxonomía de *Xenotoca melanosoma* Fitzsimons 1972 (Cyprinodontiformes: Goodeidae).** Tesis de Maestría. Posgrado Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán México. 99 pp.
- Mateos, M., O. I Sanjur y C. Vrijenhoek. 2002. **Historical biogeography of the livebearing fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes).** *Evolution* 56(5): 972-984.
- Mercado-Silva, N., J. Lyons, E. Díaz-Pardo, A. Gutiérrez-Hernández, C. P. Ornelas-García, C-Pedraza-Lara y J. Vander-Zanden. 2006. **Long-term changes in the fish assemblage of the Laja River, Guanajuato, central Mexico.** *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 533-546.
- Miller R., R. 2009. **Peces dulceacuícolas de México.** Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad A. C., El colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos. México, D.F.
- Miller, R. R. 1986. **Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México.** *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 50: 121-153
- Moncayo E., 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.** *Hidrobiología* 11(1):1-18.
- Moers, A. Ø, S. B. Heard y E. Chrostowski. 2005. **Evolutionary heritage as a metric for conservation.** En: Purvis, A., J. L. Gittleman y T. M. Brooks (Eds.) **Phylogeny and Conservation.** *Cambridge University Press.* USA. Pp. 120-138.
- Morrone, J. J. 2001. **Toward a cladistic model for the Caribbean subregion: Delimitation of areas of endemism.** *Caldasia* 23: 43-76.
- Morrone, J. J. 2005. **Hacia una síntesis biogeográfica de México.** *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207-252.

- Morrone, J. J. 2014. **Biogeographical regionalization of the Neotropical region**. *Zootaxa* 3782 (1): 001–110.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. **Biodiversity hotspots for conservation priorities**. *Nature* 403: 853–858.
- Nelson, J. S., T. C. Grand y M. V. H. Wilson. 2016. *Fishes of the world*. 3ra edición. John Wiley y Sons, Inc. Hoboken, New Jersey. 752 pp.
- Palumbi, S. R. 1996. **Nucleic acids II: the polymerase chain reaction**. En: D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (Eds.). *Molecular Systematics*, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 205–247 pp.
- Paradis E., Claude J. y Strimmer K. 2004. **APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language**. *Bioinformatics* 20: 289–290.
- Parra-Olea, G., J. C. Windfield, G. Velo-Antón y K. R. Zamudio. 2012. **Isolation in habitat refugia promotes rapid diversification in a montane tropical salamander**. *Journal of Biogeography* 39: 353–370.
- Pedraza-Lara, C., I. Doadrio, J. W. Breinholt, K. A. Crandall. 2012. **Phylogeny and evolution patterns in the dwarf crayfish subfamily (Decapoda: Cambarellinae)**. *PLoS ONE* 7(11): e48233. doi:10.1371/journal.pone.0048233
- Pedraza-Marrón, C. Del R. 2011. **Cambios en la distribución de los peces de agua dulce del centro de México y sus posibles causas antropogénicas**. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 126 pp.
- Pelayo-Villamil, P., C. Guisande, R. P. Vari, A. Manjarrés-Hernández, E. García-Roselló, J. González-Dacosta, J. Heine, L. González V., B. Patti, E. M. Quinci, L. F. Jiménez, C. Granados-Lorencio, P. A. Tedesco y J. M. Lobo. 2015. **Global diversity patterns of freshwater fishes-potential victims of their own success**. *Diversity and Distributions* 21: 345–356.
- Perdices A, E. Bermingham, A. Montilla y I. Doadrio. 2002. **Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America**. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 172–189
- Pérez-Rodríguez, R., O. Domínguez-Domínguez, G. Ponce de León y I. Doadrio. 2009. **Phylogenetic relationships and biogeography of the genus *Algansea* Girard (Cypriniformes: Cyprinidae) of central Mexico inferred from molecular data**. *BMC Evolutionary Biology* 9:223.
- Piller, K.R., C. S. Kenway-Lynch, D. T. Camak y O. Domínguez-Domínguez. 2015. **Phylogeography and population structure of the Imperiled redbtail splitfin (Goodeidae: *Xenotoca eiseni*): Implication for Conservation**. *Copeia* 103: 440–454.
- Pimm, S. L., C. J. Jenkins, R. Abell, T. M. Brookd, J. L. Gittleman, L. N. Joppa, P. H. Raven, C. M. Roberts, J. O. Sexton. 2014. **The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection**. *Science* 344, 1246752
- R Core Team (2015). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rambaut, A. y A. J. Drummond. 2009a. **Molecular evolution, phylogenetics and epidemiology, Tracer v.1.5**. Disponible en <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Rambaut, A. y A. J. Drummond. 2009b. **Molecular evolution, phylogenetics and epidemiology: FigTree v1.3.1**. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

- Real Academia 2014. «Diversidad». **Diccionario de la lengua española** (23ª edición). Madrid: Espasa. <http://dle.rae.es/?id=E0b0PXH> (Consultado el 16 de marzo de 2017).
- Rodrigues, A. S. L. y K. J. Gaston. 2002. **Maximizing phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas**. *Biological Conservation* 105: 103-111.
- Rosauer, D., S. W. Laffan, M. D. Crisp, S. C. Donnellans y L. G. Cook. 2009. **Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history**. *Molecular Ecology* 18: 4061-4072.
- Ruíz-Sánchez, E. y C. D. Specht. 2013. **Influence of the geological history of the Trans-Mexican Volcanic Belt on the diversification of *Nolina parviflora* (Asparagaceae: Nolinoideae)**. *Journal of Biogeography*: doi:10.1111/jbi.12073
- Sambrook, J., E. Fritsch y T. Maniatis. 1989. Segunda edición. **Molecular cloning: a laboratory manual**. Cold Spring Harbor Laboratory Press. New York.
- Schönhuth, S. y I. Doadrio. 2003. **Phylogenetic relationships of Mexican minnows of the genus *Notropis* (Actinopterygii, Cyprinidae)**. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 323–337.
- SEMARNAT. 2010. **Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo**. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre de 2010.
- Socolar, J. B., J. J. Gilroy, W. E. Kunin y D. P. Edwards. 2016. **How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation?** *Trends in Ecology and Evolution* 31(1): 67-80
- Soto-Galera, E., E. Díaz-Pardo, E. López-López y J. Lyons. 1998. **Fish as indicators of environmental quality in the Río Lerma Basin, México**. *Aquatic Ecosystem Health y Management* 1: 267-276.
- Soto-Galera, E., J. Paulo-Maya, E. López-López, J. A. Serna-Hernández. 1999. **Change in fish fauna as indication of aquatic ecosystem condition in Río Grande de Morelia-Lago de Cuitzeo Basin, México**. *Environmental Management* 24(1): 133-140
- Soule, M. E. 1985. **What is conservation Biology?** *BioScience* 35 (11): 727-734
- Swingland, I. R. 2001. **Biodiversity, definition of**. *Encyclopedia of Biodiversity*, 1, 377-391.
- Tamura K, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski y S. Kumar. 2013. **MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0**. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725-2729.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries y P. H. Williams. 1991. **What to protect? –Systematics and the agony of choice**. *Biological Conservation* 55: 235-254.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck y M. J. Donoghue. 2002. **Phylogenies and community ecology**. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33:475–505
- West, R. C. 1964. **Surface configuration and associated geology of Middle America**. In R. Wanchope y R. C. West (Eds.). *Handbook of Middle American Indians*, University of Texas Press, Austin. p. 33-82.
- Winmilller, K. O., P. C. McIntyre, L. Castello, E. Fluet-Chouinard, T. Giarrizzo, S. Nam, I. G. Baird, W. Darwall, N. K. Lujan, I. Harrison, M. L. J. Stiassny, R. A. M. Silvano, D. B. Fitzgerald, F. M. Pelicice, A. A. Agostinho, L. C. Gomes, J. S. Albert, E. Baran, M. Petrere Jr., C. Zarfl, M. Mulligan, J. P. Sullivan, C. C. Arantes, L. M. Sousa, A. A. Koning, D. J. Hoeinghaus, M. Sabaj, J. G. Lundberg, J. Armbruster, M. L. Thieme, P. Petry, J. Zuanon, G. Torrente Vilara, J. Snoeks, C. Ou, W. Rainboth, C. S. Pavanelli, A. Akama, A. van Soesbergen, L. Sáenz. 2016. **Balancing**

hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* 6268 (351): 128-129.

Winter, M., V. Devictor y O. Schweiger.2013. **Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we?** *Trends in Ecology and Evolution* 28(4): 199-204.

ANEXO I TABLAS

Tabla-A 1. Secuencias del gen *cyt-b* obtenidas de las bases de GenBank.

| | <i>Familia</i> | <i>Genero</i> | <i>Especie</i> | <i>Región</i> | <i>*Colección</i> | <i>Genbank</i> |
|----|----------------|------------------------|----------------------------------|--------------------------|-------------------|----------------|
| 1 | Cichlidae | <i>Cichlasoma</i> | <i>Cichlasoma beani</i> | Compostela, Santiago | MNCN | EF436466 |
| 2 | Cichlidae | <i>Cichlasoma</i> | <i>Cichlasoma istlanum</i> | Ayuquila-Armería, Balsas | MNCN | DQ990699 |
| 3 | Cyprinidae | <i>Algansea</i> | <i>Algansea amecae</i> | Ameca | CTUM | FJ913811 |
| 4 | Cyprinidae | <i>Algansea</i> | <i>Algansea aphaea</i> | Ayuquila-Armería | CTUM | FJ913770 |
| 5 | Cyprinidae | <i>Algansea</i> | <i>Algansea aphaea</i> | Tamazula-Coahuayana | CTUM | FJ913773 |
| 6 | Cyprinidae | <i>Algansea</i> | <i>Algansea avia</i> | Santiago | CTUM | FJ913776 |
| 7 | Cyprinidae | <i>Algansea</i> | <i>Algansea barbata</i> | Alto Lerma | CTUM | FJ913782 |
| 8 | Cyprinidae | <i>Algansea</i> | <i>Algansea monticola</i> | Santiago | CTUM | FJ913787 |
| 9 | Cyprinidae | <i>Algansea</i> | <i>Algansea tincella</i> | Cuitzeo | CTUM | FJ913795 |
| 10 | Cyprinidae | <i>Algansea</i> | <i>Algansea tincella</i> | Balsas | CTUM | FJ913810 |
| 11 | Cyprinidae | <i>Aztecula</i> | <i>Aztecula sallaei</i> | Pánuco | MNCN | AF469135 |
| 12 | Cyprinidae | <i>Aztecula</i> | <i>Aztecula sallaei</i> | Alto Lerma | MNCN | AF469136 |
| 13 | Cyprinidae | <i>Notropis</i> | <i>Notropis amecae</i> | Ameca | MNCN | GQ249856 |
| 14 | Cyprinidae | <i>Notropis</i> | <i>Notropis boucardi</i> | Balsas | MNCN | AF469159 |
| 15 | Cyprinidae | <i>Notropis</i> | <i>Notropis calientis</i> | Medio Lerma | MNCN | AF469143 |
| 16 | Cyprinidae | <i>Notropis</i> | <i>Notropis calientis</i> | Cuitzeo | MNCN | AF469138 |
| 17 | Cyprinidae | <i>Notropis</i> | <i>Notropis marhabatiensis</i> | Alto Lerma | MNCN | AF469139 |
| 18 | Cyprinidae | <i>Notropis</i> | <i>Notropis moralesi</i> | Balsas | MNCN | AF469146 |
| 19 | Goodeidae | <i>Allodontichthys</i> | <i>Allodontichthys hubbsi</i> | Tamazula-Coahuayana | MNCN | AF510836 |
| 20 | Goodeidae | <i>Allodontichthys</i> | <i>Allodontichthys polylepis</i> | Ameca | MNCN | AF510839 |

Conservación de la ictiofauna del centro de México

| | Familia | Genero | Especie | Región | *Colección | Genbank |
|----|----------------|------------------------|--------------------------------------|---------------------|-------------------|----------------|
| 21 | Goodeidae | <i>Allodontichthys</i> | <i>Allodontichthys tamazulae</i> | Tamazula-Coahuayana | MNCN | AF510837 |
| 22 | Goodeidae | <i>Allodontichthys</i> | <i>Allodontichthys zonistius</i> | Ayuquila-Armería | MNCN | AF510840 |
| 23 | Goodeidae | <i>Alloophorus</i> | <i>Alloophorus robustus</i> | Cuitzeo | MNCN | AF510810 |
| 24 | Goodeidae | <i>Alloophorus</i> | <i>Alloophorus robustus</i> | Balsas | MNCN | AF510809 |
| 25 | Goodeidae | <i>Allotoca</i> | <i>Allotoca catarinae</i> | Balsas | CTUM | KJ776508 |
| 26 | Goodeidae | <i>Allotoca</i> | <i>Allotoca diazi</i> | Pátzcuaro | MNCN | AF510790 |
| 27 | Goodeidae | <i>Allotoca</i> | <i>Allotoca goslinei</i> | Ameca | MNCN | AF510800 |
| 28 | Goodeidae | <i>Allotoca</i> | <i>Allotoca maculata</i> | Etzatlán | MNCN | AF510796 |
| 29 | Goodeidae | <i>Allotoca</i> | <i>Allotoca meeki</i> | Zirahuén | CTUM | KJ776556 |
| 30 | Goodeidae | <i>Allotoca</i> | <i>Allotoca zacapuensis</i> | Zacapu | MNCN | AF510789 |
| 31 | Goodeidae | <i>Ameca</i> | <i>Ameca splendens</i> | Ameca | MNCN | AF510818 |
| 32 | Goodeidae | <i>Ataeniobius</i> | <i>Ataeniobius toweri</i> | Pánuco | MNCN | AF510779 |
| 33 | Goodeidae | <i>Chapalichthys</i> | <i>Chapalichthys encaustus</i> | Bajo Lerma | MNCN | AF510816 |
| 34 | Goodeidae | <i>Chapalichthys</i> | <i>Chapalichthys encaustus</i> | Chapala | MNCN | AF510814 |
| 35 | Goodeidae | <i>Chapalichthys</i> | <i>Chapalichthys pardalis</i> | Balsas | s/d | KJ696792 |
| 36 | Goodeidae | <i>Girardinichthys</i> | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> | Zempoala | MNCN | AF510785 |
| 37 | Goodeidae | <i>Girardinichthys</i> | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> | Alto Lerma | MNCN | AF510784 |
| 38 | Goodeidae | <i>Girardinichthys</i> | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> | Balsas | MNCN | AF510786 |
| 39 | Goodeidae | <i>Girardinichthys</i> | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> | Pánuco | MNCN | AF510787 |
| 40 | Goodeidae | <i>Girardinichthys</i> | <i>Girardinichthys viviparus</i> | Valle de México | MNCN | AF510788 |
| 41 | Goodeidae | <i>Hubbsina</i> | <i>Hubbsina turneri</i> | Zacapu | MNCN | AF510841 |
| 42 | Goodeidae | <i>Ilyodon</i> | <i>Ilyodon furcidens</i> | Ameca | MNCN | AF510828 |
| 43 | Goodeidae | <i>Ilyodon</i> | <i>Ilyodon furcidens</i> | Tamazula-Coahuayana | MNCN | AF510829 |
| 44 | Goodeidae | <i>Ilyodon</i> | <i>Ilyodon withei</i> | Balsas | MNCN | AF510832 |

| | Familia | Genero | Especie | Región | *Colección | Genbank |
|----|----------------|---------------------|----------------------------------|--|-------------------|----------------|
| 45 | Goodeidae | <i>Allotoca</i> | <i>Allotoca regalis</i> | Balsas | MNCN | AF510799 |
| 46 | Goodeidae | <i>Skiffia</i> | <i>Skiffia bilineata</i> | Cuitzeo | MNCN | AF510748 |
| 47 | Goodeidae | <i>Skiffia</i> | <i>Skiffia bilineata</i> | Medio Lerma | MNCN | JQ769366 |
| 48 | Goodeidae | <i>Skiffia</i> | <i>Skiffia francesae</i> | Ameca | MNCN | AF510845 |
| 49 | Goodeidae | <i>Skiffia</i> | <i>Skiffia lermae</i> | Cuitzeo | MNCN | AF510781 |
| 50 | Goodeidae | <i>Skiffia</i> | <i>Skiffia lermae</i> | Río Angulo | MNCN | AF510782 |
| 51 | Goodeidae | <i>Skiffia</i> | <i>Skiffia multipunctata</i> | Bajo Lerma | MNCN | AF510842 |
| 52 | Goodeidae | <i>Xenophorus</i> | <i>Xenophorus captivus</i> | Pánuco | MNCN | AF510759 |
| 53 | Goodeidae | <i>Xenotoca</i> | <i>Xenotaenia resolanea</i> | Purificación-Marabasco | MNCN | AF510825 |
| 54 | Goodeidae | <i>Xenotoca</i> | <i>Xenotoca eiseni</i> | Etzatlán | SLU | KP059026 |
| 55 | Goodeidae | <i>Xenotoca</i> | <i>Xenotoca eiseni</i> | Tamazula-Coahuayana | MNCN | AF510765 |
| 56 | Goodeidae | <i>Xenotoca</i> | <i>Xenotoca eiseni</i> | Santiago | SLU | KP058998 |
| 57 | Goodeidae | <i>Xenotoca</i> | <i>Xenotoca eiseni</i> | Magdalena | SLU | KP059002 |
| 58 | Goodeidae | <i>Xenotoca</i> | <i>Xenotoca eiseni</i> | Compostela | SLU | KP058996 |
| 59 | Goodeidae | <i>Xenotoca</i> | <i>Xenotoca variata</i> | Zacapu | MNCN | AF510808 |
| 60 | Goodeidae | <i>Zoogoneticus</i> | <i>Zoogoneticus purhepechus</i> | Ameca | s/d | EU679431 |
| 61 | Goodeidae | <i>Zoogoneticus</i> | <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> | Cuitzeo | MNCN | AF510751 |
| 62 | Goodeidae | <i>Zoogoneticus</i> | <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> | Zacapu | MNCN | AF510753 |
| 63 | Goodeidae | <i>Zoogoneticus</i> | <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> | Medio Lerma | s/d | EU679452 |
| 64 | Goodeidae | <i>Zoogoneticus</i> | <i>Zoogoneticus tequila</i> | Ameca | MNCN | AF510757 |
| 65 | Mugilidae | <i>Agonostomus</i> | <i>Agonostomus monticola</i> | Ameca, Ayuquila-Armería, Purificación-Marabasco | SLU | JQ312433 |

Conservación de la ictiofauna del centro de México

| | Familia | Genero | Especie | Región | *Colección | Genbank |
|-----------|----------------|---------------------|-------------------------------|--|-------------------|----------------|
| 66 | Poeciliidae | <i>Poecilia</i> | <i>Poecilia butleri</i> | Ameca, Ayuquila-Armería, Tamazula-Coahuayana, Sayula, Purificación-Marabasco | s/d | HQ677864 |
| 67 | Poeciliidae | <i>Poecilia</i> | <i>Poecilia mexicana</i> | Pánuco | s/d | EU269047 |
| 68 | Poeciliidae | <i>Poeciliopsis</i> | <i>Poeciliopsis baenschi</i> | Ayuquila-Armería, Purificación- Marabasco | s/d | AF412148 |
| 69 | Poeciliidae | <i>Poeciliopsis</i> | <i>Poeciliopsis infans</i> | Pánuco | s/d | AF412138 |
| 70 | Poeciliidae | <i>Poeciliopsis</i> | <i>Poeciliopsis prolifica</i> | Santiago | s/d | AF412146 |
| 71 | Poeciliidae | <i>Poeciliopsis</i> | <i>Poeciliopsis turneri</i> | Purificación-Marabasco | s/d | AF412158 |
| 72 | Poeciliidae | <i>Poeciliopsis</i> | <i>Poeciliopsis viriosa</i> | Santiago, Compostela | s/d | AF412132 |

*Banco de tejido: abreviaturas; CTUM=Colección de tejidos de la Universidad Michoacana, MNCN=Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, SLU= Southeastern Louisiana University, s/d= Sin datos.

Tabla-A 2. Información general de las especies de peces del centro de México y su estatus de conservación.

| FAMILIA | ESPECIE | NOMBRE COMÚN | N° DE REGIONES CON REGISTROS | ESTATUS NOM-059-SEMARNAT | ESTATUS IUCN (2016) | ESTATUS POBLACIONAL IUCN |
|-----------------------|--|-----------------------|------------------------------|--------------------------|---------------------|--------------------------|
| | ¹ <i>Chirostoma aculeatum</i> | Charal cuchillo | 4 | | | |
| | ¹ <i>Chirostoma arge</i> | Charal del Verde | 5 | | Vulnerable | Decreciente |
| | <i>Chirostoma attenuatum</i> | Charal prieto | 2 | | En peligro | Decreciente |
| | ¹ <i>Chirostoma bartoni</i> | Charal de la Caldera | 1 | En peligro de extinción | Vulnerable | |
| | ¹ <i>Chirostoma chapalae</i> | Charal de Chapala | 1 | | | |
| | ¹ <i>Chirostoma charari</i> | Charal tarasco | 1 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Chirostoma consocium</i> | Charal del rancho | 4 | | | |
| | <i>Chirostoma contrerasi</i> | Charal escondido | 3 | | | |
| | <i>Chirostoma estor</i> | Pescado blanco | 2 | | | |
| Atherinopsidae | <i>Chirostoma grandocule</i> | Charal de lago | 2 | | | |
| | <i>Chirostoma humboltianum</i> | Charal de Xochimilco | 7 | | | |
| | <i>Chirostoma jordani</i> | Charal | 15 | | | |
| | <i>Chirostoma labarcae</i> | Charal de la Barca | 3 | Amenazada | | |
| | <i>Chirostoma lucius</i> | Charal de la Laguna | 2 | | | |
| | <i>Chirostoma melanoccus</i> | Charal de San Juanico | 2 | | | |
| | <i>Chirostoma patzcuaro</i> | Charal pinto | 1 | | | |
| | <i>Chirostoma promelas</i> | Charal boca negra | 1 | Amenazada | En peligro | Decreciente |
| | <i>Chirostoma riojai</i> | Charal de Santiago | 1 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Chirostoma sphyraena</i> | Charal barracuda | 1 | | | |
| Catostomidae | <i>Moxostoma austrinum</i> | Matalote chuime | 9 | | | |
| Cichlidae | <i>Cichlasoma beani</i> | Mojarra verde | 2 | | | |
| | <i>Cichlasoma istlanum</i> | Mojarra del Balsas | 2 | | | |
| Cyprinidae | <i>Algansea amecae</i> | Pupo del Ameca | 3 | | | |
| | <i>Algansea aphaea</i> | Pupo del Ayutla | 2 | Amenazada | | |

Conservación de la ictiofauna del centro de México

| FAMILIA | ESPECIE | NOMBRE COMÚN | N° DE REGIONES CON REGISTROS | ESTATUS NOM-059-SEMARNAT | ESTATUS IUCN (2016) | ESTATUS POBLACIONAL IUCN |
|---------------------|---|-------------------------|------------------------------|---|---------------------|--------------------------|
| | <i>Algarsea avia</i> | Pupo de Tepic | 2 | Amenazada | | |
| | <i>Algarsea barbata</i> | Pupo del Lerma | 1 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Algarsea lacustris</i> | Acúmara | 1 | | | |
| | <i>Algarsea monticola</i> | Pupo del Juchipila | 1 | | | |
| | ¹ <i>Algarsea popoche</i> | Popoche | 1 | Amenazada | | |
| | <i>Algarsea tincella</i> | Pupo del Valle | 11 | | | |
| | <i>Aztecula sallaei</i> | Carpita azteca | 6 | | | |
| | ¹ <i>Evarra bustamantei</i> | Carpa xochimilca | 1 | | Extinta | |
| | <i>Notropis amecae</i> | Carpita del Ameca | 2 | Probablemente extinta en el medio silvestre | Extinta | |
| | <i>Notropis calientis</i> | Carpita amarilla | 6 | | | |
| | <i>Notropis grandis</i> | Carpita de Zacapu | 1 | | | |
| | <i>Notropis marhabatiensis</i> | Carpita de Maravatío | 1 | | | |
| | <i>Yuriria alta</i> | Carpa blanca | 7 | | | |
| | <i>Yuriria amatlana</i> | Carpa amatlana | 1 | | | |
| | <i>Yuriria chapalae</i> | Carpa de Chapala | 1 | | | |
| Gobiesocidae | ¹ <i>Gobiesox fluviatilis</i> | Cucharita de río | 1 | Amenazada | | |
| Gobiidae | ¹ <i>Sicydium multipunctatum</i> | Dormilón pecoso | 1 | | Preocupación menor | Estable |
| | <i>Allodontichthys hubbsi</i> | Mexclapique de Tuxpan | 1 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Allodontichthys polylepis</i> | Mexclapique escamitas | 1 | En peligro de extinción | | |
| Goodeidae | <i>Allodontichthys tamazulae</i> | Mexclapique de Tamazula | 1 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Allodontichthys zonistius</i> | Mexclapique de Colima | 1 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Allophorus robustus</i> | Chegua | 11 | | | |
| | <i>Allotoca catarinae</i> | Tiro Catarina | 1 | En peligro de extinción | | |

| FAMILIA | ESPECIE | NOMBRE COMÚN | N° DE REGIONES CON REGISTROS | ESTATUS NOM-059-SEMARNAT | ESTATUS IUCN (2016) | ESTATUS POBLACIONAL IUCN |
|---------|--------------------------------------|--------------------------|------------------------------|---|---------------------------|--------------------------|
| | <i>Allotoca diazi</i> | Chorumo | 1 | En peligro de extinción | En peligro crítico | Decreciente |
| | <i>Allotoca dugesii</i> | Tiro chato | 9 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Allotoca goslinei</i> | Tiro listado | 1 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Allotoca maculata</i> | Tiro manchado | 2 | | En peligro crítico | |
| | <i>Allotoca meeki</i> | Tiro de Zirahuén | 1 | | | |
| | <i>Allotoca regalis</i> | Chorumo del Balsas | 1 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Allotoca zacapuensis</i> | Tiro de Zacapu | 1 | | | |
| | <i>Ameca splendens</i> | Mexclapique mariposa | 3 | En peligro de extinción | Extinta en vida silvestre | |
| | <i>Ataenobius toweri</i> | Mexclapique cola azul | 1 | En peligro de extinción | En peligro | |
| | <i>Chapalichthys encaustus</i> | Pintito de Ocotlán | 4 | | | |
| | <i>Chapalichthys pardalis</i> | Pintito de Tocumbo | 1 | | | |
| | <i>Chapalichthys peraticus</i> | Pintito de San Juanico | 1 | | | |
| | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> | Mexcalpique de Zempoala | 4 | | Vulnerable | |
| | <i>Girardinichthys viviparus</i> | Mexclapique | 2 | En peligro de extinción | En peligro crítico | |
| | <i>Goodea atripinnis</i> | Tiro | 19 | | Preocupación menor | Estable |
| | <i>Hubbsina turneri</i> | Mexclapique michoacano | 3 | En peligro de extinción | En peligro crítico | |
| | <i>Ilyodon furcidens</i> | Mexclapique del Armería | 4 | Amenazada | | |
| | <i>Ilyodon withei</i> | Mexclapique cola partida | 2 | | En peligro crítico | |
| | <i>Skiffia bilineata</i> | Tiro de dos rayas | 2 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Skiffia francesae</i> | Tiro dorado | 1 | Probablemente extinta en el medio silvestre | Extinto en vida silvestre | |
| | <i>Skiffia lermæ</i> | Tiro olivo | 5 | Amenazada | | |
| | <i>Skiffia multipunctata</i> | Tiro pintado | 3 | Amenazada | | |

Conservación de la ictiofauna del centro de México

| FAMILIA | ESPECIE | NOMBRE COMÚN | N° DE REGIONES CON REGISTROS | ESTATUS NOM-059-SEMARNAT | ESTATUS IUCN (2016) | ESTATUS POBLACIONAL IUCN |
|------------------------|--|-------------------------|------------------------------|------------------------------|---------------------|--------------------------|
| | <i>Xenophorus captivus</i> | Mexclapique viejo | 1 | En peligro de extinción | En peligro | |
| | <i>Xenotaenia resolanae</i> | Mexclapique leopardo | 1 | | | |
| | <i>Xenotoca eiseni</i> | Mexclapique cola roja | 6 | Sujeta a protección especial | | |
| | <i>Xenotoca melanosoma</i> | Mexclapique negro | 6 | En peligro de extinción | | |
| | <i>Xenotoca variata</i> | Pintada | 7 | | | |
| | <i>Zoogoneticus purhepechus</i> | Picote de la Luz | 7 | | | |
| | <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> | Picote | 3 | Amenazada | | |
| | <i>Zoogoneticus tequila</i> | Picote tequila | 1 | En peligro de extinción | En peligro crítico | Decreciente |
| | <i>Ictalurus balsanus</i> | Bagre del Balsas | 1 | | | |
| Ictaluridae | <i>Ictalurus dugesii</i> | Bagre del Lerma | 7 | Amenazada | | |
| | <i>Ictalurus mexicanus</i> | Bagre del río Verde | 1 | Amenazada | Vulnerable | |
| Mugilidae | <i>Agonostomus monticola</i> | Lisa de río | 3 | | Preocupación menor | Estable |
| | <i>Tetrapleurodon geminis</i> | Lamprea de Jacona | 2 | En peligro de extinción | | |
| Petromizontidae | ¹ <i>Tetrapleurodon spadiceus</i> | Lamprea de Chapala | 2 | En peligro de extinción | En peligro crítico | Decreciente |
| | <i>Poecilia butleri</i> | Topote del Pacífico | 6 | Sujeta a protección especial | | |
| | <i>Poecilia chica</i> | Topote del Purificación | 1 | | | |
| | <i>Poecilia mexicana</i> | Topote del Atlántico | 1 | | | |
| Poeciliidae | <i>Poeciliopsis baenschi</i> | Guatopote dorado | 2 | | | |
| | <i>Poeciliopsis infans</i> | Guatopote del Lerma | 14 | | | |
| | <i>Poeciliopsis prolifica</i> | Guatopote culiche | 1 | | Casi amenazada | Desconocido |
| | <i>Poeciliopsis turneri</i> | Guatopote de la Huerta | 1 | | Datos deficientes | Desconocido |
| | <i>Poeciliopsis viriosa</i> | Guatopote gordito | 2 | | | |

¹Especies no incluidas en los análisis filogenéticos

Tabla-A 3. Listado de los 43 sitios con mayor representatividad y registros actuales (riqueza de especies) de la ictiofauna de las regiones biogeográficas del centro de México. Se incluyen los datos de los sitios y se indican si estos se encuentran en algún tipo de área natural protegida y/o humedal RAMSAR.

| SITIOS | REGIÓN | LAT., LONG. | SR | ESPECIES NATIVAS CON REGISTROS POSTERIORES AL AÑO 2000 | ESPECIES ENDÉMICAS | ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS | HUMEDALES RAMSAR | |
|--------|----------------------------------|----------------|-------------------|---|---|---|---------------------|--------------------|
| 1 | Manantial Orandino, Mich. | BLE | 19.96, -102.33 | 8 | <i>Algansea tincella</i> , <i>Alloophorus robustus</i> , <i>Chapalichthys encaustus</i> , <i>Chirostoma aculeatum</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Skiffia multipunctata</i> , <i>Zoogoneticus purhepechus</i> , <i>Goodea atripinnis</i> | NA | NA | |
| 2 | Presa La Luz, Mich. | BLE | 19.94, -102.30 | 6 | <i>Alloophorus robustus</i> , <i>Chapalichthys encaustus</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Skiffia multipunctata</i> , <i>Zoogoneticus purhepechus</i> , <i>Goodea atripinnis</i> | NA | NA | |
| 3 | Lago de Chapala, Jal. Y Mich. | CHA | 20.17, -102.87 | 12 | <i>Chapalichthys encaustus</i> , <i>Chirostoma chapalae</i> , <i>Chirostoma consocium</i> , <i>Chirostoma jordani</i> , <i>Chirostoma labarcae</i> , <i>Chirostoma lucius</i> , <i>Chirostoma promelas</i> , <i>Chirostoma sphyraena</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Ictalurus dugesii</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Yuriria chapalae</i> | <i>Chirostoma chapalae</i> , <i>Chirostoma promelas</i> , <i>Chirostoma sphyraena</i> , <i>Yuriria chapalae</i> | NA | Lago de Chapala |
| 4 | Lago La Alberca, Mich. | CHA | 20.06, -102.61 | 11 | <i>Alloophorus robustus</i> , <i>Chapalichthys encaustus</i> , <i>Chirostoma consocium</i> , <i>Chirostoma contrerasi</i> , <i>Chirostoma jordani</i> , <i>Chirostoma lucius</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Ictalurus dugesii</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Xenotoca variata</i> , <i>Zoogoneticus purhepechus</i> | NA | NA | |

Conservación de la ictiofauna del centro de México

| SITIOS | REGIÓN | LAT., LONG. | SR | ESPECIES NATIVAS CON REGISTROS POSTERIORES AL AÑO 2000 | ESPECIES ENDÉMICAS | ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS | HUMEDALES RAMSAR | |
|--------|--|----------------|-------------------|---|---|--|--|------------------|
| 5 | Presa de San Juanico, Mich. | COT | 19.85, -102.69 | 9 | <i>Algansea tincella</i> , <i>Allophorus robustus</i> , <i>Chapalichthys peraticus</i> , <i>Chiostoma consocium</i> , <i>Chiostoma humboldtianum</i> , <i>Chiostoma jordani</i> , <i>Chiostoma melanococcus</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Goodea atripinnis</i> | <i>Chapalichthys peraticus</i> | NA | NA |
| 6 | Ojo de Agua de San Francisco del Rincón, Gto. | MLE | 21.05, -101.84 | 6 | <i>Allophorus robustus</i> , <i>Chiostoma arge</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Xenotoca variata</i> , <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> | | NA | NA |
| 7 | Laguna de Zacapu, Mich. | ZAC | 19.82, -101.79 | 12 | <i>Algansea tincella</i> , <i>Allophorus robustus</i> , <i>Allotoca zacapuensis</i> , <i>Chiostoma humboldtianum</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Hubbsina turneri</i> , <i>Notropis grandis</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Skiffia lermæ</i> , <i>Xenotoca variata</i> , <i>Yuriria alta</i> , <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> | <i>Allotoca zacapuensis</i> , <i>Notropis grandis</i> | Área Natural Protegida Estatal "La Laguna de Zacapu y su Riviera Tzacapu Tacanendam" | Laguna de Zacapu |
| 8 | Río Angulo, Mich. | ZAC | 20.05, -101.72 | 4 | <i>Algansea tincella</i> , <i>Chiostoma labarcae</i> , <i>Yuriria alta</i> , <i>Ictalurus dugesii</i> | | NA | NA |
| 9 | Arroyo en Parque Nacional Insurgente José María Morelos, Mich. | CUI | 19.66, -101.00 | 1 | <i>Tetrapleurodon geminis</i> | | Parque Nacional "Insurgente José María Morelos" | NA |
| 10 | Arroyo San Marcos, Mich. | CUI | 19.80, -101.25 | 4 | <i>Aztecula sallaei</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Moxostoma austrinum</i> , <i>Tetrapleurodon geminis</i> | | NA | NA |

García-Andrade Ana Berenice

| SITIOS | REGIÓN | LAT., LONG. | SR | ESPECIES NATIVAS CON REGISTROS POSTERIORES AL AÑO 2000 | ESPECIES ENDÉMICAS | ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS | HUMEDALES RAMSAR |
|--------|---|----------------|-------------------|---|---|--|---------------------------------|
| 11 | Manantial el Borbollón en La Maiza, Mich. | CUI | 19.50, -101.38 | 5 | <i>Allotoca dugesii</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Skiffia bilineata</i> , <i>Skiffia lermae</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> | NA | NA |
| 12 | Manantial La Mintzita, Mich. | CUI | 19.64, -101.27 | 11 | <i>Allophorus robustus</i> , <i>Allotoca dugesii</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Hubbsina turneri</i> , <i>Notropis calientis</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Moxostoma austrinum</i> , <i>Skiffia lermae</i> , <i>Xenotoca variata</i> , <i>Yuriria alta</i> , <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i> | Zona de Restauración y Protección Ambiental del Área de Recarga del "Manantial La Mintzita" | Manantial La Mintzita |
| 13 | Lago de Pátzcuaro, Mich. | PAT | 19.59, -101.69 | 11 | <i>Allotoca diazi</i> , <i>Skiffia lermae</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Algansea lacustris</i> , <i>Allophorus robustus</i> , <i>Allotoca dugesii</i> , <i>Chirostoma attenuatum</i> , <i>Chirostoma estor</i> , <i>Chirostoma grandocule</i> , <i>Chirostoma jordani</i> , <i>Chirostoma patzcuaro</i> | <i>Algansea lacustris</i> , <i>Allotoca diazi</i> , <i>Chirostoma attenuatum</i> , <i>Chirostoma patzcuaro</i> , NA | Humedales del Lago de Pátzcuaro |
| 14 | Manantial Chapultepec, Mich. | PAT | 19.57, -101.52 | 6 | <i>Algansea lacustris</i> , <i>Allophorus robustus</i> , <i>Allotoca diazi</i> , <i>Allotoca dugesii</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Skiffia lermae</i> | <i>Algansea lacustris</i> , <i>Allotoca diazi</i> NA | NA |
| 15 | Manantial en Opopeo, Mich. | ZIR | 19.41, -101.60 | 2 | <i>Allotoca meeki</i> , <i>Goodea atripinnis</i> | <i>Allotoca meeki</i> NA | NA |
| 16 | Ciénega del Lerma (Almoloya, Lerma y Chignahuapan), Edo. Méx. | ALE | 19.15, -99.49 | 8 | <i>Algansea barbata</i> , <i>Aztecuela sallaei</i> , <i>Chirostoma humboltianum</i> , <i>Chirostoma riojai</i> , <i>Girardinichthys multiradiatus</i> , <i>Goodea atripinnis</i> | <i>Chirostoma riojai</i> Área de Protección de Flora y Fauna Ciénega del Lerma | Ciénegas del Lerma |

Conservación de la ictiofauna del centro de México

| | SITIOS | REGIÓN | LAT., LONG. | SR | ESPECIES NATIVAS CON REGISTROS POSTERIORES AL AÑO 2000 | ESPECIES ENDÉMICAS | ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS | HUMEDALES RAMSAR |
|----|---|-------------|-------------------|----|---|--|---|--------------------------|
| 17 | Los Lavaderos, Mich. | ALE | 19.88, -100.45 | 3 | <i>Girardinichthys multiradiatus</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Notropis marhabatiensis</i> | <i>Notropis marhabatiensis</i> | NA | NA |
| 18 | Tiacaque, do. Méx. | ALE | 19.67, -99.71 | 3 | <i>Algansea barbata</i> , <i>Aztecula sallaei</i> , <i>Chirostoma humboltianum</i> | | Parque Estatal "Santuario del Agua Manantiales de Tiacaque" | NA |
| 19 | Laguna de Tecocomulco, Hgo. | PAN/V ME | 19.86, -98.41 | 2 | <i>Chirostoma jordani</i> , <i>Girardinichthys viviparous</i> | | NA | Laguna de Tecocomulco |
| 20 | Manantial La Media Luna y río Verde, S. L. P. | PAN | 21.86, -100.03 | 2 | <i>Ataeniobius toweri</i> , <i>Ictalurus mexicanus</i> | <i>Ataeniobius toweri</i> , <i>Ictalurus mexicanus</i> | Parque Estatal "Manantial la Media Luna" | NA |
| 21 | Presa de Huapango, Edo. Méx. | PAN | 19.92, -99.80 | 3 | <i>Aztecula sallaei</i> , <i>Girardinichthys multiradiatus</i> , <i>Chirostoma jordani</i> | | Parque Estatal "Santuario del Agua Sistema Hidrológico Presa Huapango" | NA |
| 22 | Río Santa María, S. L. P. | PAN | 21.78, -100.64 | 6 | <i>Algansea tincella</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Poecilia mexicana</i> , <i>Xenophorus captivus</i> , <i>Xenotoca variata</i> | <i>Xenophorus captivus</i> | NA | NA |

García-Andrade Ana Berenice

| SITIOS | REGIÓN | LAT., LONG. | SR | ESPECIES NATIVAS CON REGISTROS POSTERIORES AL AÑO 2000 | ESPECIES ENDÉMICAS | ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS | HUMEDALES RAMSAR |
|--------|---|----------------|-------------------|---|---|---|--|
| 23 | Lago de Xochimilco, Cd. Méx. | VME | 19.27, -99.06 | 2 | <i>Chirostoma jordani</i> , <i>Girardinichthys viviparous</i> | Área Natural Protegida Zona Sujeta a Conservación Ecológica “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco” | Sistema lacustre “Ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco” |
| 24 | Las lagunas de Zempoala, Edo. Méx. | ZEM | 19.06 -99.32 | 2 | <i>Aztecula sallaei</i> , <i>Girardinichthys multiradiatus</i> | Parque Nacional Lagunas de Zempoala | NA |
| 25 | Arroyo en Barranca la Coronilla, Jal. | AME | 20.48, -104.06 | 4 | <i>Algansea amecae</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Poecilia butleri</i> , <i>Xenotoca melanosoma</i> | <i>Algansea amecae</i> | NA |
| 26 | Manantiales en Teuchitlán, Jal. | AME | 20.68, -103.84 | 7 | <i>Ameca splendens</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Ictalurus dugesii</i> , <i>Notropis amecae</i> , <i>Poecilia butleri</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Zoogoneticus purhepechus</i> | <i>Notropis amecae</i> | NA |
| 27 | Río Chiquito en Amatlán de Cañas, Nay. | AME | 20.80, -104.42 | 6 | <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Poeciliopsis viriosa</i> , <i>Moxostoma austrinum</i> , <i>Xenotoca melanosoma</i> , <i>Yuriria amatlana</i> | <i>Yuriria amatlana</i> | NA |
| 28 | Manantial en Hacienda San Sebastián, Jal. | ETZ | 20.82, -104.12 | 5 | <i>Allotoca maculata</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Xenotoca doadroi</i> , <i>Xenotoca melanosoma</i> | <i>Xenotoca doadroi</i> | NA |
| 29 | Presa Palo Verde, Jal. | ETZ | 20.77, -104.12 | 2 | <i>Allotoca maculata</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Xenotoca melanosoma</i> | <i>Allotoca maculata</i> | NA |

Conservación de la ictiofauna del centro de México

| SITIOS | REGIÓN | LAT., LONG. | SR | ESPECIES NATIVAS CON REGISTROS POSTERIORES AL AÑO 2000 | ESPECIES ENDÉMICAS | ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS | HUMEDALES RAMSAR | |
|--------|--|----------------|-------------------|---|---|-------------------------------|---|----|
| 30 | Manantial en Balneario el Moloya, Jal. | MAG | 20.90, -104.08 | 5 | <i>Ameca splendens</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Xenotoca doadroi</i> , <i>Xenotoca melanosoma</i> , <i>Zoogoneticus purhepechus</i> | NA | NA | |
| 31 | Lago de Zapotlán, Jal. | SAY | 19.75, -103.47 | 3 | <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Xenotoca melanosoma</i> | NA | Laguna de Zapotlán | |
| 32 | Arroyo El Asalto y Río Huicicila, Nay. | COM | 21.23, -104.90 | 6 | <i>Algansea avia</i> , <i>Cichlasoma beani</i> , <i>Poecilia butleri</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Poeciliopsis viriosa</i> , <i>Xenotoca eiseni</i> | NA | NA | |
| 33 | Laguna de Santa María del Oro, Nay. | SAN | 21.37, -104.57 | 4 | <i>Algansea avia</i> , <i>Chirostoma humboldtianum</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Xenotoca eiseni</i> | NA | NA | |
| 34 | Manantial en la colonia 6 de enero, Nay. | SAN | 21.52, -104.80 | 4 | <i>Poecilia butleri</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Poeciliopsis prolifica</i> , <i>Xenotoca eiseni</i> | <i>Xenotoca eiseni</i> | NA | NA |
| 35 | Cauce del río Juchipila, Ags., Jal. Y Zac. | SAN | 21.60, -102.95 | 8 | <i>Algansea monticola</i> , <i>Cichlasoma beani</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Ictalurus dugesii</i> , <i>Poecilia butleri</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Moxostoma austrinum</i> , <i>Yuriria alta</i> | <i>Algansea monticola</i> | Área Silvestre Estatal "Sierra Fría", Cuenca Alimentadora del Distrito Nacional de Riego 043 | NA |
| 36 | Cauce del río Verde, Ags. y Jal. | SAN | 21.30, -102.55 | 9 | <i>Algansea tincella</i> , <i>Chirostoma jordani</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Ictalurus dugesii</i> , <i>Notropis calientis</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Moxostoma austrinum</i> , <i>Xenotoca variata</i> , <i>Yuriria alta</i> | | Área Silvestre Estatal "Sierra Fría" | NA |

García-Andrade Ana Berenice

| SITIOS | REGIÓN | LAT., LONG. | SR | ESPECIES NATIVAS CON REGISTROS POSTERIORES AL AÑO 2000 | ESPECIES ENDÉMICAS | ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS | HUMEDALES RAMSAR |
|--|--------|-------------------|----|---|---|---|---------------------|
| Arroyo cerca del poblado de Quitupán, Mich. | BAL | 19.92, -102.87 | 4 | <i>Algansea tincella</i> , <i>Allotoca regalis</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> | <i>Allotoca regalis</i> | NA | NA |
| Balneario El Agua de Zapote de Tocumbo, Mich. | BAL | 19.70, -102.51 | 5 | <i>Allotoca regalis</i> , <i>Chapalichthys pardalis</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Ilyodon whitei</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> | <i>Chapalichthys pardalis</i> , <i>Allotoca regalis</i> | NA | NA |
| Cauce del río Cupatitzio, Mich. | BAL | 19.42, -102.02 | 6 | <i>Allotoca catarinae</i> , <i>Allophorus robustus</i> , <i>Cichlasoma istlanum</i> , <i>Ictalurus balsanus</i> , <i>Ilyodon whitei</i> , <i>Poecilia butleri</i> | <i>Allotoca catarinae</i> , <i>Ictalurus balsanus</i> | Parque Nacional Barranca del Cupatitzio, Zona de protección estatal "El Zapien" | NA |
| Cabeceras del río Ayuquila cerca de la sierra de Manatlán, Tuxcacuesco y Quila, Jal. | AYU | 19.79, -104.23 | 12 | <i>Agonostomus monticola</i> , <i>Allodontichthys zonistius</i> , <i>Cichlasoma istlanum</i> , <i>Goodea atripinnis</i> , <i>Ictalurus dugesii</i> , <i>Ilyodon furcoidens</i> , <i>Poecilia butleri</i> , <i>Poeciliopsis baenschi</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Moxostoma austrinum</i> , <i>Xenotoca eiseni</i> , <i>Xenotoca melanosoma</i> | <i>Allodontichthys zonistius</i> | NA | NA |
| Río Cihuatlán (Purificación), Jal. | PUM | 19.56, -104.50 | 4 | <i>Poecilia chica</i> , <i>Poeciliopsis baenschi</i> , <i>Poeciliopsis turneri</i> , <i>Xenotaenia resolanae</i> | <i>Xenotaenia resolanae</i> | NA | NA |
| Río Cuzalapa (Marabasco), Jal. | PUM | 19.46, -104.32 | 6 | <i>Ilyodon furcoidens</i> , <i>Poecilia butleri</i> , <i>Poecilia chica</i> , <i>Poeciliopsis baenschi</i> , <i>Sicydium multipunctatum</i> , <i>Xenotaenia resolanae</i> | <i>Xenotaenia resolanae</i> | Reserva de la Biosfera "Sierra de Manatlán" | NA |

Conservación de la ictiofauna del centro de México

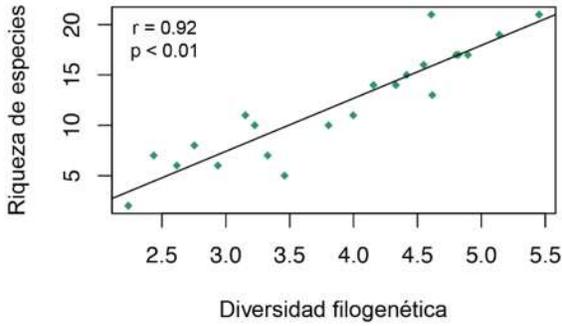
| SITIOS | REGIÓN | LAT., LONG. | SR | ESPECIES NATIVAS CON REGISTROS POSTERIORES AL AÑO 2000 | ESPECIES ENDÉMICAS | ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS | HUMEDALES RAMSAR |
|--------|-------------------------------------|----------------|-------------------|---|---|-------------------------------|---------------------|
| 43 | Cabeceras del río Tamazula, Jal. | TMZ | 19.33, -103.37 | 7 | <i>Algansea</i> <i>aphanea</i> , <i>Allodontichthys</i> <i>hubbsi</i> , <i>Allodontichthys</i> <i>tamazulae</i> , <i>Ilyodon whitei</i> , <i>Poecilia butleri</i> , <i>Poeciliopsis infans</i> , <i>Xenotoca lyonsi</i> | NA | NA |

Abreviaturas regiones: BLE = Bajo Lerma; COT = Cotija; CHA = Chapala; ZAC = Zacapu; MLE = Medio Lerma, ZIR = Zirahuén; PAT = Pátzcuaro; CUI = Cuitzeo, ALE = Alto Lerma; ZEM = Zempoala; VME = Valle de México; PAN = Pánuco, ETZ = Etzatlán; MAG = Magdalena; AME = Ameca; SAY = Sayula, COM = Compostela; SAN = Santiago, BAL = Balsas, PUM = Purificación-Marabasco; AYU = Ayuquila-Armería; TMZ = Tamazula. NA = No aplica.

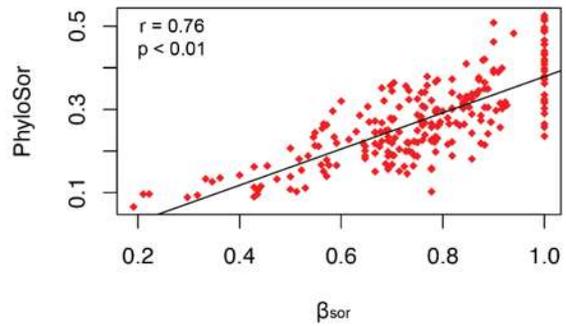
ANEXO II FIGURAS

9

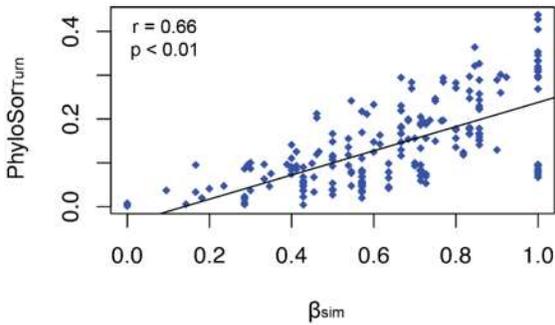
a) PD vs SR



b) β_{sor} vs PhyloSor



c) β_{sim} vs PhyloSor_{Turn}



d) β_{nes} vs PhyloSor_{PD}

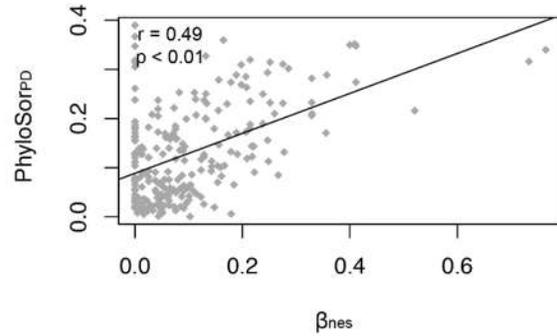


Figura-A 1. Correlaciones lineales entre los valores obtenidos para diversidad filogenética y taxonómica. Se muestra los valores obtenidos de r de Pearson en cada caso, además de los valores de P. a) Diversidad filogenética (PD) y riqueza de especies (SR), b) Valores de disimilitud taxonómica (β_{sor}) y filogenética (PhyloSor) por pares, c) Valores estimados por pares para el componente de recambio de especies (β_{sim}) y linajes (PhyloSor_{Turn}) y d) Valores obtenidos para el componente de anidamiento (β_{nes}) y diversidad filogenética (PhyloSor_{PD}).