

# PECES DULCEACUÍCOLAS DE MÉXICO



José María Velasco, *Valle de México desde el cerro de Santa Isabel* (1875). Museo Nacional de Arte, Ciudad de México. Reproducida con permiso del Instituto Nacional de Bellas Artes.

# PECES DULCEACUÍCOLAS DE MÉXICO

Robert Rush Miller

con la colaboración de W. L. Minckley  
y Steven Mark Norris  
con mapas de Martha Hall Gach

Traducción de Juan J. Schmitter-Soto



COMISIÓN NACIONAL PARA  
EL CONOCIMIENTO Y USO DE  
LA BIODIVERSIDAD



SOCIEDAD ICTIOLÓGICA  
MEXICANA, A.C.



EL COLEGIO DE LA  
FRONTERA SUR



CONSEJO DE PECES DEL DESIERTO

ROBERT RUSH MILLER (1916-2003), uno de los principales expertos del mundo en peces de agua dulce, fue profesor en el Departamento de Zoología y curador del Museo de Zoología en la Universidad de Michigan desde 1948 hasta su retiro en 1987.

W. L. MINCKLEY (1935-2001) fue profesor de zoología en la Universidad Estatal de Arizona y autor de *Fishes of Arizona*.

STEVEN MARK NORRIS, un ictiólogo que imparte biología en la Universidad Estatal de California en las Islas del Canal, ha escrito sobre la sistemática y biogeografía de peces dulceacuícolas africanos y mexicanos.

Título original: *Freshwater Fishes of México*

Primera edición: 2009

© D.R. 2009, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

© D.R. 2009, Sociedad Ictiológica Mexicana, A.C.

© D.R. 2009, El Colegio de la Frontera Sur, México.

© D.R. 2009, Consejo de los Peces del Desierto, México-Estados Unidos.

**ISBN: 978-607-7607-20-5**

Las características de esta edición son propiedad de:

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad  
Av. Liga Periférico–Insurgentes Sur 4903, Col. Parques del Pedregal, Tlalpan,  
C.P. 14010, México, D.F.

ROBERT RUSH MILLER (1916-2003)

Mucho de la inspiración para elaborar este libro y la mayor parte de los detalles interminables, tediosos, laboriosos, requeridos para hacerlo fructificar, fueron responsabilidad de mi fiel esposa, Fran. Dedico este libro a su memoria.



Ir a la naturaleza. Tomar los hechos en las propias manos.  
Observar y ver por uno mismo.

Louis Agassiz





# CONTENIDO

Prefacio	xiii	60. Familia ACIPENSERIDAE	92
Por Salvador Contreras-Balderas		62. Familia LEPISOSTEIDAE	94
Prefacio	xv	63. Familia ELOPIDAE	97
Por Edwin P. (Phil) Pister		74. Familia ANGUILLIDAE	99
Prólogo	xvii	95. Familia ENGRAULIDAE	99
Agradecimientos	xxi	97. Familia CLUPEIDAE	102
1. Introducción	1	102. Familia CYPRINIDAE	108
2. Ambientes de México	7	105. Familia CATOSTOMIDAE	159
Geografía		119. Familia CHARACIDAE	171
Clima e hidrografía	11	143. Familia ICTALURIDAE	177
Provincias bióticas	24	156. Familia ARIIDAE	185
3. Ictiogeografía histórica	27	141. Familia PIMELODIDAE <sup>2</sup>	192
Patrones subcontinentales	29	161. Familia GYMNOTIDAE	195
Provincias ictiofaunísticas	31	175. Familia SALMONIDAE	196
4. Historia de la ictiología mexicana		223. Familia BYTHITIDAE	199
de agua dulce	55	215. Familia BATRACHOIDIDAE	199
Las primeras contribuciones	55	245. Familia MUGILIDAE	201
Contribuciones extranjeras	58	246. Familia ATHERINOPSIDAE	205
Investigadores mexicanos	63	255. Familia BELONIDAE	225
Peces dulceacuícolas de México	66	254. Familia HEMIRAMPHIDAE	227
5. Extirpación, extinción y conservación	69	259. Familia RIVULIDAE	229
6. Los peces	73	265. Familia ANABLEPIDAE	232
Nombres científicos y nombres comunes	73	266. Familia POECILIIDAE	233
Determinación de las familias de peces		261. Familia GOODEIDAE	292
dulceacuícolas mexicanos	74	264. Familia CYPRINODONTIDAE	319
2. Familia PETROMYZONTIDAE	87	291. Familia GASTEROSTEIDAE	351
29. <sup>1</sup> Familia CARCHARHINIDAE	90	295. Familia SYNGNATHIDAE	353
44. Familia PRISTIDAE	91	300. Familia SYNBRANCHIDAE	354
		320. Familia COTTIDAE	356
		329. Familia CENTROPOMIDAE	357
		349. Familia CENTRARCHIDAE	363
		350. Familia PERCIDAE	367
		364. Familia CARANGIDAE	371
		370. Familia LUTJANIDAE	373
		373. Familia GERREIDAE	375
		374. Familia HAEMULIDAE	382
		381. Familia SCIAENIDAE	384

1. La numeración de las familias se ha actualizado con base en Nelson (2006), lo mismo que la mayoría de las referencias a Nelson (1994) en el resto del libro.– JJSS

2. Los pimelódidos mexicanos se incluyen ahora en la familia Heptapteridae (Bockmann, F. A. y G. M. Guazzelli. 2003. Family Heptapteridae (Heptapterids). Pp. 406-431 in R. E. Reis *et al.* (eds.), Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre).– JJSS.

409. Familia CICHLIDAE	386	Literatura citada	467
446. Familia DACTYLOSCOPIDAE	423		
452. Familia GOBIESOCIDAE	424	Autores y colaboradores	519
457. Familia ELEOTRIDAE	426		
460. Familia GOBIIDAE	432	Índice de nombres científicos	521
492. Familia PARALICHTHYIDAE	439		
500. Familia ACHIRIDAE	440	Índice de autores	535
Apéndice	443	Índice de temas	545
Glosario, abreviaturas y acrónimos	459	Las láminas en color siguen a la página 280.	

## PREFACIO

ES PARA mí un honor presentar el libro *Peces dulceacuícolas de México* de Robert R. Miller. Hice contacto con “Bob”, como le llamamos sus alumnos, colegas y amigos, siendo yo un estudiante de la carrera de biólogo en Monterrey en 1958. Fue el inicio de un intercambio de información, ideas, consejos, que duró toda la vida hasta el año 2000, cuando él ya no tuvo plena conciencia. Me trató como a un compañero y colega ictiólogo, no como generalmente se trata a los estudiantes, por lo cual le he vivido agradecido siempre. Bob amó a México y a los peces mexicanos. Pronto supe sobre el proyecto del presente libro, resultado de casi 50 años de investigaciones. Este libro fue la tarea de su vida. En los últimos dos años, Bob fue quedando más y más incapacitado para seguir su desarrollo. W. L. Minckley (RIP), “Minck”, otro amante de México, entró en el panorama y tomó a su cargo convocar a algunos colegas para sostener el avance del proyecto. Parte del retardo fue debido a la actitud perfeccionista de Bob, revisando, corrigiendo, siguiéndole la pista a cada nueva especie, nuevo registro, cada punto de localidad en los mapas, para estar seguro de que todo estaba absolutamente correcto. Apoyando el proyecto acudieron Steven Norris, Martha Gach y el mismo Minck, así como un número de colegas en la lista de agradecimientos del libro, todos tratando de ganar la carrera de la degeneración progresiva de una mente brillante pero envejecida. Desafortunadamente, Bob falleció sin una conciencia clara de que el libro estaba casi listo para ir a la imprenta.

El libro sintetiza el conocimiento de la fauna de peces nativos de agua dulce de México, la literatura pertinente,

registros de museo y más de 35,000 ejemplares alojados en diferentes museos y colecciones. El duro trabajo que se necesitó para terminar el libro hace merecedores a Minck y a Steve de ser coautores, por toda la información con la que contribuyeron para completarlo.

Hoy el libro está en tus manos. Cuando lo uses o simplemente hojees los contenidos, piensa en la dedicación, amor por el trabajo, información precisa y los tiempos consumidos que representa. En un nivel más elevado, el libro te ayudará a conocer y entender los peces mexicanos, al día. Un número de ellos ha desaparecido, extintos por gente descuidada, sin consideración por su valor informativo o por su utilidad. Otros nuevos pueden llegar a descubrirse y pueden ser colocados correctamente haciendo referencia a este libro. Sin embargo, el libro es una piedra miliar difícil de superar y será útil mucho tiempo por venir.

El libro será un excelente acompañante del reciente libro sobre especies invasivas de las aguas dulces de José Luis Castro-Aguirre y colaboradores (1999) y del que tratará las especies exóticas/introducidas de peces conocidas en México, el cual está siendo finalizado por el suscrito.<sup>1</sup> Con ellos tendrás una amplia cobertura de todos los peces conocidos de las aguas continentales de México.

Conservemos estos pensamientos a la memoria de un amigo, maestro y colega, siempre accesible a ayudar. Agradecemosle en lo más profundo de nuestro intelecto por el gran paso y ayuda en nuestras tareas que el libro significa. Es un recuerdo de sus esfuerzos. Es la herencia del saber que nos ha dejado para continuarla en nuestro trabajo o simplemente para disfrutarla.

DESCANSA EN PAZ, MAESTRO.

Salvador Contreras-Balderas

---

1. El 12 de marzo de 2009 falleció el Dr. Salvador Contreras-Balderas, sin haber concluido la obra que menciona y sin haber llegado a ver publicado en español el presente libro; el traductor dedica la versión en español a la memoria de este insigne ictiólogo mexicano.



## PREFACIO

LA CULMINACIÓN del libro *Peces dulceacuícolas de México* y el fallecimiento de Robert Rush Miller concluyeron una etapa, que para mí empezó hace casi 40 años. Me provocan una lluvia de recuerdos, la evocación del momento en que me enteré por primera vez del sueño de elaborar este libro. Fue durante una salida de campo al valle Saline, cerca del Valle de la Muerte, en la parte occidental de California, con Bob y Fran Miller y Carl y Laura Hubbs. Los recuerdo discutiendo la idea mientras sudábamos bajo la sombra escuálida de un tamarisco en el arroyo del cañón Hunter.

Esto sucedió durante las primeras fases de mi asociación con el complejo Hubbs/Miller y poco después del principio de mi larga carrera de trabajo, dedicada a los peces del desierto, la cual inició tres años atrás (el 10 de julio de 1964), cuando Bob, Carl y yo redescubrimos el cachorrito de Owens (*Cyprinodon radiosus*) cerca de su localidad tipo en Fish Slough, a poca distancia al norte de mi casa en Bishop, California. Me impresionaron enormemente estos dos extraordinarios caballeros (tanto como sus esposas) mientras vadeábamos la somera ciénega del desierto, sobre todo cuando escuché a Carl anunciar con su fuerte voz, “Bob, ¡todavía están aquí!” No se había extinto la especie, como temíamos por diversas razones. Me resultó aún más impresionante la idea de que algún ictiólogo (o grupo de ictiólogos) hubiera acumulado la información suficiente para escribir un libro sobre los peces de un país entero, ¡máxime un país tan grande y complejo como México!

Poco después, el 18 de noviembre de 1969, conocí a W. L. Minckley durante el primer congreso del Consejo de los Peces del Desierto en el Valle de la Muerte. Había escuchado comentarios sobre “Minck” y estaba al tanto sobre su trabajo. Sin embargo, pero no logré impresionarlo tanto como él a mí. Él tuvo siempre una profunda desconfianza hacia cualquier persona asociada a una agencia gubernamental (yo era un biólogo pesquero del Departamento de Caza y Pesca de California). Minck consideraba que las agencias gubernamentales eran entidades apoyadas con recursos públicos con el único fin de destruir a los peces nativos que él tanto amaba, ya fuese por erradicación directa o por “negligencia benigna”.

La percepción de Minck estaba (como siempre) bien fundada. Yo fui uno de los primeros entre mis colegas en romper con las reglas tradicionales de la administración pesquera promovida por las agencias públicas, la cual estaba dirigida sólo a la cosecha consumista. Al respecto, he dedicado además una gran parte de mis 50 años de carrera a la divulgación de la filosofía de la escuela Miller/Minckley/Hubbs. Promover esta filosofía significaba más bien llevar a mis colegas a rastras hacia el siglo XX, ¡con la esperanza de alcanzarlo antes de que llegara el XXI! Quienes tuvieron la fortuna de conocer en persona a Minck se reirán cuando sepan que pasaron casi 20 años antes de que me ganara su confianza. Durante los últimos años de vida de Minck, nos hicimos buenos amigos. Han sido enormes sus contribuciones a nuestro conocimiento de los ecosistemas de tierras áridas y, como con Miller y Hubbs, sus alumnos de posgrado han llegado a ser ellos mismos leyendas mientras dan clases y continúan en este campo de investigación. Fue una gran experiencia conocer a Minck.

Fue al principio de la década de 1970 cuando Bob Miller mencionó el nombre de su colega Salvador Contreras-Balderas, de la Universidad Autónoma de Nuevo León. Este evento fue mi primer encuentro con los peces de México. Pronto conocí a Salvador, cuando el Consejo de los Peces del Desierto comenzó a incorporar a científicos mexicanos en los esfuerzos de preservación de una fauna que todavía no ha hecho caso de las fronteras políticas. El Dr. Contreras, antiguo alumno de Royal D. Suttkus, el legendario ictiólogo de la Universidad de Tulane, fue el complemento mexicano de Minckley/Miller/Hubbs por sus investigaciones y dedicación puesta en la conservación de los peces del desierto de México y sus hábitat. Como Minckley, Miller y Hubbs, cuento a Salvador entre mis mejores amigos y tendré siempre conmigo los recuerdos de las conferencias que impartí a sus estudiantes de ictiología y las colectas de *Astyanax mexicanus*, las cuales realicé con él, sus hijos y sus alumnos en 1981, en los arroyos de la Sierra Madre Occidental. Salvador nunca estuvo lejos cuando Gorgonio Ruiz-Campos (su alumno) y yo iniciamos los estudios sobre la trucha de Nelson (*Oncorhynchus mykiss nelsoni*) en los arroyos de la

Sierra San Pedro Mártir en Baja California. Gorgonio continuó con estos estudios hasta la elaboración de su tesis doctoral.

Al preparar este breve prefacio a un trabajo tan monumental como *Peces dulceacuícolas de México*, he revisado con gran placer la lista de autores y colaboradores. Han venido a mi mente recuerdos de las colecciones más grandes e importantes y de sus responsables, sea en Ann Arbor, Monterrey, Tempe, Ithaca, Palo Alto, Austin, Belle Chasse, Lawrence, La Paz, la Academia de Ciencias de California en San Francisco, el Instituto Smithsonian u otros lugares, guardados por los curadores, quienes estudiaron en éstos y otros institutos. Juntos, representamos una gran fraternidad y su genealogía académica es fascinante.

En mis muchos años de trabajo como biólogo en una oficina gubernamental, he caminado largamente por el pasillo central que separa la erudición del descubrimiento de la erudición aplicada, teniendo siempre en cuenta la interdependencia y las metas comunes de los investigadores universitarios y los conservacionis-

tas prácticos. *Peces dulceacuícolas de México* provee una reserva, de vastedad sin precedentes, de información ahora disponible para investigador y conservacionista por igual, mientras continuamos luchando por preservar grupos representativos de la magnífica ictiofauna nativa de Norteamérica. Sin tal información, los programas de conservación significativos se volverían casi imposibles.

Por último, pero no por ello menos importante, destaco el enorme papel que jugó Steven Norris durante los años recientes. Cuando se tornó precaria la salud de Bob Miller y falleció inesperadamente Minck en 2001, Steve asumió –él solo– la inmensa tarea de reunir toda la información y trabajo realizado por Bob y Minck y entregar el manuscrito en dos enormes cajas a la Editorial de la Universidad de Chicago. La dedicación, capacidad y buen humor de Steve habrían causado a sus mentores enorme gratitud y admiración, orgullo y agradecimiento, sentimientos compartidos por todos los que han sido estimulados por estos dos grandes científicos y su obra.

Edwin P. (Phil) Pister

## PRÓLOGO

**E**STE LIBRO ha tomado décadas en su elaboración, la mayor obra en la vida de Robert Rush Miller y en gran medida también la de Frances Hubbs Miller. Están involucradas en su realización numerosas expediciones a México e incontables horas de trabajo en museos y bibliotecas, además de la redacción y la edición. Cuando Fran Miller falleció en 1987, el profesor Miller perdió no sólo a la mujer que fue su esposa durante casi 50 años, sino también a su editora, asistente técnica y colaboradora principal. Para entonces una parte sustancial del proyecto estaba lista, grandes fragmentos del texto y la mayoría de las fotografías y mapas necesarios. A mediados de los 1990, a medida que Bob se acercaba a su cumpleaños 80 y su salud se deterioraba, para algunos de sus colegas resultó claro que él no estaría en condiciones de completar el proyecto por sí mismo. El libro era demasiado importante como para dejarlo inconcluso e inédito. En 1995 W. L. Minckley, "Minck", amigo y colega de Bob, se acercó a él para proponerle su colaboración con miras a dar al libro el último empujón y terminarlo. Bob estuvo de acuerdo y, en el otoño de 1995, Minckley asumió la responsabilidad de atender los aspectos técnicos relacionados con la preparación del libro. En este proceso yo jugué el doble papel de asistente ictiológico de Bob y editorial de Minckley. La transferencia del trabajo a nuestras manos fue facilitada tremendamente por las bases establecidas por Fran Miller; es decir, por las pulcras y ordenadas series de listas, archivos de texto y carpetas, las cuales a la muerte de Fran fueron administradas por Martha H. Gach y otros. Con la atención de las tareas técnicas y editoriales en las manos de Minckley y en las mías, pareció que los hombros de Bob se liberaban de una gran carga y en los años siguientes continuó su trabajo sobre una miríada de cuestiones científicas y asuntos del libro, según hiciera falta. Desgraciadamente, su salud fue frágil durante este período (y desde antes), haciéndolo incapaz de trabajar por lapsos de meses. A fines de 2000, ya no podía participar activamente en los temas editoriales o científicos. Se le mantenía al tanto del progreso en la elaboración del libro y él ofrecía ideas, según sus posibilidades.

El profesor Miller quería originalmente dar a la ictiofauna mexicana un tratamiento más profundo de lo que hemos ofrecido en este volumen. Además de las secciones taxonómicas (que de hecho se han completado en su mayor parte como él lo concibió en su momento), él pensaba incluir contribuciones significativas y originales sobre temas más amplios, de síntesis, tales como filosofía y práctica de la sistemática, filogenética, historia, paleoictiología, biogeografía, conservación, introducciones y extinciones. Aunque compiló abundantes notas sobre estos temas y comenzó a condensar algunas de ellas en capítulos formales, éstos nunca fueron concluidos por su pluma. Sobre muchos de estos temas se estructuraron textos panorámicos, más modestos, los cuales fueron escritos por Minckley y por mí (con contribuciones de Clyde D. Barbour, José Luis Castro-Aguirre y Juan J. Schmitter-Soto). Algunos de éstos se derivaron en parte de las notas o esbozos de Bob y la mayoría fueron editados o, por lo menos, leídos por él.

Mientras Minckley, Bob y yo avanzábamos sobre las secciones incompletas del libro y llenábamos las lagunas detectadas, poníamos también al día el manuscrito con las nuevas investigaciones que aparecían continuamente. Dado el interés e incremento de la actividad ictiológica mexicana en años recientes, parecía a veces como si estuviéramos perdiendo terreno, a pesar de que la porción terminada del libro era cada vez mayor. Hacia principios de 2001 el manuscrito estaba bastante completo, de modo que sentimos que era tiempo de movilizarse en busca de su publicación. Así, Minckley decretó que el manuscrito se cerraría el 1 de junio de 2001. Toda labor posterior a esa fecha tendría que limitarse a prepararlo para su revisión. Tan sólo tres semanas después de este plazo, Minckley falleció de manera inesperada, después de una breve lucha contra el cáncer. Su partida ha dejado un vacío sustancial en las comunidades ictiológica y conservacionista del oeste de Estados Unidos y norte de México (véase Collins et al. 2002). Se le extraña dolorosamente. Si bien este libro fue el sueño de Fran y Bob Miller y la obra de sus vidas, no habría sido posible llevarlo a término sin el tenaz esfuerzo de W. L. Minckley. La culminación de

*Peces dulceacuícolas de México* ha significado brindar un tributo a su gran amor por el mundo natural, su lealtad hacia un amigo y su compromiso con las ciencias de la ictiología y la conservación. El libro mismo es la corona de la larga y extraordinariamente productiva carrera de Bob Miller.

A lo largo de la edición final del libro tuvimos el entusiasta (y paciente) apoyo de la Editorial de la Universidad de Chicago. En particular, nuestra editora, Christie Henry, manejó el manuscrito con destreza y sensibilidad. Yo sé que el profesor Miller quedó emocionado y motivado por la calidad y tono de su único encuentro en vivo, ocurrido en 1998. Recuerdo que Minck dijo alguna vez que un elemento esencial para alcanzar el éxito en un proyecto como éste era tener un editor que creyera realmente en el libro y lo quisiera. Hemos tenido eso y más. En el último tramo de la edición, algunos especialistas revisaron varias secciones del libro (aparecen referidos a continuación y en los agradecimientos). Tim Berra, Gorgonio Ruiz-Campos, John Lyons y Juan J. Schmitter-Soto aceptaron la tarea hercúlea de revisar el manuscrito íntegro. Su lectura cuidadosa y atinadas observaciones llamaron mi atención sobre muchos errores y omisiones, grandes y pequeños; además, ofrecieron numerosas mejoras y actualizaciones. El profesor Miller quedó contento con la contribución de sus colegas y el libro es más sólido gracias a sus esfuerzos.

Por mi parte, quiero agradecer a los curadores, personal y estudiantes de posgrado de la División de Peces, Museo de Zoología, Universidad de Michigan, por su apoyo y hospitalidad durante mi estancia para este proyecto: Gerald R. Smith, William L. Fink, Reeve M. Bailey, William A. Gosline, Douglas W. Nelson, Shane A. Webb y Ewen Harrison. Ellos y otros colegas han apoyado este esfuerzo final o han ofrecido sugerencias y estímulo: la familia Miller, Clyde D. Barbour, Elodore J. Cohn, James P. Collins, Salvador Contreras-Balderas, Anthony A. Echelle, Héctor Espinosa Pérez, Lloyd T. Findley, Jared M. Fischer, Carter R. Gilbert, Dean A. Hendrickson, John Lyons, Paul C. Marsh, Richard L. Mayden, Joe S. Nelson, Edwin P. (Phil) Pister, Juan J. Schmitter-Soto y Peter Unmack. Martha Hall Gach ha sido insustituible como editora de mapas y como amiga de los autores. El yerno de Bob, Robert C. Cashner, sirvió como enlace con la familia Miller durante el proceso final de tener el libro listo para revisión. Sus esfuerzos y consejo se agradecen profundamente. Agradezco también a mi esposa, la Dra. Nancy M. Mozingo y al resto de mi familia por su apoyo. No puedo suponer que he mencionado a todos aquéllos a quienes Minck hubiera querido agradecer y reconocer, pero imagino que esas personas saben quiénes son. Ciertamente, la familia y los colegas fueron centrales en su vida.

Notas finales: Bob quería que su libro fuera tan absolutamente completo y perfecto como fuese posible. Esto explica en parte su larga gestación. Como lo pueden confirmar muchos de quienes trabajaron con él, Bob tenía la capacidad (quizá “tendencia” sea una palabra más exacta) de enfocar su atención en los detalles más minúsculos. Él y yo dejamos en la bitácora muchos largos días que pasamos en la biblioteca de la División de Peces del Museo de Zoología y en su “laboratorio húmedo”. A veces nuestra jornada concluía sólo cuando uno o ambos comenzábamos a cabecear de sueño. Una noche, Bob se afanaba sobre algún oscuro pedacito de minucias y me hacía incursionar arduamente una y otra vez en la biblioteca, su cubículo, o abajo, en la colección de peces. Desesperado, le dije que no importaba cuán perfecto sintiéramos que sería el libro una vez publicado, a los pocos días de su aparición empezarían a llegar mensajes electrónicos, facsímiles, llamadas y cartas de los lectores que le advertirían sobre alguna investigación pasada por alto, le solicitarían corregir algún registro de distribución o le cuestionarían sobre alguna afirmación. “Por supuesto”, contestó, con los ojos entrecerrados y asintiendo con la cabeza de manera muy flemática, casi impaciente, “y yo iré archivando todas esas correcciones en una caja especial... para mi segunda edición”.<sup>1</sup>

Tal como está, este libro abarca principalmente la ictiofauna de México *antes* de que ocurriera la mayor parte del daño que los peces y sus hábitat han sufrido en las décadas recientes. Quedará en manos de otros documentar innumerables descubrimientos, nuevos y continuos y, con tristeza, muchas introducciones, translocaciones y extirpaciones. Los tres autores han expresado la esperanza de que este volumen sea un fundamento importante para que siga floreciendo la ictiología mexicana.

Más allá de los prefacios y de este prólogo, los pronombres personales como “yo” o “mi” y la frase “el autor” se refieren siempre al profesor Miller. La autoría del volumen entero debe acreditarse a Robert Rush Miller (autor principal), con W. L. Minckley y yo como coautores. Hay autores adicionales en algunos capítulos individuales o claves de determinación y se indican como corresponde. Estas secciones deberían referirse como se citarían los diferentes capítulos de un volumen editado.

Mientras el libro se acercaba a su publicación, Robert Rush Miller falleció en paz el 10 de febrero de

1. Nota al lector: se pide a los usuarios de este libro y a otros investigadores sobre ictiología mexicana enviar a SMN sobretiros y correcciones sobre estudios nuevos o pasados por alto. Se usarán en una segunda edición, si se llega a hacer una, o, en su caso, en un compendio de actualizaciones y correcciones. RRM.



2003. Un colega suyo de toda la vida escribió, simplemente: “el fin de una era”.

Steven Mark Norris  
Camarillo, California  
Marzo de 2003

A continuación se presenta una relación de los especialistas que leyeron y comentaron las secciones que constituyen este libro en su forma casi final. Su participación se abocó generalmente a la revisión de las sinopsis de las familias y los géneros sobre los que tenían un conocimiento en particular. En la sección de agradecimientos están referidos muchos otros que ofrecieron libremente su experiencia al autor principal en las etapas más tempranas de la génesis del libro. Las opiniones de estos ictiólogos no coinciden nece-

sariamente del todo con las posiciones defendidas en este libro.

Clyde D. Barbour (Atherinopsidae, *Yuriria*, biogeografía)  
Brooks M. Burr (Cyprinidae, Ictaluridae)  
Bruce B. Collette (Batrachoididae, Hemiramphidae, Belonidae)  
Salvador Contreras-Balderas (Characidae, ictiología general)  
Anthony A. Echelle (Cyprinodontidae)  
Ian Harrison (Mugilidae)  
Dean A. Hendrickson (Salmonidae, Ictaluridae)  
Clark Hubbs (Poeciliidae)  
Robert E. Jenkins (Catostomidae)  
John Lyons (Petromyzontidae, Goodeidae)  
Juan Jacobo Schmitter-Soto (Characidae, biogeografía)  
Shane A. Webb (Goodeidae)



## AGRADECIMIENTOS

ESCRIBIR *Peces dulceacuícolas de México* fue la obra de la vida de Robert Rush Miller, con antecedentes que se remontan a la década de 1940. A medida que el trabajo se aproximaba a su fin más de 50 años después, su salud empezó a deteriorarse y las tareas de completar y construir finalmente el volumen recayeron sobre sus coautores. El profesor Miller nunca concluyó una sección de agradecimientos. No obstante, con base en sus notas y deseos, nosotros (WLM y SMN) hemos escrito los agradecimientos y reconocimientos que ofrecemos aquí. Obviamente, numerosos individuos e instituciones han contribuido a este esfuerzo tan exhaustivo, tan largo de completarse. En el curso de este trabajo, el profesor Miller tuvo contacto prácticamente con todas las personas cuya investigación involucrara peces mexicanos, al menos por correspondencia. Hemos intentado incluir a todos de quienes tuvimos referencia o creemos que él habría querido reconocer. De antemano ofrecemos disculpas a quienes podrían haber quedado excluidos. Pedimos a quienes consideren que sus nombres, instituciones o contribuciones fueron omitidos, anotados en el lugar equivocado, o referidos de manera errónea, que sean sensibles sobre las dificultades de nuestro encargo y estén seguros de que sus esfuerzos fueron y son apreciados.

La primera persona a quien el profesor Miller quería agradecerle fue su esposa. En sus propias palabras: “Gran parte de mi productividad como científico la hizo posible mi esposa, Frances Hubbs Miller, quien dedicó su tiempo, energía e intelecto a asegurar el éxito en el campo que elegí. Fue una compañera dedicada, tanto en el campo como en el laboratorio, una excelente editora y trabajó de manera diligente y efectiva en la preparación de este libro. Cuando dije que ella debería ser coautora, me prohibió siquiera hablar de ello. Sin embargo, el libro fue idea suya y nunca se habría completado sin sus largos años iniciales de ardua labor. Cuando ella se dio cuenta de que no sobreviviría a su cáncer, expresó su preocupación porque el libro se terminara. Le aseguré que sí se terminaría, pero se requirió mucha ayuda para que así fuera.”

Carl Leavitt Hubbs, el asesor doctoral de Bob, su mentor, suegro y colega, compartió una larga y cerca-

na relación de trabajo, durante la cual colaboraron en numerosas expediciones y estudios (ver la literatura citada). El manuscrito inédito de Hubbs “*Fishes of North-eastern México*” (“Peces de México Nororiental”), en coautoría con Myron Gordon, proveyó los fundamentos de algunas de las secciones de este volumen. Como ocurrió previamente con el profesor Hubbs y su familia (Miller et al. 1986), la esposa de Robert Miller, Frances y sus hijos Frances, Gifford, Roger, Laurence (llamado así en honor a Laura Hubbs) y Benjamin, y otros familiares cercanos, lo acompañaban como asistentes y compañeros invaluable en el campo. El trabajo de campo era un asunto de familia. Algunos aspectos de estas relaciones se describen en Miller et al. (1986). Con anterioridad, su padre, Ralph G. Miller, capturó peces por su parte y con su hijo en el oeste de Estados Unidos y México, lo que aportó muchos especímenes valiosos.

El pueblo de México merece un agradecimiento especial por la información, apoyo y otro tipo de ayuda, los cuales hicieron grato y provechoso el trabajo en el país. Los habitantes del medio rural, sin los cuales la labor habría sido imposible, son demasiados para agradecerles uno a uno. Empero, se puede reconocer a algunos, que van desde residentes locales, quienes contribuyeron de manera especial, hasta personal de la universidad y del gobierno que apoyó otorgando permisos, proveyendo algunos especímenes, dando instrucciones para alcanzar lugares remotos y ayudando en otros mil detalles: José y Clemencia Álvarez del Villar, Francisco Arreguín Sánchez, Juan Miguel Artigas Azas, Juan Carlos Barrera Guevara, Ignacio Bonilla Vázquez, Jorge Carranza Fraser, José Luis Castro-Aguirre, Humberto Chávez, Agustín Comano, Salvador Contreras-Balderas y familia, Juan Luis Cifuentes Lemus, Edmundo Díaz-Pardo, Jorge Dipp, Jorge Echaniz R., Héctor S. Espinosa Pérez, Eduardo Fierro, Raúl Fierro Solórzano, Juan Gómez, Lourdes Juárez Romero, María de Lourdes Lozano-Vilano, Enquino R. López, José “Pepe” y Catalina Lugo Guajardo, Luis Lupián, Andrés Reséndez Medina, Federico Chávez, Julio Mindence, Clay Montgomery e hijo, Alejandro Robles, Gorgonio Ruiz-Campos, Juan J. Schmitter-Soto, Aurelio Solór-

zano Preciado, Patricia Toledo, Manuel Uribe Alcocer, Arcadio Valdés González, Albert van der Heiden, Alejandro Varela Romero y Alejandro Yáñez-Arancibia.

Los permisos de colecta científica en México fueron otorgados por diversas oficinas, la mayoría ubicadas en la Ciudad de México. Entre ellas se cuentan la Oficina de Estudios Biológico-Pesqueros, la Dirección General de Pesca e Industrias Conexas, la Dirección General de Regiones Pesqueras y la Secretaría de Pesca. Se obtuvieron también permisos locales de I. Bonilla Vázquez (la Media Luna), E. Fierro (área de Tomatlán), L. Lupián (Hidroeléctrica Guadalajara), el Gobierno de Guatemala (para muestreo en la frontera México-Guatemala) y de muchos otros funcionarios, cuyos nombres y dependencias se pierden en el tiempo y el espacio.

Se recibió apoyo similar (por ejemplo, asistencia técnica y trabajo de campo en México, entre otros) de muchos otros colegas, asociados, estudiantes, acuariófilos y otros, de Estados Unidos y otras partes, entre quienes hay registro de los siguientes: P. Abramoff, James S. Albert, A. A. y J. R. Alcorn, Joseph Anascavage, Herbert R. Axelrod, Reeve M. Bailey, Ellie Baker Koon, Clyde D. Barbour, Robert J. Behnke, Charles M. Bogert, Keith Bowman, John C. Briggs, Martin R. Brittan, William H. Brown, Warren Burgess, Brooks Burr, William A. Bussing, Don Buth, Archie Carr, Robert C. Cashner, Ted M. Cavender, Frederick P. Cichocki, Barry y Robin Z. Chernoff, Miles Coburn, Michael Coe, Theodore Cohen, Bruce B. Collette, Donald Conkel, Walter R. Courtenay, Jr., James E. Craddock, G. A. Cruz, O. Cuéllar, Rezneat M. Darnell, John C. Davis, James E. Deacon y familia, Myron Gordon, Bruce D. DeMarais, Francisco de Lachica Bonilla, Charles E. Dawson, G. Dingerkus, Michael E. y Marlis R. Douglas, Thomas E. Dowling, Anthony E. y Alice F. Echelle, Robert J. Edwards, Lloyd T. Findley, William L. y Sara V. Fink, John E. Fitch, J. Michael Fitzsimons, W. Wayne Forman, Harry Forston, Marvin W. Frost, Lee A. Fuiman, Martha Hall Gach, Gary y Linda Garrett, Carter R. Gilbert, Isaac Ginsburg, Robert J. Goldstein, J. R. Gomon, Myron Gordon, John T. Greenbank, Richard T. Gregg, Thomas Grimshaw, Eric S. Gustafson, William A. Gosline, Patricia L. Haddock, Norman E. Hartweg, Michael D. Hatch, Dean A. Hendrickson, John Hendrickson, Harro Hieronimus, Ancil D. Holloway, Stephen Hubble, Clark Hubbs, Howard L. Huddle, Julian M. Humphries, Jr., Robert E. Jenkins, Buddy L. Jensen, James E. Johnson, Patricia J. Kailola, Klaus D. Kallman, Albert J. Klee, Ellie Baker Koon, William L. Koster, Kinji Kurakawa, James F. LaBounty, James y Martha Lackey, Derek y Patricia Lambert, James Langerhammer, Raymond Lee, W. M. LeGrande, Robert K. Liu, Paul V. Loiselle, Delores J. Lyon, John Lyons, Edie Marsh-Matthews, Ernest G. Marsh, Jr., P. C. A. Mar-

tínez, Richard L. Mayden, Naércio A. Menezes, Artie L. Metcalf, Brandon McNair, Tsutomu Mijake, Loye H. Miller, Malcolm Miller, Rudolph J. Miller, Charles O. Minckley, W. L. Minckley, Robert L. Minckley, Robert W. Mitchell, O. Moose, Jeff Morris, Robert J. Naiman, Nancy A. Neff, Jennifer L. Nielsen, Russell E. Norris, Steven M. Norris, Ron Ogan, Marve Parrington, William L. Pflieger, Edwin Philip "Phil" Pister, Steven P. Platania, Stuart Poss, Loren Potter, Gary L. Powell, James R. Reddell, C. Richard Robins, Donn E. Rosen, W. Daniel Sable, David Schleser, Jay Schnell, R. Jack Schultz, Elizabeth N. Shor, Darrell J. Siebert, Peter Siegfried, James R. Simon, Gerald R. Smith, Michael L. Smith, William F. Smith-Vaniz, Alexandra Snyder, Ross Socolof, David L. Soltz, A. y P. Starrett, Michael M. Stevenson, F. Kirk Strawn, Royal D. Suttkus, O. A. Taintor, William R. Taylor, Jamie E. Thomerson, Kenneth Thompson, T. E. Thorson, Roger Thibault, R. Rownsend, Donald R. Tindall, Bruce J. Turner, Franklin F. Snelson, Peter J. Unmack, A. y E. Uribe, Teruya Uyeno, Thomas M. Uzzell, J. van Conner, Jaime Villa, Richard P. Vari, Steven P. Vives, Vladimir Walters, Samuel Ward, Shane A. Webb, Richard Wessel, Rudd Wildekamp, Jack E. y Cindy Deacon Williams, E. G. Wilson, Elizabeth S. Wing, Howard E. Winn, Loren P. Woods y Robert Zort.

Algunos estudiantes hicieron contribuciones relevantes para el conocimiento de los peces dulceacuícolas mexicanos, muchos de ellos asesorados al menos en parte por el profesor Miller rumbo a la obtención de sus grados avanzados. Entre ellos están Betty-Lou H. Brett (genética de pecílidos), Barry Chernoff (aterinópsidos), John M. Fitzsimons (goodeidos), Howard Huddle (*Poeciliopsis*), Gerald R. Smith (catostómidos), Michael L. Smith (peces del río Lerma), Patricia Toledo (lago de Pátzcuaro), Teruya Uyeno (osteología de *Gila*) y Jeffrey N. Taylor (ciclidos). Los investigadores postdoctorales incluyen a Ted M. Cavender (peces fósiles), Bruce J. Turner (goodeidos) y Teruya Uyeno (cromosomas de goodeidos y truchas).

En el curso de este proyecto, el profesor Miller visitó prácticamente todo museo conocido que albergara peces mexicanos, o bien obtuvo los especímenes en préstamo para su inspección directa. Existen registros de visitas o de correspondencia amplia con las siguientes instituciones e individuos: AMNH (Gareth Nelson y Donn E. Rosen); ANSP (James E. y Eugenie B. Böhlke, Henry W. Fowler y W. Saul); ASU (Michael E. y Marlis R. Douglas, Dean A. Hendrickson, W. L. Minckley y Steven M. Norris); BMNH (Paul H. Greenwood, Gordon J. Howes, Mary Rauchenberger, Darrell J. Siebert y Ethelwynn Trewavas); CAS (Daniel Catania, William N. Eschmeyer y William I. Follett); ENCB (José Álvarez del Villar); FMNH (M. Grey, Richard K. Johnson, Mary

Anne Rogers, Karl P. Schmidt, D. J. Stewart y Loren P. Woods); KU (J. T. Collins, Frank B. Cross y Edward O. Wiley); LACM (Robert J. Lavenberg); LSUMZ (John M. Fitzsimons); MCZ (M. M. Dick, William L. Fink, Karel Liem y K. E. Hartel); MNHN (Marie-Louise Bauchot); MWM (P. Kahsbauer); MSB (William J. Koster y Steven P. Platania); SIO (Carl L. y Laura C. Hubbs, R. Rosenblatt y Elizabeth N. Shor); Universidad de Stanford (George S. Myers, James O. Snyder y Margaret Storey); TNHC (Dean A. Hendrickson y Clark Hubbs); TU (Royal D. Suttkus, Henry L. Bart, Jr., Frank Thomas, M. M. Stevenson, Gene Beckham, Mike Taylor y Nelson Rios); Texas A&M (John D. McEachran); UANL (Salvador Contreras-Balderas y María de Lourdes Lozano-Vilano); UAZ (C. H. Lowe); UCLA (Boyd W. Walker); UMMML (C. Richard Robins); UF (Carter R. Gilbert y George Burgess); USNM (Bruce B. Collette, Susan Jewett, Earnest A. Lachner, Lisa Palmer, Leonard P. Schultz, Victor G. Manantialer, W. Ralph Taylor, Richard P. Vari y Stanley H. Weitzman); ZMB (K. Deckert). En UMMZ, se reconoce especialmente a Reeve M. Bailey, Charles E. Dawson, William L. Fink, Martha H. Gach, Howard L. Huddle, Douglas W. Nelson, Gerald R. Smith y Alexandra Snyder por su apoyo durante muchos años.

El financiamiento para estudiar peces mexicanos se obtuvo de la Fundación Nacional para la Ciencia de Estados Unidos (12 subvenciones a Miller y una en general para UMMZ); mediante múltiples aportaciones de fondos de la Escuela de Estudios de Posgrado Horace H. Rackham de la Universidad de Michigan, el Centro de Conservación e Investigación Animal de la Sociedad Zoológica de Nueva York, la Fundación Conmemorativa John Simon Guggenheim, el Fondo

para Exploraciones del Club de Exploradores, la Oficina de Recuperación de los Estados Unidos, el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos y de fondos personales.

Por último, pero por cierto no menos importante, este libro se ha beneficiado inmensamente gracias a individuos de alto talento con la cámara, la pluma, el lápiz o ciertas tecnologías digitales; las ilustraciones llevan el nombre del artista, cuando existe el dato. La mayoría de las fotografías en blanco y negro de peces son de D. Bay, William L. Brudon, L. P. Martonyi, P. Pellitier y E. Theriot. Los dibujos originales son de Brudon, Grace Eager, Sara Fink, M. Lackey, Teresa Petersen, Suzanne Runyan y P. J. Wynne. La mayoría de las fotografías en color de hábitat y peces son de Juan Miguel Artigas Azas. Fue factible el uso de algunas ilustraciones o mapas de trabajos publicados previamente, gracias a la colaboración de los titulares de los derechos de autor, tal como se anota en los pies de figura. Algunos mapas de la introducción fueron producidos por Jana Hutchins y Robert Murray (Servicios de SIG, Tecnología Informática, Universidad Estatal de Arizona). Los mapas de las localidades de distribución de las especies fueron realizados mediante Fishmap, un programa escrito por Paulo A. Buckup. La preparación de los mapas de distribución fue posible gracias a la dedicación de Martha Hall Gach, quien continuó desarrollando, corrigiendo y actualizando los mapas muchos después de haber dejado la Universidad de Michigan. Sin su compromiso profundo y desinteresado con este proyecto, los mapas no podrían haberse incluido. Los tres autores expresan su deuda especial de gratitud con los esfuerzos de ella.\*

\* El traductor agradece a los colegas que revisaron partes de la versión española y las notas de actualización (Salvador Contreras, q.e.p.d., José Luis Castro-Aguirre, Edmundo Díaz-Pardo, Héctor Espinosa y Dean Hendrickson, entre otros); a CONABIO por el financiamiento de la traducción misma; a ECOSUR por financiar la corrección de estilo y a Carmen Donovarro por realizarla; a Janneth Padilla por su ayuda en la elaboración de los índices, así como en la detección de erratas, tarea en la que también colaboró Lloyd T. Findley; a Steven Norris por el envío de los mapas y la gestión del permiso para usar algunas ilustraciones; a Christie Henry por el permiso para emplear el formato de la edición original (University of Chicago Press) y por el envío de las imágenes electrónicas; y a Emmanuel Carballo (Ediciones de la Noche) por editar el libro. Esta edición fue financiada por CONABIO (proyectos EE013 y HP010), con apoyo complementario de ECOSUR, SIMAC y DFC.



## INTRODUCCIÓN

**E**L PROFESOR José Álvarez del Villar, quien dedicó buena parte de su vida a estudiar los peces de su país natal, compiló una lista y elaboró algunas claves de determinación para la ictiofauna dulceacuícola de México (Álvarez del Villar 1950a, 1970). Este volumen, ampliación natural del trabajo de Álvarez del Villar, es el primer libro que trata de manera extensa todos los peces de agua dulce de la República Mexicana, y sintetiza los resultados de una labor personal de campo de más de 50 años en este país. Se incluye información sobre unas 500 especies; casi todas se ilustran, muchas en color. El libro está diseñado para permitir al usuario identificar estas especies mediante ilustraciones, mapas de distribución y claves verbales. Las claves se basan hasta donde ha sido posible en caracteres distinguibles en el campo, descritos e ilustrados en el texto y en fotografías, dibujos y láminas en color anexas. En algunos grupos, por ejemplo las carpitas (familia Cyprinidae) y los topotes y espadas (familia Poeciliidae), la apreciación de los caracteres para la determinación puede requerir el uso de lupas y otras herramientas no disponibles en condiciones de campo. Según el principio de que una imagen vale más que mil palabras, he tratado de obtener y ofrecer ilustraciones diagnósticas de alta calidad, en vez de incluir descripciones detalladas de cada especie, para facilitar su determinación.

Excepto por unas 40-50 especies ya conocidas pero todavía no descritas, es factible determinar mediante el uso de este libro todos los peces dulceacuícolas nativos de México. En las sinopsis pertinentes se mencionan muchas poblaciones y especies de posición indeterminada o no descrita, y sus distribuciones conocidas se indican en los mapas correspondientes. Los lectores de este libro no serán sólo ictiólogos y biólogos pesqueros profesionales. Estudiantes, acuariófilos, pescadores deportivos, naturalistas aficionados, ecólogos, etólogos, biogeógrafos, fisiólogos, biólogos de la conservación y consultores ambientales deberán por igual estar en condiciones de poder identificar peces de interés o recoger información útil a partir de las sinopsis de las especies, datos de distribución y literatura citada. Este libro también ha de estimular la realización de los muy necesarios estudios sobre ciclo de vida, sistemá-

tica, ecología y geohistoria, los cuales han de llevar a avances significativos para el conocimiento de la biota acuática mexicana y las relaciones con sus parientes neárticos, neotropicales y centroamericanos, así como de la biodiversidad tropical.

Si bien la superficie de su territorio corresponde tan sólo a una quinta parte de la de los Estados Unidos (continentales), México posee una fauna de peces dulceacuícolas rica y diversificada, la cual incluye más de 500 especies descritas, un 65% de la fauna de EUA y Canadá juntos. Su diversidad se debe a una topografía sumamente variada; una historia geológica larga y compleja; un amplio intervalo latitudinal (de 32°33'N en el norte hasta 14°33'N en el sur); al prolongado aislamiento de una gran meseta tropical-subtropical, conocida como la Mesa Central (la cual incluye la importante fauna del río Lerma-Santiago, altamente endémica); y al sistema fluvial más grande de América Central, el río Grijalva-Usumacinta de México y Guatemala, totalmente tropical y con una ictiofauna de alto endemismo (Miller 1988).

La topografía de México, especialmente la vertiente del Atlántico, con su amplia extensión latitudinal y grandes diferencias en altitud y zonas de vegetación entre la baja planicie costera y una elevada Sierra Madre Oriental, crea una variedad sustancial de condiciones climáticas, que permite a especies neotropicales y templadas encontrar nichos favorables (Miller y van Conner 1997). Así, México constituye una transición prolongada entre las grandes biotas del norte y del sur. Como se detalla más adelante, la ictiofauna mexicana se deriva en partes casi iguales de: (1) fuentes neárticas-holárticas; (2) elementos centroamericanos o neotropicales; y (3) taxones originados de ancestros marinos, cada parte con un 30% del total. El resto (menos de 10%) está compuesto por la importante familia Goodeidae, autóctona de la Mesa Central (Miller y Smith 1986; Smith y Miller 1986a,b; Webb 1988). Los elementos neárticos-holárticos se limitan principalmente al altiplano mexicano, que consiste actualmente en gran parte de cuencas aisladas internas (endorreicas). Alrededor de 117 (24%) de todas las especies mexicanas son peces dulceacuícolas primarios (Myers

1938, 1949), 217 (44%) son secundarios y el resto (161 especies, 32%) son periféricos. Las tres familias más grandes son los topotes y espadas (Poeciliidae) con 81 especies descritas, las carpitas (Cyprinidae) con 76 y las mojarras (Cichlidae) con 48.

A menudo es difícil decidir qué caracteriza al hábitat de un pez denominado dulceacuícola, puesto que los límites inferiores del agua marina y los superiores del agua dulce no siguen una definición rígida y hay pocos registros confiables de salinidad para los hábitat continentales de México. De manera arbitraria, he definido el agua dulce como aquella con una salinidad de 1.0 ppm (partes por mil, o gramos por litro) o menor, limitando así las especies a considerar. Sin embargo, se incluyen los peces de algunos sitios interiores (e. g. la cuenca de Cuatro Ciénegas, Coah.; Minckley 1969; Grall 1995) y de manantiales mineralizados (e. g. San Diego de Alcalá, Chih.; Baño de San Ignacio, N.L.), a pesar de que la salinidad de estos lugares especiales puede ser mucho mayor. Véase también la discusión en Berra (2001), la cual ofrece una revisión importante y actualizada sobre los peces de agua dulce del mundo. Además, las sinopsis a nivel familia de Berra (2001) incluyen mayor detalle de lo que consideré adecuado para el presente volumen, por lo cual solicito al lector que consulte ese trabajo para el análisis más profundo de temas tales como la distribución, la biología y la sistemática de cada familia en particular.

En general, se incluyen en este libro los peces marinos que penetran regularmente a las aguas dulces en alguna etapa de su ciclo de vida (e. g. el arenque *Lile stolifera*, bagres áridos, *Menidia beryllina*, *Pseudophallus starksii*, especies del género *Centropomus*, algunos gurreidos, *Pomadasy*s, lisas, gobios, lenguados). Sin embargo, se excluyen los registros esporádicos de especies marinas que rara vez se encuentran en agua dulce (e. g. el único registro de *Mugil trichodon*). Algunas decisiones fueron arbitrarias. Mi tendencia fue incorporar a los peces clasificados como “dulceacuícolas dudosos” para que la obra fuera más incluyente y útil. Por ejemplo, esta designación corresponde a algunas especies de *Eleotris* y a ambas especies de *Dormitator*, familia Eleotridae, aunque las dos últimas normalmente son de agua salobre y prefieren un hábitat estuarino. Muchos otros peces que invaden las aguas continentales, mas no necesariamente dulces, se tratan en detalle en el libro de Castro-Aguirre et al. (1999), una guía esencial sobre los peces costeros de México. Además, cuando todos salvo uno o dos representantes de una familia de amplia distribución en agua dulce se conocen sólo de agua salada o salobre (e. g. *Fundulus grandissimus*, *F. persimilis*, *Menidia colei*), se les ha incluido para completar el panorama.

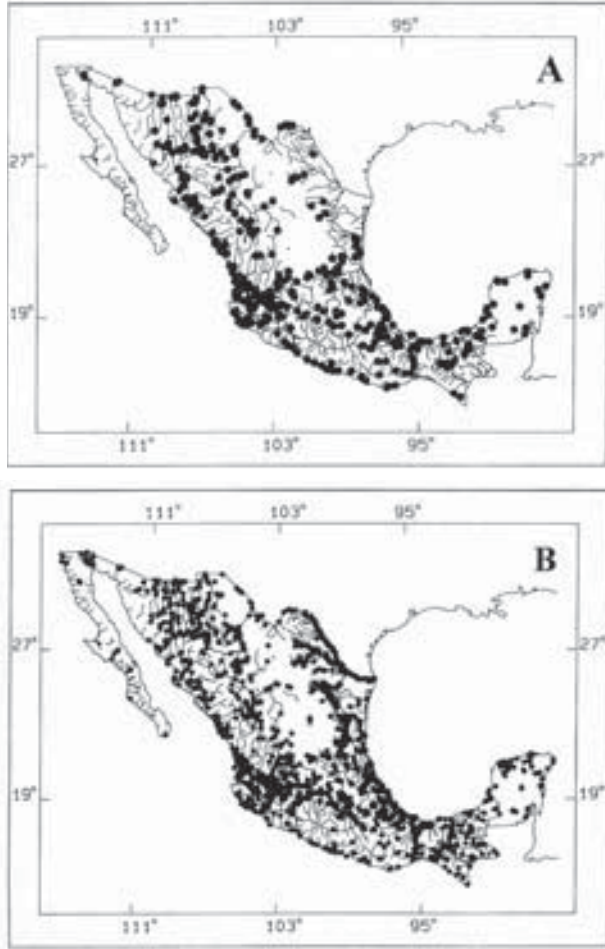
Incluso los peces clasificados como especies dulceacuícolas primarias, supuestamente intolerantes del agua marina, presentan con frecuencia excepciones a la regla. Entre los ejemplos en el mundo dentro de la familia primaria Cyprinidae están: *Rutilus rutilus*, el escarcho europeo, que se ha registrado en aguas mesohalinas, 10-18 ppm (Nellen 1965); el *Tribolodon brandti* del Lejano Oriente, que vive en agua marina pero no puede completar en ella su ciclo de vida (Gritsenko 1974); y *Mylocheilus caurinus*, la carpa boca de chicharro de la cuenca del río Columbia en Norteamérica (McPhail y Lindsey 1970), que también ha sido capturada “en el mar”. Otros ejemplos incluyen al bagre de canal, *Ictalurus punctatus*, en 15.1 ppm (Schwartz 1964); el guayacón mosquito, *Gambusia affinis*, en 15.6 ppm (Ruiz-Campos et al. 2000); y la mojarra oreja azul, *Lepomis macrochirus*, en 17.4 ppm (Renfro 1960). La sardinita mexicana, *Astyanax mexicanus* (familia Characidae), invade también estuarios bordeados de manglar, de agua salobre, a lo largo de la vertiente atlántica de México (Miller 1966, datos originales).

Se incluyen 48 familias con sus respectivas claves de determinación, aunque una de ellas no es nativa (familia Moronidae, separada de Percichthyidae por Johnson 1984: 469); esta familia ha sido considerada porque tiene un solo representante, no nativo, que habita en el bajo río Bravo y el río Colorado y su determinación sería imposible de otro modo. En cuanto a la ortografía de los nombres de familia, concuerdo plenamente con la opinión de Ernst Mayr (1989), quien cuestionó “¿por qué hemos de tolerar el requerimiento pedante de que los nombres de familia deban ‘corregirse’ en aras de concordar exactamente con la gramática griega o latina?” Por tanto, rechazo modificaciones tales como el discordante Eleotrididae como reemplazo del eufónico Eleotridae. De por sí los taxónomos somos tenidos en baja estima por cambiar epítetos científicos bien conocidos, como para además descartar de repente nombres de familia firmemente establecidos.

Se ilustran todas las especies y la mayoría de las láminas se prepararon especialmente para este volumen. Las distribuciones de casi todas las especies se incluyeron en mapas realizados sobre la base de más de 3000 estaciones de muestreo (Mapa 1.1a,b) y registros pertinentes en la literatura.<sup>1</sup> No hay ilustraciones,

1. La mayor parte de los sitios de colecta en la base de datos fuente de los mapas de distribución provienen de UMMZ y TU. Se añadieron sitios adicionales en varios mapas, según fue necesario, a partir de otras colecciones relevantes, registros de literatura y comunicaciones personales. Los mapas donde el ámbito se representa como un área sombreada derivan sobre todo de fuentes de literatura, e indican distribuciones aproximadas o, en el caso de especies marinas, presencia en la costa.- SMN.





Mapa 1.1 (a) Estaciones de colecta del autor y sus asociados en la República Mexicana en el periodo 1938-1991. (b) Estaciones de todos los colectores (incluido el autor), referidas en la base de datos a partir de la cual se generaron los mapas de este libro.

mapas, claves o sinopsis de especies exóticas, excepto por la carpa común, pez dorado y carpa herbívora, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus* y *Ctenopharyngodon idella*, respectivamente, algunos pecílidos y cíclidos y un morónido (ver arriba). Se ha hecho un esfuerzo para referir otras introducciones establecidas y dirigir al lector hacia la literatura pertinente. Las traslocaciones intracontinentales (e intercontinentales) son cada vez más frecuentes y constituyen un problema que se va haciendo más serio.<sup>2</sup> Se exhorta a los estudiantes

2. En las últimas décadas, las aguas dulces mexicanas han sufrido innumerables traslocaciones de peces nativos e introducciones de peces exóticos. Aunque estas especies exóticas y poblaciones traslocadas son un hecho, el cual deben enfrentar rutinariamente los conservacionistas y otros actores, no se cubren en detalle en este volumen. Éste era uno de los temas que el

a no publicar irreflexivamente ampliaciones de ámbito aparentemente válidas de especies bien conocidas. Un ejemplo extremo es la captura de anguilas americanas, *Anguilla rostrata*, confinadas de manera natural al Atlántico, en el río Balsas y presas del río Colorado (Minckley 1973), ambas del lado del Pacífico. No se conocen poblaciones reproductivas naturales de ninguna *Anguilla* en la región del Pacífico oriental.

La secuencia de familias se basa en Nelson (1994),<sup>3</sup> con modificaciones menores. Adscritos a las familias, los géneros y especies aparecen en orden alfabético. Aparte de ciertas excepciones, como en los ciprinodontiformes, los métodos para contar y medir los rasgos morfológicos necesarios para identificar a las especies atienden a lo establecido por Hubbs y Lagler (1958). En las claves de determinación, los ámbitos geográficos se refieren sólo a la distribución en México; los datos de ámbito en las sinopsis de especies incluyen la distribución global conocida. La categoría de conservación de la especie se menciona cuando se conoce y resulta apropiado hacerlo.

Este libro incluye numerosas observaciones provenientes de fuentes inéditas. La información procedente de comunicaciones personales con diversos especialistas se anota cuando corresponde. Se tomaron también datos de observaciones de campo inéditas registradas en diarios y cuadernos, generalmente los míos propios o los del profesor Carl L. Hubbs. En tales casos, se ano-

profesor Miller pensaba incluir, pero la documentación es escasa en el mejor de los casos y quedó fuera del alcance de este libro (y de la capacidad de sus autores para publicarlo en tiempo) una cobertura adecuada del tema. Está en manos de otros dar a este problema la atención que merece (e. g. Contreras-Balderas, en prep.). Ver el capítulo 5.- SMN.

Se omite del todo el caso de los “plecos”, siluriformes que están literalmente destruyendo nuestras ictiofaunas nativas. Ver, por ejemplo: Wakida-Kusunoki, A.T., et al. (2007), Amazon sailfin catfish, *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) (Loricariidae), another exotic species established in southeastern Mexico. *The Southwestern Naturalist* 52: 141-144.- JJSS

3. La taxonomía que se presenta en este libro representa los puntos de vista del profesor Miller hacia fines del milenio. Él sostenía con firmeza muchas opiniones taxonómicas, las cuales a veces eran conflictivas con el consenso general. Algunas de estas opiniones podrán parecer obsoletas; otras parecen ignorar trabajos recientes. No obstante, con pocas excepciones, SMN y WLM sintieron que era mejor presentar la taxonomía tal como la recibimos del profesor Miller, más que tratar de adivinar cuáles cambios le hubieran parecido adecuados y cuáles no. Así, el libro representa las posiciones del profesor Miller hacia el final de su carrera.- SMN.

Durante la traducción de este libro, he consultado las opiniones publicadas más recientes y las he discutido con diversos taxónomos de peces. Si bien el texto en español es una versión fiel del original, me he permitido incluir numerosos comentarios a pie de página, anotando el uso más aceptado, cuando éste contradice las posiciones que tenía el profesor Miller.- JJSS

Cuadro 1.1. Abreviaturas postales usadas en el texto para entidades federativas, provincias, territorios y distritos de Canadá, México y Estados Unidos

CANADÁ					
AB	Alberta	NF	Terranova	PE	Isla del Príncipe Eduardo
BC	Columbia Británica	NT	Territorios del Noroeste	QU	Quebec
MB	Manitoba	NS	Nueva Escocia	SA	Saskatchewan
NB	Nueva Brunsviga	ON	Ontario	YU	Territorio del Yukón
MÉXICO					
Ags.	Aguascalientes	Gro.	Guerrero	Q.R.	Quintana Roo
B.C.	Baja California	Hgo.	Hidalgo	S.L.P.	San Luis Potosí
B.C.S.	Baja California Sur	Jal.	Jalisco	Sin.	Sinaloa
Camp.	Campeche	Méx.	Estado de México	Son.	Sonora
Chis.	Chiapas	Mich.	Michoacán	Tab.	Tabasco
Chih.	Chihuahua	Mor.	Morelos	Tamps.	Tamaulipas
Coah.	Coahuila	Nay.	Nayarit	Tlax.	Tlaxcala
Col.	Colima	N.L.	Nuevo León	Ver.	Veracruz
D.F.	Distrito Federal	Oax.	Oaxaca	Yuc.	Yucatán
Dgo.	Durango	Pue.	Puebla	Zac.	Zacatecas
Gto.	Guanajuato	Qro.	Querétaro		
ESTADOS UNIDOS					
AL	Alabama	LA	Luisiana	OH	Ohio
AK	Alaska	ME	Maine	OK	Oklahoma
AZ	Arizona	MD	Maryland	OR	Oregon
AR	Arkansas	MA	Massachusetts	PA	Pensilvania
CA	California	MI	Michigan	RI	Rhode Island
CO	Colorado	MS	Misisipi	SC	Carolina del Sur
CT	Connecticut	MN	Minnesota	SD	Dakota del Sur
DE	Delaware	MO	Misuri	TN	Tenesí
DC	Distrito de Columbia	MT	Montana	TX	Texas
FL	Florida	NE	Nebraska	UT	Utah
GA	Georgia	NV	Nevada	VT	Vermont
ID	Idaho	NH	Nueva Hampshire	VA	Virginia
IL	Illinois	NJ	Nueva Jersey	WA	Washington
IN	Indiana	NM	Nuevo México	WV	Virginia Occidental
IA	Iowa	NY	Nueva York	WI	Wisconsin
KS	Kansas	NC	Carolina del Norte	WY	Wyoming
KY	Kentucky	ND	Dakota del Norte		

tan el observador o su número de colecta (e. g. M35-116). Mis cuadernos, los del profesor Hubbs y otros investigadores se conservan en la División de Peces, Museo de Zoología de la Universidad de Michigan.

En América Latina<sup>4</sup> se acostumbra formar apellidos dobles, juntando el apellido paterno y el materno. En el texto y en la literatura citada se mencionan ambos apellidos, aunque en algunos casos sólo se conoce la inicial del apellido materno.<sup>5</sup> Las abreviaturas usadas

en el texto para los estados mexicanos y de los otros países en Norteamérica provienen de los estándares postales (Cuadro 1.1). Cuando resulta apropiado, las direcciones geográficas se indican con las iniciales de los puntos cardinales, norte (N), sur (S), este (E) y oeste (W)<sup>6</sup> y sus combinaciones. Otras abreviaturas y símbolos se definen cuando se usan por primera vez en el texto; las abreviaturas de instituciones aparecen en el glosario.

Existen ciertos vacíos notorios en el conocimiento de los peces mexicanos y conviene subrayarlos desde el principio: (1) Como se ha mencionado, han sido

4. Excepto en Brasil.- JJSS.

5. Muchos autores latinoamericanos tienen la costumbre de unir sus apellidos paterno y materno con un guión, con el fin de evitar que los autores anglosajones cometan el error de tomar el apellido materno como el único relevante. En la presente versión he tratado de respetar el uso que cada autor ha preferido seguir en su obra publicada; cuando no he tenido acceso a las fuentes

originales, he optado por utilizar el guión entre los apellidos del autor.- JJSS.

6. En esta versión se utiliza W en vez de la letra O, para evitar confusión con la cifra 0.- JJSS.

incluidas algunas especies no descritas (por lo menos 40-50) y su distribución conocida aparece en mapas. (2) Se desconoce el ciclo de vida completo de prácticamente todos los peces mexicanos de agua dulce y los estudios etológicos han tratado, hasta hoy, sobre todo con unos pocos cíclidos y ciertos ciprinodóntidos (*Cyprinodon*, goodeidos, algunos pecílidos). (3) Se requieren urgentemente revisiones a nivel de género, puesto que no se conoce bien incluso la filogenia de algunos grupos importantes. (4) Se requiere mucho más investigación geológica sobre la historia del Cenozoico, especialmente de la evolución del paisaje del Mioceno al Pleistoceno, mediante el uso de métodos modernos para fechar, paleohidrología, paleolimnología y correla-

ciones faunísticas o florísticas. Estos procedimientos ayudarían a resolver las complejas historias evolutivas tanto de biotas como de territorios. Finalmente, (5) es urgente perpetuar la gran biodiversidad de los ecosistemas acuáticos de México, puesto que la intervención humana ha provocado una ola de extinciones de peces y otra fauna acuática comparable o más severa que las registradas en otras regiones del mundo (S. Contreras-Balderas, com. pers. a SMN). Estos vacíos de conocimiento no se limitan por cierto a las aguas dulces mexicanas (ver Greenwood 1992; Landrum 2001). Espero sinceramente que este libro estimule la necesidad de atender estas lagunas y lo ofrezco como un peldaño hacia el saber futuro.



## AMBIENTES DE MÉXICO

### Geografía y geología

LA REPÚBLICA Mexicana comprende un total de  $1.97 \times 10^6$  km<sup>2</sup> de la superficie terrestre del sur de Norteamérica, entre las latitudes 14° y 32°N (Fig. 2.1). Los Estados Unidos continentales limitan con México al norte. Guatemala y Belice quedan al sureste. El golfo de México y el mar Caribe están al este y el océano Pacífico al oeste y sur. La península de Baja California está separada de la tierra firme occidental por el estrecho mar de Cortés (golfo de California). México se subdivide políticamente en 31 estados y un distrito federal (Fig. 2.2) y, desde la perspectiva de su fisiografía, en

una notable diversidad de terrenos (Ordóñez 1936; Raisz 1964).

Como lo observó Barbour (1973a) en su estudio biogeográfico de los peces atherinópsidos de la Mesa Central mexicana, es necesario entender la historia geológica para entender la distribución de los organismos. Sin embargo, todo intento de interpretar los orígenes y las distribuciones bióticas tiene la desventaja de carecer de información completa sobre la distribución y, en especial, de tener un conocimiento precario de la geohistoria. Por ejemplo, las hipótesis sobre las relaciones y los eventos geológicos están en revisión constante a medida que se desarrollan nuevos méto-



Fig. 2.1. Topografía de México. Los tonos más oscuros representan elevaciones menores.



Fig. 2.2. Subdivisión política de México.

dos y aflora nuevo conocimiento. Ocurre igual con la sistemática y otros estudios biológicos de organismos vivientes y fósiles (Iturralde-Vinent y MacPhee 1999). Como Tennyson dijo hace tanto tiempo, “el viejo orden cambia, cediendo lugar al nuevo”.

Los peces de agua dulce proveen, empero, una sólida evidencia de las conexiones hidrográficas pretéritas entre ríos y cuencas separados hoy entre sí (Miller 1946; Hubbs y Miller 1948). “La comparación de las distribuciones de peces con los sistemas de cuencas revela que los ámbitos de los grupos principales de peces mexicanos corresponden más cercanamente a rasgos geológicos antiguos que a los patrones hidrográficos modernos” (Miller y Smith 1986: 491). Una sección posterior sobre biogeografía aplica datos geológicos relevantes para ayudar a explicar estas distribuciones.

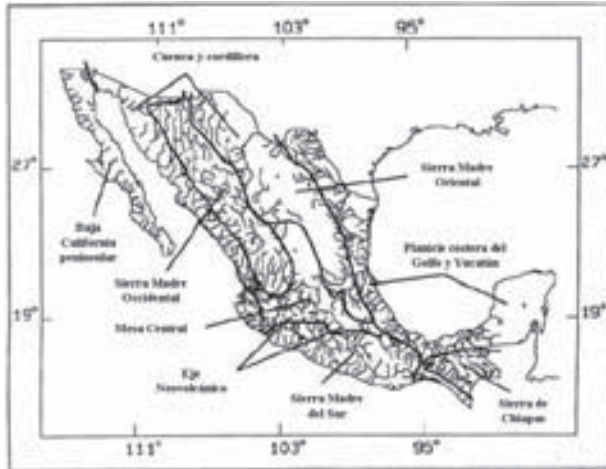
En el marco de tiempo más pertinente para los peces modernos, los aspectos de la geología y geografía de México están en el período que inicia hace unos 65 millones de años (MA), desde el Cretácico tardío hasta el Reciente (Cuadro 2.1), con atención especial al tiempo desde el Oligoceno (que inició hace unos 29 MA). Aproximadamente en esa época, la placa tectónica de Norteamérica chocó con la del Pacífico oriental, iniciando cambios estructurales subsuperficiales y superficiales, los cuales continúan hasta el presente (Atwater 1970). Muchos ríos alcanzaron su configuración actual en ese entonces y algunos grupos de peces modernos estaban ya presentes.

Sedlock y sus colaboradores (1993a,b,c) revisaron en su tratado las hipótesis relacionadas con la geohistoria estructural de México en un contexto muy geográfico, resumieron opiniones modernas y presentaron hipótesis nuevas. Estos artículos, así como los sumarios de de Cserna (1989) y Ferrusquía-Villafranca (1993), se usaron extensamente y deben consultarse para detalles; se citan otras fuentes, en su caso.

En sentido amplio, un margen continental tectónicamente activo a lo largo de la costa del Pacífico ha resultado en levantamientos y en erosión continua de las costas occidental y meridional de México. En contraste, la costa oriental está emergiendo del mar poco a poco pero por lo demás se ha mantenido relativamente

Cuadro 2.1. Tiempos estimados para las épocas geológicas desde el final del periodo Cretáceo

Época	Inicio (MA antes del presente)	Duración (MA)
Holoceno	-0.01	0.01
Pleistoceno	-1.80	1.80
Plioceno	-5.00	3.20
Mioceno	-23.00	18.00
Oligoceno	-37.00	14.00
Eoceno	-58.00	21.00
Paleoceno	-65.00	7.00



Mapa 2.1. Provincias fisiográficas relevantes para las distribuciones de peces de agua dulce en México. Compilado a partir de diversas fuentes por C. D. Barbour.

inactiva en épocas recientes, con la consecuencia de que la vertiente del Atlántico ha experimentado mucho más sedimentación que erosión. Las situaciones tierra adentro no se prestan a generalizaciones tan sencillas. Vastos flujos de lava se acumularon en el oeste y sur. La extensión, sistemas de fallas y vulcanismo crearon grandes áreas de cuencas interiores y depositación y amplias mesetas centrales, incluso largas cordilleras, se formaron por orogénesis o acción volcánica. En este marco, pueden identificarse nueve provincias fisiográficas (Mapa 2.1).

#### Baja California Peninsular

La Baja California Peninsular se extiende 1450 km desde las sierras transversales de California (Crowell 1981) hasta su extremo meridional en Cabo San Lucas, B.C.S. (Mapa 2.1). Se orienta del sur al noroeste, separada de tierra firme por una falla estructural que contiene el mar de Cortés, una extensión del océano Pacífico de 1200 km de longitud, cuya anchura varía entre 85 km en su punto más estrecho hasta unos 200 km en su boca. El golfo se formó a lo largo de los últimos 5 millones de años, más o menos, mediante fallas de transformación y creación de suelo oceánico, cuya extensión hacia el norte involucra el complejo sistema de fallas de San Andrés en el sur de California (Larson 1972). Asimismo, en el Mioceno existía un “protogolfo” de California, de tamaño y configuración desconocidos (Dokka y Merriam 1982).

La parte norte de la Baja California Peninsular consiste al oeste de terrazas estrechas, elevadas, de depósitos marinos del Plioceno tardío al Pleistoceno. Hacia el

este se levantan montañas, como una superficie erosiva inclinada: son la llamada Cordillera Peninsular, la cual, en su extremo nororiental, incluye el punto más alto de la península a los 3095 m en la sierra de San Pedro Mártir. Una franja estrecha y aislada de montañas y valles, al oriente, comprende terrenos de cuenca y sierra, los cuales separan la meseta del delta del río Colorado. Al sur del paralelo 28°N, la Cordillera Peninsular da paso a la Sierra de la Giganta, de origen volcánico, la cual cae hacia el sur casi hasta el nivel del mar en el istmo de La Paz, que fue una vía de mar peninsular en el Pleistoceno. Las crestas montañosas más altas (1785 m) en el noreste drenan hacia el oeste, hacia el Pacífico, a través de mesetas y mesetas disectadas. Al sur de La Paz, la región del extremo sur, en el Cabo, está dominada por la Sierra de la Giganta, de más de 2000 m de altitud, granítica, flanqueada por rocas metamórficas, delgadas capas volcánicas miocénicas y sedimentos marinos levantados de edad pliocénica.

#### Cuenca y sierra

La topografía de cuenca y sierra, formada por depresiones (grabens o bloques deprimidos), en las cuales se acumulan los productos de la erosión (es decir, las cuencas), que alternan con bloques altos, que forman montañas (es decir, las sierras), ocupa una gran proporción de la superficie terrestre en el oeste norteamericano, desde el sur de Oregon hasta Idaho y hacia el sur. En México, penetra como cordilleras y valles aislados entre las sierras Madre Oriental y Occidental, hasta que lo trunca una extensión hacia el oeste de la Sierra Madre Oriental (las Sierras Transversales), hacia la latitud 24°N (Mapa 2.1). Ésta separa la topografía de cuenca y sierra del centro-norte de México, llamada Mesa del Norte, de la Mesa Central, más al sur y más elevada. La cuenca y sierra se extiende hacia el sur también en la parte costera de Sonora y Sinaloa, bordeando el mar de Cortés al oeste de la Sierra Madre Occidental, hasta que a los 28°N se reduce a la estrecha planicie costera y las estribaciones adyacentes y luego desaparece. Como se mencionó ya, existe también una pequeña área de cuenca y sierra en el norte de la península de Baja California, al oeste del delta del Colorado y en el alto golfo.

Las profundas fracturas de las porciones septentrionales de la provincia de cuenca y sierra reflejan un patrón amplio y general de tectónica en Norteamérica occidental (Zobeck et al. 1981). Las superficies terrestres se extendieron y quebraron primero de este a oeste, formando montañas y valles alternantes bajo el control de un fallamiento de ángulo elevado (de Cserna 1989). Luego, tras un período de reposo, de oeste a este, hace

9 a 3 MA (Seager et al. 1984). Este proceso también favoreció la salida de lava a la superficie, lo cual, junto con la depositación de materiales transportados desde las tierras altas, llenó los valles intermontanos en subsidencia.

### Mesa Central

La Mesa Central mexicana es una de las grandes tierras altas tropicales-subtropicales del mundo. Se conecta ampliamente con la Mesa del Norte, excepto donde la separan las Sierras Transversales que se extienden hacia el oeste. Sus otros tres lados quedan limitados por escarpes abruptos: al oeste cae hacia las estrechas planicies costeras del Pacífico, las anchas planicies costeras del golfo de México o la Depresión del Balsas (Mapa 2.1). Se le trata de manera separada de la topografía de cuenca y sierra debido a las íntimas relaciones con los extremos meridionales de las sierras Madre Oriental y Occidental. La altitud promedio de la amplia Mesa Central es superior a los 1500 m. El relieve actual se interpreta de modo diverso como resultado de una extensión de la cuenca y sierra (Stewart 1978) o como un fallamiento de bloque más antiguo relacionado con el vulcanismo de la Sierra Madre Occidental (Sedlock et al. 1993b).

### Sierra Madre Occidental

Los límites septentrionales de la espectacular provincia montañosa de la Sierra Madre Occidental (Mapa 2.1), rodeados de cuenca y sierra al oeste, norte y este, penetran en los Estados Unidos apenas pasando la frontera internacional. Las líneas de montañas y valles orientados de norte a sur se extienden hacia el sur hasta el cinturón volcánico transmexicano o Eje Neovolcánico (Mapa 2.1). La Sierra Madre Occidental es en esencia una cordillera volcánica, de 1200 km de largo y 200-300 km de ancho, con una altitud media de unos 2000 m (máximo 3348 m) sobre el nivel medio del mar. Es una amplia orogenia, de pendientes suaves hacia el este y más abruptas hacia el oeste; consiste de rocas ígneas del Cretácico (o más antiguas) al Eoceno, con capas volcánicas sobrepuestas del Oligoceno al Mioceno (de Cserna 1989). Las erupciones que formaron la mayor parte de la topografía actual terminaron hace 30-27 MA en el norte (McDowell y Keizer 1977), con alguna actividad todavía hace 23 MA, en el límite Oligoceno-Mioceno (Cameron et al. 1980). Estas rocas antiguas sufrieron fallamientos, oscilaciones y profunda erosión antes de que el vulcanismo volviera a tapizar la región. La fase posterior continuó hasta hace 8-10 MA en el

sur (McDowell y Clabaugh 1979). La masa completa está cortada a lo largo por fallas, pero se ha extendido mucho menos que los paisajes de cuenca y sierra al este y oeste.

### Sierra Madre Oriental

La Sierra Madre Oriental se extiende hacia el sur desde la frontera internacional hasta la latitud 20°N (Mapa 2.1). Sus límites al oeste son una combinación de valles rellenos tipo cuenca y sierra y de vulcanismo tipo Sierra Madre Occidental, como se ha descrito. Hacia el este se convierte en la llanura costera atlántica del golfo. La provincia se alarga hacia el norte-noroeste; tiene una longitud de unos 1500 km y varía en anchura de 200 km en Coahuila hasta 500 km más al sur. La altitud media está entre 1500 y 1600 m, con el pico más alto, el Cerro del Potosí, N.L., a 3713 m.

Las estructuras dominantes son pliegues calizos espectaculares alterados por empuje y callamiento normal. Los plegamientos y empujes que afectaron a toda la provincia vinieron del oeste-suroeste, como parte de la orogenia Laramideana del Cretácico tardío a Eoceno, sobre todo en el norte (de Cserna 1960). Las tierras altas formadas por la orogenia Hidalguense, contemporánea, al sur, contribuyeron con productos de erosión hacia el oeste, a las cuencas que luego se elevaron como parte de la Altiplanicie Mexicana (de Cserna 1975). El emplazamiento de rocas ígneas intrusivas antes de la elevación y fallamiento de bloque del Oligoceno fue seguido por vulcanismo en la Sierra Madre Occidental. Así, sobre todo la Mesa Central y la Mesa del Norte (en parte) se construyeron con erupciones volcánicas que comenzaron en el Mioceno (de Cserna 1975), con volúmenes máximos en el Plio-Pleistoceno (West 1964). Estas fuerzas actúan hasta hoy, con la deposición de grandes cantidades de material erosionado desde las tierras altas del oriente y del occidente.

### Eje Neovolcánico

La región del Eje Neovolcánico, de 900 km de largo por sólo 100 km de ancho, se orienta de este a oeste entre las latitudes 19° y 20°N, desde la costa occidental en Nayarit hasta cerca del golfo de México (Mapa 2.1). Comprende una meseta inclinada hacia el oeste, formada por volcanes, cráteres de explosión, conos de cenizas y calderas, todos asociados con flujos de lava y depósitos piroclásticos (Nixon et al. 1987). En esta región están ubicados el volcán Pico de Orizaba, la montaña más alta de México con 5675 m, cerca del extremo oriental de la provincia y el volcán Parícutín, formado en



1943. Este cinturón volcánico comenzó a formarse en el Mioceno tardío y Plioceno temprano y gradualmente migró hacia el sur hacia el Pleistoceno temprano (Mosser 1972). La generación de magma tiene que ver con la subducción a lo largo de las placas Rivera y de Cocos (Gastil y Jensky 1973), lo cual se atribuye también a la presencia de importantes zonas de corrimiento (de Cserna 1989), como lo evidencian las líneas de fallas y volcanes.

#### Sierra Madre del Sur

La región de la Sierra Madre del Sur limita al sur con el istmo de Tehuantepec y el océano Pacífico, al norte con el Eje Neovolcánico y al noreste con la planicie costera del golfo (Mapa 2.1). Desde fines del Mioceno, sus características han dependido principalmente de procesos de subducción a lo largo de la Trinchera Mesoamericana (Watkins et al. 1982), resultando en un truncamiento a lo largo de la costa sur, levantamiento regional y condiciones que llevaron a la formación del Eje Neovolcánico. La región se llama así por su rasgo topográfico más notable, que se extiende 900 km desde Bahía de Banderas hacia el este-sureste, con su extremo oriental desplazado unos 100 km hacia el sur antes de continuar hasta Tehuantepec. La elevación máxima es de unos 4200 m. El río Balsas es la cuenca más importante de la región; fluye de este a oeste a través de la depresión del Balsas desde las tierras altas de Oaxaca y Guerrero, paralelo al mar y a unos 100 km de éste. La mayor parte de la región se formó en el Cretácico tardío y desde el Terciario temprano ha sido sujeta a depositación en cuencas controladas por fallas (de Cserna 1989).

#### Sierra de Chiapas

La provincia de la Sierra de Chiapas queda al este del istmo de Tehuantepec y al sur de la planicie costera del golfo (Mapa 2.1). Su límite suroccidental es el océano Pacífico, cuya planicie costera es estrecha, de unos 20 km de ancho y hasta unos 50 km cerca de la frontera México-Guatemala. Un área montañosa cercana a la costa, el Macizo Chiapaneco, forma la división entre las vertientes del Atlántico y del Pacífico. Al noreste está el valle central de Chiapas, controlado por fallas y alargado hacia el noroeste, así como los Altos de Chiapas, con los ríos Grijalva y Usumacinta como cuencas principales. Al norte y noreste del Macizo Chiapaneco están las cordilleras y valles paralelos de la Sierra de Chiapas.

La depositación mixta marina y continental en esta provincia se prolongó al parecer sin interrupción desde el Cretácico tardío hasta el Mioceno temprano, después

de lo cual la región entera sufrió plegamientos y fallamientos de noreste a suroeste. Se desarrolló una superficie erosiva, seguida de una depositación continental plio-pleistocénica. El valle central se formó sobre todo por fallamientos de ángulo elevado (de Cserna 1989). Esta área sigue estando tectónicamente activa, con terremotos y erupciones volcánicas continuos y desastrosos (Duffield et al. 1984).

#### Planicie costera del golfo y Yucatán

La provincia compuesta de la planicie costera del golfo y Yucatán se ubica al este de los flancos de la Sierra Madre Oriental, Eje Neovolcánico y Sierra Madre del Sur y al norte y noreste de la Sierra de Chiapas (Mapa 2.1). Representa partes de una zona colapsada de pliegues y empujes, orientada de este a noreste, que data del Cretácico tardío al Terciario temprano y con sedimentos transportados desde el oeste. Hay cuatro embalses, que representan centros de depositación de ríos importantes (Tampico, es decir, ríos Tamesí-Pánuco; Papaloapan, Coatzacoalcos y Grijalva-Usumacinta), entre el río Bravo y la laguna del Carmen (Murray 1961; Santiago Acevedo et al. 1984). La península de Yucatán es una plataforma elevada de calizas marinas, parecida a la península de Florida.

La región fue relativamente estable a lo largo de la mayor parte del Terciario. A un basamento deformado del Mesozoico al Paleoceno sobreyacen rocas sedimentarias, areniscas, lutitas y otras, en capas anchas, apenas deformadas, del Eoceno Superior a Mioceno (ocasionalmente Plioceno o Pleistoceno). La península de Yucatán ha estado estable desde que emergió del mar en el Plioceno. Se balancea suavemente hacia arriba a través de su centro y se hunde en su parte nor-noreste (López-Ramos 1975). Las variaciones locales pueden atribuirse en parte a domos salinos que inducen elevación y fallamiento de depósitos costeros en el norte del istmo de Tehuantepec y a plegamientos y fallamientos de depósitos terciarios al este del istmo hasta la laguna del Carmen en el noreste de Tabasco.

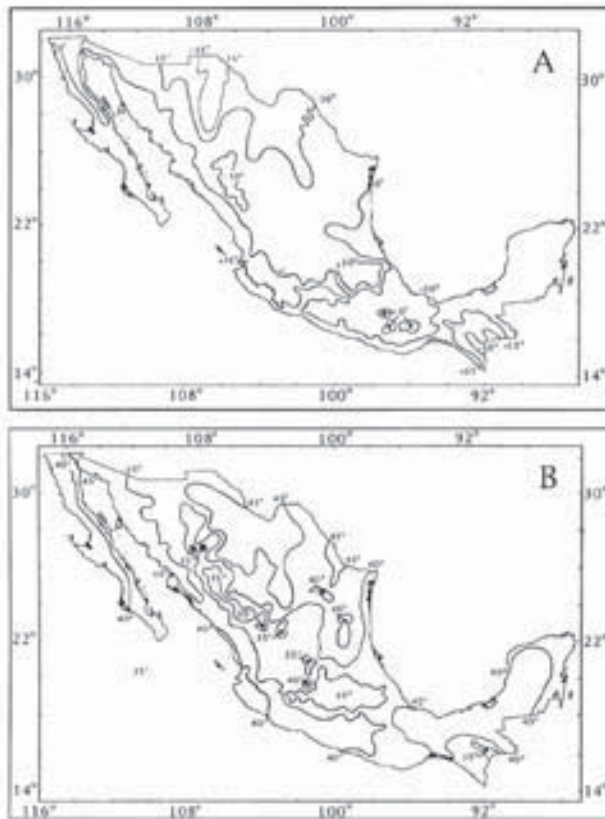
#### Clima e hidrografía

W. L. Minckley y Robert R. Miller

El clima de México varía desde el excepcional calor y aridez de los desiertos del noroeste y norte-centro hasta el calor húmedo de las tierras bajas del sur, con nieves perpetuas e incluso hielo glacial en algunos picos que se elevan sobre las mesetas frescas y húmedas del interior en las tierras altas del sur-centro. A continuación se presenta un sumario, resumido libremente de *Vege-*



Mapa 2.2. Patrón geográfico de isotermas de temperatura media anual en México (°C); modificado de Rzedowski (1981), quien lo realizó sobre la base de Vivó y Gómez (1946).

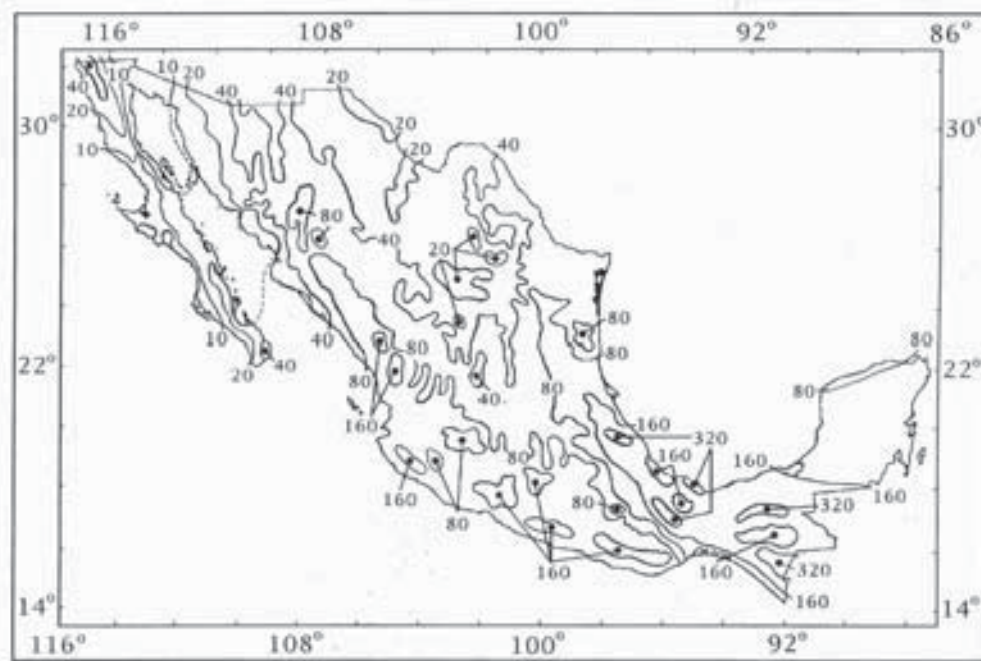


Mapa 2.3. Patrón geográfico de isotermas de temperaturas media mínima (a) y media máxima (b) (°C) en México; modificado de Rzedowski (1981), quien se basó en Vivó y Gómez (1946).

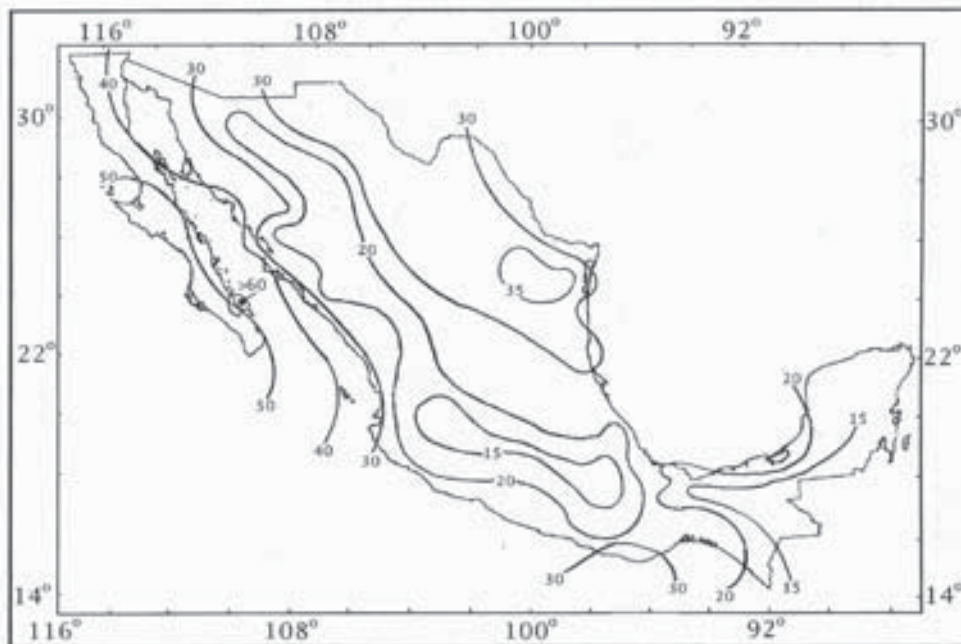
*tación de México* de Rzedowski (1981), libro que debería consultar el lector interesado en más detalles. Más adelante se describen patrones estacionales de precipitación, relaciones térmicas y otras características climáticas específicas en el contexto de los peces y la biología de peces, en relación con factores tales como los patrones de escurrimiento y las descargas fluviales.

El Mapa 2.2 muestra la distribución de las temperaturas medias anuales en la República Mexicana. Cuando se compara con la topografía (Fig. 2.1, Mapa 2.1), se demuestra que la temperatura se determina principalmente por la altitud y en segundo lugar por la latitud. Así, las tierras bajas del interior, como las de la cuenca del río Nazas-Aguanaval en Chihuahua, Durango y Coahuila y la depresión del Balsas más al sur, son tan cálidas (>20°C) como las tierras bajas costeras, excepto por el noroeste de Baja California, enfriado por la fría Corriente de California. Por ejemplo, las tierras bajas del extremo meridional, incluida toda la península de Yucatán, son todavía más cálidas (en promedio >25°C). Las temperaturas máximas y mínimas siguen el mismo patrón general, con mayores extremos para cada una en el norte (Mapa 2.3a,b). Sin embargo, la altitud manifiesta nuevamente un control considerable, con los mínimos de tierra adentro menores a altitudes elevadas y los máximos mayores en las tierras bajas.

La precipitación también varía mucho (Mapa 2.4), desde promedios menores a 50 mm · año<sup>-1</sup> en los desiertos más extremos del noroeste, hasta más de 320



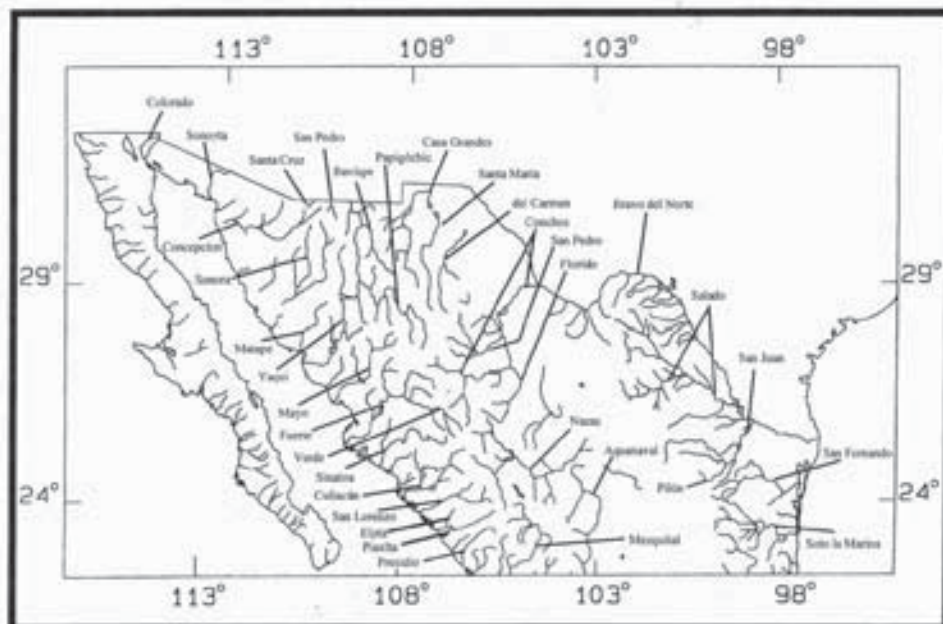
Mapa 2.4. Patrón geográfico de isoyetas de precipitación media anual en México (cm); modificado de Rzedowski (1981).



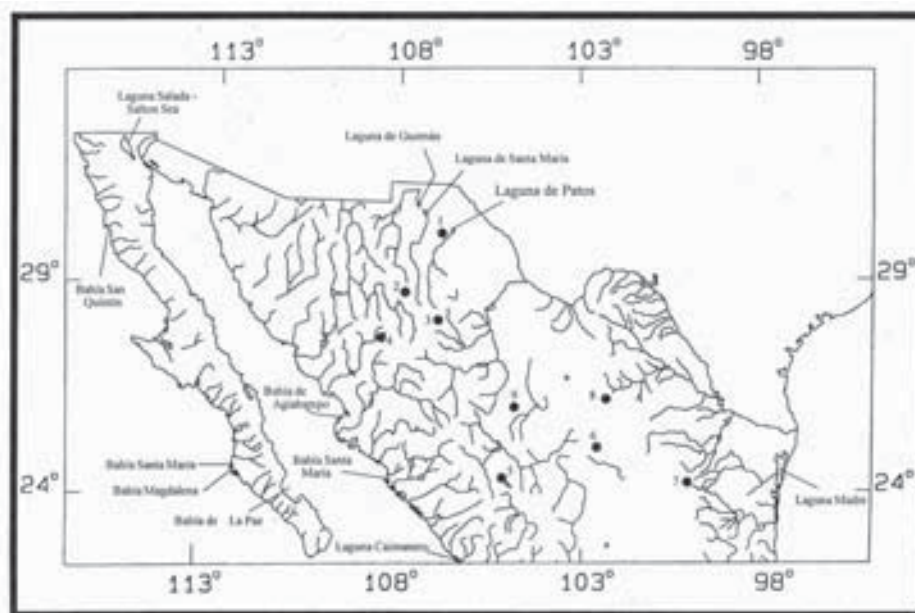
Mapa 2.5. Distribución geográfica de isoyetas de coeficientes de variación en precipitación anual en México; modificado de Rzedowski (1981), quien lo realizó sobre la base de Wallen (1955).

cm · año<sup>-1</sup> (o hasta unos 550 cm · año<sup>-1</sup>, según Rzedowski 1981) en las tierras altas de los trópicos del sur. En general, la mayor aridez está al oeste, norte y tierra adentro, como resultado de la intercepción de aire cargado de humedad que se mueve tierra adentro desde el mar por montañas altas, cercanas a la costa, lo cual resulta en sombras de lluvia de tamaño subcontinental.

La mayor precipitación ocurre en las mayores altitudes en el sur. Con pocas excepciones, la variabilidad en la precipitación anual y por lo tanto el escurrimiento, de importancia crítica para los peces, sigue el mismo patrón. Expresado como un coeficiente de variación (CV = 100 × desviación estándar/media anual; Mapa 2.5), estos valores van desde 40 hasta un CV máximo



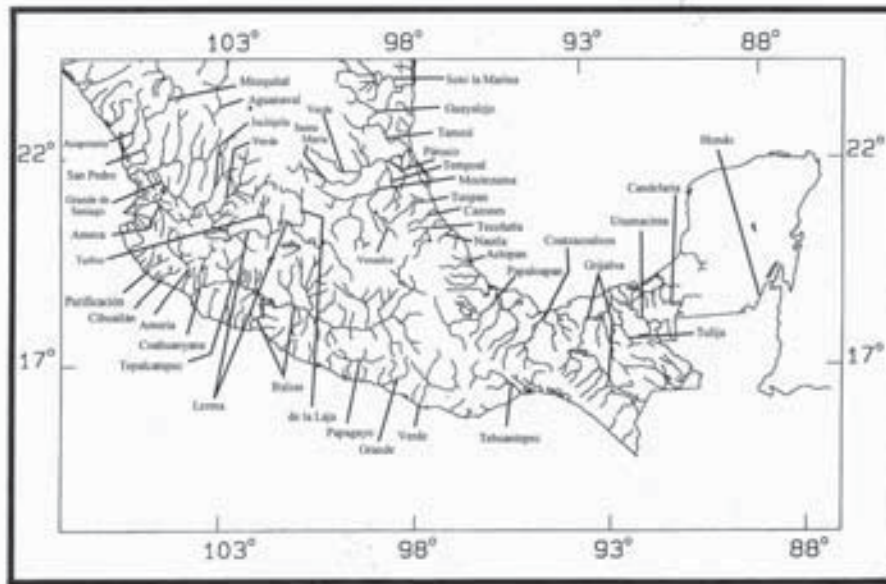
Mapa 2.6. Cuencas principales y tributarios importantes de México al norte de la latitud 22°N; ver Mapa 2.8 para cuencas más meridionales.



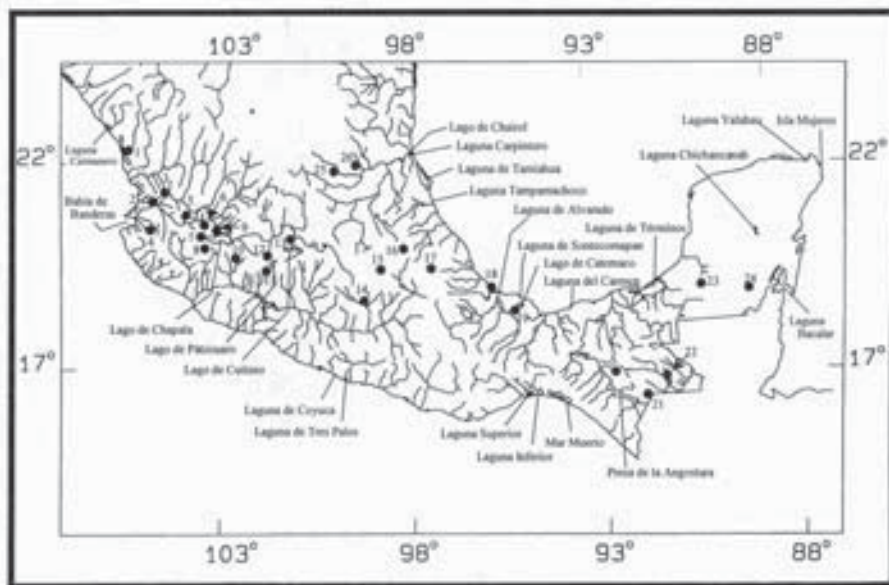
Mapa 2.7. Rasgos hidrográficos, aparte de los ríos, y otras características varias de México al norte de la latitud 22°N, mencionados en el texto; ver Mapa 2.8 para rasgos más meridionales. (1) Bolsón de los Muertos; (2) laguna de Bavícora; (3) laguna Bustillos; (4) cascada de Basaseáchic; (5) laguna de Santiaguillo; (6) laguna de Mayrán; (7) bolsón de Sandia; (8) bolsón de Cuatro Ciénegas; (9) zona del arroyo de Panda.

de 75 sólo en la Baja California Peninsular, se mantienen entre 30 y 40 en los desiertos del norte y a lo largo de la costa del noreste y decrecen gradualmente a medida que uno entra en los subtrópicos y trópicos más húmedos. La variación es nuevamente mayor a menores altitudes y menor a mayores altitudes.

La hidrografía de México se caracteriza porque prácticamente todas las cuencas importantes empiezan en las mismas tierras altas antiguas que forman barreras significativas a la distribución de los peces. Además, las altitudes relativamente elevadas y la antigüedad de las principales cadenas montañosas de México han asegu-



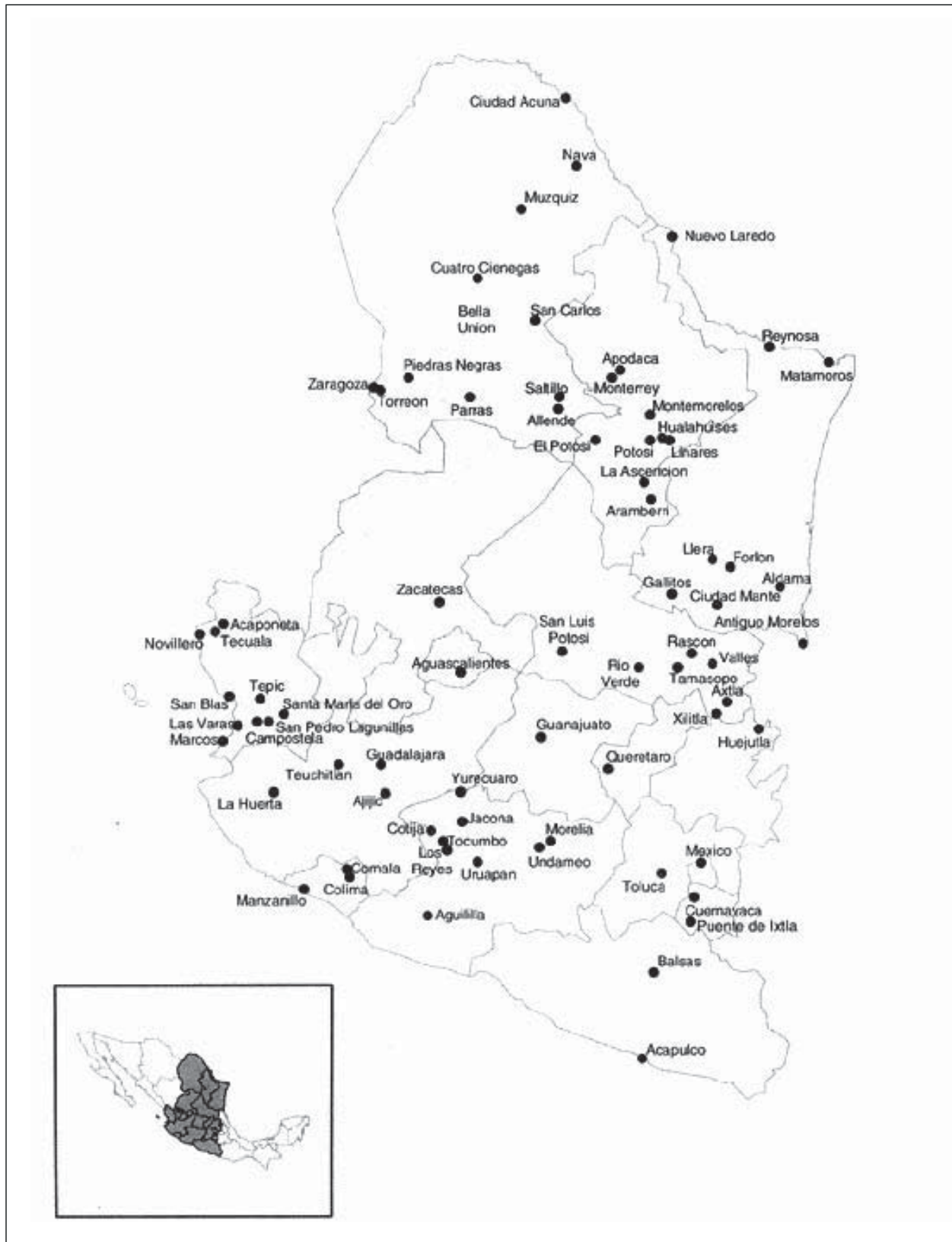
Mapa 2.8. Cuencas principales y tributarios importantes de México al sur de la latitud 22°N; ver Mapa 2.6 para cuencas más septentrionales.



Mapa 2.9. Rasgos hidrográficos, aparte de los ríos, y otras características varias de México al sur de la latitud 22°N, mencionados en el texto; ver Mapa 2.7 para rasgos más meridionales. (1) Lago de Puerto del Río; (2) laguna San Pedro Lagunillas; (3) laguna de Santa María; (4) laguna Juanacatlán; (5) lago de Magdalena; (6) lago de Camécuaro; (7) lagunas Atotonilco, San Marcos y Zacoalco; (8) lagunas Sayula y Zapotlán; (9) El Salto de Juanacatlán; (10) lago de San Juanico; (11) lago de Zirahuén; (12) lago de Zacapu; (13) lago de Yuriria; (14) lago de Tequesquitengo; (15) lago de Texcoco; (16) laguna de Chignahuapan; (17) lagunas Alchichica, Mina Preciosa y Quechulac; (18) laguna Mandinga; (19) Salto de Eyipantla; (20) laguna María Eugenia (hoy desaparecida por el desarrollo urbano de San Cristóbal de Las Casas, Chis.) (21) laguna de Montebello; (22) lago Miramar; (23) laguna Noh o Silvituc; (24) laguna Caobas; (25) la Media Luna; (26) cascada de Tamul.



Mapa 2.10. México, con algunos toponímicos mencionados en el texto.



Mapa 2.10. (continuación) .



Mapa 2.10. (continuación). Montecristo es hoy Emiliano Zapata.



rado abundantes fuentes de agua a lo largo de mucho tiempo. Buena parte de las cuencas mayores son compuestas, resultado de la fusión de distintas cuencas originadas hace 3-5 MA o más. Esto es particularmente evidente donde las cuencas antes aisladas (endorreicas) están ahora integradas en sistemas abiertos (exorreicos), o bien donde las cuencas han crecido gracias a la captura de arroyos, eventos que ocurren por las variaciones climáticas, o por cambios en la elevación de la superficie terrestre bajo control tectónico, erosivo o de depositación. Así, la Mesa del Norte, la Mesa Central, el valle central de Chiapas y otras cuencas antes aisladas han perdido tanto área de cuenca como peces, sobre todo por la aproximación hacia sus cabeceras de arroyos costeros de alto gradiente.

No se pretende aquí desarrollar un tratado exhaustivo sobre la hidrografía mexicana; el enfoque está sobre

la descripción e interpretación de las distribuciones de los peces. El texto que sigue se organiza y desarrolla por cuencas principales, tipos de cuenca y áreas fisiográficas. Se proveen mapas esquemáticos (Mapas 2.6, 2.7, 2.8 y 2.9). Muchos toponímicos que se mencionan en el texto aparecen en el Mapa 2.10. Se provee sólo un mínimo de estadísticas (Cuadro 2.2) sobre variables tales como tamaño de cuenca y gasto de agua anual estimado (Tamayo y West 1964). Preferimos presentar información en general anterior a 1955 para ilustrar mejor los caudales previos al desarrollo en los diversos sistemas. Esto se debe a que, antes de ese año, pocas represas grandes o proyectos de irrigación estaban en operación y ocupaban los recursos hídricos. Los detalles sobre desarrollo del territorio y manejo del agua se pueden consultar en Challenger y Caballero (1998) y los trabajos por ellos referidos.

Cuadro 2.2. Estimación del caudal bruto en cuencas selectas de la República Mexicana, ordenadas en general de norte a sur y del Atlántico al interior al Pacífico

Unidad hidrológica	Estación	Área de cuenca, km <sup>2</sup>	Caudal medio anual, millones de m <sup>3</sup>	Periodo
VERTIENTE ATLÁNTICA				
Río Bravo del Norte				
Río Conchos	Ojinaga	77,090	2,196	1912-55
Río Salado	cerca de la boca	65,050	657	1924-55
Río San Juan	El Azúcar	33,830	1,125	"
Río San Fernando	San Fernando	15,640	756	1931-55
Río Soto la Marina	cerca de la boca	20,680	2,270	"
Río Pánuco	"	66,330	17,300	1937-55
Río Tamesí	"	17,690	2,300	1931-55
Río Tuxpan	"	5,440	4,231	1937-55
Río Cazones	"	2,760	2,147	"
Río Tecolutla	"	3,920	3,653	"
Río Nautla	"	2,270	2,465	"
Río Actopan	"	1,940	1,308	1947-55
Río La Antigua	"	2,880	2,817	"
Río Papaloapan	"	37,380	37,290	"
Río Coatzacoalcos	"	21,120	22,394	"
Río Grijalva-Usumacinta	"	121,930	105,200	"
Río Candelaria	"	7,790	1,692	1948-55
INTERIOR				
Río Casas Grandes	cerca de la boca	16,600	294	1912-55
Río Santa María	"	10,680	175	"
Río del Carmen	"	11,880	271	"
Laguna de Bavícora	perímetro de la cuenca	1,689	34	"
Laguna de Bustillos	"	2,720	58	"
Laguna de Mexicanos	"	1,120	24	"
Río Nazas	cerca de la boca	88,530	1,161	"
Laguna de Mayrán	perímetro de la cuenca	6,800	23	"
Laguna de Santiaguillo	"	1,790	69	"

(Continúa en la siguiente página)

Cuadro 2.2. (Continuación)

Unidad hidrológica	Estación	Área de cuenca, km <sup>2</sup>	Caudal medio anual, millones de m <sup>3</sup>	Periodo
Río Aguanaval	La Flor	20,800	143	"
Laguna de Viesca	perímetro de la cuenca	5,760	20	"
Laguna Palomas	"	18,800	104	"
Valle de México	"	5,000	362	1920-56
VERTIENTE DEL PACÍFICO				
Río Colorado (sólo México)	cerca de la boca	3,840	1,850	1935-55
Río Sonoyta	"	3,360	19	1929-55
Río de la Concepción	"	25,440	151	"
Río Sonora	Hermosillo	21,560	171	"
Río Yaqui	Presa Álvaro Obregón	69,960	2,790	"
Río Mayo	Navjoa	12,080	937	"
Río Fuerte	San Blas	34,640	5,933	1924-55
Río Sinaloa	cerca de la boca	13,240	2,176	"
Río Mocorito	Guamúchil	1,730	131	"
Río Culiacán	puente FF.CC.	16,400	3,357	"
Río San Lorenzo	cerca de la boca	10,030	1,941	"
Río Elota	"	1,970	494	"
Río Piaxtla	"	6,870	2,034	"
Río Presidio	"	5,080	1,779	"
Río Baluarte	"	4,610	1,861	"
Río Acaponeta	"	5,330	1,578	"
Río San Pedro (Mezquital)	San Pedro	25,810	2,456	1944-55
Río Santiago	Corona-Yago	75,440	8,596	1929-55
Lago de Chapala	cuena individual	9,040	713	"
Laguna de Sayula	"	1,620	134	1942-55
Laguna de Atotonilco	"	380	37	"
Laguna de San Marcos	"	300	27	"
Río Lerma	Yurécuaro	33,800	2,148	1929-55
Río Grande de Morelia	Quirio	1,280	146	1942-54
Lago de Cuitzeo	cuena individual	2,030	186	"
Lago de Pátzcuaro	"	880	81	"
Río Ameca	cerca de la boca	11,080	2,690	1941-55
Río Armería	"	9,840	1,200	"
Río Coahuayana	Callejones	7,190	1,495	"
Río Balsas	cerca de la boca	105,900	12,186	1928-55
Río Atoyac	"	730	833	1953-55
Río Papagayo	"	7,280	5,634	1951-54
Río Santa Catarina (Ometepec)	"	6,680	3,619	"
Río Verde	"	17,680	4,130	1936-55
Río Tehuantepec	"	10,520	1,439	"
Río Chuacan	Chuacan	265	694	1944-55

Fuente: Modificado de Tamayo y West 1964, quienes se basaron, con adiciones y correcciones, en Benassini y García Quintero 1955-57.

### Vertiente del Atlántico

Excepto por el río Bravo al norte, la mayor parte del drenaje superficial de la vertiente atlántica septentrional de México posee un régimen estacional de caudal elevado de septiembre a noviembre, lo cual coincide con las tormentas tropicales del golfo de México y Caribe. Los caudales son bajos entre marzo y mayo. La mayoría de los ríos tienen perfiles longitudinales "normales", es decir,

abruptos y torrenciales en su parte alta y con gradientes progresivamente menores y más suaves aguas abajo.

El vasto río Bravo del Norte, la más septentrional de las cuencas del Atlántico mexicano, difiere de este patrón generalizado debido a su tamaño y extensión geográfica. Nace como el río Grande en las montañas Rocallosas del sur de Colorado, fluye a través de estribaciones onduladas y los pisos de numerosos valles entre montes y luego atraviesa las montañas de la región

del Big Bend de Coahuila y Texas antes de descender al Atlántico por la amplia planicie costera del golfo. Su patrón de descarga anual es bimodal: el deshielo de las Rocallosas causa caudal elevado en abril y mayo y los afluentes orientales, como el río Conchos, provocan inundaciones por las lluvias veraniegas de julio a septiembre. Un 51% de su cuenca de  $4.72 \times 10^5 \text{ km}^2$  está en México, con un 48% del caudal medio anual del sistema entero. Los principales tributarios estadounidenses son los ríos Pecos y Devil's. Del lado mexicano, los más importantes son los ríos Conchos, Salado, Álamo y San Juan; todos ellos, salvo el Conchos, se incorporan aguas abajo de la región del Big Bend.

Los ríos al sur del Bravo se originan a menudo en cañones estrechos en abruptas escarpas al este de la Sierra Madre Oriental; sus cursos medio e inferior se incluyen de manera variable entre estribaciones, antes de formar meandros a través de la planicie costera hasta el golfo de México. La cuenca inmediata hacia el sur, el río San Fernando, recolecta agua de tributarios a veces intermitentes para desembocar en el golfo de México. La cuenca siguiente, más compleja, es el río Soto la Marina, que se origina en manantiales dentro de la sierra y forma rápidos y altas cascadas antes de entrar y traspasar las estribaciones. El río Tamesí también agrupa afluentes de manantiales alpinos para entrar a lagunas costeras y al golfo a través de estuarios compartidos con el bajo río Pánuco.

El río Pánuco es uno de los mayores del Atlántico mexicano ( $6.6 \times 10^4 \text{ km}^2$ ). Aumentó su tamaño cuando sus cabeceras capturaron algunas cuencas antes endorreicas al oeste de la Sierra Madre Oriental, de modo que sus canales más elevados fluyen en gradientes bajos sobre las superficies de mesetas o cuencas aluviales. Los tributarios mayores del río Pánuco septentrional capturaron cuencas antes aisladas de la meseta en el Estado de San Luis Potosí y tanto el río Moctezuma como su tributario, el río Tula, penetraron la Mesa Central (hasta el Estado de Querétaro) para atrapar e invertir el flujo del río San Juan del Río, el cual fluía antes hacia el oeste, hacia el río Lerma, en la vertiente del Pacífico. Estos tramos elevados, de gradiente suave, pasan hacia el este por cañones abruptos que cortan a través de la escarpa de la altiplanicie. Por ejemplo, el río Moctezuma labró un profundo cañón (llamado barranca) y el río Tula atraviesa una garganta similar. Después de entrar en las tierras bajas de la costa, el río Pánuco y los tramos inferiores de sus afluentes principales disminuyen de nuevo su velocidad para formar extensos meandros, cambiando su curso repetidamente para crear anchos humedales y estuarios cuando se aproximan al mar cerca de Tampico, Tamps.

Al sur del Pánuco, una serie de ríos cortos pero de gran caudal drenan las abruptas estribaciones orienta-

les de la altiplanicie central. Los mayores son los ríos Tuxpan, Cazones y Nautla y se distinguen por sus cabeceras de aguas veloces y precipitadas, un menor gradiente en sus partes centrales y tramos terminales cortos en la planicie costera, sobre todo en el área de Punta del Morro. Más al sur, los ríos se vuelven incluso más cortos, pues las montañas se acercan al mar, hasta que la planicie costera vuelve a ampliarse, inmediatamente al norte del puerto de Veracruz. Las partes medias y bajas de todos estos ríos tienen caudales relativamente altos y sostenidos, incluso durante la sequía de primavera y principios del verano, aunque las cabeceras pueden sufrir dramáticas fluctuaciones estacionales. El caudal se hace más uniforme a medida que aumenta la precipitación anual, de norte a sur.

Entre los ríos más caudalosos de México se cuentan algunos de los que siguen hacia el sur en la vertiente atlántica. Tres de ellos, los ríos Papaloapan, Coatzacoalcos y Grijalva-Usumacinta (Mapa 2.8) drenan en conjunto un área de  $1.2 \times 10^5 \text{ km}^2$ , solamente un 9% de la superficie terrestre total de México. Sin embargo, casi la mitad del caudal total que el país descarga en el Atlántico. El río Papaloapan nace en la Sierra de Oaxaca, drena dos cuencas estructurales antes aisladas y luego fluye hacia el este a través de una barranca profunda y estrecha. Después de la incorporación de algunos tributarios, uno de ellos originado en el volcánico lago de Catemaco, el Papaloapan fluye hasta el Atlántico a través de la laguna de Alvarado. El río Coatzacoalcos se origina también en la Sierra de Oaxaca (en el istmo de Tehuantepec) y recibe en la laguna costera a numerosos afluentes. Muchos de estos ríos, aunque de cuencas menores en área que la del Pánuco, tienen caudales mayores (Cuadro 2.2). Se combinan para formar una serie de distributarios complejos, los cuales alimentan humedales y estuarios de las tierras bajas costeras.

A pesar de sus grandes volúmenes, los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos se ven pequeños junto al Grijalva-Usumacinta. El caudal combinado de estos dos grandes ríos ( $1.05 \times 10^{11} \text{ km}^3 \cdot \text{año}$ ) representan alrededor de un tercio del caudal total regional, lo cual refleja sus orígenes en tierras altas méxicas, donde la lluvia puede exceder los 5000 mm al año (Mapa 2.4). En sus cabeceras extremas en Guatemala, el río Grijalva (llamado en ese país río Chiapa) drena una depresión estructural importante. El río Usumacinta también tiene sus partes alta y media en el noroeste de Guatemala y se alimenta de manantiales y escurrimiento superficial del norte y oriente de los Altos de Chiapas. En estas zonas de México y Guatemala numerosas depresiones estructurales contienen grandes lagos que desaguan por arroyos veloces. Los dos ríos comparten una salida común al golfo de México en un laberinto de canales interconectados, lagos y humedales denominado el Pantano de Tabasco.

### Cuencas subterráneas

La península de Yucatán es una zona de escurrimiento principalmente subterráneo, el cual llega eventualmente al Atlántico por filtraciones del subsuelo. La lluvia que cae en las secas partes septentrionales de esta extensa plataforma calcárea, con relativamente poco suelo o vegetación, se filtra rápidamente en el suelo poroso para llegar a túneles y cavernas de disolución. La región meridional, mucho más húmeda, tiene suelos más profundos y vegetación más densa, lo cual permite el desarrollo de algunos lagos y cierto escurrimiento de superficie.

Las principales aguas naturales de superficie en el norte de Yucatán son los cenotes, dolinas redondas y profundas formadas por la disolución de la caliza y el colapso de las cavernas resultantes. La mayoría contienen agua dulce, aunque algunos que han quedado aislados del manto freático se estancan y otros cercanos a la costa son salobres o bien tienen capas separadas de agua dulce y salada. Las aguadas, embalses someros, a menudo permanentes, ocupan depresiones de la superficie o llenan cenotes viejos, sellados por arcilla o materia orgánica. Los únicos ríos perennes fluyen al mar a través de canales cortos que drenan el alto nivel freático en la costa oriental.

Como el norte, también el sur de la península, sobre todo en Guatemala, tiene una hidrografía parcialmente subterránea; no obstante, es notable por sus humedales y lagos interiores. Muchos ríos cortos fluyen hacia el norte desde la porción elevada sur-central en los estados de Campeche y Quintana Roo, sea para hundirse en la caliza porosa o para recolectarse como lagos en depresiones. Son ejemplos la laguna de Chichancanab, formada en un graben (cuenca tectónica), y la laguna de Bacalar. Muchos otros lagos, grandes y pequeños, existen en el Petén guatemalteco. Algunos carecen de un efluente de superficie y fluctúan dramáticamente entre las temporadas húmeda y seca (hasta 150% en área de superficie: Arredondo-Figueroa y Flores-Nava 1992) y otros permanecen relativamente constantes, con niveles de agua controlados por el acuífero subterráneo. Algunos son de agua dulce, otros alcalinos y si están cerca de la costa pueden ser salobres.

### Vertiente del Pacífico

La vertiente del Pacífico de México disfruta de una precipitación mucho menor y tiene cuencas más pequeñas que la del Atlántico. En el norte, los ríos de la vertiente del Pacífico tienen muy poca agua y están sujetos a sequías prolongadas, como es de esperarse en los desiertos más cálidos y secos de América del Norte. Por ejemplo, el agua superficial permanente en

la península de Baja California, existe sólo como escurrimientos de las sierras de Juárez y San Pedro Mártir en el extremo norte, como oasis en la parte central y en el río San José del Cabo, cerca del extremo sur de la península.

Entra también a esta zona notablemente árida el río Colorado (Mapa 2.6), con una cuenca de  $6.4 \times 10^5$  km<sup>2</sup> (sólo 3800 km<sup>2</sup> en México, Cuadro 2.2), la cual nace en las elevadas Montañas Rocallosas de Colorado y Wyoming (buenas captadoras de agua), cruza la meseta de Colorado y luego viaja al sur a través de paisaje de cuenca y sierra hasta su boca en el golfo de California. En el siglo XX, este importante río ha sido poco a poco decapitado y prácticamente desecado por los desarrollos hidráulicos construidos aguas arriba, en los Estados Unidos. Dos afluentes, los ríos Santa Cruz y San Pedro, fluyen hacia el norte desde el Estado de Sonora hasta el río Gila en Estados Unidos, el tributario relevante más cercano a la desembocadura (hoy prácticamente seco), que entra al río Colorado un poco aguas arriba de Yuma, AZ.

El río Sonoyta, justo al sur de la frontera en Sonora, era antes un pequeño tributario del Colorado (Hubbs y Miller 1948), aislado al sur por el flujo de lava pleistocénico del Pinacate (Jahns 1959; Lynch 1981). Hoy se hunde en su lecho antes de llegar al golfo de California. Los otros ríos con cabeceras permanentes al sur del Sonoyta y al norte del río Guaymas son sólo los ríos de la Concepción y Sonora. Ambos se desecan o filtran en las arenas de sus lechos antes de llegar al golfo. De hecho, el río Guaymas es el río más septentrional de Sonora que tiene una desembocadura definida, casi siempre seca, pero conectada esporádicamente al mar. Todos los otros ríos de la región son efímeros cerca de la boca, con canales mal definidos, los cuales llevan caudal superficial solamente cuando hay alto escurrimiento.

Más al sur, los ríos de la vertiente del Pacífico norte de México nacen en la Sierra Madre Occidental, donde han esculpido profundas barrancas en las abruptas escarpas, que miran al oeste. Igual que los ríos que nacen en terreno montañoso y drenan hacia el Atlántico, los que fluyen hacia el oeste al Pacífico desde la Sierra Madre Occidental tienen pendientes fuertes y son torrenciales en sus cabeceras, cambian a un gradiente moderado o bajo y un flujo más suave cuando pasan por las estribaciones y luego atraviesan la estrecha llanura costera del occidente. Sin embargo, los ríos que penetran hacia el este a través de la sierra hasta la Mesa del Norte, nuevamente igual que sus análogos en la vertiente del Atlántico, tienen cabeceras de menor gradiente, forman meandros a través de mesetas y fondos de cuencas y luego descienden rápidamente en barrancas cortadas a pico.

Los tres ríos más largos son el Yaqui, Fuerte y Mezquital (éste último llamado San Pedro cerca de su desembocadura). El primero y el último han capturado partes de la Mesa del Norte que antes drenaban ya sea hacia el río Bravo o hacia cuencas endorreicas (Mapa 2.6). Sus áreas de cuenca respectivas son 7, 3.5 y  $2.6 \times 10^4$  km<sup>2</sup>. El río Yaqui comienza en el Estado de Chihuahua como río Papigóchic, pasa hacia el norte y luego hacia el oeste para recibir tributarios tanto de lo profundo de la sierra como de la zona de cuenca y sierra (como el río de Bavispe) antes de llegar al golfo de California en Sonora. El río Fuerte también nace en Chihuahua cerca de la cresta de la sierra, inmediatamente adyacente a las cuencas del Yaqui y del Conchos, recolecta tributarios en gargantas profundas y espectaculares (por ejemplo, la Barranca del Cobre en el río Urique tiene más de 2000 m de profundidad), para entrar al golfo de California en el norte de Sinaloa.

El río Mezquital nace en arroyos alimentados por manantiales permanentes en la meseta cerca de Durango. Como otros, fluye por barrancas profundas y estrechas antes de llegar a la planicie costera en Nayarit, como río San Pedro. Numerosos arroyos más cortos comienzan en la sierra entre los ríos Yaqui y Mezquital; los más importantes, de norte a sur, son los ríos Mayo, Fuerte, Sinaloa, Culiacán, San Lorenzo, Piaxtla y Presidio, principalmente en Sinaloa. Aumentan su caudal y su estabilidad estacional de norte a sur, con el incremento en la precipitación.

Más al sur, dos cuencas de gran volumen, los ríos Lerma-Santiago y Balsas (Mapa 2.8), tienen todavía regímenes de flujo marcadamente estacionales, a pesar de la elevada precipitación regional, lo cual refleja una prolongada sequía invernal junto con lluvias veraniegas más predecibles. El sistema Lerma-Santiago, una de las mayores unidades hidrográficas en Mesoamérica, drena la mayor parte de la Mesa Central (Mapa 2.8). A pesar del tamaño de su cuenca ( $1.25 \times 10^5$  km<sup>2</sup>), su caudal anual promedio ( $1.2 \times 10^{10}$  km<sup>3</sup>) es relativamente bajo.

Este sistema compuesto se divide en dos por el lago de Chapala, el mayor lago natural de México. Las partes altas del sistema (río Lerma) pasan por la Mesa Central y la parte baja (río Grande de Santiago) fluye hacia el oeste al Pacífico a través de la áspera escarpa occidental de la meseta. El actual río Lerma se origina en ciénegas y lagos alimentados por manantiales en el sur del Valle de Toluca y fluye a través de una amplia región de cuencas interconectadas de lagos secos, llamada el Bajío, hasta su extenso delta en el extremo oriental (West 1964; Mapa 2.8). Este lago, a 1500 m de altitud, yace en un graben que mide 80 km de este a oeste. Justo bajo el lago de Chapala, el Salto de Juanacatlán es la primera catarata formada por el río Grande de

Santiago cuando se precipita desde la meseta. Todavía existen numerosas cuencas que carecen de efluentes naturales, tales como los lagos de Pátzcuaro y Cuitzeo y el Valle de México, incrustados en lo que es ahora la cuenca del Lerma. La mayoría de éstos fueron parte del sistema previo al vulcanismo, aunque el Valle de México drenaba hacia el río Balsas en tiempos más antiguos (Barbour 1973a: figs. 3-5).

Aguas abajo del lago de Chapala, la mayoría de los afluentes importantes del río Grande de Santiago se le unen desde el norte, desde el interior de la Sierra Madre Occidental, la cual es atravesada por el río mediante una profunda cañada cortada en el extremo sur. El río avanza hacia el oeste por una estrecha llanura costera para llegar al mar en Nayarit. Hasta hace unos 500 años, este río compartía una desembocadura con el río San Pedro (Curry et al. 1969). Si algún ramal grande entró alguna vez al río desde el sur, hoy no quedan vestigios de ello. Con todo, sus distributarios y estuarios forman ahora las Marismas Nacionales, el mayor manglar del occidente de México.

No hay mucha duda de que el río Lerma arriba y el río Grande de Santiago abajo eran antes cuencas independientes, hasta que la parte alta fue capturada por la baja durante el Terciario tardío. El río Grande de Santiago drenaba originalmente las tierras altas del sur de la Sierra Madre Occidental y la porción noroccidental de la Mesa Central. El río Lerma consistía antes en una sucesión de lagos formados por represas de lava en una o varias cuencas más antiguas. Éstas fluían hacia el oeste, cada una hacia la siguiente, hasta llegar al lago de Chapala, la depresión de Zocoalco-Sayula en Jalisco y finalmente hasta el mar, quizá a través de la vía que hoy ocupa el río Ameca (Osorio-Tafall 1946). Se desconocen las razones por las cuales tuvo lugar la desviación de la cuenca superior hacia el río Grande de Santiago.

La próxima hacia el sur, el área de cuenca del río Balsas (unos  $1.06 \times 10^5$  km<sup>2</sup>), es casi tan grande como las del Lerma y el Santiago juntas. Sin embargo, produce mucho menos agua (unos  $1.2 \times 10^{10}$  m<sup>3</sup>), porque está rodeada por el Eje Neovolcánico, la Sierra de Oaxaca y la Sierra Madre del Sur, las cuales son lo bastante altas como para interceptar y eliminar el agua en el aire húmedo que llega del mar. El río Balsas fluye a través de un geosinclinal orientado de este a oeste y buena parte de su agua procede de manantiales. Uno de sus afluentes ha erosionado el Eje Neovolcánico y a penetrado en la Meseta de Puebla, a 2150 m. Aguas abajo, antes de salir de la sierra, el Balsas corta terreno abrupto en barrancas profundas y estrechas.

Los ríos entre el Lerma-Santiago y el Balsas, así como los que están al sur del Balsas, se vuelven más cortos y más torrenciales cuando atraviesan las empinadas escarpas de la meseta. Los mayores ríos al norte del

Balsas son, de norte a sur, el Ameca, Armería y Coahuayana (Mapa 2.8). La mayoría de los ríos al sur del Balsas tienen configuraciones similares, pero son incluso más cortos y de cuencas menores. Algunos de hecho desaparecen durante el invierno, aunque causan inundaciones significativas en verano; los ejemplos principales son el Papagayo, Grande, Verde y Tehuantepec.

### Cuencas interiores

Hay dos grandes tipos de cuencas interiores: (1) las cuencas áridas del norte, algunas bastante grandes (Mapa 2.6), donde los fenómenos tectónicos o de otra índole, como el aluvión, han bloqueado el camino de los ríos hacia el mar; y (2) cuencas más pequeñas, con más agua, dentro de ciertas zonas de vulcanismo importante (Mapa 2.8), en particular en la Mesa Central y el Eje Neovolcánico, donde los flujos se han visto interrumpidos por flujos de ceniza y lava. Las cuencas endorreicas áridas componen buena parte de la vasta Mesa del Norte, extendida desde el norte de la frontera hacia el sureste a lo largo de 1350 km hasta casi alcanzar la latitud 22°N (Mapa 2.6). El río Conchos, que desemboca en el río Bravo y luego en el golfo de México, separa la región en una porción septentrional, en el norte de Chihuahua y parte de Nuevo México y una porción meridional, de mayor superficie, en los estados de Coahuila, Durango, Zacatecas, Nuevo León y San Luis Potosí.

La parte norte está dominada por tres grandes cuencas, que corresponden, de oeste a este, los ríos Casas Grandes, Santa María y del Carmen, todos ellos con origen en la Sierra Madre Occidental, drenando en conjunto  $3.9 \times 10^4$  km<sup>2</sup> y con un caudal anual promedio combinado de  $7.4 \times 10^8$  m<sup>3</sup> de agua que llevaban a lagos interiores, hoy desecados. Estos ríos eran antes tributarios del Bravo, o al menos entraban en el mismo lago o lagos terminales que el sistema del alto río Bravo, antes de que éste lograra conexión con el golfo de México. Hay evidencia adicional de que las cabeceras de una o más de estas cuencas fueron capturadas en el pasado por el tramo más alto del río Papigóchic, de la vertiente del Pacífico (cuenca del Yaqui, ver arriba).

A pesar de su gran tamaño, la siguiente zona endorreica al sur del Conchos tiene también sólo tres ríos principales, todos provenientes de la Sierra Madre Occidental y cada uno con desembocadura en cuencas cerradas, hoy separadas entre sí. Al norte está el arroyo de la Parida, que nace de manantiales en las estribaciones serranas de Chihuahua y Durango y viaja hacia el noroeste hasta desaparecer en la laguna de las Palomas, hoy seca, de 18,800 km<sup>2</sup>, en el oeste del Bolsón de Mapimí (no confundir con el lago de Palomas de la cuenca de Guzmán en el norte de Chihuahua). La cuenca del

Nazas ( $8.6 \times 10^4$  km<sup>2</sup>) es la mayor; inicia en Durango y termina en la laguna de Mayrán, Coah., hoy seca. Su caudal anual total ( $1.2 \times 10^{10}$  m<sup>3</sup>), hoy en gran parte desviado para agricultura y otros usos, es mayor que el de todos los otros ríos de la vertiente interior árida juntos. Por último, el Aguanaval ( $2.1 \times 10^4$  km<sup>2</sup>, caudal  $1.4 \times 10^8$  m<sup>3</sup>), al este y sur del Nazas, comienza en cabeceras efímeras en Zacatecas y termina en la desecada laguna de Viesca, Coah. No se sabe con exactitud la extensión máxima de los lagos en esta región, pero las llanuras agradadas de la laguna de Mayrán ocupan 6800 km<sup>2</sup> (más de 10,000 km<sup>2</sup>, según R. R. Miller 1981) del sur del Bolsón de Mapimí y las de la laguna de Viesca cubren más de 5700 km<sup>2</sup> inmediatamente al sur (Imlay 1936; Tamayo y West 1964).

Aunque mucho menores en área geográfica, las cuencas aisladas de la Mesa Central de México al sur de la zona árida (Mapa 2.8) son mucho más importantes en términos de endemismos de peces. El área está profusamente dividida en valles de fondos planos, que se infiere fueron antiguos lagos (Tamayo y West 1964 dibujaron mapas con los suelos de origen lacustre). Existen también lagos modernos, incluidas al oeste las lagunas de Atotonilco, Magdalena, Sayula y Zapotlán en Jalisco. Los lagos de Cuitzeo, Pátzcuaro, Zacapu y otros menores se localizan más hacia el centro, sobre todo en Michoacán. Además, el Valle de México, con sus lagos hoy secos (el mayor de ellos, Texcoco), se une al este en Puebla con lagos dentro de los aislados Llanos de San Juan. La mayoría de los lagos en estas cuencas están secos o en desecación, sea de modo natural por el cambio climático o artificialmente, por la extracción para usos humanos. Como se apuntó arriba en relación con los ríos Balsas, Grande de Santiago, cabeceras del Pánuco y otros, muchas antiguas cuencas y lagos cerrados eran drenados por ríos que fueron cortando montañas hacia sus cabeceras, hacia la Mesa del Norte y Mesa Central y resultan factores importantes en la distribución actual de los peces mexicanos.

### Provincias bióticas

David E. Brown

Los patrones de la vegetación a través de los paisajes pueden subdividirse en provincias, es decir, áreas con patrones de temperatura y precipitación u otras características ambientales en común, que afectan a los organismos que allí viven (por ejemplo, ver Ruthven 1920; Clements y Shelford 1939; Pitelka 1941; Godman y Moore 1946; Lowe 1964). Cuando tienen una o más formaciones vegetales, estas provincias pueden subdividirse a su vez en comunidades (Brown 1994; Brown et al. 1998) y éstas comparten historias evolutivas registradas en

sus biotas distintas. Clasificadas estrictamente por su vegetación y flora, tales áreas se denominan provincias florísticas o fitogeográficas (para México ver, e. g. Rzedowski 1981). Las que se basan en animales se llaman provincias faunísticas (Lowe 1964).

Además de su latitud favorable, México posee una extensa línea de costa y diversas cordilleras significativas, incluido el pico más alto de Norteamérica al sur de Alaska, el volcán Pico de Orizaba, con 5746 m. El notable relieve resulta en una enorme variación climática (Mapas 2.2-2.5), de modo que casi todas las formaciones vegetales del mundo (selvas tropicales lluviosas, bosques mesófilos neblinosos, sabanas tropicales, matorrales áridos, bosques y praderas templados, bosques de coníferas boreales y tundra alpina) se encuentran en alguna parte del país (Lámina 1). Montado sobre el Trópico de Cáncer, México queda dividido en partes casi iguales entre las regiones Neártica y Neotropical, dos de las ocho grandes regiones biogeográficas del mundo (Ramamoorthy et al. 1993). Extendiendo un poco hacia el oeste la región Océanica de Udvardy (1975a,b), quedarían incluidas las islas mexicanas de Revillagigedo.

Dentro de esta diversidad, los humedales exhiben todo el espectro, desde amplios pantanos de manglar en ambas costas, pasando por grandes ríos y profundos lagos naturales, manatales, ciénegas y "playas" hipersalinas, hasta pequeñas filtraciones alimentadas por glaciares en el volcán Iztaccíhuatl, de 5286 m. Si bien las provincias bióticas contienen humedales lo mismo que comunidades terrestres, los sistemas acuáticos están mucho menos influenciados que los terrestres por los cambios recientes en el clima y en el ambiente en general. Muy a menudo, los peces en particular pueden haber evolucionado con bastante independencia de los rasgos climáticos que hoy influyen sobre los paisajes que los rodean. Además, un río puede atravesar muchas comunidades terrestres, vegetales y animales, o incluso más de una provincia biótica, antes de llegar a las tierras bajas. Así, los organismos acuáticos pueden tener sus propias historias evolutivas, muy diferentes de las de otros elementos de la biota y pueden o no ser característicos de una provincia definida con base en organismos terrestres. La geología es especialmente importante, porque las biotas de ríos y lagos se clasifican por lo general con base en cuencas y en segundo lugar por factores tales como elevación, latitud y zonas climáticas. Es relevante, sin embargo, ubicar las distribuciones ícticas en el marco de las provincias terrestres, puesto que el agua de la cual dependen para vivir se origina de, influye en y es influida por su entorno.

Los biólogos han reconocido desde hace mucho la vasta biodiversidad de México (Ramamoorthy et al. 1993; Challenger y Caballero 1998), superada por muy pocas naciones. Muchos han venido para estudiarla,

quizá los más ambiciosos de ellos a principios del siglo XX, cuando E. A. Goldman y E. W. Nelson, del U.S. Biological Survey, intentaron un inventario biótico del país entero (Goldman 1951). Este esfuerzo fue seguido por numerosos ecólogos mexicanos y norteamericanos (e. g. Smith 1940; Shreve 1942; Leopold 1959; Rzedowski 1981), lo cual llevó a diversos intentos de construir un mapa de sus provincias bióticas (e. g. Dice 1943; Udvardy 1975b; Flores-Villela 1993; Reichenbacher et al. 1998). Algunas provincias y comunidades se reconocen desde hace tiempo, si no con límites definidos, sí con nombres ampliamente aceptados, como el Desierto de Sonora (Shreve 1942, 1951; MacMahon 1979) y la Península de Yucatán (Goldman y Moore 1946; Udvardy 1975a,b; Rzedowski 1981). Otras en Campeche y Nayarit requieren mucho más estudios.

No obstante, resulta tranquilizador el hecho de que los patrones conocidos y propuestos de la biodiversidad de México muestran más similitudes que diferencias cuando se comparan los mapas y descripciones de las subdivisiones florísticas (Rzedowski 1981) y faunísticas (Dice 1943; Flores-Villela 1993). Los que se resumen a continuación se han modificado y refinado de Goldman y Moore (1946), Udvardy (1975a,b) y Brown et al. (1998), pero no se pretende que la terminología descriptiva o los límites de las provincias (Lámina 1) sean definitivos (ver, e. g. Morrone et al. 1999).

### Región Neártica

Los bosques de coníferas y comunidades asociadas de la provincia neártica Cascada-Serrana se extienden desde los Estados Unidos hasta Baja California, por encima de los 1500 m en las sierras de Juárez y San Pedro Mártir, en la Cordillera Peninsular. A menor altitud en Baja California, al norte de la latitud 30°N hay bosques cálido-templados, dominados por lluvias en invierno, chaparral, matorral costero y praderas de valle características de la provincia Californiana. Hacia el sur, hay una provincia templada Sanlucana, sobre todo con bosques perennifolios, por encima de los 1500 m en la Sierra de la Laguna y en otras pocas cumbres de la relativamente árida región del Cabo de Baja California Sur.

En el continente, una amplia banda de bosques de coníferas se extiende como una serie de comunidades elevadas (más de 1000 m de altitud) de la provincia templada Madreana, en las montañas y estribaciones de la Sierra Madre Occidental y Oriental y sus satélites ("islas aéreas"), como las sierras San Luis, Chih.-Son.; del Nido, Chih.; Madera, Coah.; Tamaulipas, Tamps. y Catorce, S.L.P. A menor altitud, la provincia de las Praderas en Estados Unidos apenas penetra en territorio mexicano en Chihuahua y tal vez Coahuila. Cerca, em-

pero, está la extensa provincia Chihuahuense (Lámina 1), un conjunto de comunidades principalmente semiáridas, con lluvias en verano, en la altiplanicie mexicana al este de la Sierra Madre Occidental, oeste de la Sierra Madre Oriental y norte del Eje Neovolcánico, extendido hacia el norte hasta el suroeste estadounidense (Moravka 1977; Schmidt 1979; Brown 1994). Esta provincia Chihuahuense está dominada, por orden de importancia, por pastizales semidesérticos, matorral desértico y chaparral.

Comparable a las comunidades elevadas de las provincias Cascada-Serrana y Rocallosa es la provincia Transvolcánica del centro de México, alrededor de la latitud 19°N y en general por arriba de los 2000 m, sobre y junto al Eje Neovolcánico. Al este, en la vertiente del golfo y a altitudes moderadas (1200-2000 m), están los bosques húmedos, cálido-templados (bosques de niebla) de la provincia Veracruzana, en las laderas al este de la Sierra Madre Oriental y hacia el norte hasta Tamaulipas. Aunque la fauna terrestre de esta provincia es principalmente neotropical, los componentes arbóreos y en general vegetales tienen fuertes afinidades norteñas (Martin 1958), por lo cual el bosque mesófilo de Veracruz se asigna a la región Neártica. Los bosques templados perennifolios y de coníferas también ocupan altitudes moderadas a altas (>1500 m) en la provincia Guerrerense de la Sierra Madre del Sur y otras cordilleras en Michoacán, Guerrero y Oaxaca al sur del Balsas. Comunidades similares con componentes neárticos, incluidos bosques de coníferas, pastizales subalpinos, bosques nublados y bosques perennifolios pueden encontrarse en Chiapas, al este del istmo de Tehuantepec y se extienden hacia el sur en las tierras altas de Guatemala como la provincia Guatemalteca.

### Región Neotropical

Las tierras desérticas del noroeste de México se incluyen dentro de la provincia neotropical Sonorense, como, por ejemplo, el Desierto de Sonora de Shreve (1942, 1951) en Arizona, California, Sonora, Baja California y Baja California Sur, salvo sus subdivisiones "Estribaciones de Sonora" y las partes montañosas de las "Llanuras de Sonora".<sup>1</sup> Además de las extensas comunidades de matorral desértico, praderas de sabana relictuales y comunidades costeras en Sonora y Baja California, existen comunidades semiáridas en partes de Baja California Sur, demasiado densas como para clasificarlas con la provincia Sonorense y a una altitud

1. Se incluyen aquí la Provincia Biótica de Sonora de Goldman y Moore (1946) y la Provincia Biogeográfica Sonorense de Udvardy (1975a).

demasiado baja como para ser bosques neárticos sanlucanos. Consideramos que estas comunidades son parte de una provincia neotropical Sanlucana, compuesta principalmente de bosque seco caducifolio y matorral espinoso.<sup>2</sup>

Las comunidades semiáridas tropicales y subtropicales a lo largo de la costa oeste de la Sierra Madre Occidental y el sur y sureste del desierto de Sonora, hasta aproximadamente la latitud 21°N, cerca de Tepic, Nay., pertenecen a la provincia Sinaloense.<sup>3</sup> Su equivalente en la vertiente atlántica es la provincia Tamaulipeca, compuesta por comunidades semiáridas tropicales y subtropicales en el noreste de México, desde las cercanías de Ciudad Acuña, Coah., hacia el sur a lo largo del frente este de la Sierra Madre Oriental, hasta un punto entre las latitudes 20° y 21°N en Tamaulipas. El bosque tropical caducifolio y el matorral espinoso son, o eran, los tipos de comunidad más comunes tanto en la provincia Sinaloense como en la Tamaulipeca.

Al sur, una provincia tropical Veracruzana se extiende al este de la Sierra Madre Oriental y las cordilleras transvolcánicas por las tierras bajas desde las cercanías de Tampico, Tamps., hasta el norte del istmo de Tehuantepec. Esta provincia tiene comunidades comparables a, y confluentes con, las de la provincia tropical húmeda Campechana, que se prolonga hacia el este desde el istmo de Tehuantepec en Chiapas, Campeche y Quintana Roo, a una elevación menor de unos 1500 m y llegando en Yucatán hasta las regiones áridas más o menos al norte de la latitud 20°N. Entre sus comunidades se cuentan selvas perennifolias, bosques semicaducifolios y pastizales de sabana. Más al este, en la península de Yucatán, está la provincia de Yucatán, que consiste sobre todo de selvas semisecas caducifolias y matorrales marítimos. Por último, la provincia Guerrerense está formada por comunidades semiáridas a semiperennifolias de selva que residen en valles y estribaciones al sur del Eje Neovolcánico y penetran en los valles interiores de Chiapas y Guatemala al oeste del istmo de Tehuantepec.<sup>4</sup>

2. Incluye las partes meridionales de la provincia biótica Sanlucana de Dice (1943), la provincia de Baja California Sur y la porción peninsular de la provincia Sinaloense de Udvardy (1975a).

3. Incluye las estribaciones de la subdivisión Sonorense del desierto de Sonora (Shreve 1951), el bosque caducifolio o "de árboles bajos" sinaloense (Gentry (1942, 1994), la provincia biótica de Sinaloa (Goldman y Moore (1946) y las partes continentales de la provincia Sinaloense (Udvardy 1975a).

4. En esencia, se trata de una expansión de la provincia Nayarit-Guerrerense de Goldman y Moore (1946), análoga a la provincia biogeográfica Guerrerense de Udvardy (1975a).



## ICTIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

W. L. Minckley, Robert R. Miller, Clyde D. Barbour,\* J. J. Schmitter-Soto y S. M. Norris

La biogeografía es la ciencia dedicada a explicar los patrones de la biodiversidad en el espacio y el tiempo. Es amplia y sintética, con vertientes tanto históricas como ecológicas (e. g. Barbour 1973b). Su lado histórico se basa en el hecho de que, en su modo más común, la vicariancia, la división de una especie ancestral en dos o más especies descendientes y la formación subsiguiente de un clado monofilético se debe a procesos geológicos que modifican los ámbitos de las especies ancestrales, lo cual aísla poblaciones en ambientes física o biológicamente diferentes. La tendencia geográfica general puede ser a la reducción en el área total que habita cada nuevo taxón (Bănărescu 1990), pero las especies hijas pueden ampliar su distribución por dispersión antes de sufrir otro evento de vicariancia. La biogeografía ecológica, por su parte, trata de explicar los patrones de distribución con base en las interacciones observables que se repiten entre las especies y sus ambientes biológicos y físicos. Por ejemplo, las hipótesis referentes al tamaño y estructura de los ámbitos de distribución, o al número de especies en las islas oceánicas, cumbres montañosas, lagos o manantiales del desierto de tamaño variable, pueden investigarse con independencia de la filogenia (e. g. MacArthur y Wilson 1967; MacArthur 1972; Rapoport 1982; Brown et al. 1996). En este capítulo nos interesan sobre todo los patrones históricos de distribución de los peces dulceacuícolas mexicanos.

Al construir el árbol filogenético de las especies que integran un clado y luego reemplazarlas por sus ámbitos geográficos, es posible plantear hipótesis sobre la historia geológica de estas áreas y su relación con la evolución de las especies. La confianza en tal reconstrucción aumentará si existe evidencia geológica tangible, o bien si hay otros taxones monofiléticos que exhiban las mismas relaciones genealógicas, o unas

similares. Sin embargo, es materia de controversia la afirmación de que puede recuperarse toda la historia geológica de los eventos de especiación del clado a partir de un árbol filogenético o un cladograma de áreas (Brown y Lomolino 1998).

En general, los ámbitos geográficos de los peces dulceacuícolas parecen preservar la historia filogenética, al menos la más reciente. Los peces se dispersan lentamente sobre la superficie terrestre, por vía de corredores acuáticos, cruzando límites entre cuencas sólo cuando se establecen conexiones geológicas entre ellas (e. g. captura de arroyos). Así, tanto la dispersión como la vicariancia subyacen a los patrones biogeográficos de los peces dulceacuícolas. El surgimiento de nuevos parteaguas, la interrupción y fragmentación de las cuencas y el aislamiento en cuencas cerradas (endorreicas) o por agua salada, cuando los ríos llegan al mar, pueden promover la especiación al aislar poblaciones nuevas en nuevos arroyos o al llevar a la simpatria en nuevas comunidades ecológicas. Además, si las poblaciones se entrecruzan al ponerse en contacto, pueden aparecer poblaciones en introgresión o especies de origen híbrido (Dowling y Secor 1997).

La sistemática, el estudio de las relaciones evolutivas entre especies, es la base de la biogeografía; los trabajos biogeográficos dependen de una taxonomía sólida.<sup>1</sup> Si las especies no se identifican y describen correctamente, sus relaciones evolutivas no se entenderán a cabalidad y toda explicación sobre su origen y distribución será fallida. Los ámbitos geográficos, las unidades básicas de la biogeografía, también deben trazarse en mapas de la manera más exacta posible (Brown et al. 1996). Las especies abordadas en este libro han sido descritas mediante caracteres morfológicos bien cono-

1. La taxonomía utilizada en este capítulo sigue la que se presenta en la sección sistemática de este volumen. No todos los autores de este capítulo están necesariamente en completo acuerdo sobre todos los aspectos de esta clasificación y taxonomía.- SMN

Para encontrar opiniones alternativas, más recientes, sobre los puntos polémicos de la taxonomía utilizada en este capítulo, ver los comentarios a pie de página en las reseñas de las especies correspondientes.- JJSS.

\* CDB completó su colaboración a este capítulo en calidad de Investigador Visitante en la División de Peces, Museo de Zoología, Universidad de Michigan; Director, G. R. Smith; W. L. Fink y D. W. Nelson ofrecieron apoyos diversos.

cidos por los ictiólogos y, dentro de los límites de los problemas aquí esbozados (e. g. hibridación), representan la mejor estimación disponible sobre la ictiofauna de México. Sus ámbitos fueron determinados en casi todos los casos a partir de datos derivados de colectas directas, documentados con especímenes en museos. Los pocos registros de literatura usados se anotan como tales. Más allá de la taxonomía alfa, empero, los estudios filogenéticos (cladistas) están todavía en su infancia. Sólo se han estimado filogenias para unos cuantos grupos (e. g. *Catostomus*, Smith 1992; *Dionda*, Mayden et al. 2001; *Poecilia*, subgénero *Mollienesia*, Ptacek y Breden 1998; *Cyprinodon*, Echelle et al. 2001). Algunos (*Algansea*, Barbour y Miller 1978; *Xiphophorus*, Rauchenberger et al. 1990; *Gambusia*, Rauchenberger 1989) necesitan revisarse, mientras que otros (*Scartomyzon*, *Menidia*) están en proceso. Hay una filogenia de Goodeidae inédita (Webb 1998),<sup>2</sup> la cual no se ha tomado en cuenta en la discusión sobre los peces de la Mesa Central en este capítulo.

Debido a la escasez de estudios filogenéticos, México ha sido dividido en provincias ícticas para organizar los ámbitos geográficos de las especies en el contexto de la geología, hidrología y clima del país. Algunas provincias corresponden a centros de abundancia (e. g. las especies de *Xiphophorus* en la cuenca del Pánuco), áreas donde está presente el mayor número de especies de un linaje dado, o centros de diversificación, donde se encuentra el mayor número de sublinajes con especies que ocupan diferentes nichos y hábitat (e. g. *Menidia* y Goodeidae en la Mesa Central). Esas concordancias no deben considerarse como el centro de origen de algún grupo de peces en particular. El descubrimiento de especies fósiles con características primitivas, el ámbito de las especies vivientes más primitivas y de las especies basales en el cladograma (i. e. hermanas del resto del clado) son factores que parecen sugerir un centro de origen, pero los eventos tectónicos y el cambio climático pueden causar que los patrones de distribución pretéritos difieran considerablemente de los actuales. Por estas razones, la búsqueda de centros de origen no suele considerarse como un ejercicio fructífero, al menos no a la escala biogeográfica que nos ocupa en este libro.

Generalmente, las explicaciones de distribución basadas en eventos de vicariancia o relaciones ecológicas inferidas deben tomarse como hipótesis o, en algunos casos, especulación. Esperamos que llegará el tiempo en que este sistema estático sea reemplazado por es-

tudios firmemente basados en principios filogenéticos y ecológicos. Lo más emocionante de la investigación biogeográfica sobre los peces dulceacuícolas de México está todavía por venir (ver también Greenwood 1983, 1992).

Las distribuciones de animales y plantas involucran principalmente la división del ámbito amplio de una especie ancestral en ámbitos más pequeños de especies hijas, con una tendencia general a reducir el área total que habita cada taxón nuevo (Bănărescu 1990). No obstante, ¿dónde estaba originalmente la especie ancestral y cómo se expandió a un ámbito más amplio? A menudo es difícil o imposible determinar un centro de origen sin evidencia fósil. Además, incluso con fósiles, uno no puede estar seguro de que la presencia en un lugar sea evidencia absoluta de un origen allí. En ausencia de fósiles, se podría utilizar el ámbito de la especie más primitiva (plesiomórfica) o la ubicación de las especies de un solo linaje para estimar su posición original, aunque factores como la extinción y el cambio climático pueden complicar el panorama y cambiar las distribuciones, sobre todo en los grupos más antiguos. El ámbito geográfico del grupo hermano de un linaje en estudio puede aportar también valiosas inferencias sobre el centro de origen. Aparte del centro verdadero, se pueden distinguir centros de abundancia (e. g. *Xiphophorus* spp. en la cuenca del Pánuco, goodeidos en la Mesa Central), áreas donde está el mayor número de especies de un linaje, o centros de diversificación, donde se encuentra el mayor número de sublinajes.

La vicariancia implica generalmente alopatría total (sin traslape geográfico alguno) de dos o más especies o linajes descendientes; es la consecuencia predicha y normal de la especiación alopatrica. Es también un desafío decidir si dos taxones vicariantes (i. e. alopatridas) tienen nivel de especie, porque su aislamiento reproductivo en la naturaleza, suponiendo que sea un criterio para considerarlos especies válidas, no puede verificarse (aunque a veces puede hacerse en el laboratorio, como ocurrió con una especie de *Xiphophorus*: Rosen 1979: 364-365). Así pues, el nivel de especie debe establecerse por medios empíricos (grado de diferencia genética, morfológica o bioquímica). El término "vicariante", tal como se usa en sistemática y biogeografía evolutiva modernas, implica una relación de especies hermanas: dos formas vicariantes deben ser filogenéticamente más cercanas entre sí que cualquiera de ellas con una tercera.

La vicariancia y la dispersión son los principios fundamentales de la biogeografía. Los eventos de especiación por vicariancia entre cuencas hermanas crean los patrones biogeográficos subyacentes de las distribuciones de peces dulceacuícolas sobre la superficie terrestre. La elevación de nuevos parteaguas, la disrupción y

2. Esta filogenia ya fue publicada (Webb, S. A., J. A. Graves, C. Macías-García, A. E. Magurran, D. Ó'Foighil y M. G. Ritchie. 2004. Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae. Mol. Phylogen. Evol. 30(3): 527-544).- JJSS.

fragmentación de cuencas y el aislamiento en cuencas cerradas o por agua salada, cuando los ríos llegan al mar, son factores que pueden promover la especiación al aislar poblaciones nuevas en nuevos sistemas, o bien al crear simpatria. Además, si las poblaciones se entrecruzan al ponerse en contacto, pueden surgir poblaciones en introgresión o especies de origen híbrido (Dowling y Secor 1997). La captura de arroyos, que requiere el tiempo suficiente para que un río “capture” a otro por erosión hacia la cabecera, parece ser una de las principales vías de dispersión pasiva de peces entre cuencas, seguida a veces por aislamiento.

**Patrones subcontinentales**

Los peces de afinidades septentrionales, neárticos u holárticos, son cada vez más escasos de norte a sur a lo largo de la amplia transición mexicana y se ven reemplazados en el sur por grupos autóctonos o por otros de estirpe neotropical o marina. Los contactos entre las ictiofaunas neotropical y neártica indican un intercambio muy limitado, excepto por la cuenca del Pánuco (Miller y Smith 1986).

Cinco grupos neárticos tienen ámbitos generalmente continuos que llegan hasta Mesoamérica (Mapa 3.1), dependiendo para su dispersión principalmente de las tierras bajas costeras (sobre todo las del Atlántico). Sólo unos pocos ciprínidos se extienden a los trópicos, donde *Hybopsis imeldae* (= *H. cumingii*) llega a la cuenca del río Verde (latitud 16°31'N) en la vertiente del Pacífico del Estado de Oaxaca (Cortés 1968). *Hybopsis moralesi* habita en la cuenca del alto Papaloapan (latitud 17°57'N) también en Oaxaca (de Buen 1956) y *Dionda ipni* se

distribuye tan al sur como el río Misantla (latitud 20°N) en la vertiente atlántica (Hubbs y Miller 1977). Un matalote, *Ictiobus bubalus*, llega al río Usumacinta en el sureste mexicano y norte de Guatemala y un bagre ictalúrido, *Ictalurus furcatus*, se encuentra en el norte de Guatemala y el río Belize, Belice (Miller 1966)<sup>3</sup>. *Aplodinotus grunniens*, una especie estricta de agua dulce de la familia Sciaenidae, predominantemente marina, tiene una distribución similar. Los representantes más meridionales de la ictiofauna norteamericana son dos catanes, *Atractosteus spatula* y *A. tropicus*, en la cuenca del río San Juan, Costa Rica (Bussing 1998).

En contraparte, sólo tres grupos neotropicales de importancia han logrado una distribución amplia en el norte (Mapa 3.2). Como los peces neárticos que han llegado al sur, la mayoría han usado la planicie costera para su movimiento hacia el norte, nuevamente en el lado del Atlántico. Se incluyen sólo un carácido, *Astyanax mexicanus*, que llega a Nuevo México y Texas, un cíclido, *Herichthys cyanoguttatus*, en Texas y con mayor éxito (a juzgar por el número de taxones) las especies de cuatro géneros de pecílidos, *Gambusia*, *Heterandria*, *Poecilia* y *Xiphophorus* (algunas de los primeros tres llegan tan al norte en los Estados Unidos como el valle central del Misisipi y tan al este como la costa oriental), así como *Poeciliopsis* en la vertiente del Pacífico, el cual llega hasta Arizona y Nuevo México. También distribuidos de Mesoamérica hacia el norte, sardinas del género *Dorosoma* (Clupeidae) y ciprinodóntidos (e. g. *Cyprinodon* y *Lucania*) tienen ámbitos similares a los de los pecílidos.

En estos grupos, algunas especies deben tener distribuciones mucho más antiguas que otras. A pesar de la falta de evidencia fósil, dos especies de *Gambusia* (*G. marshi* y *G. longispinis*: Rauchenberger 1989), tres



Mapa 3.1. Límites meridionales de distribución de cinco familias de origen neártico: Percidae, Cyprinidae, Catostomidae, Centrarchidae e Ictaluridae.



Mapa 3.2. Límites septentrionales de distribución de tres familias de origen neotropical: Characidae, Pimelodidae (= Heptapteridae) y Cichlidae.

*Xiphophorus* en Nuevo León y Coahuila (Obregón-Barboza y Contreras-Balderas 1988; Rauchenberger et al. 1990), dos o más *Herichthys* (uno o dos no descritos) y "*Cichlasoma*" (Cichlidae) en la cuenca del Bravo en Coahuila o Texas (este trabajo), todos con parientes en la cuenca del Soto la Marina o más al sur, podrían representar relictos de antigüedad considerable. Otros pecílidos en esa misma área y más al este y norte (e. g. *Poecilia*) podrían indicar esas mismas relaciones biogeográficas antiguas.

Los ámbitos continuos de diversos taxones neártico-holarcticos (petromizóntidos, centráquidos, salmónidos; ver abajo) penetran hoy en México por una distancia corta, pero tienen relictos vivientes aislados o presencia de fósiles mucho más al sur (Miller y Smith 1986). Desgraciadamente, no se conocen bien los fósiles del Terciario mexicano que pudieran guiar la interpretación

biogeográfica. Ciertas áreas, en particular depósitos plio-pleistocénicos y recientes de la meseta central, podrían tener ricas ictiofaunas fósiles, pero los sedimentos que pudieran albergar tales registros en mucho del occidente mexicano están enterrados bajo material volcánico cenozoico y los del oriente han sido erosionados (Cavender 1986) o bien cubiertos por aluvión.

Sin embargo, la búsqueda de fósiles ha ofrecido a veces resultados notables (Cuadro 3.1). Por ejemplo, una sola expedición en 1972 aumentó el número de peces fósiles conocidos de México de sólo cuatro especies dulceacuícolas en cuatro familias hasta por lo menos 12 especies en nueve géneros y cinco familias (Miller 1974d). Es probable que, cuando sean explorados a fondo, los extensos depósitos lacustres y fluviales de la zona de cuenca y sierra del norte de México también cederán valiosos fósiles.

Cuadro 3.1. Distribuciones y edades de los peces dulceacuícolas fósiles conocidos del centro de México.

Familias y géneros	Formación										Referencias
	Santa Rosa, Mioceno	Formación Chapala, Plioceno	Jocotepec, Pleistoceno tardío	Atotonilco, Pleistoceno tardío	San Marcos, Pleistoceno tardío	Fondo del lago de Chapala, Pleistoceno tardío	Ajijic, Pleistoceno tardío	Valsequillo, Pleistoceno tardío	Texcoco, Pleistoceno tardío	Tlapacoya, Pleistoceno tardío (?)	
Salmonidae						X	X				6
<i>Oncorhynchus</i>					X						8
<i>Rhabdofario</i>											
Cyprinidae											
<i>Algansea</i>			X			X		X		X	2,4,8,9,10
<i>Evarra</i>								X		X	4,10
<i>Notropis</i>		X						X			4,10
<i>Yuriria</i>			X		X	X					2,8,9
Catostomidae											
<i>Scartomyzon</i>			X								8,9
Ictaluridae											
<i>Ictalurus</i>			X	X	X	X					1,7,9
Goodeidae											
<i>Allophorus</i>			X								10
<i>Chapalichthys</i>			X								9
<i>Girardinichthys</i>										X	4
<i>Goodea</i>			X								10
<i>Tapatia</i>	X										3
Atherinidae											
<i>Menidia</i>		X	X			X		X	X		2,4,5,9
Centrarchidae											
<i>Micropterus</i>		X	X				X				6,9,10

Fuentes: Modificado de Miller y Smith 1986: Cuadro 14.1). Referencias: (1) Álvarez del Villar 1966; (2) Álvarez del Villar 1974; (3) Álvarez del Villar y Arriola 1972; (4) Álvarez del Villar y Moncayo López 1976; (5) Bradbury 1971; (6) Cavender y Miller 1982; (7) M. Smith 1987; (8) M. Smith 1981; (9) M. Smith et al. 1975; (10) R. R. Miller, datos inéditos.

### Provincias ictiofaunísticas

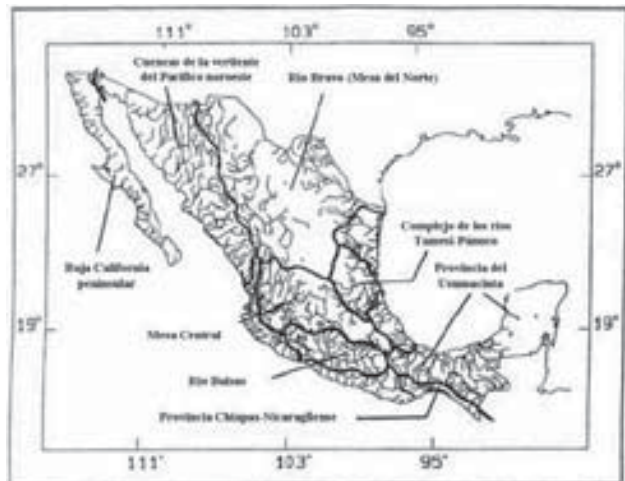
La gran diversidad fisiográfica y climática de México, combinada con el aislamiento de las cuencas y los manantiales disjuntos en zonas áridas, han llevado a altos niveles de endemismo local y regional en los sistemas acuáticos. Cuando el endemismo es marcado, con las biotas integradas en alta proporción por especies y géneros autóctonos, puede reconocerse una “provincia” faunística, caracterizada por asociaciones de especies con ámbitos ecológicos y geográficos similares (Middlemiss et al. 1971; Greenwood 1983).

Muchas especies de peces dulceacuícolas en México y otras partes son de edad “geológica”, normalmente no menos de un millón de años de antigüedad y algunos (quizá muchos) considerablemente más viejos. Por otro lado, el origen de algunos taxones podría ser bastante más reciente. Así, algunas especies han estado sujetas a grandes cambios geológicos, climáticos y de otra índole, mientras que otras no. Los taxones existentes pueden haber evolucionado bajo circunstancias muy diferentes de las actuales; pueden haber tenido disponibilidad o presión para dispersarse a larga distancia, o pueden haber sufrido cambios sustanciales para adaptarse y sobrevivir. Además, en algunas regiones debe haberse extinto un gran porcentaje de la fauna. La gran antigüedad y estabilidad del paisaje mexicano ha concedido a los centros de endemismo tiempo suficiente para desarrollarse y para existir de modo que pudieran donar y aceptar partes de sus cuencas con las cuencas vecinas. Sin embargo, las variaciones ambientales también han aportado duras fuerzas selectivas locales, que pueden contribuir a una especiación más acelerada y mayor sobrevivencia y dispersión. La heterogeneidad espacial causada por la dispersión diferencial (o la falta de la misma) de distintos elementos faunísticos se acompaña así por heterogeneidad temporal, a menudo en sentido filogenético. Tanto los patrones evolutivos como los de distribución pueden verse confundidos debido a tales circunstancias, así como debido a eventos como el intercambio entre cuencas, que podría modificar los patrones originales.

Unas cuantas especies, normalmente las de tierras altas, podrían mostrar poco respeto por las actuales divisiones entre cuencas y distribuirse ampliamente, a menudo en poblaciones disjuntas. Como ya se anotó, existen representantes de grupos anádromos que se presentan por lo general sólo en latitudes altas, es decir, son aparentes relictos de distribuciones más antiguas, más amplias. Hay ejemplos entre los salmónidos en cabeceras de ríos a gran altitud (*Oncorhynchus* spp., *O. chrysogaster* en el noroeste de México), cuyos ámbitos tienden a atravesar más que a detenerse en los parteaguas. Los peces de tierras bajas suelen tener una

distribución continua cuando son costeros, pero tierra adentro estos grupos a menudo quedan aislados por la aridez. Muchos reductos dispersos de peces endémicos aislados, derivados en el pasado ya sea del norte o del sur, especialmente en zonas endorreicas, no pueden ubicarse en una “provincia ictiológica”, como no sea de modo arbitrario.

No obstante, a pesar de las complicaciones, los patrones de distribución modernos de los peces pueden, cuando se han comprendido lo suficiente, apoyar hipótesis de relaciones entre cuencas inferidas a partir de evidencia geológica, climática o fósil (Miller 1946, 1981; Hubbs y Miller 1948; Hubbs et al. 1974). Es de utilidad, por lo tanto, esbozar un sumario. Se reconocen ocho provincias ictiofaunísticas (Mapa 3.3), en general correspondientes a las principales cuencas de ríos (Miller 1966; Miller y Smith 1986; Smith y Miller 1986a) y por ende a los patrones hidrográficos más que a los climáticos (ver Mapas 2.2-2.8) o a las subdivisiones bióticas basadas en organismos terrestres (ver Lámina 1). Las regiones costeras entre cuencas principales, que en algunos trabajos reciben el rango de provincias (e. g. ver trabajos en Hocutt y Wiley 1986), se mencionan aquí como zonas de transición.



Mapa 3.3. Provincias ictiofaunísticas de México. Las regiones sin nombre representan zonas de transición entre provincias; figura preparada por SMN y CDB.

#### Mesa del Norte (río Bravo)

La provincia del río Bravo, que incluye conexiones pasadas y actuales sobre y adyacentes a la Mesa del Norte, es la mayor geográficamente (Mapa 3.3). Las afinidades generales de sus peces son principalmente con el este, hacia las cuencas costeras del golfo de México y la vasta fauna del río Misisipi. Las superficies actuales

de la Mesa del Norte son parte de la cuenca del Bravo o bien son endorreicas. Estas últimas representan partes disyuntas de un sistema mucho más antiguo, integrado y extenso (Smith y Miller 1986a; Echelle et al. 2001), dentro del cual algunas cuencas cerradas se recapturaron posteriormente por afluentes que erosionaron sus cabeceras y otros capturados por ríos de flujo hacia el oeste en la vertiente del Pacífico.

La corriente principal de este sistema nace como el río Grande en el sur de Colorado y fluye hacia el sur y hacia el este a través de cuencas de aluvión dentro de la falla del río Grande. Desde su origen en el Mioceno hasta el Pleistoceno medio, este río parece haber terminado en cuencas cerradas al sur del Paso, TX, en lo que hoy es Chihuahua (Hawley 1975: fig. 2, 1981; Gile et al. 1981: fig. 5). Allí se le unían afluentes del noreste de la Sierra Madre Occidental para formar una serie de lagos terminales (Brand 1937; Strain 1966, 1971), que se conoce como el sistema Lago de Guzmán. Hay poca evidencia de que la parte alta de este vasto sistema tuviera flujo libre antes de mediados del Plioceno (Manley 1979) y no fue sino hasta el Pleistoceno medio a tardío que el bajo río Bravo se conectó con su tronco alto (Seager et al. 1984).

Aguas abajo del Big Bend, entre Coahuila y Texas, el río Bravo fluye hoy sobre una amplia planicie de sedimentos cenozoicos, graduados de mayor a menor pendiente y edad hasta el golfo de México. Contiene unas 90 especies de peces dulceacuícolas, básicamente una fauna combinada entre la planicie costera del golfo y la cuenca del Misisipi, derivada como propágulos a lo largo de la costa durante períodos de bajo nivel del mar o bien por transferencia terrestre entre las cabeceras de los ríos de la planicie del golfo y de las praderas (Smith y Miller 1986a). Algunos componentes de esta fauna se diluyen hacia el sur en el este de México en los ríos San Fernando, Soto la Marina y Tamesí-Pánuco.

Debido al prolongado aislamiento, la aridez o ambos factores, la ictiofauna del alto río Grande es pobre en especies comparada con la de su parte baja y las cuencas cercanas (16 especies comparadas con 52 en el río Pecos y 34 en el Conchos). Dos taxones de montaña, *Oncorhynchus clarkii* (ausente de México) y *Rhinichthys cataractae*, cuyas distribuciones generalmente atraviesan parteaguas, son derivados del norte y los taxones de ríos caudalosos (e. g. *Scaphirhynchus*, *Cycleptus*) y catádomos (*Anguilla*) deben haber llegado después de la unión de sus tramos superior e inferior.

El río Pecos fluye hacia el sureste desde el norte de Nuevo México y se integra al río Bravo en el oeste de Texas. Este río fue formado al combinarse canales de solución derrumbados (Gustavson y Finley 1985) y erosión hacia el norte a través de depósitos de aluvión del Plioceno tardío al presente. Con anterioridad, la cuen-

ca era en algunas partes tributaria de la vertiente del golfo, así como (en sus partes altas) del adyacente río Canadian (cuenca del Misisipi). En el Plio-Pleistoceno, una sección de su cabecera fue también parte del alto río Grande (Conner y Suttkus 1986; Smith y Miller 1986a). La ictiofauna es también mixta, con un mínimo de cinco especies (ninguna mexicana) derivadas de conexiones pretéritas a las cuencas de las praderas o del golfo y tres del alto río Grande. De éstas, sólo *Notropis simus* se dispersó al bajo río Bravo (Smith y Miller 1986a).

En México, el río Conchos fluye hacia el noreste desde la Sierra Madre Occidental de Durango y Chihuahua a través de cuencas de aluvión que alternan con arroyos confinados a cañones, hasta llegar a una profunda barranca y entrar al río Bravo justo sobre el Big Bend (King y Adkins 1946). Su fauna de tierras bajas es rica en taxones compartidos con el río Bravo. El intercambio aguas arriba entre cuencas dentro de la Sierra Madre Occidental ha involucrado a la carpita *Codoma ornata* (probablemente un complejo de especies), el rodapiedras *Campostoma ornatum* y el matalote *Catostomus plebeius* (y sus parientes), todos en ríos a ambos lados del parteaguas continental. *Catostomus bernardini* (que incluye a *C. conchos* Meek) es compartido entre el río Conchos y el Yaqui. Otro matalote (*Scartomyzon austrinus*) y una perca (*Etheostoma pottsii*) también se comparten entre el río Conchos y del Tunal (este último hoy tributario del río Mezquital, vertiente del Pacífico; Smith et al. 1984, ver abajo). *Cyprinella panarcys* del alto Conchos (Hubbs y Miller 1978) podría ser un pariente cercano de *C. alvarezdelvallari* del medio río Bravo. Existen relaciones similares para *Gambusia hurtadoi*, *G. alvarezi* y tres cachorritos interrelacionados (*Cyprinodon eximius*, *C. pachycephalus* y *C. macrolepis*). Excepto por *Cyprinella formosa*, un pariente occidental, los peces de la cuenca endorreica del río Saúz, justo al norte de la cuenca del Conchos (*Gambusia senilis*, *Cyprinodon eximius* y *Gila* sp.) también parecen derivados del sistema del Conchos.

Tras haber perdido tamaño de cuenca con la desviación del río Grande hacia el este, junto con el incremento de la aridez regional, el sistema del lago de Guzmán se vio reducido a una serie de cuencas alteradas, entre ellas los ríos Casas Grandes, Santa María, del Carmen, Chih., la adyacente y aislada laguna de Bustillos, Chih. y el río Mimbres, NM (Miller y Chernoff 1980; Minckley et al. 2002). Los peces remanentes, endémicos de manantiales del oriente de la cuenca de Guzmán (*Cyprinodon fontinalis* y *Cyprinella bocagrande*) pueden reflejar una diferenciación al interior de la cuenca durante uno o más de por lo menos tres máximos de nivel de agua de un embalse llamado el lago pluvial Palomas por Reeves (1969). Otros dos cachorritos re-

lacionados se presentan al oeste: *Cyprinodon albivellus*, en el alto río Yaqui y *C. pisteri*, cercano a *C. macularius* del bajo río Colorado (Echelle y Dowling 1992; Minckley et al. 2002). Las cabeceras de los ríos Santa María y Casas Grandes comparten con el Yaqui otras especies (un *Oncorhynchus* no descrito, *Catostomus plebeius* y *C. leopoldi*). *Gila nigrescens*, de la cuenca de Guzmán, está relacionada con *G. pandora*, de los ríos Grande y Pecos y así con otras *Gila* de dentición faríngea primitiva (2,5-4,2) al sur en la Sierra Madre Oriental. La laguna de Bavícora, una cuenca cerrada entre los sistemas de Guzmán y el Yaqui (río Papigóchic), alberga a *Camposotoma ornatum* y *Cyprinella formosa* y tiene sus propias especies de *Gila* (Smith y Miller 1986a).

Al este, hay evidencia de una subfauna distintiva del medio río Bravo en arroyos alimentados por manantiales en la amplia transición entre la provincia de cuenca y sierra y la Sierra Madre Oriental. La región alberga diversos peces de afinidad norteaña junto con otros derivados de los ríos Soto la Marina, Tamesí-Pánuco, o más al sur. Participan partes del Conchos, el bajo Pecos y el Devil's, manantiales en Estados Unidos y pequeños arroyos a ambos lados del río Bravo, hasta los tramos altos de las cuencas del San Juan y Salado, lo mismo que la semiaislada cuenca de Cuatro Ciénegas, Coah. Quizá estas aguas representen partes de un sistema ancestral que ha actuado como refugio debido al constante flujo y mejora de sus manantiales calizos, con su fauna que sobrevive desde mucho antes de la formación del río Bravo.

Un carácido neotropical (*Astyanax mexicanus*) y algunos pecílidos y cíclidos persisten en los límites septentrionales de sus ámbitos en estas aguas alimentadas por manantiales. Los pecílidos están bien representados. Hay dos clados relacionados con el grupo *senilis* de *Gambusia* (Rauchenberger 1989). El primero incluye a *Gambusia alvarezii*, *G. amistadensis*, *G. gaigei*, *G. hurtadoi* y *G. senilis*, todas excepto la última agrupadas en manantiales calizos dispersos en el sur y centro de Texas y el extremo norte de Chihuahua y Coahuila. *Gambusia senilis* es de amplia distribución en muchos hábitat, incluidos manantiales y también aguas menos predecibles. El otro clado está compuesto por *Gambusia atrora*, *G. geiseri* y *G. longispinis*, que se distribuyen, respectivamente, en arroyos (Tamaulipas), manantiales calizos (Texas) y humedales y lagos terminales (Cuatro Ciénegas, Coah.). También hay un clado norteaño del grupo *nobilis* en esta área, con *G. nobilis* en el bajo Pecos en Nuevo México y Texas y *G. krumholzi* en el norte de Coahuila. Otro ejemplo de pecílido en el río Salado, Coah., es *Gambusia marshi*, el representante más septentrional del subgénero *Heterophallina*. Otros representantes del extremo norte de sus géneros son los *Xiphophorus* spp., cerca de Monterrey, N.L. (río San

Juan), Múzquiz y Cuatro Ciénegas (río Salado) (Rauchenberger et al. 1990).

*Cyprinodon bifasciatus*, de la cuenca de Cuatro Ciénegas, es una especie antigua del género *Cyprinodon* (Miller 1968), cuyo origen, según Echelle et al. (2001), está en la Mesa del Norte. Manantiales calizos y arroyos de las cuencas Salado-San Juan y Cuatro Ciénegas (CC) contienen muchos otros peces endémicos: *Gila* sp. y *Gila modesta* (San Juan), *Cyprinella xanthicara* (CC) y *Lucania interioris* (CC), de afinidad norteaña y *Cyprinodon atrorus* (CC) y "*Cichlasoma*" *minckleyi* (CC), ambos relacionados con el sur-sureste. *Cyprinella rutila* y tres *Etheostoma* (dos de ellos en CC), además de *Notropis saladonis* (ríos Salado y San Juan y arroyos de Texas) tienen parientes principalmente al norte o noreste, e. g. *Cyprinella proserpina* (río Devil's, TX), hermana también de *C. panarcys* del Conchos (Hubbs y Miller 1978) y también cercana a *C. alvarezdelvillari* (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1994b). *Dionda diaboli* de Chihuahua y Texas es parte de un complejo compuesto por cuatro especies más en Texas y tres o más en el norte de México (Mayden et al. 1992a). Además, el bagre sin ojos ni pigmento *Prietella phreatophila* tiene un solo pariente conocido (*P. lundbergi*), al sureste, en cuevas calizas de Tamaulipas (Walsh y Gilbert 1995).

La mayor de las cuencas endorreicas de la Mesa del Norte es la del sistema Nazas-Aguanaval, que pasa de las pendientes orientales de la Sierra Madre Occidental a las cuencas someras de antiguos lagos en el Bolsón de Mapimí. La parte inferior del río Nazas fluctuó en el pasado entre diversos canales; alguna vez desembocó en el lago Tlahualilo de Tamayo (1949) y más recientemente en la laguna de Mayrán (Tamayo y West 1964). Antes de la desecación de su curso bajo por sobreuso para irrigación, el río Aguanaval terminaba en la laguna de Viesca, que era confluyente con la laguna de Mayrán, aunque tal vez sólo por temporadas (Conant 1963).

Otra área de alta densidad de manantiales en Parras de la Fuente, Coah., puede haber desembocado en su propia cuenca aislada, pero tal vez por temporadas se mezclaba con la laguna de Viesca, la de Mayrán o ambas. Alguna vez existió una peculiar ictiofauna en Parras de la Fuente. Todas las especies eran endémicas y casi seguramente todas están extintas (Contreras-Balderas y Maeda M. 1985). Junto con los *Gila* (una o dos especies) había un género endémico monotípico, *Stypodon* (*S. signifer*), además de *Cyprinodon latifasciatus* y *Characodon garmani*, este último un registro disyunto, el más septentrional, de la familia Goodeidae, cuyo ámbito actual está centrado más de 450 km al sur (Uyeno et al. 1983). El registro de una especie de *Dionda* fue seguramente un error.

Otros dos goodeidos, *Xenotoca variata* y *Xenophorus captivus*, se conocen más al este, un poco al sur de la la-

titud de Parras, en hábitat muy dentro de la árida Mesa del Norte, los cuales pudieron haber desembocado ya sea en el río Aguanaval o bien en otras cuencas, hoy borradas por aluviación extensa. Ambos penetraron en la zona posiblemente por conexiones con el sistema del Pánuco (Webb 1998, ver abajo).

Hay también importantes relaciones al occidente entre el sistema Nazas-Aguanaval y la cuenca del Mezquital-San Pedro de la vertiente del Pacífico, de modo que el alto río Mezquital queda mejor incluido aquí, puesto que comparte derivados faunísticos del Nazas-Aguanaval. El sistema nace de manantiales en la cabecera del río del Tunal, suroeste de Durango (Tamayo 1962b), el cual ha sido explorado a fondo. La laguna de Santiaguillo, ubicada entre el Nazas y el del Tunal, pero separada de ambos por parteaguas bajos, es otra localidad de importancia. Ambas cuencas tienen faunas derivadas en su mayor parte de capturas de arroyos en la Mesa del Norte (Albritton 1958). No hay especies compartidas entre el río del Tunal (alto Mezquital) y sus tramos inferiores (río San Pedro), que ocupan un canal en el fondo de un cañón en la Sierra Madre Occidental y luego cruza por una estrecha planicie costera para llegar al mar en Nayarit. Cerca de la desembocadura sólo hay especies costeras (e. g. *Poecilia butleri*, *Poeciliopsis* spp. y "*Cichlasoma*" *beani*) y peces periféricos, que se discuten más adelante.

La tríada de *Campostoma ornatum*, *Codoma ornata* y *Catostomus plebeius* o sus parientes (e. g. *C. nebuliferus* y al menos otro matalote; Ferris et al. 1982) es de distribución amplia en arroyos de tierras altas tanto en la cuenca del Nazas-Aguanaval como en la del Mezquital. También presente junto con una o más de estas tres especies está una *Gila* de cuerpo robusto, con dentición faríngea primitiva (2,5-4,2), es decir, un pariente lejano de *G. conspersa* (endémica del Nazas-Aguanaval) y *G. pulchra* (río Conchos), ambas con 1,4-4,1, 2,4-4,2 u otras combinaciones similares. Esta forma o complejo primitivo se extiende desde el alto río Bravo (como *G. pandora*) hacia el sur a través de tributarios hasta el Bolsón de Mapimí al nor-noroeste del Nazas-Aguanaval (e. g. el sistema del arroyo de Partida, Coah., que fluye hacia el este a la laguna de las Palomas [Tamayo y West 1964], un embalse efímero que no debe confundirse con el lago de Palomas, pluvial, en la cuenca del lago de Guzmán del norte de Chihuahua) hasta el alto Nazas, del Tunal y la laguna Santiaguillo. Varias especies no descritas de *Dionda* (Smith y Miller 1986a), tal vez hasta tres (Mayden et al. 1992a: 714), probablemente relacionadas con formas del río Conchos, se conocen del complejo del Tunal-Santiaguillo. La perca *Etheostoma pottsi* se comparte entre los ríos Nazas-Aguanaval, Conchos y del Tunal (Smith et al. 1984) (aunque la población del río del Tunal podría ser un taxon diferen-

ciado: SMN, inédito). Otros ciprínidos exclusivos del sistema Nazas-Aguanaval incluyen a *Cyprinella garmani*, pariente de *C. lutrensis* (sistema del río Bravo) y el endémico *Notropis nazas*.

*Ictiobus niger*, otra especie del Bravo, se encuentra en ríos grandes del sistema del Nazas (no en el Aguanaval). *Scartomyzon austrinus*, del Nazas-Aguanaval y de ciertas cuencas del Pacífico, incluido el Mezquital y cuencas más al sur (hasta el Armería) vive también en el Conchos. *Cyprinodon nazas*, un cachorrito compartido por el Nazas y la laguna Santiaguillo, es genéticamente el pariente más cercano de *C. meeki* del río del Tunal y *C. eximius* y especies afines del río Conchos (Echelle y Echelle 1998). Es interesante que otro cachorrito del río Aguanaval, morfológicamente similar y formalmente considerado parte de *C. nazas*, es genéticamente distinto y su pariente más cercano está en Cuatro Ciénegas (*C. atrorus*; Echelle y Echelle 1998, Echelle et al. 2001).

También hay taxones en el río del Tunal que documentan conexiones pretéritas con la Mesa Central (sistema Lerma-Santiago) al sur. Los peces compartidos entre el alto Mezquital y cuencas al sur, sin cruzar el parteaguas continental, incluyen un ciprínido, *Hybopsis aulidion*, en el río del Tunal, con *H. calientis* en el sistema Lerma-Santiago como su pariente más cercano al sur. Un bagre no descrito (*Ictalurus* sp.) del Nazas-Aguanaval comparte caracteres no sólo con formas no descritas de los ríos del Tunal y Conchos, sino también con especies de los ríos Lerma-Santiago. El goodeido *Characodon lateralis* en el río del Tunal (pariente de *C. garmani* de la cuenca de Parras de la Fuente) y un aterinópsido, *Menidia mezquital*, tanto en el río del Tunal como en la laguna Santiaguillo, similar o quizá idéntico a la especie de amplia distribución *Menidia jordani*, pertenecen también a grupos centrados en el Lerma-Santiago.

#### Cuencas de la vertiente del Pacífico noroeste

Al oeste de la provincia de la Mesa del Norte (río Bravo) existe una fauna distintiva centrada en el río Yaqui del norte de la Sierra Madre Occidental. Con base en las distribuciones, por el sur termina en el río Acaponeta, Nay.-Dgo. (Mapa 3.3). Los peces son de parentesco mixto: al este con la Mesa del Norte; al norte con el río Colorado; con el sur a través de elementos de la fauna costera que se han movido hacia el norte desde los trópicos; y taxones autóctonos de la Sierra Madre Occidental misma. A lo largo de buena parte del Terciario tardío (Mioceno y períodos más antiguos) existieron tierras altas en esta área, lo cual proveyó una fuente confiable de agua en una zona principalmente árida.



El mayor río es el Colorado, que nace en las Montañas Rocallosas, atraviesa la Meseta del Colorado y luego tierras bajas desérticas hasta el golfo de California. El sistema fluía directamente hacia el oeste, al Pacífico, antes del Plioceno medio, cuando fue desviado hacia el sur por tectonismo y comenzó a desembocar en el golfo de California hace unos 5 MA (Bussing 1990). Más o menos por esa época, el río Gila, un tributario importante que se incorpora al Colorado desde el este cerca de Yuma, AZ, se añadió al sistema como resultado de regresión marina o depositación deltaica en el alto golfo de California (Crowell 1981). Anteriormente, el Gila tuvo una larga historia independiente, que incluyó su estancamiento en cuencas endorreicas (Nations et al. 1982, 1985) y su posterior conexión al norte y oeste. Dos afluentes del Gila, los ríos San Pedro y Santa Cruz, fluyen hacia el norte, a Arizona, desde cabeceras en Sonora.

La prolongada existencia y aislamiento del río Colorado se refleja en el más alto endemismo de peces de cualquier cuenca en Norteamérica (un 75% a nivel de especies; Miller 1958, Minckley et al. 1986). La singularidad faunística de esta provincia mexicana queda realzada por esta distintiva biota. Entre los peces endémicos de ríos caudalosos conocidos del delta del río (Follett 1961, Minckley 2001) están *Gila elegans*, *G. robusta* (?), *Plagopterus argentissimus* (?), *Ptychocheilus lucius* y *Xyrauchen texanus*. Hoy todos ellos han sido extirpados de México debido al uso de agua río arriba en los Estados Unidos (Miller 1961a, Minckley 1982, 1991a). *Cyprinodon macularius*, hoy en peligro, permanece en el delta, donde se ha vuelto rara (Echelle et al. 2000); antes estaba también en el río San Pedro, Son. (Hendrickson y Varela Romero 1989). En Sonora, las cabeceras de los ríos Santa Cruz y San Pedro aportan a la ictiofauna mexicana a *Gila intermedia*, *G. robusta* (?), *Meda fulgida*, *Rhinichthys osculus*, *Tiaroga cobitis*, *Catostomus insignis*, *C. clarkii* y *Poeciliopsis occidentalis*.

Las cuencas costeras menores al sur del río Colorado corren desde las estribaciones de la Sierra Madre Occidental hasta el golfo de California a través de un terreno amplio, de cuenca y sierra, lleno de aluvión, llamado las planicies de Sonora. *Agosia chrysogaster* y *Cyprinodon eremus* están en el río Sonoyta, que desembocaba en el delta del Colorado antes de ser desviado hacia el sur por los flujos pleistocénicos de lava del Pinacate (Lynch 1981). En el río de la Concepción se presentan *Agosia chrysogaster*, *Gila ditaenia* (endémico), *Poeciliopsis occidentalis* y un *Poeciliopsis* ginogenético. Los dos primeros se ven reemplazados por *Agosia* sp. y *G. eremica* y se les añade *Catostomus wigginsi*, endémico del río Sonora, la cuenca que sigue hacia el sur, donde la ictiofauna se complementa con *Camptostoma ornatum*, *G. eremica*, *P. occidentalis* y un *Poeciliopsis* gi-

nogenético. Los tres últimos se conocen también del río Mátape.

Siguiendo hacia el sur, el río Yaqui forma el segundo foco de importancia en la provincia, mayor que otros ríos en tamaño de cuenca, caudal y presencia de una ictiofauna sustancial. Buena parte de la actual Sierra Madre Occidental en esta región es de origen volcánico; el mayor pulso de actividad concluyó hace unos 23 MA, hacia la transición Oligoceno – Mioceno. Estas antiguas rocas sufrieron fallamiento, inclinación y erosión profunda antes de que reiniciara el vulcanismo en la región, que concluyó hasta el Mioceno tardío – Plioceno temprano.

El cauce principal del río Yaqui está formado por la confluencia del río de Bavispe, que comienza en los Estados Unidos apenas al norte de la frontera, y el río Papigóchic, que nace en Chihuahua y fluye hacia el este por profundas barrancas desde la sierra. Aguas abajo, el Yaqui pasa por barrancas profundas y estrechas hacia Sonora, recibiendo tributarios torrenciales que vienen de muy dentro de la Sierra Madre y también de la zona de cuenca y sierra, y luego fluye por las planicies de Sonora, que hoy van disminuyendo su extensión, hasta llegar al mar.

Más que una ictiofauna aislada y única como la del Colorado, la fauna de la cuenca del Yaqui y de esta provincia noroccidental en general es una mezcla de peces de tierras altas, desarrollada a lo largo de la larga existencia y estabilidad de la parte norte de la Sierra Madre Occidental. El endemismo es relativamente bajo (un 10%) porque casi todas las especies se comparten o están representadas por taxones hermanos que provienen o se derivan de: 1) intercambios al norte (río Colorado) y sur (río Mayo, etc.) dentro o junto a la Sierra; 2) subcuencas adyacentes al oeste del viejo sistema del río Bravo en la Mesa del Norte (lago de Guzmán, río Conchos), por transferencia de cuencas; o 3) por conexiones tectónicas, aluviación o vías estuarinas al oeste (ríos Sonora, Mátape, etc.).

Una notable falta de especies en común entre las cuencas del Yaqui y el Colorado crea una discontinuidad profunda, quizá la más antigua, en las distribuciones ícticas regionales. Con base en análisis genéticos, tres pares de especies hermanas quedan separados por este parteaguas, *Agosia* sp. - *A. chrysogaster* (Tibbets 1998, D. A. Hendrickson y W. L. Minckley, datos inéditos), *Catostomus bernardini* - *C. insignis* (T. E. Dowling, com. pers.) y *Poeciliopsis occidentalis* - *P. sonoriensis* (Quattro et al. 1996, Hedrick et al. 2001). No se han demostrado las relaciones de *Gila minacae* - *G. robusta*, las cuales, según Minckley (1973) y Miller (1976c), con base en la morfología, son parientes cercanos, aunque son muy diferentes genéticamente (Gerber et al. 2001; ver también Norris et al. 2003).

Se comparten especies entre segmentos de cuenca adyacentes en el lado este de la cuenca. El alto río Papigóchic ha erosionado a través de la Sierra para capturar partes de la Mesa del Norte, permitiendo la salida o entrada de algunos taxones (Hendrickson et al. 1981, Smith y Miller 1986). De éstos, *Catostomus plebeius*, casi con toda seguridad derivado de la cuenca de Guzmán, se conoce de un solo tributario. Dos catostómidos de gran altitud, *Catostomus leopoldi* y *C. cahita*, pueden haber surgido en el sistema del Yaqui (Siebert y Minckley 1986), pero ambos están presentes o tienen parientes cercanos en cuencas adyacentes. El primero tiene una distribución limitada en el río Casas Grandes, igual que *Ictalurus pricei*. *Cyprinodon albivelis* se comparte también entre los ríos Papigóchic y Santa María (cuenca del lago de Guzmán) (Minckley y Miller en prensa). *Catostomus cahita* está representado (o tiene una especie hermana) en el río Mayo. *Oncorhynchus* sp., relacionado con la trucha arcoiris costera (Nielsen et al. 1997), cuyo ancestro debe haber logrado acceder al aislamiento en tierras altas a través de una vía marina a la mitad de la península de Baja California, habita también en el alto río Yaqui y también al este en el río Casas Grandes (sistema de Guzmán) y al sur en el río Mayo.

Otros invasores del oriente, de ámbito más amplio, incluyen a *Campostoma ornatum*, *Cyprinella formosa* y *Codoma ornata* (Hendrickson et al. 1981, Propst y Stefferud 1994); el primero llega también al oeste hasta el río Sonora. *Cyprinella formosa* se distribuye desde las cuencas del Saúz oriental, Bavícora y lago de Guzmán al oeste hasta el río Yaqui. *Codoma ornata* y *Catostomus bernardini* están tanto en el río Yaqui como en el Conchos, pero no en el sistema del lago de Guzmán. Hay parientes de *C. bernardini* y *C. ornata* también en el río Mayo. *Gila purpurea* y *Poeciliopsis sonoriensis* parecen restringirse al tramo más alto del río de Bavispe y bien pueden haber divergido en un bolsón endorreico similar al valle de Sulphur Springs, AZ, EUA, reconectado más adelante con el sistema del río Yaqui (DeMarais 1991).

Sin contar los taxones marinos, la mayoría de los peces del bajo río Yaqui son especies secundarias, de tierras bajas (*Poeciliopsis occidentalis*, *P. prolifica* y otros guatopotes, incluidas formas ginogenéticas); algunas alcanzan allí el límite septentrional de sus ámbitos (e. g. *Dorosoma smithi* y un cíclido, "*Cichlasoma*" *beani*). *Gila minacae*, *Catostomus bernardini* e *Ictalurus pricei*, del cauce principal del río Yaqui, viven también en hábitat más pequeños, en tierras altas. Así, no hay peces únicos, de ríos grandes, como los que hay en el bajo Colorado, tal vez por la falta de una gran extensión de hábitat de tierras bajas en tiempo geológico.

Los ríos que se originan en la Sierra entre los ríos Yaqui y Mezquital son, de norte a sur, el Mayo, Fuerte,

Sinaloa, Culiacán, San Lorenzo, Elota, Piaxtla, Presidio, Baluarte y Acaponeta, la mayoría en Sinaloa (en parte; ver Mapa 2.6). Ninguno ha logrado atravesar la Sierra en sus cabeceras. Todos descienden por precipicios de las montañas al golfo de California y todos son mucho más cortos, de menor área de cuenca y caudal, y fluyen por una llanura costera más pequeña, que el río Yaqui. No obstante, las ictiofaunas de sus cauces principales se parecen a las del Yaqui (Hendrickson 1984), incluidas especies idénticas o relacionadas con *Gila minacae*, *Catostomus bernardini* e *Ictalurus pricei*, junto con *Agosia* sp., todas las cuales penetran aguas arriba desde las estribaciones hasta arroyos de montaña, algunos de ellos más bien pequeños. Una ictiofauna de tierras bajas, con *Dorosoma smithi*, *Poeciliopsis* spp. y "*Cichlasoma*" *beani*, se enriquece al sur por adición de elementos neotropicales (e. g. *Poecilia butleri*).

Las cabeceras de las cuencas que se acercan a la cresta de la Sierra Madre Oriental pueden albergar una o más de las especies de la tríada de amplia distribución en tierras altas: *Campostoma ornatum*, *Codoma ornata* y *Catostomus plebeius* (o sus parientes). También puede estar presente una *Gila* de cuerpo robusto con dentición faríngea primitiva (5 – 4 en la hilera principal). El Fuerte, el mayor de estos ríos, nace en lo alto de la Sierra, adyacente a las cabeceras del Yaqui y el Conchos, y recolecta afluentes que fluyen por espectaculares barrancas (e. g. en el río Urique, la Barranca del Cobre, de más de 2000 m de profundidad) para llegar al golfo de California en el norte de Sinaloa. Aunque no penetra en la Mesa del Norte, de todos modos incluye a *Codoma ornata* y *Catostomus* cf. *plebeius* (pero no *Campostoma ornatum*). *Oncorhynchus chrysogaster*, cuyas relaciones todavía son desconocidas pero casi con certeza es pariente del *O. mykiss* del Pacífico, también está en las cabeceras de los ríos Fuerte, Sinaloa, Culiacán (Needham y Gard 1964) y al sur hasta el Acaponeta (G. Ruiz-Campos, com. pers. a SMN 2002).

#### Baja California Peninsular

Baja California (Mapa 3.3) prácticamente carece de hábitat acuáticos permanentes tierra adentro. Su ictiofauna dulceacuícola nativa es minúscula, con sólo seis especies autóctonas, tres de ellas representantes de formas de distribución razonablemente amplia y dos que son únicas. *Lampetra tridentata* penetra levemente en el área desde el norte (Ruiz-Campos y González-Guzmán 1996). *Oncorhynchus mykiss nelsoni*, derivado del *O. mykiss* del Pacífico (Nielsen et al. 1997), está aislado en la Sierra San Pedro Mártir. *Fundulus parvipinnis*, que se distribuye hacia el sur desde California en hábitat costeros occidentales de Baja California y Baja Cali-

fornia Sur, dio origen posiblemente a *Fundulus lima*, aislado en manantiales interiores u oasis (Follett 1961, Camarena Rosales et al. 2001). *Gasterosteus aculeatus* alcanza su límite meridional en el noroeste de Baja California (Ruiz-Campos et al. 2000). Por último, *Gobiesox juniperoserrai* se considera derivado de *G. mexicanus*, su pariente más cercano en la parte continental de México, aislado en la península de Baja California por la apertura del golfo de California en el Plioceno (Espinosa Pérez y Castro-Aguirre 1996; véase también Castro-Aguirre y Torres-Orozco 1983; Castro-Aguirre et al. 1999).

#### Complejo Tamesí-Pánuco

La provincia del complejo Tamesí-Pánuco se centra en la cuenca de los ríos Tamesí y Pánuco (Mapa 3.3), un área del este de México donde los componentes faunísticos del río Bravo encuentran a derivados de conexiones tropicales sólidas, así como a elementos originados por transferencia de cuencas desde la Mesa Central. Sin contar su gran tamaño, este complejo sistema fluvial (Mapas 2.6-2.9), tiene características favorables para una gran diversificación faunística. Se ubica a medio camino en la transición neártica-neotropical, disponible y sujeto a colonización tanto por especies del norte como del sur. Tiene un aprovisionamiento confiable de agua desde la Sierra Madre Oriental, tanto por escurrimiento superficial como por manantiales que surgen de grandes acuíferos calizos. Los manantiales ofrecen mayor estabilidad que en los sistemas que dependen del todo de los caprichos de la lluvia y también mejoran los extremos térmicos: más cálido en invierno, de modo que los taxones tropicales pueden sobrevivir más al norte, y más fresco en verano, así que las especies neárticas penetran más al sur de lo que cabría esperar. Los manantiales también pueden ser centros de diversificación en sí mismos, a menudo muy distintos de los ríos a los cuales abastecen. El relieve geográfico es alto, de modo que los hábitat de flujo veloz y gran volumen en las montañas contrastan con los de la amplia y emergente llanura costera del Atlántico, que forma hábitat deltaicos y estuarinos ricos, de aguas lentas. Hay menos ríos en el norte debido sobre todo al menor relieve y precipitación (Rauchenberger et al. 1990). Por último, la capacidad erosiva de esta cuenca grande y caudalosa ha promovido la captura de cuencas adyacentes, lo cual ha aumentado el tamaño de la cuenca y ha añadido elementos faunísticos nuevos al propio tiempo.

Se conocen unas 85 especies de peces dulceacuícolas del complejo Tamesí – Pánuco, 25 primarias, 36 secundarias y 24 costeras o que penetran desde el mar adyacente. Sin contar estas últimas, los peces de dis-

persión real o potencial a lo largo de la costa se dividen entre los taxones norteños y los sureños. Los primeros incluyen a dos catanes (Lepisosteidae); *Cyprinella lutrensis*, seis *Dionda* y *Notropis tropicus* (Cyprinidae); *Ictiobus bubalus* e *I. labiosus* (Catostomidae); cuatro ictalúridos (dos *Ictalurus*, *Pylodictis olivaris* y *Prietella lundbergi*); dos aterinópsidos; cuatro ciprinodóntidos; y el dulceacuícola *Aplodinotus grunniens* (Sciaenidae). El género *Dionda* (Cyprinidae) es el único grupo neártico con endémicos múltiples (cinco de seis especies); otros peces endémicos de derivación septentrional son *Notropis tropicus* (Cyprinidae), *Ictiobus labiosus* (Catostomidae), un *Ictalurus* no descrito e *Ictalurus mexicanus* y *Cualac tessellatus* (Cyprinodontidae).

Hay mayor grado de endemismo en los grupos de afinidad sureña. De un total de 32 especies nativas (incluidas las cinco de seis especies de *Dionda* mencionadas), 22 son sureñas y cuatro de los cinco grupos con más de una especie endémica son neotropicales: cinco *Gambusia* (tres endémicos) y diez *Xiphophorus* (nueve endémicos) (Poeciliidae); cuatro goodeidos (tres endémicos); y seis cíclidos (todos endémicos). Tres de los taxones, *Prietella lundbergi*, *Poecilia latipunctata* (otro neotropical endémico) y *Gambusia aurata*, están en el río Tamesí, todos ellos asociados con cuevas, manantiales, o hábitat relacionados con manantiales calizos. Los dos *Dorosoma* (Clupeidae) y *Astyanax mexicanus* (Characidae) son especies meridionales, de ámbitos menos limitados.

Diversos peces primarios (incluidos tres ciprínidos), cinco goodeidos, *Menidia jordani* (Atherinopsidae) y *Poeciliopsis infans* (Poeciliidae), originados en la Mesa Central, ocupan ahora el sistema del río Pánuco, a raíz de intercambios de cuencas en las cabeceras. Al sur, el río Moctezuma y algunos de sus tributarios, como el Tula, han erosionado sus cabeceras y así han capturado cuencas aisladas, y probablemente hayan revertido el sentido del flujo del río San Juan del Río, que antes se dirigía hacia el oeste al río Lerma. *Algansea tincella*, *Aztecula sallaei*, *Menidia jordani*, *Poeciliopsis infans* y *Goodea atripinnis* parecen también haber sido transferidos. *Girardinichthys viviparus* (Goodeidae) puede haber invadido recientemente el alto río Tula, a través de canales desde el Valle de México (Webb 1998). Algunos afluentes al norte del río Pánuco capturaron también cuencas antes aisladas en la Mesa Central, así como arroyos (e. g. Santa María del Río) que originalmente fluían al sistema Grande de Santiago - Lerma. Como resultado, esta área septentrional está ocupada por *Algansea tincella*, *Hybopsis calientis*, *Menidia jordani*, *Goodea atripinnis*, *Ataeniobius toweri*, *Xenotoca variata* y *Xenophorus captivus*. Como se apuntó arriba, los dos últimos también se presentan en el interior de la Mesa del Norte, lejos de la Mesa Central, dentro o al menos

cerca de lo que debe haber sido parte de la cuenca del río Aguanaval antes de la desecación regional; según Webb (1998), deben haber llegado desde el sistema del río Pánuco.

En el norte de la cuenca del Pánuco, la laguna de la Media Luna, un gran manantial, junto con otros que ahora alimentan al río Verde en Nuevo León, contienen a *Ataeniobius toweri*. El origen de esta especie debe datar de una antigua captura de cuenca, puesto que se considera el goodeido más derivado y comprende a la única especie de la familia que se distribuye exclusivamente al este de la Mesa Central. En la Media Luna habitan también *Astyanax mexicanus*, dos *Dionda* endémicos (*D. dichroma*, *D. mandibularis*), *Ictalurus mexicanus*, el peculiar *Cualac tessellatus* (Cyprinodontidae) y tres cíclidos (un "*Cichlasoma*" no descrito, "*C.*" *bartoni* y "*C.*" *labridens*).

Al norte de la Media Luna, una cuenca aislada, cerca del Potosí, N.L., presenta otros ciprinodóntidos, *Megupsilon aporus* (Miller y Walters 1972) y un cachorrito simpátrida (*Cyprinodon alvarezii*). Echelle et al. (2001) usaron datos moleculares de *Megupsilon* y *Cualac* (de la Media Luna) como evidencia para un origen hipotético del género *Cyprinodon* en la altiplanicie mexicana. Un clado representado por los géneros *Megupsilon* y *Cualac*, junto con una especie de *Cyprinodon* del Potosí y otras del cercano Bolsón de Sandia, N.L. (Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1993) sería el grupo hermano de todas las especies modernas de *Cyprinodon* (Echelle et al. 2001).

### Mesa Central

Al oeste y sur del complejo del Pánuco yace la Mesa Central<sup>3</sup> mexicana, una de las grandes altiplanicies tropicales del mundo. Actualmente, como casi con toda certeza ocurría también en el pasado, es drenada principalmente por el vasto sistema Lerma - Santiago (Meek 1904, Smith 1980a, Miller y Smith 1986). En su lado noreste se presenta la extensión meridional de la Sierra Madre Oriental. Su rincón noroeste está formada por el extremo sur de la Sierra Madre Occidental. Al norte se mezcla paulatinamente con la árida Mesa del Norte; el Eje Neovolcánico define su límite meridional. La Mesa Central es, pues, un "callejón sin salida" geográfico, bordeado por escarpas espectaculares que descienden abruptamente al oeste hacia las estrechas tierras bajas del Pacífico, al este hacia la amplia planicie costera del golfo de México y al sur en la depresión

del Balsas. Lagos y estructuras volcánicas han sido rasgos históricos importantes en esta región (West 1964, Barbour 1973b, de Cserna 1989). Se reconocen evidencias de lagos de edad miocénica a pleistocénica tardía, como valles amplios y de piso plano, sedimentos fosilíferos de grano fino expuestos y otras (ver Palmer 1926, Tamayo y West 1964, Barbour 1973b, Miller y Smith 1986: 492-495). Algunas cuencas interiores contienen todavía remanentes de embalses que antaño tuvieron mayor extensión (e. g. las lagunas de Texcoco y Atotonilco) (Barbour 1973b).

La formación de la Mesa Central comenzó en el Plioceno con la elevación de la Sierra Madre Oriental y Occidental y el fallamiento por bloques en la provincia de cuenca y sierra intermedia entre ambas cordilleras. La orogenia al este y oeste provocó un cambio concomitante hacia la aridez en la Meseta Central, pues las montañas capturan la humedad que se eleva en sus faldas del lado del mar. Esta actividad tectónica también bloqueó cuencas y comenzó el proceso de aluviación (llenado de cuencas). Este último se intensificó, también en el Plioceno, por la formación del Eje Neovolcánico, una "represa volcánica" que obstruyó las cuencas hacia el sur a lo largo de una línea que atraviesa el país en la latitud 19°N aproximadamente (West 1964, de Cserna 1989). Puede inferirse que la Mesa Central era mucho menos elevada en esa época, como lo prueban en parte los fósiles de crocodylianos en depósitos pliocénicos cerca del lago de Chapala (Clements 1963), dado que este taxón no existe por encima de los 1600 m.

Se desconocen los patrones de cuencas en la Mesa Central antes del Neógeno. Depósitos lacustres miocénicos en el oeste de Jalisco indican la presencia de lagos, los cuales pueden haberse extendido al norte del actual río Grande de Santiago. Las relaciones de Goodeidae y Atherinopsidae apoyan la hipótesis de conexiones acuáticas en el Terciario temprano con cuencas del noroeste, tan al norte como el sur de California y el golfo de México. Durante el Plioceno temprano, la región al noroeste de la actual Mesa Central parece haber sido parte de la cuenca del río Grande de Santiago ancestral, en ese entonces una cuenca independiente. Al sur, el río Lerma ancestral fluía a través de lo que más adelante daría lugar a la Mesa Central.

La actividad volcánica y tectónica durante el Pleistoceno medio elevó la Mesa Central a su altitud actual. En esa época, el río Lerma ancestral probablemente nacía en las vertientes occidentales de la Sierra Madre Oriental, en lo que hoy es el Estado de Puebla, hacia el oeste a través de México en una serie de grandes lagos (ver West 1964, fig. 8), recibiendo tributarios del norte y sur, por la actual cuenca del lago de Chapala hasta el océano Pacífico. Se han propuesto diversos efluentes para esa ruta hacia el oeste del graben de Chapala.

3. Las secciones sobre la Mesa Central y el río Balsas son de la autoría de CDB.

Palmer (1926) sugirió que el lago de Chapala del Pliopleistoceno, previo a la elevación, “drenaba hacia el oeste a través del valle que hoy sigue el ferrocarril a Colima y Manzanillo”, una ruta que podría haber utilizado la actual cuenca del Coahuayana. Osorio Tafall (1946) fue quizá el primero en implicar al río Ameca como una posible salida al océano Pacífico. Barbour (1973b) planteó que el río Lerma ancestral podría haber pasado al norte para unirse al río Grande de Santiago o bien haber utilizado la actual cuenca del Ameca así como la del Coahuayana. Cualquiera que haya sido su curso hacia el oeste (ver abajo), podemos conjeturar que este flujo fue interrumpido por la formación de una cascada, todavía visible en el canal antiguo (Barbour 1973b, Smith et al. 1975, Miller y Smith 1986) al noroeste de Jocotepec en El Molino, Jal., y después cortada por elevación local durante el Pleistoceno medio a tardío. El río, ahora con su curso bloqueado, desbordó la cuenca de Chapala en su extremo oriental hacia el río Grande de Santiago ancestral (según Palmer 1926, la existencia actual del lago de Chapala excluye la posibilidad de una captura del río Lerma por el río Grande de Santiago). De esta manera, las cuencas al oeste del lago de Chapala quedaron aisladas del río Lerma ancestral y se formaron los modernos ríos Ameca y Lerma-Santiago. La elevación, fallamiento y vulcanismo que formaron cuencas en la superficie de mesetas también crearon abruptas escarpas marginales, drenadas y disectadas por ríos costeros de alto gradiente que iban invadiendo las tierras altas. Los que lograban atravesar parteaguas enriquecían sus cuencas e ictiofaunas, al capturar lagos y partes del antiguo río Lerma y sus afluentes.

El actual río Lerma nace en manantiales en el extremo sur del Valle de Toluca, justo al oeste del Valle de México, de donde fluye hacia el noroeste a través de depósitos lacustres y humedales, hoy desecados. Cerca de la ciudad de Maravatío, Mich., el río pasa por un valle estrecho, de costados abruptos, y cae hacia otra región de antiguos lechos lacustres, el mayor de los cuales es el Bajío de Guanajuato. Casi todos los tributarios importantes del río Lerma entran desde el norte. De este a oeste, la confluencia del río Tigre (hoy contenido tras la cortina de la presa Solís) con el Lerma está justo al este de Acámbaro, seguido por los ríos de la Laja, Irapuato y Turbio. Al norte, las cabeceras del río de la Laja se acercan a las del río Santa María, de la cuenca del Pánuco, y las del río de Cuarenta, el cual alimenta al río Verde, el primer tributario del río Grande de Santiago. Muchos de los arroyos fuentes de los ríos Irapuato y Turbio corren apenas al sur del río San Juan de los Lagos, otro afluente del río Verde. En las cercanías de Yurécuaro, el río Lerma desciende al lago de Chapala, el lago más grande de México.

Sólo dos afluentes importantes ingresan al río Lerma desde el sur. El río Angulo nace en el lago de Zacapu, Mich. y se une al Lerma al oeste de la confluencia de éste con el río Turbio. El Lerma recibe al río Duero cerca de La Barca.

El sistema fluvial continúa como el río Grande de Santiago, cuyo origen está en el extremo oriental del lago de Chapala, al norte de la boca del Lerma. Después de recibir al río Zula, tuerce hacia el oeste y corre paralelo al lago, pero al norte de la cresta elevada que bordea la orilla del lago. Después da vuelta súbitamente hacia el norte, pasa sobre las cataratas en Juanacatlán y, virando hacia el noroeste, entra en una profunda barranca, a través de la cual fluye por la estrecha planicie costera del Pacífico para llegar al océano Pacífico al noroeste de Tepic, Nay.

El primer tributario importante del río Grande de Santiago es el río Verde, seguido por el río Juchipila. Ambos atraviesan valles cortados profundamente en el flanco noroeste de la Mesa Central. Más al oeste, el río Bolaños y sus tributarios drenan cuencas altas al noroeste de la Mesa Central (West 1964: fig. 3). El último tributario importante, el gran río Huaynamota, yace dentro de la Sierra Madre Occidental. Estos dos ríos del extremo occidental no se conocen bien ictiológicamente.

Como se anotó sobre el río Lerma, no hay muchos afluentes sureños del río Grande de Santiago. El mayor es el río Mololoa, en el oeste de Nayarit. Este río nace al norte del volcán Tepetiltic y corre hacia el noroeste a través de un humedal entre San Cayetano y Pantanal, pasando la ciudad de Tepic, hasta su confluencia con el bajo río Grande de Santiago.

Las llanuras y valles de fondo plano que se ven a lo largo de la cuenca del Lerma así como en regiones contiguas en la Mesa Central (ver mapas de West 1964: fig. 8) son remanentes de lagos, así como depósitos aluviales, formados cuando el río ancestral y sus tributarios quedaron en represas formadas por la actividad volcánica, posteriormente llenadas con aluvión probablemente mezclado con ceniza volcánica y basalto de derrames de lava. De acuerdo con Waitz (1943), este proceso inició hacia el final del Cretácico. La mayor de estas regiones es el Bajío de Guanajuato, donde los sedimentos aluviales y lacustres tienen más de 300 m de profundidad. En el Valle de México, estos rellenos de cuenca tienen más de 1000 m (Arellano 1953).

Los efectos biológicos del continuo rompimiento del río Lerma ancestral a lo largo del Terciario por vulcanismo y actividad tectónica proveen las condiciones ideales para la especiación geográfica, a medida que las poblaciones quedaban aisladas en lo que debe haber sido una sucesión de cuencas interiores formadas a partir de la superficie de la Mesa o detrás de catara-

tas (e. g. el Salto de Juanacatlán, Jal.). Por otro lado, Barbour y Brown (1974) observaron que a pesar de las espectaculares radiaciones de goodeidos y atherinópsidos, los lagos mayores, Chapala, Pátzcuaro y Zirahuén, contienen menos especies de lo que se esperaría por su tamaño. Esto puede deberse al relativo aislamiento de sus peces respecto de faunas adyacentes, debido a la elevación del Pleistoceno medio y el cambio climático hacia la aridez, que dificultaron la dispersión de los peces. La aluviación y desagüe de lagos por erosión de cabeceras de arroyos debe también haber causado muchas extinciones. La actual ictiofauna de la Mesa Central es sólo la última en una serie de faunas que deben haber comenzado su evolución incluso en el Mesozoico tardío, y puede no haber sido la más diversa.

### Origen de la ictiofauna de la Mesa Central

La ictiofauna de la Mesa Central (West 1964) comprende unas 78 especies en 26 géneros y nueve familias. Los peces fósiles de la región incluyen 16 géneros en siete familias (Cuadro 3.1), algunos representados por especies actuales. Otras se han extinto y algunas de éstas denotan condiciones muy distintas cuando existían. Sus patrones biogeográficos generales fueron descritos por Miller y Smith (1986).

La ictiofauna de la Mesa Central se formó a partir de grupos presentes en el Terciario temprano, con adiciones posteriores, sobre todo del norte. Todo comentario sobre estos eventos debe por fuerza ser especulativo, debido a la casi total ausencia de un registro fósil. Miller y Smith (1986) opinaban que los primeros en entrar a la cuenca ancestral del río Lerma fueron los goodeidos, porque el grupo está representado por los fósiles más antiguos (miocénicos) en la Mesa Central. Sin embargo, una *Atherina* del Eoceno medio de Europa del Este (Svichenskaya 1973) indica que los atherinópsidos se estaban diversificando en géneros modernos en una época incluso más antigua, lo cual sugiere, tal vez, que *Menidia* debería considerarse al menos contemporáneo de los primeros goodeidos.

### Relaciones con el oeste de Norteamérica

La familia Goodeidae data al menos del Mioceno (Álvarez del Villar y Arriola 1972; Cavender 1986; Webb 1998), y a través una espectacular radiación adaptativa en la Mesa Central y regiones contiguas. Si bien las especies recientes están confinadas al centro de México, la familia parece haber tenido una distribución mucho más amplia en el pasado, pues su grupo hermano, Empetrichthyidae, se presenta en el sur de California

y Nevada (Parenti 1981). Eso implica que el ámbito del ancestro común era continuo entre la Mesa Central y el sureste de Estados Unidos, una distribución coincidente, en parte, con la de los bosques de dicotiledóneas del Terciario temprano (Axelrod 1979). Parenti observó esta congruencia y sugirió que una biota del bosque, incluidos goodeidos ancestrales, fue afectada por la formación de desiertos en el noroeste de México. Miller y Smith (1986) ofrecieron una explicación alternativa basada en la tectónica de placas.

Además de los goodeidos, algunas especies de los géneros de ciprínidos *Algansea* y *Yuriria*, de amplia distribución en la Mesa Central, pueden también exhibir relaciones con el oeste y fueron incluidas por Miller y Smith (1986) en un trazo biogeográfico montañoso occidental. Barbour y Miller (1978) propusieron la hipótesis de que *Algansea* era hermana de cinco especies de *Gila*, entre ellas *G. ditaenia*, *G. purpurea* y *G. pulchra*, del noroeste de México, y Smith et al. (1975) presentaron datos osteológicos que al parecer vinculan a *Yuriria* con carpitas "occidentales". Sin embargo, *Algansea* podría ser hermana de *Agosia* (Minckley et al. 1986) y hay datos genéticos que vinculan a este linaje con las carpitas *sensu* Coburn y Cavender (1992) (Tibbets 1998). *Yuriria* tiene también afinidades con el linaje *Algansea/Agosia*; sin embargo, el pequeño número de taxones examinado y la baja resolución de estos linajes hace que la ubicación de *Yuriria* en relación con las carpas y carpitas sea tenue. Está por verse cómo se resolverán estas posibles relaciones con el oeste de Norteamérica.

### Relaciones con el este de Norteamérica

Las presencias concordantes de *Scartomyzon* (matalotes) fósiles (del Plioceno - Pleistoceno temprano) y vivientes, bagres del grupo *Ictalurus punctatus* (Lundberg 1982) y *Micropterus* fósiles en la Mesa Central (Smith et al. 1975) son evidencia clara de antiguos intercambios hidrográficos entre el centro de México y la cuenca del río Grande en el este de Norteamérica. Además, la singular presencia de dos percas actuales (*Etheostoma*) en el occidente de México (Smith et al. 1984) y de componentes orientales de la ictiofauna del río del Tunal (cuenca del río Mezquital), discutida líneas arriba (*Dionda* spp., *Gila* sp, *Cyprinodon meeki*), muestran también conexiones desde el norte y este. Miller y Smith (1986) subrayaron también la marcada similitud de *Menidia jordani* (ampliamente distribuida en la Mesa Central) y *M. mezquital* (río del Tunal - laguna Santiago) con *M. beryllina* de las costas del Atlántico y golfo de México.

### Especies relacionadas con peces anádromos de la costa del Pacífico

Dos especies de lampreas, *Lampetra spadicea* y *L. geminis*, están presentes en el bajo Lerma (Lyons et al. 1994, 1996), probablemente como relictos de un ancestro común más septentrional, de amplia distribución. Diversos salmónidos fósiles de los géneros *Salmo* o *Rhabdofario* y quizá *Oncorhynchus* eran también parte de la fauna lacustre del Pleistoceno tardío en la Mesa Central occidental. Al parecer, estas formas llegaron al centro de México durante periodos en que la temperatura del mar era más fría que hoy. Todas ellas contribuyen al Trazo Pacífico Costero de Miller y Smith (1986).

### Peces con relaciones meridionales

Hay pocas especies derivadas de grupos de Centro o Sudamérica en la Mesa Central. En la vertiente del Pacífico, *Poecilia butleri* está en las cabeceras de los ríos Armería y Coahuayana y tierra adentro en el río Ameca y la cuenca del Grande de Santiago. *Poeciliopsis infans* es el pecílido de mayor distribución en la Mesa Central (ver Mapa 6.254). *Poeciliopsis viriosa* alcanza la Mesa Central en su extremo occidental en las cercanías de Tepic, Nay., y en afluentes septentrionales del río Ameca, mientras que *P. baenschi* ha llegado a las tierras altas a través de cabeceras del río Armería. Además, un cíclido, "*Cichlasoma*" *beani*, está presente en la cuenca del río Grande de Santiago. En la vertiente atlántica, *Heterandria jonesii* se presenta en la meseta de Puebla en un lago-cráter aislado, la laguna Aljojuca, y su pariente cercano, *Heterandria* cf. *jonesii*, habita en cabeceras del río Pánuco, junto con *Poecilia mexicana* y *Xiphophorus hellerii*.

### Peces de origen marino

Algunos peces de origen marino han tomado residencia en la Mesa Central. Entre éstos están *Gobiesox fluviatilis* (Gobiesocidae), *Agonostomus monticola* (Mugilidae) y *Atherinella crystallina* (Atherinopsidae). Otro género de atherinópsidos, *Menidia*, ha experimentado especiación y diversificación intensas en la cuenca de los ríos Lerma-Santiago para convertirse en el taxón íctico de mayor dominancia, después de los goodeidos, en la Mesa Central (Barbour 1976a,b; Barbour y Chernoff 1985; Miller y Smith 1986).

### Historia biogeográfica de los peces de la Mesa Central

Los llanos de Puebla y las cuencas orientales. La evidencia biogeográfica indica que las cabeceras del río Lerma se ubicaron alguna vez mucho más al este, alcanzando a los hoy endorreicos llanos de San Juan, entre Tlaxcala y Puebla (Tamayo y West 1964: fig. 4). *Menidia jordani*, de amplia distribución en la cuenca del Lerma cuenca, extiende su ámbito al este hasta manantiales que desaguan en la cuenca del lago de Totolcingo; *M. alchichica* y *M. ferdebueni* (ver Mapas 6.174 y 6.185) se relacionan con congéneres en la actual cuenca del Lerma, al oeste. Las salamandras ambistomátidas, también ampliamente distribuidas en hábitat acuáticos en toda la Mesa Central, se encuentran tan al este como el lago de Alchichica y el Cofre de Perote (Brandon et al. 1981; Shaffer 1984).

A medida que el río Lerma ancestral fluía hacia el oeste, recolectaba tributarios del Valle de México y tal vez del Valle de Toluca antes de atravesar la Mesa Central. Esta configuración de cuencas aparentemente existió en el Pleistoceno tardío. El Valle de México yace en un graben de tendencia norte-sur formado durante el Terciario temprano a medio. Después de esta época, la conexión directa este-oeste entre el Valle de Toluca y el Valle de México se volvió probablemente imposible.

*Valle de México.* Las relaciones de los taxones ícticos en el actual Valle de México indican conexiones pretéritas tanto al este como al oeste. La especie hermana de *Girardinichthys viviparus*, *G. multiradiatus*, se presenta en las cabeceras del río Lerma y los afluentes cercanos del río Balsas (Webb 1998). *Algansea tincella* es de amplia distribución en la cuenca del Lerma y *Menidia jordani* se distribuye tanto al este como al oeste, como ya se dijo. *Menidia humboldtiana*, un atherinópsido lacustre generalizado, tiene una clásica distribución relictual, la cual se extiende desde el Valle de México, a través de la Mesa Central, hasta tres lagos en el occidente de Jalisco y Nayarit. El ciprínido *Aztecula sallaei* también aparece al oeste, en el río Lerma alto y medio y la cuenca del lago de Cuitzeo, las cabeceras del río Balsas al sur y este y las cabeceras del río Pánuco al norte. Dos o más especies del género de cíprinidos *Evarra* habitaban antaño en lagos y arroyos del Valle de México; es posible que *Algansea* constituya su pariente más cercano.

*Río Lerma.* La división de la cuenca del río Lerma en tres subcuencas, alto, medio y bajo Lerma, se basa en las ideas de Díaz-Pardo et al. (1993). Sin embargo, los límites de esta cuenca se han modificado ligeramente para adaptarse a lo que parecen ser las principales barreras geográficas en el río Lerma.

El alto Lerma se extiende desde manantiales que alimentan a las cabeceras del río Lerma hasta la región entre las presas Tepuxtepec y Solís, donde el río cae aproximadamente 470 m. Tres especies, *Algansea barbata*, *Menidia riojai* y *Girardinichthys multiradiatus*, están prácticamente restringidas a las actuales cabeceras del Lerma y las inmediaciones (ver Mapas 6.33, 6.196, 6.312). Su presencia en el Valle de Toluca crea un área de endemismo en la cuenca. Los depósitos lacustres en el suelo de los valles indican que este tramo del río, relativamente corto, tiene una historia compleja, la cual ha de haber ofrecido oportunidades de aislamiento y especiación. Sus ámbitos actuales relativamente limitados pueden ser resultado de la falta de hábitat adecuado aguas abajo, de interacciones con otras especies, o de la necesidad de temperaturas bajas. *Hubbsina turneri* también se ha encontrado en el alto Lerma, en una sola localidad aguas arriba de la presa Tepuxtepec.

En el Lerma Medio, el río fluye a través de lechos lacustres del Pleistoceno hasta caer de nuevo, entre La Piedad y Yurécuaro, al Lago de Chapala. Esta sección recibe tres tributarios importantes desde el norte: los ríos de la Laja, de Guanajuato y Turbio. Un arroyo menor, el río Tigre, está inundado parcialmente por el brazo septentrional de la presa Solís. Hay pocos afluentes que entren al lado sur del río, todos ellos relativamente pequeños (e. g. el río Angulo, al oeste de Curimeo, Mich.). La cuenca del río de Morelia y lago de Cuitzeo, junto con los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén, es una cuenca interior, hoy aislada por la actividad volcánica. Estas cuencas interiores antes drenaban en el río Lerma ancestral desde los flancos norte de los volcanes que coronan la escarpa meridional de la Mesa Central.

La distribución de peces en los tributarios actuales y pasados del Lerma medio (Cuadro 3.2) ilustra los factores que influyen sobre la ictiodiversidad en ésta y otras partes de la Mesa Central. Del lado norte, hay 14 especies en el río Turbio: tres ciprínidos, *Algansea tinella*, *Hybopsis calientis* y *Yuriria alta*; un matalote, *Scartomyzon austrinus*; un bagre, *Ictalurus dugesii*; cinco goodeidos, *Allophorus robustus*, *Allotoca dugesii*, *Goodea atripinnis*, *Xenotoca variata* y *Zoogoneticus quitzeoensis*; un pecílido, *Poeciliopsis infans* y tres atherinópsidos, *Menidia jordani*, *M. arge* y *M. aculeata*. El río de la Laja contiene un pequeño subconjunto de esta fauna: *H. calientis*, *Y. alta*, *S. austrinus*, *X. variata*, *P. infans* y *M. arge*. No hay colectas disponibles del río de Guanajuato y sus afluentes.

Todas las especies en estos dos ríos, los cuales fluyen desde colinas bajas, son de distribución amplia. Se presentan en más de una sección de la cuenca del Lerma y, en algunos casos, cuencas contiguas. Además, no hay especies endémicas. *Menidia aculeata* se creía

exclusiva de esta región, pero ya ha sido encontrada en el lago de Chapala (Cuadro 3.2, nota e).

La región al sur del río Lerma se extiende desde los extensos lechos lacustres por los que fluye su curso, interrumpido en algunos sitios por calderas de explosión, algunas con sus respectivos lagos (e. g. la región del Valle de Santiago, Gto.), hasta la escarpa volcánica meridional de la Mesa Central. Esta parte del Lerma medio muestra claros efectos de actividad tectónica y volcánica, con el consiguiente rompimiento y subdivisión de cuencas. La actividad volcánica continúa hasta hoy; el Parícutín hizo erupción en 1943. El significado biológico de estos cambios en el paisaje acuático fueron los eventos de vicariancia, que ocurrieron cuando especies de amplia distribución quedaron aisladas en cuencas que se vieron fraccionadas en compartimientos. En algunas de estas cuencas, la formación de lagos (e. g. Pátzcuaro, Zirahuén y Cuitzeo), la cual no ocurrió al norte del río Lerma, fue particularmente importante para aumentar la diversidad de especies al asegurar la sobrevivencia de las formas que pudieran explotar este hábitat. El aislamiento prolongado de las poblaciones de peces resultó en grados variables de diferenciación o especiación.

Así, la región al sur del río contiene una fauna más rica y diversa; aquí habitan 27 especies. Las formas de distribución amplia incluyen todas las del norte del río, excepto *M. aculeata* e *I. dugesii*, además de un ciprínido, *Aztecucula sallaei*, cuatro goodeidos, *Allophorus robustus*, *Hubbsina turneri*, *Skiffia bilineata* y *S. lermae*, y tres atherinópsidos, *Menidia estor*, *M. humboldtiana* y *M. labarcae*. Además, hay seis especies endémicas de esta área: un ciprínido, *Algansea lacustris*, y cinco atherinópsidos, *Menidia attenuata*, *M. bartoni*, *M. charari*, *M. grandocule* y *M. patzcuaro*.

La subcuenca principal del Lerma medio meridional, el río de Morelia, nace en las montañas al sur de la ciudad de Morelia, Mich., y fluye en el lago de Cuitzeo. Si bien hoy es endorreico, la presencia en el lago y sus tributarios de muchas especies de distribución amplia (Cuadro 3.2) indica que alguna vez fue parte del sistema del Lerma. Igualmente, puede inferirse que los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén, cada uno en su propia cuenca interior, fueron también alguna vez parte del Lerma. La presencia de *Menidia grandocule* en el lago de Pátzcuaro y, anteriormente, en el lago de Cuitzeo (Barbour 1974), sugiere que la conexión se compartía con el sistema del río de Morelia. Además, la presencia de especies endémicas en los lagos de Pátzcuaro, Zirahuén y en la cuenca de Morelia (Cuadro 3.2) parece indicar que hubo conexiones más antiguas entre estas áreas y el río Lerma.

Zacapu es un pequeño lago alimentado por manantiales, unos 40 km al noroeste del lago de Pátzcuaro; es



Cuadro 3.2. Distribución de los peces en el Lerma Medio

Familia y especie	Cuencas al norte del río Lerma			Río Lerma incluido el lago de Yuriria	Cuencas al sur del río Lerma					
	Río Turbio	Río de la Laja	Río Tigre		La Alberca en Valle de Santiago	Río de Morelia sin el lago de Cuitzeo	Lago de Cuitzeo	Río Argulo <sup>a</sup> incluido el lago de Zacapu	Lago de Pátzcuaro	Lago de Zirahuén
Petromyzontidae										
<i>Lampetra geminis</i>						X				
Cyprinidae										
<i>Algansea lacustris</i>										E
<i>A. tincella</i>	X		X	X		X	X	X		
<i>Aztecula sallaei</i>						X				
<i>Hybopsis calientis</i>	X	X				X				
<i>Yuriria alta</i>	X	X	X	X		X		X		
Catostomidae										
<i>Scartomyzon austrinus</i> <sup>a</sup>	X	X					X			
Ictaluridae										
<i>Ictalurus dugesii</i>	X			X						
Goodeidae										
<i>Allophorus robustus</i>	X			X	X	X	X	X	X	X
<i>Allotoca diazi</i> <sup>c</sup>									X	X
<i>Allotoca dugesii</i>	X			X		X	X	X	X	X
<i>Allotoca zacapuensis</i>								X		
<i>Chapalichthys encaustus</i>				X						
<i>Goodea atripinnis</i>	X			X	X	X	X	X	X	X
<i>Hubbsina turneri</i> <sup>d</sup>				X		X	X	X		
<i>Skiffia bilineata</i>				X		X	X			
<i>S. lermae</i>						X	X	X	X	X
<i>Xenotoca variata</i>	X	X		X		X	X	X		
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	X					X	X	X	X	
Poeciliidae										
<i>Poeciliopsis infans</i>	X	X		X		X	X	X		
Atherinopsidae										
<i>Menidia aculeata</i> <sup>e</sup>	X			X						
<i>M. arge</i>	X	X						X		
<i>M. attenuata</i>									E	E
<i>M. bartoni</i>					E					
<i>M. charari</i>						E				
<i>M. estor</i> <sup>f</sup>									X	X
<i>M. grandocule</i>							E		E	
<i>M. humboldtiana</i>								X		
<i>M. jordani</i>	X			X				X	X	
<i>M. labarcae</i>								X		
<i>M. patzcuaro</i>										E

Notas: X = especies que se presentan también en el alto o bajo Lerma o en otras cuencas (e.g. río Balsas); E = especies endémicas del Lerma medio (pueden presentarse en otras partes del Lerma medio). El lago de Yuriria se combina con el río Lerma porque su ictiofauna se deriva de la del río, si bien es un embalse artificial (Tamayo y West 1964).

<sup>a</sup>Especie que se presenta en el río Angulo, según Medina-Nava (1997).

<sup>b</sup>*Scartomyzon austrinus* ha sido recientemente descubierto en un manantial tributario del lago de Cuitzeo (O. Domínguez, com. pers. a CDB, 2000).

<sup>c</sup>*Allotoca diazi* se presenta también en una cabecera adyacente al río Balsas.

<sup>d</sup>*Hubbsina turneri* se presenta también en el tramo inferior del alto Lerma (Fig. 6.35).

<sup>e</sup>*Menidia aculeata* se presenta también en el extremo oriental del lago de Chapala, cerca de la boca del río Lerma (A. Solórzano-Preciado, com. pers. a CDB, 1971).

<sup>f</sup>*Menidia estor* fue capturado en el lago de Chapala en 1901 por S. E. Meek y F. Lutz (Barbour 1971).

una de las fuentes del río Angulo, el cual fluye hacia el norte, al Lerma. A pesar de su tamaño, tiene una rica fauna de goodeidos, con ocho especies (Medina Nava 1997; Cuadro 3.2) y además un ciprínido, *Hybopsis calientis* y un atherinópsido, *Menidia humboldtiana*. Durante el Pleistoceno, es probable que el manantial sostuviera a un lago mayor. Todas las especies, excepto *A. zacapuensis*, son de distribución amplia, especialmente *M. humboldtiana* (Mapa 6.188), lo cual indica conexiones pretéritas con cuencas del alto y bajo Lerma en el oeste de Jalisco y Nayarit, así como cuencas contiguas.

La Alberca es una de muchas calderas que se proyectan hacia arriba a través de lechos lacustres al oeste del Valle de Santiago, Gto. Contiene un pequeño lago, donde habitan dos goodeidos, el ampliamente distribuido *Goodea atripinnis* y *Allophorus robustus*, así como un atherinópsido endémico, *M. bartoni*. Estas especies también parecen haberse derivado de faunas de lagos de mayor tamaño que antiguamente inundaron el cráter; las dos primeras son las ocupantes más recientes. *Menidia bartoni* parece ser especie hermana de *M. attenuata* (Barbour 1974), lo cual sugiere un evento de vicariancia previo que involucró a las cuencas de Pátzcuaro o Pátzcuaro-Zirahuén.

El bajo Lerma incluye al río Lerma al oeste de Yurécuaro, Mich. y sus afluentes: de este a oeste, del lado norte, los ríos Chico y Santa Rita, y de manera similar, en el lado sur, los ríos Las Nutrias y Duero, el lago de Chapala y sus tributarios, el río Grande de Santiago hasta la cascada en Juanacatlán y sus mayor tributario, el río Zula. Este pequeño río penetra en el lado oriental del río Grande de Santiago, pocos kilómetros aguas abajo del lago, en Ocotlán.

La ictiofauna del bajo Lerma comprende 28 especies, de las cuales siete (25%) son endémicas (Cuadro 3.3). El rasgo dominante del bajo Lerma es el lago de Chapala, el cual yace en un graben a una altitud de 1530 m. La ictiofauna del lago propiamente dicho incluye 23 especies, todas ellas presentes en el bajo Lerma excepto *Lampetra geminis*, *Hybopsis calientis*, *Yuriria alta*, *Skiffia multipunctata* y *Menidia arge*. Todos los peces endémicos son miembros de esta fauna lacustre. La parte del río Grande de Santiago que queda entre el lago y las cascadas en Juanacatlán es una extensión faunística del lago de Chapala. Excepto *Hybopsis calientis* y *Yuriria alta*, todos (Cuadro 3.3) están presentes también en el lago y no sería una sorpresa si la mayoría de los taxones lacustres hubieran entrado a este lento segmento del río, de corriente retenida además por presas, así como los tramos inferiores del río Lerma.

No todos los peces del bajo Lerma se presentan en el lago de Chapala. *Menidia arge* sólo se ha capturado el río Las Nutrias, tributario del Duero, en el cual es raro. *Skiffia multipunctata* habita también en el río Duero,

así como en el río Grande de Santiago adyacente al lago de Chapala. *Hybopsis calientis* y *Yuriria alta* están en el río Duro, cabeceras del río Zula (tributario del Duero) y, como se apuntó arriba, el Grande de Santiago. *Yuriria alta* y *Y. chapalae* son simpátridas aquí, pero esta última reemplaza a la primera en el lago de Chapala.

(Alto) río Grande de Santiago. Una cascada en el río Grande de Santiago en Juanacatlán protege a la fauna lermense de incursiones de peces que avancen aguas arriba, pero cualquier especie capaz de sobrevivir a la caída por las cataratas podría colonizar las aguas río abajo, si encuentra hábitat adecuado disponible. Así, como era de esperarse, la poza bajo la cascada alberga un subconjunto anidado de la fauna de Chapala: *Algansea tinella*, *Allotoca dugesii*, *Chapalichthys encaustus*, *Goodea atripinnis*, *Skiffia multipunctata*, *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Poeciliopsis infans* y *Menidia jordani*. La composición faunística más abajo es casi desconocida, pues el río es prácticamente inaccesible en la barranca y hay pocas colectas disponibles. Asimismo, varias presas alteran los hábitat en el río.

Hay poco relieve geográfico para contener al lago de Chapala en su extremo oriental. Hasta 1909 el lago se extendía como humedal (la "ciénega de Chapala") hasta las cercanías de La Barca, Jal. (Goldman 1951), y hacia el sur hasta una línea, seguida aproximadamente por la carretera 15, que conecta las poblaciones de La Palma, Sahuayo, Jiquilpan, Emiliano Zapata y Villamar, Mich., y también anegando mucho del bajo río Duero. Algunos arroyos tan meridionales como Jaripo y San Antonio Guaracha, Mich., que hoy drenan hacia el norte en tierras de labor, antiguamente llevaban a pantanos o tal vez, durante períodos de alto nivel del agua, hacia el lago de Chapala mismo (Guzmán Arroyo y Merino Nambo 1995: fig. 5). Un estanque grande, alimentado por un manantial, más allá de la cortina de la presa en Jaripo, contiene a *Chapalichthys encaustus*, cuya distribución está centrada en el bajo Lerma, así como a otras cinco especies del lago de Chapala y sus afluentes: *Yuriria alta*, *Allophorus robustus*, *Goodea atripinnis*, *Zoogoneticus quitzeoensis* y *Poeciliopsis infans*.

*Cuencas occidentales.* La Mesa Central, al oeste del bajo Lerma, contiene principalmente ríos costeros, sin asociación actual con la cuenca del Lerma-Santiago. Entre estos arroyos y ríos están los lagos aquí denominados "cuencas occidentales". El uso de este término no implica ninguna historia geológica en común, sólo que su fauna indica que alguna vez estuvieron conectados de algún modo con el sistema del Lerma ancestral.

La mayoría de las cuencas al oeste del bajo Lerma consisten en lagos de playa, situados dentro de una extensión mucho mayor de sedimentos lacustres, re-

Cuadro 3.3. Distribución de los peces en el Bajo Lerma y cuencas contiguas

Familia y especie	Bajo Lerma	(Alto) río Coahuayana	(Alto) río Armería	(Alto) río Ameca	(Alto) río Grande de Santiago (abajo de la cascada en Juanacatlán)	Río Verde	Río Juchipila	Río Bolaños	Río Huaynamota
Petromyzontidae									
<i>Lampetra geminis</i>	X								
<i>L. spadicea</i>	X								
Cyprinidae									
<i>Algansea aphanea</i>		X	X						
<i>A. monticola</i>							X	X	X
<i>A. popoche</i>	E								
<i>A. tincella</i>	X			X		X	X		
<i>Hybopsis amecae</i>				E					
<i>H. calientis</i>	X					X			
<i>Yuriria alta</i>	X			X	X	X	X	X	X
<i>Y. chapalae</i>	X				X				
Catostomidae									
<i>Scartomyzon austrinus</i> <sup>a</sup>			X	X		X	X	X	
Characidae									
<i>Astyanax aeneus</i>		X							
Ictaluridae									
<i>Ictalurus dugesii</i>	X			X	X	X			
<i>Ictalurus</i> sp.								X	X
Gobiesocidae									
<i>Gobiesox fluviatilis</i>						X			
Goodeidae									
<i>Allodontichthys hubbsi</i>	E								
<i>A. polylepis</i>				X					
<i>A. tamazulae</i>	E								
<i>A. zonistius</i>		X <sup>b</sup>	X						
<i>Alloophorus robustus</i>	X								
<i>Allotoca dugesii</i>	X					X			
<i>A. goslinei</i>				E					
<i>Ameca splendens</i>				E					
<i>Chapalichthys encaustus</i>	X								
<i>Goodea atripinnis</i>	X		X	X	X	X	X	X	X
<i>Ilyodon furcidens</i>		X	X	X					
<i>Skiffia bilineata</i>	X								
<i>S. francesae</i>				E					
<i>S. multipunctata</i>	X				X				
" <i>Xenotoca</i> " <i>eiseni</i>		X	X	X					
" <i>X.</i> " <i>melanosoma</i>		X	X	X					
<i>X. variata</i>	X				X	X			
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	X		X	X	X				
<i>Z. tequila</i>				E					
Poeciliidae									
<i>Poeciliopsis baenschii</i>			X						
<i>P. infans</i>	X	X	X	X	X	X	X		
<i>Poecilia butleri</i>		X	X	X			X		
Atherinopsidae									
<i>Atherinella crystallina</i>						X			
<i>Menidia arge</i>	X					X			
<i>M. chapalae</i>	E								
<i>M. consocia</i>	X								

(Continúa en la siguiente página)

Cuadro 3.3. (continuación)

Familia y especie	Bajo Lerma	(Alto) río Coahuayana	(Alto) río Armería	(Alto) río Ameca	(Alto) río Grande de Santiago (abajo de la cascada en Juanacatlán)	Río Verde	Río Juchipila	Río Bolaños	Río Huaynamota
<i>M. estor</i>	X								
<i>M. humboldtiana</i>	X								
<i>M. jordani</i>	X			X	X				
<i>M. labarcae</i>	E								
<i>M. lucius</i>	E								
<i>M. promelas</i>	E								
<i>Menidia</i> sp.	E								
<i>M. sphyraena</i>	E								
Cichlidae									
" <i>Cichlasoma</i> " <i>beani</i>							X		X
" <i>Cichlasoma</i> " <i>istlanum</i>		X	X						

Notas: X = presente; E = endémico. <sup>a</sup> Morelos y Guzmán-Arroyo (1995) incluyeron a *Scartomyzon austrinus* en la lista del lago de Chapala.

<sup>b</sup> Se encuentra en un solo arroyo pequeño en la cuenca del Coahuayana; esencialmente endémico del Armería (J. Lyons, com. pers. a SMN 2002).

manentes de un lago mucho mayor o una serie de lagos interconectados (Tamayo y West 1964, West 1964, Barbour 1973b, Smith 1980a, Miller y Smith 1986). Al oeste y sur del lago de Chapala, las lagunas Atotonilco, San Marcos, Zacoalco y Sayula ocupan diferentes partes de una sola cuenca, a unos 1350 m sobre el nivel del mar. Más al sur, la laguna Zapotlán yace sobre lo que parece ser el extremo meridional de la cuenca, hoy aislada por estructuras volcánicas y elevada a 1500 m, justo al norte de los arroyos que originan el río Tuxpan.

Las demás cuencas están al oeste o noroeste del lago de Chapala, en el parteaguas que separa los tributarios del río Ameca y los del Grande de Santiago, o bien están incluidas en una u otra de estas cuencas. La laguna de Magdalena (1360 m), entre las poblaciones de Magdalena y Etzatlán, era antes un gran lago "de varias millas de ancho y unas 20 millas de largo, en una cuenca sin efuentes" (Goldman 1951: 171), pero hoy se ha drenado artificialmente casi por completo en el río Ameca, vía la presa La Colorada (Tamayo 1962). Queda todavía un cuerpo de agua pequeño cerca de la población de Magdalena (J. Lyons, obs. pers., feb. 2000). Más al oeste, cerca de Santa María del Oro, el espectacular lago caldera de Santa María se ubica en el margen septentrional de la Mesa Central, a 740 m, donde hoy dreña de manera intermitente en el río Grande de Santiago. San Pedro (1260 m) y Juanacatlán (1200 m) son lagos de montaña, aparentemente aislados en sus propias cuencas por la actividad tectónica y volcánica.

Todas las especies de las cuencas occidentales (Cuadro 3.4) se presentan también en otras partes del Lerma bajo o medio. Algunas (e. g. *Algansea tinella*, *Goodea atripinnis* y *Menidia jordani*) son de amplia distribución. Estas poblaciones son relictos de una fauna diversa que data del Pleistoceno temprano, la cual posiblemente podría haber incluido también, además de aquellas especies hoy presentes en el bajo Lerma (Cuadro 3.3), las que se han encontrado en la formación Chapala (C) del Plio-Pleistoceno, en depósitos del Pleistoceno medio de la cantera de Jocotepec (J) y los lechos del Pleistoceno tardío del lago de Chapala (LC) y la cuenca de Atotonilco-Zacoalco (AZ) (Smith et al. 1975, Smith 1980a, 1987). Incluir tantas cuencas fósiles se justifica por la falta de barreras geográficas preteritas, misma que se infiere por las distribuciones de la fauna actual, el hecho de que el río Lerma ancestral fluía a través de la cuenca de Chapala hacia el oeste por lo menos en tiempos del Pleistoceno, y que incluso cuando un levantamiento local creó cascadas en el Lerma ancestral en El Molino, los peces probablemente todavía eran capaces de colonizar hábitat río abajo, como lo hicieron aguas abajo de la catarata en Juanacatlán. La ictiofauna fósil contribuiría al menos dos salmónidos, *Rhabdofario* (AZ) y *Salmo*(?) (LC), cuatro ciprínidos (J), *Algansea* sp., *A. popoche* y *Yuriria* spp., un ictalúrido, *Ictalurus spodioides* (J, AZ), cinco goodeidos (J), *Alloophorus robustus*, *Ameca splendens*, *Chapalichthys encaustus* y *Goodea atripinnis*, y finalmente *Xenotoca* sp., tres *Meni-*

Cuadro 3.4. Distribución de peces en algunas cuencas occidentales de la Mesa Central

Familia y especie	Atotonilco	San Marcos-Zacoalco	Sayula	Zapotlán	Magdalena	Colorada	Santa María <sup>a</sup>	San Pedro Lagunillas <sup>b</sup>	Juanacatlán
Cyprinidae									
<i>Algansea tincella</i>	X		X		X	X			
Catostomidae									
<i>Scartomyzon austrinus</i>					X				
Goodeidae									
<i>Allotoca dugesii</i>		X							
<i>A. maculata</i>					X				
<i>Goodea atripinnis</i>	X	X			X	X	X	X	
" <i>Xenotoca</i> " <i>eiseni</i>					X	X	X		
"X." <i>melanosoma</i>	X	X		X	X				
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>		X							
Poeciliidae									
<i>Poeciliopsis infans</i>	X			X	X	X			
<i>P. viriosa</i>							X	X	
Atherinopsidae									
<i>Menidia humboldtiana</i>								X	X
<i>M. jordani</i>	X	X			X	X	X		

<sup>a</sup> Fauna nativa extinta por la introducción de *Micropterus salmoides* en la laguna Santa María en 1961.

<sup>b</sup> Fauna nativa extinta por la introducción de *M. salmoides* y *Lepomis macrochirus* en la laguna San Pedro a fines de la década de 1960.

dia (J) (*Menidia* sp., *M. lucius* y *M. promelas*) y un centrárquido, *Micropterus relictus* (C, J, LC).

Esta fauna ha ido declinando desde el Pleistoceno tardío, cuando el lago de Chapala alcanzó su salida actual en el extremo oriental del lago y privó así a las cuencas occidentales de las aguas del río Lerma ancestral. Tamayo y West (1964) observaron que "...en 1900 [el lago Magdalena] todavía aportaba grandes cantidades de pescado blanco a la zona de Guadalajara". Algunas especies de pescado blanco y charales existían todavía en el lago remanente en tiempos tan recientes como 1957. Posteriormente, sólo *M. jordani* ha sido capturado en la cuenca (Smith y Miller 1980).

Con base en la distribución íctica, la cuenca del Ameca parece ser el curso más probable del río Lerma ancestral (pero ver abajo). Cuando el actual río Ameca se formó, las especies de la cabecera del nuevo río quedaron aisladas y se unieron a las especies en las cuencas occidentales endorreicas como relictos de la cuenca antigua. Otras respondieron al aislamiento geográfico diferenciándose en especies nuevas.

Las especies presentes en el alto río Ameca se enlistan en el Cuadro 3.3. Nueve se distribuyen también en el bajo Lerma: dos carpas, *Algansea tincella* y *Yuriria alta*, un matalote, *Scartomyzon austrinus*, un bagre, *Ictalurus dugesii*, tres goodeidos, *Allotoca dugesii*, *Goodea atripinnis* y *Zoogoneticus quitzeoensis*, un pecílido, *Poeciliopsis infans*, y un charal, *Menidia jordani*. La falta de di-

ferenciación en estas especies sugiere que la conexión entre el bajo Lerma y su viejo effluente es reciente.

Existen por lo menos cinco especies de goodeidos presentes en las cabeceras del río Ameca que tienen taxones hermanos cuya distribución incluye aproximadamente las cuencas occidentales, el bajo Lerma y más allá: *Zoogoneticus tequila* (*Z. quitzeoensis*); *Skiffia francesae* (*S. multipunctata*); *Ameca splendens* (*Xenotoca variata*); *Allotoca maculata* (todos los demás *Xenotoca*); *Allotoca goslinei* (*A. dugesii*) (Webb 1998; Webb y Miller 1998).

*Hybopsis amecae* es parte de un complejo de tres especies, cuyas relaciones filogenéticas internas no se han resuelto (Chernoff y Miller 1986). La presencia de *H. calientis* en ciertos afluentes cercanos del río Grande de Santiago así como en el bajo Lerma sugiere una relación de especies hermanas con esta especie y no con *H. aulidion* de las cabeceras del río Mezquital en Durango. Por último, *Ameca splendens* es la especie hermana basal del linaje *Chapalichthys encaustus* + *C. pardalis* (Webb y Miller 1998: fig. 5). Hoy, *Ameca* se restringe a la cuenca del Ameca, mientras que *C. encaustus* se encuentra sólo en el bajo Lerma (ver la reseña de *Chapalichthys encaustus*, Observaciones) y *C. pardalis* en las cabeceras del río Balsas en el valle de Tocombo. En este caso, sin embargo, lo que pareciera ser un evento de vicariancia no lo es, puesto que *A. splendens* se encuentra también como un fósil pleistocénico en

Jocotepec (Smith 1980a). El origen de esta especie debe buscarse en un episodio de aislamiento geográfico que no sea la creación del río Ameca.

Cuatro especies del río Ameca se extienden hasta uno o más de los ríos Grande de Santiago, Armería, Coahuayana o Balsas, o por lo menos tienen posibles especies hermanas congénicas presentes en dichas cuencas. *Allodontichthys polylepis* es la única especie de su género en la Mesa Central. Las otras, *A. zonistius*, *A. tamazulae* y *A. hubbsi*, se hallan sólo en las cuencas del Armería y Coahuayana (Mapas 6.292, 6.294, 6.295) (Grudzien y Turner 1983, Rauchenberger 1988, ver también Lyons y Mercado Silva 2000). Así, la especie o grupo hermano de *A. polylepis* se encuentra en estas cuencas. *Ilyodon furcidens* también se distribuye en los ríos Armería y Coahuayana y es la especie hermana de *I. whitei* del río Balsas (Mapa 6.317). El ámbito de "*Xenotoca*" *melanosoma* llega a tributarios del río Grande de Santiago así como a las cuencas de los ríos Armería y Coahuayana y es la especie hermana de "*Xenotoca*" *eiseni* (Webb y Miller 1988: fig. 5). Esta última tiene una distribución similar, pero se extiende más al oeste, hasta Nayarit.

Las relaciones de estas especies apoyan la afirmación de Palmer (1926), en el sentido de que el río Lerma ancestral pasaba hacia el sur hasta la cuenca del Coahuayana; es probable que el río fluyera sobre ambos cauces hasta el océano Pacífico, aunque se desconoce en qué época. La relativa pobreza de la fauna de goodeidos puede deberse a la falta de hábitat en los lagos playa. Algunas especies de *Allodontichthys* e *Ilyodon* son peces esbeltos, adaptados a las rápidas corrientes de los arroyos que drenan la escarpa meridional del Eje Neovolcánico (ver también abajo).

*Tributarios septentrionales del río Grande de Santiago.* Los peces conocidos de los afluentes septentrionales del río Grande de Santiago se enlistan en el Cuadro 3.3. El río Verde tiene la fauna más rica, con 13 especies, muchas de las cuales probablemente llegaron al río por captura de arroyos a medida que sus cabeceras avanzaban por erosión hacia la Mesa Central (e. g. *Algansea tincella*, *Hybopsis calientis*, *Allotoca dugesii*, *Xenotoca variata*, *Menidia arge*, *M. jordani*, *Poeciliopsis infans* e *Ictalurus dugesii*) o se mudaron al río a través del río Grande de Santiago, luego de que éste se conectó al sistema del río Lerma. Las faunas de los otros tributarios parecen decrecer hacia el oeste, si bien este patrón probablemente se explique por falta de conocimiento. Hay pocas colectas del sistema Huaynamota, el cual es el más apartado, pero también el mayor.

Puede argumentarse que estos ríos obtuvieron sus faunas desde el norte por captura de arroyos en alguna época del Pleistoceno, cuando la fauna del Lerma se ex-

tendía hacia el norte hasta cuencas endorreicas hoy secas. El río Verde probablemente consiguió algunas de sus 13 especies de esta manera, puesto que sus cabeceras avanzaron por erosión hasta el interior de la Mesa Central. Sin embargo, esta hipótesis se debilita si se toma en cuenta que los ríos más al oeste, cuyas cabeceras están más alejadas de estas cuencas, se derivan cada vez más de la parte sur de la Sierra Madre Occidental. Por esta razón, es interesante, como lo observó M. L. Smith (1980a), que el río Grande de Santiago y su barranca sean un límite notable para ciertos peces cuyos ámbitos se extienden de sus afluentes septentrionales hasta las cuencas occidentales de la Mesa Central (e. g. *Yuriria alta*, *Scartomyzon austrinus* y *Goodea atripinnis*), así como para algunas posibles especies hermanas (*Algansea monticola* – *A. avia* e *Ictalurus* sp. – *I. dugesii*). A partir de estas distribuciones, puede inferirse que los tributarios septentrionales pueden haber fluido hacia el río Lerma ancestral antes del levantamiento (en el Plioceno, Pleistoceno temprano o antes) y fueron capturados por el río Grande de Santiago a medida que el cauce de éste se erosionaba hacia su cabecera, o bien que hubo algún otro tipo de conexión acuática entre estos dos sistemas en esa época. Los peces fósiles de sedimentos anteriores al levantamiento, al norte del actual río Grande de Santiago, podrían poner a prueba esta hipótesis.

*Tributarios meridionales del río Grande de Santiago.* El mayor de los afluentes meridionales del río Santiago, el río Mololoa, tiene una ictiofauna de seis especies en la Mesa Central, la cual combina elementos de la planicie costera occidental y del Altiplano. *Goodea atripinnis* es de amplia distribución en la Mesa Central; *Xenotoca eiseni* y *Algansea avia* se restringen a las cuencas occidentales. Por otro lado, "*Cichlasoma*" *beani*, *Poecilia butleri* y *Poeciliopsis viriosa* tienen amplia distribución en ríos de la costa oeste de México, normalmente en los tramos inferiores, pero a veces extendidas tierra adentro, sobre todo en la meseta.

*Captura de la Mesa Central por cuencas costeras.* Algunas cuencas costeras, cuyos tributarios han ido erosionando sus cabeceras, han capturado partes de la Mesa Central y han atrapado segmentos de arroyos de tierras altas. Por otro lado, durante el levantamiento de la Mesa Central, el agua de manantiales y arroyos podría haberse vertido desde la meseta hasta las cuencas costeras. Para fines prácticos, no es posible distinguir entre los resultados de estos procesos; ambos suman especies del Altiplano a las faunas de las cuencas costeras y, por ende, se discuten juntos en esta sección. Estos ríos, como lo observó Smith (1980a), son poco comunes por tener cabeceras de gradiente bajo, tramos de pendiente

pronunciada en la escarpa de la meseta, y luego segmentos de gradiente bajo en las tierras bajas costeras. A continuación se discuten algunos ejemplos.

El río Chila ha irrumpido en la Mesa Central en la región de Compostela, Nay., al sur de Tepic, y ahora incluye a *Algansea aphanea* y "*Xenotoca*" *eiseni* como parte de la fauna de su porción alta. *Poecilia butleri* y *Poeciliopsis viriosa*, especies de segmentos costeros, han ganado acceso a esta parte de la Mesa Central viajando aguas arriba.

El río Armería, ya discutido, contiene muchas especies de la meseta (Cuadro 3.3), las cuales, si no era parte del bajo Lerma ancestral, debe haber ganado mediante la captura de cuencas del Altiplano. Puede haber cierto movimiento lateral de especies entre sistemas; por ejemplo, el goodeido *Allodontichthys zonistius* parece haber llegado al Coahuayana desde el Armería, a través de una captura de arroyos (Grudzien y Turner 1983). Las especies de este género son únicas entre los goodeidos por haber evolucionado hacia cuerpos esbeltos y alargados, vejigas natatorias reducidas y aletas pectorales agrandadas (Miller y Uyeno 1980; Grudzien y Turner 1983). A partir de estas características de tipo perca, puede inferirse que están adaptados a las veloces aguas de estas cuencas costeras.

El río Tecolutla está en una cuenca del Atlántico que ha capturado aguas de la Mesa Central en la región de Zacatlán, Pue. Sus cabeceras incluyen a la especie más oriental de las *Menidia* del Altiplano, *M. ferdebueni*, así como a una población de *M. jordani* (la población No. 19 en Barbour 1973a: fig. 3).

Al norte del río Tecolutla, el río Pánuco ha erosionado el margen oriental de la Mesa Central (West 1964: fig. 7) y ha llegado así muy adentro del Estado de México. En diversidad de especies, este río es superado probablemente sólo por el sistema Grijalva-Usumacinta. En sus cabeceras hay carpitas, *Aztecucula sallaei* e *Hybopsis calientis*, y cuatro goodeidos, *Ataeniobius toweri*, *Goodea atripinnis*, *Xenophorus captivus* y *Xenotoca variata*.

#### Provincia del río Balsas

El río Balsas nace en la escarpa meridional del Eje Neovolcánico. Sus cabeceras están en la vertiente occidental del parteaguas continental, al sureste de la ciudad de Puebla, de donde fluyen hacia el oeste, hasta el océano Pacífico, al sureste del río Coahuayana. A pesar de su gran área de cuenca, el Balsas tiene una fauna empobrecida: sólo unas 30 especies, incluidas las de origen marino. Siete goodeidos, de los cuales cuatro son endémicos, indican antiguas capturas de afluentes del río Lerma ancestral. De particular interés son las especies del valle de Tocumbo, Mich. Este pequeño valle, antes

endorreico, a 25 km por carretera al sureste de Jaripo, Mich., al otro lado de un parteaguas de 220 m, fluye hoy por canales de irrigación hasta el río Balsas, pero contiene una fauna que indica una conexión pretérita con el bajo Lerma. Tres de las especies son endémicas de esta cuenca (*Allotoca regalis*, *Chapalichthys pardalis* y *Menidia melannocus*) y sugieren relaciones de especies hermanas con taxones en la cuenca de Chapala. Otras dos, *Chapalichthys encaustus* y *Menidia consocia* (descrita originalmente por Álvarez del Villar como *Chiostoma reseratum*) representan especies restringidas total o parcialmente al bajo Lerma, mientras que *Algansea tincella*, *Allophorus robustus* y *Goodea atripinnis* se encuentran también en el lago de Chapala, pero son de distribución más amplia. La divergencia variable a partir de hipotéticas poblaciones fuente en el bajo Lerma (e. g. las dos especies de *Chapalichthys*) sugiere múltiples eventos de vicariancia. *Ilyodon whitei*, presente justo afuera del valle de Tocumbo en Las Reyes, Mich., es endémico del río Balsas. Su especie hermana, *I. furcidens*, habita en los ríos Coahuayana, Armería y Ameca.

#### Provincia Chiapas-Nicaragüense

La provincia Chiapas-Nicaragüense<sup>4</sup> se extiende a lo largo de la vertiente del Pacífico, desde el río Tehuantepec, Oaxaca oriental, hasta el oeste de Costa Rica (Miller 1966, 1982; Bussing 1998) (Mapa 3.3). En su parte mexicana, las cuencas son relativamente cortas y, debido a la escasa precipitación, su descarga es limitada e intermitente. Unos 30 ríos (e. g. Amates, Huixtán, Pijijiapan y Suchiate) corren por la vertiente sur de la Sierra de Chiapas y atraviesan una estrecha llanura costera (de unos 20 km en promedio) antes de llegar al océano Pacífico. Las tierras altas son parte de una antigua masa terrestre (West 1964), la cual se extiende desde Chiapas hacia el este a través de Guatemala, hasta Honduras y más allá.

La fauna es pobre (unas 42 especies, 18 géneros, 9 familias; sólo 30 especies primarias o secundarias en 14 géneros y 8 familias), aunque con endemismo marcado. El ámbito conocido de *Anableps dowi* queda íntegramente dentro de esta provincia. Siete de diez cíclidos son endémicos. Los únicos carácidos son *Astyanax* (*A. aeneus* o una especie probablemente no descrita, según S. Contreras-Balderas) y *Roeboides bouchellei*; éste último está ausente de la provincia del Usumacinta. Hay también un *Gymnotus* (Velasco Colín 1976).

4. Las secciones sobre las provincias Chiapas-Nicaragüense y Usumacinta son de la autoría de JJSS, con base en un esbozo derivado de escritos publicados e inéditos de RRM.

Las especies son casi todas de origen neotropical o marino; los ciprinodontoideos y cíclidos representan más de la mitad de la fauna. *Atractosteus tropicus* es la única especie de estirpe septentrional (Miller 1976). *Oxyzygonectes dowi* es una especie peculiar, tolerante de la salinidad, que ingresa apenas a la provincia desde el sur. Hay sólo ocho especies de pecílidos en cinco géneros, tres de ellos endémicos (e. g. *Brachyrhaphis hartwegi*). *Poecilia butleri* es de distribución muy costera, más que *Poeciliopsis fasciata* o *P. turrubarensis*, las cuales llegan a esta provincia desde el norte (Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1987). Muy notable es la ausencia de *Gambusia*, tan bien representada en la vertiente atlanto-caribeña. Entre los cíclidos endémicos se cuentan *Amphilophus macracanthus*, "*Cichlasoma*" *trimaculatum*, *Thorichthys aureus* y *Vieja guttulata*. *Rhamdia parryi* es una especie primaria endémica (Miller 1982). No hay derivados dulceacuícolas de linajes marinos.

De acuerdo con Bussing (1976), alrededor de un tercio de las especies son originalmente formas del Atlántico, que llegaron a la vertiente del Pacífico por rutas de dispersión en la parte sur de la provincia. *Astyanax aeneus*, *Ophisternon aenigmaticum*, *Poecilia sphenops*, *Poeciliopsis pleurospilus* y *Rhamdia guatemalensis* están entre las pocas especies compartidas entre esta provincia y la del Usumacinta (Miller 1982), si bien se ha cuestionado la validez de algunas formas de la costa del Pacífico.

#### Provincia del Usumacinta

La provincia del Usumacinta es la de mayor riqueza y diversidad de especies. Abarca las cuencas tropicales del sur de México en la vertiente atlántica (ríos Papaloapan, Coatzacoalcos y Grijalva-Usumacinta), incluida la Península de Yucatán (Mapa 3.3). Su límite meridional está entre los ríos Coco y Prinzapolka en Nicaragua (Bussing 1976). Como provincia biótica, también ha sido propuesta por malacólogos (Bănărescu 1995). En esta región, sumamente lluviosa, habitan principalmente taxones de estirpe centro o sudamericana. De las ictiofaunas mexicanas mayores, ésta es la menos conocida por la ciencia, como lo ilustra el hecho de que una familia de bagres no descrita fue descubierta recientemente en la cuenca del Usumacinta, con características muy interesantes, plesiomórficas dentro de los Siluriformes (Rodiles-Hernández et al. 1999) (ver también la reseña de Ictaluridae).

Hay más de 200 especies descritas en la provincia, 108 de ellas (29 géneros, nueve familias) dulceacuícolas primarias y secundarias. En sus ríos y lagos predominan los pecílidos, ciprinodóntidos, cíclidos y diversas especies de afinidad marina, extendidos hacia el norte en cuencas costeras menores; tan sólo los ciprinodon-

toideos y cíclidos comprenden más de un centenar de especies (Miller 1982), muchas de ellas endémicas, como *Rivulus tenuis*. *Thorichthys* es casi endémico, con todas sus especies (unas 10), salvo una, restringidas a la provincia. *Amphilophus robertsoni*, *Archocentrus octofasciatus*, "*Cichlasoma*" *salvini* y "*C.*" *urophthalmus* tienen amplia distribución en la provincia (Miller 1982). Aunque la familia con mayor número de especies es Cichlidae, en cuanto a taxones supraespecíficos no es tan diversa como Poeciliidae. En la provincia habitan 23 especies de pecílidos en nueve géneros, con representación de todas las tribus de Poeciliinae (Miller 1976). *Gambusia sexradiata*, *G. yucatanana*, *Heterandria bimaculata*, *Xiphophorus hellerii* y *X. maculatus* son característicos y se les encuentra en toda la provincia, igual que al atherinópsido *Atherinella alvarezii*. Dieciocho especies de origen marino se han convertido en residentes dulceacuícolas permanentes, por ejemplo *Dorosoma anale*, *Potamarius nelsoni*, *Hyporhamphus mexicanus*, varias *Atherinella*, *Diapterus mexicanus* y *Ogilbia pearsei*. Dentro de esta provincia pueden reconocerse cuatro divisiones, de las cuales tres se presentan en México (Miller 1966): Grijalva-Usumacinta, Papaloapan-Coatzacoalcos y la división de Yucatán (la cuarta, que no incluye aguas mexicanas, es la división Polochic-Izabal).

#### División Grijalva-Usumacinta

La división Grijalva-Usumacinta, extendida sobre la frontera entre México y Guatemala, es la mayor y más diversa. Abarca la cuenca del río Usumacinta y su tributario mayor, el Grijalva, los ríos más grandes de Mesoamérica. Los numerosos afluentes de ambos están bastante separados en sus partes altas, pero a medida que penetran en las tierras bajas de Tabasco desde las montañas de Chiapas y Guatemala, los dos cursos principales se unen en un sistema enorme y complejo de canales, lagos herradura y productivos pantanos (Miller 1976a).

Se pueden distinguir seis regiones fisiográficas en esta división; algunas incluyen afluentes de ambos ríos (Grijalva y Usumacinta), y la mayoría tienen sus propios peces endémicos.

La región I es la Sierra Atravesada, entre Oaxaca y Chiapas, en la vertiente atlántica del istmo de Tehuantepec. Comprende al río Cintalapa y a la gran presa de Malpaso en el Grijalva. Su ictiofauna no es muy distintiva; está dominada por especies frecuentes, tales como *Astyanax aeneus*, *Poecilia sphenops*, *Poeciliopsis gracilis* y *Rhamdia guatemalensis*.

La región II es la Sierra Madre del Sur o Sierra Madre de Chiapas, con seis tributarios del Grijalva. Esta región



fisiográfica corre en paralelo a la provincia Chiapas-Nicaragüense y no tiene una definición ictiológica clara.

La región III es el Valle Central de Chiapas, o depresión Chiapas-Guatemala, donde se halla la cabecera del río Grijalva propiamente dicho y una docena de afluentes. “*Cichlasoma grammodes*, *Poeciliopsis hnilickai* y *Vieja hartwegi* están entre las especies endémicas de esta región. (Tamayo 1962a; West 1964; Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1987).

La región IV es la planicie costera en el norte de Chiapas y la mayor parte de Tabasco, donde se juntan el Grijalva y el Usumacinta. Muchas especies periféricas incursionan en este medio dulceacuícola. Incluye especies endémicas tales como *Heterophallus echeagarayi* y *Priapella compressa*.

La región V es la Sierra de San Cristóbal y Comitán, en los Altos de Chiapas, con importantes tributarios de ambos ríos, entre ellos el Lacantún (Usumacinta) y el Catarina (Grijalva), así como interesantes lagos, como la laguna Ocotol y la actualmente desecada laguna María Eugenia en San Cristóbal de Las Casas (localidad tipo del microendémico *Profundulus hildebrandi*). Otras especies endémicas de esta región son *Gambusia eurystoma* y *Poecilia sulphuraria*. Se encuentra también *Xiphophorus alvarezzi*, especie compartida con Guatemala.

La región VI es la cuenca endorreica del río Grande de Comitán y las lagunas de Montebello, con *Profundulus candalarius* y otros cíclidos y pecílidos probablemente no descritos (Tamayo 1962a; West 1964; Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1987).

Se conocen unas 115 especies de la división Grijalva-Usumacinta, en 31 familias y 54 géneros (Miller 1985). Como es típico en aguas mesoamericanas, los peces dulceacuícolas primarios integran sólo una pequeña porción del total (un 10%); más de la mitad de la fauna (un 54%) se compone de especies secundarias y el resto son especies periféricas, derivados marinos (cinco de ellos confinados a esta división). El elevado endemismo sugiere un largo aislamiento de esta región mesoamericana (Miller 1976a). Un 36% de las especies son endémicas, la mayoría en las familias secundarias Poeciliidae y Cichlidae, las cuales forman cerca de la mitad de la fauna. Entre los peces secundarios endémicos de la división están los pecílidos *Heterophallus milleri* (endémico del Grijalva), *Poecilia petenensis* y *Xenodexia ctenolepis*, así como cíclidos tales como *Amphilophus nourissati*, *Theraps gibbiceps*, *T. irregularis*, *T. lentiginosus*, *T. rheophilus*, *Thorichthys pasionis*, *T. socolofi*, *Vieja argentea*, *V. bifasciata*, *V. heterospila*, *V. intermedia* y *V. synspila* (Miller 1976a, 1986). *Belonesox*, un género monotípico, puede haberse originado aquí. Entre las especies primarias endémicas están *Astyanax armandoi* (Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1990), *Brycon guatemalensis* (Miller 1986) y el hipógeo

*Rhamdia macuspanensis* (Weber y Wilkens 1998). *Batrachoides goldmani* es un ejemplo de especie vicaria endémica (Miller 1986). Las especies de *Profundulus* abundan entre los 1200 y 2500 m y son los únicos peces nativos por encima de los 1500 m (Miller 1955b).

*Potamarius* y *Carlhubbsia* son géneros compartidos con la división Izabal-Polochic. *Archocentrus spilurus*, *Parachromis friedrichsthalii*, *Petenia splendida*, *Thorichthys hellerii*, *Vieja pearsei* y *Phallichthys fairweatheri* se comparten también con la división de Yucatán. Sólo ocho especies (9% del total) son de origen septentrional (e. g. *Atractosteus tropicus*, *Ictiobus bubalus*, *Ictalurus furcatus*); un 70% proviene de la región neotropical, y el restante 21% son derivados marinos (Miller 1988).

### División Papaloapan-Coatzacoalcos

La división Papaloapan-Coatzacoalcos es la segunda en tamaño y diversidad, con un endemismo del 33% entre las especies ícticas primarias y secundarias. La división consiste del río Papaloapan, el cual fluye en el centro de Veracruz, y el gran río Coatzacoalcos, al sur del Papaloapan, en la vertiente septentrional del istmo de Tehuantepec. Esta división define el límite norte de la provincia del Usumacinta y corresponde en lo esencial a la provincia geológica Istmo de Tehuantepec (Maldonado-Koerdell 1964).

El río Coatzacoalcos tiene una ictiofauna similar a la de la división Grijalva-Usumacinta; por ejemplo, *Atherinella schultzi*, *Diapterus mexicanus* e *Hyporhamphus mexicanus* parecen distribuirse en los ríos Coatzacoalcos y Grijalva-Usumacinta (Miller 1976a, 1986); *Joturus pichardi*, *Rhamdia laticauda* y *Strongylura hubbsi* habitan desde la cuenca del Papaloapan hasta la del Usumacinta (Collette 1974; Miller 1982, 1986). El río Papaloapan es menos diverso, pero tiene un mayor grado de endemismo: 21%, comparado con 13% en el Coatzacoalcos (Miller 1986). Cuatro especies de *Atherinella* (*A. ammophila*, *A. callida*, *A. lisa* y *A. marvelae*) y *Theraps nebuliferus* son endémicos del río Papaloapan, lo mismo que el ciprínido neártico *Hybopsis moralesi*. La única especie de origen neártico presente en ambos ríos, Papaloapan y Coatzacoalcos es *Ictiobus bubalus* (Miller 1976a). *Poeciliopsis gracilis*, *Millerichthys robustus*, *Thorichthys ellioti* y *Vieja fenestrata* son endémicos de la división y se comparten entre ambos ríos, igual que las especies vicarias *Atherinella sallei*, “*Cathorops aguadulce*” y *Strongylura hubbsi* (Miller 1976a, 1986).

El género *Priapella* tiene tres especies en esta división: *P. bonita* (extinta) y *P. olmecae* están confinadas al Papaloapan, y *P. intermedia* al curso alto del Coatzacoalcos (Miller 1976a, Meyer y Espinosa Pérez 1990). *Xiphophorus* tiene dos especies en la división, *X. milleri*

en el Papaloapan y *X. clemenciae* en el Coatzacoalcos. *Heterophallus rachovii*, *Theraps bulleri*, *Thorichthys callolepis* y *Vieja regani* son endémicos del alto Coatzacoalcos. Hay dos *Rhamdia* ciegos endémicos de la cuenca del Papaloapan, *R. reddelli* y *R. zongolicensis*<sup>5</sup>, probablemente derivados de invasiones de un ancestro similar a *R. laticauda* (Miller 1982; Wilkens 1993).

Dentro de la cuenca del Papaloapan, el lago de Catemaco tiene una ictiofauna endémica distintiva, con *Bramocharax caballeroi*, *Poecilia catemacensis*, *Poeciliopsis catemaco* y especies probablemente no descritas de "Cichlasoma", *Dorosoma*, *Heterandria*,<sup>6</sup> *Rhamdia* y *Xiphophorus* (Miller y van Conner 1997). Este cuerpo de agua es un lago cráter, el cual existe al menos desde el Plio-Pleistoceno y tiene sólo un efluente, aislado por el Salto de Eyipantla, de 45 m de altura (West 1964).

### División de Yucatán

La división de Yucatán abarca las aguas continentales de la Península de Yucatán al norte de los 18°30'N (Miller 1986). Bajo ese concepto, la división es la mitad septentrional de la península definida geológicamente, es decir, incluida la parte norte del Petén y Belice y extendida al oeste hasta la laguna de Términos. La península es una plataforma calcárea de origen marino, depositada en mares someros durante varias épocas del Cenozoico. En el Mioceno, la mayor parte del norte y oriente de Yucatán estaba bajo el agua; fue sólo hasta el fin del Plioceno que la península llegó casi a su forma actual (López Ramos 1975), pero los cambios eustáticos en el nivel del mar durante los periodos glaciales e interglaciales han oscilado entre 30 y 100 m (Back 1985). Esta serie de transgresiones y regresiones explica el origen de los cenotes o dolinas de solución kárstica, tan típicos de Yucatán.

La escasez de agua superficial y la juventud geológica de la península ha generado una fauna relativamente pobre, compuesta de un poco más de 100 especies en 51 géneros y 30 familias, principalmente secundarias, estuarinas o periféricas (Hubbs 1936; Miller 1991). De éstas, 44% son de origen neotropical y 44% son derivados marinos. Los únicos géneros primarios son *Astyanax*, *Hyphessobrycon* y *Rhamdia*. *Dorosoma petenense* y *Ogilbia pearsei* son peces vicarios que habi-

tan en la península; éste último es endémico de cuevas en los alrededores de Tulum y el noroeste de Yucatán, prácticamente con la misma distribución que el otro pez hipógeo de la división, *Ophisternon infernale*, de la familia secundaria Synbranchidae. El único representante neártico es *Ictalurus furcatus*<sup>3</sup>, en el río Hondo (Schmitter-Soto 1998a).

Wilkens (1982) observó que ningún pez, salvo *Rhamdia guatemalensis* y *Gambusia yucatanana*, se distribuye tierra adentro más allá de la antigua costa del Plioceno, lo cual indica que el Pleistoceno es la edad máxima de su presencia en la península. Por otro lado, existe evidencia paleoclimática (Hodell et al. 1995; Whitmore et al. 1996) que indica que la mayor parte de los cuerpos de agua en Yucatán se secaron del todo durante el Holoceno, de modo que la historia ictiogeográfica de la región debe ser bastante reciente.

Además de *O. pearsei* y *O. infernale*, la península tiene seis especies costeras endémicas: *Cyprinodon artifrons*, *Floridichthys polyommus*, *Fundulus persimilis*, *F. grandissimus*, *Garmanella pulchra* (un cuasi-endémico, ver más adelante) y *Menidia colei*. Los parientes más cercanos de estos cinco ciprinodóntidos (*Cyprinodon variegatus*, *F. carpio*, *Fundulus similis*, *F. grandis* y *Jordanella floridae*, respectivamente) habitan en la Florida. Esta notable lista de especies hermanas podría explicarse por la dependencia de estos peces por los manglares costeros salobres. Durante periodos secos del Pleistoceno, los manglares que antes cubrían continuamente la costa del golfo de México retrocedieron a las puntas de ambas penínsulas (Sherrod y McMillan 1985), las cuales pueden haber servido como refugios para los ancestros de estas especies.

*G. pulchra*, *Poecilia orri*, *P. velifera* y *Thorichthys meeki* son cuasi-endémicos de Yucatán. Se comparten sólo con la división Grijalva-Usumacinta, en la base de la península (en ambas costas o una sola, ya sea la del golfo o la del Caribe).

La distribución de las formas del género *Astyanax* se ha utilizado como indicio de la historia de colonización del medio dulceacuícola en la división (Schmitter-Soto 1998b). Se postulan al menos dos invasiones desde Centroamérica: la primera habría originado a *A. altior*, aislado de las poblaciones de tipo *A. aeneus* en el sur de la península por un evento de vicariancia en la latitud de Tulum y la Sierrita de Ticul (hacia los 20°N), donde se pueden observar formas intermedias. La segunda invasión habría permitido un avance de *A. aeneus* hasta el norte de Yucatán, donde ambas especies coexisten al menos en una localidad sin mayor introgresión.

Este patrón se ve apoyado por el cambio faunístico, más bien abrupto, que se da en composición y diversidad de peces en la mencionada línea imaginaria Tulum-Ticul. Una tercera fuente de evidencias es el

5. RRM no aceptaba que esta especie sea distinta de *R. reddelli*; JJSS encuentra convincente la evidencia de que en verdad representa un taxón diferente. -SMN.

6. Esta *Heterandria* ya fue descrita como especie nueva: ver McEachran, J. y T.J. DeWitt (2008), A new livebearing fish, *Heterandria tuxtlaensis*, from Lake Catemaco, Veracruz, Mexico (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). Zootaxa 1824: 45-54.- JJSS

hecho de que la línea Tulum-Ticul constituye también un límite entre las distribuciones de taxones hermanos como el clado *Poecilia latipinna*-*P. petenensis* y *P. velifera* (Ptacek y Breden 1998), las subespecies *Gambusia yucatana australis*-*G. γ. yucatana* (Greenfield 1985) y probablemente también una especie no descrita de *Archocentrus*,<sup>7</sup> endémica de cenotes del noreste de Yucatán, y *A. octofasciatus* (Schmitter-Soto 1998a). La naturaleza de esta barrera puede relacionarse con el hecho de que la zona es una región de altitudes mínimas mayores que las de las áreas cercanas, lo cual significa que durante alguna transgresión, toda el agua dulce de

Yucatán al sur de dicha línea habría sido borrada por el mar, al menos en la vertiente del Caribe.

Finalmente, la existencia de un grupo de seis<sup>8</sup> especies en el género *Cyprinodon* en la cuenca endorreica de la laguna Chichancanab es sumamente notable, de hecho única para los ciprinodontoideos (Humphries y Miller 1981; Humphries 1984; Strecker et al. 1996; Strecker 2002). La especie hermana del grupo es la forma costera *C. artifrons*, de modo que debe haber sido una transgresión marina lo que aisló al ancestro del grupo en aguas interiores.

---

7. Ambas especies, y una tercera (endémica de la laguna Ocotál, Chis.), se han asignado a un género nuevo, *Rocio*. Efectivamente, las dos especies de Yucatán son hermanas. Ver: Schmitter-Soto, J. J. (2007). A systematic revision of the genus *Archocentrus* (Perciformes: Cichlidae), with the description of two new genera and six new species. *Zootaxa* 1603: 1-78 – JJSS.

---

8. De hecho, son siete. Después de la publicación de la primera edición de este libro, se describió *Cyprinodon suavium* (Strecker, U. 2005. Description of a new species from Laguna Chichancanab, Yucatan, Mexico: *Cyprinodon suavium* (Pisces: Cyprinodontidae). *Hydrobiologia* 541: 107-115). – JJSS.



## HISTORIA DE LA ICTIOLOGÍA MEXICANA DE AGUA DULCE

Steven Mark Norris y José Luis Castro-Aguirre

Las investigaciones formales sobre la diversa fauna que habita los medios dulceacuícolas de México abarcan los últimos 250 años.<sup>1</sup> Los estudios comenzaron con recolecciones y observaciones dispersas en la era colonial española, llegando eventualmente a la exploración sistemática a fines del siglo XIX y XX. Subyacente a esta aproximación sistemática o científica, existe un cuerpo de conocimiento mucho más antiguo, esto es, el aprendizaje tradicional de las culturas humanas que históricamente explotaron los recursos ícticos para su alimentación. Este aprovechamiento data de los tiempos más antiguos en registro (ver ejemplos en Cuvier 1828, 1995) y mucho antes, como lo evidencian los abundantes restos de peces encontrados en todo el mundo en sitios arqueológicos.

El uso de los recursos pesqueros por culturas precolombinas en el hemisferio occidental era amplio y a menudo sofisticado (Rostlund 1952); claramente, existía una base práctica de conocimiento. Sin embargo, los mecanismos para retener y diseminar el aprendizaje tradicional eran orales, aunque algunas culturas tenían ricos idiomas pictográficos, y la mayor parte de esta historia natural se perdió después de la llegada de los europeos. No obstante, existe evidencia de que algunos pueblos eran taxónomos muy competentes. Álvarez del Villar (1973) se percató de que los pescadores tradicionales del centro de México distinguen y tienen nombres diferentes para todos los peces que capturan. Su recuento de la ictiofauna del lago de Pátzcuaro era, de hecho, más exacto que el de los primeros ictiólogos que estudiaron esa misma fauna.

### Las primeras contribuciones

Algunos de los primeros visitantes europeos al Nuevo Mundo buscaban registrar el conocimiento tradicional de los pueblos indígenas y, al mismo tiempo, lograr algunas contribuciones propias. Se pueden encontrar tales observaciones del principio del periodo colonial mexicano en las notas que dejó para la posteridad el médico Francisco Hernández (1514-1578), quien viajó a todo lo largo del Nuevo Mundo español (ca. 1570) por orden del rey Felipe II (Cuvier 1828, 1995) así como las de Joseph de Acosta (1540-1600), biólogo teórico, historiador natural y cronista del conocimiento nativo en las mismas tierras (Álvarez del Villar 1973). Los exploradores, cronistas y naturalistas de este periodo se interesaron especialmente en la adquisición y preservación del conocimiento botánico de los pueblos nativos, especialmente en lo relacionado con las plantas medicinales (o valiosas desde el punto de vista económico o de otra manera). Otras ciencias naturales menos redituables en lo inmediato, como la ictiología, no recibieron el mismo apoyo. Sin embargo, Hernández discutió brevemente algunos peces que encontró cerca de la Ciudad de México (Álvarez del Villar 1967). Lamentablemente, sólo se había publicado una parte de sus escritos antes de que sus diarios, manuscritos y obras de arte fueran destruidos por el fuego en 1671.

Unos 200 años después de Hernández, se realizó la Real Expedición Científica (REC) a la Nueva España (1785-1803), por decreto del rey Carlos III, en parte con la esperanza de recuperar o readquirir algunos de los descubrimientos de Hernández (Engstrand 1981). Al mando estaban los médicos y botánicos Martín de Sesé y Lacasta (1751-1808) y José Mariano Moziño (1757-1820), así como José Longinos Martínez (muerto en 1813), naturalista dedicado a la zoología. La expedición tuvo su base en la Ciudad de México y los tres hombres viajaron ampliamente por el país y a lo largo de sus costas. El objetivo principal era generar una flora ilustrada de la Nueva España; sin embargo, también obtuvieron observaciones, colecciones e ilustraciones detalladas sobre otros temas. Puesto que los peces mesoamericanos eran prácticamente desconocidos en esa época,

1. La información biográfica básica sobre muchas personas mencionadas en este capítulo se ha tomado de Jordan (1922), Myers (1964), Hubbs (1964a) y Lagler (1957), pero no se atribuye específicamente a ninguna de estas fuentes en el texto. Con su considerable experiencia en el tema, M. L. Bauchot (MNHN) ayudó amablemente a revisar materiales publicados e inéditos relacionados con Cuvier y Valenciennes (1830 et seq.).

estos naturalistas tuvieron una magnífica posición para contribuir de manera directa y significativa a la ictiología del Nuevo Mundo. Infortunadamente, las circunstancias políticas, económicas y sociales que prevalecían por aquel entonces no les fueron propicias y jamás apareció un relato exhaustivo de sus viajes. Si bien los descubrimientos botánicos de la REC sí tuvieron cierta difusión en Europa, el trabajo zoológico permaneció en su mayor parte sin darse a conocer (McCoy y Flores-Villela 1985). Hasta hoy, voluminosos informes y correspondencia de la REC permanecen en su mayor parte inéditos en archivos de México y España (detalles en Moziño 1970, McVaugh 1977 y Engstrand 1981).

De los materiales sobrevivientes de la REC, durante mucho tiempo estuvo perdido lo que se sabía era una enorme colección de obras de arte, con ilustraciones científicas de las plantas y los animales que se encontraron. Éstas desaparecieron después de la muerte de Moziño en 1820 y se emprendió su búsqueda en las décadas siguientes. Recientemente se encontró en España una gran sección (unas 2000 hojas) de las obras de arte de la REC y en la actualidad se encuentran en el Instituto Hunt de Ilustración Botánica de la Universidad Carnegie Mellon, Pittsburgh, PA (Flemming 1983). Entre esas 2000 hojas hay 74 acuarelas muy precisas y de alta calidad donde se ilustran 94 especies de peces (Láminas 2 y 3). En su mayoría son marinos, aunque algunos son dulceacuícolas o estuarinos (Figs. 4.1-4.7, Láminas 2, 3). Debido a los taxones involucrados y al itinerario de la expedición (McVaugh 1977), estos ejemplares sólo pudieron haber sido recolectados en México y por lo tanto son las representaciones más antiguas que se conozcan de la ictiofauna dulceacuícola de México. Las especies de agua dulce incluyen a *Scartomyzon austrinus* (Figs. 4.1, 4.2), *Ictalurus* spp. (Figs. 4.1, 4.3), *Atractosteus tropicus* (Figs. 4.4, 4.5) y dos goodeidos, quizá de los géneros *Girardinichthys* y *Goodea* (Figs. 4.6, 4.7). La ilustración de *Girardinichthys* es bastante interesante: muestra a dos hembras, una intacta y la otra parcialmente disectada para exponer los embriones en desarrollo y las trofotenias. En el análisis final, a pesar de un enorme esfuerzo, la REC aportó (o al menos publicó) pocas contribuciones directas a la ictiología. Sin embargo, la ciencia practicada por estos naturalistas se encontraba a la vanguardia para su época. A pesar de estar tan lejos como estaban de los centros de enseñanza e investigación, Sessé, Moziño y Martínez lograron estar entre los primeros estudiosos del tema que obtuvieron datos biológicos de un modo que podría considerarse como “moderno”.

Los fundamentos actuales de las ciencias biológicas se originaron en Europa, por ejemplo la nomenclatura binominal (Suecia), la anatomía comparada y los conceptos de la evolución orgánica (Inglaterra y Fran-



Figura 4.1. Ilustraciones de la Real Expedición Científica a la Nueva España (1785-1803): (arriba) *Ictalurus* sp. (Ictaluridae), rotulado por los científicos de la REC como “*Silurus catus*”, un nombre lineano (Linnaeus 1758) que hallaron probablemente en alguna de las ediciones de su *Systema Naturae*; el nombre vernáculo es “bagre”; (en medio) cangrejo no identificado; (abajo) *Scartomyzon* sp. (Catostomidae) (ejemplar parcialmente seco), tal vez *S. austrinus*, ya que los científicos de la expedición no viajaron dentro del ámbito conocido de su congénere *S. congestus*; colección Torner de la Biblioteca Hunt No. 1199; artista desconocido.



Figura 4.2. Ilustración de *Scartomyzon* sp. (parcialmente seco), quizá *S. austrinus*, de la Real Expedición Científica a la Nueva España (1785-1803); colección Torner de la Biblioteca Hunt No. 1221; artista desconocido.

cia). De esta manera, los naturalistas europeos o de la escuela europea fueron los iniciadores de los primeros estudios “modernos” de peces. La clasificación es fundamental para cualquier estudio faunístico. Así, el advenimiento del sistema de clasificación moderna es el punto de partida para cualquier panorama detallado de la ictiología mexicana. Este inicio es 1758, con la publicación de la décima edición del *Systema Naturae*

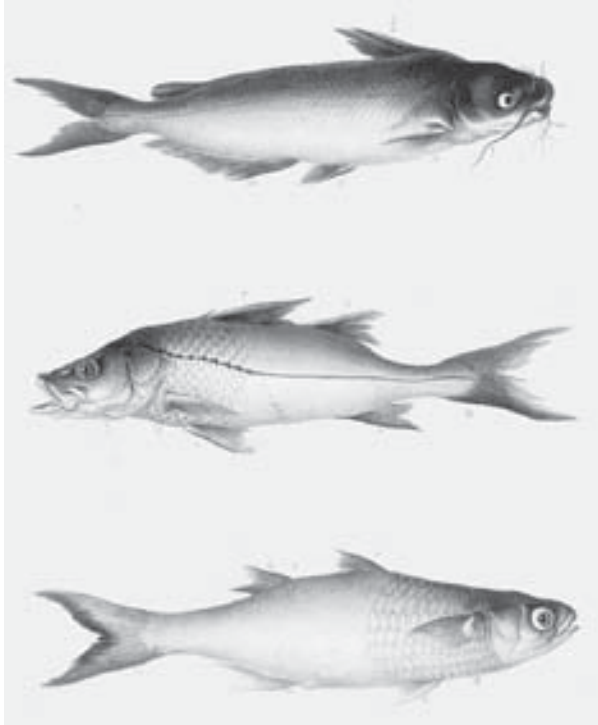


Figura 4.3. Ilustraciones de la Real Expedición Científica a la Nueva España (1785-1803): (arriba) una ilustración de *Ictalurus* sp., tal vez *I. furcatus*; (en medio) *Centropomus* sp. (Centropomidae); (abajo) especie no identificada de Mugilidae. Los pequeños numerales alrededor de los especímenes parecen ser conteos merísticos; colección Torner de la Biblioteca Hunt No. 1222; artista desconocido.

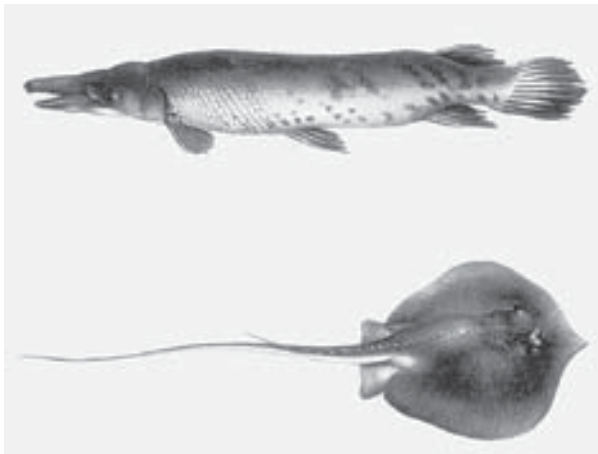


Figura 4.4. Ilustraciones de la Real Expedición Científica a la Nueva España (1785-1803): (arriba) *Atractosteus* sp. (Lepisosteidae), rotulado por los científicos de la REC como *Esox osseus*, un nombre lineano (Linnaeus 1758); el ejemplar ilustrado tal vez sea *A. tropicus* (con base en un supuesto origen del espécimen en el sur de México y en el nombre específico propuesto para el segundo pez en la hoja); (abajo) *Dasyatis sabina* Lesueur (Dasyatidae), rotulado por científicos de la REC como *Raja tabascensis*, nombre que planeaban aparentemente proponer para este pez; colección Torner de la Biblioteca Hunt No. 1192; artista desconocido.



Figura 4.5. Ilustración de *Atractosteus* de la Real Expedición Científica a la Nueva España (1785-1803), rotulado por los científicos de la REC como *Esox osseus*, con el nombre vernáculo de “peje lagarto”. Tanto *A. tropicus* como *A. tristoechus* Bloch y Schneider (de Cuba) existen en las áreas visitadas por los científicos de la REC. La ilustración incompleta de las escamas y otros detalles es característica de los artistas de la REC; se proporcionaba el suficiente detalle como para establecer los patrones y el resto sería completado por grabadores y coloristas para la publicación formal; Colección Torner de la Biblioteca Hunt No. 1172; artista desconocido.



Figura 4.6. ?*Girardinichthys* sp. (Goodeidae), ilustración de la Real Expedición Científica a la Nueva España (1785-1803), tal vez *G. viviparus*. El dibujo a la derecha muestra a una hembra grávida disectada, con los embriones en desarrollo expuestos; Colección Torner de la Biblioteca Hunt No. 1225; artista desconocido.



Figura 4.7. *Goodea* sp. (Goodeidae), ilustración de la Real Expedición Científica a la Nueva España (1785-1803), posiblemente *G. atripinnis*. Una copia calcada a lápiz de este dibujo en los archivos de la *Histoire Naturelle des Poissons* tiene la anotación “*Cyprinus viviparus* sp. nov. Mex.”; colección Torner de la Biblioteca Hunt No. 1219; artista desconocido.

del botánico sueco Carl von Linné (Carolus Linnaeus) (1707-1778). En diversas ediciones de su monumental obra, Linnaeus trató de clasificar todos los elementos de la biota del planeta bajo un sistema universal. La décima edición fue la primera en mostrar elementos clave considerados “modernos” (por ejemplo, la aplicación consistente de la nomenclatura binominal), y así es convencionalmente el punto de inicio de la nomenclatura zoológica y (pocos años antes) para la botánica. El sistema lineano era tan poderoso y flexible como revolucionario, y en unas cuantas décadas la mayoría de los naturalistas se esforzaron por categorizar sus hallazgos dentro de sus postulados. Los naturalistas de la REC, de hecho, viajaban con ediciones en español y latín de las obras de Linnaeus (McVaugh 1990) y comparaban con esmero las plantas y animales mesoamericanos que encontraban con las descripciones previas. Muchas de sus ilustraciones llevan no sólo nombres comunes o vernáculos, sino también nombres científicos, algunos de nueva formación y muchos extraídos de la obra de Linnaeus.

Linnaeus (1758) describió cinco especies de las aguas interiores y costeras de México. Otros cinco taxones aparecen en ediciones posteriores o revisadas (Linnaeus 1766; Gmelin 1789). La mayoría eran marinas, con una presencia limitada en agua dulce, y ninguna se basaba en especímenes o informes originados en México. Lo mismo puede decirse de las otras especies mexicanas descritas por los primeros adeptos de la clasificación de Linnaeus: Bloch (1785 et seq.), Lacepède (1800 et seq.) y Walbaum (1792), quienes compilaron estudios enciclopédicos sobre los peces, con base en ejemplares y observaciones que llegaban hasta Europa desde regiones remotas. Los primeros autores en describir un número significativo de especies dulceacuícolas mexicanas fueron Charles A. Lesueur (1778-1846) y Samuel Constantine Rafinesque (1783-1840). Ambos estaban y trabajaban bastante lejos de México, en la vertiente oriental de Norteamérica. En algún momento se encontraron y describieron numerosos grupos ícticos con ámbitos geográficos que se extendían hasta México (Lesueur 1817a,b; Rafinesque 1818 et seq.).

### Contribuciones extranjeras

Ferdinand Deppe, alemán de nacimiento (1794-1860), parece haber sido quien realizó las primeras colecciones de peces dulceacuícolas mexicanos en llegar a ictiólogos contemporáneos en 1824-1825. Exploró el Valle de México; vendió especímenes al Museo Zoológico de Berlín (Paepke y Meyer 1995; Bauchot et al. 1990), donde fueron examinados por el austriaco Johann J. Heckel (1790-1857) (Heckel 1840, 1848). Algunos de

los ejemplares de Deppe atrajeron la atención de un ictiólogo visitante, Achille Valenciennes (1794-1865), del Museo Nacional de Historia Natural en París, quien los utilizó para lo que sería la primera descripción de un pez de agua dulce con base en material mexicano: *Atherina humboldtiana* (Valenciennes) (hoy *Menidia humboldtiana*) del “Valle du Mexique”.

Valenciennes describió el pez en el Volumen 10 de la *Histoire Naturelle des Poissons (HNP)* (Valenciennes in Cuvier y Valenciennes 1835). *HNP* es una ambiciosa obra de 22 volúmenes que aparecieron entre 1828 y 1849, escritos por el brillante zoólogo y anatomista Georges Cuvier (1769-1832), con Valenciennes como asistente y coautor (Monod 1963; Bauchot et al. 1990; Smith 1993). Aunque pocos especímenes, dibujos o reseñas mexicanos llegaron a Europa en este periodo, 14 especies que habitan el medio dulceacuícola de México se describieron por vez primera en *HNP*. Entre ellas pocas especies que se basan en especímenes mexicanos están *Menidia humboldtiana*, *Algansea tincella* (Valenciennes) y *Poecilia sphenops* Valenciennes, las dos últimas de Veracruz y tal vez capturadas por Deppe.

Aunque no aportó mucho a la ictiofauna mexicana conocida, fue en *HNP* que la Real Expedición Científica realizó su único impacto ictiológico publicado conocido, aunque inadvertido hasta hace poco. Antes de que desaparecieran las obras de arte de la REC (hacia 1820), los dibujos de peces habían sido evaluados por Cuvier y Valenciennes. Hay alusiones dispersas en *HNP* a los excelentes dibujos de peces mexicanos que aportaron Sessé, “Mocigno” y el rey de España (por ejemplo Cuvier 1995: 249) (Lámina 2). Por lo menos 20 dibujos se utilizaron directamente para preparar *HNP* y se conservan esbozos a lápiz de ellos entre los materiales fuente inéditos de Cuvier en los archivos del Museo Nacional de Historia Natural en París (identificados por primera vez por M. L. Bauchot [MNHN], Norris, inédito; ver también Berry 1963).

Hasta mediados del siglo XIX, la inclusión de peces mexicanos en publicaciones tales como *HNP* fue consecuencia directa de situaciones poco comunes, extrañas o no usuales, en las cuales hubo transporte de especímenes, dibujos o reseñas elaborados por mexicanos hasta manos europeas. Sin embargo, en los Estados Unidos, al igual que el transporte mejoraba, las ciencias alcanzaban su mejor nivel y se encontraban en rápida expansión. Asimismo, los peces del suroeste americano comenzaron a ser objeto de estudios deliberados. Varias expediciones estadounidenses militares y de otra índole avanzaron hacia el suroeste y oeste a mediados del siglo XIX, en busca de rutas de viaje, para enfrentar supuestos adversarios mexicanos o indígenas, y sobre todo para delimitar la nueva frontera México-Estados Unidos (que fue muy pronto marcada



en su mayor parte por el río Bravo). A instancias de Spencer Fullerton Baird (1823-1888), a la sazón secretario del Instituto Smithsonian (Washington, D.C.), en muchas de estas expediciones participaron naturalistas y recolectores, tanto científicos como aficionados u oportunistas. Los hallazgos y especímenes se enviaron al Instituto Smithsonian para su estudio en detalle, y los resultados se publicaron en informes a menudo voluminosos (por ejemplo Emory 1848, 1857; Bartlett 1854; anónimo 1855-1860) y otros sitios.

Los peces de estas exploraciones fueron estudiados al principio por Charles F. Girard (1822-1895), un ictiólogo que en ese entonces estaba en el Smithsonian. Girard nació en Francia y estudió ciencias naturales con el notable naturalista Louis R. Agassiz (1807-1873), quien, a su vez, había sido alumno de Cuvier. Girard llegó a los Estados Unidos con Agassiz en 1846 para participar en investigaciones biológicas en el Nuevo Mundo, mediante los recursos y colecciones del Smithsonian que llegaban desde el oeste americano. Girard, a menudo en colaboración con Baird, describió casi 50 peces de las aguas del norte de México (Baird y Girard 1853b,c; Baird 1855; Girard 1854a et seq.). Su labor fue uno de los más grandes momentos de actividad taxonómica en la ictiología mexicana, sólo equiparable por la de S. E. Meek, 50 años más tarde.

Albert Günther (1830-1914) fue el siguiente investigador en aportar adiciones sustanciales al conocimiento de la ictiofauna mexicana. Alemán de nacimiento, Günther estudió primero para el sacerdocio, después medicina, y finalmente emprendió una productiva carrera en el Museo Británico de Historia Natural (hoy el Museo de Historia Natural, Londres). Casi al inicio de su desempeño se le encargó producir un catálogo de los peces de la colección (Günther 1859, 1861 et seq.). Acabó por producir lo que esencialmente fue una revisión taxonómica de la ictiofauna del mundo, o al menos de los peces del mundo que estaban en el Museo Británico. Ésta incluyó unas 30 especies de México que él describió. Mientras que Girard y Baird trataron con los peces del norte (neárticos), la atención de Günther se concentró sobre la fauna meridional (neotropical) en México, Guatemala y Panamá, con base en especímenes capturados en los años 1850 por O. Salvin, F. Godman y el capitán J. M. Dow (Günther 1864b, 1867, 1868a).

Otros ictiólogos europeos de renombre activos en la segunda mitad del siglo XIX y las primeras décadas del 20 fueron Franz Steindachner (1834-1919), Museo de Historia Natural de Viena; Jacques Pellegrin (1873-1944), Museo Nacional de Historia Natural (París) y Georges A. Boulenger (1858-1937), Museo Británico de Historia Natural. Aunque publicaron numerosas contribuciones, esto científicos añadieron relativamente poco a la ictiofauna mexicana, con base tan sólo en

muestras ocasionales de peces de Mesoamérica recibidos por sus respectivas instituciones (e. g. Steindachner 1863a, 1895; Boulenger 1900; Pellegrin 1901). Pellegrin (1904) llevó a cabo también estudios pioneros de anatomía y sistemática sobre la familia Cichlidae e incluyó formas mesoamericanas.

C. Tate Regan (1879-1943), quien sucedió a Boulenger en el Museo Británico, publicó sobre temas más amplios de sistemática de peces (e. g. Regan 1904b), pero también realizó descripciones de diversos cíclidos y pecílidos mexicanos (Regan 1914b). Nunca logró resolver una taxonomía para los complicados cíclidos mesoamericanos, pero propuso una nomenclatura flexible y lógica que sólo hasta la actualidad está por ser sustituida (Regan 1905; ver Stiassny 1991 y este trabajo).

Hacia el final del siglo XIX, entre los estadounidenses que contribuyeron a la ictiología mexicana estuvo el solitario Samuel Garman (1843-1928), en el Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard (Cambridge, MA), autor de trabajos (Garman 1881, 1895) que incluyeron adiciones significativas al conocimiento de los peces mexicanos del norte (sobre todo cíclidos y ciprinodontiformes). Edward Drinker Cope (1840-1897), conocido mejor por sus trabajos sobre fósiles de reptiles, contribuyó también con estudios de peces en el oeste de Norteamérica (e. g. Cope y Yarrow 1875), incluidos algunos de aguas mexicanas. En 1871, Baird fue designado primer comisionado de la U.S. Fish Commission. Bajo su liderazgo, esta agencia patrocinó importantes investigaciones ictiológicas en los Estados Unidos, sus territorios y otras partes, así como las aguas tanto dulces como marinas de México. Mucho de este trabajo, publicado anualmente en el *Bulletin of the U.S. Fish Commission*, fue llevado a cabo por notables científicos de la época. Entre éstos estuvieron los prolíficos investigadores del Smithsonian Theodore N. Gill (1857-1914); George B. Goode (1851-1896), en cuyo honor se nombraron *Goodea* y *Goodeidae*; y Tarleton H. Bean (1846-1916) (Goode y Bean 1880a,b; Goode 1884), así como otros, que se discuten más adelante.

En la amplia transición entre las regiones Neártica y Neotropical, está la Mesa Central mexicana, con una gran ictiofauna endémica. Los primeros descubrimientos de sus peces se deben sobre todo a Alfredo Dugès (1826-1910), un médico que emigró de Francia en 1853 para establecer un consultorio en Guanajuato. En el siguiente medio siglo, Dugès publicó extensamente sobre la herpetofauna de modo que se le reconoce como el padre de la herpetología mexicana (Adler 1989). Naturalista de intereses variados, ayudó al avance de la ictiología con el envío de especímenes de la Mesa Central al Smithsonian, para su estudio. Con base en sus ejemplares, se describieron 12 especies (e. g. Jordan 1880; Bean 1887, 1892; Jordan y Evermann

1896a, 1896b-1900), algunas en honor del colector (e. g. *Allotoca dugesii* [Bean]).

Los especímenes de las colecciones de Dugès fueron quizá los primeros peces mexicanos analizados por David Starr Jordan (1851-1931). Jordan, el miembro más notable de su generación entre los ictiólogos estadounidenses, publicó más de 600 artículos sobre peces a lo largo de su vida. Jordan fue reconocido como profesor, crítico social, autor de divulgación y hombre de estado; se describía a sí mismo como un “naturalista, maestro y... un profeta menor de la democracia” (Jordan 1922). Nació en Nueva York, hizo la licenciatura y después dictó cátedra en la universidad Cornell y fue docente de idiomas, botánica y zoología en Wisconsin, Illinois, Indiana y Massachusetts. Estudió con Garman y “aprendió sus peces” de Agassiz y Gill. Después de ocupar diversas posiciones en el Instituto Smithsonian y en la Comisión de Pesca de Estados Unidos, se estableció finalmente en California en 1891, como el primer rector de la Universidad Leland Stanford. Su autobiografía, en dos grandes volúmenes (Jordan 1922), es testimonio no sólo de una vida plena, sino también de la personalidad dominante del hombre (ver C. L. Hubbs 1964a,b para comentarios y Burns [1953] para una evaluación intelectual y filosófica). En gran parte, Jordan fue también mentor de la siguiente generación de ictiólogos estadounidenses, tanto sus estudiantes propios como los que formó en colaboración con otros. Esto aumentó en forma notable el linaje ictiológico que inició con Cuvier y Agassiz y que llega de manera directa hasta el autor y coautores de este volumen.

Se puede afirmar que las obras más significativas de Jordan fueron sinopsis de los peces de Norte y Centroamérica: Jordan y Gilbert (1882a) y Jordan y Evermann (1896a, 1896b-1900). Esta última es una revisión exhaustiva en cuatro volúmenes de los peces marinos y dulceacuícolas del norte del hemisferio occidental. La obra demuestra el profundo conocimiento de la fauna que se tenía para su época y, al mismo tiempo, puso de relieve los vacíos. La taxonomía de algunas otras ictiofaunas del mundo (e. g. Europa; Kottelat 1997), a menudo caótica comparada con las de Norte y Centroamérica, es testimonio de la importancia fundamental de estos trabajos en sistemática. Más de un siglo después de su publicación, dichos estudios son un elemento esencial en la biblioteca de cualquier taxónomo de peces norteamericanos.

La primera contribución directa de Jordan a la ictiología mexicana se produjo en 1880, como una nota en la que se describen especies nuevas con base en especímenes recolectados por Dugès en la Mesa Central. En las décadas siguientes, Jordan y sus colaboradores generaron más descripciones con ejemplares disponibles en museos, así como colectas personales. De

modo conservador, cerca de 150 (un 20%) de las especies mencionadas en este libro fueron descritas por Jordan o sus descendientes académicos inmediatos. Barton Warren Evermann (1853-1932), Charles Henry Gilbert (1859-1928) y Carl H. Eigenmann (1859-1927) fueron los primeros alumnos de Jordan y después sus asistentes y colaboradores. Más allá de sus limitadas aportaciones a la ictiología mexicana, todos ellos fueron de importancia en el desarrollo de la ictiología y las ciencias pesqueras. Eigenmann publicó de manera prolífica sobre peces neotropicales, sobre todo de Sudamérica. Albert J. Woolman (fallecido en 1918) y John Otterbein Snyder (1867-1943) estudiaron con Jordan en Stanford y ambos recolectaron peces en México. En relación con estas actividades, Jordan y Miller (1899) reflexionaron sobre las abundantes formas no descritas que encontraron, lo cual demostraba, a su parecer, una “fauna más característica [en México] de lo esperado”. Éste fue el primer indicio de lo mucho que había por descubrir sobre esta fauna.

Seth Eugene Meek (1859-1914; Fig. 4.8), otro de los “apóstoles” de Jordan y el curador asistente en el Museo Field Columbian de Chicago (luego denominado Museo Field de Historia Natural), reconoció el valor científico de un estudio sobre los peces mexicanos y dirigió sus esfuerzos hacia el sur. Organizó dos expediciones, la primera de ellas de abril a junio de 1901. Los resultados, como reconoció Meek (1902) con modestia, fueron “quizá mayores que todas las anteriores colectas realizadas en las aguas dulces de México”. En una breve monografía, Meek (1902) describió 25 taxones nuevos con base en dichos ejemplares. Incursionó en México con mayor intensidad de febrero a mayo de 1903, y el trabajo resultante, *The Freshwater Fishes of Mexico North of the Isthmus of Tehuantepec* (1904), sería fundamental como la primera revisión casi íntegra de la ictiofauna de México (Miller 1976c). En esta monografía se incluyeron 277 especies (poco más de la mitad de las que hay en este libro). Además de ofrecer un catálogo de la diversidad, Meek también proporcionó datos sobre la topografía e hidrografía de México y discutió la biogeografía de sus peces (ver también Meek 1903).

En el trabajo de campo, los métodos que solía emplear Meek eran poco ortodoxos. En una época en que el viaje por tierra era impredecible, por decir lo menos, aprovechó bien los extensos y en ese entonces modernos ferrocarriles nacionales de México. Viajaba por las diversas vías y convencía a los maquinistas de que los trenes se detuviesen en los ríos o sus cercanías. Se bajaba del tren y reclutaba a los residentes locales, a otros pasajeros o a la tripulación misma como ayudantes para recolectar. Cuando terminaba, abordaba de nuevo con sus trofeos y el tren continuaba hasta la siguiente localidad o hasta su destino (R. R. Miller, inédito).



Figura 4.8. Seth Eugene Meek (1859-1914); fotografía sin fecha de un volumen en homenaje a Meek, publicado de manera privada por su viuda; cortesía de L. Palmer, USNM.

No es sorprendente la gran cantidad de reconocimientos que Meek, en sus dos obras, hizo a funcionarios y trabajadores del ferrocarril, algunos de los cuales incluso tuvieron especies nombradas en su honor. Sin embargo, habría que pensar sobre el “entusiasmo” de los pasajeros que se enfrentaban a estas paradas intempestivas.

Después de su trabajo en México, la atención de Meek se dirigió hacia los peces marinos y dulceacuícolas de Costa Rica y Panamá (Meek 1914; Meek y Hildebrand 1916 et seq.). Meek contrajo malaria mientras trabajaba en Panamá en 1911. Poco después se le diagnosticaron problemas cardíacos y falleció en 1914 a la edad de 55 años (Hildebrand 1947).<sup>2</sup>

2. Este pequeño manuscrito inédito contiene las reflexiones personales de Hildebrand y sus recuerdos de Meek.

En las primeras décadas del siglo XX, Meek no fue el único ictiólogo estadounidense en poner atención fuera de sus aguas nacionales. Así, por ejemplo, Jordan, Evermann, Gilbert y Snyder estudiaban los peces del Pacífico, mientras que Eigenmann y Hildebrand dirigían sus esfuerzos hacia el Neotrópico. El interés por faunas lejanas fue estimulado en parte por la publicación del catálogo de Jordan y Evermann (1896a-1900), el cual fue considerado tan completo que cualquier otra investigación hubiera parecido redundante, por lo que su publicación inhibió en forma breve el progreso en los estudios de Norteamérica (C. L. Hubbs 1964a; Minckley y Douglas 1991). Sin embargo Carl Leavitt Hubbs (1894-1978) (Fig. 4.9) veía el catálogo como fundamento sólido para el trabajo subsecuente, más que como una culminación. A partir de 1917, el profesor Hubbs y sus estudiantes y colaboradores demostraron cuánto más había por aprender en el oeste de Estados Unidos, lo mismo que Meek y el autor de este libro demostraron para México.

Carl L. Hubbs nació en Williams, AZ, y creció en el sur de California. Completó la licenciatura en la Universidad de Stanford y el posgrado con Jordan, Gilbert y Snyder. Luego trabajó en el Museo Field de Historia Natural en Chicago (1917-1919), en el Museo de Zoología de la Universidad de Michigan (1920-1944), donde obtuvo su doctorado y, por último, en la Institución Oceanográfica Scripps en La Jolla (1944-1979). Incluso una mirada superficial a los artículos de Hubbs en más de 60 años de productividad revela una notable diversidad de intereses y experiencia. Taxonómicamente, varían desde protocordados a peces óseos, mamíferos marinos y arqueología; por temas el espectro es igual de amplio, desde los peces de acuario y de pesca deportiva hasta la historia, taxonomía, evolución, sistemática, conservación, manejo, biogeografía, paleontología y fisiología (F. H. Miller 1981; ver también Miller y Shor 1997, C. L. Hubbs 1964a y Miller et al. 1991). Su productividad tuvo el apoyo de Laura Clark Hubbs (1892-1988), su esposa durante 61 años. Con experiencia en estadística y un gran sentido de la organización, ella fue su asistente principal, tanto en el campo como en el laboratorio, y a menudo una co-investigadora por su propio mérito.

El estudio de los peces del oeste de Norteamérica se intensificó de modo repentino cuando Carl L. Hubbs inició su ascenso hacia la preeminencia. Al principio de su carrera publicó diversos estudios sobre peces dulceacuícolas de México, con base en especímenes recolectados por Meek y otros (Hubbs 1924 a, 1926). Su primera contribución de largo alcance fue un catálogo de los peces de Yucatán (*Fishes of Yucatan*: Hubbs 1936, 1938). Con Clarence L. Turner (1890-1969) publicó la primera revisión de los peces goodeidos endémicos



Figura 4.9. Carl Leavitt Hubbs (1894-1978) y Laura Clark Hubbs (1892-1988); fotografía negativa en vidrio hacia 1930, realizada probablemente por Myron Gordon, en la época de la colaboración entre Hubbs y Gordon sobre peces mexicanos del noreste.

de la Mesa Central (Hubbs y Turner 1939; ver también Turner 1946). Desde entonces hasta su muerte, Hubbs describió, solo o con colegas y estudiantes, más de 30 peces dulceacuícolas mexicanos. También fundó un centro para el estudio de los peces mexicanos en el Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, mismo que fue sostenido por el autor de este libro, por sus alumnos y por otros colegas mencionados más adelante, después de que Hubbs se fuera a Scripps.

El profesor Hubbs preparó un manuscrito preliminar (ca. 1935), titulado *Fishes of Northeastern Mexico*, con Myron Gordon (1889-1959), del Acuario de Nueva York (Sociedad Zoológica de Nueva York). Gordon estudió los peces pecílidos y la genética de peces, con base sobre todo en poblaciones en cautiverio de *Xiphophorus* obtenidas a partir de 1938 durante expediciones a México y Centroamérica. El núcleo de su manuscrito se originó a partir de las grandes colectas de Gordon que se preservaron durante estas expediciones. Tal monografía, aunque muy esperada y anticipada (Álvarez del Villar 1973), no se completó ni se publicó. Sin embargo, la mayor parte de su contenido se ha publicado en otros documentos, entre los cuales se incluye el presente volumen.

Donn Eric Rosen (1929-1986), del Museo Americano de Historia Natural, Nueva York, en colaboración parcial con Gordon (Rosen y Gordon 1951; Rosen 1960), hizo aportaciones sustantivas al conocimiento de los pecílidos mesoamericanos, al igual que numerosas contribuciones sobre los patrones generales de evolución y filogenia de peces (e. g. Greenwood et al. 1966; ver Nelson et al. 1987). Hasta su muerte, debida al cáncer, Rosen formó a muchos de los científicos actuales

(Parenti 1981; Rauchenberger 1989; Rauchenberger et al. 1991) que han contribuido con mucha información sobre los peces mexicanos. Uno de los primeros estudiantes del Dr. Hubbs, Reeve Maclaren Bailey (1911-), del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, dirigió también su atención a Mesoamérica, a veces en colaboración con Rosen, y produjo varios estudios sistemáticos y revisiones de los peces de Norte y Centroamérica (e. g. Rosen y Bailey 1959, 1963).

Por lo general, los patrones biogeográficos y biológicos no coinciden con las fronteras políticas, de modo que los ictiólogos de los Estados Unidos que trabajan en la frontera internacional de manera inevitable han incursionado sobre la fauna mexicana. En Texas se desarrolló un grupo activo, bajo la conducción de Clark Hubbs (hijo de C. L. Hubbs, nacido en 1921), en la Universidad de Texas en Austin. Junto con varios estudiantes y colegas contribuyó, de modo sustantivo, al conocimiento de la ictiofauna de la región fronteriza, y llevó a cabo estudios diversos sobre fisiología, ecología, sistemática e hibridación de ciprínidos, pecílidos y pércidos, sobre todo con énfasis en la conservación. En el proceso describió por lo menos ocho especies de peces del suroeste de Estados Unidos, cinco de ellas mexicanas (Hubbs y Brown 1957; Hubbs y Springer 1957; Hubbs y Hubbs 1958). En la Universidad de Texas se han formado numerosos científicos, tales como Robert J. Edwards, Gary P. Garrett, Eddie Marsh-Matthews y Alec Peden, quienes han estado activos en aspectos de ictiología mexicana (Hubbs y Peden 1969; Peden 1973; Edwards et al. 1986; Edwards y Contreras-Balderas 1991; Garrett et al. 1992).

Wendell L. Minckley (1935-2001), de la Universidad Estatal de Arizona en Tempe, también realizó investigaciones sobre la sistemática y ecología de peces en México. Descubrió los cíclidos de la cuenca de Cuatro Ciénegas, los cuales luego fueron descritos como la especie politípica "*Cichlasoma*" *minckleyi* por Kornfield y Taylor (1983); con colegas y estudiantes descubrió otras seis especies endémicas de esa área (Minckley 1984, 1994) (Fig. 4.10). Al momento de su desaparición, Minckley estaba dedicado a completar este libro para su publicación (ver el prefacio a este volumen y Collins et al. 2002). Algunos de sus alumnos (Bruce D. DeMarais, Dean A. Hendrickson, Richard K. Koehn, Steven M. Norris, John N. Rinne y Darrell J. Siebert) contribuyeron activamente a la ecología, sistemática y conservación en México y el suroeste de Estados Unidos (Rinne 1969, 1976, 1991; Siebert y Minckley 1986; Hendrickson 1987a; DeMarais 1991, 1992; DeMarais y Minckley 1992, 1993; Norris y Minckley 1997). Hendrickson, en la actualidad curador de peces en el Museo Memorial de Texas en Austin, llevó a cabo extensas exploraciones en México (e. g. Hendrickson 1983, 1987a; Hendrick-

son et al. 1981; Hendrickson y Varela Romero 1989; Hendrickson y Juárez Romero 1990), con énfasis sobre bagres cavernícolas y la biota de Cuatro Ciénegas.

Otros investigadores han participado también, con publicaciones que se refieren directa o indirectamente a los peces mexicanos. Reznear M. Darnell (1925-), por mucho tiempo en la Universidad de Texas A & M (College Station, TX), llevó a cabo algunos de los primeros estudios ecológicos sobre peces en sistemas fluviales mexicanos (Darnell 1962); más tarde se abocó a problemas evolutivos en torno a los pecílidos mexicanos matrilineales (Darnell et al. 1967; Darnell y Abramoff 1968). Clyde D. Barbour (1935-), alumno del profesor Royal D. Suttkus en la Universidad de Tulane (Nueva Orleans, LA), ha contribuido en forma significativa al conocimiento de los atherinópsidos (Barbour 1973a et seq.) y ciprínidos mexicanos, estos últimos en colaboración con el autor de este libro (Barbour y Miller 1978, 1994). Mary Rauchenberger ha continuado la tradición de Rosen y Gordon en cuanto al estudio de los pecílidos mexicanos, además de contribuir sobre goodeidos (Rauchenberger 1988, 1989; Rauchenberger et al. 1990). John Lyons ha trabajado sobre sistemática y conservación en el centro y occidente de México (Lyons y Navarro Pérez 1990; Lyons et al. 1994 et seq.). La sistemática molecular ha sido atractiva para investigadores de diversas instituciones, lo cual ha llevado, por ejemplo, a estudios sobre ciprínidos (Mayden et al. 1992a), ciprinodóntidos (Echelle y Dowling 1992; Strecker et al. 1996), goodeidos (Grudzien et al. 1992; Webb 1998), pecílidos (Ptacek y Breden 1998) y atherinópsidos mexicanos (Echelle y Echelle 1984).

La conservación se ha convertido en un tema principal. Un conservacionista notable de la frontera México-Estados Unidos ha sido Edwin Philip Pister (1929-), durante mucho tiempo investigador del Departamento de Caza y Pesca de California, y fundador en 1969 del Consejo de los Peces del Desierto (Pister 1991), organización que promueve la preservación y estudio de los peces y ecosistemas acuáticos de las tierras áridas, con énfasis especial en el oeste de Estados Unidos y México. Es un líder en conservación, con una voz fuerte, elocuente y efectiva en la materia, dentro y fuera de la comunidad científica.

Finalmente, ha aparecido un nuevo grupo de investigadores en escena: aficionados no científicos de muchos países que han llegado a participar en el estudio de los peces a través de su interés por la acuariofilia. Sus libros y artículos, demasiado numerosos para ser citados, revelan gran entusiasmo y a menudo están profusamente ilustrados, con abundantes observaciones de interés, principalmente anecdóticas, sobre el cuidado en cautiverio, conducta o bien notas de campo y técnicas de colecta. Tales trabajos incursionan a veces en la taxonomía,



Figura 4.10. W. L. Minckley, de pie en la orilla de un humedal cerca de El Garabatal, durante una de sus primeras visitas al Bolsón de Cuatro Ciénegas, Coah. A lo largo de 40 años, Miller regresó una y otra vez a los ecosistemas únicos de este pequeño valle del desierto y fue responsable de muy diversos estudios al respecto; R. R. Miller (M61-50, 8 de abril de 1961).

con descripciones de especies y revisiones. En vista de los tipos de publicación donde aparecen estos artículos (es decir, revistas de acuariofilia), su contenido científico y técnico no ha sido sometido a un verdadero arbitraje y por lo tanto es de calidad desigual, con una confiabilidad que depende de la experiencia y cuidado del autor y editor. Estos colaboradores y editores deberían tomar medidas para remediar esta situación.

### Investigadores mexicanos

Es obvio que los peces vivíparos, como los que pertenecen a la familia Goodeidae, intrigaron profundamente a los naturalistas y visitantes de México en los siglos XVIII y XIX. Uno de estos peces fue protagonista del primer estudio sobre un pez dulceacuícola mexicano. José Antonio de Alzate y Ramírez (1737-1799), notable científico y naturalista mexicano, describió en detalle el comportamiento reproductivo y los embriones de un pez vivíparo capturado cerca de la Ciudad de México (en d'Auteroche 1772; las secciones relevantes han sido reproducidas por Gill 1882 y Meek 1904). Alzate y Ramírez, quien era un observador con gran capacidad de percepción del mundo natural, envió especímenes preservados a París para ser examinados por especialistas; sin embargo se desconoce dónde se encuentran en la actualidad los ejemplares. Hubbs y Turner (1939: 7) determinaron que el objeto de su informe era probablemente el goodeido *Girardinichthys innominatus* (= *G. viviparus*). Una ilustración que podría referirse a esta especie es parte de los pocos peces dulceacuícolas seleccionados por la Real Expedición Científica mencionada en líneas anteriores; sin embargo, los datos relacionados con el dibujo pare-

cen haber desaparecido. Esta especie fue el primer pez dulceacuícola nativo de México en ser descrito de manera formal en una publicación mexicana.

En 1837, don Miguel Bustamante y Septién (no se dispone de datos biográficos) describió *Cyprinus viviparus*. Como lo indica el nombre específico, el autor comprendió la biología reproductiva del pez, aunque no se atrevió a ir más allá de los géneros establecidos y lo incluyó de modo erróneo en el género lineano *Cyprinus* (familia Cyprinidae). Es interesante que la nota "*Cyprinus viviparus* sp. nov. Mex." aparezca escrita a lápiz sobre una copia de la ilustración de un goodeido en la REC (colección Torner No. 1219) conservada en París. Este hecho sugiere que Valenciennes (Cuvier ya había muerto para entonces) conocía bastante bien el informe de Bustamante y Septién, aunque no aparezca ningún goodeido en la versión publicada final de *Histoire Naturelle des Poissons*. El trabajo de Bustamante y Septién fue pasado por alto durante más de un siglo (Álvarez del Villar y Navarro 1957; sobre las fuentes del HNP ver Pietsch 1985).

Durante un siglo después de la descripción hecha por Bustamante y Septién de *Cyprinus* (= *Girardinichthys viviparus*), pocos mexicanos o extranjeros residentes contribuyeron a la ictiología nacional. México sufría una invasión extranjera, ocupación y revueltas internas periódicas, y la ciencia básica padecía el abandono casi total. La ictiología mexicana, carente de una figura comparable a la del herpetólogo guanajuatense Alfredo Dugès, progresaba casi por completo gracias a extranjeros que, en la mayoría de los casos, jamás habían visitado el país. Con el tiempo, no obstante, se formó una masa crítica de investigadores con mayores recursos y, sobre todo a partir de la segunda mitad del siglo XX, se desarrolló una ictiología indígena mexicana cada vez más activa (Castro-Aguirre y Balart 1993).

Los trabajos pioneros incluyen un libro publicado en 1884 por Esteban Cházaro (sin datos biográficos disponibles) sobre la piscicultura de agua dulce en México, con discusiones taxonómicas que adolecían del acceso insuficiente a la literatura de su tiempo (Álvarez del Villar 1973). Poco después del fin de siglo, Alfonso L. Herrera (1869-1942), director del Museo Nacional (que ya no existe), publicó un catálogo de peces en la colección del museo, el cual incluía datos sobre historia natural y pesquerías de especies selectas (Álvarez del Villar 1973). Infortunadamente, estas obras no contribuyeron mucho al avance de la ictiología, ni en México ni en el extranjero, aunque la influencia general del doctor Herrera en la ciencia mexicana continúa hasta hoy; de hecho, el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM lleva su nombre.

Unas décadas más tarde, en 1939, Fernando de Buen (fallecido en 1962; Fig. 4.11) emigró de España



Figura 4.11. Fernando de Buen (fallecido en 1962); fotografía cortesía de L. Palmer, USNM.

a México para aceptar una cátedra en la Universidad Michoacana (Morelia, Mich.). También se desempeñó como profesor en el Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (México, D.F.) (ENCB) y fundó la Estación Limnológica de Pátzcuaro (Michoacán). El profesor de Buen inició una investigación que ayudó a establecer una tradición y desarrollar infraestructura para la ictiología mexicana. Gran parte de su labor, con fuerte influencia de Carl L. Hubbs, se concentró sobre los peces de los lagos (Pátzcuaro, Zirahuén y Chapala, entre otros) de la Mesa Central. Publicó importantes artículos sobre atherinópsidos (1945a) y goodeidos (1940, 1942), así como trabajos de naturaleza más general (1947, 1948). En 1940 fue autor de un catálogo preliminar de los peces dulceacuícolas mexicanos, pero jamás completó una exploración formal. Hacia 1950 aceptó un puesto en la FAO y se instaló en Santiago de Chile, donde trabajó principalmente con peces marinos hasta su muerte en 1962 en un accidente automovilístico (Hubbs 1962).

José Álvarez del Villar (1908-1986; Fig. 4.12) nació y creció en Michoacán. Vivió una carrera larga y variada como líder de las comunidades ictiológica y zoológica de México. Primero estudió agronomía en la Universidad de California, después parasitología y bacteriología en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas y finalmen-



Figura 4.12. José Álvarez del Villar (1908-1986); fotografía del 17 de diciembre de 1966; R. R. Miller.

te piscicultura en el Instituto Politécnico de Alabama (Universidad Auburn). En la década de 1940 estudió una maestría en la Universidad de Michigan. A su regreso a México presentó como tesis de licenciatura (en la ENCB) un documento de 600 páginas (1948) titulado “Catálogo de Peces de las Aguas Continentales Mexicanas”. Este estudio jamás se publicó de manera formal, pero demuestra el gran conocimiento que el autor tenía de la ictiofauna. Sin embargo, sus *Claves* (Álvarez del Villar 1950a, 1970) representan un resumen de la obra.

A partir de mediados de la década de 1940, Álvarez del Villar y sus alumnos y colaboradores produjeron un caudal de artículos sobre peces dulceacuícolas mexicanos, consistentes en numerosos estudios taxonómicos y una clave de determinación de peces de México bastante utilizada (Álvarez del Villar 1950a). Asimismo, fue autor de una serie de trabajos sobre los peces de su estado natal, Michoacán (Álvarez del Villar 1963a,b, 1964; Álvarez del Villar y Cortés 1962). En 1946 estableció la Colección de Peces Dulceacuícolas Mexicanos en el Laboratorio de Hidrobiología de la ENCB, una colección incrementada en 1971 con la adquisición de especímenes del Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras (hoy Instituto Nacional de la Pesca). Esta última colección había quedado “huérfana” y buena parte de ella había sido destruida, antes de ser rescatada gracias a la iniciativa de Humberto Chávez, Francisco de Lachica Bonilla y José Luis Castro-Aguirre. Desde entonces, la Colección de Peces Dulceacuícolas Mexicanos y la ENCB han sido importantes centros de estudios ictiológicos. Al principio las investigaciones se centraron sobre la biogeografía y taxonomía de los peces mexicanos; más recientemente, se han emprendido pesquisas más amplias sobre la biología, ecología y conservación de éstos.

Álvarez del Villar fue catedrático de la ENCB (donde obtuvo su doctorado en 1963), en el Laboratorio de Hidrobiología (más tarde Laboratorio de Ictiología y

Limnología). Más allá de su reconocida experiencia en ictiología y otras ciencias acuáticas, publicó trabajos significativos sobre fósiles, conservación, biogeografía, historia de la ciencia, anatomía comparada, anatomía de cordados, ecología humana y la singular tradición ecuestre mexicana de la charrería (ver Cortés 1986). Además, igual que ocurrió con científicos estadounidenses como Jordan y Carl L. Hubbs, la influencia del profesor Álvarez del Villar continúa en el trabajo de las instituciones que fomentó y los alumnos que formó (ver Cortés 1986).

Entre los alumnos de Álvarez del Villar se cuenta Jorge Carranza Fraser, quien llevó a cabo estudios taxonómicos sobre ictalúridos, pecílidos y atherinópsidos (e. g. Carranza 1954; Álvarez del Villar y Carranza 1952) y Leopoldo Navarro, quien investigó los peces del Valle de México (Navarro 1955; Álvarez del Villar y Navarro 1957).

Aurelio Solórzano Preciado laboró en la Estación Limnológica de Pátzcuaro y fue autor de, o supervisó estudios sobre, atherinópsidos (e. g. Solórzano Preciado 1961, 1963), mientras que Humberto Chávez estudió la biología de los peces costeros, en particular los robalos (familia Centropomidae) (Chávez 1961, 1963). María Teresa Cortés, alumna y colaboradora de muchos años, fue autora o coautora de artículos sobre biología y sistemática de ciprínidos (e. g. Álvarez del Villar y Cortés 1964; Cortés 1968, 1986). Algunas de estas personas vieron interrumpida su actividad de investigación por transferencias eventuales a puestos administrativos; todos ellos se encuentran hoy en retiro.

Entre otros ictiólogos activos asociados con la ENCB están Joel Paulo-Maya, Celia Guerra-Magaña y Eduardo Soto-Galera, quienes han realizado diversos estudios sobre peces dulceacuícolas, sobre todo del centro de México (e. g. Paulo-Maya y Ramírez Enciso 1997; Guerra-Magaña 1995; Soto-Galera et al. 1998, 1999). Edmundo Díaz-Pardo, también en la ENCB, ha escrito artículos desde diversas perspectivas: historia, ecología, sistemática, biogeografía, conservación y arqueología (e. g. Díaz-Pardo y Páramo-Delgadillo 1984; Díaz-Pardo et al. 1993; Díaz-Pardo y Guerra-Magaña 1996).

Salvador Contreras-Balderas (1936-2009) estudió su licenciatura en México y su posgrado (maestría y doctorado) en los Estados Unidos. Fue alumno doctoral del profesor Suttkus en Tulane y obtuvo una cátedra en la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL, Monterrey). Su investigación y la de sus estudiantes ha tratado principalmente sobre los peces de las zonas áridas del norte y centro de México, con prospecciones faunísticas, taxonomía y biogeografía (e. g. Contreras-Balderas y Rivera-Teillery 1985; Obregón-Barboza et al. 1994). Como cualquier científico estudioso de los peces en peligro del desierto norteamericano, también ha

abordado cuestiones urgentes de conservación (Contreras-Balderas 1987b; Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1993). El Dr. Contreras inició una colección ictiológica en la UANL, la cual, a su retiro, quedó en manos de sus colaboradoras María de Lourdes Lozano-Vilano y María Elena García-Ramírez (ver Contreras Balderas et al. 1998; Lozano-Vilano et al. 1998). Estas dos científicas también han publicado numerosos estudios sobre diversos peces (E. G. Lozano-Vilano y Contreras-Balderas 1990, 1993). Gorgonio Ruiz-Campos, otro alumno suyo, ha sido autor de estudios básicos que ecología y taxonomía sobre truchas mexicanas y otros taxones de agua dulce (Ruiz-Campos y Contreras-Balderas 1987a,b; Ruiz-Campos y Cota-Serrano 1992; Ruiz-Campos y Pister 1995) y estableció una colección de investigación sobre peces dulceacuícolas y estuarinos de Baja California en la Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada.

Otros estudios han sido realizados por científicos que trabajan o trabajaron en la Universidad Nacional Autónoma de México, donde Andrés Reséndez Medina fundó la Colección Nacional de Peces en el Instituto de Biología. Muchos de sus estudios (e. g. Reséndez-Medina 1970, 1973) contribuyeron al conocimiento de los peces de los estuarios y lagunas costeras del golfo de México. Héctor Espinosa Pérez, curador de la colección de peces, ha publicado sobre especies costeras y dulceacuícolas mexicanas (Espinosa Pérez y Castro-Aguirre 1996), así como evaluaciones más amplias sobre biodiversidad y conservación (Espinosa Pérez et al. 1993a,b). Entre las colaboradoras de Espinosa Pérez se cuentan María Teresa Gaspar-Dillanes y Patricia Fuentes-Mata (Fuentes-Mata y Espinosa Pérez 1997; Gaspar-Dillanes 1988), quienes han escrito sobre cuestiones relacionadas con peces costeros y manejo pesquero.

José Luis Castro-Aguirre, en últimas fechas investigador del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, en La Paz, B.C.S., ha publicado artículos sobre biogeografía, ecología y sistemática de peces marinos costeros de México, así como de la ictiofauna de los estuarios y lagunas costeras (Castro-Aguirre y Mora-Pérez 1984; Castro-Aguirre et al. 1986; Castro-Aguirre y Vivero 1990). Su trabajo demuestra la separación a menudo indistinta entre los peces y ecosistemas marinos y dulceacuícolas. Buena parte de la información en el presente volumen relacionada con los peces marinos de México se ha tomado de su obra, en especial Castro-Aguirre (1978) y Castro-Aguirre et al. (1999). Uno de sus alumnos, Juan Jacobo Schmitter-Soto, trabajó al inicio sobre peces costeros, para luego establecerse en Quintana Roo en El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR-Chetumal) y llevar a cabo estudios sobre la fauna dulceacuícola (Schmitter-Soto 1998b, 1999). También en ECOSUR (San Cristóbal, Chiapas) está Rocío

Rodiles-Hernández, quien ha establecido una colección ictiológica regional y lleva a cabo investigaciones sobre ecología, manejo y distribución de peces continentales.

### Peces dulceacuícolas de México

Finalmente, ninguna historia de la ictiología mexicana estaría completa sin unas palabras sobre Robert Rush Miller (1916-2003), autor del presente volumen (Fig. 4.13). El profesor Miller nació en Colorado Springs, CO, y creció en el sur de California. Estudió en el Pomona College y la Universidad de California en Berkeley. Su interés sobre los peces del oeste americano llamó la atención de Carl L. Hubbs y pronto se encontró en la Universidad de Michigan para estudiar un posgrado, después del cual aceptó un empleo en el Instituto Smithsonian. Regresó a la Universidad de Michigan en 1948 y pasó el resto de su carrera como curador de peces en el Museo de Zoología.

Muchos de los primeros artículos de Miller se refieren a los peces del oeste de Estados Unidos (e. g. su tesis doctoral, publicada en 1948, versa sobre los ciprinodontoides del Valle de la Muerte). Sin embargo, en 1950 su atención, como le había ocurrido a Seth Meek, se dirigió hacia el sur, e inició los trabajos encaminados hacia un conocimiento más formal de los peces dulceacuícolas de México, empresa a la cual dedicó la mayor parte de su vida profesional (ver la literatura citada).

Miller hizo la primera de sus muchas expediciones de colecta a México en 1938; la última fue en 1991, más de 50 años después (Fig 4.14). Como resultado de estos viajes se obtuvieron decenas de miles de especímenes mexicanos, que se localizan en el Museo de Zoología y otros lugares, con material adicional aportado por Carl L. Hubbs y otros, y por su padre, Ralph G. Miller, quien tenía gran interés sobre los peces del oeste y de las tierras áridas, y también sobre la carrera de su hijo. Una vez catalogados, los ejemplares, junto con los datos asociados, se convirtieron en numerosos artículos, informes y monografías sobre taxonomía y sistemática, así como contribuciones sobre historia natural, biogeografía, ecología y conservación. Más de 50 especies de peces mexicanos fueron descubiertas y descritas en el curso del trabajo de Miller y todavía hoy se siguen descubriendo nuevos taxones con base en sus especímenes. El profesor Miller disfrutó del apoyo constante y capaz de su esposa durante 47 años, Frances Hubbs Miller (1919-1987; casados el 11 de octubre de 1940, ver Chernoff 1988). Hasta su muerte, ella fue su principal asistente, colaboradora y administradora.

A lo largo de estas décadas, numerosos estudios sobre peces mexicanos fueron llevados a cabo también por alumnos bajo la supervisión directa del profesor





Figura 4.13. Los colegas de toda la vida, Robert Rush Miller (1916-2003) y W. L. Minckley (1935-2001), en una discusión durante la reunión del Consejo de los Peces del Desierto, realizada en 1994 en el Parque Nacional Valle de la Muerte; fotografía cortesía de W. R. Courtenay (a través de E. P. Pister).

Miller. Teruya (“Ted”) Uyeno (1961) generó información nueva y realizó una revisión crítica del difícil género de ciprínidos *Gila*, cuya distribución abarca gran parte de México, y contribuyó al conocimiento de los peces fósiles, así como a la genética de peces del oeste de Norteamérica (Uyeno y Miller 1971 et seq.; Uyeno et al. 1983; Uyeno y Smith 1962). Gerald Ray Smith (1966, 1992) es una autoridad sobre los catostómidos fósiles y modernos. R. Jack Schultz aportó novedades importantes sobre los pecílidos unisexuales de México (género *Poeciliopsis*; Schultz 1961 et seq.; Moore et al. 1970). J. M. Fitzsimons estudió la sistemática y comportamiento de los goodeidos (Miller y Fitzsimons 1971; Fitzsimons 1972, 1979) y más tarde la ecología de otros grupos (Fitzsimons y Seok 1989). D. I. Kingston llevó a cabo estudios polifacéticos del género de goodeidos *Ilyodon* (Kingston 1978, 1979). John G. Lundberg trabajó extensamente sobre ictalúridos recientes y fósiles antes de enfocarse más bien sobre estudios neotropicales (Lundberg 1970 et seq.). Jeffrey



Figura 4.14. Robert Rush Miller organizó numerosas expediciones para coleccionar y estudiar los peces de México. En las últimas décadas, viajaban en una camioneta pickup con un pequeño remolque, ambos llenos de víveres y equipo. Estos largos viajes, planeados y llevados a cabo con gran cuidado, son un recuerdo grato para los participantes debido a la atmósfera colegial y familiar que prevalecía. Aquí están la famosa camioneta y el remolque cerca de Illescas, Zac.; R. R. Miller (16 de febrero de 1970).

N. Taylor estudió la sistemática de los cíclidos mexicanos (e. g. Taylor y Miller 1980, 1983; Kornfield y Taylor 1983). Entre los estudiantes de épocas más recientes se cuentan Michael L. Smith, Barry Chernoff y Julian Humphries (e. g. Smith 1980a; Chernoff 1986a,b; Smith y Miller 1986a,b, entre otros; Humphries y Miller 1981; Humphries 1984a).

A lo largo de los años, el profesor Miller conformó una biblioteca formidable y en continua expansión. Gabinetes, repisas y cajas en su oficina rebosan de notas, hojas con datos, informes, manuscritos, tesis, fotografías, dibujos, sobretiros con comentarios en los márgenes y correspondencia, especialmente sobre peces mexicanos. Estos materiales representan no sólo el intervalo de su carrera, sino décadas de investigación en el futuro (e. g. Norris et al. 2003). Archivado cuidadosamente entre este aparente desorden está lo que podría considerarse un primer borrador de este libro. Es una copia de 1951 de un documento de 1949, titulado “Lista provisional de los peces dulceacuícolas de México”. Sobre esa base, estos materiales se fueron convirtiendo en texto y “El Libro”, como se le llamaba a lo largo de su génesis, fue tomando forma. La obra fundamental de la vida de Robert Rush Miller, *Peces dulceacuícolas de México*, se construyó sobre un fundamento que ha tardado casi dos siglos y medio para integrarse, establecido por los naturalistas y científicos aquí mencionados y también por otros no incluidos, pero cuyos nombres y obras aparecen en la literatura citada. Es el recuento más completo a la fecha sobre esta fauna, pero ciertamente no es, ni se pretende que sea, la última palabra.



## EXTIRPACIÓN, EXTINCIÓN Y CONSERVACIÓN

W. L. Minckley y Robert Rush Miller

A nivel mundial, los peces son el grupo de vertebrados más abundante. Sin embargo, también constituyen el grupo más amenazado, y los taxones de agua dulce son los que están sufriendo la mayor amenaza de todas (Moyle y Leidy 1992; Stiassny 1996; Leidy y Moyle 1998). La falta de información crítica sobre historias de vida, distribución natural y requerimientos ambientales de la mayoría de las especies mexicanas hace más difícil estimar el grado de vulnerabilidad y decidir qué medidas de protección son las apropiadas. Si este libro logra cumplir su propósito principal –facilitar la identificación de la ictiofauna continental mexicana– podemos empezar a obtener los datos necesarios para llamar la atención sobre el destino de las especies cuya existencia fundamental es conocida por tan pocas personas. Estos organismos están bajo el agua, escondidos a la vista y por lo tanto ocultos a la mente. Darlos a conocer es una necesidad elemental, si es que su notable diversidad y su valor intrínseco han de ser conservados.

Como escribió el pionero de la limnología Auguste Thienemann (1955): “un sistema fluvial es una unidad a lo largo de toda su longitud y debe manejarse de la misma manera, independientemente de las fronteras administrativas o políticas”.

Es claro que éste no ha sido el caso. El deterioro de los sistemas dulceacuícolas es grave en todo el planeta. Durante el lapso en que hemos estudiado de manera colectiva los peces de México y el suroeste de Estados Unidos, las biotas enteras de grandes segmentos de ríos importantes, por ejemplo el río Grande de Santiago aguas abajo de Guadalajara y el río Colorado aguas abajo de la presa Hoover, han sido simple y llanamente destruidos por contaminación o alteración de su curso. Los peces nativos de éstas y muchas otras cuencas han sido extirpados o diezmados por destrucción del hábitat, o bien reemplazados brutalmente por peces exóticos.

Esta situación no pasó inadvertida ni careció de advertencias. Numerosos investigadores además de nosotros han estudiado el declive de ictiofaunas en México, durante más de 30 años (Contreras-Balderas 1969b, 1974, 1975b,c, 1978a,b, 1987a,b; Pérez-Bernal et

al. 1990; Ceballos 1993; Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1994a; Espinosa Pérez 1993). Una compilación a nivel nacional por Contreras-Balderas (1987b) incluyó 114 especies como en peligro, amenazadas o merecedoras de atención especial; Deacon et al. (1979) mencionó 59; la IUCN (1988), 67; Williams et al. (1989), 126; y SEDESOL (1994) ofreció definiciones oficiales de “sujeta a protección especial, raro, amenazado o en peligro de extinción” para unas 135 especies incluidas en el presente volumen.<sup>1</sup> La disparidad de cifras resulta de la diferencia de criterios para definir “peligro”, de la inclusión de subespecies o de formas binacionales en algunas listas pero no en otras (Contreras-Balderas 1991) y del deterioro progresivo de la fauna. En cualquier caso, un promedio de estas listas (unos 100 taxones) constituye casi el 20% de toda la ictiofauna dulceacuícola de México, un porcentaje mucho mayor que el de cualquier otra unidad política mencionada por Leidy y Moyle (1998). Como se compila en el Cuadro 5.1 (ver pág. 71), por lo menos 29 especies están extintas (20 especies, con tres géneros extintos) o han sido extirpadas (por lo menos nueve especies, cinco géneros) del país en el último siglo. Esta dramática pérdida de biodiversidad se debe principalmente a la explosión de la población humana de México, de unos 15 millones de personas en su mayoría dispersas en áreas rurales en 1910, hasta casi 105 millones en el fin de milenio, concentradas sobre todo en ciudades industrializadas. La cantidad y calidad de agua se han vuelto críticas para el bienestar humano (Fundación Universo Veintiuno 1990) y los peces no están en condiciones de competir con los seres humanos por el agua.

Es también evidente que los seres humanos se están poniendo en riesgo a sí mismos al abusar de sus recursos hídricos (Contreras-Balderas 1974, 1975c; Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1994a; Lyons et al. 1995, 1998; Simonian 1995; Simon 1997). Aguas aba-

1. En la versión en español, he actualizado las referencias originales a SEDESOL (1994) con la información de la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT 2002). Cuando ha habido cambios en el nivel de amenaza de alguna especie, se citan ambas fuentes.- JJSS.

jo de las principales ciudades mexicanas, es evidente la severa contaminación por desechos domésticos sin tratar (Athié 1987), la cual lleva a una eutrofización tal, que la morbilidad humana va en aumento. La contaminación inorgánica (incluida la salinización) cerca de las áreas industrializadas, y a partir del flujo de retorno de la irrigación, vuelve inutilizable el agua o resulta en envenenamiento crónico (o agudo) de las personas que usan los ríos, lagos e incluso el agua del subsuelo. Los peces ya no sobreviven en muchos de los principales ríos y lagos, o si lo hacen, sufren los mismos efectos o soportan severos efectos indirectos que resultan en la alteración de hábitat y biotas enteros (Alvarado-Díaz et al. 1985; Guzmán-Arroyo 1990; López-López y Díaz-Pardo 1991; Soto-Galera et al. 1998).

Innumerables manantiales y pequeños arroyos se secaron poco después de la expansión de la electrificación rural que permitió en buena parte del país el uso de bombas de gran volumen. Los efectos de la extracción de agua del subsuelo sobre la ictiofauna han sido especialmente graves en las zonas áridas (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1994 a). Cerca de Torreón, Coah., el bombeo causó la inversión del flujo del agua freática y secó los manantiales (Flores 1990; Contreras-Balderas y Maeda 1985); provocó también la entrada de agua cargada de arsénico en el área, lo cual envenenó a los residentes humanos (Maeda 1990, 1992). El agotamiento del freático en la planicie costera de Sonora causó el reemplazo del agua dulce por agua salobre (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1994a), lo cual se compensó con un cambio de la agricultura de riego al cultivo de camarones marinos tierra adentro (!).

Incluso en áreas más húmedas, el bombeo con fines industriales, agrícolas y domésticos y la desviación de arroyos y manantiales para usos urbanos y agrícolas han tenido un impacto sobre las aguas superficiales, lo que ha llevado, en casos extremos, a la reducción de volumen y área de muchos de los lagos naturales más grandes de México (Alvarado-Díaz et al. 1985; Lyons et al. 1994, 1995, 1998, 2000; Guzmán-Arroyo 1995). La reducción del caudal de los grandes ríos, como el Bravo y el Colorado, debida al uso excesivo de agua río arriba, aunada a los flujos de retorno del riego, ha resultado además en la salinización. Los peces marinos y estuarinos penetran cada vez más adentro aguas arriba y las especies dulceacuícolas retroceden a lo largo de los últimos 600 km del río Bravo (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1993; Edwards y Contreras-Balderas 1991); el delta del río Colorado está prácticamente seco y carente de peces (Minckley 2000).

La necesidad crítica de México de un abasto de agua para uso doméstico, de riego e industrial, así como para generación de energía eléctrica, se ha enfrentado mediante la construcción de presas en ríos grandes y

pequeños. Las presas tienen efectos particularmente perniciosos sobre los sistemas fluviales y los peces nativos (Ward y Stanford 1979; Collier et al. 1996; Joseph 1998). Los ríos, una vez represados, dejan de ser sistemas que enriquezcan y sostengan la vida, ya sea aguas arriba o río abajo. Otro resultado importante de la estabilización de los ríos mediante presas es el establecimiento de peces exóticos, los cuales, al menos en el suroeste de los Estados Unidos, constituyen hoy en día la mayor amenaza a la sobrevivencia de las especies nativas (Minckley 1991b). Siempre que aparecen las especies exóticas, como invariablemente sucede en las presas u otros hábitat estabilizados de la región, los peces nativos sufren al principio y más adelante acaban por desaparecer (Minckley 1999c). El bajo río Colorado, altamente modificado y desecado por el uso excesivo de agua río arriba, tiene la dudosa distinción de que su fauna nativa de peces dulceacuícolas se ha visto totalmente sustituida por exóticos (Minckley 1982). No existe otra ictiofauna fluvial mexicana, que sepamos, tan profundamente transformada, pero el número de especies introducidas va en aumento en todas partes (Hendrickson 1983; Contreras-Balderas y Escalante-Cavazos 1984; Contreras-Balderas 1987a) y el panorama es francamente pesimista. Hasta hace poco, algunos peces mexicanos de agua dulce y sus hábitat quedaron protegidos, en buena parte por azar, gracias a la protección local de las fuentes de agua domésticas, escenarios naturales u otros recursos (Contreras-Balderas 1991), pero este mecanismo no será efectivo durante mucho tiempo.

Existe evidencia, sin embargo, de que algunas iniciativas nuevas han producido ciertas recomendaciones y resultados positivos. Un estudio reciente de la cuenca del río Lerma (Soto-Galera et al. 1999) es la primera evaluación cuantitativa en México de las condiciones a lo largo de toda una cuenca. Las conclusiones, basadas en el análisis de los registros de peces en 116 sitios de estudio durante el periodo 1885-1975, fueron en parte las siguientes (corchetes nuestros):

La cuenca ha experimentado una tremenda degradación a lo largo del siglo XX. Hacia 1985-93, más de la mitad de nuestros sitios de estudio había desaparecido o estaba tan contaminado que ya no podía albergar peces. Sólo 15% de los sitios eran todavía capaces de contener especies delicadas. Un 40% de los peces nativos de la cuenca [se conocen 42 taxones] había sufrido importantes declives en su distribución y tres especies podrían estar extintas. La extensión y magnitud de la degradación en la cuenca del río Lerma iguala o excede a los peores casos reportados en cuencas de tamaño comparable en cualquier otra parte del mundo.

A pesar de que este estudio se realizó en una escala amplia, permitió que se hicieran recomendaciones sólidas para la protección inmediata de partes específicas de la cuenca del río Lerma. Es de subrayarse que muchas de las “especies delicadas”, de particular importancia en conservación, tenían cierta protección en parques o fuentes municipales de agua (como lo observó Contreras-Balderas 1991), lo cual probablemente explica su sobrevivencia a pesar de la degradación global de la cuenca. Solamente un pequeño río de tierras bajas mantuvo “buena calidad ambiental y especies delicadas” (Soto-Galera et al. 1999).

Ecosistemas enteros, como el importantísimo río Usumacinta (Miller 1988), necesitan de un estudio inmediato, integral, interdisciplinario, por equipos de especialistas, para evaluar su dinámica antes de que se alteren todavía más. Así, los científicos pueden cuantificar los impactos y proveer datos que demuestren que los actuales niveles y patrones de desarrollo son insostenibles. Estos datos pueden usarse entonces para influir sobre

los esfuerzos políticos para la conservación del ambiente humano, el cual, a su vez, incluye a los peces nativos.

Las cada vez peores condiciones para el bienestar humano, la política cambiante y un movimiento ambientalista que rápidamente va emergiendo en México (Simonian 1995; Simon 1997; Challenger y Caballero 1998) son factores que llevan a una mayor conciencia pública, reflejada en una respuesta política (Williams et al. 1989; Contreras-Balderas 1991). Un ejemplo es la Ley Federal Mexicana del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente (SEDUE 1988) y la publicación de una lista oficial mexicana de especies en peligro de extinción amenazadas, raras o sujetas a protección especial (SEDESOL 1994, SEMARNAT 2002). Sin embargo, como bien observó Contreras-Balderas (1991), “debería reconocerse que un número apabullante de especies endémicas y hábitat acuáticos afectados desaparecerán casi con toda certeza antes de que podamos lograr un sistema adecuado y racional de conservación de especies y áreas protegidas”.

Cuadro 5.1. Peces dulceacuícolas considerados extintos o extirpados de México en el siglo XX.

EXTINTOS EN LA NATURALEZA	
<i>Dionda</i> sp. (río del Tunal)	<i>Priapella bonita</i>
<i>Evarra bustamantei</i>	<i>Zoogoneticus tequila</i> *
<i>E. eigenmanni</i>	<i>Megupsilon aporus</i>
<i>E. tlahuacensis</i>	<i>Cyprinodon alvarezi</i>
<i>Hybopsis aulidion</i>	<i>C. ceciliae</i>
<i>Notropis orca</i>	<i>C. inmemoriam</i>
<i>N. saladonis</i>	<i>C. latifasciatus</i>
<i>Stypodon signifer</i>	<i>C. longidorsalis</i>
<i>Characodon garmani</i>	<i>C. veronicae</i>
<i>Skiffia francesae</i>	<i>Menidia charari</i>
EXTIRPADOS	
<i>Scaphirhynchus platyrhynchus</i>	<i>Notropis simus</i>
<i>Gila elegans</i>	<i>Ptychocheilus lucius</i>
<i>Plagopterus argentissimus</i>	<i>Rhinichthys osculus</i>
<i>Hybognathus amarus</i>	<i>Xyrauchen texanus</i>

Nota: de algunos existen todavía poblaciones en cautiverio (ver reseñas de especies).

\* Recientemente, O. Domínguez (com. pers.) localizó una población silvestre remanente de *Zoogoneticus tequila*. JSS



## 6

# LOS PECES

### Nombres científicos y nombres comunes

Los humanos son por naturaleza curiosos sobre las similitudes y diferencias entre los objetos y acontecimientos de su entorno. El desarrollo de la mente humana parece haber estado muy relacionado con la percepción de las discontinuidades de la naturaleza. Así pues, los sistemas taxonómicos populares, precursores de nuestra actual taxonomía formal, se originaron muy temprano en la historia cultural (Raven et al. 1971). Hace apenas 250 años, Carl von Linné aplicó un sistema de dos palabras a cada especie que conocía. Desde esa época, los nombres científicos se han usado tanto para animales como para plantas. Muchas especies animales y vegetales, por ejemplo, *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, el espinucho, y *Zea mays* Linnaeus, el maíz, todavía llevan los nombres que él les dio en 1758.

El nombre de una especie consiste en dos partes, cada una normalmente formada a partir de raíces latinas o griegas. La primera parte, llamada género, lleva mayúscula inicial, pero la segunda parte, la especie, no lleva mayúscula. Ambas se imprimen en cursivas (por ejemplo, *Petenia splendida*) o de algún otro modo que sirva para separarlas del resto del texto; a menudo, si ello no ocasiona ambigüedad, el nombre genérico puede abreviarse a su inicial (*P. splendida*). Una tercera parte del nombre de la especie, muchas veces omitido, es el autor que propuso el nombre por primera vez: por ejemplo, el roncador de agua dulce, *Aplodinotus grunniens* Rafinesque. Este nombre se coloca entre paréntesis cuando el nombre específico ha sido transferido de un género a otro; por ejemplo, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque) se llamó originalmente *Silurus punctatus* Rafinesque. En algunos artículos técnicos, la fecha de la descripción original puede incluirse también; por ejemplo, *Aplodinotus grunniens* Rafinesque 1819 o *Ictalurus punctatus* (Rafinesque 1818). He incluido los nombres de los autores en todos los casos en que de otra manera pudiera resultar una confusión nomenclatural.

Con algunas excepciones, los nombres científicos significan algo. Puede ser que describan al organismo (en latín, *Ictalurus* significa “pez gato” y *punctatus* significa “moteado”, en referencia a la coloración caracte-

rística del cuerpo) o que se refieran a su distribución (*Gambusia yucatanana* Hubbs, por el estado de Yucatán), o rindan homenaje a una persona, por ejemplo su descubridor (e. g. *Cyprinodon alvarezii* Miller, por el profesor José Álvarez del Villar). El nombre de una especie puede ser: (1) un adjetivo, que debe concordar con el género gramatical del nombre genérico, por ejemplo *Poeciliopsis* (femenino) *fasciata* (terminación femenina), no *fasciatus* (masculino) o *fasciatum* (neutro); (2) un sustantivo en aposición, por ejemplo del nombre en vernáculo en español “popoche” en la combinación *Algansea popoche* (Jordan y Snyder) o la traducción al español del nombre vernáculo en inglés “largemouth” en *Cyprinella bocagrande* (Chernoff y Miller) (las terminaciones de estos nombres son las mismas, independientemente del género gramatical del nombre genérico); (3) un patronímico, en honor de un nombre personal en latín o de un nombre personal moderno que ha sido latinizado. Algunos ejemplos: *Eleotris pisonis* (Gmelin) en honor a una persona llamada Piso, *Catostomus clarkii* Baird y Girard por el capitán William Clark, de la famosa expedición Lewis y Clark, y *Xiphophorus hellerii* Heckel, nombrado por el profesor Karl Heller. Brown (1956) ofrece una excelente guía para comprender y crear nombres científicos.

Otros nombres científicos, por ejemplo los de familias y órdenes, no van en cursivas, pero todos llevan mayúscula inicial. Los nombres de familia de los peces y otros animales terminan en “-idae” (e. g. familia Cyprinidae, las carpitas), y los nombres de su familia terminan en “-inae” (subfamilia Cyprinodontinae); ambos son plurales en sentido gramatical formal (e. g. debería escribirse y decirse “los Cichlidae son”). Sin embargo, muchos taxónomos se refieren en singular a los clados monofiléticos (las familias y otros taxones de una clasificación filogenética son monofiléticos). Los nombres genéricos están en nominativo singular; por lo tanto es erróneo decir “los *Centropomus* se encuentran”, aunque puede decirse “las especies del género *Centropomus* se encuentran”. Las categorías básicas en la jerarquía taxonómica que usan todos los científicos en todas las clasificaciones biológicas son: (1) phylum (e. g. Chordata, los cordados), (2) clase (Actinopterygii, los peces de aletas

espinosas), (3) orden (Perciformes, los peces de tipo perca), (4) familia (Percidae), (5) género (*Etheostoma*) y (6) especie (*lugoi*), el dardo de Cuatro Ciénegas.

Se puede pensar en una especie como el conjunto de todos los individuos que se reproducen entre sí real o potencialmente para producir descendencia fértil y están aislados genéticamente en la naturaleza de otros grupos similares. Las subespecies se definen de manera arbitraria; ninguna se reconoce formalmente en este libro. En las últimas tres décadas, sin embargo, es notable que muchos taxones antes considerados subespecies se toman ahora como especies válidas. También se definen de manera arbitraria los géneros, familias y otras categorías taxonómicas superiores. Solamente la especie es considerada por muchos una entidad real, no arbitraria, y es un concepto central en el estudio de la evolución (Bock 1986; Futuyma 1986).

Al preparar este libro he tratado de ser conservador en el uso de los nombres genéricos. Por ejemplo, es claro que el género de ciprinidos *Notropis* Rafinesque, enlistado con 107 especies por Robins et al. (1980), no es monofilético (las especies incluidas no comparten una misma y única genealogía). Separar algunos grupos naturales (e. g. *Cyprinella* Girard) y no todos implicaría volver parafilético al resto del grupo; sin embargo, acepto algunas de las propuestas más recientes para resucitar nombres genéricos dentro de *Notropis* y otros géneros de ciprinidos, con base principalmente en el trabajo de Mayden (1989) y las contribuciones en Mayden (1992). Los mismos argumentos rigen para "*Cichlasoma*" Baird y Girard, el cual, en sentido amplio, no es monofilético y debería subdividirse; no obstante, hasta que el género se evalúe en su totalidad, el resto de "*Cichlasoma*" se volvería parafilético. Sin embargo, en mi opinión (y la de S. M. Norris, ver más adelante), algunas especies de cíclidos mexicanos deben separarse en géneros, los cuales en buena medida corresponden a las "secciones" propuestas con anterioridad por C. Tate Regan (1905, 1906-1908). Así pues, no soy del todo congruente, pero espero que con justificación, al aceptar algunos, pero no todos, los cambios sugeridos para *Notropis*; al proponer la separación de numerosas especies de "*Cichlasoma*" en géneros separados, pero retener el nombre genérico *Arius* Cuvier y Valenciennes (de la familia de bagres Ariidae) como preferible a las sugerencias recientes de dividirlo en dos o más géneros. Después de todo, lo interesante son las especies, no los géneros.

A pesar de que cambian a menudo, la mayor virtud de los nombres científicos es que son más precisos y de uso más amplio que los nombres comunes; el mismo organismo lleva el mismo nombre científico en todos los países. Incluso en China y Rusia, que usan diferentes alfabetos y nombres comunes muy distintos, los

nombres científicos son los mismos que en cualquier otra parte y siempre se escriben en el alfabeto latino, utilizado con este propósito en todo el mundo. Legos y científicos suelen molestarse cuando los nombres científicos cambian. Sin embargo, la investigación y el descubrimiento jamás cesan y, en la práctica, los científicos suelen estar en desacuerdo sobre el género al cual pertenece una especie e incluso sobre la validez de una especie dada. Cuando dos especies son consideradas una sola, el nombre más antiguo es el que se usa para la unión. Esto se denomina la Ley de Prioridad. Si una persona le asigna subsecuentemente un nombre distinto a una especie y después resulta que ésta es la misma que una especie previamente descrita, el segundo nombre se convierte en un sinónimo (queda en sinonimia con el primero).

A diferencia de los nombres científicos, los nombres comunes no están sujetos a reglas internacionales; cualquiera puede acuñarlos. Se han hecho intentos de estandarizar los nombres comunes; una guía excelente, desarrollada a lo largo de muchos años, es *Common and Scientific Names of the United States, Canada, and Mexico* (Nelson et al. 2004, 6a edición).<sup>1</sup> La preparación de la última versión de dicha obra, la cual por primera vez incluye una cobertura completa de los peces mexicanos, coincidió con los esfuerzos para completar y publicar el presente libro. Entre ambos proyectos hubo coordinación sobre el uso de los nombres comunes, de modo que cualquier discordancia entre ellos es accidental. Sin embargo, hay desacuerdos menores entre ambos libros con respecto a algunas asignaciones genéricas y el reconocimiento de ciertas especies. Esto se debe a diferencias de opinión entre el profesor Miller, y Nelson y colaboradores.

### Determinación de las familias de peces dulceacuícolas mexicanos

La determinación es el primer paso hacia la comprensión básica de la biología y ecología de la ictiofauna mexicana. Las siguientes claves para la identificación de los peces de México son dicotómicas; es decir, la información que debe confrontarse con un espécimen a la mano se presenta en alternativas opuestas. A medi-

1. El texto original hace referencia a la 5ª edición de dicho libro, la cual no incluía a los peces mexicanos. En esta versión española, los nombres comunes se han tomado de Nelson et al. (2004, la 6ª edición). En ocasiones, como señalaba el Dr. Miller, el texto original no concordaba con Nelson et al. (2004); tales discordancias se han corregido, de modo que, salvo excepciones que así se señalan, todos los nombres comunes de esta versión española concuerdan con dicha referencia (excepto por errores obvios -ortográficos o gramaticales- en Nelson et al. 2004).- JJS.



da que los caracteres se confirman como presentes (o ausentes), uno avanza a través de las alternativas hasta llegar a una determinación tentativa. La topografía general y algunos rasgos específicos de los peces se muestran en la figura 6.1a-c. Consultar a menudo estas ilustraciones y otras incluidas en la clave ayudará a confirmar la identidad de la especie. En las claves para especies (más adelante, dentro de la reseña de cada familia), a veces se utilizan también ámbitos geográficos, aunque uno debe recordar que las translocaciones artificiales entre cuencas han ocurrido con demasiada frecuencia. Los términos se definen con mayor profundidad en el glosario. Se pueden encontrar textos introductorios para la determinación de peces en numerosas guías ictiológicas regionales. Para ahorrar espacio, he preferido no repetir ese material aquí y sugiero al lector que consulte las siguientes fuentes para mayor información: Trautman (1957), Hubbs y Lagler (1958), Cross (1967), Moyle (1976, 2002), Becker (1983), Robinson y Buchanan (1988), Etnier y Starnes (1993), Jenkins y Burkhead (1994) y Ross (2001).<sup>2</sup>

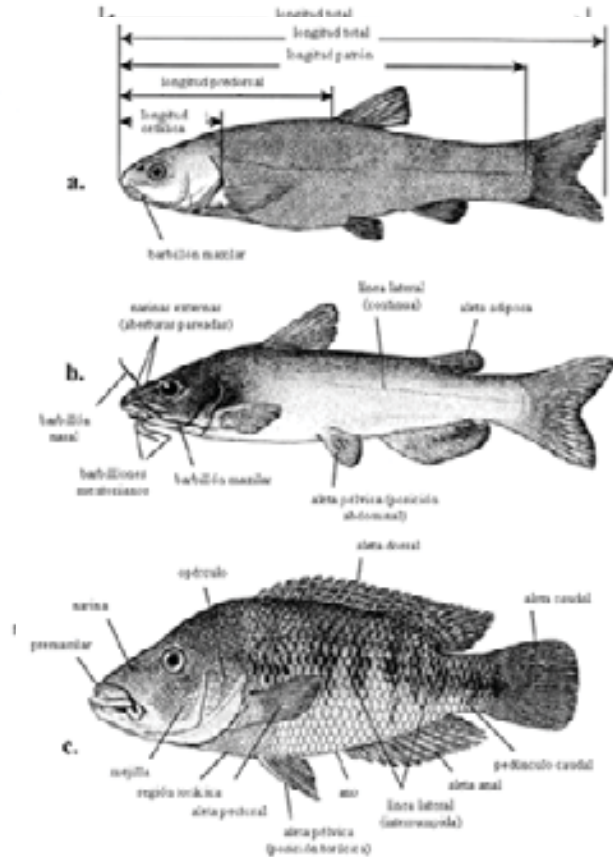


Fig. 6.1. Peces hipotéticos (a, carpita; b, bagre ictalúrido y c, cíclido), con mediciones y características de uso común en las claves; ver el glosario para detalles; T. Petersen.

Clave para las familias de los peces dulceacuícolas mexicanos

- 1a. Sin mandíbulas; cuerpo sin aletas pares; la boca, un disco circular, armado en los adultos con dientes córneos (Figs. 6.2a,b); la fosa nasal, una abertura simple, mediana, en la parte superior de la cabeza; a cada lado de la cabeza, siete de aberturas branquiales externas semejantes a poros (Fig. 6.3a) ..... PETROMYZONTIDAE
- 1b. Con mandíbulas; cuerpo con aletas pectorales y normalmente con aletas pélvicas (Fig. 6.1), excepto en los Synbranchidae, con cuerpo de anguilas (ver alternativa 10a); fosas nasales pareadas, una o cinco aberturas branquiales externas, a manera de ranuras ..... 2
- 2a (1b). 5 pares de aberturas branquiales externas (Fig. 6.3b); esqueleto cartilaginoso (Chondrichthyes)... 3
- 2b. Un solo par de aberturas branquiales externas (Fig. 6.3c-e); esqueleto óseo (Osteichthyes)<sup>3</sup> ..... 4
- 3a (2a). Aberturas branquiales laterales; hocico corto, chato, sin proyecciones laterales a manera de sierra; aleta pectoral libre en su parte anterior ..... CARCHARHINIDAE
- 3b. Aberturas branquiales ventrales; hocico alargado a manera de una hoja delegada plana, a modo de

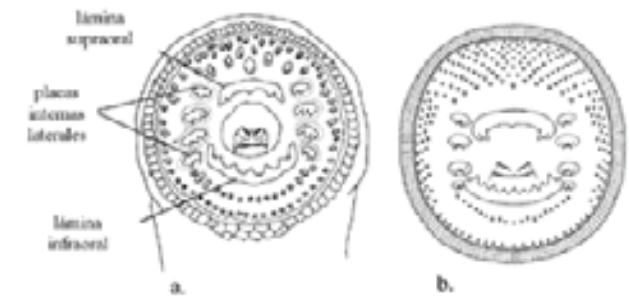


Fig. 6.2. Discos orales de lampreas adultas, mostrando el tamaño, configuración y otros detalles de la dentición: (a) *Lampetra tridentata* ("parásita") de Moyle (1976: Fig. 24), sobre la base de Vladykov y Follett (1967: fig. 2); y (b) *L. spadicea* ("no parásita"), de Hubbs y Potter (1971: fig. 8); G. Eager.

2. Existen también buenos textos introductorios en español, por ejemplo Álvarez del Villar 1970, Reséndez-Medina 1981, Castro-Aguirre et al. 1999, entre otros.- JJSS.

3. De acuerdo con Nelson (1994 y 2006), cuya clasificación a nivel familia se adopta en lo general en este libro, el nombre Osteichthyes es un nombre vernáculo. Chondrichthyes, en cambio, es el nombre de una clase.- JJSS.

sierra, armada con dientes en cada margen lateral; aleta pectoral adherida a los lados de la cabeza frente a la abertura branquial.....PRISTIDAE

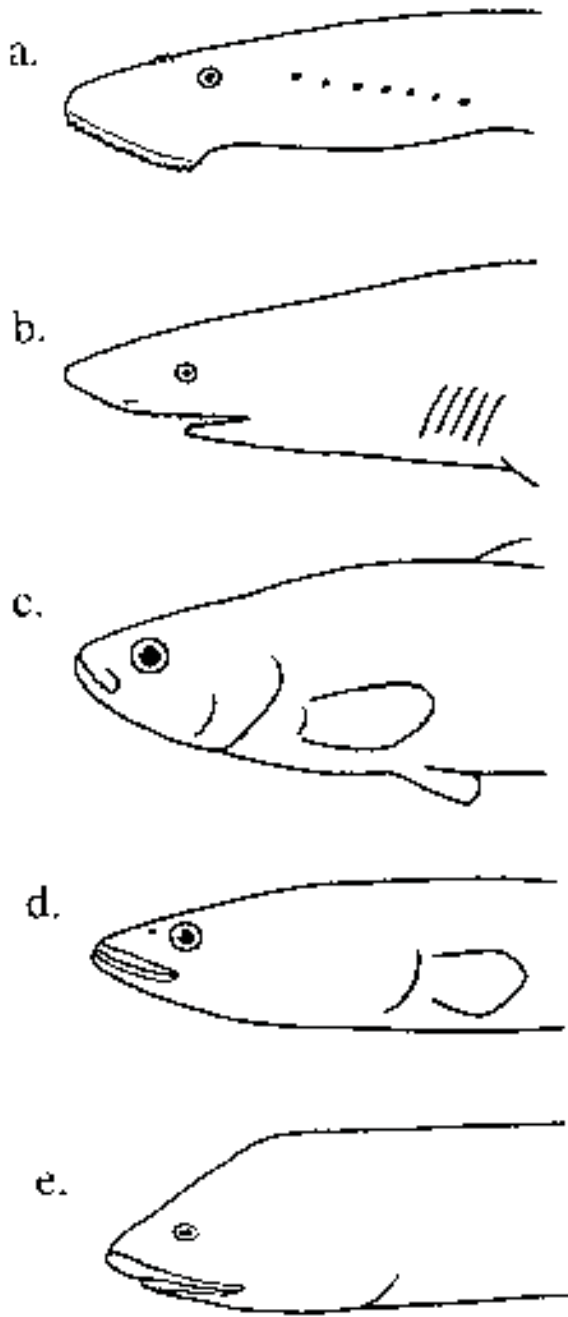
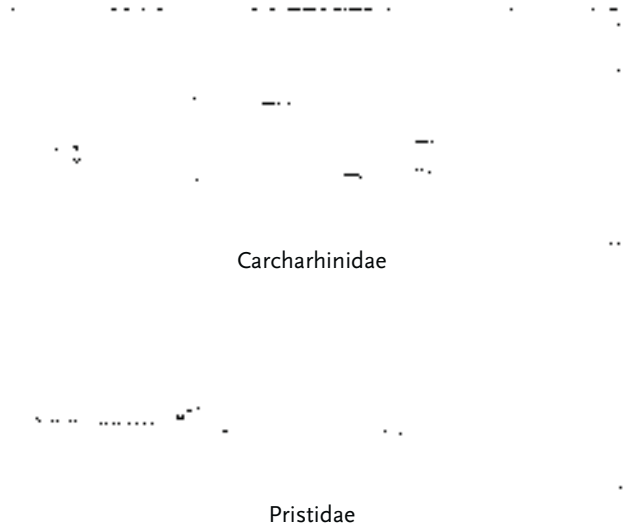
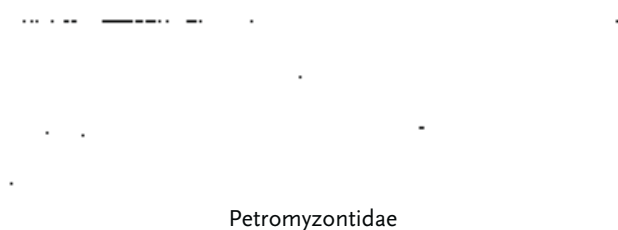


Fig. 6.3. Posición y configuración de las aberturas operculares en algunos peces: (a) Petromyzontidae; (b) Chondrichthyes; (c) Cyprinidae; (d) Anguillidae; (e) Synbranchidae; T. Petersen.



4a (2b). Aleta caudal heterocerca o heterocerca abreviada (Fig. 6.4a,b), su lóbulo superior mucho más largo que inferior; cuerpo con escudetes o escamas ganoideas gruesas (Fig. 6.5a) ..... 5



Fig. 6.4. Tipos de esqueleto caudal en algunos peces: (a) heterocerca; (b) heterocerca abreviada; (c) homocerca; T. Petersen.



Fig. 6.5. Tipos de escama en algunos peces: (a) ganoidea; (b) cicloidea; (c) ctenoidea; T. Petersen.

4b. Aleta caudal homocerca, de perfil simétrico (Fig. 4c), sus lóbulos generalmente iguales; escamas delgadas, cicloideas, ctenoideas (Fig. 6.5b,c) o ausentes ..... 6

5a (4a). Boca ventral, las mandíbulas prácticamente sin dientes; aleta caudal fuertemente heterocerca; cuerpo parcialmente acorazado con 5 hileras longitudinales de escudetes óseos; hocico relativamente

corto, cónico, con 4 barbillones de longitud variable en su superficie ventral.....ACIPENSERIDAE

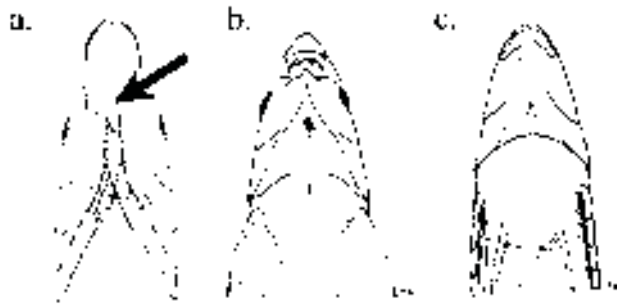
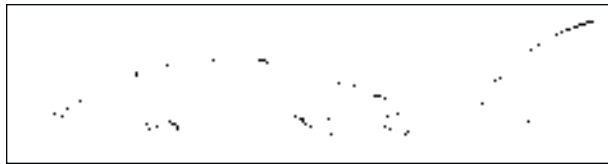


Fig. 6.6. Superficies inferiores de la cabeza en algunos peces: (a) posición de la placa ocular (flecha) y membranas branquiostegas con amplio traslape; T. Petersen; (b) pliegues operculares adnados al istmo, tomado de Cross (1967: fig. 8); (c) pliegues operculares ampliamente conectados, tomado de Cross (1967: fig. 8).



Acipenseridae

5b. Boca terminal, fuertemente dentada; aleta caudal heterocerca abreviada; cuerpo cubierto con escamas ganoideas gruesas, que forman una armadura ósea articulada; mandíbulas alargadas, robustas, con dientes fuertes; sin barbillones .. LEPISOSTEIDAE



Lepisosteidae

6a (4b). Con placa gular ósea (Fig. 6.6a) ....ELOPIDAE



Elopidae

6b. Sin placa gular (Fig. 6.6b,c)..... 7  
 7a (6b). Cráneo asimétrico, ambos ojos del mismo lado de la cabeza en los adultos (Fig. 6.7); el lado del cuerpo opuesto a los ojos, típicamente despigmentado..8  
 7b. Cráneo asimétrico, los ojos (cuando hay), ubicados normalmente; pigmentación similar en ambos lados del cuerpo ..... 9

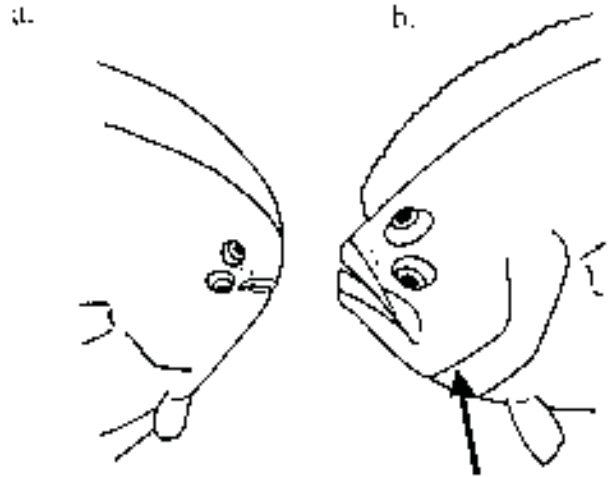


Fig. 6.7. Lenguados con preopérculos contrastantes: (a) margen libre; (b) incrustado en tejido suave; T. Petersen.

8a (7a). Opérculo con el margen posterior libre y expuesto (Fig. 6.7a); ojos y pigmentación, del lado izquierdo; mandíbula inferior proyectada..... PARALICHTHYIDAE



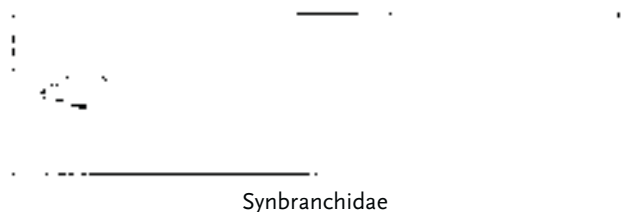
Paralichthyidae

8b. Preopérculo con el margen posterior adnado (Fig. 6.7b); ojos y pigmentación, del lado derecho; mandíbula inferior incluida.....ACHIRIDAE



Achiridae

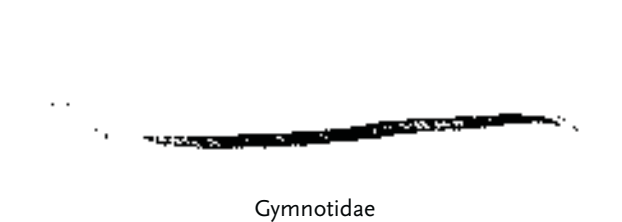
- 9a (7b). Cuerpo anguiliforme, alargado, cilíndrico . 10
- 9b. Cuerpo no anguiliforme, ni alargado, ni cilíndrico ..... 13
- 10a (9a). Sin aletas pareadas; la abertura branquial, una ranura ventral transversal (Fig. 6.3e) ..... SYNBRANCHIDAE



- 10b. Aletas pareadas (por lo menos las aletas pectorales) presentes; aberturas branquiales laterales.... 11
- 11a (10b). Cuerpo con seis o siete hileras longitudinales de placas óseas; aletas dorsal, caudal y anal separadas; boca al final de un hocico largo y tubular..... SYGNATHIDAE



- 11b. Cuerpo con escamas diminutas incrustadas o sin escamas; sin placas óseas; boca normal, hocico no tubular; aleta anal larga y continua con la aleta caudal (la cual puede ser rudimentaria)..... 12
- 12a (11b). Ano muy adelante (yugular), apenas detrás de la cabeza, bajo la aleta pectoral; sin aleta dorsal; aberturas branquiales al frente y parcialmente encima de la aleta pectoral ..... GYMNOTIDAE



- 12b. Ano cerca de la mitad del cuerpo; aleta dorsal presente, continua con la aleta anal e incluyendo a la aleta caudal; aberturas branquiales debajo y al frente de la aleta pectoral..... ANGUILLIDAE
- 13a (9b). Aleta pélvica sin espinas y con más de cinco radios blandos (a veces cinco o menos en *Cyprinodon*, familia Cyprinodontidae); escamas cicloideas (Fig. 6.5b), cuando presentes; aleta anal sin espina..... 14



- 13b. Aleta pélvica con una espina robusta y cinco o menos radios blandos (reducidos a un filamento en *Ogilbia*, familia Bythitidae); escamas, cuando presentes, usualmente ctenoideas (Fig. 6.5c); aleta anal con 1 a 10 espinas (ninguna en Bythitidae) ..... 29
- 14a (13a). Aleta pectoral con un radio espinoso anterior; cuerpo sin escamas ..... 15
- 14b. Aleta pectoral sin un radio espinoso; cuerpo con escamas..... 17
- 15a (14a). Narinas posteriores con barbillón (Fig. 6.8a) ..... ICTALURIDAE

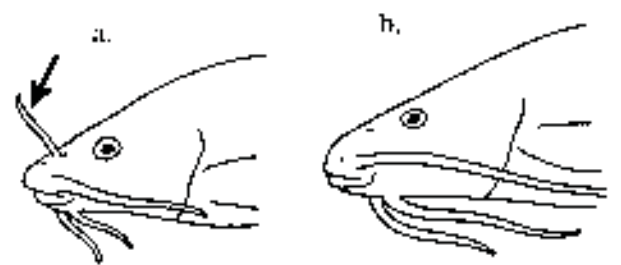
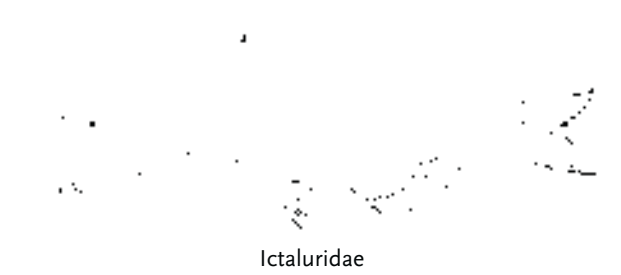


Fig. 6.8. Bagres: (a) bagre ictalúrido, con barbillón asociado a las narinas posteriores; (b) bagre árido, sin barbillón nasal; T. Petersen.

- 15b. Narinas posteriores sin barbillón (Fig. 6.8b) ... 16
- 16a (15b). Aleta adiposa (Fig. 6.1b) larga, su base mucho más larga que la de la aleta dorsal; 6 radios pélvicos .....PIMELODIDAE<sup>4</sup>
- 16b. Aleta adiposa corta, su base más corta que la de la aleta dorsal; 8 o 9 radios pélvicos .....ARIIDAE

4. Los bagres mexicanos antes asignados a esta familia se consideran ahora en Heptapteridae (Bockmann y Guazzelli 2003).- JJSS.

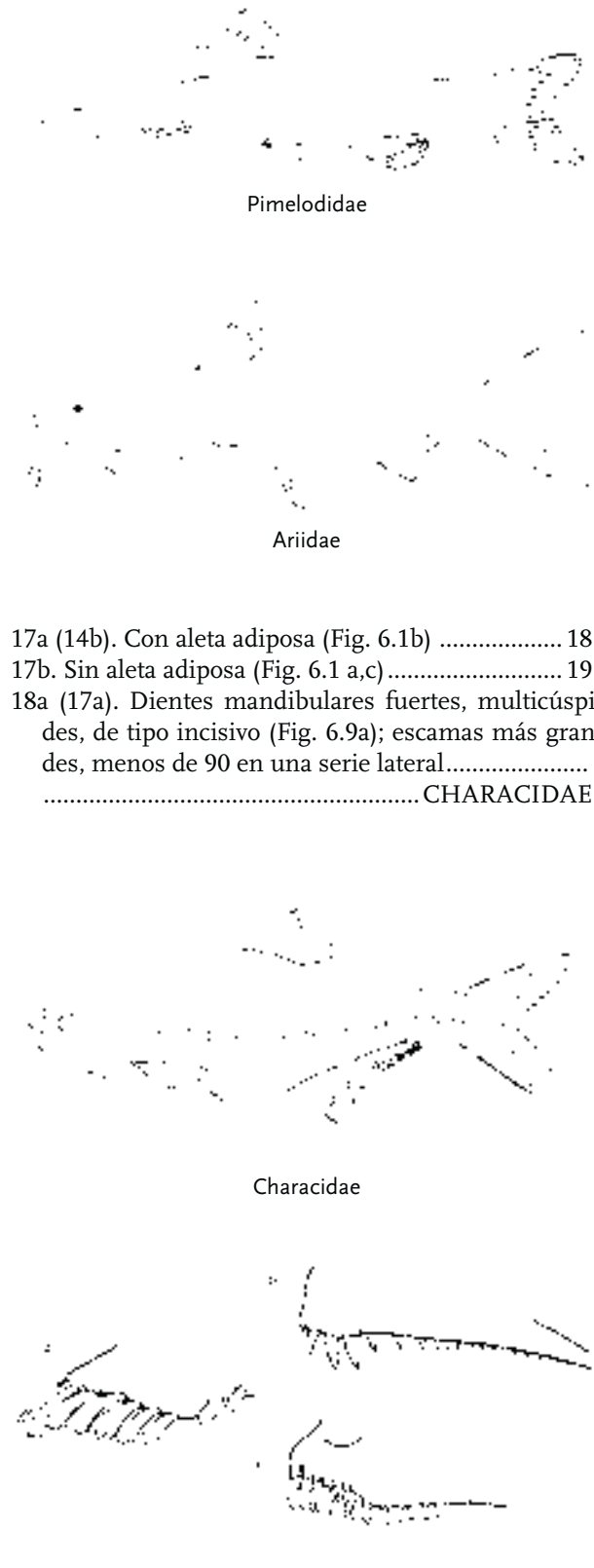
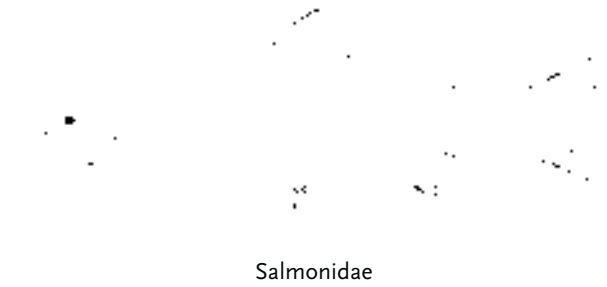


Fig. 6.9. Tipos de dientes mandibulares en algunos peces: (a) dientes de tipo incisivo de un carácido; (b) dientes caninos; (c) dientes cónicos (cardiformes); T. Petersen.

18b. Dientes no multicúspides, dientes cónicos fuertes en las mandíbulas (Fig. 6.9c) y lengua; escamas más pequeñas, más de 100 en una serie lateral..... SALMONIDAE



17a (14b). Con aleta adiposa (Fig. 6.1b) ..... 18  
 17b. Sin aleta adiposa (Fig. 6.1 a,c)..... 19  
 18a (17a). Dientes mandibulares fuertes, multicúspides, de tipo incisivo (Fig. 6.9a); escamas más grandes, menos de 90 en una serie lateral..... CHARACIDAE  
 19a (17b). Cabeza sin escamas..... 20  
 19b. Cabeza parcialmente con escamas ..... 23  
 20a (19a). Membranas branquiostegas libres del istmo (Fig. 6.6a), aberturas branquiales que se extienden hacia adelante hasta debajo de los ojos..... 21  
 20b. Membranas branquiostegas unidas al istmo y unidas ampliamente entre sí (Fig. 6.6); aberturas branquiales que no se extienden hacia adelante más allá de los brazos verticales de los preopérculos..... 22  
 21a (20a). Boca de tamaño moderado, maxilar que no llega más allá de la mitad del ojo; escamas en la línea central del vientre, a manera de una quilla aserrada (Fig. 6.10) ..... CLUPEIDAE

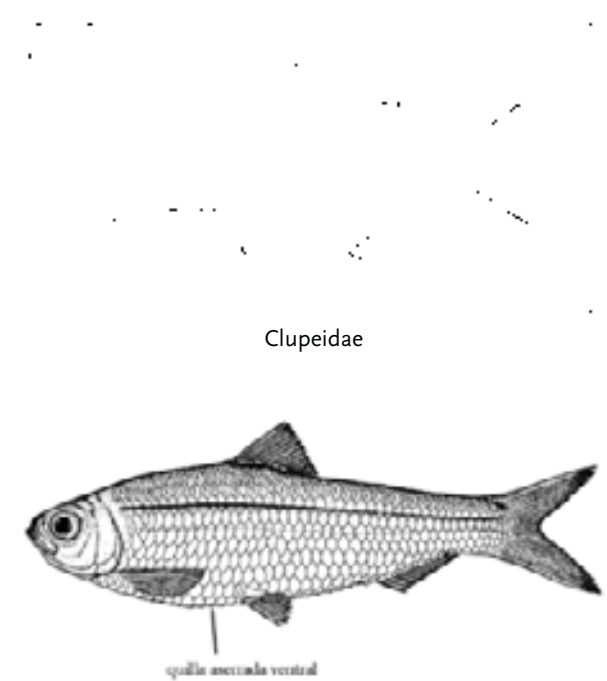


Fig. 6.10. Escamas modificadas que forman una quilla aserrada en el vientre de *Lile stolifera* (Clupeidae); T. Petersen.

21b. Boca muy grande, maxilar que se extiende mucho más allá del ojo; sin quilla aserrada en la línea central del vientre ..... ENGRAULIDAE



Engraulidae

22b. Boca de posición variable, pero no carnosa ni adaptada para chupar; aleta anal en posición más anterior, la distancia de su origen a la base de la caudal cabe menos de 2.5 veces en la distancia del origen de la anal a la punta del hocico (excepto en la carpa común y el pez dorado, ver alternativa 22a); dientes faríngeos, menos de 9 en cada lado, no pectinados, en una a tres hileras (Fig. 6.11c-e) ... CYPRINIDAE



Cyprinidae

22a (20b). Boca inferior, con labios carnosos, adaptados para chupar; aleta anal posterior, la distancia de su origen a la base de la caudal cabe más de 2.5 veces en la distancia del origen de la anal a la punta del hocico (la carpa común y el pez dorado, familia Cyprinidae, aparecen en esta parte de la clave, pero se distinguen por los radios espinosos al frente de las aletas dorsal y anal); dientes faríngeos en una sola fila, numerosos (25 o más) y pectinados (Fig. 6.11a)..... CATOSTOMIDAE



Catostomidae



Fig. 6.11. Dientes faríngeos de algunos peces cipriniformes: (a) *Catostomus*; (b) *Dionda*; (c) *Gila*; (d) *Cyprinus*; T. Petersen.

23a (19b). Aleta pectoral muy elevada en el costado, sobre el eje del cuerpo (Fig. 6.12a) ..... 24

23b. Aleta pectoral más abajo en el costado o en la región torácica, por debajo del eje del cuerpo (Fig. 6.12b,c)..... 25

24a (23a). Mandíbulas alargadas, en forma de un pico delgado, con dientes fuertes.....BELONIDAE

24b. Sólo la mandíbula inferior alargada como un pico, con dientes débiles o escasos; mandíbula superior corta, triangular..... HEMIRAMPHIDAE

25a (23b). Aleta anal similar en ambos sexos, la del macho adulto no especializada como un órgano intromitente (gonopodio); ovíparos ..... 26

25b. Aleta anal diferente en machos y hembras adultos, en el macho adulto modificada como un gonopodio alargado, cilíndrico (Fig. 6.13b,c), o bien con los primeros 6-8 radios cortos, separados por una muesca del resto de la aleta (Fig. 6.13a); vivíparos ..... 27

26a (25a). Hueso lacrimonal (antes llamado preorbital) angosto, menos de la mitad del diámetro ocular, torcido, normalmente con un surco vertical medio (Fig. 6.14a); normalmente con dientes vomerianos (Fig. 6.15a) y pseudobranquia (Fig. 6.16a) ..... RIVULIDAE<sup>5</sup>

26b. Hueso lacrimonal ancho, de forma normal, sin surco vertical; sin dientes vomerianos ni pseudobranquia .....CYPRINODONTIDAE

27a (25b). Ojos divididos por un septo horizontal en cámaras superior e inferior, la cámara superior elevada sobre el nivel de la cabeza (Fig. 6.17); gonopodio con escamas (Fig. 6.13a) .....ANABLEPIDAE

5. Considerada una subfamilia de Aplocheilidae por Nelson (1994), quien le dio la razón al Dr. Miller sobre la validez de esta familia en la edición de 2006.- JSS.

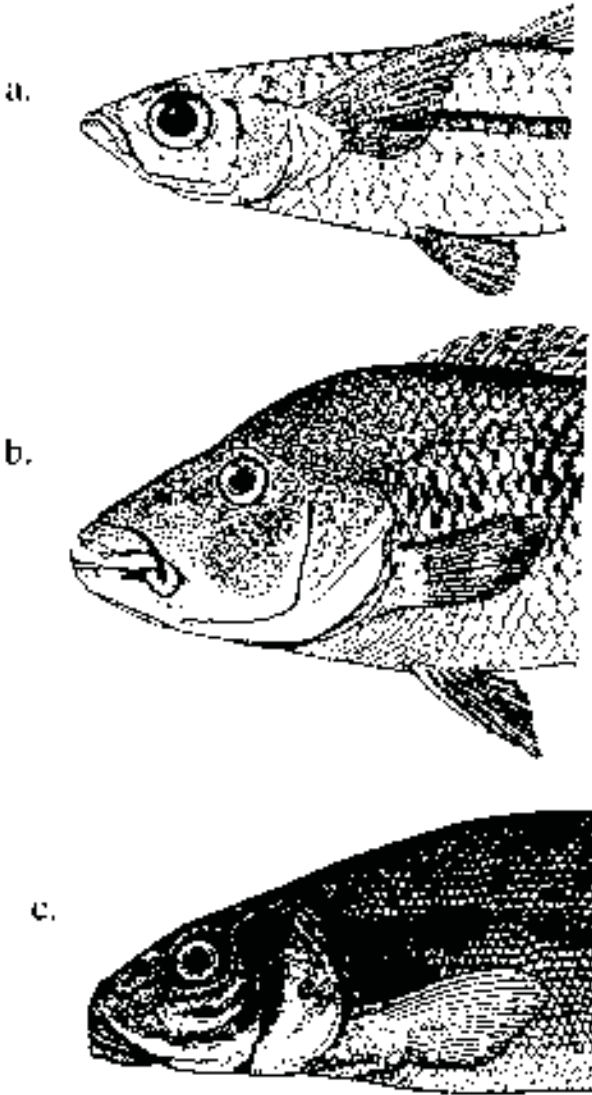


Fig. 6.12. Ubicación de las aletas pectorales (a) dorsal, (b) medial y (c) ventral en *Menidia* (Atherinopsidae), "*Cichlasoma*" (Cichlidae) y *Catostomus* (Catostomidae); composiciones de T. Petersen a partir de figuras del texto.

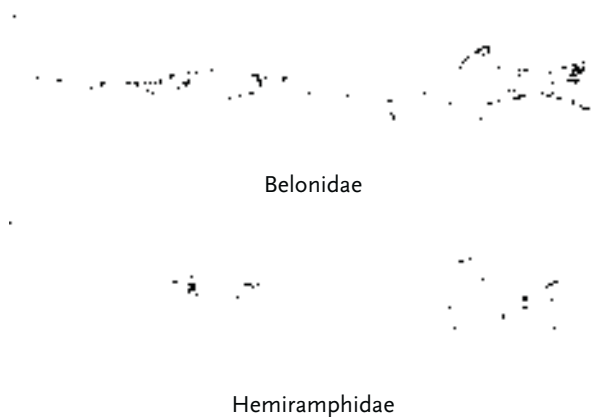
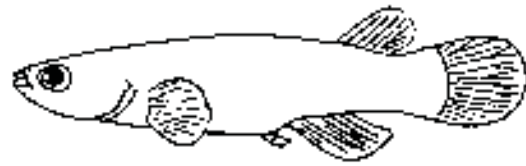


Fig. 6.13. Modificaciones sexuales de las aletas anales de peces vivíparos: (a) Anablepidae; (b) Goodeidae; (c) Poeciliidae; T. Petersen.



Rivulidae

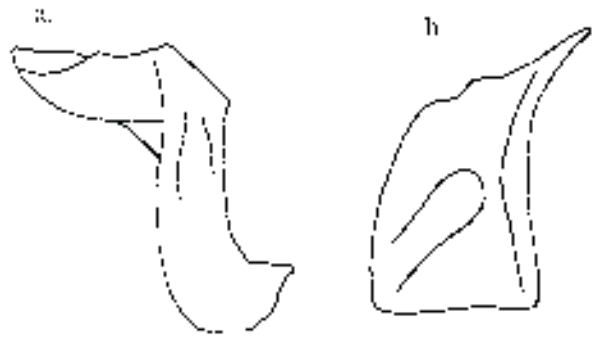


Fig. 6.14. Huesos lacrimales de: (a) un pez rivúlido; (b) un ciprinodóntido, con base en Parenti 1981; T. Petersen.

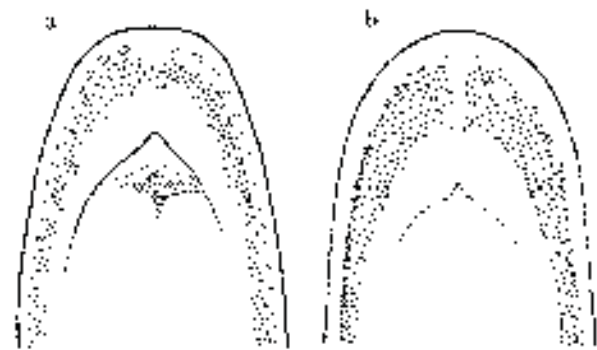


Fig. 6.15. Huesos vomerianos en la boca de los peces: (a) vómer con dientes de los Lutjanidae; (b) vómer sin dientes de los Haemulidae; T. Petersen.

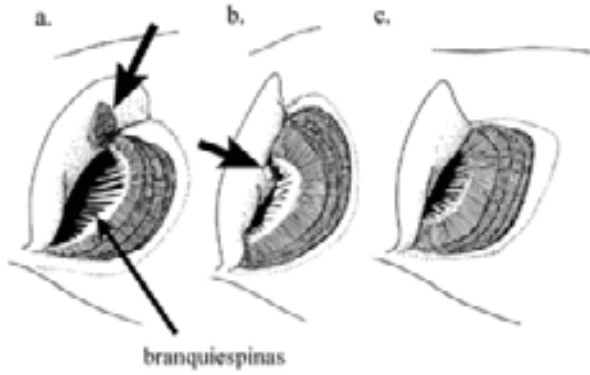
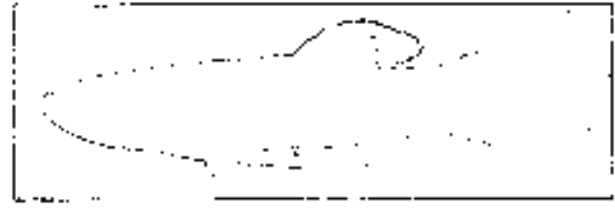


Fig. 6.16. Pseudobranquia (indicada con flechas gruesas): (a) sobre el lado interior del opérculo en Moronidae; (b) cubierta por una membrana en Centrarchidae; (c) ausente en Cichlidae; T. Petersen.

28a (27b). Radios anales 3-5 del macho adulto, alargados para formar un gonopodio cilíndrico, los radios anales 1-3 (incluido el rudimento) no ramificados (Fig. 6.13c) ..... POECILIIDAE



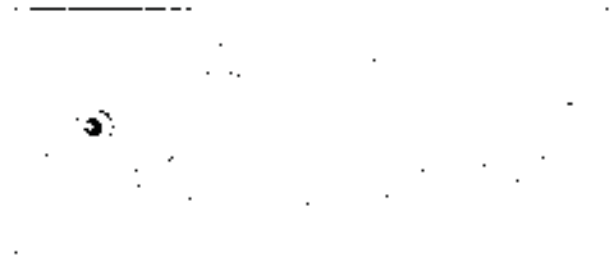
Poeciliidae

28b. Macho adulto con los primeros 6 a 8 radios anales cortos, apretados, separados del resto de la aleta por una muesca (Fig. 6.13b), con ramificación variable ..... GOODEIDAE



Goodeidae

29a (13b). Aleta pélvica con una espina robusta y un solo radio suave; cuerpo desnudo, excepto por 2-5 (0-6) placas óseas pequeñas, usualmente en la parte anterior de la línea media del cuerpo ..... GASTEROSTEIDAE



Gasterosteidae

27b. Ojos normales, no divididos transversalmente en dos cámaras (Fig. 6.17b), esencialmente en el mismo plano que la cabeza; gonopodio, cuando lo hay, sin escamas ..... 28

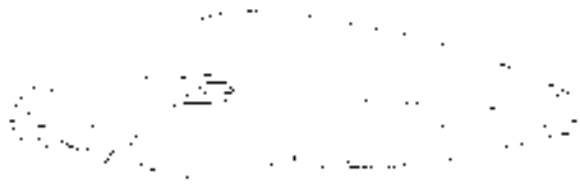


Fig. 6.17. Posición y morfología de los ojos en algunos peces: (a) Anablepidae; (b) Cyprinidae; T. Petersen.

29b. Aleta pélvica con una espina y 2-5 radios suaves (reducidos a filamentos en *Ogilbia*, familia Bythitidae); cuerpo con escamas (excepto en algunas especies de la familia Gobiidae, los cuales tienen las aletas pélvicas fusionadas)..... 30



30a (29b). Sin ojos; aleta pélvica reducida a un simple filamento antes de la base de la pectoral; machos adultos, con un pene.....BYTHITIDAE



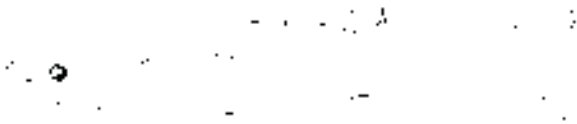
Bythitidae

30b. Con ojos; aleta pélvica y caracteres de los machos adultos, no como en la alternativa previa ..... 31

31a (30b). Aleta pectoral muy elevada en el costado del cuerpo (Fig. 6.12a); dos aletas dorsales bien separadas, la primera con 3-6 espinas; aleta pélvica subabdominal; escamas cicloideas ..... 32

31b. Aleta pectoral muy por debajo del eje del cuerpo (Fig. 6.12b,c); normalmente una aleta dorsal, o dos apenas separadas; escamas normalmente ctenoideas (si las aletas están bien separadas, escamas ctenoideas; sin escamas, en la familia Gobiesocidae).....33

32a (31a). Aleta anal con una espina anterior; aleta dorsal con espinas suaves, flexibles.....ATHERINOPSIDAE



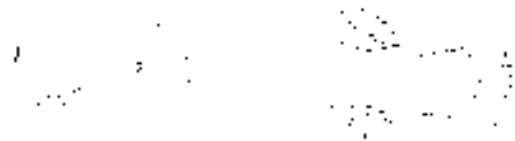
Atherinopsidae

32b. Aleta anal con dos o tres espinas anteriores; aleta dorsal con espinas robustas, rígidas ..... MUGILIDAE



Mugilidae

33a (31b). Cuerpo en forma de renacuajo, aplanado en sentido dorsoventral, con las aletas dorsal y anal ubicadas posteriormente y compuestas sólo por radios suaves; abdomen con un disco adhesivo grande, redondo, estructurado en su parte anterior por los radios de las aletas pélvicas, ampliamente separadas, yugulares (Figs. 6.18, 6.22a); cuerpo desnudo ..... GOBIESOCIDAE



Gobiesocidae



Aleta pélvica (posición yugular)

Fig. 6.18. Aletas pélvicas yugulares en Gobiesocidae; para otras posiciones (abdominal y torácica), ver Fig. 6.1b,c.

33b. Forma del cuerpo, no como en la alternativa anterior, aletas dorsal, anal o ambas con algunas espinas; sin disco adhesivo en el abdomen; cuerpo con escamas..... 34

34a (33b). Ojos en la parte superior de la cabeza, dirigidos hacia arriba; aletas pélvicas yugulares, con una espina y tres radios suaves; parte superior del borde opercular, fimbriada (Fig. 6.19a) ..... DACTYLOSCOPIDAE



Dactyloscopidae

34b. Ojos laterales, no dirigidos hacia arriba; aletas pélvicas torácicas, con una espina y cinco radios suaves; borde opercular, no fimbriado (Fig. 6.19)..... 35

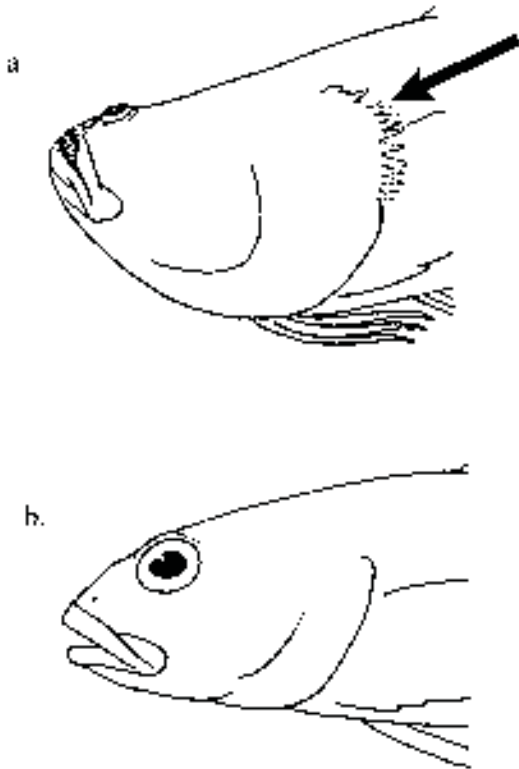


Fig. 6.19. Margen opercular fimbriado en (a) *Dactyloscopus amnis* y margen opercular no fimbriado en (b) *Cottus bairdi* (Cottidae); T. Petersen.

35a (34b). Sin espinas anales, o bien con una o dos (si son dos, boca no extensible)..... 36

35b. Dos espinas anales (en algunos Gerreidae, boca extremadamente extensible), o bien tres o más.. 41

36a (35a). Línea lateral, ampliamente prolongada sobre la aleta caudal (Fig. 6.20a); aleta dorsal suave, mucho más larga que la aleta anal; dos espinas anales, la segunda larga y muy robusta; huesos de la cabeza, cavernosos ..... SCIAENIDAE



Sciaenidae

36b. Línea lateral, no muy prolongada sobre la aleta caudal (Fig. 6.20b,c); aletas dorsal suave y anal, casi del mismo tamaño; una o dos espinas anales, la segunda (cuando la hay), corta y delgada; huesos de la cabeza, no cavernosos..... 37

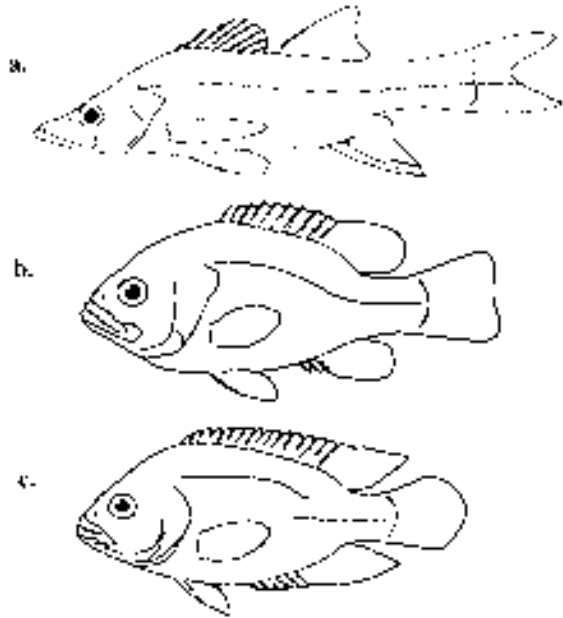
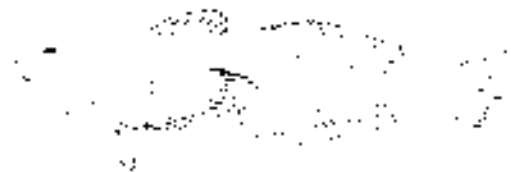


Fig. 6.20. Configuración de la línea lateral en algunos peces: (a) Centropomidae; (b) Centrarchidae, (c) Cichlidae; T. Petersen.

37a (36b). Aleta anal sin espinas; un soporte óseo suborbital (cubierto por piel) conecta el segundo hueso suborbital al preopérculo (Fig. 6.21a); preopérculo, con una espina robusta, con dos o tres puntas ganchudas dirigidas hacia arriba ..... COTTIDAE



Cottidae

37b. Aleta anal con una o dos espinas; sin soporte óseo suborbital ni espina preopercular robusta; preopérculo, no como en la alternativa previa ..... 38

38a (37b). Espinas de la aleta dorsal anterior, insertables en un surco a manera de ranura; aleta anal, precedida por dos espinas rígidas separadas del resto de la aleta, excepto en juveniles ..... CARANGIDAE



Fig. 6.21. (a) Cabeza y parte anterior del cuerpo de *Leptocottus armatus*, mostrando el singular soporte suborbital (flecha), tomado de Hart (1973: fig. en p. 514); D. Harriott; (b) "*Cichlasoma steindachneri*"; T. Petersen; (c) *Gerres lineolatus*, tomado de Playfair y Günther (1867: lám. 14, fig. 2); G. Ford; los dos últimos muestran la configuración de mandibulares moderada y altamente protrusibles, respectivamente.



Gobiidae

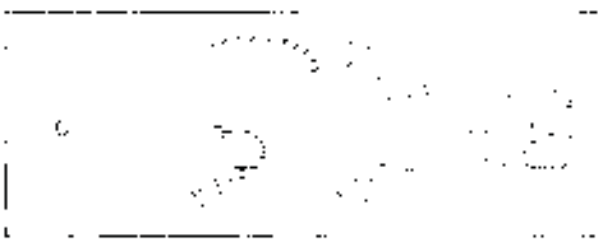


Fig. 6.22. Aletas pélvicas fusionadas medialmente de (a) gobiesócido, (b) góbido y aletas pélvicas separadas de (c) eleótrido; T. Petersen.



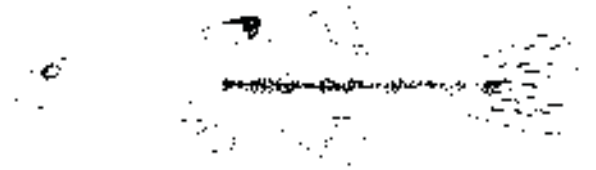
Carangidae

38b. Espinas de la aleta dorsal anterior, no insertables en un surco; aleta anal, con una o dos espinas más bien débiles, conectadas con el resto de la aleta . 39  
 39a (38b). Espinas dorsales, rígidas y agudas al tacto; aletas pélvicas, siempre separadas; aleta anal, con una o dos espinas.....PERCIDAE



Percidae

39b. Espinas dorsales, flexibles, no agudas al tacto; aletas pélvicas, separadas o fusionadas, modificadas en algunas familias como un disco suctorial; una sola espina anal, débil ..... 40  
 40a (39b). Aletas pélvicas, medialmente fusionadas (Fig. 6.22b).....GOBIIDAE  
 40b. Aletas pélvicas medialmente separadas (Fig. 6.22c) .....ELEOTRIDAE



Eleotridae

41a (35b). Línea lateral, extendida hasta el extremo posterior de la aleta caudal (Fig. 6.20a); boca grande, la mandíbula inferior muy sobresaliente .....CENTROPOMIDAE



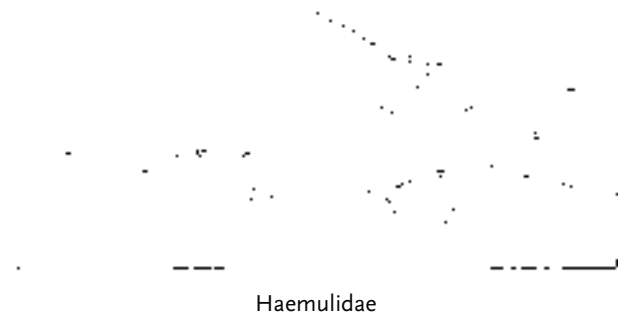
Centropomidae

41b. Línea lateral, no extendida hasta el extremo posterior de la aleta caudal; boca moderada, la mandíbula inferior no sobresaliente..... 42  
 42a (41b). Mandíbulas sumamente extensibles (Fig. 6.21c), descienden marcadamente al extenderse; espinas premaxilares, prolongadas hasta la parte superior del ojo, llegando a un profundo surco en la parte superior de la cabeza; dos espinas anales; escamas grandes, cicloideas .....GERREIDAE



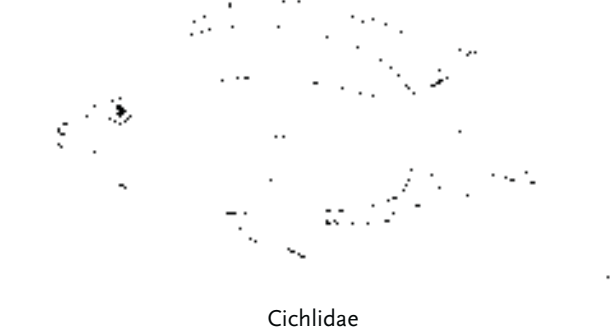
44b. Dos aletas dorsales separadas o unidas, la primera con más de tres espinas y aproximadamente igual o mayor que la segunda; aleta anal relativamente corta, como la segunda aleta dorsal; opérculo, no como en la alternativa anterior..... 45

45a (44b). Vómer típicamente sin dientes (Fig. 6.15b) ..... HAEMULIDAE



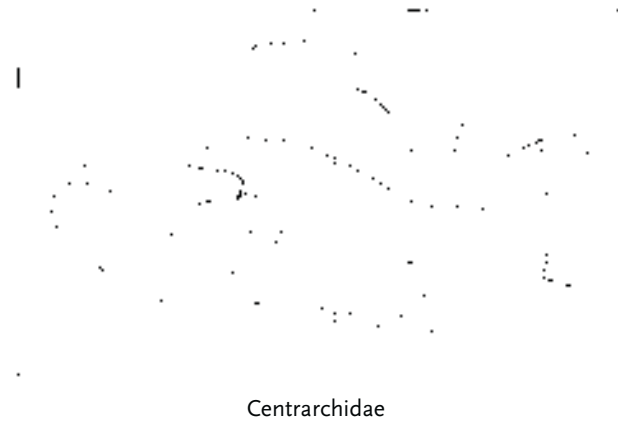
42b. Mandíbulas no muy extensibles (Fig. 6.21b) (excepto en *Petenia*, familia Cichlidae), sin las modificaciones mencionadas; tres o más espinas anales; escamas no demasiado grandes, ctenoideas ..... 43

43a (42b). Una sola narina a cada lado; dos líneas laterales, la primera interrumpida y la segunda que inicia bajo la aleta dorsal blanda (Fig. 6.20c); usualmente, cuatro o más espinas anales (en especies africanas introducidas, solamente tres)..... CICHLIDAE



45b. Vómer con dientes (Fig. 6.15a) ..... 46

46a (45b). Pseudobranquias (Fig. 6.16) imperfectas, pequeñas, cubiertas por una membrana; 28 a 32 vértebras totales..... CENTRARCHIDAE



43b. Un par de narinas a cada lado; línea lateral continua (Fig. 6.20d), tres espinas anales..... 44

44a (43b). Dos aletas dorsales separadas, la primera corta, formada solamente por tres espinas robustas y cortas, la segunda aleta solamente con radios suaves (segmentados); aleta anal similar a la segunda dorsal; opérculo con dos espinas robustas, divergentes .....BATRACHOIDIDAE



46b. Pseudobranquias bien desarrolladas; 24 o 25 vértebras totales..... 47

47a (46b). Aletas dorsales espinosa y suave, continuas; proceso inguinal, presente a lo largo de la vida (Fig. 6.23b); de dos a cuatro dientes caninos (Fig. 6.9b) en la mandíbula superior de los adultos..... LUTJANIDAE

47b. Aletas dorsales espinosa y suave, separadas; proceso inguinal, obsolecente en los adultos (Fig. 6.23a); sin dientes caninos (familia no nativa)..... MORONIDAE<sup>6</sup>

6. La familia Moronidae no es nativa, pero se incluye en esta clave para que el único representante, que habita en el bajo río Bravo, pueda ser identificado.- RRM.

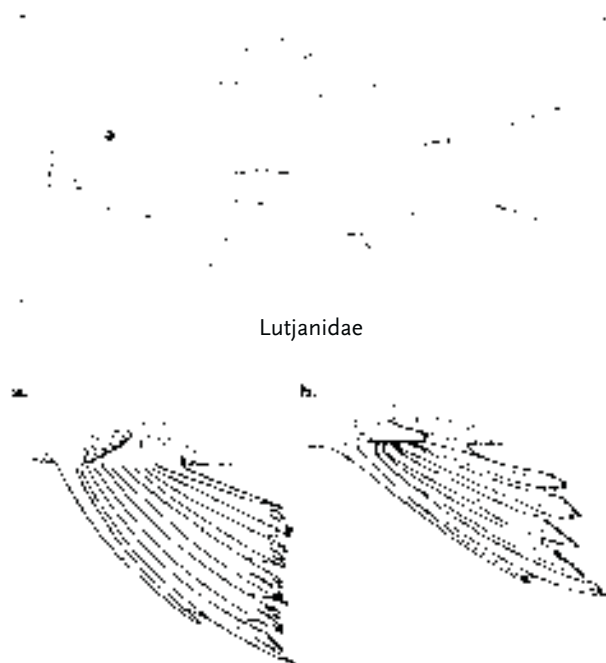


Fig. 6.23. Proceso inguinal ausente en Moronidae (a), y presente en Lutjanidae (b); T. Petersen.

### Reseñas de las especies

En las siguientes reseñas, los mapas de puntos muestran sobre todo aquellos sitios de colecta de los cuales he examinado especímenes personalmente. Se incluyen dos tipos de mapas, en ocasiones ambos. Para las especies restringidas a la República Mexicana, se proveen mapas de puntos, donde los círculos abiertos indican ya sea especies no descritas o poblaciones de situación incierta, como se indica en el texto y en los pies de figura. Para las especies que además se presentan fuera de los límites políticos de México, se incluye también un mapa general de ámbito, en un recuadro. Para algunas especies de amplia distribución (principalmente marinas) representadas en México (o en el agua dulce) por uno o pocos especímenes, sólo se da este último tipo de mapa, preparado con referencia a la literatura original y algunas compilaciones (Lee et al. 1980; Page y Burr 1991; Castro-Aguirre et al. 1999). Debido a la escala, los mapas de ámbito general sólo pretenden ofrecer una impresión visual de la distribución general, no una descripción precisa; por ejemplo, se muestra sólo la distribución continental costera para algunos taxones (e. g. tiburones, engráulidos) que también pueden ocupar, y de hecho ocupan, hábitat marinos de aguas abiertas.

## Petromyzontidae

### Familia PETROMYZONTIDAE. Lampreas

Las lampreas son vertebrados sin mandíbula, de aguas frías, con distribución antitropical, de hábitos ya sea depredadores (llamadas comúnmente “parásitas”) o no depredadores (“no parásitas”). Ambos tipos de alimentación se pueden presentar en la misma especie o en parientes cercanos. Las lampreas desovan en depresiones someras que cavan en los rápidos de los arroyos, sobre fondos de grava, y los adultos mueren poco tiempo después. De los huevecillos emergen larvas amocetes, lateralmente aplanadas, las cuales se entierran en sedimentos suaves y se alimentan por filtración del detritus, hasta que sufren una metamorfosis que los convierte en adultos. Después de transformarse a partir de larvas amocetes ciegas y desdentadas, y antes de reproducirse, las lampreas depredadoras atraviesan un periodo de alimentación sobre sangre y fluidos insulares de otros peces a los cuales tienen acceso al raspar su piel. Las lampreas no depredadoras se transforman para reproducirse sin alimentarse y siempre están confinadas al agua dulce, mientras que los tipos depredadores pueden ser ya sea dulceacuícolas o anádromos. Las lampreas no anádromas son más pequeñas que las anádromas (McDowall 1988: 34).

Ambos tipos de historia de vida se encuentran en México. Dos especies, una depredadora y una no depredadora, que viven sólo en agua dulce por encima de los 1500 m de elevación, representan en el extremo sur, subtropical, al género de aguas templadas *Lampetra* Gray, subgénero *Tetrapleurodon* Creaser y Hubbs. Estas especies relictuales de tierras altas son las únicas lampreas norteamericanas conocidas al sur del Trópico de Cáncer (Miller y Smith 1986: 508-511, fig. 14.7; Lyons et al. 1994). Una tercera especie, depredadora, género *Lampetra*, subgénero *Entosphenus* Gill, penetra en raras ocasiones al medio dulceacuícola mexicano desde el Pacífico, sólo en el extremo noroeste de Baja California. A nivel mundial hay unos nueve géneros y 35 especies en la familia. Hardisty y Potter (1971-1972) han tratado a fondo todos los aspectos de la biología de las lampreas. Ver también Berra (2001: mapa).

Clave artificial para los Petromyzontidae adultos de México (se desconocen los caracteres para distinguir

los amocetes de las especies dulceacuícolas mexicanas; ver Lyons et al. 1994)

- 1a. Cuatro placas laterales internas del disco oral, lámina supraoral con dos o tres cúspides bien desarrolladas (Fig. 6.2a); LT de 31 a 69 cm en los adultos; tracto digestivo bien desarrollado y funcional en los adultos. Vertiente del Pacífico, arroyos costeros en el extremo noroeste de Baja California.....  
..... *Lampetra tridentata*
- 1b. Tres placas laterales internas del disco oral, lámina supraoral con dos cúspides, a menudo indistintas (Fig. 6.2b); Máxima LT de 30.68 cm o menos en los adultos; tracto digestivo de los adultos, desarrollado o no ..... 2
- 2a (1b). Máxima LT, alrededor de 150 mm; no depredadoras; fluviales; gónadas bien desarrolladas en los individuos de mayor tamaño, papila urogenital externa, a menudo evidente en los machos y huevos a menudo visibles a través de la pared del cuerpo de las hembras. Vertiente del Pacífico, cuencas de los ríos Duero (río Lerma) y Grande de Morelia (cuenca del lago de Cuitzeo).....*Lampetra geminis*
- 2b. Máxima LT, unos 30.8 cm; depredadoras; fluviales o lacustres; especímenes de tamaño similar a *Lampetra geminis* adulta (de unos 150 mm o menos), sin desarrollo gonádico ni rasgos sexuales visibles externamente. Vertiente del Pacífico, cuenca del bajo río Lerma, y río Grande de Morelia .....  
..... *Lampetra spadicea*

#### Reseñas de las especies

##### ***Lampetra geminis* (Álvarez del Villar). Lamprea de Jacona (Fig. 6.24).**

ÁMBITO (Mapa 6.1): Vertiente del Pacífico, de la cuenca del río Duero, río Lerma, río Grande de Morelia, tributario al lago de Cuitzeo, Jalisco y Michoacán.

HABITAT: Efluentes de manantiales y arroyos, sobre sustratos de arena, lodo, arcilla y roca.

BIOLOGÍA: No depredadoras; desovan de noviembre a enero, y luego mueren. El ciclo de vida de la larva es de tres años (ver Álvarez del Villar y Guerra-Magaña 1971 y Cochran et al. 1996 para detalles). Máxima LT conocida, unos 150 mm.

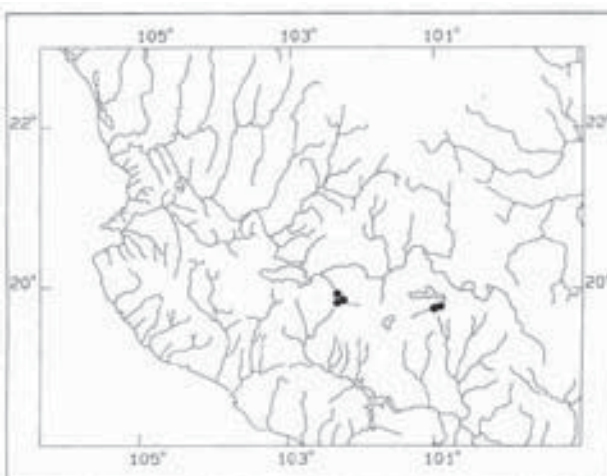
OBSERVACIONES: Esta especie y la siguiente representan formas relictuales, restringidas a aguas interiores, de la muy distintiva fauna del Lerma (Miller 1982). La diferencia en tamaño entre ambos taxones se considera un poderoso mecanismo de aislamiento (Beamish y Neville 1992). Las diferencias morfométricas entre las dos poblaciones disyuntas de *Lampetra geminis* son demasiado pequeñas como para reconocerlas como especies diferentes (Lyons et al. 1996). Esta especie está

amenazada por la degradación del hábitat. Fue considerada como una especie sujeta a atención especial por Mayden et al. (1992b) y enlistada como en peligro por SEMARNAT (2002).

REFERENCIAS ADICIONALES: Álvarez del Villar (1984), Hubbs y Potter (1971), Bailey (1980) y Castro-Aguirre et al. (1999).



Fig. 6.24. *Lampetra geminis* (Álvarez del Villar). UMMZ 211022, 110 mm LP, manantial Cupatchiro en Tangancicuaro, Mich.; T. Pelletier.



Mapa 6.1. Distribución de *Lampetra geminis* (Álvarez del Villar).

##### ***Lampetra spadicea* Bean. Lamprea de Chapala (Figs. 6.2b, 6.25).**

ÁMBITO (Mapa 6.2): Vertiente del Pacífico, en el bajo río Lerma (incluido el lago de Chapala y los ríos Zula y Duero), con posible presencia histórica en la cuenca del lago de Cuitzeo, incluido un reporte no confirmado del río Grande de Morelia, Guanajuato (ver abajo), Jalisco y Michoacán.

HABITAT: Arroyos, ríos y lagos, sobre sustrato de lodo firme, arcilla y roca.

BIOLOGÍA: Parásitas, considerablemente mayores que *Lampetra geminis*. Desovan de diciembre a enero. La duración de la etapa de amocetes es de cuatro años (ver Álvarez del Villar y Guerra-Magaña 1971). Máxima LT conocida, 30.8 cm.

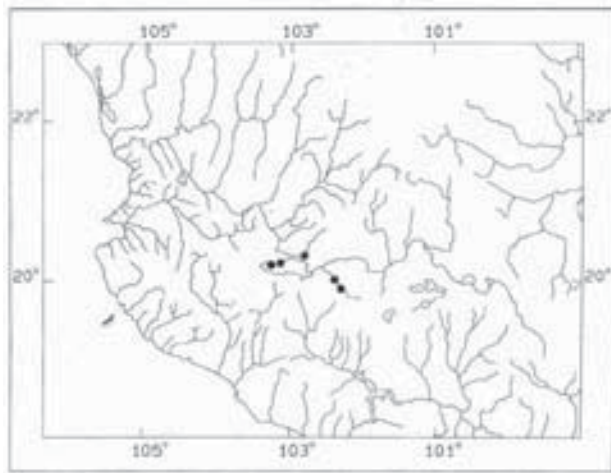
OBSERVACIONES: La construcción de presas, otras modificaciones del hábitat y la degradación de la calidad del agua han reducido severamente su distribución y abundancia (Lyons et al. 1994). Enlistada como en peligro por Mayden et al. (1992b) y SEMARNAT (2002).

Los registros de Guanajuato fueron considerados erróneos por Polaco y Guerra-Magaña (1993) y Lyons et al. (1994).

REFERENCIAS ADICIONALES: Álvarez del Villar (1986), Hubbs y Potter (1971), Bailey (1980), Lyons et al. (1996) y Castro-Aguirre et al. (1999).



Fig. 6.25. *Lampetra spadicea* Bean. USNM 38005, holotipo, 174 mm LP, Jacona, Mich., tomado de Bean (1887: lám. 20, fig. 6); H. Todd.



Mapa 6.2. Distribución de *Lampetra spadicea* Bean. El círculo abierto representa un registro reportado del río Grande de Morelia, el cual no ha sido confirmado y no está sustentado mediante especímenes.

***Lampetra tridentata* (Richardson). Lamprea del Pacífico (Figs. 6.2a, 6.26).**

ÁMBITO (Mapa 6.3): Vertientes del Pacífico, desde Hokkaido, Japón, hasta el mar de Bering y las islas Aleutianas, y de ahí hacia el sur hasta Punta Canoas, Baja California (sólo marinas). Antes del registro de Ruiz-Campos y González-Guzmán (1996: fig. 1) del bajo río Santo Domingo, B.C., el registro dulceacuícola más meridional conocido era del río Santa Ana, sur de California (Swift et al. 1993).

HÁBITAT: La fase depredadora (parásita) de la historia de vida transcurre en el mar, donde atacan una amplia

variedad de peces grandes, sobretudo en estuarios y a lo largo de la costa. Se cree que esta fase oceánica dura hasta dos años. Las poblaciones totalmente dulceacuícolas depredan sobre peces de gran tamaño en ríos o presas.

BIOLOGÍA: Como lo ha resumido Moyle (1976), el desove tiene lugar desde abril hasta fines de julio, aunque los adultos a menudo nadan aguas arriba muchos meses antes. Ambos sexos ayudará construir un tosco nido de 40 a 60 cm de diámetro. Los amocetes flotan o nadan



Fig. 6.26. *Lampetra tridentata* (Gairdner). (a) Adulto pequeño, LT (?), Canadá occidental, tomado de McPhail y Lindsey (1970: fig. op. a p. 57) LT (?), río San Joaquín, condado de Fresno, CA, tomado de Moyle (1976: fig. 22); A. Marciochi.



Mapa 6.3. Distribución costera y mexicana (flecha) de *Lampetra tridentata* (Gairdner).



Mapa 6.4. Distribución costera de *Carcharhinus leucas* (Müller y Henle).

aguas abajo después de la eclosión para colonizar sustratos blandos, donde permanecen de tres a siete años, iniciando la metamorfosis cuando alcanzan de 140 a 160 mm de longitud. Máxima LT conocida, unos 69 cm.

OBSERVACIONES: *Lampetra tridentata* fue registrada por primera vez en aguas dulces de México como un amocete (126.5 mm LT) capturado con chinchorro en el río Santo Domingo, 6 km al oeste de Vicente Guerrero, B.C. (Ruiz-Campos y González-Guzmán 1996). Ruiz-Campos et al. (2000) reportaron el registro adicional de un amocete (92.5 mm LT) del arroyo San Antonio, unos 45 km aguas arriba de la boca del río Santo Domingo, en una salinidad de 0.2 ppm. Estas capturas no eran del todo inesperadas, puesto que un juvenil fue capturado en el mar frente al norte de Baja California por Hubbs (1967). SEMARNAT (2002) la considera amenazada.

REFERENCIAS ADICIONALES: Hubbs y Potter (1971) y Bailey (1980).

#### Familia CARCHARHINIDAE. Tiburones gambusos

Esta familia contiene 12 géneros y al menos 50 especies (Nelson 2006: 63), las cuales habitan las regiones

tropicales y templado-cálidas del Atlántico, Pacífico e Índico y penetran a la zona boreal sólo cuando las temperaturas del agua se elevan en el verano. Algunas son de distribución cosmopolita, mientras que otras tienen ámbitos geográficos relativamente pequeños. Son de considerable importancia económica. Unas cuantas penetran en el agua dulce en las regiones más cálidas, pero ninguna se reproduce y excepto, rara vez, la especie referida abajo. Aunque la mayoría de los tiburones son inofensivos, algunas especies de tiburones gambusos pueden atacar a los humanos, de modo que los bañistas deben mantenerse alerta en las aguas frecuentadas por esos eficientes depredadores, muchas veces de gran tamaño.



### Reseña de la especie

#### *Carcharhinus leucas* (Müller y Henle). Tiburón toro (Fig. 6.27).



Fig. 6.27. *Carcharhinus leucas* (Müller y Henle). Adulto, LT (?), tomado de Garman (1913: lám. 3); E. N. Fischer.

ÁMBITO (Mapa 6.4): Especie ovovivípara y eurihalina, de amplia distribución en mares circuntropicales (ver Thorson et al. 1986; Thorson 1976; Garrick 1982). Los adultos penetran a los ríos adecuados de manera regular a lo largo de su ámbito (Compagno y Cook 1995; fig. 3). En México, tanto en el Atlántico como del Pacífico, esta especie penetra a los estuarios y a la parte baja de los ríos de mayor tamaño, tales como el Papaloapan, Coatzacoalcos, Grijalva-Usumacinta, así como el río Presidio, Sin. (Castro-Aguirre 1978); también suele frecuentar lagunas costeras y bahías.

HÁBITAT: Aguas costeras someras.

BIOLOGÍA: La dieta es amplia, incluidos diversos invertebrados y peces cartilaginosos u óseos. En el lago Nicaragua consume principalmente cíclidos, pero la diversidad de sus presas es mayor en los ríos, incluidos al menos siete géneros de peces, otros vertebrados e invertebrados (Tuma 1976). El apareamiento en el golfo de México tiene lugar entre junio y julio, y los juveniles nacen unos 10 meses después. Un estudio de microscopía electrónica de barrido de los dentículos dérmicos de esta especie encontró cinco condiciones morfológicas distintas; es posible que cada una tenga diferentes funciones hidrodinámicas (Bargar y Thorson 1995).

OBSERVACIONES: Los registros dulceacuícolas mexicanos publicados (Castro-Aguirre 1978: 12; Castro-Aguirre et al. 1999: 49) mencionan la laguna de las Ilusiones (Villahermosa), Tab.; Montecristo (= Emiliano Zapata) en el río Usumacinta, Tab.; Tampico, Tamps.; Tuxpan, Ver.; laguna de Términos, Camp.; río Presidio, Sin. y mar Muerto, Chis. Informes confiables de pescadores indican que *Carcharhinus leucas* ha sido observado en agua dulce en los ríos Bravo, Soto la Marina, Tuxpan y Tecolutla (T. B. Thorson, com. pers. 1985), así como los otros ríos ya mencionados. Este tiburón también se ha establecido en el agua dulce (como en el lago Nicaragua, donde fue estudiado de manera extensa por Thorson y asociados) y puede reproducirse ocasionalmente allí. Los adultos alcanzan 3 m LT y viven por lo menos 16 años.

REFERENCIAS ADICIONALES: Bigelow y Schroeder (1998), Astorqui (1972), Thorson y Lacy (1982), Villa (1982), Last y Stevens (1994) y Bussing (1998).

#### Familia PRISTIDAE. Peces sierra

#### Pristidae

Los peces sierra son de amplia distribución en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico occidental; penetran al agua dulce en las zonas subtropical y tropical. Viven cerca del fondo en áreas marinas costeras y estuarios. Es diagnóstico el hocico alargado, a manera de hoja de espada, con dientes fuertes, profundamente empotrados, de tamaño igual en cada lado. Su función exacta se desconoce, aunque representa una formidable arma defensiva y puede usarse para capturar alimento. Un solo género, *Pristis* Linck, con seis especies, dos de ellas presentes tanto en el Atlántico como en el Pacífico mexicanos. Este género, sin embargo, requiere revisión, pues su taxonomía alfa no está del todo resuelta (Castro-Aguirre et al. 1999).

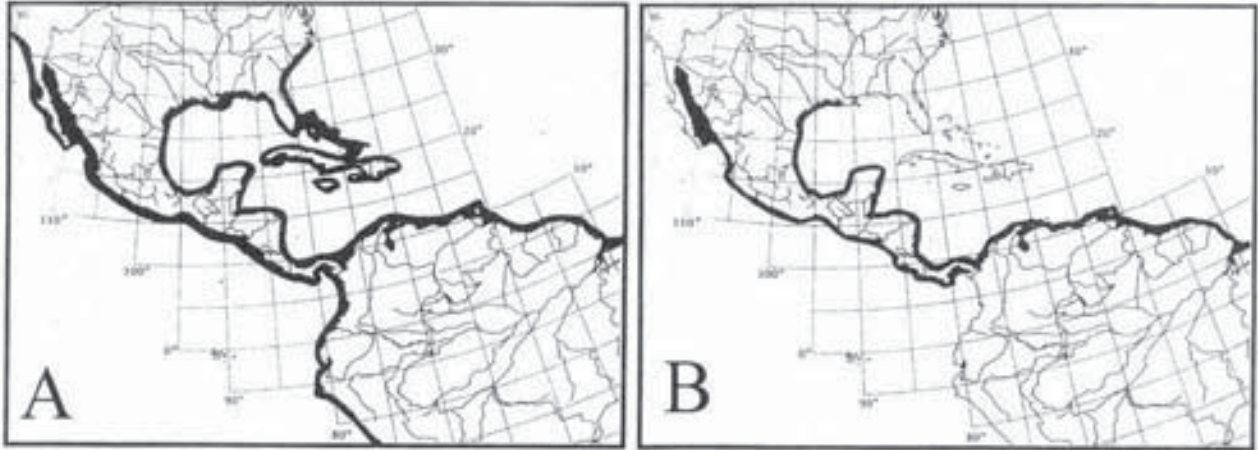
#### Clave artificial para los Pristidae de México

- 1a. Aleta caudal sin lóbulo inferior; origen de la aleta dorsal casi sobre el origen de las aletas pélvicas; 24-32 dientes rostrales. Costas del Atlántico y Pacífico ..... *Pristis pectinata*
- 1b. Aleta caudal con lóbulo inferior; origen de la aleta dorsal claramente por delante del origen de las aletas pélvicas; 14-20 dientes rostrales. Costas del Atlántico y Pacífico ..... *Pristis pristis*

### Reseñas de las especies

#### *Pristis pectinata* Latham. Pez sierra peine (Fig. 6.28).

ÁMBITO (Mapa 6.5a): Atlántico tropical y subtropical, Pacífico oriental y occidental; penetra a las lagunas y al curso bajo de los ríos. Los registros dulceacuícolas mexicanos son de estuarios y bocas de ríos costeros en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz (Castro-Aguirre 1978: 14; Castro-Aguirre et al. 1999: 55; J.J. Schmitter-Soto, com. pers. a SMN 2002).



Mapa 6.5. Distribución costera de (a) *Pristis pectinata* Latham y (b) *Pristis pristis* Linnaeus.

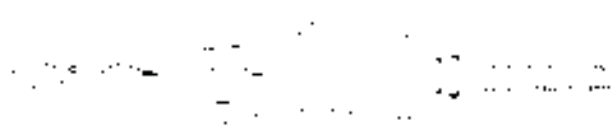


Fig. 6.28. *Pristis pectinata* Latham. MCZ 36659, 1396 mm LT (?), tomado de Bigelow y Schroeder (1953: modificado de la fig. 3); T. Petersen, artista original desconocido.

**HÁBITAT:** Aguas costeras someras, incluso las desembocaduras de los ríos, lagunas salobres y estuarios.

**BIOLOGÍA:** Prácticamente desconocida. Visitante infrecuente del agua dulce; Bussing (1998) anotó solamente un registro verificado de esta especie en el lago Nicaragua.

**OBSERVACIONES:** Los adultos pueden crecer bastante: alcanzan al menos 4 m LT.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Bigelow y Schroeder (1953), Castro-Aguirre (1965) y Castro-Aguirre y Espinosa Pérez (1996).

***Pristis pristis* Linnaeus. Pez sierra común  
(no ilustrado).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.5b): Atlántico tropical, en las Américas desde Texas y posiblemente el sur de Florida hasta Santos, São Paulo, Brasil (Figueiredo 1977: 36); Pacífico oriental, desde el golfo de California hasta Panamá. Registrado en México del río Presidio, Sin., por Castro-Aguirre (1978, como *Pristis perotteti* Valenciennes); de Tampico, Tamps.; Tuxpan, Ver.; Chiltepec, Tab.; laguna de Términos, Camp.; lagunas Superior e Inferior, Oax. y mar Muerto, Chis. por Castro-Aguirre et al. (1999, como *P. microdon* Latham); conocido también del río Usumacinta en Tenosique, Tab. (T. B. Thorson, com. pers. 1985) y reportado a mí por pescadores del río Coatzacoalcos cerca de Tenochtitlán, Ver., en 1968.

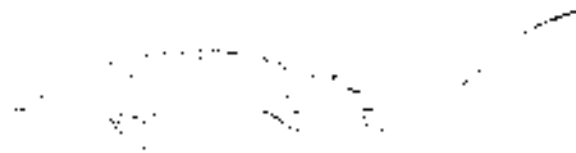
**HÁBITAT:** Igual que el de *Pristis pectinata*, ya descrito; penetra profundamente en ríos y lagos conectados, como el lago Nicaragua.

**BIOLOGÍA:** Ambos sexos maduran alrededor de los 3 m LT y la gestación dura unos cinco meses (Bussing 1998). Aparentemente, este pez sierra puede reproducirse en agua dulce y debería considerarse eurihalino. Los adultos alcanzan 5.6 m LT y pueden vivir 30 años o más.

**OBSERVACIONES:** Un estudio de G. Dingerkus (com. pers.) considera a *Pristis perotteti* Valenciennes sinónimo de *P. pristis* (Robins et al. 1991a).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Bigelow y Schroeder (1953), Thorson (1982) y Castro-Aguirre y Espinosa Pérez (1996).

Familia ACIPENSERIDAE. Esturiones



Acipenseridae

Los esturiones son peces grandes y longevos (alcanzan más de 5 m LT y viven hasta 100 años), de esqueleto prácticamente cartilaginoso. Muchos son anádromos, y se encuentran en aguas saladas y dulces del Hemisferio Norte, generalmente muy al norte del Trópico de Cáncer (ver el mapa de distribución en Berra 2001). Sus bocas relativamente pequeñas, altamente extensibles, llevan una fila transversal anterior de barbillones. Tienen cinco hileras longitudinales de placas óseas o escudetes en sus cuerpos. Todas desovan en agua dul-

ce, aunque algunas especies pasan la mayor parte de su vida en agua salada o salobre. Son muy apreciados por su carne y como fuente de caviar y “cola de pescado” (isinglass). Su registro fósil se extiende desde el Cretácico Superior hasta el Reciente (Cavender 1986). Existen cuatro géneros, con unas 30 especies, de las cuales dos géneros y siete especies existen en Norteamérica. Solamente dos especies se distribuyen hacia el sur hasta México.

Clave artificial para los Acipenseridae de México

- 1a. Con espiráculo; pedúnculo caudal parcialmente desnudo, su longitud mucho menor que la distancia del origen de la aleta anal a la inserción de la aleta pélvica (*Acipenser*). Vertiente del Atlántico, del río Bravo hacia el sur, a lo largo de la costa del golfo de México..... *Acipenser oxyrinchus*
- 1b. Sin espiráculo; pedúnculo caudal cubierto por placas óseas, su longitud mucho mayor que la distancia del origen de la aleta anal a la inserción de la aleta pélvica (*Scaphirhynchus*). Vertiente del Atlántico, río Bravo .....*Scaphirhynchus platyrhynchus*

**Reseñas de las especies**

***Acipenser oxyrinchus*<sup>7</sup> Mitchell. Esturión del Atlántico (Fig. 6.29).**

ÁMBITO (Mapa 6.6): Desde los ríos Hamilton y George, bahía Ungava, Labrador, hasta el noreste de Florida y Bermudas; ausente del extremo sur de Florida, pero presente en el golfo de México, desde el río Suwanee y la bahía Tampa, al oeste y sur hasta el noreste de Sudamérica.

HÁBITAT: Costeros y estuarinos de adultos, fluviales de jóvenes. Cuando están en el mar son altamente migratorios.

BIOLOGÍA: Ascende por los ríos para desovar de mediados a fines de febrero; los huevecillos se adhieren a las piedras y vegetación y eclosionan en unos siete días; los juveniles descienden al mar después de unos cuatro años en el agua dulce. Se alimenta de insectos, crustáceos, moluscos, anélidos y ocasionalmente peces pequeños.

OBSERVACIONES: Su abundancia ha disminuido notablemente a lo largo de su ámbito, especialmente en el golfo de México. El único registro confiable que conozco de México fue un avistamiento confirmado en 1991 en el río Bravo, 0.5 km sobre Panther Rapid, condado

de Brewster, TX (milla fluvial 716.4) por S. P. Platania y D. A. Young (Platania, com. pers. 1992).

REFERENCIAS ADICIONALES: Vladykov y Greeley (1983) y Gilbert (1989).

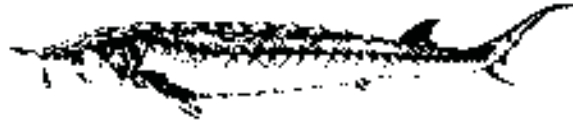
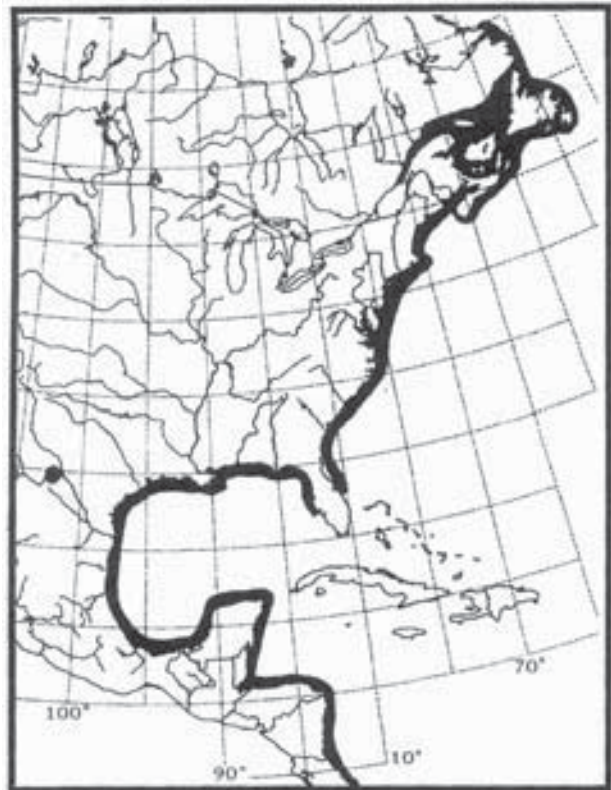


Fig. 6.29. *Acipenser oxyrinchus* (Mitchell). Macho inmaduro, 58.1 cm LP, Quebec, tomado de Vladykov y Greeley (1963: fig. 18); T. Voevodine.



Mapa 6.6. Distribución general de *Acipenser oxyrinchus* (Mitchell).

***Scaphirhynchus platyrhynchus* (Rafinesque). Esturión nariz de pala<sup>8</sup> (Fig. 6.30).**

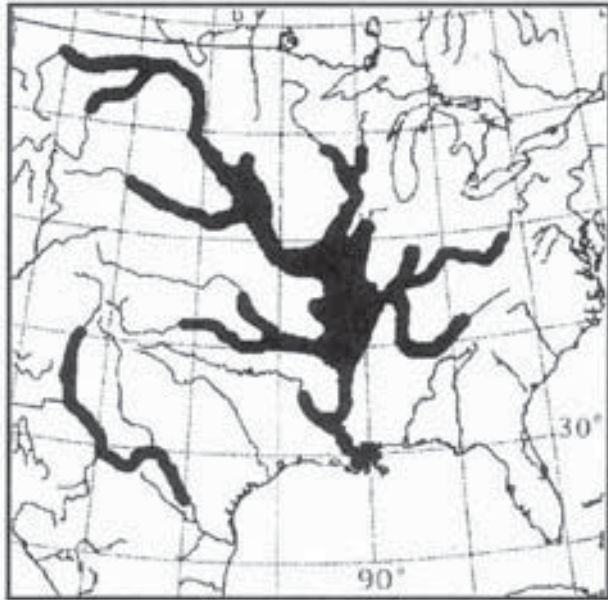
ÁMBITO (Mapa 6.7): Valle del río Misisipi, incluida buena parte de los ríos Misuri y Misisipi, sus afluentes principales, y el bajo río Ohio, al sur hasta el río Red y luego en la cuenca del río Bravo, México-EUA, donde alguna vez se le registró tan al norte como Albuquerque, NM.

7. Como *A. oxyrhynchus* en el original; ortografía corregida de acuerdo con Nelson et al. (2004).- JJSS.

8. Como “esturión” en el original.- JJSS



Fig. 6.30. *Scaphirhynchus platyrhynchus* (Rafinesque). Adulto, LT (?), tomado de Forbes y Richardson (1920: fig. op. a p. 26), localidad desconocida; L. M. (Hart) Green y C. M. Pinkerton.



Mapa 6.7. Distribución general de *Scaphirhynchus platyrhynchus* (Rafinesque).

**HÁBITAT:** Habitante de fondos de grava y arena en los cauces de los grandes ríos, principalmente en tierras bajas y de preferencia en corriente fuerte a moderada.

**BIOLOGÍA:** El ciclo de vida transcurre completamente en agua dulce. Como otros esturiones, se alimenta en el sustrato, principalmente de insectos acuáticos. Desova de abril a junio, a la edad de 5 a 7 años. Alguna vez fue una especie de importancia comercial en los Estados Unidos. Máxima LT conocida, unos 90 cm, sin contar el filamento caudal, a veces alargado (a menudo roto).

**OBSERVACIONES:** Si bien no hay registros formales en México con base en especímenes preservados, este peculiar esturión estaba presente antes de 1950 en la desembocadura de un tributario que penetraba en el río Bravo desde el oeste, cerca de Piedras Negras, Coah.; se capturaban individuos en el río hasta 1950 (O. Cuéllar, com. pers. 1971). Clark Hubbs (com. pers. 1994) mencionó informes verbales confiables sobre la presencia de la especie a partir de los cañones Reagan y Santa Elena en la región del Big Bend, Coahuila-Texas. Fue enlistado como en peligro por SEDESOL (1994), pero Miller et al. (1990) consideraron que ya estaba extirpado en la cuenca del río Bravo, y SEMARNAT (2002) concuerda con esta última opinión.

REFERENCIAS ADICIONALES: Bailey y Cross (1954), Gilbert (1989) y Pflieger (1997).

#### Familia LEPISOSTEIDAE. Pejelagartos

#### Lepisosteidae

Los pejelagartos son peces grandes (algunos hasta de 3 m), alargados, carnívoros, de movimiento lento. En la actualidad viven solamente en el hemisferio occidental, desde el sur de Canadá hasta Costa Rica, incluida Cuba y la isla de la Juventud (antes isla de Pinos). El cuerpo está encerrado en escamas ganoideas gruesas, rómbicas, las cuales le restan flexibilidad. Sus hábitat preferidos son los grandes ríos, arroyos, lagos y cenagales. Las especies eurihalinas se presentan en los estuarios salobres y en aguas marinas costeras, pero todas desovan en agua dulce. Se reconocen actualmente siete especies en dos géneros, cuatro de las cuales se presentan en México.

Se conocen pejelagartos fósiles hasta de edad cretácica de Norte y Sudamérica, Europa, África, India y Madagascar (Gottfried y Krause 1998). El reconocimiento de dos linajes, *Atractosteus* Rafinesque y *Lepisosteus* Lacepède, se basa en el hecho de que han evolucionado por separado durante al menos 180 millones de años. Wiley (1976) ofrece una lista temática útil y exhaustiva de diversos artículos sobre estos peces.

Clave artificial para los Lepisosteidae de México (modificada de Suttkus 1963: 70-71)

- 1a. Branquiespinas totales en el arco branquial izquierdo, externas, 59-81; huesos palatinos de los adultos con una serie de dientes agrandados ..... 2
- 1b. Branquiespinas totales en el arco branquial izquierdo, externas, 14-33; huesos palatinos de los adultos sin dientes agrandados ..... 3
- 2a (1a). Escamas de la línea lateral, 58-62; hileras diagonales de escamas entre la inserción de la aleta pélvica y el origen de la aleta dorsal, 34-38; escamas predorsales, 48-54. Vertiente del Atlántico, cuenca del río Bravo hacia el sur a la cuenca del Pánuco y laguna de Tamiahua..... *Atractosteus spatula*
- 2b. Escamas de la línea lateral, 51-56; hileras diagonales de escamas entre la inserción de la aleta pélvica y el origen de la aleta dorsal, 28-32; escamas predorsales, 43-48 (normalmente 44-47). Vertiente

del Atlántico, cuenca del río Coatzacoalcos hasta el Usumacinta; vertiente del Pacífico, lagunas costeras cerca de Tonalá, hacia el sur.....*Atractosteus tropicus*  
 3a (1b). Anchura mínima del hocico, 13-25.5 veces su longitud, en especímenes mayores de 50 mm LT. Vertiente del Atlántico, cuenca del río Bravo (incluido el río Conchos), hacia el sur en ríos y lagunas hasta el río Pánuco..... *Lepisosteus osseus*  
 3b. Anchura mínima del hocico, 4.5-11 veces su longitud, en especímenes mayores de 50 mm LT. Vertiente del Atlántico, bajo río Bravo, aguas arriba hasta el río Devil's, TX y laguna Madre .....*Lepisosteus oculatus*

**Reseñas de las especies**

***Atractosteus spatula* (Lacepède). Catán (Fig. 6.31).**

ÁMBITO (Mapa 6.8): Vertiente del Atlántico (golfo de México), desde la cuenca del río Misisipi (tan al norte como la parte baja de los ríos Ohio y Misuri), hacia el sur hasta la cuenca del río Pánuco y laguna de Tamiahua (Reséndez Medina 1970), y de ahí hasta la cuenca del Papaloapan, Veracruz. Los “registros” basados en unos cuantos huesos del río Sapoá, provincia de Rivas, Nicaragua (Wiley 1976), así como del lago Nicaragua y río Sapoá, Costa Rica (Bussing in Thorson 1976), son dudosos y en el caso de Costa Rica fueron refutados por Bussing (1987, 1998).



Fig. 6.31. *Atractosteus spatula* (Lacepède). TU 8619, 48.9 cm LT, lago Pontchartrain, LA, tomado de Suttkus (1963: fig. 18). R. J. Miller.

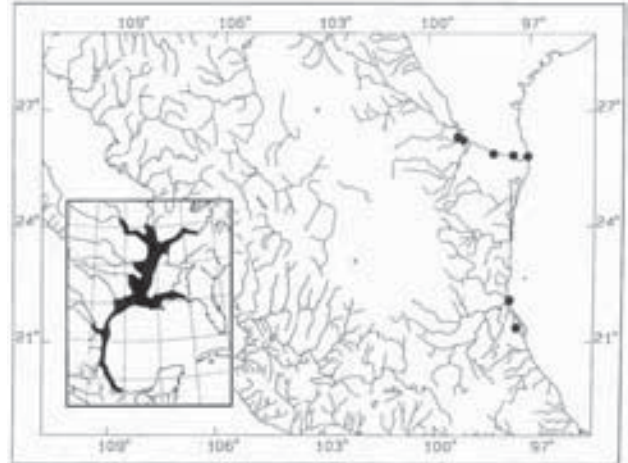
HÁBITAT: Grandes ríos y lagunas costeras: penetra a menudo al agua salobre.

BIOLOGÍA: La temporada de desove abarca desde abril a junio, cuando se inundan los pantanos de las tierras más bajas. Depredador voraz, se alimenta de diversos peces y crustáceos. Alcanza una LT de casi 3 m (unos 276 cm) y un peso de 135 kg. García de León et al. (2001) ofrecieron datos detallados sobre la ecología de la población de la presa Vicente Guerrero, Tamps.

REFERENCIA ADICIONAL: Suttkus (1963).

***Atractosteus tropicus* Gill. Pejelagarto (Fig. 6.32).**

ÁMBITO (Mapa 6.9): Vertiente del Atlántico, en el río Coatzacoalcos, Oaxaca y Veracruz, al este hacia la cuenca del Usumacinta, Guatemala; reaparece luego en la

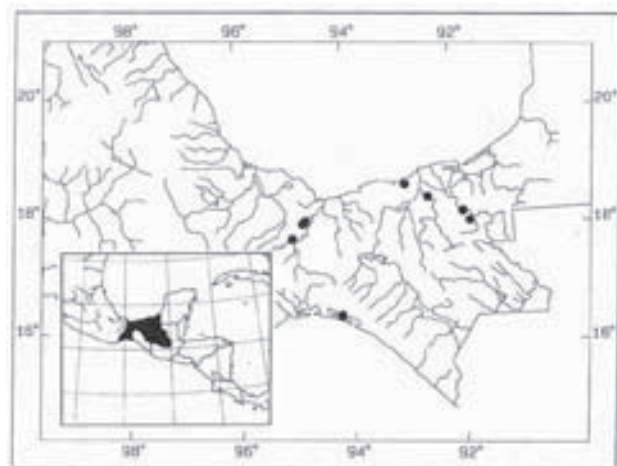


Mapa 6.8. Distribución en México y general (recuadro) de *Atractosteus spatula* (Lacepède).

cuenca del lago Nicaragua y su efluente (río San Juan), y de ahí hacia el sureste hasta laguna Tortuguero, Costa Rica. Vertiente del Pacífico, desde lagunas en Oaxaca, al este de Tehuantepec, al sureste hasta tributarios del golfo de Fonseca, Honduras, y el extremo noroeste de Nicaragua. Según encuestas entre los pescadores, los pejelagartos no se conocen entre Tehuantepec y Arriaga (L. Woods, com. pers. 1955).



Fig. 6.32. *Atractosteus tropicus* Gill. UMMZ 184672, 31.7 cm LP, río Chilapa, al norte de Ciudad Pemex, Tab.; T. Petersen.



Mapa 6.9. Distribución en México y general (recuadro) de *Atractosteus tropicus* Gill.

HABITAT: Grandes ríos y lagunas costeras; penetra al agua salobre en la vertiente del Pacífico.

BIOLOGÍA: Se alimenta principalmente de noche, de peces, copépodos, materia orgánica y plantas. Los alimentos dominantes encontrados en los estómagos en Costa Rica fueron cíclidos, pecílidos, carácidos, pime-lódidos y gimnótidos, así como diversos crustáceos, en orden decreciente de importancia (Mora-Jamett et al. 1997). Desova de agosto a septiembre y de abril a octubre (durante la época de lluvias en Costa Rica) y madura sexualmente a los 36 cm LP. Talla máxima (para México), alrededor de 1 m LP.

OBSERVACIONES: Se ha registrado un pejelagarto fósil (*Lepisosteus* sp.) y un esturión (Acipenseridae) tan al sur en Mesoamérica como Panamá, de la formación Gatún, marina (Gillette 1984). Empero, los restos son fragmentarios y el registro requiere confirmación.

REFERENCIAS ADICIONALES: Miller (1954), Suttkus (1963), Wiley (1976) y Reséndez-Medina y Salvadores-Baledón (1983).

***Lepisosteus oculatus* Winchell. Catán pinto (Fig. 6.33).**

ÁMBITO (Mapa 6.10): Desde las cuencas de los bajos Grandes Lagos y el alto río Misisipi, IL, hacia el sur al este de los Apalaches hasta el río Escambia, FL, y de ahí hacia el oeste hasta el río Bravo, tan lejos de la desembocadura como en Ciudad Acuña, Coah. (S. Contreras-Balderas, com. pers. 1974, y en la boca del río Devil's (ASU 5094), y en la laguna Madre, Tamps. (Breuer 1962: 173, como *Lepisosteus productus* [Cope]).

HABITAT: Partes bajas de los ríos, estuarios y lagunas costeras; al parecer, menos tolerante de la salinidad elevada que *Atractosteus spatula* o *Lepisosteus osseus*.

BIOLOGÍA: Desova en abril, mayo y junio. Depredador, se alimenta de diversos peces y crustáceos. Talla máxima, probablemente 1.5 m LT, por lo general 1 m.

OBSERVACIONES: Amenazado, según SEMARNAT (2002).

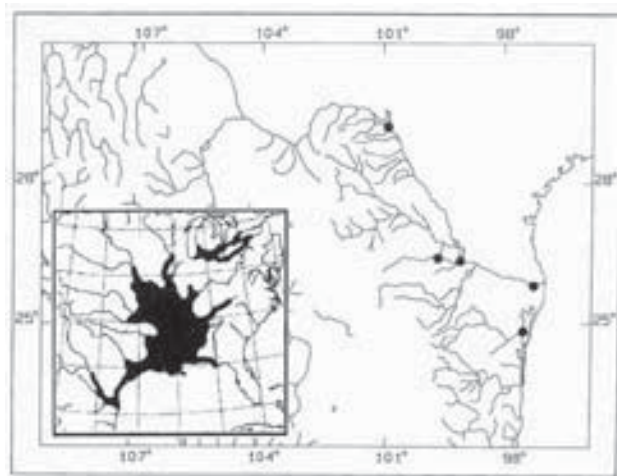
REFERENCIAS ADICIONALES: Miller (1954), Suttkus (1963) y Wiley (1976).

***Lepisosteus osseus* (Linnaeus). Catán aguja (Fig. 6.34).**

ÁMBITO (Mapa 6.11): Desde Canadá (sur de Quebec) y Minnesota al sur hasta Florida central, y el alto río Bravo (incluida la cuenca del alto Conchos, Chih.), y



Fig. 6.33. *Lepisosteus oculatus* Winchell. TU 6454, 53.4 cm LT, lago Pontchartrain, LA, tomado de Suttkus (1963: fig. 12); R. J. Miller.



Mapa 6.10. Distribución en México y general (recuadro) de *Lepisosteus oculatus* Winchell.

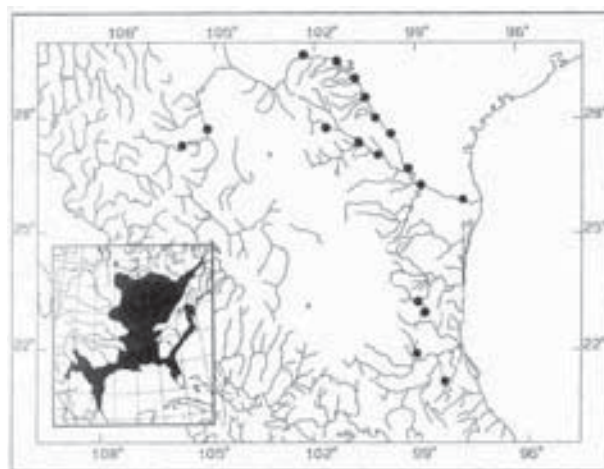
de ahí hacia el sur en ríos grandes y lagunas costeras hasta la cuenca del Pánuco, Veracruz-San Luis Potosí.

HABITAT: Grandes ríos y lagunas costeras; penetra en aguas salobres y prácticamente marinas.

BIOLOGÍA: Desova en agua dulce y posiblemente un poco salobre entre marzo y agosto en Florida. Los adultos aparecen con frecuencia en agua salobre y a veces en agua salina, de hasta 23.4 ppm (Musick 1972), sobretodo en invierno, cuando buscan un hábitat más profundo y cálido. Éste es otro depredador voraz, que



Fig. 6.34. *Lepisosteus osseus* (Linnaeus). TU 1119, 55.4 cm LT, río Pearl, LA, tomado de Suttkus (1963: fig. 13); R. J. Miller.



Mapa 6.11. Distribución en México y general (recuadro) de *Lepisosteus osseus* (Linnaeus).

se alimenta de diversos peces y crustáceos. La talla máxima probablemente ronda los 2 m LT; alcanza a menudo 1.5 m.

OBSERVACIONES: El cariotipo esta especie es  $2n = 56$  (Ojima y Yamano 1980). Ya no habita más en el cauce principal del río grande en Nuevo México, pero ciertamente existía previamente en ese río tanto al norte como el sur de Albuquerque, incluso en tiempos históricos (Miller 1978; Sublette et al. 1990: 36).

REFERENCIAS ADICIONALES: Suttkus (1963) y Wiley (1976).

Familia ELOPIDAE. Machetes y sábalos



Elopidae

Éstos son peces costeros y estuarinos de mares tropicales y subtropicales, algunos de los cuales entran al agua dulce. Se reconocen tres géneros y ocho especies. Una de ellas, *Tarpon atlanticus*, es de gran tamaño y muy apreciada en la pesca deportiva. Las larvas, llamadas leptocéfalas, son transparentes y en forma de cinta, con aletas caudales ahorquilladas. *Tarpon* (*Megalops*, en parte, de numerosos autores), es asignado a una familia distinta, Megalopidae, por Nelson (1994, 2006) (ver también Castro-Aguirre et al. 1999).

Clave artificial para los Elopidae de México

- 1a. Escamas anchas, grandes, unas 40 en la línea lateral; el último radio dorsal, sumamente alargado (*Tarpon*). Costa del Atlántico ..... *Tarpon atlanticus*
- 1b. Escamas delgadas, pequeñas, más de 100 en la línea lateral; el último radio dorsal, un poco mayor que el penúltimo (*Elops*) ..... 2
- 2a (1b). De 10 a 15 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Costa del Atlántico ..... *Elops saurus*
- 2b. De 16 a 20 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Y seguido costa del Pacífico ..... *Elops affinis*

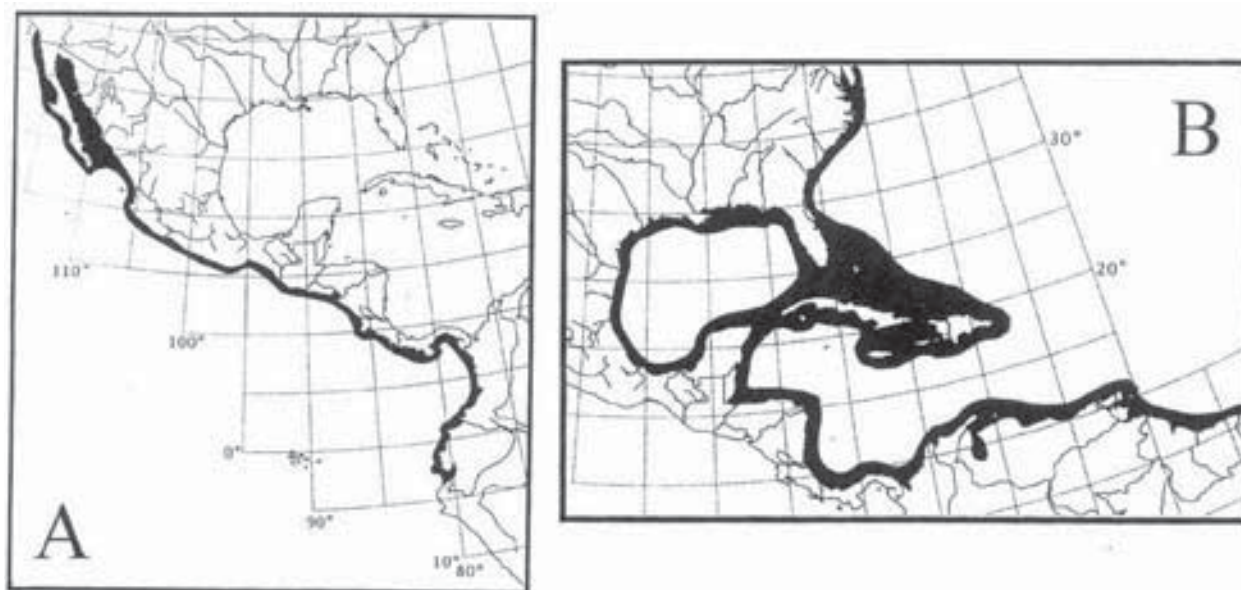
Reseñas de las especies

***Elops affinis* Regan. Machete del Pacífico (Fig. 6.35).**

ÁMBITO (Mapa 6.12a): Pacífico oriental, desde Ventura, CA (Miller y Lea 1976), hacia el sur hasta el bajo río



Fig. 6.35. *Elops affinis* Regan. UMMZ 159257, 158 .9 cm LP, estanques junto a la vía del tren, unos 6 km al sur de Mapoli, cuenca del río Muerto, Son.; E. Theriot.



Mapa 6.12. Distribuciones costeras de (a) *Elops affinis* Regan (Pacífico) y (b) *Elops saurus* Linnaeus (Atlántico).

Colorado, Arizona-California y Baja California-Sonora (incluido el Salton Sea, CA; Dill y Woodhull 1942), y luego más al sur, hasta Chimbote, norte de Perú (Chirichigno 1974: 334); penetra a los ríos.

**HÁBITAT:** Aguas costeras, preferentemente bahías, estuarios, ciénegas, arroyos de marea y partes bajas de los ríos. Las larvas leptocéfalas no son raras en los bajos de marea de estuarios pequeños en el alto mar de Cortés cerca de Puerto Peñasco (Minckley 1973: 47).

**BIOLOGÍA:** Probablemente similar a la de *Elops saurus*, discutida a continuación. Máxima LT, cerca de 1 m.

**OBSERVACIONES:** Esta especie fue puesta en sinonimia con *Elops saurus* Linnaeus por Castro-Aguirre (1978: 28) y tratada (sin comentarios) como subespecie de *E. saurus* por Chirichigno (1973: 12), en contra de la opinión de Hildebrand (1943a, 1996). Conuerdo con Whitehead (1962) y Castro-Aguirre et al. (1999) en retener a *E. saurus* y *E. affinis* como especies válidas.

***Elops saurus* Linnaeus. Machete del Atlántico (Fig. 6.36).**

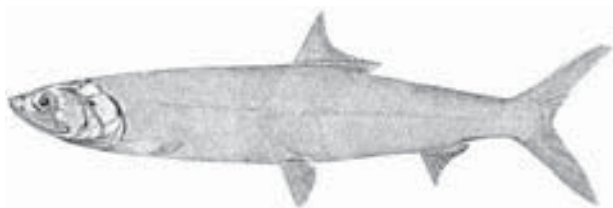


Fig. 6.36. *Elops saurus* Linnaeus. USNM no cat., adulto, LP(?), Massachusetts, tomado de Goode (1884: lám. 218); H. Todd.

**ÁMBITO** (Mapa 6.12b): Atlántico occidental, desde Cabo Cod, MA, hasta el sureste de Brasil; penetra a las desembocaduras de ríos.

**HÁBITAT:** Aguas costeras y lagunas, rara vez en agua dulce.

**BIOLOGÍA:** En Florida el desove tiene lugar en abril, septiembre y octubre (Herrema et al. 1985). Se han registrado las larvas leptocéfalas en salinidades tan bajas como de casi 0 a 0.8 ppm (Thompson y Deegan 1982). Máxima LT conocida, 91.5 cm.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Whitehead (1961) y Vega-Cendejas et al. (1997).

***Tarpon atlanticus* (Valenciennes). Sábalo (Fig. 6.37).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.13): Atlántico occidental, desde Nueva Escocia, Canadá, hasta Argentina; penetra a los ríos grandes, incluido el río Hondo, Quintana Roo (Gamboa-Pérez 1994); Atlántico oriental, desde el sur de Francia y las Azores (Quéro y Delmas 1982) hasta la boca del río Congo, África occidental (Daget e Iltis 1965).

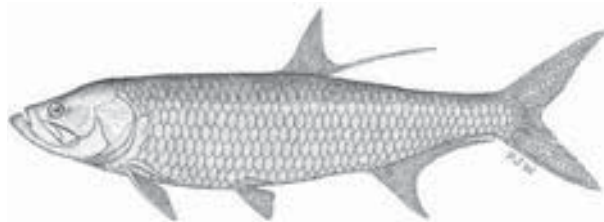
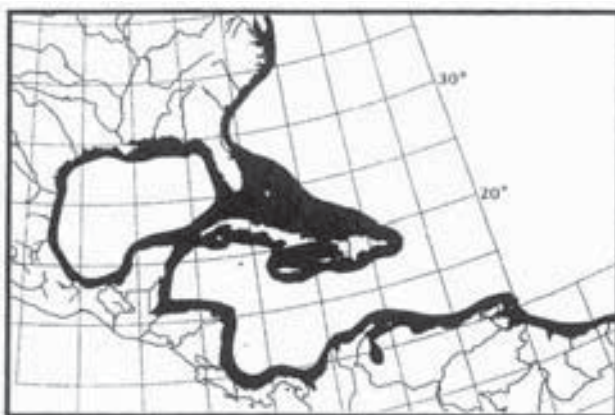


Fig. 6.37. *Tarpon atlanticus* (Valenciennes). USNM 14924, adulto, LP(?), Nueva Jersey, tomado de Goode (1884: lám. 217b, como *Megalops thrissoides*); H. Todd, copiado por P. Wynne.



Mapa 6.13. Distribución costera de *Tarpon atlanticus* (Valenciennes).

**HÁBITAT:** Aguas costeras someras, especialmente bahías y estuarios, así como ríos en los trópicos.

**BIOLOGÍA:** Una especie espectacular en la pesca deportiva, generalmente despreciada como alimento. Hildebrand (1963a) detalló su ciclo de vida. Carnívora, casi exclusivamente piscívoras, con larvas leptocéfalas transparentes emigran a los estuarios. El cariotipo ( $2n = 50$ ) fue descrito por Doucette y Fitzsimons (1988). Máxima LT, 2.5 m; peso máximo, 120 kg.

**OBSERVACIONES:** *Tarpon atlanticus* se ha registrado en agua totalmente dulce de los ríos Pánuco, Papaloapan, Coatzacoalcos, Usumacinta y Hondo, otras localidades mexicanas fueron enlistadas por Castro-Aguirre et al. (1999, como *Megalops atlanticus*). Conuerdo con Greenwood (1970) y Forey (1973) en reconocer a *Tarpon* Jordan y Evermann como un género distinto de *Megalops* Lacepède.<sup>9</sup>

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Breder (1994), Greenfield y Thomerson (1997) y Bussing (1998).

9. Sin embargo, las opiniones más recientes incluyen a esta especie en *Megalops*, familia Megalopidae (ver referencias en Eschmeyer, et al. 1998).- JJS.



## Familia ANGUILLIDAE. Anguilas de río



Anguillidae

Las anguilas de río son normalmente cátradromas; es decir, los adultos viven en el agua dulce pero regresan a desovar en el océano abierto, después de lo cual mueren. Hay una larva leptocéfala bien definida, como en los elópidos, pero la cola es puntiaguda. A medida que se acercan a tierra, las larvas se transforman en anguilas, transparentes y delgadas, las cuales migran al agua dulce para madurar y en última instancia regresan al mar. Las anguilas de agua dulce habitan en los mares tropicales y templados, pero no se presentan en el Pacífico oriental ni en el Atlántico sur (ver mapa de distribución en McDowall 1988: 78; Berra 2001). Hay un solo género, *Anguilla* Shaw, con unas 20 especies.

## Reseña de la especie

***Anguilla rostrata* (Lesueur). Anguila americana (Fig. 6.38).**

ÁMBITO (Mapa 6.14): Costa del Atlántico en el hemisferio occidental, desde Groenlandia y Labrador hacia el sur hasta Panamá y las Guayanas; penetra y asciende por los ríos, a menudo a grandes distancias; se conoce de cenotes anquihalinos en Quintana Roo (Navarro-Mendoza 1988).

HABITAT: Aguas costeras y dulces, en estuarios, ríos y lagos; en aguas interiores prefiere embalses profundos, con fondos de lodo cubiertos por restos de plantas, u otros sitios tranquilos, con vegetación densa en las orillas.

BIOLOGÍA: El desove tiene lugar en el verano, en el mar de los Sargazos. Las larvas leptocéfalas transparentes (con forma similar a la de una hoja de sauce) eclosionan y se desarrollan en el mar y se transforman en anguilas cerca de la costa y en estuarios. Las hembras normalmente son mayores que los machos y migran mucho más lejos aguas arriba. Son carnívoros; se alimentan de invertebrados acuáticos, peces pequeños y organismos terrestres. No dudan en salir del agua por periodos cortos, especialmente durante las lluvias. La madurez sexual se alcanza después de evitar en el agua dulce por menos de una década o hasta 40 años.

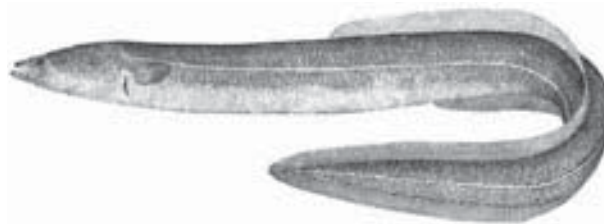
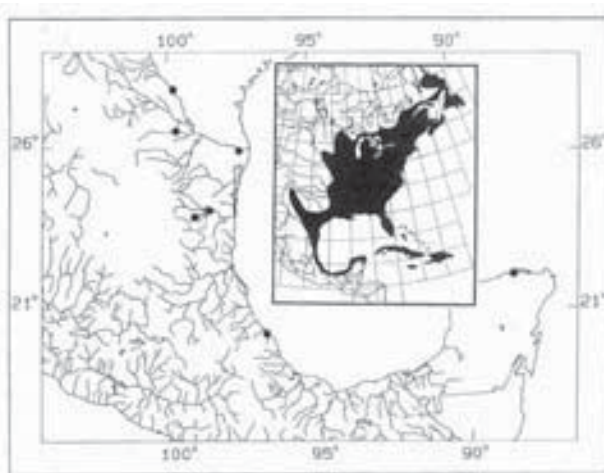


Fig. 6.38. *Anguilla rostrata* (Lesueur). USNM 20470, 61.3 cm LT, Holyoke, MA, tomado de Goode (1884: lám. 239, como *A. vulgaris*); H. Todd.



Mapa 6.14. Distribución en México y general (recuadro) de *Anguilla rostrata* (Lesueur).

Las anguilas se consideran un excelente alimento y se venden tanto frescas como ahumadas. Máxima LT conocida, 1.53 m.

OBSERVACIONES: El género se presenta en el Indo-Pacífico y el Atlántico Norte. No se sabe si el grado de flujo génico entre las poblaciones americanas y europeas permita reconocer dos especies diferentes (Pennisi 1989; Williams y Koehn 1984).

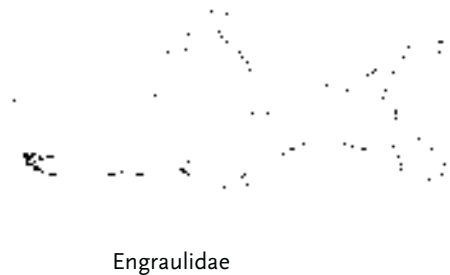
REFERENCIAS ADICIONALES: Smith (1979).

## Familia ENGRAULIDAE. Anchoas

Las anchoas son peces pequeños (normalmente menores de 180 mm LP), plateados, esbeltos, lateralmente comprimidos, con hocico prominente y boca en posición inferior. Aunque la familia se reconocen fácilmente, la identificación a nivel de especie puede ser difícil. Son principalmente pelágicas, en aguas costeras templadas y tropicales de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico (Berra 2001), donde se alimentan de plancton. Numerosas especies ascienden por los ríos y algunas viven de manera permanente en el agua dulce. Su valor como alimento para las aves acuáticas y otra vida mari-

Reseñas de las especies

*Anchoa mitchilli* (Valenciennes). Anchoa de caleta (Fig. 6.39).



Engraulidae



Fig. 6.39. *Anchoa mitchilli* (Valenciennes). USNM 119790, 72 mm LP, Grande Isle, LA, tomado de Hildebrand (1963b: fig. 32) como *A. m. diaphana*); L. Cable.

na excede por mucho su valor directo para el hombre, pero algunas anchoas son de considerable importancia económica, ya sea como alimento o como carnada para otros peces. Existen unas 130 especies en 15 géneros. Solamente cuatro especies penetran en las aguas dulces de México. Del grupo se conocen fósiles del Mioceno (Grande y Nelson 1985).

Clave artificial para los Engraulidae de México

- 1a. Branquiespinas muy apretadas, numerosas; aumentan de número con la talla; de 40 a 50 en la rama inferior del primer arco branquial en los jóvenes, de 60 a 130 en los adultos; cuerpo alto, fuertemente comprimido; de 28 a 31 radios anales (*Anchovia*). Costa del Pacífico, Bahía Magdalena, Baja California Sur y mar de Cortés, hacia el sur ..... *Anchovia macrolepidota*
- 1b. Branquiespinas no apretadas, menos numerosas; por lo general menos de 35 la rama inferior del primer arco branquial en cualquier etapa del ciclo de vida; cuerpo normalmente más alargado; de 23 a 35 radios anales (*Anchoa*) ..... 2
- 2a (1b). Franja plateada lateral conspicua, su anchura casi igual al diámetro del ojo anteriormente; maxilar largo, delgado, extendido más allá del final del opérculo, su extremo distal terminado en una punta aguda, frágil; de 30 a 35 radios anales, de 13 a 15 radios pectorales; de 40 a 42 vértebras. Vertiente del Pacífico, desde Baja California hacia el sur..... *Anchoa walkeri*
- 2b. Maxilar no extendido hasta la punta del opérculo; franja lateral indistinta, en todo caso no más ancha que la pupila del ojo; de 11 a 13 radios pectorales ..3
- 3a (2b). De 21 a 25 branquiespinas; origen de la aleta anal en posición anterior, bajo el segundo radio dorsal; de 25 a 30 radios anales; sin melanóforos prominentes en la barbilla. Costa del Atlántico, hacia el sur hasta Yucatán ..... *Anchoa mitchilli*
- 3b. De 24 a 27 branquiespinas; origen de la aleta anal en posición posterior, bajo el cuarto o quinto radio dorsal; de 21 a 25 radios anales; barbilla con melanóforos prominentes. Costa del Atlántico, en el sureste mexicano (Quintana Roo-Yucatán) ..... *Anchoa parva*



Mapa 6.15. Distribución costera de *Anchoa mitchilli* (Valenciennes).

ÁMBITO (Mapa 6.15): Atlántico occidental, desde Maine al sur hasta Yucatán. A menudo penetra a los ríos.

HÁBITAT: Aguas costeras, en bahías y lagunas. Penetra al agua dulce en la parte sur de su ámbito.

BIOLOGÍA: En el norte de México (laguna de Tamiahua) desovan desde mediados del invierno hasta el verano, pero en el sureste mexicano desovan todo el año (laguna de Términos) (Ocaña-Luna et al. 1987). Carnívoros: los copépodos son el alimento de mayor importancia. Máxima LP conocida, unos 85 mm, rara vez más de 70 mm.

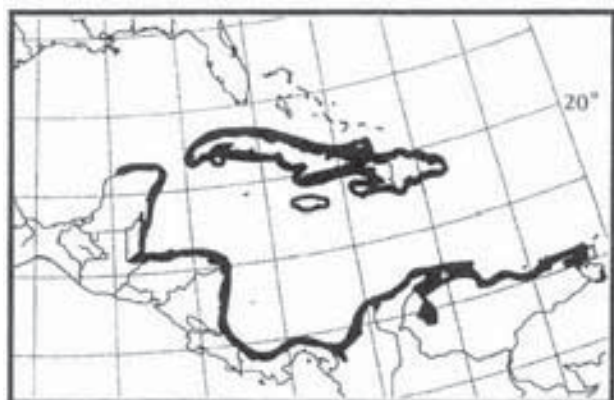
OBSERVACIONES: Los registros mexicanos de agua dulce en la UMMZ incluyen los ríos Bravo, Soto la Marina, Papaloapan y Coatzacoalcos (véase también Castro-Aguirre 1978 y Castro-Aguirre et al. 1999).

REFERENCIAS ADICIONALES: Hildebrand (1973b) y Vega-Cendejas et al. (1997).

**Anchoa parva (Meek e Hildebrand). Anchoa parva (Fig. 6.40).**



Fig. 6.40. *Anchoa parva* (Meek y Hildebrand). USNM 79554, paratipo, 59 mm LP, bahía Fox, Colón, Panamá, tomado de Meek y Hildebrand (1923: lám. 10, fig. 2, como *Anchovia parva*); L. Cable.



Mapa 6.16. Distribución costera de *Anchoa parva* (Meek y Hildebrand).

ÁMBITO (Mapa 6.16): Atlántico occidental, desde Venezuela hasta Yucatán y las Indias occidentales (sólo las Antillas mayores).

HÁBITAT: Aguas costeras. Penetra a las desembocaduras de los ríos, estuarios y lagunas costeras.

BIOLOGÍA: Éste es un pez predominantemente marino, que rara vez penetra al agua dulce. Como la mayoría de las anchoas, se alimenta de plancton. En Colombia se reproduce todo el año y tiene una proporción de sexos de 1:1 (Santos Martínez y Acero 1991).

REFERENCIA ADICIONAL: Castro-Aguirre et al. (1999).

**Anchoa walkeri Baldwin y Chang. Anchoa persistente (Fig. 6.41).**

ÁMBITO (Mapa 6.17): Pacífico oriental, desde San Felipe, B.C., hacia el sur hasta bahía San Miguel, Panamá.

HÁBITAT: Aguas cálidas y turbias cerca de la costa, sobre arena o lodo, en bahías, desembocaduras y ocasionalmente río arriba, en agua dulce.



Fig. 6.41. *Anchoa walkeri* Baldwin y Chang. USNM 204046, holotipo 89.5 mm LP, San Blas, Nay., tomado de Baldwin y Chang (1970: fig. 2); P. Pelletier.



Mapa 6.17. Distribución costera de *Anchoa walkeri* Baldwin y Chang.

BIOLOGÍA: Prácticamente desconocida. Castro-Aguirre et al. (1977) informaron sobre su presencia en salinidades entre 1.2 y 37.1 ppm. Los huevos ováricos son de forma elíptica. Máxima LP conocida, 86 mm.

OBSERVACIONES: Existe un registro mexicano en agua dulce, en el río Grande de Santiago, Nay. (Baldwin y Chang 1970). Castro-Aguirre et al. (1999) ofrecen datos para otras localidades a lo largo de las costas de Sonora y Chiapas.

**Anchoa macrolepidota (Kner). Anchoeta escamuda (Fig. 6.42).**

ÁMBITO (Mapa 6.18): Pacífico oriental, desde Bahía Magdalena, B.C.S. y golfo de California, al sur hasta Perú (Chirichigno 1978: 47). Penetra a estuarios y arroyos de marea.

HÁBITAT: Aguas costeras, especialmente bahías y estuarios.

BIOLOGÍA: Prácticamente desconocida. Máxima LP conocida, 180 mm.

OBSERVACIONES: Registrada de diversas localidades desde la boca del río Colorado, Sonora-Baja California, al sur hasta Mulegé, B.C.S., y hasta el Mar Muerto, Chiapas (Castro-Aguirre et al. 1999).

REFERENCIA ADICIONAL: Hildebrand (1943b).

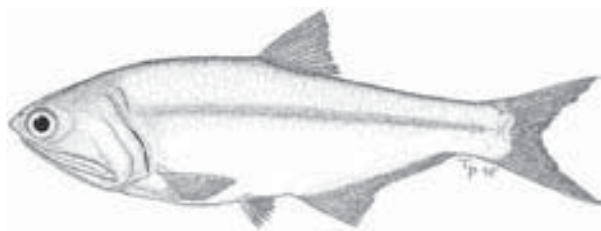


Fig. 6.42. *Anchovia macrolepidota* (Kner y Steindachner). UMMZ 234222, 105 mm LP, Golfo de California, cerca de la boca del río Mayo, Son.; T. Petersen.



Mapa 6.18. Distribución costera de *Anchovia macrolepidota* (Kner y Steindachner).

Familia CLUPEIDAE. Sardinias

Clupeidae

Las sardinias pertenecen a una familia grande y exitosa de peces mayoritariamente marinos, los cuales incluyen muchas especies valiosas como alimento. Son plateados y de tamaño pequeño a mediano. Sus branquias largas y delgadas les permiten filtrar del agua pequeños organismos (zoo- y fitoplancton). Las escamas son siempre cicloideas y típicamente plateadas; no hay línea lateral. Presentan una sola aleta dorsal y ninguna de las aletas tiene espinas o radios espiniformes. La

aleta caudal está profundamente ahorquillada. El abdomen normalmente lleva una quilla ventral aserrada característica, formada por escamas modificadas como escudetes óseos.

Se conocen unas 180 especies, en 50 géneros. Se han registrado 12 especies en cinco géneros de las aguas dulces de México, algunas sólo ocasionalmente. Las cinco sardinias del género *Dorosoma* Rafinesque constituyen un grupo que se distingue por poseer un estómago muy muscular, de paredes anchas, similar a la molleja de las aves de corral.

Clave artificial para los Clupeidae de México

- 1a. Línea media del dorso, con escamas antes de la aleta dorsal ..... 2
- 1b. Línea media del dorso, sin escamas antes de la aleta dorsal (*Dorosoma*) ..... 8
- 2a (1a). Último radio de la aleta dorsal, prolongado a manera de filamento; aleta anal con manchas negras (*Opisthonema*). Costa del Pacífico, Bahía Magdalena, B.C.S. y mar de Cortés, hacia el sur .....  
..... *Opisthonema libertate*
- 2b. Último radio de la aleta dorsal, no prolongado ... 3
- 3a (2b). Borde anterior del cleitro, con prolongaciones carnosas bilobuladas; costados sin franja plateada (*Harengula*) ..... 4
- 3b. Borde anterior del cleitro, sin tales prolongaciones carnosas; costados con una franja lateral plateada (*Lile*) o sin ella (*Brevoortia*) ..... 5
- 4a (3a). De 38 a 42 escamas en una serie lateral; de 11 a 14 escamas predorsales. Costa del Atlántico .....  
..... *Harengula jaguana*
- 4b. De 42 a 44 escamas en una serie lateral; de 15 a 19 escamas predorsales. Costa del Pacífico; penetra a los ríos (e. g. río Culiacán) ..... *Harengula thrissina*
- 5a (3b). El dorso anterior a la aleta dorsal, con escamas ordinarias, como las del resto del cuerpo, aunque menores; las escamas no se sobrelapan ampliamente, su parte expuesta no es mucho más alta que larga; sus márgenes son, cuando más, débilmente aserrados o pectinados; 8 radios pélvicos (rara vez 7) (*Lile*) ..... 6
- 5b. El dorso anterior aleta dorsal, con una fila de escamas modificadas agrandadas a cada lado de la línea media; las escamas se sobrelapan ampliamente, su parte expuesta es mucho más alta que larga; sus márgenes son fuertemente aserrados a pectinados; siete radios pélvicos (*Brevoortia*) ..... 7
- 6a (5a). Perfil ventral del cuerpo fuertemente convexo; lóbulos superior e inferior de la aleta caudal, con líneas oscuras; banda lateral plateada relativamente ancha, abarca dos o tres filas de escamas; escamas grandes y adheridas firmemente, de 38 a 42 en una serie lateral. Costa del Pacífico; penetra a los ríos

- desde Bahía Magdalena, B.C.S., y el golfo de California hasta el norte de Nayarit..... *Lile stolifera*
- 6b. Perfil ventral del cuerpo recto o ligeramente convexo; lóbulos superior e inferior de la aleta caudal, sin líneas oscuras; banda lateral plateada delgada, abarca de 1 a 1.5 filas de escamas; escamas pequeñas y deciduas, de 34 a 46 en una serie lateral. Costa del Pacífico, desde Bahía de Banderas, Jal., hacia el sur hasta Honduras ..... *Lile gracilis*
- 7a (5b). De 42 a 48 escamas en una serie lateral; aleta pélvica con los radios internos y medios normalmente tan largos o mayores que los externos; surco frontal bien desarrollado; normalmente de 44 a 46 (43-47) vértebras totales. Costa del Atlántico, golfo de México hacia el sur hasta el golfo de Campeche ..... *Brevoortia patronus*
- 7b. De 60 a 76 escamas en una serie lateral; aleta pélvica con los radios internos de un 50 a un 67% de la longitud de los externos; sin surco frontal; normalmente 42 ó 43 (41-43) vértebras totales. Costa del Atlántico, golfo de México hacia el sur hasta el golfo de Campeche ..... *Brevoortia gunteri*
- 8a (1b). Boca terminal, borde ventral de la mandíbula superior liso; menos de 50 escamas en una serie lateral, en disposición regular; normalmente de 20 a 25 radios anales (17-27) (subgénero *Signalosa*) ..... *Dorosoma petenense*
- 8b. Boca subterminal o inferior, borde ventral de la mandíbula superior con una muesca ligera o marcada (excepto en juveniles); menos de 50 escamas en una serie lateral, en disposición irregular; de 22 a 38 radios anales, normalmente de 39 a 35 donde coexisten los subgéneros *Signalosa* y *Dorosoma* (subgénero *Dorosoma*) ..... 9
- 9a (8b). Normalmente de 58 a 65 (52-70) escamas en una serie lateral; de 36 a 45 escamas alrededor del cuerpo; de 48 a 51 vértebras totales. Vertiente del Atlántico, golfo de México hacia el sur hasta la laguna de Tamiahua, en ríos y lagunas salobres ..... *Dorosoma cepedianum*
- 9b. Normalmente de 73 a 78 escamas (70-82) en una serie lateral; de 46 a 60 escamas alrededor del cuerpo; de 43 a 48 vértebras totales..... 10
- 10a (9b). Filamento dorsal largo, normalmente 1.1-1.3 (0.95-1.4) veces en la distancia desde la inserción de la aleta pélvica hasta la punta del hocico; base de la anal 1.1-1.4 veces en esa misma distancia; normalmente de 32 a 35 radios anales (29-38). Vertiente del Atlántico, golfo de México, desde el río Papaloapan hasta el río Usumacinta..... *Dorosoma anale*
- 10b. Filamento dorsal corto, normalmente 1.5-1.8 (1.4-1.85) veces en la distancia desde la inserción de la aleta pélvica hasta la punta del hocico; base de la anal 1.6-2.2 veces en esa misma distancia; de 22 a

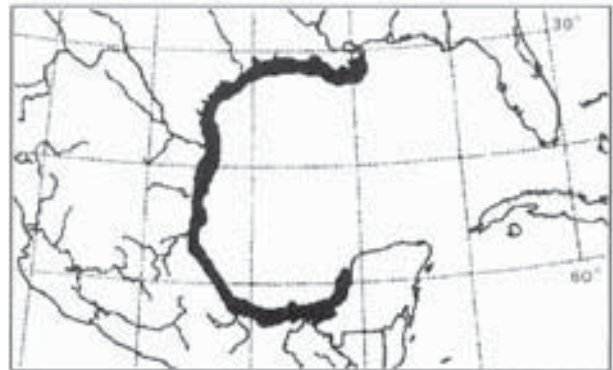
- 29 radios anales. Llanura costera del Pacífico, desde el río Yaqui hasta el arroyo San Francisco ..... *Dorosoma smithi*

**Reseñas de las especies**

***Brevoortia gunteri* Hildebrand. Sardina de escamitas (Fig. 6.43).**



Fig. 6.43. *Brevoortia gunteri* Hildebrand. USNM 129798, tipo, 205 mm LP, Rockport, TX, tomado de Hildebrand (1963c: fig. 93). A. Green.



Mapa 6.19. Distribución costera de *Brevoortia gunteri* Hildebrand.

ÁMBITO (Mapa 6.19): Costa del Atlántico, golfo de México desde Luisiana, hacia el sur hasta Campeche; penetra al agua dulce (Castro-Aguirre 1978: 31).

HÁBITAT: Común en bahías y lagunas costeras. Apparently prefiere el agua salobre.

BIOLOGÍA: Poca información disponible. Desova en el invierno y probablemente inicios de la primavera. Se alimenta de plancton. Máxima LT conocida, 31.3 cm.

REFERENCIAS ADICIONALES: Hildebrand (1963c) y Castro-Aguirre et al. (1999).

***Brevoortia patronus* Goode. Sardina lacha (Fig. 6.44).**

ÁMBITO (Mapa 6.20): Costa del Atlántico, golfo de México desde Tampa, FL, hacia el oeste hasta el noreste de México, y de allí hacia el sur hasta el golfo de Campeche en Alvarado, Ver.

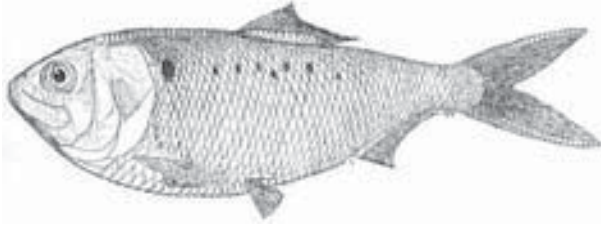


Fig. 6.44. *Brevoortia patronus* Goode. USNM 129810, 164 mm LP, Galveston, TX, tomado de Hildebrand (1973c: Fig. 90); A. Green.

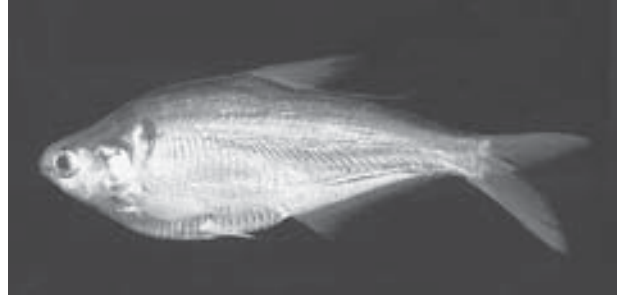
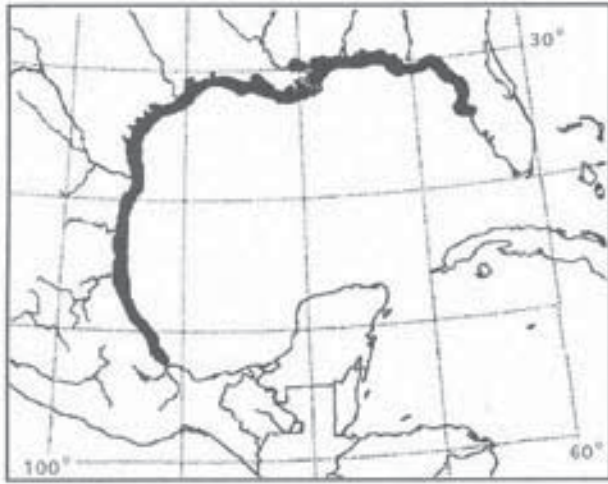
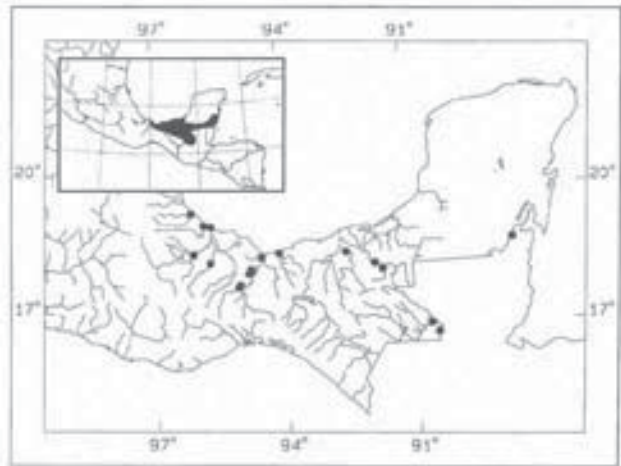


Fig. 6.45. *Dorosoma anale* Meek. UMMZ 189961, 144 mm LP, arroyo Cantabal, cuenca del río Chixoy, Quiché, Guatemala; E. Theriot.



Mapa 6.20. Distribución costera de *Brevoortia patronus* Goode.



Mapa 6.21. Distribución en México y general (recuadro) de *Dorosoma anale* Meek.

**HÁBITAT:** Típicamente marino, pero a menudo invade aguas de salinidad baja (Springer y Woodburn 1960: 16-18). Capturada en agua dulce entre Reynosa y Matamoros, Tamps. (Castro-Aguirre 1978: 31).

**BIOLOGÍA:** El desove tiene lugar lejos de la costa, posiblemente entre octubre y marzo (Whitehead *in* Fischer 1978). Los juveniles pasan el invierno en agua salobre o dulce. Se alimenta de plancton. Máxima LT conocida, 27 cm.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Hildebrand (1963c) y Castro-Aguirre et al. (1999).

***Dorosoma anale* Meek. Sardina del Papaloapan (Fig. 6.45).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.21): Vertiente del Atlántico, desde el río Jamapa, cerca de Veracruz, hacia el sur y este hasta la cuenca del río Usumacinta, Guatemala; exclusivamente dulceacuícola.

**HÁBITAT:** Grandes ríos, arroyos y lagunas a profundidades a veces mayores de unos 2 m.

**BIOLOGÍA:** Sin datos. Máxima LP conocida, 25.4 cm.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Miller (1950a) y Castro-Aguirre et al. (1999).

***Dorosoma cepedianum* (Lesueur). Sardina molleja (Fig. 6.46).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.22): Vertiente del Atlántico, desde los Grandes Lagos y el río San Lorenzo hacia el oeste hasta el sur de Dakota del Norte, luego al sur en la cuenca del río Misisipi y cuencas costeras hasta el centro de Florida, al norte hasta la latitud 40° N, en la vertiente este de los montes Apalaches, de allí hacia el sur en la llanura costera del Atlántico del este de México hasta la laguna de Tamiahua, Ver. No es nativa en la cuenca del río Bravo por encima de la boca del río Conchos.

**HÁBITAT:** Grandes ríos, lagunas costeras y estuarios, generalmente en aguas quietas y abiertas.

**BIOLOGÍA:** Desova en la primavera en agua dulce, cerca de la superficie, cuando sube la temperatura, generalmente en grandes grupos. Los huevos son pequeños, bénticos y adhesivos. Se alimenta de plancton; cuando es muy abundante puede inhibir el crecimiento de otros peces a través de la competencia interespecífica por alimento. Máxima LT conocida, unos 50 cm.

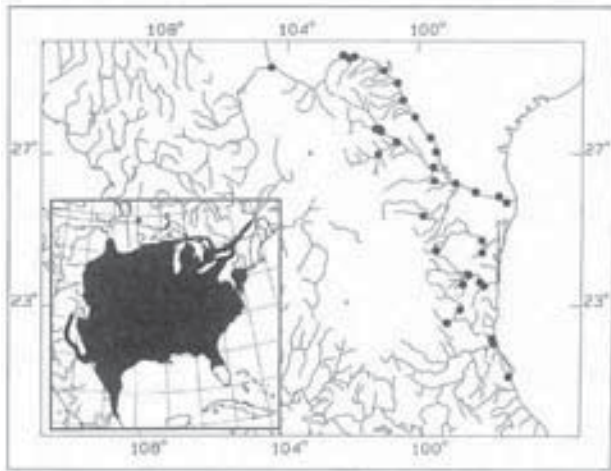
**REFERENCIAS ADICIONALES:** Miller (1960a), Nelson y Rothman (1973), Cooper (1978) y Castro-Aguirre et al. (1999).



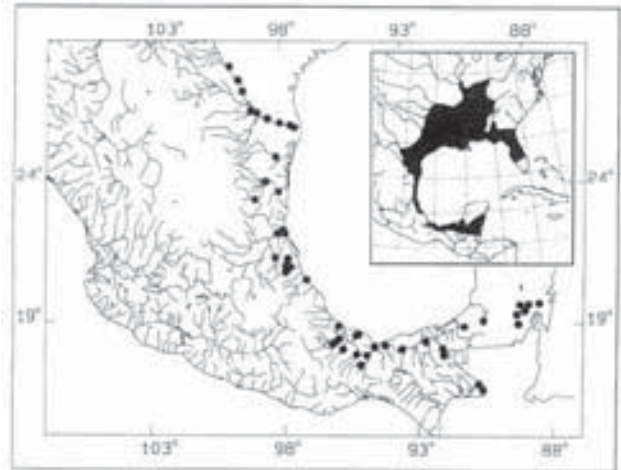
Fig. 6.46. *Dorosoma cepedianum* (Lesueur). UMMZ 128171, 180 mm LP, arroyo Bodcaw, condado Lafayette, AR, tomado de Miller (1960: Fig. 1); W. Brudon.



Fig. 6.47. *Dorosoma petenense* (Günther). UMMZ 143388, 143 .5 mm LP, río San Pedro (o un tributario), unos 0.4 km aguas abajo del lago de Yalac, Guatemala; T. Petersen.



Mapa 6.22. Distribución en México y general (recuadro) de *Dorosoma cepedianum* (Lesueur).



Mapa 6.23. Distribución en México y general (recuadro) de *Dorosoma petenense* (Günther).

***Dorosoma petenense* (Günther). Sardina maya (Fig. 6.47).**

ÁMBITO (Mapa 6.23): Vertiente del Atlántico, desde el río Ohio, Kentucky, y el sur de Indiana, hacia el sur hasta Florida, al oeste a lo largo de la costa del golfo, Estados Unidos, hasta el noreste de México, y de allí hacia el sur a través de las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos hasta el norte de Guatemala y Belice (río Belize); a veces aislado, como en los lagos de Catemaco y Petén.

HÁBITAT: Grandes ríos, lagunas costeras, estuarios y lagos interiores.

BIOLOGÍA: Desova en la primavera y el verano. Se alimenta de plancton. Robison y Buchanan (1988) ofrecieron un buen resumen de su biología. Torres-Orozco (1991) informó que en la década de 1980 a 1990 la población del lago de Catemaco sostuvo una cosecha anual promedio de  $6.1 \times 10^5$  kg·año, vendida en fresco en los mercados locales. Máxima LP conocida, 180 mm.

OBSERVACIONES: Se necesita un estudio profundo para determinar si sus subespecies merecen ser reconocidas o, posiblemente, constituya un complejo de

especies (Bailey et al. 1954: 119). En las poblaciones del norte, a las cuales se podría aplicar el nombre *Cha-toeessus* (= *Dorosoma*) *mexicanus* Günther,<sup>10</sup> la base de la aleta anal es más corta que la longitud cefálica; los escudetes postpélvicos van de 8 a 10, normalmente 9; la mancha detrás de la parte superior del opérculo, sobre la tercera a quinta escama lateral; el radio dorsal más largo, 1.3-1.5 en la longitud cefálica. En las poblaciones del río Coatzacoalcos hacia el sur (*Meletta* [= *Dorosoma*] *petenense* Günther), la base de la anal es igual o mayor que la longitud cefálica; los escudetes post pélvicos van de 10 a 12, normalmente 11; la mancha detrás de la parte superior del opérculo, sobre la primera a segunda escama lateral; el radio dorsal más largo es igual a la longitud cefálica. La forma septentrional ha sido introducida y ampliamente naturalizado como alimento para la peces sujetos a pesca deportiva en el río Grande, NM y la cuenca del bajo río Colorado, AZ, CA, NV, UT,

10. Algunos apuntes de edición no del todo definidos en un borrador tardío de este libro por RRM (hacia 1998) indican que él planeaba separar *D. mexicana* de *D. petenense*, reconociendo ambas como especies válidas.- SMN.

desde donde se dispersó con rapidez para establecerse firmemente en Sonora y Baja California (Minckley 1973: 51).

REFERENCIAS ADICIONALES: Miller (1950a) y Castro-Aguirre et al. (1999).

***Dorosoma smithi* Hubbs y Miller. Sardina noroesteña (Fig. 6.48).**

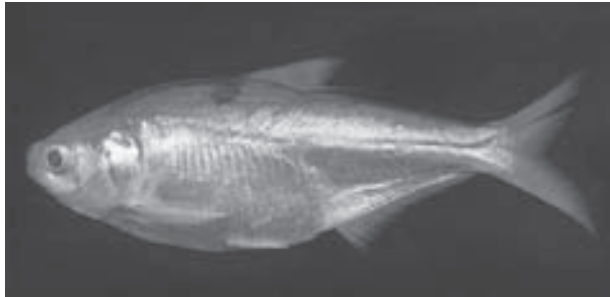
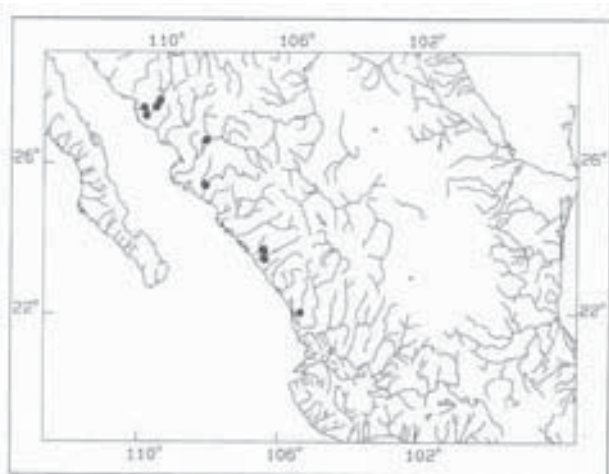


Fig. 6.48 *Dorosoma smithi* Hubbs y Miller. UMMZ 133749, holotipo, 121 mm LP, agujero de disolución cerca del río Piaxtla, Piaxtla, Sin., tomado de Hubbs y Miller (1941b.: fig. 1); E. Theriot.



Mapa 6.24. Distribución de *Dorosoma smithi* Hubbs y Miller.

ÁMBITO (Mapa 6.24): Llanura costera del Pacífico, desde el río Yaqui hasta el arroyo San Francisco (tributario de Marismas Nacionales) al sureste de Acaponeta, Nay.; virtualmente confinado al agua dulce (se capturó un adulto grande, UA68-146, en la laguna Caimanero al sureste de Mazatlán, Sin.; datos de Peter Whitehead). Otros registros en Sonora son de Minckley et al. (1979).

HÁBITAT: Ríos y arroyos, en aguas quietas; se ha vuelto abundante en las presas del bajo río Yaqui, Son. (Hendrickson et al. 1981).

BIOLOGÍA: Datos escasos. Máxima LP conocida, 24.2 cm.

OBSERVACIONES: Minckley et al. (1979) ofreció datos merísticos y morfométricos de especímenes de pre-

sas del bajo río Yaqui. Recientemente (Varela-Romero 1989) se ha mencionado que la introducción de *Dorosoma petenense* en las presas del río Yaqui plantea la posibilidad de que la hibridación podría influir negativamente sobre esta especie en un futuro cercano.

REFERENCIAS ADICIONALES: Hubbs y Miller (1941b), Whitehead (1985) y Castro-Aguirre et al. (1999).

***Harengula jaguana* Poey. Sardinita vivita escamuda (Fig. 6.49).**

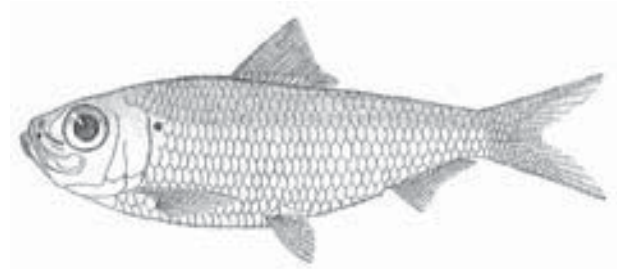


Fig. 6.49 *Harengula jaguana* Poey. USNM 132472 (tipo de *Harengula pensacolata cubana*), 104 mm LP, Pinar del Río, Cuba, tomado de Rivas (1963a: fig. 97); J. Ebeling



Mapa 6.25. Distribución costera de *Harengula jaguana* Poey.

ÁMBITO (Mapa 6.25): Atlántico occidental, desde Cabo Kennedy, Florida, hacia el sur hasta São Paulo, Brasil (Figueiredo y Menezes 1978, como *Harengula clupeiola* Cuvier y Valenciennes).

HÁBITAT: Aguas costeras, sobre todo bahías y estuarios.

BIOLOGÍA: Se alimenta de plancton. Desova de febrero a julio (Whitehead in Fischer 1978). Máxima LP conocida, unos 150 mm.

OBSERVACIONES: Existe un registro de agua dulce en México (salinidad 0.5 ppm), en el río Champotón, Camp. (Castro-Aguirre 1978: 33). Ver Whitehead (1973) respecto al cambio de nombre de *Harengula pensacolata* Goode y Bean a *H. jaguana*.



REFERENCIAS ADICIONALES: Rivas (1950, 1963a, como *Harengula pensacolatae*), Vega-Cendejas et al. (1997) y Castro-Aguirre et al. (1999).

***Harengula thrissina* (Jordan y Gilbert). Sardinita plumilla (Fig. 6.50).**



Fig. 6.50. *Harengula thrissina* (Jordan y Gilbert). UMMZ 160960, 83.6 mm LP, laguna de agua dulce 16 km al noroeste de Acapulco, Gro. (patrón de coloración tomado de UMMZ 190273); S. Fink.



Mapa 6.26. Distribución costera de *Harengula thrissina* (Jordan y Gilbert).

ÁMBITO (Mapa 6.26): Pacífico oriental, desde el mar de Cortés hasta Perú; penetra a las lagunas costeras y ríos.

HÁBITAT: Aguas costeras, especialmente bahías y estuarios.

BIOLOGÍA: Desconocida en su mayor parte. Máxima LP conocida, 96 mm.

OBSERVACIONES: Mis registros mexicanos dulceacuícolas son del río Culiacán en Culiacán, Sin. (CAS 54402) y la laguna de Coyuca, Gro. (UMMZ 160960).

REFERENCIAS ADICIONALES: Hildebrand (1946) y Castro-Aguirre et al. (1999).

***Lile gracilis* Castro-Aguirre y Vivero. Sardinita de agua dulce (Fig. 6.51).**



Fig. 6.51. *Lile gracilis* Castro-Aguirre y Vivero. USNM 165532, dibujo compuesto de varios especímenes, LP promedio 37 mm, salina de Acapan, unos 5 km al noroeste de Champerico, Guatemala; T. Petersen.



Mapa 6.27. Distribuciones costeras de (a) *Lile gracilis* Castro-Aguirre y Vivero y (b) *Lile stolifera* (Jordan y Gilbert), tomado de Castro-Aguirre et al. (2002).

ÁMBITO (Mapa 6.27a): Vertiente del Pacífico, desde Bahía de Banderas, Jal., hasta el golfo de Fonseca, Honduras.

HÁBITAT: Lagunas costeras, estuarios y bocas de grandes ríos.

BIOLOGÍA: Similar a la de *Lile stolifera* (ver más adelante), pero con mayor tendencia a habitar en estuarios, lagunas, desembocaduras e incluso existe una población tierra adentro en una presa de agua dulce en Michoacán (Castro-Aguirre et al. 1999). Máxima LP conocida, unos 100 mm.

OBSERVACIONES: Se diferencia por diversas características que parecen ser “neoténicas” (Castro-Aguirre y Vivero 1990: 37). Muchos registros costeros asignados a *Lile stolifera* por Castro-Aguirre (1978) fueron reidentificados como *L. gracilis* por Castro-Aguirre et al. (1999).

REFERENCIAS ADICIONALES: Espinosa Pérez et al. (1993 a) y Castro-Aguirre et al. (2002).

***Lile stolifera* (Jordan y Gilbert). Sardinita rayada (Fig. 6.52).**



Fig. 6.52. *Lile stolifera* (Jordan y Gilbert). UMMZ 164603, 82 mm LP, río Fuerte en Ahome, unos 27 km al oeste de Los Mochis, Sin.; T. Petersen.

ÁMBITO (Mapa 6.27b): Vertiente del Pacífico, con una distribución discontinua desde Bahía Magdalena, B.C.S., y el golfo de California hasta el norte de Nayarit, y desde Costa Rica hasta Perú (Castro-Aguirre et al. 2002).

HÁBITAT: A menudo en estuarios y la parte baja de ríos costeros, aunque Castro-Aguirre et al. (1999) la consideraron más bien típica de aguas costeras en mares tropicales.

BIOLOGÍA: Se alimenta de plancton, insectos y larvas de peces. Máxima LP conocida, unos 100 mm.

OBSERVACIONES: Una tercera especie de *Lile*, ampliamente distribuida en el Pacífico tropical oriental, fue descrita recientemente por Castro-Aguirre et al. (2002). *Lile nigrofasciata* Castro-Aguirre, Ruiz-Campos y Balart (reportada desde el complejo lagunar Magdalena-Almejas, B.C.S., hasta el norte de Perú, incluido el sur del golfo de California) se distingue de sus congéneres por una banda oscura mediolateral y un mayor número de branquiespinas. Estos autores la descubrieron en aguas oligohalinas (5-15 ppm). Su descubrimiento es un indicio más de lo mucho que falta por aprender sobre la ictiofauna mexicana.

REFERENCIAS ADICIONALES: Castro-Aguirre (1978) y Yáñez Arancibia (1980).

***Opisthonema libertate* (Günther). Sardina crinuda (Fig. 6.53).**

ÁMBITO (Mapa 6.28): Pacífico oriental, desde Bahía Magdalena en la costa occidental de Baja California Sur y el mar de Cortés, hacia el sur hasta las puntas Sal y Picos, Perú.

HÁBITAT: Aguas costeras. Penetra en las desembocaduras de los ríos, estuarios y lagunas.

BIOLOGÍA: Prácticamente desconocida. Máxima LP conocida, unos 21 cm.



Fig. 6.53. *Opisthonema libertate* (Günther). UMMZ 94701, adulto, 171 mm LP, bahía Magdalena, Baja California Sur; P. Pelletier.

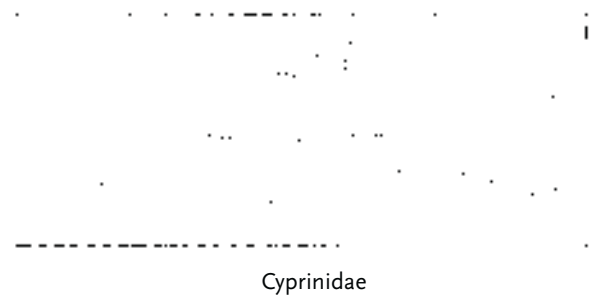


Mapa 6.28. Distribución costera de *Opisthonema libertate* (Günther).

OBSERVACIONES: Registrada en la boca del río Colorado, Son., y de allí hacia el sur hasta el mar Muerto, Chis.; presente en ambas costas del mar de Cortés (Castro-Aguirre 1978; Castro-Aguirre et al. 1999).

REFERENCIA ADICIONAL: Berry y Barrett (1963).

Familia CYPRINIDAE. Carpas y carpitas



Las carpas y carpitas constituyen una de las familias de peces más grandes y diversas, con más de 2000 especies, las cuales muestran una gran variedad de adap-

taciones especiales y habitan en casi todas las aguas dulces de Norteamérica, África y Eurasia. No existen en el Neotrópico, Australia, Nueva Zelanda y Madagascar. La mayor diversidad de las especies del grupo está en el sureste asiático. La mayoría de los ciprínidos son pequeños, normalmente de 30 a 75 mm de largo, aunque algunos crecen hasta 2.5 m o más. Todos tienen de una a tres hileras de dientes faríngeos y mandíbulas sin dientes.

En Norteamérica, la familia Cyprinidae está dividida en dos linajes principales, Leuciscinae y Cyprininae (Cavender y Coburn 1992), los cuales comprenden unos 50 géneros y casi 300 especies. Estas cifras incluyen unas 90 especies presentes en México, de las cuales por lo menos 45 son endémicas. Dentro de su ámbito geográfico, en algunas áreas (sin contar el sur de México), Cyprinidae es la familia más abundante, y sus miembros son presas disponibles para muchos peces y otros animales depredadores. Tres especies exóticas de Eurasia, la carpa común, el pez dorado y la carpa herbívora (*Cyprinus carpio*, *Carassius auratus* y *Ctenopharyngodon idella*, respectivamente), están bien establecidas en México, a menudo son abundantes localmente e incluso usadas como alimento.

Se conocen ciprínidos fósiles del Paleoceno de Europa, el Eoceno de Asia y el Oligoceno de Norteamérica (Cavender 1986). Los fósiles más antiguos conocidos en México son de edad pliocénica, pero este dato establece simplemente la edad mínima de su presencia. Con toda certeza había carpas en México mucho antes de hace 5 millones de años, como lo indica el hecho de que las formas del sur se diferenciaron en géneros distintivos (e. g. *Aztecula* Jordan y Evermann, *Codoma* Girard, *Evarra* Woolman, *Stypodon* Garman y *Yuriria* Jordan y Evermann). Sin embargo, son lo suficientemente recientes como para haber migrado tan sólo una distancia corta hacia el sur en México, sin alcanzar el Neotrópico, a diferencia de los matalotes y bagres. Los ciprínidos que viven en las tierras bajas subtropicales de la vertiente del Atlántico (e. g. *Dionda erimyzonops*, *D. ipni*, *Cyprinella lutrensis*) se reproducen del invierno a la primavera temprana, cuando las temperaturas del agua son similares a aquéllas en las cuales se reproducen la mayoría de las carpas del Neártico. Esto contrasta con las aparentes adaptaciones a temperaturas elevadas que demuestran en latitudes bajas muchos ciprínidos del Viejo Mundo.

Clave artificial para los Cyprinidae de México

Robert Rush Miller y W. L. Minckley

1a. Aleta dorsal larga, con más de 11 radios suaves; aletas dorsal y anal con radios fuertes, espiniformes, aserrados en los bordes delanteros ..... 2

- 1b. Aleta dorsal corta, con menos de 11 radios suaves; aleta dorsal con o sin radios espiniformes (están presentes, no son aserrados); aleta anal, nunca con radios espinosos ..... 3
- 2a (1a). Dos barbillones a cada lado de la mandíbula superior; dientes faríngeos molariformes en tres hileras; menos de 30 branquiespinas. Especie exótica ..... *Cyprinus carpio*
- 2b. Sin barbillones; dientes faríngeos no molariformes en una sola hilera; más de 30 branquiespinas. Especie exótica ..... *Carassius auratus*
- 3a (1b). Escamas grandes, mucronadas en sus bordes anterior y posterior (expuestos) de manera que parecen superficialmente ctenoideas; dientes faríngeos largos, fuertes, comprimidos lateralmente, con superficies de masticación extendidas, aplanadas, aserradas. Especie exótica ..... *Ctenopharyngodon idella*
- 3b. Escamas grandes, pequeños, muy reducidas en tamaño o ausentes; cuando presentes, no mucronadas en ningún margen, nunca aparecen ctenoideas; dientes faríngeos de forma variada pero sin combinación alguna de superficies de masticación extendidas, aplanadas o aserradas ..... 4
- 4a (3b). Aleta dorsal con los dos radios principales más anteriores rígidos y espinosos; el segundo de ellos se inserta en un surco en la parte posterior del primero ..... 5
- 4b. Aleta dorsal sin radios espinosos; los dos primeros radios, o al menos uno de ellos, no ramificados, pueden parecer espiniformes, pero son suaves y segmentados distalmente cuando se observan bajo la lupa ..... 6
- 5a (4a). Barbillones maxilares bien desarrollados, colgantes; 10 radios anales; color en general plateado; escamas prácticamente ausentes o bien representadas por placas pequeñas que apoyan bordes bajos en el dorso anterior del cuerpo (*Plagopterus*). Vertiente del Pacífico, bajo río Colorado, EUA, B.C.S. (?), Son. (?) ..... *Plagopterus argentissimus*
- 5b. Sin barbillones; usualmente 9 radios anales; color parduzco, moteados o punteados sobre el dorso y costados; escamas ausentes o presentes como vestigios casi indiscernibles, incluidas profundamente en la piel (*Meda*). Vertiente del Pacífico, río San Pedro (cuenca del río Colorado), AZ, NM, Son ..... *Meda fulgida*
- 6a (4b). Dientes faríngeos en una sola hilera; 0,3-3,0, romos y redondeados en las puntas (*Stypodon*) (Fig. 6.54). Aguas interiores, conocido sólo del aislado Valle de Parras, Coah.; extinto ..... *Stypodon signifer*
- 6b. Dientes faríngeos 0-2 en las filas exteriores y 4-4, 5-4 o 4-5 en las filas interiores, alargados y suaves o ganchudos, no romos y redondeados ..... 7



Fig. 6.54. Arcos faríngeos de *Stypodon signifer* (MCZ 24896); T. Petersen.

- 7a (6b). Borde cartilaginoso duro, fuertemente desarrollados, sobre el margen inferior de la mandíbula inferior; intestino largo, muy convoluto, más de tres veces la longitud del cuerpo (*Campostoma*) ..... 8
- 7b. Margen inferior de la mandíbula inferior sin un borde cartilaginoso fuerte; intestino largo o corto, convoluto o no ..... 9
- 8a (7a). Escamas en la línea lateral 41-58; de 21 a 33 branquiespinas en el primer arco branquial; intestino enrollado alrededor de la vejiga gaseosa en el adulto. Vertiente del Atlántico, río Bravo y tributarios hasta Ciudad Acuña, Coah. .... *Campostoma anomalum* ..... 8
- 8b. Escamas en la línea lateral 58-77; de 15 a 19 branquiespinas en el primer arco branquial; intestino rara vez enrollado alrededor de la vejiga gaseosa. Vertiente del Atlántico, río Bravo y tributarios; aguas interiores, cuencas de Guzmán y Bavícora; vertiente del Pacífico, ríos Yaqui y Sonora, TX, AZ, Chih., Coah., Son., Dgo., Zac. .... *Campostoma ornatum* ..... 9
- 9a (7b). Primer radio dorsal corto, romo, en forma de macana en los adultos, separado del segundo radio por una membrana definida (*Pimephales*) ..... 10
- 9b. Primer radio dorsal no corto ni romo, no separado del segundo radio por una membrana definida ... 11
- 10a (9a). Intestino largo, muy convoluto; peritoneo negro; mancha basicaudal ausente o cuando mucho difusa; sin una mancha discreta en el origen de la aleta dorsal; línea lateral normalmente incompleta; cuerpo robusto, la altura máxima típicamente menor a cuatro veces en la LP. Vertiente del Atlántico, cuenca del río Bravo; cuencas interiores, cuenca de Guzmán y laguna Bustillos, TX, Chih. .... *Pimephales promelas* ..... 10

- 10b. Intestino corto, formando una sola vuelta en forma de S; peritoneo con manchas oscuras sobre un fondo plateado; mancha basicaudal definida y triangular; mancha oscura discreta en el origen de la aleta dorsal; línea lateral completa; cuerpo esbelto, la altura máxima típicamente más de cuatro veces en la LP. Vertiente del Atlántico, río Bravo y parte baja de los principales afluentes, TX, Chih., Coah., N.L., Tamps. .... *Pimephales vigilax* ..... 11
- 11a (9b). Hocico sobresaliente respecto a la boca subterminal; barbillones en el ángulo de las mandíbulas (*Rhinichthys*) ..... 12
- 11b. Hocico aproximadamente al mismo nivel de la boca, horizontal a oblicuo; sin barbillones en el ángulo de las mandíbulas ..... 13
- 12a (11a). Sin surco (con frenillo) que separe el hocico del labio superior ..... *Rhinichthys cataractae* ..... 12
- 12b. Con surco (sin frenillo) que separe el hocico del labio superior ..... *Rhinichthys osculus* ..... 13
- 13a (11b). Boca sumamente oblicua, subvertical, ojos dorsolaterales, notablemente dirigidos hacia arriba; áreas despigmentadas en el origen y la inserción de la aleta dorsal, así como los márgenes dorsal y ventral de la base de la caudal (*Tiaroga*). Vertiente del Pacífico, río San Pedro (cuenca del río Colorado), Son ..... *Tiaroga cobitis* ..... 13
- 13b. Boca horizontal a oblicua, pero no cercana a la vertical, ojos dirigidos hacia los lados o débilmente hacia arriba; sin áreas despigmentadas cerca de las bases de las aletas, en menor número que las mencionadas arriba o ubicadas de manera diferente ..... 14
- 14a (13b). Radios anales anteriores de las hembras marcadamente alargados durante la época reproductiva; un pequeño barbillón en el extremo posterior del labio superior (*Agosia*) ..... 15
- 14b. Radios anales anteriores de las hembras no alargados ni modificados de otra manera durante la época reproductiva; con o sin barbillones ..... 16
- 15a (14a). Escamas grandes, en promedio 75 en la línea lateral; tubérculos finos, a manera de lija, sobre la cabeza y cuerpo de los machos durante la época reproductiva, así como tubérculos más gruesos dispersos sobre la cabeza (Fig. 6.55). Vertiente del Pacífico, río Gila (cuenca del río Colorado) hacia el



Fig. 6.55. Tubérculos nupciales en un pez ciprínido, *Dionda episcopa*; T. Petersen.

- sur hasta el río de la Concepción, AZ, Son .....  
 .....*Agosia chrysogaster*
- 15b. Escamas pequeñas, en promedio 78 en la línea lateral; tubérculos finos, a manera de lija, sólo sobre la cabeza de los machos en la época reproductiva (no sobre el cuerpo); sin tubérculos gruesos dispersos sobre la cabeza. Vertiente del Pacífico, valle de Sulphur Springs, AZ, y río Sonora al sur hasta el río Sinaloa, AZ, Son., Sin.....*Agosia* sp.
- 16a (14b). Aletas alargadas, primer radio dorsal tan largo como la cabeza; la punta de la aleta pectoral alcanza la mitad de la base de la aleta pélvica, en origen de la aleta dorsal mucho más cerca del hocico que de la base de la caudal (*Yuriria*)..... 17
- 16b. Aletas de tamaño moderado, primer radio dorsal más corto que la longitud cefálica (excepto en algunos ejemplares de *Gila elegans*); la punta de la aleta pectoral no alcanza la base de la pélvica (excepto en algunos ejemplares de *G. elegans*), el origen de la aleta dorsal, cerca de la mitad del cuerpo..... 18
- 17a (16a). Branquiespinas en la hilera exterior del primer arco branquial 17 a 11 (promedio 8.7), en el segundo arco branquial 10-13 (11 7); radio dorsal más largo 19.3-25.9% LP (22.7%), radio anal más largo 14.5-19.3% (17%); longitud del pedúnculo caudal 20-24.5% (22.7%) LP. Vertiente del Pacífico, cuenca del río Lerma, sin contar el lago de Chapala pero sí el alto río Ameca y el río Grande de Santiago y sus afluentes en el norte por debajo de El Salto de Juanaatlán.....*Yuriria alta*
- 17b. Branquiespinas en la hilera exterior del primer arco branquial 10 a 12 (promedio 11.3; un ejemplar de 31 con 14), en el segundo arco branquial 13-16 (14.3); radio dorsal más largo 24.2-29% LP (27.3%), radio anal más largo 19-22% (20.3%); longitud del pedúnculo caudal 23.2-27.7% LP (27.5%). Lago de Chapala y río Grande de Santiago sobre las cataratas .....*Yuriria chapalae*
- 18a (16b). Menos de 40 escamas sobre la línea lateral; con dientes faríngeos en una o dos hileras, los de la hilera principal 4-4..... 19
- 18b. Más de 40 escamas sobre la línea lateral; con dientes faríngeos en dos hileras, los de la hilera principal 5-4, 4-5 o 4-4 ..... 30
- 19a (18a). Región gular marcadamente más oscura desde el punto cercano a la sínfisis mandibular hasta alcanzar o rebasar la línea media de la órbita, formando una barra gular discreta..... 20
- 19b. Región gular inmaculada, cuando mucho con melanóforos dispersos, no ordenados como una barra discreta ..... 42
- 20a (19a). 7 u 8 radios anales; flancos marcados con unas barras verticales altas y oscuras en ambos sexos; en el pico de la época reproductiva, machos casi totalmente negros ..... *Codoma ornata*
- 20b. 8-10 radios anales (rara vez 7); flancos variables, pero no marcados con barras oscuras verticales; machos no negros en la época reproductiva (*Cyprinella*)..... 21
- 21a (20b). Pedúnculo caudal con una mancha basicaudal grande y bien definida, del mismo tamaño o mayor que el ojo. Vertiente del Atlántico, tributarios del río Bravo medio..... *Cyprinella venusta*
- 21b. Pedúnculo caudal sin tal mancha, o, cuando mucho, con una mancha basicaudal mucho menor que el ojo ..... 22
- 22a (21b). La barra gular termina bajo el ojo ..... 23
- 22b. La barra gular se extiende hasta el istmo (variable en *Cyprinella xanthicara*, la cual tiene una banda lateral bien definida que se inicia sobre los radios caudales medios, incluida una mancha basicaudal difusa y amplia) ..... 26
- 23a (22a). Región torácica totalmente cubierta por escamas; por lo general 8 radios anales..... 24
- 23b. Región torácica parcialmente cubierta por escamas o sin ellas; por lo general 9 o más radios anales ..... 25
- 24a (23a). Mandíbula superior larga, más de 9.4% LP; barra escapular obsolescente o débil; banda mediolateral bien definida, desde la cabeza hasta la base de la caudal. Cuencas interiores; conocida de un solo manantial en el Bolsón de los Muertos (cuenca de Guzmán), Chih ..... *Cyprinella bocagrande*
- 24b. Mandíbula superior más corta, menos de 9. 0% LP; barra escapular bien desarrollada; banda mediolateral ausente o débil anteriormente. Cuencas interiores, Guzmán, Bavicora y Saúz; vertiente del Pacífico, cuenca del río Yaqui, Chih., Son.....  
 ..... *Cyprinella formosa*
- 25a (23b). De 9 a 13 radios anales (sólo 16% con 9); base posterior de la aleta dorsal debajo o posterior a la base del segundo radio anal principal; cuerpo anterior giboso en los adultos, altura del cuerpo mayor de 32% LP; dientes faríngeos 0,4-4,0. Cuencas interiores, río Nazas y una cuenca al sur de Guadalupe Victoria, Dgo..... *Cyprinella garmani*
- 25b. De 8 a 10 radios anales (sólo 11% con 8 y 7% con 10); base posterior de la aleta dorsal anterior a la base del primer radio anal principal; cuerpo anterior robusto pero no giboso en los adultos, altura del cuerpo normalmente menor de 32% LP; dientes faríngeos variables, 0,4-4,0 u otras combinaciones hasta 1,4-4,1 inclusive. Vertiente del Atlántico, del río Bravo al sur hasta la cuenca del río Pánuco .....  
 .....*Cyprinella lutrensis*
- 26a (22b). Barra escapular obsolescente o ausente; banda mediolateral bien definida, extendida desde

- la cabeza hasta la base de la caudal (o hasta la aleta caudal, en *Cyprinella xanthicara*)..... 27
- 26b. Banda escapular amplia y bien desarrollada, especialmente en los machos en época reproductiva; banda mediolateral levemente desarrollada, a veces difusa u obsolescente..... 28
- 27a (26a). Cuerpo pálido, excepto por los márgenes de las escamas, delineados, y por una banda lateral discreta, azul-negro, que va desde los radios medios del aleta caudal hasta la parte posterior del ojo, y continúa antes del ojo como una barra oscura que termina a unos dos tercios del camino sobre el hocico; peritoneo negro o café oscuro. Cuencas interiores y en un vertiente del Atlántico, sólo del Bolsón de Cuatro Ciénegas y cabeceras del río Salado de los Nadadores (cuenca del río Bravo) .....  
..... *Cyprinella xanthicara*
- 27b. Cuerpo no pálido, cubierto por melanóforos oscuros, márgenes oscurecidos de las escamas difíciles de discernir; banda lateral con desarrollo variable, pero no discreta ni extendida hasta la aleta caudal o hasta el hocico; peritoneo plateado, punteado o con grandes manchas sobre un fondo plateado. Vertiente del Atlántico, ríos Salado y San Juan (cuenca del río Bravo) ..... *Cyprinella rutila*
- 28a (26b). Región torácica desnuda; diámetro del ojo mayor que la longitud del hocico; banda lateral difusa pero claramente más ancha que el diámetro de la pupila .....*Cyprinella alvarezdelvillari*
- 28b. Región torácica con escamas; diámetro del ojo menor que la longitud del hocico; anchura de la banda lateral difusa igual o menor que el diámetro de la pupila ..... 29
- 29a (28b). Cabeza ancha, mayor de 16% LP; boca ancha, mayor de 6.0% LP, mandíbula superior larga, normalmente mayor de 8.0% LP. Vertiente del Atlántico, alto río Conchos (cuenca del río Bravo).....  
.....*Cyprinella panarcys*
- 29b. Cabeza estrecha, normalmente menos de 15% LP; boca estrecha, 7.5% LP o menos, mandíbula y superior corta, normalmente menos de 8.2% LP. Vertiente del Atlántico, tributarios del río Bravo medio ..... *Cyprinella proserpina*
- 30a (18b). Rama inferior del arco faríngeo, larga y delgada; cabeza y cuerpo alargados, tipo lucio, en los adultos (*Ptychocheilus*). Vertiente del Pacífico, cuenca del río Colorado, EUA, B.C., Son. ....  
.....*Ptychocheilus lucius*
- 30b. Rama inferior del arco faríngeo, corta y robusta; cabeza y cuerpo, no similares a los del lucio (*Gila*) ..... 31
- 31a (30b). Cuerpo alargado, atenuado, marcadamente hidrodinámico; pedúnculo caudal parecido a un lápiz, su longitud mayor que la longitud cefálica; 10 o más radios dorsales y anales; 9 radios pélvicos, a veces 10. Vertiente del Pacífico, río Colorado, EUA, B.C., Son..... *Gila elegans*
- 31b. Cuerpo ya hidrodinámico, ya más bien grueso y fornido, no marcadamente atenuado; pedúnculo caudal grueso o esbelto, no parecido a un lápiz, su longitud menor que la longitud cefálica; 7 a 9 radios dorsales y anales, 7 a 9 radios pélvicos ..... 32
- 32a. (31b). Radios basales de las escamas, fuertes ....33
- 32b. Radios basales ausentes o desarrollados mínimamente ..... 38
- 33a (32a). Dientes faríngeos en la hilera principal típicamente 4; típicamente 9 radios en la aleta pélvica ..... 34
- 33b. Dientes faríngeos en la hilera principal típicamente 5-4; típicamente 8 radios en la aleta pélvica ... 35
- 34a (33a). Aleta caudal abreviada: la longitud de la aleta, más corta que la longitud del pedúnculo caudal; normalmente 63-74 escamas en la línea lateral. Vertiente del Pacífico, cabeceras del río Mayo, Chih. ....  
..... *Gila brevicauda*
- 34b. Aleta caudal no abreviada, más larga que el pedúnculo caudal; normalmente 59-67 escamas en la línea lateral. Vertiente del Atlántico, río Conchos, Chih.; cuencas interiores, río Saúz, norte de Chihuahua, Chih. .... *Gila pulchra*
- 35a (33b). Escamas de la línea lateral, normalmente menos de 60 ..... 36
- 35b. Escamas de la línea lateral, normalmente más de 60..... 37
- 36a (35a). Sin rastros de pigmento rojo en los adultos en la época de reproducción; los machos se vuelven de color azul acero a púrpura en esa época; color de fondo, parduzco; mancha basicaudal de forma triangular, o bien alargada verticalmente; boca pequeña, moderadamente oblicua. Vertiente del Pacífico, cabecera extrema del río Bavispe (cuenca del río Yaqui), AZ, Son.; cuencas interiores, Sulphur Valley Springs, AZ .....*Gila purpurea*
- 36b. Con pigmento rojo en los adultos en la época de reproducción; los machos nunca se vuelven de color azul acero o púrpura; cuerpo en general oscuro, más claro en el vientre; mancha basicaudal ausente o débil; boca grande, claramente oblicua. Vertiente del Pacífico, ríos Mátape, Son. y Moctezuma (la última cuenca del río Yaqui), Son..... *Gila eremica*
- 37a (35b). Mancha basicaudal bien definida, alargada, a veces pasando hasta la aleta caudal; dos bandas laterales prominentes; boca terminal, tendiendo a la horizontal. Vertiente del Pacífico, río de la Concepción, AZ-Son ..... *Gila ditaenia*
- 37b. Mancha basicaudal ausente; cuerpo oscuro, a menudo con bandas laterales difusas; boca subterminal, un poco oblicua. Vertiente del Pacífico, río Gila

- (cuenca del río Colorado), NM, AZ, norte de Sonora (ciertamente también alguna vez en el alto río San Pedro, Son.) ..... *Gila intermedia*
- 38a (32b). Dientes faríngeos de la hilera principal típicamente 5-4 o 5-5 ..... 39
- 38b. Dientes faríngeos de la hilera principal 4-4. Cuencas interiores, ríos Nazas-Aguanaval, Coah. ....  
..... *Gila conspersa*
- 39a (38a). Cuerpo grueso, redondeado; pedúnculo caudal corto y grueso; coloración lateral oscura, a menudo negra arriba y moteada u oscurecida abajo; a menudo dos bandas laterales bien definidas; aletas dorsal, anal y pélvica, con una combinación de 8 y 9 radios ..... 40
- 39b. Cuerpo relativamente alto y comprimido; pedúnculo caudal largo y esbelto; coloración lateral plateada, más oscura arriba, blanca abajo; una o dos bandas laterales, si las hay, difusas o indistintas; aletas dorsal, anal y pélvica, todas típicamente con 9 radios ..... 41
- 40a (39a). Dientes faríngeos en la hilera principal 5-5. Vertiente del Atlántico, cabeceras de la cuenca del río Salinas (cuenca del río San Juan), Coah. ....  
..... *Gila modesta*
- 40b. Dientes faríngeos en la hilera principal 5-4. Cuencas interiores, cuenca de Guzmán, NM-Chih. y laguna Bustillos, Chih. .... *Gila nigrescens*
- 41a (39b). En vivo, por lo menos algunas poblaciones tienen una franja roja o rosa a lo largo de los costados. Vertiente del Pacífico, cuenca del río Yaqui hacia el sur en arroyos costeros hasta el río Sinaloa, AZ(?), Son., Sin. .... *Gila minacae*
- 41b. Sin franjas rojas o rosas en los costados. Vertiente del Pacífico, río Colorado, EUA, Son.(?), B.C.(?) ...  
..... *Gila robusta*
- 42a (19b). Maxilar con el borde ventral aserrado; dientes faríngeos 0,4-4,0, largos, lisos, anchos y aplanados lateralmente, suave a moderadamente ganchudos; intestino largo y convoluto ..... 43
- 42b. Maxilar con el borde ventral entero; dientes faríngeos 0,4-4,0 a 2,4-4,0, redondos en sección transversal, los de la hilera principal cortos y ganchudos; intestino corto y simple a largo y convoluto ..... 52
- 43a (42a). Mandíbula inferior delgada, con borde agudo y una protuberancia sinfisial dura; boca pequeña, más transversal, en forma de U; origen de la aleta dorsal encima o muy por detrás de la inserción de la aleta pélvica; color más bien pálido, sin banda lateral o mancha basicaudal (*Hybognathus*). Vertiente del Atlántico, río Bravo y partes bajas de sus principales afluentes..... *Hybognathus amarus*
- 43b. Mandíbula inferior gruesa, no marcadamente aguda y sin una protuberancia sinfisial dura; boca grande, menos transversal y en forma de U; origen de la aleta dorsal encima o por delante de la inserción de la aleta pélvica; color más bien oscuro, banda lateral definida y mancha basicaudal normalmente presente (*Dionda*) ..... 44
- 44a (43b). Premaxilar con una pequeña almohadilla cartilaginosa en la superficie interna; proceso ascendente del hueso premaxilar, muy delgado o ausente ..... 45
- 44b. Premaxilar sin tal almohadilla cartilaginosa; proceso ascendente del premaxilar, bien desarrollado...47
- 45a (44a). De 32 a 36 escamas en la línea lateral; banda lateral oscura no limitada arriba por una banda clara, sino por escamas de borde oscuro; mancha basicaudal triangular. Río Salado y afluentes directos del río Bravo ..... *Dionda diaboli*
- 45b. De 34 a 45 escamas en la línea lateral; banda lateral discreta, limitada arriba por una banda clara; mancha basicaudal redondeada. Vertiente del Atlántico, río Bravo y tributarios principales (complejo *Dionda episcopa*). ..... 46
- 46a (45b). Cuencas de los ríos San Juan y Salado (cuenca del río Bravo)..... *Dionda couchi*
- 46b. Unos cuantos tributarios cortos del río Bravo, aguas abajo del parque nacional Big Bend, TX, y río arriba del río Salado ..... *Dionda episcopa*
- 47a (44b). Mandíbula tan larga o más que el hueso postorbital; su borde inferior, en su mayor parte libre de carne; su extremo posterior, agudo y dirigido hacia abajo, como el ángulo del contorno de la cabeza; su extremo anterior, variando entre moderadamente incluido hasta muy protuberante; conspicua banda negra mediolateral, bordeada arriba por una ancha banda clara; sin rastro de una raya mediodorsal antes o detrás de la aleta dorsal. Vertiente del Atlántico, alto río Verde (cuenca del río Pánuco) .....  
..... *Dionda mandibularis*
- 47b. Mandíbula claramente más corta que el postorbital, menos de 10% LP, en su mayor parte oculta en un área carnosa de la mandíbula inferior y desprovista de extremos protuberantes anteriores o posteriores; banda mediolateral obsolescente a marcada, limitada arriba por una banda clara débil a obsoleta; raya oscura mediodorsal antes y detrás de la aleta dorsal (excepto en *Dionda erimyzonops*) ..... 48
- 48a (47b). Com barbillón en la mandíbula superior, al menos a manera de rudimento (en raras ocasiones, ausente); cuerpo esbelto, atenuado, de contorno simétricamente cónico anteriormente (por lo menos en algunos *Dionda dichroma*); 8 radios anales (normalmente 8, en parte, en *Dionda dichroma*); 37 a 45 escamas en la línea lateral; coloración simple, el cuerpo no se vuelve negro ni se presentan manchas negras en los machos nupciales (como en *Dionda ipni*) ..... 49

- 48b. Sin barbillón; cuerpo robusto, contorno antro dorsal arqueado y frente de la cabeza giboso, incluso en juveniles; más de 8 radios de la aleta anal; de 31 a 37 escamas de la línea lateral; patrón de coloración más marcado ..... 51
- 49a (48a). Aletas puntiagudas, radios delgados y frágiles; de 33 a 36 escamas en la línea lateral; rama superior del arco faríngeo alargada, delgada, sinuosa, puntiaguda; color de fondo, claro arriba, y abajo una banda mediolateral delgada de color negro intenso (no hay un efecto definido de doble color; la banda ancha sobre la banda negra carece de pigmento; sobre ella, el pigmento negro sólo forma líneas en los bordes de las inserciones de las escamas; por debajo de las bandas laterales, el cuerpo carece de melanóforos; la aleta dorsal de los machos nupciales no parece tiznada en especímenes preservados ni de bordes azules en vida. Vertiente del Atlántico, confinada a la cuenca del río Ojo Frío (cuenca del río Pánuco) ..... *Dionda rasconis*
- 49b. Aletas redondeadas, radios fuertes, robustos; de 37 a 45 escamas en la línea lateral; rama superior del arco faríngeo, no alargada, sinuosa ni puntiaguda; color de fondo, hollinoso sobre la banda mediolateral, en contraste con los costados inferiores incluso cuando hay manchas abundantes (apariencia bicolor); banda clara sobre la banda negra, débil y angosta a obsolescente; las inserciones de las escamas sobre las bandas carecen de márgenes oscuros; los costados inferiores oscuros en los adultos; la aleta dorsal de los machos nupciales parece tiznada y presenta bordes azules en vida ..... 50
- 50a (49b). Debajo del ojo, la boca está cubierta por un hocico desviado hacia abajo, con un borde terminal colgante, proyectado; punta del hocico, labios y barbilla, en un mismo plano, casi horizontal; labios conspicuamente hinchados; labio inferior, sin pigmento; barbillón conspicuo y colgante; altura máxima del cuerpo, menos de dos veces la anchura máxima; raya oscura mediodorsal obsoleta a lo largo y detrás de la aleta dorsal. Vertiente del Atlántico, confinada al río Ojo Frío (cuenca del río Pánuco)... ..... *Dionda catostomops*
- 50b. Boca que se eleva de manera oblicua hasta quedar por encima del margen inferior orbital, no cubiertas por un borde del hocico; punta del hocico, labio superior y barbilla, en una línea oblicua; labios menos hinchados; labio inferior, pigmentado; barbillón pequeño a rudimentario, rara vez colgante, a veces no observable; altura máxima del cuerpo, más de dos veces la anchura máxima; raya oscura mediodorsal, moderada a intensa. Vertiente del Atlántico, cuenca del alto río Verde, cerca y sobre la ciudad de Ríoverde y las cercanías de La Media Luna (cuenca del río Pánuco) ..... *Dionda dichroma*
- 51a (48b). Base de la aleta anal alargada, más larga que el pedúnculo caudal en los machos nupciales; de 13 a 17 radios en la aleta pectoral (moda, 15); banda lateral color negro hollinoso, débil a ausente antes del opérculo, oscurecida en los machos nupciales debido al color negro del cuerpo; oscurecimiento de las aletas en los machos nupciales, a manera de una mancha grande color negro intenso en la parte media de la mayoría o de todos los individuos. Vertiente del Atlántico, tributarios de pie de monte al golfo de México desde la cuenca del río Pánuco, incluido de manera disyunta el río Metztitlan, hacia el sur hasta el río Misantla, Ver. .... *Dionda ipni*
- 51b. Base de la aleta anal, más corta que el pedúnculo caudal en los machos nupciales; de 12 a 15 radios en la aleta pectoral (moda, 13); banda lateral color negro intenso, continua alrededor del hocico; aletas oscurecidas en los machos nupciales, con pigmento restringido a las membranas entre los radios anteriores. Vertiente del Atlántico, cuenca del río Pánuco ..... *Dionda erimyzonops*
- 52a (42b). Normalmente más de 55(60) escamas en la línea lateral; dientes faríngeos 0,4-4,0 ..... 53
- 52b. Normalmente menos de 55(50) escamas en la línea lateral; dientes faríngeos variables, 0,4-4,0 a 2,4-4,2 ..... 62
- 53a (62a). Menos de 10 branquiespinas en el primer arco branquial; origen de la dorsal, por detrás de la inserción de la pélvica; tracto intestinal igual o menor que la longitud del cuerpo, no convoluto; sin barbillones maxilares (*Evarra*) ..... 54
- 53b. Más de 10(9) branquiespinas en el primer arco branquial; origen de la dorsal, típicamente sobre la inserción de la pélvica; tracto intestinal a menudo mayor que el cuerpo y frecuentemente en alargado y convoluto; con o sin barbillones (*Algansea*) ..... 56
- 54a (53a). 14 radios anales. Cuenca interior, Valle de México ..... *Evarra tlahuacensis*
- 54b. 7 u 8 radios anales ..... 55
- 55a (54b). Boca terminal; numerosos tubérculos muy pequeños en la cabeza de los machos nupciales; cabeza y abdomen plateados. Cuenca interior, Valle de México ..... *Evarra eigenmanni*
- 55b. Boca subterminal; sin tubérculos reproductivos; dorso y costados color verde opaco, abdomen amarillo. Cuenca interior, Valle de México ..... *Evarra bustamantei*
- 56a (53b). Con barbillón maxilar ..... 57
- 56b. Sin barbillón maxilar ..... 60
- 57a (56a). Boca terminal ..... 58
- 57b. Boca subterminal, cubierta por el hocico ..... 59



58a (57a). Normalmente 7 radios dorsales; mancha basicaudal no extendida hasta los radios caudales medios ni las membranas interradales; intestino a veces convoluto como en la Figura 6.56 a. Vertiente del Pacífico, cabeceras de los ríos Colotlán y Juchipila (cuenca del río Grande de Santiago) ..... *Algansea monticola*

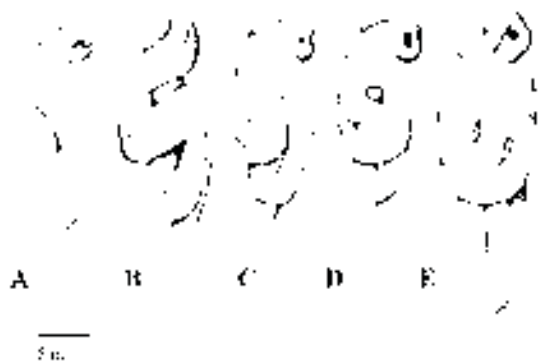


Fig. 6.56. Configuración intestinal en carpas del género *Algansea*: (a) *A. monticola avia*, 78.1 mm; (b) *A. barbata*, 103.2 mm; (c,d) *A. tincella*, 68.2, 84.9 mm LP, respectivamente, y (e) *A. popoche*, 78.4 mm LP, tomado de Barbour y Miller (1988: fig. 3); N. Neff.

58b. Normalmente 8 radios dorsales; mancha basicaudal a veces extendida hasta las membranas interradales medias de la aleta caudal, solamente; intestino convoluto como en la Figura 6.56 a. Vertiente del Pacífico, tributarios del río Grande de Santiago y cabeceras del río Chila desde Santa María del Oro hasta Tepic y hacia el sur más allá de Compostela ..... *Algansea avia*

59a (57b). Intestino convoluto como en la Figura 6.56b; raya mediolateral mal definida; de 14 a 21 hileras de escamas entre el origen de la aleta pélvica y la línea lateral. Vertiente del Pacífico, cabeceras del río Lerma en Lerma y cerca de Villa Victoria en el Valle de Toluca ..... *Algansea barbata*

59b. Intestino convoluto como en la Figura 6.56 a; raya mediolateral oscura, prominente; de 11 a 15 hileras de escamas entre el origen de la pélvica y la línea lateral. Vertiente del Pacífico, cuencas de los ríos Armería y Coahuayana ..... *Algansea aphanea*

60a (56b). De 49 a 84 branquiespinas (48-82 mm LP, 49-70; más de 84 mm LP, 64-68); intestino sumamente convoluto (Fig. 6.56e). Vertiente del Pacífico, lago de Chapala y zonas aledañas ..... *Algansea popoche*

60b. De 9 a 25 branquiespinas; intestino convoluto como en la Figura 6.56c,d..... 61

61a (60b). Escamas con radios bien desarrollados sólo en los campos lateral y posterior; a veces, tenues remanentes de radios secundarios en el campo anterior; de 79 a 90 escamas en la línea lateral (moda, 85). Cuenca interior, lago de Pátzcuaro ..... *Algansea lacustris*

61b. Escamas con radios bien desarrollados en todos los campos; de 52 a 85 escamas en la línea lateral (modas, 65-70). Cuencas interiores y vertiente del Pacífico, Valle de México, ríos Grande de Morelia, Lerma y cuencas contiguas..... *Algansea tincella*

62a (52b). Ojos elípticos, normalmente dirigidos hacia arriba; hocico normalmente largo, cubriendo a la boca subterminal a inferior; con o sin barbillones maxilares ..... 63

62b. Ojos redondos, dirigidos hacia los lados; hocico corto a moderadamente largo, boca terminal a subterminal, rara vez cubierta por el hocico; sin barbillones (excepto en algunos ejemplares de *Notropis braytoni* y *N. aguirrepequenoii*) ..... 64

63a (62a). Con macromelanóforos que forman grandes motas distribuidas por todo el cuerpo, excepto la región torácica y el abdomen; maxilar con barbillón o barbillones grandes, conspicuos, colgantes (*Macrhybopsis*). Vertiente del Atlántico, tributarios principales del río Bravo, hacia el sur hasta afluentes al norte del río Soto la Marina..... *Macrhybopsis aestivalis*

63b. Sin macromelanóforos que formen motas sobre el cuerpo; sin barbillones, o, si los hay, pequeños, relativamente poco conspicuos (*Hybopsis*) ..... 65

64a (62b). Cuerpo grueso y rechoncho; cabeza corta, hocico chato; boca terminal; escamas pequeñas, altamente variables, de 39 a 64 en la línea lateral (2 de 300 ejemplares, con menos de 41); dientes faríngeos normalmente 0,4-4,0 (*Aztecula*). Vertiente del Pacífico, cuencas de los ríos Lerma y Balsas; vertiente del Atlántico, cabeceras del río Pánuco; cuenca interior, Valle de México ..... *Aztecula sallaei*

64b. Cuerpo no grueso ni rechoncho; cabeza larga, hocico chato a puntiagudo; boca terminal a subterminal; escamas grandes, menos de 40 en la línea lateral, excepto en *Notropis nazas* (hasta 54) y más raramente *N. orca* (hasta 42); fórmula faríngea de 0-2 dientes en las hileras externas (*Notropis*) ..... 70

65a (63b). Barbillón maxilar bien desarrollado; 42 o más escamas en la línea lateral. Vertiente del Pacífico, río Atoyac, afluentes del río Verde ..... *Hybopsis cumingii*

65b. Con o sin barbillón maxilar; 40 o menos escamas en la línea lateral ..... 66

66a (65b). Boca inferior, cubierta de manera definida por el hocico ..... 67

66b. Boca terminal, no cubierta por el hocico ..... 68

- 67a (66a). Borde posterior de la mandíbula superior extendido más allá del margen anterior de la órbita; 5-8 branquiespinas en el primer arco branquial. Vertiente del Pacífico, cuenca del río Balsas ..... *Hybopsis boucardi*
- 67b. El borde posterior de la mandíbula superior no alcanza el margen anterior de la órbita; 8-11 branquiespinas en el primer arco branquial. Vertiente del Atlántico, altos tributarios del río Papaloapan cerca del Tepelmeme ..... *Hybopsis moralesi*
- 68a (66b). Sin línea lateral; canal supraorbital interrumpido o ausente; de 6 a 7 radios anales. Vertiente del Pacífico, río del Tunal (cuenca del alto río Mezquital) ..... *Hybopsis aulidion*
- 68b. Con línea lateral; canal supraorbital interrumpido o continuo; de 7 a 8 radios anales ..... 69
- 69a (68b). Línea lateral normalmente extendida más allá de la inserción de la aleta pélvica, con 11-34 escamas con poro; canal infraorbital usualmente continuo; canal supraorbital continuo; normalmente 8 radios anales, rara vez 7. Vertiente del Pacífico, cuenca del río Ameca ..... *Hybopsis amecae*
- 69b. Línea lateral normalmente no extendida hasta la inserción de la aleta pélvica, con 1-15 escamas con poro; canales infraorbital y supraorbital usualmente interrumpidos; normalmente 7 radios anales, rara vez 8. Vertiente del Pacífico, cuencas de los ríos Lerma y Grande de Santiago; vertiente del Atlántico, cabeceras del río Santa María (cuenca del río Pánuco); cuenca interior, río Grande de Morelia..... *Hybopsis calientis*
- 70a (64b). Con macromelanóforos que forman grandes motas bien definidas dispersas sobre el dorso. Vertiente del Atlántico, río Bravo, incluido el río Conchos ..... *Notropis chihuahua*
- 70b. Sin motas grandes y bien definidas dispersas sobre el dorso ..... 71
- 71a (70b). Escamas pequeñas, de 44 a 55 en la línea lateral. Cuenca interior, ríos Nazas-Aguanaval ..... *Notropis nazas*
- 71b. Escamas grandes, menos de 40 en la línea lateral (rara vez 42 en *Notropis orca*) ..... 72
- 72a (71b). Dientes faríngeos, típicamente 0,4-4,0 (1,4-4,1 o bien un diente faltante en una u otra hilera externa en *Notropis tropicus* y *N. saladonis*); ojo grande, mayor de 33% en la longitud cefálica y normalmente más largo que el hocico ..... 73
- 72b. Fórmula faríngea con uno o dos dientes en una o ambas hileras externas; ojo pequeño, menos de 33% en la longitud cefálica, normalmente más corto que el hocico ..... 77
- 73a (72a). De apariencia frágil, con radios en las aletas delgados y delicados; a menudo pálidos, con algunos pocos melanóforos dispersos, relativamente grandes, concentrados en el dorso y a lo largo de la línea lateral ..... 74
- 73b. De apariencia no frágil, radios de las aletas fuertes; cuerpo muy pigmentado con melanóforos densos, pequeños, o bien pálido con melanóforos diminutos, pocos o muchos, dispersos sobre el dorso y costados ..... 76
- 74a (73a). Fórmula faríngea con un diente en la hilera externa ya sea en uno o ambos lados; pedúnculo caudal grueso, su altura cabe menos de 1.7 en la longitud. Vertiente del Atlántico, cuenca del río Pánuco ..... *Notropis tropicus*
- 74b. Dientes faríngeos, 0,4-4,0; pedúnculo caudal más delgado, su altura normalmente más de 1.8 veces su longitud..... 75
- 75a (74b). Las 6 a 10 escamas extremas anteriores de la línea lateral, alargadas verticalmente, con superficies expuestas de tres a cinco veces tan altas como anchas; canal infraorbital interrumpido. Río Bravo y afluentes principales.....*Notropis buchanani*
- 75b. Las escamas anteriores de la línea lateral, no alargadas verticalmente, o bien sólo unas pocas (2-4) e, incluso en ese caso, no más de dos veces tan altas como largas; canal infraorbital completo. Río Salado (cuenca del río Bravo) ..... *Notropis saladonis*
- 76a (73b). De 7 a 8 radios anales..... 77
- 76b. En nueve a 11 radios anales ..... 80
- 77a (72b, 76a). Normalmente 8 radios anales; dientes faríngeos 2,4-4,2; costados plateados, raya lateral y mancha basicaudal ausentes, obsolescentes o difusas. Vertiente del Atlántico, cauce principal del río Bravo ..... *Notropis orca*
- 77b. Normalmente 7 radios anales; dientes faríngeos 0,4-4,0 o 1,4-4,1; raya lateral oscura y mancha basicaudal de desarrollo variable ..... 78
- 78a (77b). Banda lateral por lo común difusa, pero siempre compuesta en parte por una serie de dobles rayas, una a cada lado de cada poro de la línea lateral; base de la dorsal, vista desde arriba, con dos rayas oscuras definidas separadas, por espacios claros; típicamente 7 radios en la aleta anal. Cuenca del Atlántico, río Bravo y afluentes principales..... *Notropis stramineus*
- 78b. Banda lateral definida, terminando en una mancha basicaudal discreta, triangular; sin rayas dobles asociadas a los poros de la línea lateral; base de la dorsal, sin rayas separadas por espacios claros; 7 o más radios anales ..... 79
- 79a (78b). Dientes faríngeos 0,4-4,0; típicamente 7 radios anales. Vertiente del Atlántico, cuenca del río Soto la Marina ..... *Notropis aguirrepequeno*
- 79b. Dientes faríngeos 1,4-4,1; típicamente 8 radios anales. Vertiente del Atlántico, río Bravo y tributa-

- rios, incluidos los ríos Conchos, Salado y San Juan ..... *Notropis braytoni*  
 80a (76b). Línea lateral incompleta; 9 o 10 radios anales; cuerpo pálido, costados plateados, con una banda lateral oscura levemente desarrollada o ausente; labios sin pigmento o con melanóforos pequeños y dispersos. Vertiente del Atlántico, río Bravo en Ciudad Juárez ..... *Notropis simus*  
 80b. Línea lateral completa; 9 a 11 radios anales; cuerpo oscuro, pigmentado, o no; banda lateral pronunciada u obsolescente, cubierta o reemplazada por un brillo plateado ..... 81  
 81a (80b). Banda lateral fuertemente desarrollada, terminando en una mancha basicaudal oscura; labios negros; 9 radios anales. Ríos Salado y San Juan (cuenca del río Bravo) ..... *Notropis amabilis*  
 81b. Costados plateados, banda lateral y mancha basicaudal poco definidos, si están presentes; labios oscurecidos; 10 u 11 radios anales. Ríos Conchos, Salado, San Juan (cuenca del río Bravo) .....  
 ..... *Notropis jemezianus*



**Reseñas de las especies**

***Agosia chrysogaster* Girard. Pupo panza verde (Fig. 6.57).**

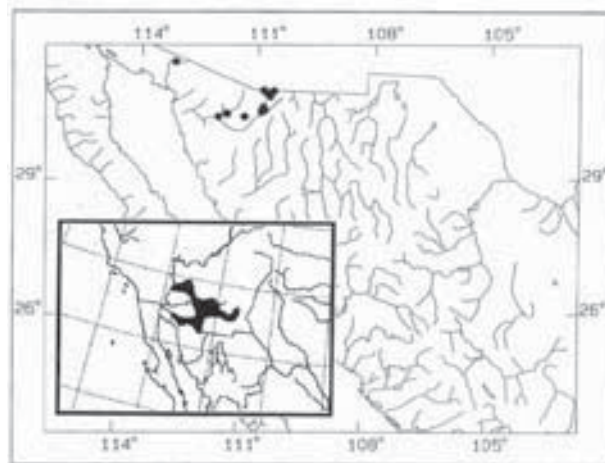
ÁMBITO (Mapa 6.29): Vertiente del Pacífico, cuenca del río Colorado desde el río Bill Williams, AZ, y el río Gila, AZ, NM, Son., hacia el sur hasta el río de la Concepción, AZ, Son.

HÁBITAT: Arroyos del desierto, de baja elevación y fondo de arena, pasando por hábitat de elevación media hasta riachuelos claros y frescos en las partes bajas de las zonas de coníferas. Rara vez es abundante en arroyos grandes o por encima de los 1500 m de altitud (Minckley 1973: 127). A menudo se presenta en estanques intermitentes; persiste incluso en condiciones de bajo nivel del agua, debajo de restos vegetales húmedos y tapetes algales (Minckley y Barber 1971).

BIOLOGÍA: Es una especie adaptable, que se alimenta de una amplia variedad de plantas y animales (referencias en Hendrickson et al. 1981; ver también Grimm 1988). Tiene un prolongado período de desove (diciembre a septiembre, o más); construye nidos en forma de plato sobre fondos de arena gruesa. Minckley (1973: 128) ofreció detalles conductuales sobre el desove. Los juveniles que eclosionan en la primavera temprana son de tamaño suficiente (ca. 40-45 mm LP) para desovar en el verano tardío o en el otoño. Pocos individuos viven más de tres veranos. Máxima LP conocida, 87 mm.

OBSERVACIONES: Según mi punto de vista, *A. chrysogaster*, tal como se ha interpretado comúnmente, corresponde en realidad a dos especies (Hendrickson y

Fig. 6.57. *Agosia chrysogaster* Girard. Macho adulto (arriba) y hembra LP (?), tomado de Minckley (1973: fig. 62), río Gila, AZ; A. Schoenherr, copiado por P. Pelletier.



Mapa 6.29. Distribución en México y general (recuadro) de *Agosia chrysogaster* Girard.

Minckley, inédito). La segunda especie se discute más adelante, como *Agosia* sp. SEMARNAT (2002) enlistó a la mezcla de estas especies como amenazada.

***Agosia* sp. Pupo mexicano (Fig. 6.58).<sup>11</sup>**

ÁMBITO (Mapa 6.30): Valle de Sulphur Springs, AZ, y río Sonora, hacia el sur a través de la parte baja de los ríos Yaqui, Mayo, Fuerte y Sinaloa, Son.-Sin.

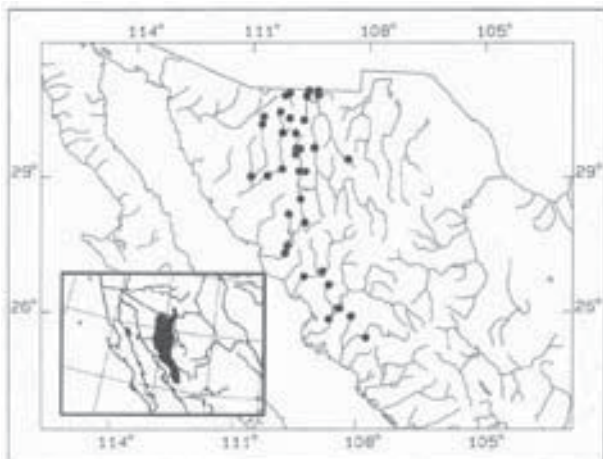
HÁBITAT: Similar al de *Agosia chrysogaster*: arroyos del desierto, de altitud baja y fondo de arena, pasando por hábitat de elevación intermedia, hasta arroyos claros, frescos, en las partes bajas de las zonas de coníferas. Rara vez abundante en arroyos grandes o elevaciones mayores de 1500 m.

BIOLOGÍA: Se desconocen los hábitos y conducta de desove, pero aparentemente no construye "nidos" en forma de plato como lo hace *A. chrysogaster*. Máxima LP, 87 mm.

OBSERVACIONES: Hay cierta integración morfológica entre esta especie y las poblaciones septentrionales de *A. chrysogaster* en las cuencas de los ríos Sonoyta y de la Concepción.



Fig. 6.58. *Agosia* sp. UMMZ 157270, hembra (arriba) 47.5 mm LP, y macho 44.5 mm LP, río Mayo, 1.5 millas al este de Navojoa, Son.; D. A. Hendrickson.



Mapa 6.30. Distribución en México y general (recuadro) de *Agosia* sp.

11. Esta especie se encuentra siendo analizada por D. A. Hendrickson y W. L. Minckley, pero su descripción formal no se completó a tiempo para incluirse en este libro.- RRM.



Fig. 6.59. *Algansea aphaea* Barbour y Miller. UMMZ 189599, hembra (?) 82 mm LP, río Terrero, Jal.; M. Lackey.



Mapa 6.31. Distribución de *Algansea aphaea* Barbour y Miller.

***Algansea aphaea* Barbour y Miller. Pupo del Ayutla (Fig. 6.59).<sup>12</sup>**

ÁMBITO (Mapa 6.31): Vertiente del Pacífico, cuencas de los ríos Armería y Coahuayana, Jal.-Col. (extirpado del río Armería: Lyons et al. 1998).

HÁBITAT: Arroyos claros con fondos de partículas gruesas, normalmente en rápidos y bajo cascadas; a profundidades mayores de 0.7 m.

BIOLOGÍA: Prácticamente desconocida. Máxima LP conocida, 86 mm.

OBSERVACIONES: La especie ha sido referida como amenazada por SEMARNAT (2002).

REFERENCIA ADICIONAL: Barbour y Miller (1978).

12. Comentarios taxonómicos sobre el género *Algansea* Girard: Considero que *Couesius adustus* Woolman (1895) del río Conchos (cuenca del río Bravo; Meek 1904: 82) no es identificable. Uno de los tres sintipos es un *Algansea* (determinado por C. D. Barbour, com. pers.), género por lo demás desconocido en el río Conchos, y además en parte sinónimo de *Couesius plumbeus* (Agassiz) del norte de los Estados Unidos y Canadá (R. E. Jenkins, com. pers. 1982). La serie típica es claramente una colecta mezclada.- RRM.

***Algansea avia* Barbour y Miller. Pupo de Tepic (Fig. 6.60).**

ÁMBITO (Mapa 6.32): Vertiente del Pacífico, tributarios del río Grande de Santiago y cabeceras del río Chila, desde Santa María del Oro hasta Tepic, y al sur hasta más allá de Compostela, Nay.

HÁBITAT: Arroyos de corriente moderada sobre roca madre, cantos rodados y grava, o alrededor de grandes rocas; altitud de 760 a 975 m.

BIOLOGÍA: Desova de febrero a abril. Máxima LP conocida, 95 mm.

OBSERVACIONES: La especie fue descrita originalmente como *Algansea monticola avia* por Barbour y Miller (1978). Enlistada como amenazada por SEMARNAT (2002).

REFERENCIAS ADICIONALES: Barbour y Contreras-Balderas (1968) y Jensen y Barbour (1981).

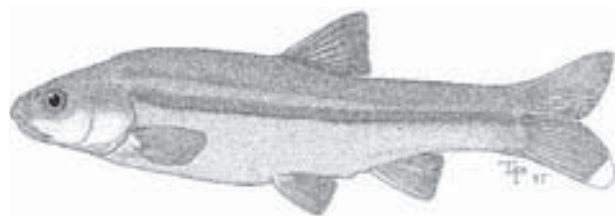


Fig. 6.60. *Algansea avia* Barbour y Miller. UMMZ 193378, hembra, holotipo, 74 mm LP, río Grande de Santiago, unos 4.8 km al noroeste de la carretera 15, sobre el camino a Santa María del Oro, Nay; T. Petersen.



Mapa 6.32. Distribución de *Algansea avia* Barbour y Miller.

***Algansea barbata* Álvarez del Villar y Cortés. Pupo del Lerma (Fig. 6.61).**

ÁMBITO (Mapa 6.33): Vertiente del Pacífico, en las cabeceras de la cuenca del río Lerma en Lerma y cerca de Villa Victoria, en el Valle de Toluca, Méx.

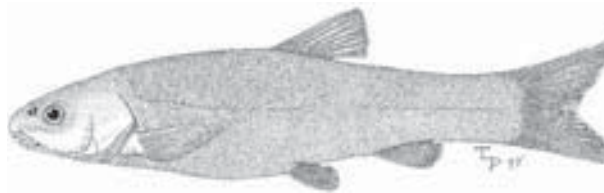
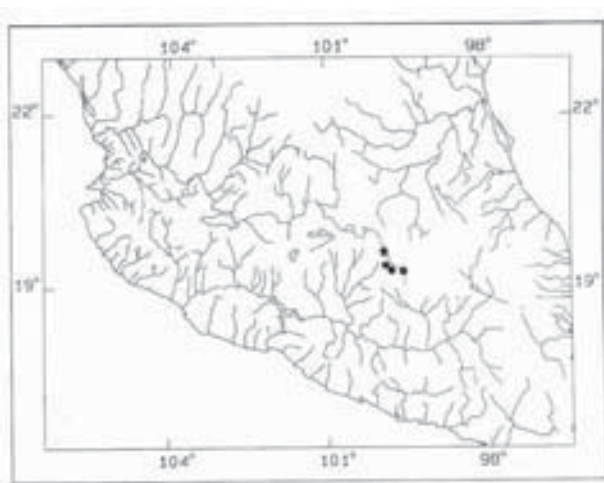


Fig. 6.61. *Algansea barbata* Álvarez del Villar y Cortés. UMMZ 193481, 92 mm LP, presa cerca de Tabernillas, 30 km al noroeste de Toluca y 10 km por tierra al noreste de la carretera 15, Méx.; T. Petersen.



Mapa 6.33. Distribución de *Algansea barbata* Álvarez del Villar y Cortés.

HÁBITAT: Agua estancada o arroyos de corriente lenta a moderada; fondos de limón arenoso, lodo o arcilla firme; profundidades de hasta por lo menos 1.3 m.

BIOLOGÍA: Se sabe que desova en julio y probablemente durante un periodo más largo. Máxima LP conocida, 127 mm.

OBSERVACIONES: Enlistada como en peligro por SEMARNAT (2002) y considerada extinta por Soto-Galera et al. (1998, 1999), pero redescubierta recientemente por Figueroa-Lucero y Ontiveros-López (2000).

REFERENCIA ADICIONAL: Barbour y Miller (1978).

***Algansea lacustris* Steindachner. Acúmara (Fig. 6.62).**

ÁMBITO (Mapa 6.34): Cuenca interior del lago de Pátzcuaro, Mich. Desde 1968 ha sido trasladada a muchos otros cuerpos de agua en México, como alimento para otros peces y para consumo humano (Torres-Orozco 1991).

HÁBITAT: Adaptada para la existencia lacustre, en aguas bien oxigenadas. Omnívoros, se alimentan de moluscos pequeños, crustáceos e insectos acuáticos, junto con algas verdes.

BIOLOGÍA: El desove tiene lugar en aguas abiertas, desde fines de noviembre hasta mayo, con actividad

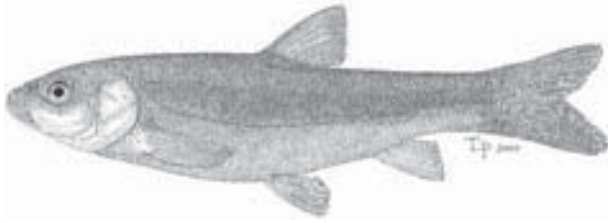


Fig. 6.62. *Algansea lacustris* Steindachner. UMMZ 213816, 183 mm LP, lago de Pátzcuaro, Mich.; T. Petersen.

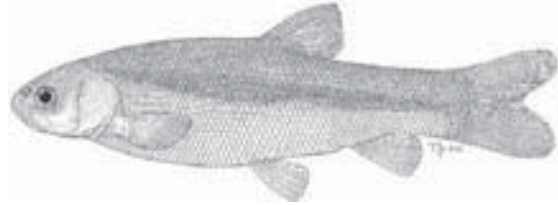
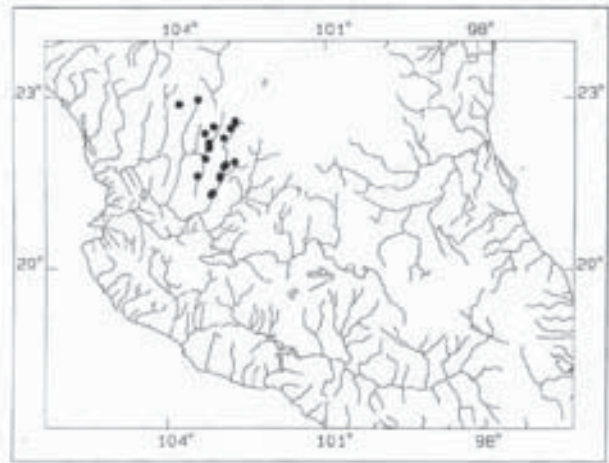


Fig. 6.63. *Algansea monticola* Barbour y Contreras-Balderas. UMMZ 184358, adulto, 76 mm LP, río Juchipila en Tabasco, Zac.; T. Petersen.



Mapa 6.34. Distribución de *Algansea lacustris* Steindachner.



Mapa 6.35. Distribución de *Algansea monticola* Barbour y Contreras-Balderas.

máxima de febrero a abril. Los huevos, pelágicos, flotan hacia la orilla, donde el desarrollo y la eclosión tienen lugar en la cálida zona litoral. Máxima LP conocida, unos 30 cm (Torres-Orozco 1991).

REFERENCIA ADICIONAL: Barbour y Miller (1978).

***Algansea monticola* Barbour y Contreras-Balderas.  
Pupo del Juchipila (Fig. 6.63).**

ÁMBITO (Mapa 6.35): Vertiente del Pacífico, cabeceras de los ríos Colotlán, Juchipila, Bolaños y Huaynamota (cuenca del río Grande de Santiago), Zac., Ags., Jal.

HÁBITAT: Arroyos, en aguas abiertas y bajo bancos, en corriente intensa, y también en estanques; el sustrato es lodo, grava y roca.

BIOLOGÍA: El desove parece tener lugar entre abril y julio. Máxima LP conocida, 76 mm.

OBSERVACIONES: Esta especie puede dividirse en dos subespecies bien marcadas: *Algansea m. monticola* Barbour y Miller en el río Juchipila y *A. m. archidion* Barbour y Miller del río Huaynamota, dos subespecies que coexisten en el río Bolaños (Barbour y Miller 1984).

REFERENCIA ADICIONAL: Barbour y Contreras-Balderas (1968) y Jensen y Barbour (1981).

***Algansea popoche* (Jordan y Snyder). Popoche  
(Fig. 6.64).**

ÁMBITO (Mapa 6.36): Vertiente del Pacífico, lago de Chapala y su efluente de tipo lacustre (río Grande de Santiago) sobre El Salto de Juanacatlán, Jal.-Mich.

HÁBITAT: Adaptada a la vida lacustre, aunque el desove parece tener lugar sólo en la desembocadura del río Lerma y arroyos afluentes del lago de Chapala.

BIOLOGÍA: El desove coincide con la época de lluvias, de fines de mayo a fines de agosto. Evidentemente, la especie se alimenta ingiriendo lodo y materia orgánica y filtrando las partículas de alimento con sus numerosas branquiespinas largas y delgadas (de 53 a 87 en el primer arco branquial). Máxima LP conocida, unos 25 cm.

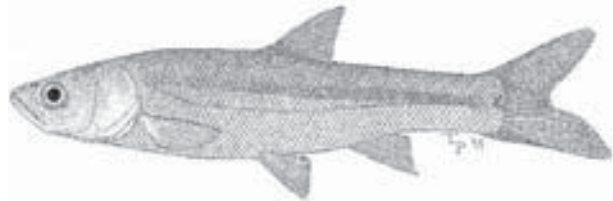
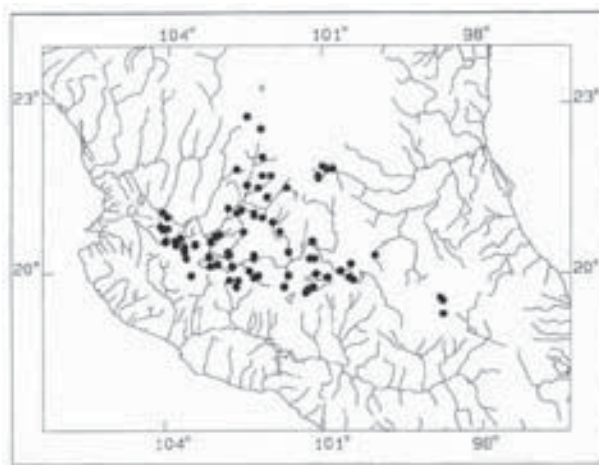


Fig. 6.64. *Algansea popoche* (Jordan y Snyder). UMMZ 167717, 100 mm LP, lago de Chapala, Jal.; T. Petersen.



Mapa 6.36. Distribución de *Algansea popoche* (Jordan y Snyder).



Mapa 6.37. Distribución de *Algansea tincella* (Valenciennes).

OBSERVACIONES: Antes ubicada en el género *Xystrosus* Jordan y Snyder; sinonimizada con *Algansea* Girard por Barbour y Miller (1978). Lyons et al. (1998) documentaron una declinación importante en la abundancia de esta especie y concluyeron que estaba casi extinta. Aparece como amenazada en las listas publicadas por SEMARNAT (2002).

***Algansea tincella* (Valenciennes). Pupo del valle (Fig. 6.65).**

ÁMBITO (Mapa 6.37): Distribuido ampliamente en cuencas endorreicas (Valle de México, río Grande de Morelia) y en aguas de la vertiente del Pacífico, cuenca del río Lerma y contiguas; vertiente del Atlántico, partes altas del río San Juan del Río y Santa María del Río (cuenca del río Pánuco; ver Barbour y Miller 1978: fig. 2).

HÁBITAT: Ubicuo en muy diversos hábitat, desde arroyos (de tamaño variable) hasta grandes lagos.

BIOLOGÍA: Esta carpita desova probablemente desde fines de mayo hasta julio y puede ser que migre del lago de Chapala a sus tributarios para reproducirse. Máxima LP conocida, 175 mm.

OBSERVACIONES: Se han descrito seis especies nominales de diversas poblaciones de *Algansea tincella*. La variación morfológica fue discutida por Barbour y Miller (1978: 31-32).



Fig. 6.65. *Algansea tincella* (Valenciennes). UMMZ 198857, 93 mm LP, río Grande de Morelia, Mich.; T. Petersen.

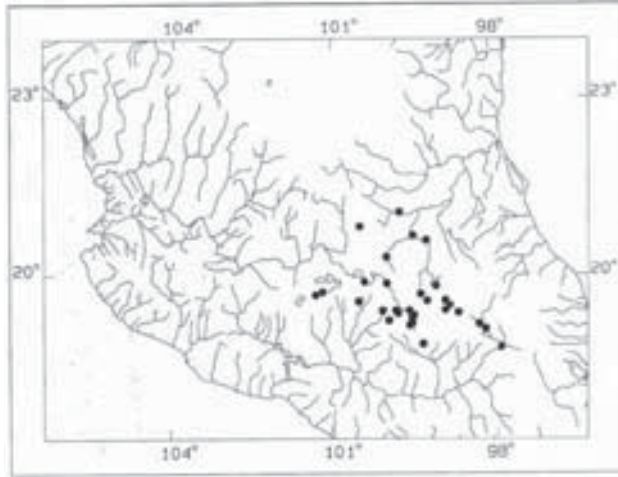
***Aztecula sallaei* (Günther). Carpita azteca (Fig. 6.66).**

ÁMBITO (Mapa 6.38): Vertiente del Pacífico, cuenca del alto río Lerma y ciertos tributarios del río Balsas, Méx., Mich., Mor., Pue.; cuencas interiores, la cuenca endorreica del río Grande de Morelia y Valle de México, D.F., Méx., Mich.; vertiente del Atlántico, cabeceras del río Pánuco, Hgo., Qro.

HÁBITAT: Estanques alimentados por manantiales, lagos, rápidos y remansos de arroyos, canales y presas, en agua clara a lodosa; por lo común sobre fondos de lodo, arena y grava, en profundidades de 0.5 a 1.3 m; en arroyos, corriente generalmente moderada a ligera, ocasionalmente fuerte.



Fig. 6.66. *Aztecula sallaei* (Günther). UMMZ 191695, macho (arriba) 56.3 mm LP, río Atepitzingo, al sureste de Totimehuacan, Pue., y UMMZ 124322, hembra 62.6 mm LP, río Tula en Ixmiquilpan, Hgo., tomado de Chernoff y Miller (1986: fig. 6); E. Theriot.



Mapa 6.38. Distribución de *Aztecula sallaei* (Günther).

**BIOLOGÍA:** Desova probablemente de febrero a abril, tal vez hasta mayo, como lo indica la presencia de adultos en condición reproductiva y juveniles pequeños. Sobre la base de la presencia de huevos maduros en las hembras del lago de Lerma cerca del Lerma (en el alto río Lerma, a unos 2700 m de altitud), Evermann y Goldsborough (1902: 148) afirmaron que el desove ocurría allí a fines del verano. Máxima LP conocida, 88 mm.

**OBSERVACIONES:** Esta especie ha tenido una historia taxonómica compleja (revisada por Chernoff y Miller 1981).<sup>13</sup> Un análisis inmunotaxonómico (Vallejo de Aquino 1988) apoyó la interpretación de que se trata de una sola especie politípica.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Moncayo-López (1981).

***Campostoma anomalum* (Rafinesque). Rodapiedras del centro (Fig. 6.67).**

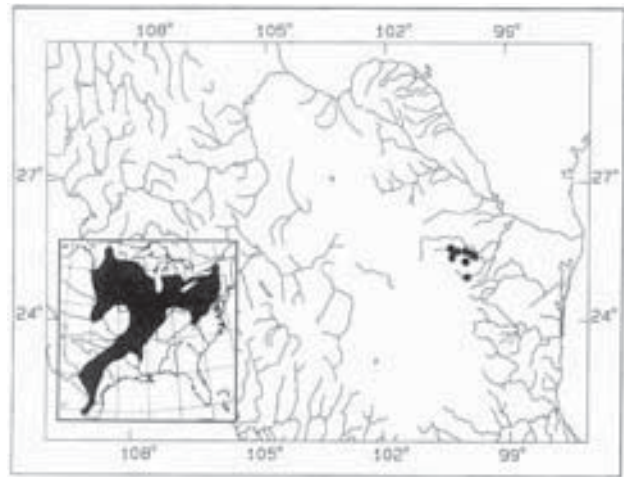
**ÁMBITO** (Mapa 6.39): Distribuido ampliamente en el este y centro de los Estados Unidos (al este de las montañas Rocallosas y al sur de Canadá, excepto por la presencia de una población en Ontario), hacia el sur en cuencas de la vertiente del golfo desde Alabama al oeste hasta la cuenca del río Bravo como poblaciones disyuntas en la cuenca del río San Juan, N.L.-Tamps., y en Texas occidental y el río Devil's.

**HÁBITAT:** Arroyos pequeños a medianos, claros, frescos, de corriente moderada a rápida, con remansos y rápidos.

13. Según una filogenia reciente, esta especie debería incluirse en el género *Notropis*. Ver Schönhuth, S., e I. Doadrio (2003). Phylogenetic relationships of Mexican minnows of the genus *Notropis* (Actinopterygii, Cyprinidae). Biol. J. Linn. Soc. 80: 323-327. Ver también la nota de RRM en la reseña de *Notropis aguirrepequenoi*.- JSS.



Fig. 6.67. *Campostoma anomalum* (Rafinesque). UMMZ 210712, macho 69.8 mm LP, río Pílon, Montemorelos, N.L.; P. Pelletier.



Mapa 6.39. Distribución en México y general (recuadro) de *Campostoma anomalum* (Rafinesque).

**BIOLOGÍA:** Esta especie y la siguiente se alimentan raspando películas delgadas de materia orgánica (principalmente algas, diatomeas) de fondos firmes, normalmente rocosos, con labios especializados y una mandíbula inferior similar a un cincel. Este rodapiedras desova desde mediados de marzo hasta fines de mayo en Misuri, probablemente antes en México. Máxima LP conocida, 23 cm.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Pflieger (1997) y Burr (1980a).

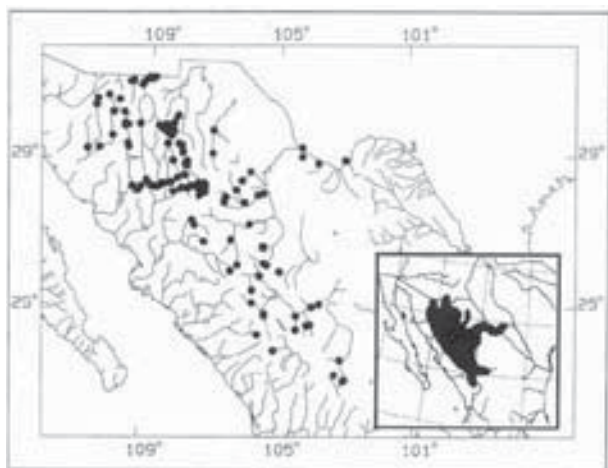
***Campostoma ornatum* Girard. Rodapiedras mexicano (Fig. 6.68).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.40): Desde el río Bravo en la región del Big Bend, TX, al oeste a través de la cuenca del río Conchos y sistemas endorreica los (excepto, de manera inexplicable, el río Santa María) de Chihuahua, hasta los ríos Yaqui y Sonora, Son., al sur hasta las cuencas del Nazas-Aguanaval, Zac.; al sur del río Yaqui se presenta al oeste de la Sierra Madre Occidental, en las partes altas de los ríos Mayo, Fuerte y Piaxtla. El registro de Woolman (1895: 61) del río Lerma en Salamanca,





Fig. 6.68. *Camptostoma ornatum* Girard. UMMZ 208256, macho (arriba) 82.3 mm LP, y hembra 78.8 mm LP, río Piedras Verdes, Colonia Juárez, Chih.; E. Theriot.



Mapa 6.40. Distribución en México y general (recuadro) de *Camptostoma ornatum* Girard.

Gto., es un error evidente. Véase también el mapa de Burr (1980b).

**HÁBITAT:** “Se presenta principalmente en arroyos pequeños a medianos, de agua clara, con rápidos, caídas y remansos, con fondos de grava o arena” (Burr 1980b); a menudo es común en las cabeceras.

**BIOLOGÍA:** Se han capturado machos nupciales y hembras grávidas de marzo a junio en Chihuahua y Sonora, y en febrero en la cuenca del río Nazas, Dgo. Máxima LP conocida, 114 mm.

**OBSERVACIONES:** Considerada como en peligro por SEDESOL (1994), posiblemente en referencia a poblaciones locales más que a la especie como tal, que es de distribución amplia y regionalmente abundante; SEMARNAT (2002) no la enlista.

**REFERENCIA ADICIONAL:** BURR (1976).

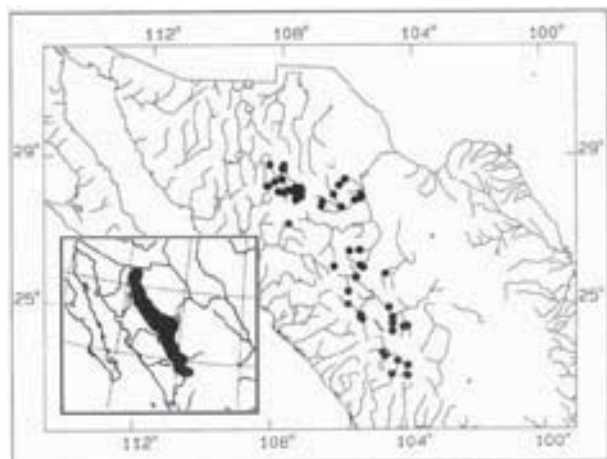
***Codoma ornata* Girard. Carpita adornada (Fig. 6.69).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.41): Vertiente del Atlántico y cuencas interiores, desde el alto y medio río Conchos hacia el sur hasta el río Nazas (ausente del río Aguanaval), al este de la Sierra Madre Occidental; vertiente del Pacífico, al oeste de la Sierra, en las cabeceras de los ríos Yaqui, Fuerte y Mezquital.

**HÁBITAT:** Es típico de remansos y rápidos de arroyos de agua clara, frescos (7 a 18°C), de corriente rápida a moderada (puede ser lenta o ausente al final de la época de secas), sobre fondos de arena, roca y grava, a profundidades de 1 m aproximadamente, por lo general menos. La vegetación principal consiste en algas verdes sobre rocas. Rara vez se presenta en elevaciones menores de 1500 m, excepto en ríos grandes.



Fig. 6.69. *Codoma ornata* Girard. UMMZ 196726, macho (arriba) 45.8 mm LP, y hembra 47 mm LP, río San Pedro en Meoqui, Chih.; E. Theriot.



Mapa 6.41. Distribución en México y general (recuadro) de *Codoma ornata* Girard. Los círculos abiertos representan poblaciones cuya situación taxonómica no ha sido determinada.

**BIOLOGÍA:** En la cuenca del río Conchos, machos altamente tuberculados, de pigmentación muy oscura, desovan en cavidades bajo capas de roca expuesta o cerca de lajas de piedras volteadas, y esparcen los huevecillos para su desarrollo en una sola capa en el techo de cada cavidad. Los machos son altamente territoriales cuando defienden los nidos (Minckley y Vives 1990). En la cuenca del río Yaqui, *Codoma ornata* desova en grietas (S. P. Vives, com. pers. 1998). La reproducción dura por lo menos desde marzo hasta octubre, como lo indica la presencia de juveniles de 11.5 mm LP, capturados un 10 de noviembre, depositados en la colección UMMZ. Los colores en vivo de *Codoma ornata* fueron descritos por Woolman (1895), quien no observó ningún depósito blanco ni lechoso en la aleta dorsal del macho nupcial, una característica de *Cyprinella*. He visto muchos machos nupciales de este complejo a lo largo de su ámbito, todos ellos desprovistos de tal característica. Máxima LP conocida, 58 mm.

**OBSERVACIONES:** El grupo hermano es, al parecer, *Pimphales* Rafinesque (ver Miller 1976: 12). Esta especie, al principio reconocida tentativamente en un género monotípico válido, *Codoma* Girard, por Miller (1976c), fue también reconocida como tal por Coburn y Cavender (1992). Aunque considerado monotípico, este taxón comprende probablemente tres o más especies (cuatro, fide Webb 1998), las cuales se distinguen por el número de radios de las aletas, tubérculos nupciales, colores de los machos durante la reproducción y forma del cuerpo. Los estudios moleculares podrían ayudar en gran medida a entender la clasificación y evolución de sus poblaciones, ampliamente distribuidas y diversificadas, y contribuir de modo sustancial a nuestra comprensión de la zoogeografía regional. SEMARNAT (2002, como *Cyprinella ornata*) la considera amenazada.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Contreras-Balderas (1975a, como *Notropis ornatus*), Hendrickson et al. (1981), Campoy-Favela et al. (1989) y Mayden (1989, como *Cyprinella ornata*).

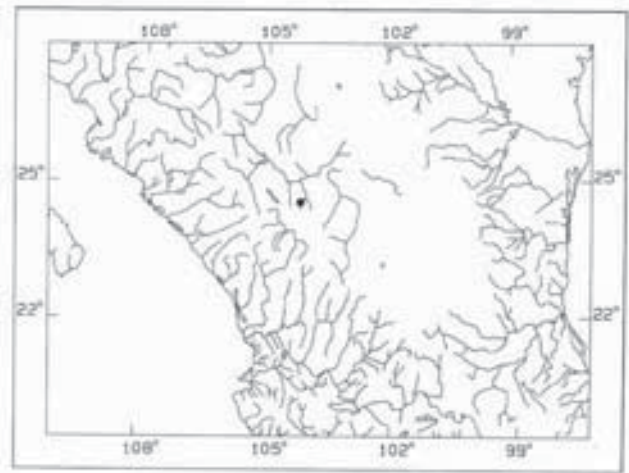
***Cyprinella alvarezdelvillari* Contreras-Balderas y Lozano-Vilano. Carpita tepehuana (Fig. 6.70, Lámina 4).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.42): Cuencas interiores, Ojo la Concha y efluente hasta 8 km río abajo en el arroyo del Peñón de Covadonga, cuenca del río Nazas, Dgo.

**HABITAT:** El flujo abierto de las aguas de un arroyo; generalmente evita los lechos de plantas acuáticas, remansos y fondos lodosos; se concentra por lo común bajo cascadas pequeñas; fondos principalmente de grava y cantos rodados (rara vez arena o lodo); entre las plantas acuáticas se incluyen *Polygonum*, *Bacopa*, *Eleocharis*, *Najas* y algas (Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1994b).



Fig. 6.70. *Cyprinella alvarezdelvillari* Contreras-Balderas y Lozano-Vilano. UMMZ 214693, paratipo, ca. 39 mm LP, balneario La Concha, 9 km al sur de Peñón Blanco, Dgo.; T. Petersen.



Mapa 6.42. Distribución de *Cyprinella alvarezdelvillari* Contreras-Balderas y Lozano-Vilano.

**BIOLOGÍA:** Se conoce poco, salvo la presencia de machos altamente tuberculados en primavera y principios del verano.

**OBSERVACIONES:** Esta especie enanizada, máxima LP 43.8 mm (típicamente menos de 36 mm, con machos maduros a los 25 mm; Contreras-Balderas y Lozano-Vilano 1994b) parece ser un endémico térmico. Las aguas que habita provienen de manantiales a 32°C, más calientes en la fuente. La especie predominó en las colectas con agua de temperatura mayor a 29°C y no se encontró a temperaturas del agua menores de 25°C. Williams et al. (1989) expresaron su preocupación por esta especie (como *Cyprinella* sp.), dado su ámbito tan limitado; SEMARNAT (2002) la considera en peligro.

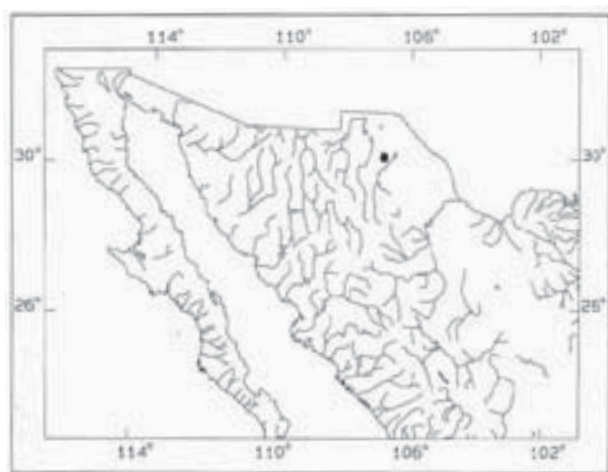
***Cyprinella bocagrande* (Chernoff y Miller). Carpita bocagrande (Fig. 6.71).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.43): Cuencas interiores, conocida solamente de Ojo Solo y una acequia adyacente en el ejido Rancho Nuevo, Bolsón de los Muertos, Chih., unos 39 km al oeste de Villa Ahumada.

**HABITAT:** Se trata de un manantial represado de 150 m de diámetro con una pozas central de 2 m de profundidad, 3 m de ancho y 6 m de largo rodeada por



Fig. 6.71. *Cyprinella bocagrande* (Chernoff y Miller). UMMZ 208249, holotipo, hembra 42.3 mm LP, Ojo Solo, 3 km al noreste del ejido Rancho Nuevo, Chih., de Chernoff y Miller (1982a: fig. 2); E. Theriot.



Mapa 6.43. Distribución de *Cyprinella bocagrande* (Chernoff y Miller).

*Typha*; fondos de arena movediza, arcilla y lodo suave (ver descripción en Mayden y Hillis 1990).

**BIOLOGÍA:** Se observaron adultos con tubérculos nupciales en febrero, de modo que el desove empieza evidentemente en esas fechas y dura hasta mayo. Mayden y Hillis (1990) ofrecieron notas breves sobre los diversos alimentos consumidos y la reproducción, e incluyeron la figura de una mesolarva tardía. Máxima LP conocida, 75.4 mm.

**OBSERVACIONES:** Su pariente más cercano es *Cyprinella formosa*. Se trata de una especie en peligro (SEMARNAT 2002); SEDESOL (1994) la había considerado sólo como amenazada. La introducción de *Herichthys cyanoguttatus* (en 1985) podría tener un impacto serio (Mayden y Hillis 1990).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Chernoff y Miller (1982a), Smith y Miller (1985) y Mayden (1989).

***Cyprinella formosa* (Girard). *Carpita yaqui* (Fig. 6.72).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.44): Cuencas interiores, ríos Casas Grandes, Santa María, del Carmen, Bavicora y Saúz, Chih., y anteriormente en el río Mimbres, NM; vertiente del Pacífico, cuenca del río Yaqui, AZ, Son., Chih.

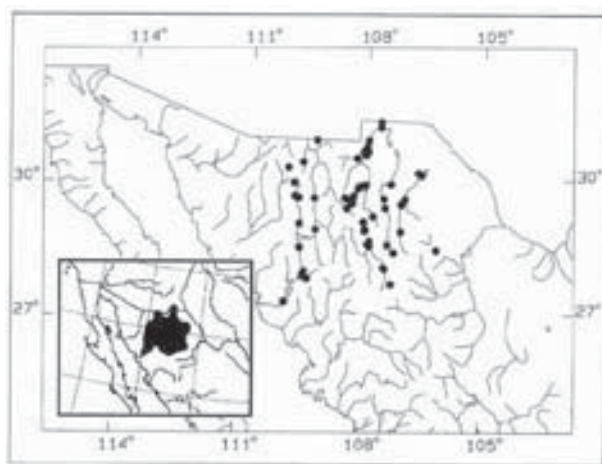
**HABITAT:** Arroyos de tamaño moderado y agua clara; estanques alimentados por manantiales y acequias de origen artesiano; excepcionalmente, lagos efímeros, en hábitat sujetos a extremos ambientales; en arroyos, se presenta en rápidos y remansos; profundidad del agua, hasta 1 m; a menudo, abundantes algas verdes.

**BIOLOGÍA:** Esta carpa desova probablemente de febrero a junio y quizá por más tiempo en manantiales cálidos. Se capturaron hembras (maduras, con ovocitos de fácil expulsión) y machos en condiciones nupciales un 29 de mayo en el efluente de un manantial caliente (30°C) cerca de Janos, Chih. Máxima LP conocida, 56 mm.

**OBSERVACIONES:** Extirpada de la localidad tipo, río Mimbres, NM, posiblemente por interacciones con la especie exótica *Agosia chrysogaster*. Mal identificada de la cuenca del río Saúz como *Notropis* (= *Cyprinella*)



Fig. 6.72. *Cyprinella formosa* (Girard). USNM 50002 (como *Notropis santamariae*), probablemente el tipo, 39 mm LP, estanque cerca de la laguna de Santa María, Chih., de Evermann y Goldsborough (1902: fig. 2); artista desconocido.



Mapa 6.44. Distribución en México y general (recuadro) de *Cyprinella formosa* (Girard).

*lutrensis* por Minckley y Koehn (1965). La población del río Yaqui (río Bavispe) se consideró merecedora de reconocimiento taxonómico (como *Cyprinella formosa mearnsi* [Snyder]) por Contreras-Balderas (1975) y Hendrickson et al. (1981: 74) (sin embargo, ver Chernoff y Miller 1982a). La controversia podría resolverse con la aplicación de sistemática molecular. Aparece como amenazada en las listas de USFWS (1996) y SEMARNAT (2002).

REFERENCIA ADICIONAL: Mayden (1989).

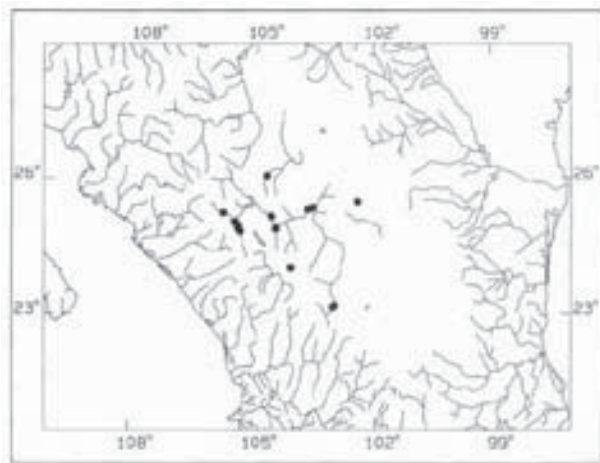
***Cyprinella garmani* (Jordan). Carpita jorobada (Fig. 6.73).**

ÁMBITO (Mapa 6.45): Cuencas interiores, cuenca endorreica del río Nazas, Zac., Dgo., Coah.; conocido también de la cabecera del arroyo de Cerro Gordo, afluente de la laguna de Palomas, Durango, y una cuenca cerrada al sur de Guadalupe Victoria, Dgo. (UMMZ 211105 y 211060).

HÁBITAT: Arroyos y ríos grandes, normalmente de agua clara pero a veces turbia, sobre sustratos de arena, grava y a veces lodo; vegetación usualmente escasa, con algas frecuentes; profundidad de 0.5 a 2 m; corriente variable; elevación de 1140 a 1850 m.



Fig. 6.73. *Cyprinella garmani* Jordan. UMMZ 211085, macho 54.5 mm LP, río de los Ramos en Los Otales, Dgo.; T. Petersen.



Mapa 6.45. Distribución de *Cyprinella garmani* Jordan.

BIOLÓGIA: El desove tiene lugar probablemente de abril a junio, según la altitud. Máxima LP conocida, 57 mm.

OBSERVACIONES: Este pez, clasificado por algunos autores como *Notropis* (= *Cyprinella*) *lutrensis garmani*, es una especie válida, como lo demostraron Chernoff y Miller (1989). Amenazada, según SEMARNAT (2002).

REFERENCIAS ADICIONALES: Meek (1904) y Mayden (1989).

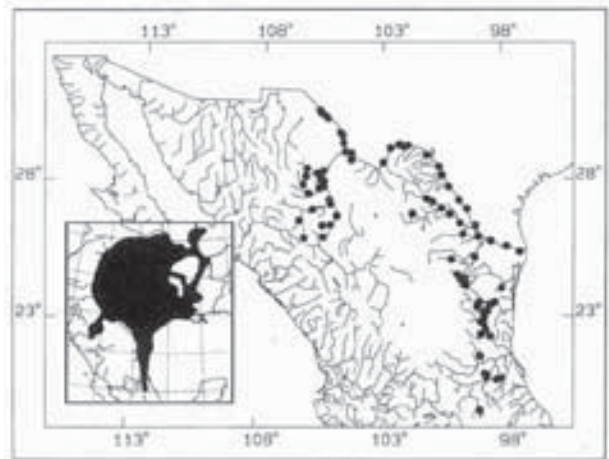
***Cyprinella lutrensis* (Baird y Girard). Carpita roja (Fig. 6.74).**

ÁMBITO (Mapa 6.46): Vertiente del Atlántico, centro de los Estados Unidos, entre las montañas Rocallosas y el río Misisipi, desde Dakota del Sur e Illinois, al sur hasta el río Bravo (incluido el río Conchos), de allí a lo largo de la costa oriental de México, hasta los ríos Tamesí y Pánuco, Chih., Coah., Dgo., Hgo., N.L., S.L.P., Tamps., Ver. Introducido y hoy abundante en el bajo río Colorado, AZ, CA, Son., B.C., así como los ríos Santa Cruz y San Pedro, AZ, Son.

HÁBITAT: Abundante en una gran variedad de hábitat de gradiente bajo, especialmente arroyos de tama-



Fig. 6.74. *Cyprinella lutrensis* (Baird y Girard). UMMZ 196686, macho 47 mm LP, río Amasa 10 km al oeste de Huejutla, Hgo.; E. Theriot.



Mapa 6.46. Distribución en México y general (recuadro) de *Cyprinella lutrensis* (Baird y Girard).

ño mediano, con fondos de arena y limo, donde la vegetación, sin contar las algas, es escasa. Tolerancia a aguas turbias e incluso moderadamente salinas (Cross 1967; Matthews 1980a, 1987). Utilizado como carnada (Miller 1952), razón por la cual se le introdujo al occidente de Estados Unidos (Hubbs 1954), donde representa una amenaza para los peces nativos (Deacon 1988; Douglas et al. 1994).

**BIOLOGÍA:** Las carpitas rojas viven bien en muy diversos y extremos ambientes; el desove tiene lugar entre mayo y octubre en Kansas, probablemente de diciembre a septiembre en México, en parte según la altitud. Koehn (1965) discutió el desarrollo y significado ecológico de sus tubérculos nupciales. Máxima LP conocida, unos 75 mm.

**OBSERVACIONES:** Sus parientes más cercanos son *Cyprinella formosa* y *C. garmani*, ambos considerados en otros tiempos como subespecies de *C. lutrensis*. Contreras-Balderas (1975a) estudió la variación geográfica de las poblaciones mexicanas; Matthews (1987), las de las estadounidenses. Su representante en el río Pánuco se ha denominado *Notropis forlonensis* (Meek). Amenazada, según SEMARNAT (2002), posiblemente debido al declive de ciertas poblaciones locales.

REFERENCIA ADICIONAL: Mayden (1989).

***Cyprinella panarcys* (Hubbs y Miller).  
Carpita del Conchos (Fig. 6.75).**

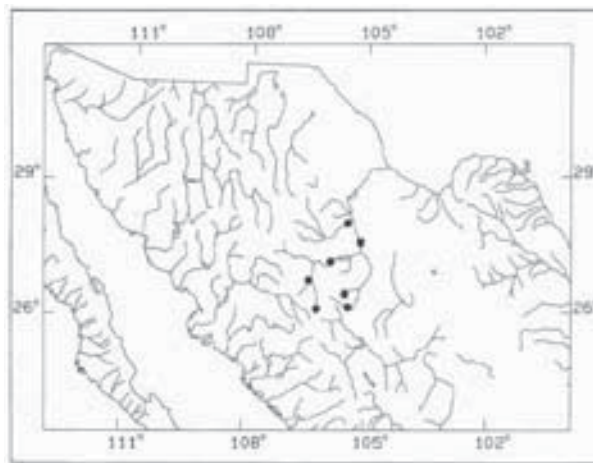
**ÁMBITO** (Mapa 6.47): Vertiente del Atlántico, cuenca del alto río Conchos, Chih.-Dgo.

**HÁBITAT:** Arroyos abiertos, de agua clara a turbia (época de lluvias), en remansos y rápidos; fondos de grava, piedras y lodo; vegetación de algas y *Potamogeton*; corriente rápida a moderada en rápidos y lenta en los estanques mayores; profundidad de alrededor de 0.5 a casi 2.0 m, normalmente menos de 1.5 m.

**BIOLOGÍA:** Como lo indica la presencia de juveniles y machos en coloración nupcial en colecciones, el desove va desde marzo hasta junio, y posiblemente hasta agosto.



Fig. 6.75. *Cyprinella panarcys* (Hubbs y Miller). UMMZ 198785, macho nupcial, holotipo 50.8 mm LP, río San Pedro en Meoqui, Chih., de Hubbs y Miller (1978: Fig. 1); N. Orsen.



Mapa 6.47. Distribución de *Cyprinella panarcys* (Hubbs y Miller).

Fue reconocida como en peligro por SEMARNAT (2002). Máxima LP conocida, 54 mm.

REFERENCIAS ADICIONALES: Hubbs y Miller (1978) y Mayden (1989).

***Cyprinella proserpina* (Girard). Carpita del Norte<sup>14</sup>  
(Fig. 6.76).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.48): Vertiente del Atlántico, cuenca del río Bravo, en los ríos San Carlos (= arroyos de Zorro, Lobo y Tule) y San Rodrigo (= San Diego), Coah., y los arroyos Devil's, San Felipe, Pinto y Las Moras, así como el bajo río Pecos, TX (ver mapa en Hubbs y Miller 1978).

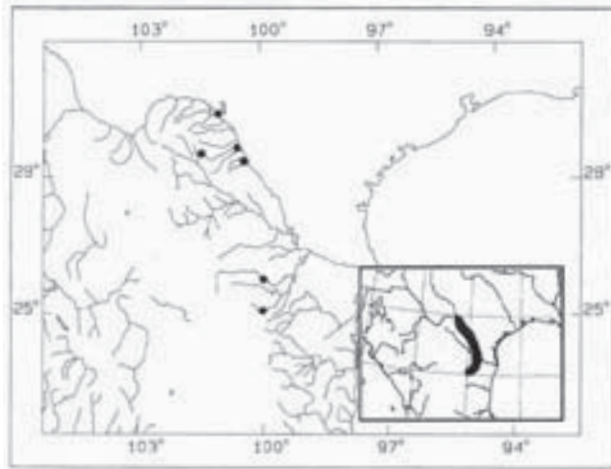
**HÁBITAT:** Remansos, cauces con corriente y rápidos de arroyos de agua clara, alimentados por manantiales, de 5 a 30 m de anchura, a una profundidad de 1.3 m, con *Chara*, *Potamogeton*, algas y otra vegetación sumergida.

**BIOLOGÍA:** Desconocida en su mayor parte. Desova probablemente de marzo a junio, pero la reproducción podría tener lugar incluso a mediados de septiembre en el río Devil's, bajo el estímulo de las inundaciones (Harrell 1978). Máxima LP conocida, 57 mm.

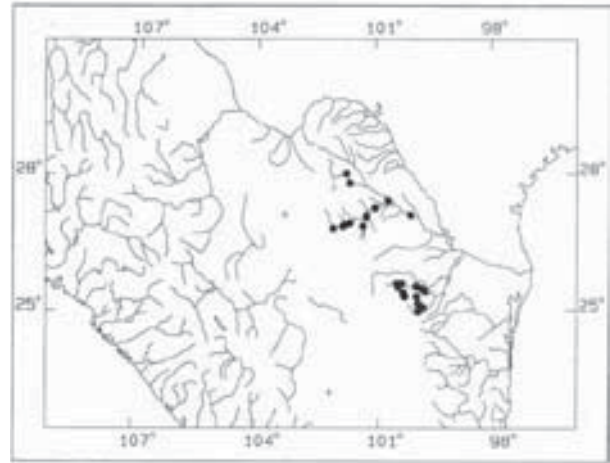


Fig. 6.76. *Cyprinella proserpina* (Girard). TU 97452, macho 55.2 mm LP, río Pecos en la boca del arroyo Independence, Condado Terrell, TX; Instituto de Oceanografía Scripps.

14. Carpita del Bravo, en el original, pero ese nombre ya ha sido atribuido a *Notropis jemezianus*.- JJSS.



Mapa 6.48. Distribución en México y general (recuadro) de *Cyprinella proserpina* (Girard).



Mapa 6.49. Distribución de *Cyprinella rutila* (Girard).

**OBSERVACIONES:** Los datos genéticos sugieren que esta especie no es pariente cercano de los otros miembros del grupo *Cyprinella lutrensis* (Richardson y Gold 1999). Fue considerada como amenazada por Williams et al. (1989) y SEMARNAT (2002).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Matthews (1980b) y Mayden (1989).

***Cyprinella rutila* (Girard). *Carpita regiomontana* (Fig. 6.77).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.49): Vertiente del Atlántico, exclusiva de las cuencas de los ríos Salado y San Juan, tributarios del río Bravo, Coah., N.L.

**HÁBITAT:** Remansos y rápidos de arroyos de agua clara y ríos con vegetación moderada a abundante, por lo general a una profundidad de 0.6-1.5 m. En el río Salado de los Nadadores, esta especie vive en las partes inferiores de rápidos turbulentos y a menudo se captura en sitios profundos, de corriente fuerte (Minckley 1989; Norris y Minckley 1997).

**BIOLOGÍA:** La presencia de juveniles tan pequeños como 14 mm, capturados un 18 de diciembre, indica

que el desove inicia en noviembre. Los juveniles de 17 y 19 mm LP capturados en fechas 5 y 15 de abril, respectivamente, sugieren que se extiende hasta abril. Máxima LP conocida, 56 mm.

**OBSERVACIONES:** La población de la cuenca del río Salado puede estar diferenciada, quizás a nivel específico (S. Contreras-Balderas, com. pers. 1997). Amenazada, según SEMARNAT (2002).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Minckley y Lytle (1969) y Mayden (1989).

***Cyprinella venusta* Girard. *Carpita colinegra* (Fig. 6.78).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.50): Desde el río Suwanee, GA-FL, hacia el norte hasta el sur de Illinois y el sureste de Misuri, y de ahí hacia el oeste a través del sur de Oklahoma y Texas, hasta la parte baja del río Pecos, TX, y el bajo a medio río Bravo, Coah. y EUA.

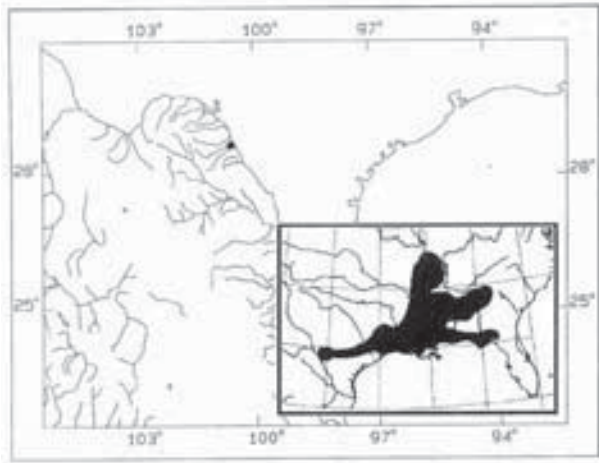
**HÁBITAT:** Arroyos de agua clara, con fondo de arena, de tamaño moderadamente grande, en tierras bajas, de arroyos de tierras altas sobre fondos de arena y grava. Generalmente en corrientes moderadas, en aguas abiertas menores a 1 m de profundidad.



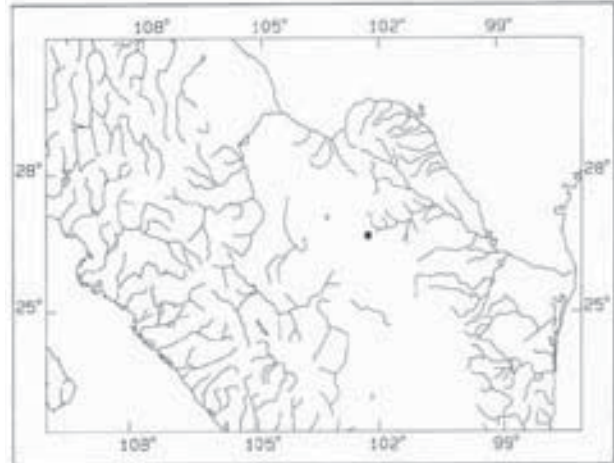
Fig. 6.77. *Cyprinella rutila* (Girard). UMMZ 210714, macho nupcial 36.5 mm LP, río Pilón, Montemorelos, N.L.; P. Pelletier.



Fig. 6.78. *Cyprinella venusta* Girard. UMMZ 195751, macho nupcial 87.4 mm LP, río San Carlos 27 km al sur de Ciudad Acuña, Coah.; E. Theriot.



Mapa 6.50. Distribución en México y general (recuadro) de *Cyprinella venusta* Girard.



Mapa 6.51. Distribución de *Cyprinella xanthicara* Minckley y Lytle.

**BIOLOGÍA:** No existe información sobre las poblaciones mexicanas.

**OBSERVACIONES:** Las poblaciones occidentales corresponden a la subespecie nominal, *C. v. venusta* Girard. Puede formar híbridos de manera extensa con *Cyprinella lutrensis* en hábitat perturbados en Texas (Hubbs et al. 1953; Hubbs y Strawn 1956).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Gibbs (1957) y Mayden (1989).

***Cyprinella xanthicara* (Minckley y Lytle).**

**Carpita de Cuatro Ciénegas (Fig. 6.79, Lám. 5).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.51): Cuencas interiores y vertiente del Atlántico, manantiales del semiaislado Bolsón de Cuatro Ciénegas, Coah.

**HÁBITAT:** Grandes manantiales de agua clara y arroyos alimentados por manantiales, en la corriente o en zonas de fricción entre corrientes y aguas estancadas; tiende a concentrarse por encima o por debajo de rápidos, sobre marga, grava, rocas y arcilla floclulenta; es más abundante en las partes altas de arroyos alimentados por manantiales, justo debajo de las fuentes.

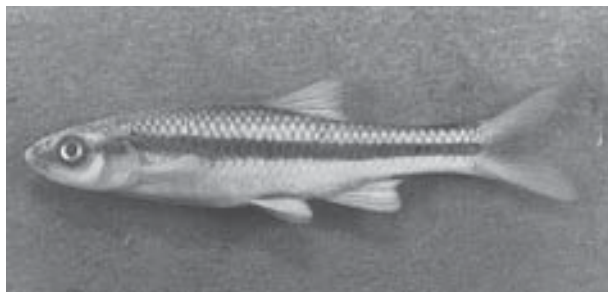


Fig. 6.79. *Cyprinella xanthicara* Minckley y Lytle. Bolsón de Cuatro Ciénegas, Coah.; W. Minckley.

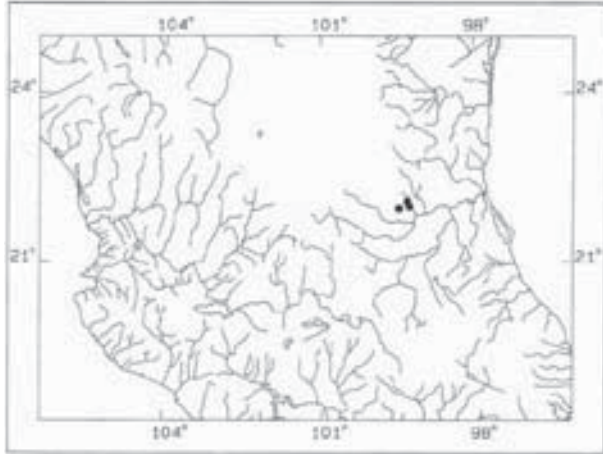
**BIOLOGÍA:** Se desconocen las actividades reproductivas; sin embargo, la presencia a principios de abril de machos tuberculados y juveniles, tan pequeños como 11 mm, indica que el desove va de finales de marzo a abril. Máxima LP conocida, 56 mm.

**OBSERVACIONES:** Enlistada como en peligro por IUCN (1988), Williams et al. (1989) y SEMARNAT (2002), por su distribución limitada.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Minckley y Lytle (1969) y Mayden (1989).



Fig. 6.80. *Dionda catostomops* Hubbs y Miller. UMMZ 196346, macho, holotipo 54.7 mm LP, río Tamasopo, Tamasopo, S.L.P., de Hubbs y Miller (1977: fig. 43d); L. Martonyi.



Mapa 6.52. Distribución de *Dionda catostomops* Hubbs y Miller.

***Dionda catostomops* Hubbs y Miller.  
Carpa de Tamasopo (Fig. 6.80).<sup>15,16</sup>**

ÁMBITO (Mapa 6.52): Vertiente del Atlántico, confinadas sobre una catarata de 105 m en la cuenca del río Ojo Frío (río Gallinas), afluente del río Moctezuma (cuenca del río Pánuco), S.L.P.

HÁBITAT: Rápidos rocosos y extremos de largos remansos en arroyos de tamaño moderado; agua clara; profundidad de por lo menos 0.7 m, sobre roca, marga, arena y arcilla, con algas verdes sobre las rocas.

BIOLOGÍA: La condición reproductiva de los individuos capturados un 7 de febrero sugiere un desove invernal tardío; un pez de 20 mm capturado un 17 de diciembre sugiere el invierno temprano. Máxima LP conocida, 69 mm.

REFERENCIA ADICIONAL: Hubbs y Miller (1977).

15. Notas taxonómicas sobre el género *Dionda* Girard: el complejo *episcopa* del género *Dionda* se encuentra fragmentado en poblaciones disjuntas entre el río Mezquital y el bajo río Conchos (Mayden et al. 1992a), donde está representado por un mínimo de cuatro especies no descritas, además de *Dionda couchi* Girard y *D. episcopa* Girard, incluidas en este libro. Sin embargo, la revisión no se completó a tiempo para que se incluyeran aquí los nuevos taxones. En particular, el representante en la cabecera del río Mezquital, cerca de Durango (mencionado como *Dionda* cf. *episcopa* por Smith y Miller 1986a) es una especie no descrita, la cual ahora se considera extinta en el río del Tunal, a menos que persista en altos tributarios disjuntos. Un "registro" (como *Hybognathus* [*Dionda*] *punctifer* Garman 1881) de la cuenca del río Nazas se considera erróneo (Miller 1991). Conuerdo con Swift (1970) en que *Dionda rutila* (Forbes) es una especie de *Notropis* Rafinesque.- RRM.

Diversas especies de *Dionda* fueron transferidas a un nuevo género por Schönhuth et al. (2008, Molecular evolution of southern North American Cyprinidae (Actinopterygii), with the description of the new genus *Tampichthys* from central Mexico. Mol. Phylogen. Evol. 47: 729-756).- JJSS

16. Al parecer se omitió de manera inadvertida incluir en este libro a *Dionda argentosa* Girard 1856, la carpa de manantial, propia del río Devil's, TX, pero citada en México por Nelson et al. (2004). Ver también Mayden et al. (1992b).- JJSS.

***Dionda couchi* Girard. Carpa manchada (Fig. 6.81).**

ÁMBITO (Mapa 6.53): Vertiente del Atlántico, cuencas de los ríos San Juan y Salado, Coah.-N.L. (cuenca del río Bravo). Altitud, hasta 600 m.

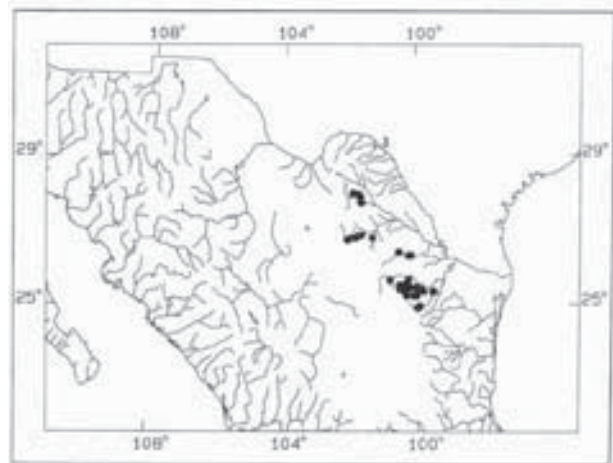
HÁBITAT: Cabeceras claras, alimentadas por manantiales, de poca variación térmica, y en rápidos y remansos de arroyos y ríos de gradiente bajo, claros a turbios; fondo de cantos rodados, roca, grava, pedacería, arena, arcilla, limo, lodo; corriente rápida, moderada, ligera o ausente; profundidad 0.3-1.0 m; vegetación abundante, algas verdes, *Typha latifolia*, *Spirogyra*, *Chara*, mastuerzo, *Potamogeton* spp.

BIOLOGÍA: Observado en aparente desove en la cuenca del alto río San Juan, N.L., un 29 de enero (R. L. Mayden, com. pers. 1984). Yo he pescado machos reproductivos en enero. Se han capturado juveniles de 18 de 22 mm LP en abril y machos en condición reproductiva en mayo. Este pez es típicamente un herbívoro u omnívoro béntico. Máxima LP conocida, 69 mm.

OBSERVACIONES: Aparte de *Dionda episcopa* misma, ésta es la única especie del complejo *episcopa* en México que tiene un nombre científico aplicable. Mayden et al. (1992a) usaron el nombre *Dionda melanops* Girard para el taxón que yo llamo *D. couchi*. La especie fue referida como amenazada por SEDESOL (1994) y en



Fig. 6.81. *Dionda couchi* Girard. UMMZ 213903, 60 mm LP, La Hoya del Refugio, unos 8 km al sur de Saltillo, Coah.; T. Petersen.



Mapa 6.53. Distribución de *Dionda couchi* Girard.



peligro por SEMARNAT (2002, como *Dionda melanops*) Como se ha anotado en otro lugar, se conocen varias formas no descritas. C. L. Hubbs registró los colores en vida de los topotipos de *D. couchi* en mayo como sigue (paráfrasis): Juveniles sin marcas; hembras con sólo rastros de los colores del macho; machos con las aletas inferiores de color amarillo brillante, las pélvicas más claras y brillantes, volviéndose negruzcas en el borde superior de la pectoral, después blanco acuoso sobre los bordes indefinidos; axila de la aleta pectoral amarillo ámbar; borde amarillo a lo largo de las membranas branquiales y amarillo en la parte inferior de las mejillas; parte basal de la aleta dorsal y radios caudales inferiores procurrentes, amarillos; dorso del cuerpo color olivo intenso, separado por una raya bien definida, verdosa, broncea, de la banda lateral negruzca.

REFERENCIAS ADICIONALES: Knapp (1953), Hubbs y Brown (1957) y Mayden et al. (1992a).

***Dionda diaboli* Hubbs y Brown. Carpa diabla (Fig. 6.82).**

ÁMBITO (Mapa 6.54): Arroyos Devil's, San Felipe, Sycamore y Las Moras (hoy ausente de este último), todos ellos tributarios del río Bravo en Texas; río San Carlos (un afluente en Coahuila, aproximadamente opuesto al río Devil's) y en la cuenca del alto río Salado (ríos Sabinas y Salado, aguas arriba de la presa Don Martín), Coah. (S. Contreras-Balderas, com. pers. 1984).

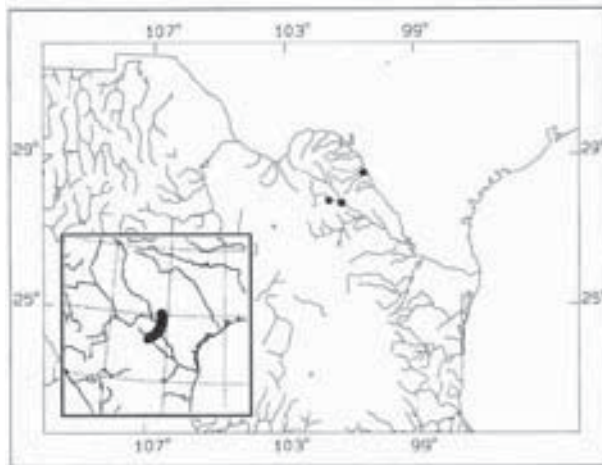
HABITAT: Agua clara en cauces de río, excepto después de inundaciones, cuando se desplaza a rápidos someros en el río Devil's, TX (Harrell 1978); más abundante en la corriente.

BIOLOGÍA: Se conoce poco. El intestino largo y convoluto y el peritoneo negro sugieren una dieta herbívora. Máxima LP conocida, 48 mm.

OBSERVACIONES: Esta especie, de distribución restringida los Estados Unidos y rara en México, fue considerada en peligro por el Equipo de Recuperación de los Peces del Río Grande (minutas del 17 de mayo de 1990) y SEMARNAT (2002).



Fig. 6.82. *Dionda diaboli* Hubbs y Brown. UMMZ 196744, 32.4 mm LP, río San Carlos 27 km al sur de Ciudad Acuña, Coah.; E. Theriot.



Mapa 6.54. Distribución en México y general (recuadro) de *Dionda diaboli* Hubbs y Brown.

REFERENCIAS ADICIONALES: Hubbs y Brown (1957), Hubbs y Garrett (1990) y Garrett et al. (1992).

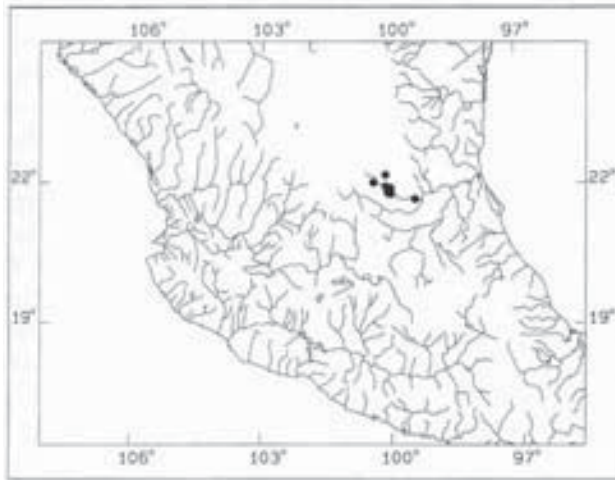
***Dionda dichroma* Hubbs y Miller. Carpa bicolor (Fig. 6.83).**

ÁMBITO (Mapa 6.55): Vertiente del Atlántico, en la cuenca del alto río Verde (cuenca del río Pánuco), desde la ciudad de Río Verde y cercanías de la Media Luna hasta las cabeceras en San Luis Potosí, entre los 1000 y 1100 m, y en el bajo río Verde en Guayabos y Tanlacú, altitud de 300 a 500 m (estas dos localidades están debajo de importantes cascadas en el cañón de lava del río).

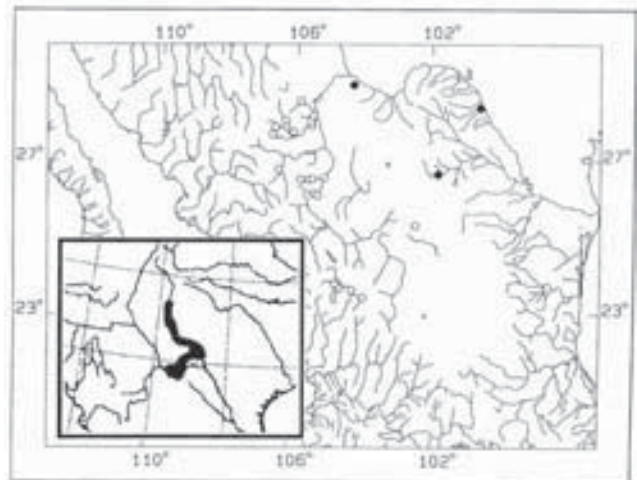
HABITAT: Agua clara de manantiales cálidos, a sequías de irrigación, arroyos y el cauce principal del río Verde, sobre sustratos de arena, grava, roca, marga y arcilla, normalmente a profundidad menor a 1 m, en corriente ligera a moderada (rara vez rápida); asociada con diversas plantas vasculares emergentes, además de *Chara* y algas.



Fig. 6.83. *Dionda dichroma* Hubbs y Miller. UMMZ 196701, macho, holotipo 51.7 mm LP, ciénaga 10 km al sur de Río Verde, S.L.P., de Hubbs y Miller (1977: fig. 5a); L. Martonyi, retocada por P. Pelletier.



Mapa 6.55. Distribución de *Dionda dichroma* Hubbs y Miller.



Mapa 6.56. Distribución en México y general (recuadro) de *Dionda episcopa* Girard.

**BIOLOGÍA:** La época reproductiva es amplia, tal vez desde el invierno hasta el verano, y quizá aún más prolongada debido a los manantiales cálidos y a los efluentes con temperaturas mayores a la del ambiente. Esta especie desova en grietas (R. L. Mayden, com. pers. 1997). Máxima LP conocida, 65 mm.

**OBSERVACIONES:** Enlistada como amenazada por SEMARNAT (2002).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Hubbs y Miller (1977) y Aguilera-González et al. (1997).

***Dionda episcopa* Girard. Carpa obispa (Fig. 6.84).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.56): Vertiente del Atlántico, río Pecos y tributarios del río Bravo en la cercanías del Parque Nacional Big Bend, TX, y Coahuila.

**HABITAT:** Similar al de *Dionda couchi* (ver arriba).

**BIOLOGÍA:** Desconocida del todo para las poblaciones mexicanas.

**OBSERVACIONES:** El nombre *Dionda episcopa* Girard se aplicaba antes a un complejo de seis o más especies distribuidas de manera amplia y alopátrida en el río Bravo y cuencas asociadas del sur de Texas y norte de México. Las distribuciones de algunas formas del complejo no

descritas se indican colectivamente con círculos abiertos en el Mapa 6.56. SEMARNAT (2002) incluyó el complejo *D. episcopa* en México como en peligro.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Knapp (1953), Hubbs y Brown (1957) y Mayden et al. (1992a).

***Dionda erimyzonops* Hubbs y Miller.**

**Carpa del Mante (Fig. 6.85).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.57): Vertiente del Atlántico, en la cuenca del río Pánuco, incluido el río Tamesí y un registro del río Tuxpan en Álamo; Tamps., S.L.P., Ver.

**HABITAT:** Arroyos y ríos de aguas claras, con corriente ligera a moderada sobre fondos de lodo, arena, grava y piedras a profundidad de alrededor de 1 m. Abundante en lugares lentos, con vegetación, cerca de grandes manantiales.

**BIOLOGÍA:** Desconocida del todo, para las poblaciones mexicanas.

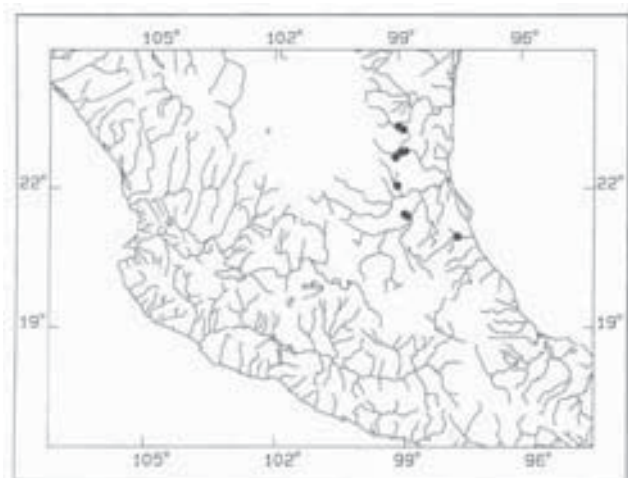
**OBSERVACIONES:** Es claro que esta especie inicia su desove a mediados del invierno, puesto que machos capturados un 21 de diciembre (en rápidos con fondo de grava) tenían fuertes tubérculos nupciales (Darnell



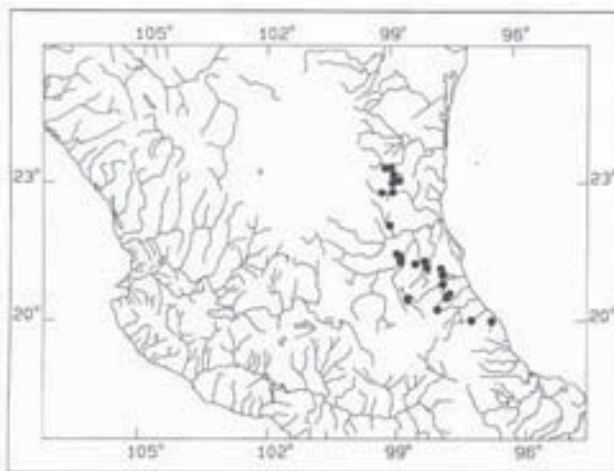
Fig. 6.84. *Dionda episcopa* Girard. UMMZ 196764, 55.4 mm LP, tributario del arroyo Nogal justo al este del Almao Chupa Vieja, Chih.; T. Petersen.



Fig. 6.85. *Dionda erimyzonops* Hubbs y Miller. UMMZ 186495, macho 33.5 mm LP, canal del río Mante cerca de Ciudad Mante, Tamps., de Hubbs y Miller (1974: fig. 1); M. Lackey.



Mapa 6.57. Distribución de *Dionda erimyzonops* Hubbs y Miller.



Mapa 6.58. Distribución de *Dionda ipni* (Álvarez del Villar y Navarro).

1972, como *Dionda rasconis*). El desove puede extenderse hasta abril. Se alimenta de algas filamentosas y otra materia orgánica seleccionada de las superficies de las rocas o de las paredes de canales de concreto (cerca de Ciudad Mante). Máxima LP conocida, 39 mm.

REFERENCIA ADICIONAL: Hubbs y Miller (1974, 1977).

***Dionda ipni* (Álvarez del Villar y Navarro).**

**Carpa veracruzana (Fig. 6.86).**

ÁMBITO (Mapa 6.58): Vertiente del Atlántico, cuenca del río Pánuco, incluido el río Tamesí y el disjunto río Metztlán, hacia el sur hasta el río Misantla, Hgo., Pue., S.L.P., Tamps., Ver.

HABITAT: Prefiere arroyos de agua clara, de gradiente moderado, corriente ligera a rápida, profundidad de hasta 2 m; fondo generalmente de arena, grava, y roca o cantos rodados (lodo o limo en la cuenca del río Tamesí). Lo usual es que no haya vegetación de macrofitas, pero en el alto río Tamesí se asocia con frecuencia con lechos de pastos en remansos someros y estanques.



Fig. 6.86. *Dionda ipni* (Álvarez del Villar y Navarro). UMMZ 193491, macho nupcial 51.5 mm LP, tributario del río San Marcos en la carretera 130, Pue.de Hubbs y Miller (1977: fig. 5c); L. Martonyi.

BIOLOGÍA: Los machos nupciales se congregan en rápidos rocosos y el desove probablemente tiene lugar de diciembre a abril, cuando se han observado peces en estado reproductivo. Se alimenta de insectos, ácaros acuáticos (20%), pedazos de algas y diatomeas (10%) y detritus (70%). Ramonean sobre superficies duras y rocas cubiertas de algas en el fondo (Darnell 1972, como *Dionda rasconis* [Jordan y Snyder]). Máxima LP conocida, 74 mm.

REFERENCIA ADICIONAL: Hubbs y Miller (1977).

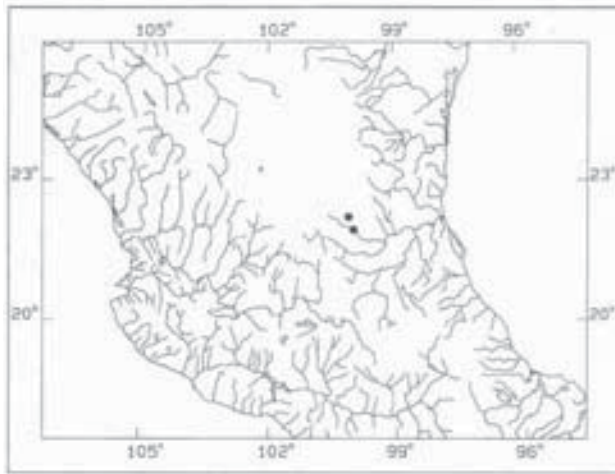
***Dionda mandibularis* Contreras-Balderas y Verduzco-Martínez. Carpa quijarona (Fig. 6.87).**

ÁMBITO (Mapa 6.59): Vertiente del Atlántico, en los manantiales de las cabeceras del río Verde (cuenca del río Pánuco), al este de la Media Luna y en Puerta del Río, fuente del río Verde, S.L.P.

HABITAT: Pequeños arroyos de agua clara, pantanos alimentados por manantiales, y manantiales cálidos, en corriente ligera a fuerte, con mucha vegetación, so-



Fig. 6.87. *Dionda mandibularis* Contreras-Balderas y Verduzco-Martínez. UMMZ 196703, macho nupcial 51.9 mm LP, ciénega 10 km al sur de Río Verde, S.L.P., de Hubbs y Miller (1977: fig. 4a); L. Martonyi.



Mapa 6.59. Distribución de *Dionda mandibularis* Contreras-Balderas y Verduzco-Martínez.

bre fondos principalmente de arena fina, lodo (a veces duro) y arcilla flocluenta, a una profundidad de alrededor de 1 m. Las temperaturas del agua varían entre 24.5° y 29.0°C.

**BIOLOGÍA:** La especie parece desovar de marzo a abril. Máxima LP conocida, 58 mm.

**OBSERVACIONES:** Enlistada como en peligro por IUCN (1988), Williams et al. (1989) y SEMARNAT (2002).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Contreras-Balderas y Verduzco-Martínez (1977), Hubbs y Miller (1977) y Aguilera-González et al. (1997).

***Dionda rasconis* (Jordan y Snyder). Carpa potosina (Fig. 6.88).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.60): Vertiente del Atlántico, exclusiva de la cuenca del río Ojo Frío (río Gallinas), por encima de una cascada de 105 m (cuenca del río Pánuco), S.L.P.

**HÁBITAT:** Arroyos grandes (10-30 m de ancho) de agua clara, azul-verde, con preferencia por sitios lentos, más bien profundos (2 m), sobre sustratos suaves, limo-arenosos, sin vegetación. Las temperaturas han variado de 22° a 26°C en marzo y mayo; altitud, 450-460 m.

**BIOLOGÍA:** Se han capturado machos y hembras reproductivos en marzo y mayo, lo que indica que se

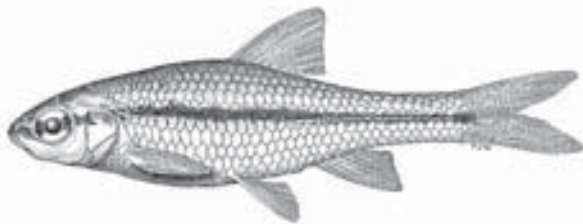
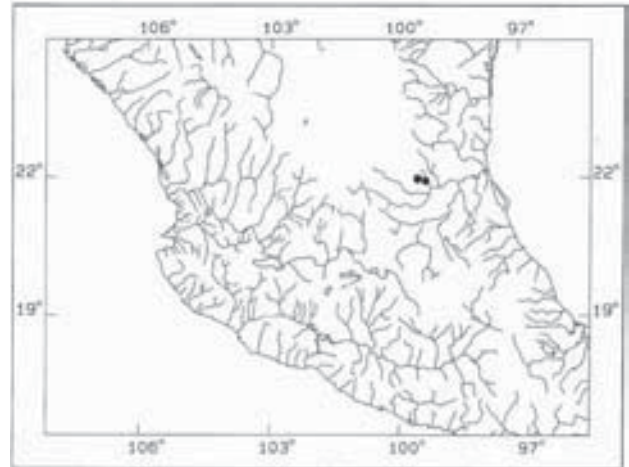


Fig. 6.88. *Dionda rasconis* (Jordan y Snyder). CAS-SU 6153, de Jordan y Snyder (1900: fig. 3); localidad y artista desconocidos (C. Starks?), copiado por P. Wynne.



Mapa 6.60. Distribución de *Dionda rasconis* (Jordan y Snyder).

reproducen en la primavera. Ésta es una especie en peligro (Mayden et al. 1992b), que no se encontró en las colectas de 1990 (R. L. Mayden, com. pers. 1991). Máxima LP conocida, 53 mm.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Hubbs y Miller (1977).

***Evarra bustamantei* Navarro. Carpa xochimilca (Fig. 6.89).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.61): Cuencas interiores, parte sur del Valle de México; se presume extinta.

**HÁBITAT:** Canales en el Valle de México.

**BIOLOGÍA:** Desconocida. Máxima LP conocida, 70 mm.

**OBSERVACIONES:** Esta especie, considerada hermana de *Evarra tlahuacensis*, tiene como diferencia más obvia respecto de ésta fosas de en el número de radios anales. Se distingue de *Evarra eigenmanni* por su boca subterminal (vs. terminal), falta de tubérculos nupciales en la cabeza, boca más angosta, coloración, y aletas dorsal y anal redondeadas en vez de puntiagudas (Álvarez del Villar y Navarro 1997). Lamentablemente, el material de *Evarra* a mi disposición fue inadecuado y no fue posible verificar todos estos rasgos. Se ha recuperado un *Evarra* sp. fósil de depósitos del Pleistoceno tardío, cerca de la presa Valsequillo (formación Valsequillo; unos 35,000 años antes del presente), en el sur de Puebla, cuenca del río Balsas (Szabo et al. 1969) y en probables depósitos postglaciales (de unos 7000 años

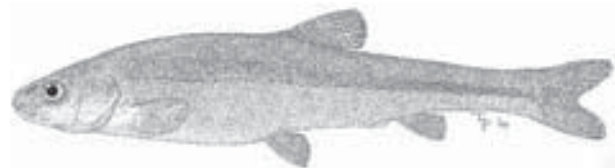


Fig. 6.89. *Evarra bustamantei* Navarro. UMMZ 172460, paratopotipo, 70 mm LP, manantial de San Gregorio, D.F.; T. Petersen.



Mapa 6.61. Distribuciones de *Evarra bustamantei* Navarro, *E. eigenmanni* Woolman y *E. tlahuacensis* Meek.

antes del presente) en Tlapacoyan, en el suelo del Valle de México (Álvarez del Villar y Moncayo-López 1976).

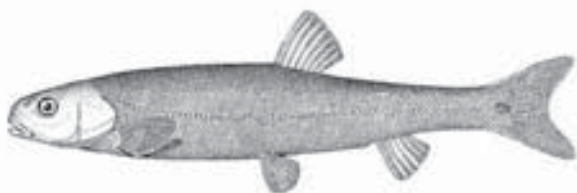


Fig. 6.90. *Evarra eigenmanni* Woolman. USNM 45571(?), holotipo (?), 71 mm LP, Ciudad de México, D.F.; A. Baldwin, copiado por P. Wynne.

***Evarra eigenmanni* Woolman. Carpa verde (Fig. 6.90).**

ÁMBITO (Mapa 6.61): Cuencas interiores, Valle de México; se presume extinta.

HÁBITAT: Canales y lagos en el Valle de México, en hábitat llenos de vegetación flotante y sumergida, sobre fondos de lodo.

BIOLOGÍA: Desconocida. Máxima LP conocida, 80 mm.

REFERENCIAS ADICIONALES: Woolman (1895) y Álvarez del Villar y Navarro (1957).

***Evarra tlahuacensis* Meek. Carpa de Tláhuac (Fig. 6.91).**

ÁMBITO (Mapa 6.61): Cuencas interiores, lago de Chalco (sólo quedan remanentes contaminados de este lago, urbanizado por la Ciudad de México), cerca de Tláhuac, Valle de México; se presume extinta.

HÁBITAT: Probablemente similar al de *Evarra eigenmanni*.

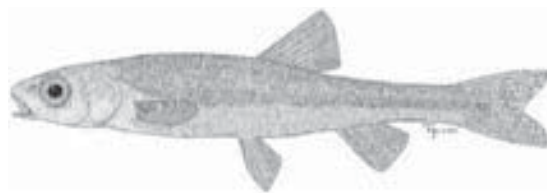


Fig. 6.91. *Evarra tlahuacensis* Meek. FMNH 3681, holotipo ca. 60 mm LP, Tláhuac, Valle de México, D.F., de Meek (1904: fig. 24); artista desconocido, copiado por T. Petersen.



Fig. 6.92. *Gila brevicauda* Norris, Fischer y Minckley. UMMZ 212311, hembra, paratipo 86 mm LP, río Basaseáchic (= Candameña), 1-2 km sobre la cascada de Basaseáchic, Chih.; T. Petersen.

BIOLOGÍA: Desconocida. Máxima LP conocida, unos 48 mm.

OBSERVACIONES: Es posible que este taxón, basado sólo en el holotipo, que ahora está en muy malas condiciones, y que difiere de *Evarra bustamantei* sobre todo por su mayor número de radios anales (14 vs. 78), esté basado en un espécimen aberrante.

REFERENCIA ADICIONAL: Álvarez del Villar y Navarro (1957).

***Gila brevicauda* Norris, Fischer y Minckley.  
Carpa colicorta (Fig. 6.92).<sup>17</sup>**

ÁMBITO (Mapa 6.62): Vertiente del Pacífico, río Candameña, cabeceras del río Mayo, cerca de la cascada de Basaseáchic, Chih.

17. Comentarios taxonómicos sobre el género *Gila* Baird y Girard: A pesar de que Teruya Uyeno (1961) realizó hace 40 años estudios preliminares sobre muchas carpas mexicanas del género *Gila* (sensu lato), dicho trabajo debe ser actualizado y complementado. Se basó principalmente en datos merísticos, muchos de ellos utilizados en la clave aquí presentada, así como en osteología. Puesto que la mayoría de los investigadores sobre ciprínidos mexicanos hoy asignados al género *Gila* han mandado a sinonimia numerosas especies válidas (e. g. ver Miller 1976c: 8), a menudo no hay literatura reciente relevante relacionada con ellos, y no hay referencias disponibles más allá de las descripciones originales (ver apéndice). Se conocen también varias especies no descritas, como se indica en las reseñas que siguen, mediante círculos abiertos en los mapas correspondientes a sus posibles parientes más cercanos. El género *Gila* necesita urgentemente una revisión (Norris et al. 2003); como lo señalan Barbour y Miller 1978 y otros, en su composición actual es polifilético.- RRM.



Mapa 6.62. Distribución de *Gila brevicauda* Norris, Fischer y Minckley.

**HÁBITAT:** Arroyos alpinos (unos 2100 m), en un cauce controlado por rocas; remansos profundos, separados por rápidos, aguas arriba y abajo de una cascada de 246 m.

**BIOLOGÍA:** Prácticamente desconocida. La especie es insectívora. Se han capturado postlarvas en mayo (de unos 9 mm LT).

**OBSERVACIONES:** Esta especie exhibe una aleta caudal abreviada de manera inusual, cuyo significado funcional, si es que lo hay, se desconoce. Dado su ámbito aparentemente restringido, debe darse seguimiento al estado de conservación de *G. brevicauda*.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Norris et al. (2003).

***Gila conspersa* Garman. Carpa Mayrán (Fig. 6.93).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.63): Cuenca o cuencas interiores de los ríos Nazas-Aguanaval, Coah., Dgo., Zac.

**HÁBITAT:** Ríos de tierras altas y alpinos (1140-2000 m), hasta de 100 m de ancho, así como arroyos de aguas claras o lodosas (época de lluvia), con vegetación rala (típicamente algas verde) sobre fondos de roca, grava, arena y lodo (roca madre y cantos rodados, a veces); prefiere remansos o bancos verticales a profundidades de 0.3-2 m, o mayores.

**BIOLOGÍA:** La presencia de juveniles de 15-20 mm LT entre el 10 de marzo y el 13 de mayo sugiere una época reproductiva del invierno tardío a la primavera. Máxima LP conocida, 165 mm.

**OBSERVACIONES:** Enlistada como amenazada por SEMARNAT (2002).

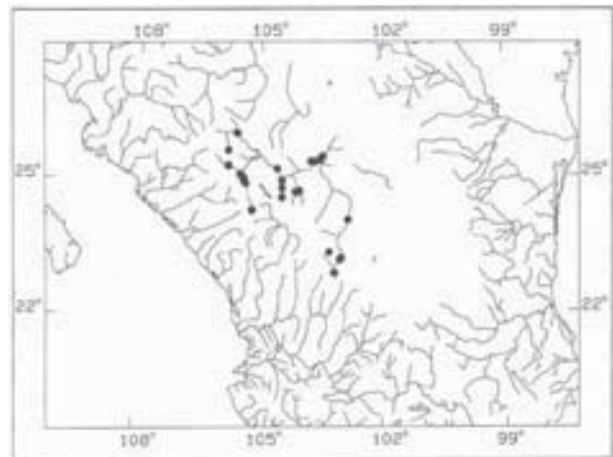
**REFERENCIAS ADICIONALES:** Garman (1881), Smith y Miller (1986a) y Norris et al. (2003).

***Gila ditaenia* Miller. Carpa sonorese (Fig. 6.94).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.64): Vertiente del Pacífico cuenca del río de la Concepción (afuente en tiempos de inundación al mar de Cortés), Son., AZ.



Fig. 6.93. *Gila conspersa* Garman. UMMZ 211050, macho (arriba) 80.6 mm LP, y hembra 109.6 mm LP, río Cabrales, justo al norte de San Isidro Cabrales, 3.3 km al norte de la carretera de Fresnillo a Valparaíso, Zac.; P. Pelletier.



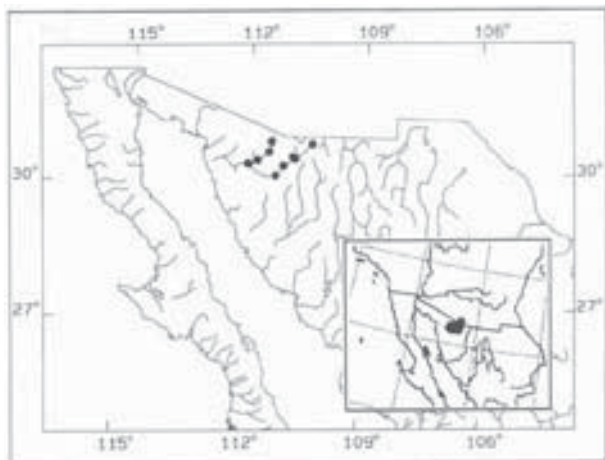
Mapa 6.63. Distribución de *Gila conspersa* Garman.

**HÁBITAT:** Remansos con cobertura protectora, profundidad de 1 m, en arroyos pequeños, someros, de agua clara, a menudo intermitentes pero con corriente moderada rápida cuando la presentan, sobre sustratos de arena y grava; muchas veces con manchones de mastuerzo y otras plantas fanerógamas. Su cobertura preferida incluye troncos caídos, vegetación ribereña densa y raíces que sobresalgan del banco (Hendrickson y Juárez-Romero 1990).

**BIOLOGÍA:** Con base en la presencia de juveniles tan pequeños como 17-22 mm LT, la época de desove podría comenzar en diciembre y durar hasta octubre, o bien ocurrir a lo largo del año bajo condiciones favora-



Fig. 6.94. *Gila ditaenia* Miller. USNM 129954 macho, holotipo, 64 mm LP, río Magdalena cerca de La Casita, unos 40 km al sur de Nogales, Son., de Miller (1945b: Fig. 1); U.S. Nat. Mus.



Mapa 6.64. Distribución en México y general (recuadro) de *Gila ditaenia* Miller.

bles. Es en marzo cuando se han capturado con mayor frecuencia adultos en colores nupciales. Los alimentos ingeridos a principios del verano en Arizona consistían de insectos acuáticos y terrestres y algas (Minckley 1973: 109). Existe variación geográfica en clases de talla (Hendrickson y Juárez-Romero 1990), lo cual refleja probablemente la diversidad física y biológica del hábitat. Máxima LP conocida, 145 mm.

OBSERVACIONES: El número de vértebras (incluidas las cuatro weberianas y el urostilo), omitido en la descripción original, es de 37(9), 38(34), 39(7) (50 ejemplares). Hendrickson y Juárez-Romero (1990) analizaron la situación de las poblaciones, así como la distribución y abundancia de esta especie. Aunque considerada amenazada (USFWS 1996; SEMARNAT 2002), la especie es de amplia distribución y común en México, donde su situación de conservación era relativamente segura a fines de los años 1980. Existe una segunda especie de *Gila*, no descrita, la cual es rara en la cuenca del río de la Concepción, simpátrida y con hibridación local con *G. ditaenia* cerca de La Atascosa, Son. (DeMarais y Minckley 1992).

REFERENCIA ADICIONAL: Miller (1995b).

### *Gila elegans* Baird y Girard. Carpa elegante (Fig. 6.95).

ÁMBITO (Mapa 6.65): A lo largo de la cuenca del río Colorado en los Estados Unidos, pero conocida en la fauna mexicana sólo del cauce principal en Baja California y Sonora (Follett 1961), de donde ha sido hoy extirpada.

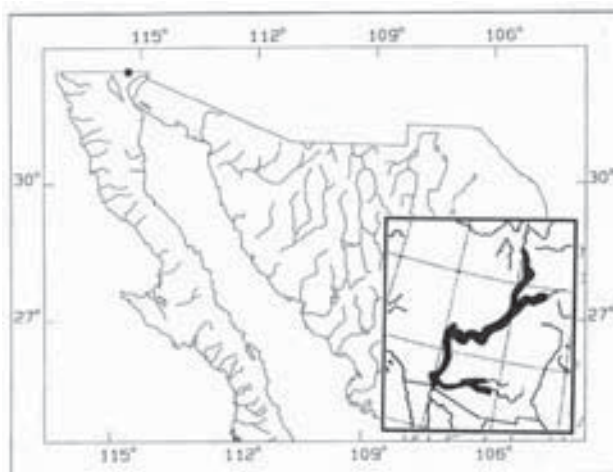
HABITAT: En corrientes moderadas a rápidas de grandes cauces de río sobre fondos inestables (limo-arenosos), con preferencia por remansos, rápidos y remolinos.

BIOLOGÍA: Se observó desove en una presa en el bajo río Colorado, en mayo, sobre una repisa con grava a profundidades hasta de 9 m. Los adultos se alimentan de insectos terrestres, residuos vegetales y algas. Algunos ejemplares pueden vivir hasta 37 años o más (según un estudio de otolitos de un pez de 52 cm; W. L. Minckley, com. pers. 1992). Gran parte de la información conocida sobre su historia de vida fue sintetizada por Minckley (1991). Máxima LT, unos 64 cm.

OBSERVACIONES: Esta especie, de gran tamaño, prácticamente extirpada de la cuenca del río Colorado, de la cual es endémica, ha sido objeto de esfuerzos de conservación (resumidos por Johnson y Rinne 1982 y



Fig. 6.95. *Gila elegans* Baird y Girard. UMMZ 179581, hembra post-desove 31.4 cm LP, río Green bajo la presa Flaming Gorge, UT, M. Orsen.



Mapa 6.65. Distribución en México y general (recuadro) de *Gila elegans* Baird y Girard.

Johnson y Jensen 1991. Ha sido referida como en peligro por SEMARNAT (2002) y USFWS (1996), pero es probable que ya no exista en México. Su situación sistemática ha sido discutida con frecuencia en los últimos años (e. g. Smith et al. 1979; Douglas et al. 1989; Minckley y DeMarais 2000).

REFERENCIAS ADICIONALES: Minckley (1991), y Johnson y Jensen (1991) y Douglas et al. (1998, 1989).

***Gila eremica* DeMarais. Carpa del desierto (Fig. 6.96).**

ÁMBITO (Mapa 6.66): Vertiente del Pacífico, tributarios occidentales del alto río Yaqui, al oeste hasta los ríos Sonora y Mátape, Son.

HÁBITAT: Esta pequeña y poco conspicua carpa selecciona sitios muy localizados, que representan las partes más permanentes de su hábitat. Éstos son normalmente áreas profundas (de 1.0 a 1.5 m), de bancos verticales, formados por precipicios, grandes cantos rodados o raíces de árboles. Se presenta también en ciénegas. A menudo hay vegetación acuática, la cual consiste de algas verdes, *Chara*, mastuerzo, *Sagittaria* y *Potamogeton*; la corriente va de ligera o nula a moderada, sobre sustratos de arena, grava, roca y a veces lodo.

BIOLOGÍA: Sobre la base de la captura de juveniles, la reproducción tiene lugar desde principios de marzo

por lo menos hasta mayo. El alimento consiste en algas con algunos insectos, arácnidos y peces pequeños (Minckley 1973: 107; 1980a, en parte, como *Gila purpurea*). Máxima LP conocida, 102 mm.

OBSERVACIONES: Esta especie fue confundida durante mucho tiempo con *Gila purpurea* (Girard) de la cuenca del alto río Bavispe (cuenca del río Yaqui). Juárez-Romero et al. (1988) ofrecieron registros recientes (como *G. purpurea*) para el río Mátape.

REFERENCIAS ADICIONALES: Hendrickson et al. (1981, en parte) y DeMarais (1991).

***Gila intermedia* (Girard). Carpa del Gila (Fig. 6.97).**

ÁMBITO (Mapa 6.67): Vertiente del Pacífico, en el río Gila (cuenca del río Colorado), NM, AZ, norte de Sonora (ver Rinne 1976: fig. 7). Por mucho tiempo se pensó que estaba extirpado de México (Miller 1976c: 8), hasta su redescubrimiento en la Ciénega de los Fresnos, Son. (Varela-Romero et al. 1992d; Gori 1993).

HÁBITAT: Remansos y rápidos de arroyos pequeños. Se esconde en el agua profunda o cerca de refugios, los adultos en los remansos, los juveniles en la corriente y los ejemplares más pequeños en agua muy somera entre plantas o residuos. Habita además estanques profundos en las ciénegas. Griffith y Tiersch (1989)

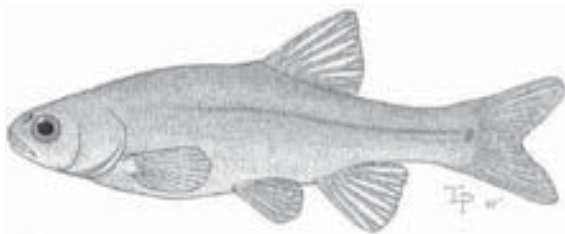
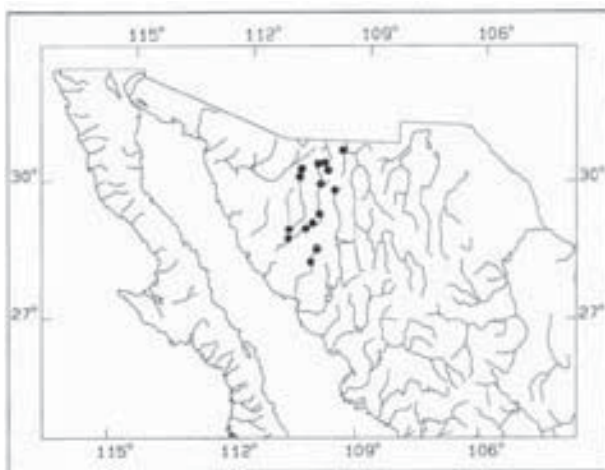


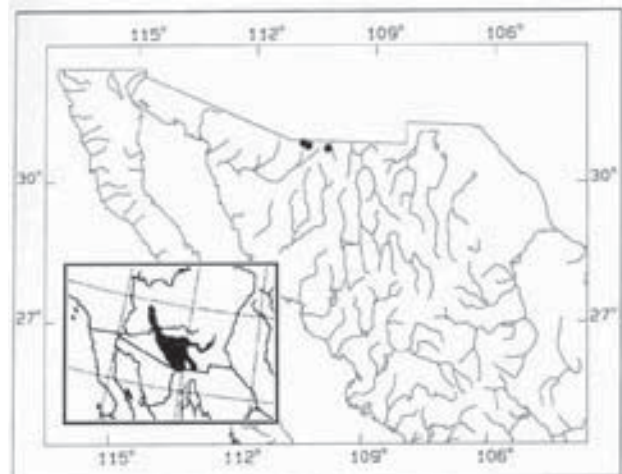
Fig. 6.96. *Gila eremica* DeMarais. UMMZ 172446, 57.5 mm LP, Ojo de Agua, tributario del río Sonora, unos 10 km al este-sureste de Cananea, Son.; T. Petersen.



Fig. 6.97. *Gila intermedia* Girard. UMMZ 131103, 140 mm LT, manantial Shehe, Valle de San Rafael, unos 0.8 km del río Santa Cruz, Condado de Santa Cruz, AZ; T. Petersen.



Mapa 6.66. Distribución de *Gila eremica* DeMarais.



Mapa 6.67. Distribución en México y general (recuadro) de *Gila intermedia* Girard.



publicaron detalles sobre la abundancia, alimentación y edad y crecimiento en una población de Arizona (como *G. robusta intermedia*).

**BIOLOGÍA:** En un estanque estable, alimentado por un manantial termal (en Arizona), la reproducción tuvo lugar lo largo del invierno tardío, primavera y verano, y posiblemente hasta inicios del otoño; en otros hábitat el desove tiene lugar sobretodo a fines de la primavera y verano (Minckley 1973: 105). Los alimentos principales fueron insectos acuáticos y algas. Máxima LP conocida, 162 mm (Monkey Spring, AZ), por lo general 145 mm, pero alcanza 222 mm LT en el cañón Redfield, AZ (Griffith y Tiersch 1989).

**OBSERVACIONES:** Enlistada por SEMARNAT (2002) como en peligro y, al momento de escribir estas líneas, por USFWS como amenazada.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Minckley y DeMarais (2000).

***Gila minacae* Meek. Carpa cola redonda mexicana (Fig. 6.98).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.68): Vertiente del Pacífico, cuenca del río Yaqui, Son. (y probablemente AZ), al sur hasta el río Culiacán, Sin., en ríos costeros.

**HÁBITAT:** Rápidos, canales y remansos de ríos grandes y en arroyos más pequeños con remansos permanentes, frecuentemente buscando remolinos detrás de

grandes cantos rodados, como sitios para descansar de las fuertes corrientes.

**BIOLOGÍA:** Es posible que sea semejante a la de *Gila robusta* (ver abajo). Carnívoro cuando alcanza tallas grandes, llega a parecerse a un *Ptychocheilus*, lo cual explica el antiguo registro por Bean (1898) de *P. lucius* en la cuenca del río Yaqui. La talla máxima registrada excede los 60 cm LP.

**OBSERVACIONES:** *Gila minacae* y *G. robusta* son notablemente similares en morfología (ver Claves), lo cual llevó a Miller (1976c) a sinonimizarlas. Sin embargo, T. E. Dowling (*in* Blasius 1996) documentó diferencias dramáticas en ADN mitocondrial entre especímenes del río Yaqui y más al sur y especímenes de la cuenca del río Colorado, lo que justifica seguir reconociendo a *G. minacae* como una especie válida. *Gila minacae* fue considerada como rara por SEDESOL (1994) y como sujeta a protección especial por SEMARNAT (2002, como *G. robusta*, en parte)

**REFERENCIA ADICIONAL:** Norris et al. (2003).

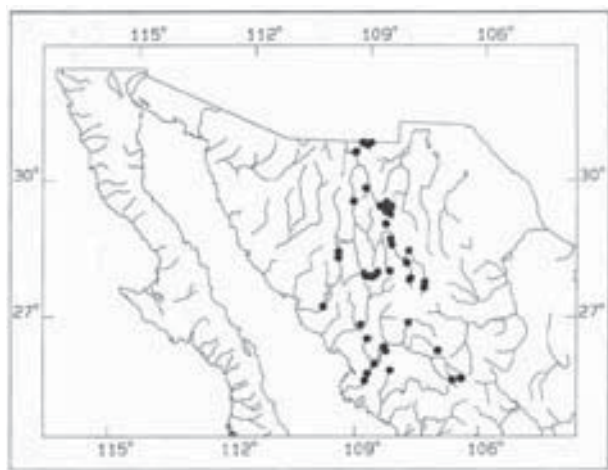
***Gila modesta* (Garman). Carpa de Saltillo (Fig. 6.99).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.69): Vertiente del Atlántico, conocida sólo de unos pocos sitios en las cabeceras de la cuenca del río Salinas (cuenca del río San Juan), cerca de Saltillo, Coah. (cañón del Chorro y La Hoya del Refugio).

**HÁBITAT:** Estanques alimentados por manantiales, con agua clara y fresca y una corriente moderada, la cual se origina en depósitos intactos y quebrados de



Fig. 6.98. *Gila minacae* Meek. UMMZ 161530, 97 mm LP, río Yaqui a 1.7 km de Soyopa, Son.; T. Petersen.



Mapa 6.68. Distribución en México y general (recuadro) de *Gila minacae* Meek.



Fig. 6.99. *Gila modesta* (Garman). TU 28741, macho (arriba) 73.8 mm LP, y hembra 78.7 mm LP, pequeño manantial cerca de Bella Unión sobre la carretera 57, Coah.; P. Pelletier.



Mapa 6.69. Distribución de *Gila modesta* (Garman).

toba, sobre fondos de lodo y arcilla cubiertos por vegetación acuática (*Chara*, mastuerzo, algas); profundidad hasta 1.6 m.

**BIOLOGÍA:** Ambos sexos estaban en condición de desove a mediados de abril, pero no se observó ningún juvenil (C. D. Barbour, obs. pers. 1973). Máxima LP conocida, 102 mm.

**OBSERVACIONES:** Esta especie requiere seguimiento de manera regular. Fue considerada merecedora de atención especial por Williams et al. 1989), como rara por SEDESOL (1994) y como en peligro por SEMARNAT (2002).

**REFERENCIA ADICIONAL:** Garman (1881).

#### ***Gila nigrescens* (Girard). Carpa de Chihuahua (Fig. 6.100).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.70): Cuencas interiores de los ríos Casas Grandes, Santa María, del Carmen, la laguna Bustillos, Chih. y el río Mimbres, sur de Nuevo México.

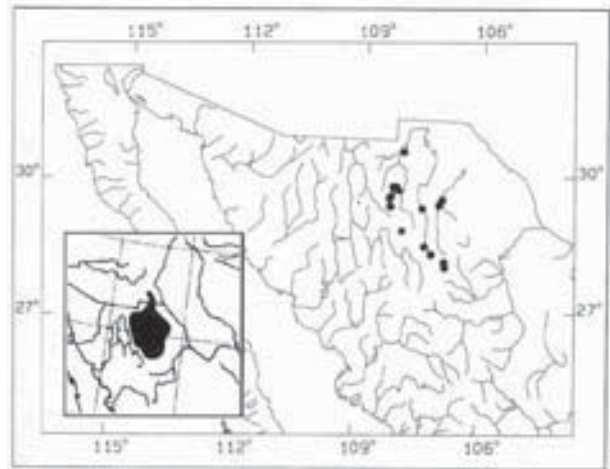
**HÁBITAT:** Los adultos prefieren remansos, sombra y bancos que ofrezcan refugios. Las condiciones distintas fueron arroyos claros, con corriente, con rápidos, remansos profundos (hasta 1.5 m), sustratos de arena y grava con rocas cubiertas de algas, grandes cantos rodados y grietas en las paredes del cañón.

**BIOLOGÍA:** El desove puede ocurrir durante un periodo largo o bien ser bimodal, en la primavera y nuevamente en el verano. Máxima LP conocida, 175 mm.

**OBSERVACIONES:** Esta especie ha sido eliminado en los últimos 35 años de por lo menos la mitad de su ámbito original a través de alteraciones del hábitat que resultan de la desviación de arroyos para irrigación, bombeo del agua subterránea, canalización, prácticas de control inundaciones, contaminación e introducción de especies exóticas. Propst y Stefferud (1994) efectuaron una prospección detallada del ámbito histórico de esta es-



Fig. 6.100. *Gila nigrescens* (Girard). UMMZ 209024, macho 123.2 mm LP, río del Carmen cerca de San Isidro, Chih.; P. Pelletier.



Mapa 6.70. Distribución en México y general (recuadro) de *Gila nigrescens* (Girard).

pecie y documentaron la distribución presente, su historia de vida y las características de su hábitat. Hoy es relativamente común sólo en las áreas más remotas. La especie fue clasificada como amenazada por Williams et al. (1989), SEMARNAT (2002) y USFWS (1996). Se requiere una pronta protección del hábitat adecuado, si es que ha de sobrevivir.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Miller y Chernoff (1980).

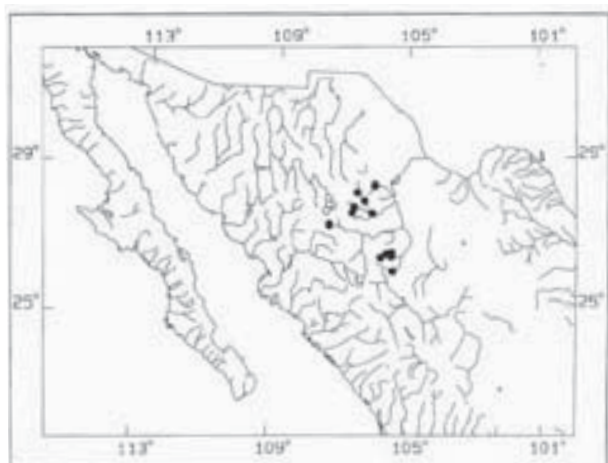
#### ***Gila pulchra* (Girard). Carpa del Conchos (Fig. 6.101).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.71): Vertiente del Atlántico, en la cuenca del río Conchos, Chih.-Dgo.; probablemente también en la cuenca interior del río Saúz, justo al norte de Chihuahua. Los registros de los ríos Yaqui y Fuerte (resumidos en parte por Hendrickson et al. 1981), círculos abiertos en el mapa, corresponden a una especie similar, no descrita.

**HÁBITAT:** Ríos y arroyos de agua clara (lodosa, en la época de lluvias), de corriente lenta a rápida, sobre fondos de arena, grava, roca, cantos rodados y arcilla, en profundidades de hasta 1.3 m (en una localidad, 2 m); la vegetación típica está constituida por algas verdes. Los adultos prefieren remansos o áreas excavadas



Fig. 6.101. *Gila pulchra* (Girard). UMMZ 211135, macho (arriba) 77.7 mm LP, y hembra 85.7 mm LP, río de Copete en Vicente, Chih.; P. Pelletier.



Mapa 6.71. Distribución de *Gila pulchra* (Girard).

debajo de bancos que sobresalen; los juveniles están en los rápidos, y los más pequeños habitan estanques someros.

**BIOLOGÍA:** Con base en la captura de juveniles de 15 a 16 mm LT, la temporada de desove se extiende probablemente de marzo a junio. Máxima LP conocida, 154 mm.

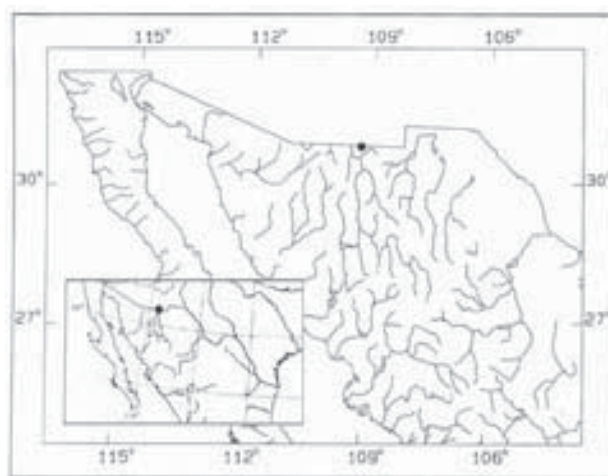
**REFERENCIAS ADICIONALES:** Miller (1986) y Norris et al. (2003).

***Gila purpurea* (Girard). Carpa púrpura (Fig. 6.102).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.72): Cuencas interiores, cuenca de Cochise (cañón Morse, donde fue extirpada y posteriormente reintroducida), AZ; vertiente del Pacífico, ran-



Fig. 6.102. *Gila purpurea* (Girard). UMMZ 141214, hembra 89.3 mm LP, Black Draw (arroyo San Bernardino), condado Cochise, AZ; P. Pelletier.



Mapa 6.72. Distribución en México y general (recuadro) de *Gila purpurea* (Girard).

cho y arroyo San Bernardino (cuenca del río Yaqui), en el extremo sureste de Arizona, hacia el sur unos 3 km dentro de Sonora.

**HÁBITAT:** Pozos artesianos, a sequías alimentadas por manantiales y pequeños arroyos, sobre sustratos de arcilla, limo, lodo, arena, grava y cantos rodados. Agua clara a lodosa; vegetación de algas, *Chara*, mastuerzo, *Typha*, *Potamogeton* y raíces de sauce; profundidad hasta 1.5 m o más; corriente nula a moderada.

**BIOLOGÍA:** En manantiales, en el alimento consiste en algas, insectos terrestres y arácnidos (Minckley 1973: 107, en parte). Sobre la base de la captura de juveniles, el desove abarcan de primavera a otoño.

**OBSERVACIONES:** Hace poco se reconoció que *G. purpurea* comprende dos especies (véase la reseña de *Gila eremica*). El origen de la especie actual en la cuenca de Cochise, AZ, hoy disyunta (DeMarais 1991), parece una hipótesis plausible, apoyada por la sistemática de *Agosia* spp. en esa misma área (Hendrickson 1987a,b) y la sustancial diferenciación genética de las poblaciones de *Poeciliopsis* (Quattro et al. 1996). *Gila purpurea* se presenta solamente un tramo corto dentro de Méxi-

co en la cuenca del río San Bernardino (Varela-Romero et al. 1992b). Está enlistada como en peligro por SEMARNAT (2002) y USFWS (1996).

REFERENCIAS ADICIONALES: DeMarais y Minckley (1993) y Coleman y Minckley (2000).

***Gila robusta* Baird y Girard. Carpa cola redonda (Fig. 6.103).**

ÁMBITO (Mapa 6.73): Vertiente del Pacífico, desde la cuenca del río Colorado, Son., B.C., AZ, CA, hacia el norte hasta Wyoming y Colorado.

HABITAT: Similar al de *Gila minacae* (ver arriba), rápidos, canales y remansos de ríos grandes y en arroyos más pequeños con remansos permanentes, a menudo buscando remolinos detrás de los cantos rodados en los rápidos.

BIOLOGÍA: Un pez fundamentalmente carnívoro, que se alimenta de una amplia variedad de presas, incluidos peces más pequeños y otros animales acuáticos terrestres, y, en ocasiones, también una gran cantidad de algas filamentosas (Schreiber y Minckley 1982). La talla máxima excede los 50 cm, pero los individuos pueden reproducirse desde su segundo verano de vida, cuando miden menos de 100 mm de longitud (Minckley, *in*

Hendrickson et al. 1981). En el sur de Arizona, desova en la primavera y principios del verano.

OBSERVACIONES: Véase *Gila minacae* (arriba) para una discusión sobre la taxonomía de *Gila* en el noroeste de México. El nombre *G. robusta* debe aplicarse solamente a los registros mexicanos del alto río San Pedro (ninguno que yo conozca) o el bajo río Colorado (nuevamente, no conozco espécimen alguno), aunque es posible que existiera allí en el pasado. Fue referida como rara (incluida *G. minacae*) por SEDESOL (1994) y como sujeta a protección especial por SEMARNAT (2002).

REFERENCIAS ADICIONALES: Minckley (1973), Sublette et al. (1990), Douglas et al. (1992), Minckley y DeMarais (2000) y Norris et al. (2003).

***Hybognathus amarus* (Girard). Carpa Chamizal (Fig. 6.104).**

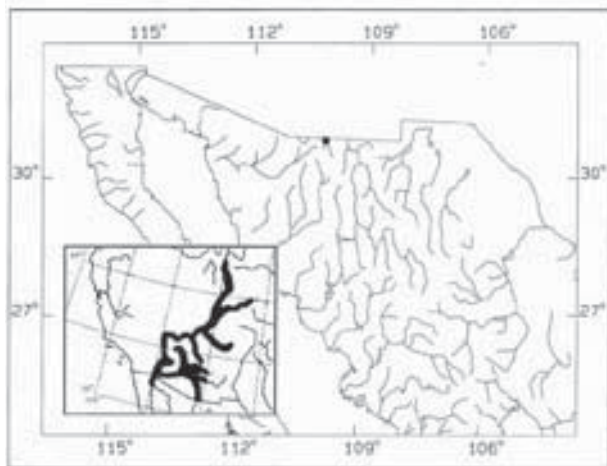
ÁMBITO (Mapa 6.74): Vertiente del Atlántico, cuenca del río Bravo en México (Chih., Coah., N.L., Tamps.), Nuevo México y Texas. Esta especie parece estar confinada al cauce principal del río Bravo, sin registros conocidos de sus afluentes aparte del río Pecos, TX, NM (ver observaciones).



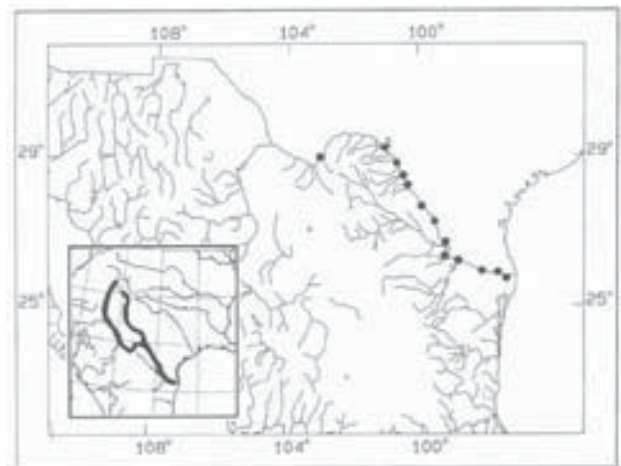
Fig. 6.103. *Gila robusta* Baird y Girard. UMMZ 182499, hembra 30.5 cm LP, río Green, unos 12.8 km al sur de Big Piney, condado Sublette, WY; M. Orson.



Fig. 6.104. *Hybognathus amarus* (Girard). UMMZ 124734 (como *H. nuchalis*), 63 mm LP, río Grande, condado Dona Ana, NM; E. Theriot.



Mapa 6.73. Distribución general de *Gila robusta* Baird y Girard. El punto representa un supuesto registro histórico.



Mapa 6.74. Distribución en México y general (recuadro) de *Hybognathus amarus* (Girard).

**HÁBITAT:** En remansos y estanques de arroyos medianos a grandes, a menudo turbios o lodosos, de gradiente bajo o moderado; sobre fondos de lodo, arena o grava.

**BIOLOGÍA:** Se presenta en cardúmenes. Herbívoro, se alimenta sobre todo de diatomeas, pecílicos, algas filamentosas y materia orgánica filtrada de los lodos del fondo. El aparato de filtración faríngeo fue ilustrado en Hlohowskyj et al. (1989: fig. 1f). Desova en otoño. Máxima LP conocida, 82 mm.

**OBSERVACIONES:** La incierta historia del nombre de esta especie ha sido revisada por Bestgen y Propst (1996). Considerada como en peligro por NMDGF desde 1979 (Sublette et al. 1990: 132), esta especie sobrevive hoy solamente en el alto río Grande, NM (Williams et al. 1989; Bestgen y Platania 1991). Aparentemente fue reemplazada por la especie exótica *Hybognathus placitus* en todo el río Pecos. La desaparición de *H. amarus* del bajo río Bravo por debajo del río Pecos “se relaciona probablemente con la construcción y operación de la presa de la Amistad y la introducción de peces no nativos” (Bestgen y Platania 1991). El registro del río Brazos, TX (Sublette et al. 1990: 131) es un error. *Hybognathus amarus* se considera extirpado en México; ha sido reconocido como en peligro por SEDESOL (1994) y USFWS (1996), y como extinto por SEMARNAT (2002).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Koster (1957), Lee (1980) y Pflieger (1980, en parte, como *Hybognathus nuchalis*).

***Hybopsis amecae* (Chernoff y Miller).  
Carpita del Ameca (Fig. 6.105).<sup>18</sup>**

**ÁMBITO** (Mapa 6.75): Vertiente del Pacífico, en la parte alta de la cuenca del río Ameca, Jal.

**HÁBITAT:** Por encima de los 1300 m, en el cauce del río Ameca y dos tributarios, uno de ellos alimentado por manantiales termales, con mucha vegetación (incluidos jacinto de agua, algas verdes, *Ceratophyllum* y *Potamogeton*), en corriente ligera a moderada o rápida, sobre arena, roca y limo, a profundidades de hasta 1 m.

**BIOLOGÍA:** El desove probablemente tiene lugar a principios de la primavera como lo sugiere la presencia de adultos maduros y juveniles. Máxima LP conocida, 41 mm.

**OBSERVACIONES:** Esta especie, rara vez encontrada, se creyó extinta hasta su reciente redescubrimiento por



Fig. 6.105. *Hybopsis amecae* (Chernoff y Miller). UMMZ 212500, holotipo, hembra 37.4 cm LP, río de Teuchitlán, tributario del río Ameca, borde este de Teuchitlán, Jal., de Chernoff y Miller (1986: fig. 2); P. Pelletier.



Mapa 6.75. Distribución de *Hybopsis amecae* (Chernoff y Miller).

López-López y Paulo-Maya (2001). SEMARNAT (2002) todavía lo enlistó como extinto.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Chernoff y Miller (1986).

***Hybopsis aulidion* (Chernoff y Miller).  
Carpita de Durango (Fig. 6.106).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.76): Vertiente del Pacífico, en la cuenca del alto río Mezquital (río del Tunal), este de Durango, Dgo.

**HÁBITAT:** Conocido solamente de dos colectas en una presa de fondo lodoso; agua turbia, poca vegetación, a una profundidad apenas mayor de 1 m.

**BIOLOGÍA:** Puede ser que desovara en invierno, puesto que se capturaron juveniles de 15 mm en febrero, el único mes de colecta. Máxima LP conocida, 39 mm.

**OBSERVACIONES:** La especie fue referida como rara por SEDESOL (1994) y como “sujeta a protección especial” por SEMARNAT (2002, como *Notropis aulidion*), pero evidentemente está extinta.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Chernoff y Miller (1986).

18. Comentarios taxonómicos sobre el género *Hybopsis* Agassiz: Sólo de manera tentativa reconozco la asignación por Mayden et al. (1992) de esta especie y las siguientes cuatro de carpitas mexicanas al género *Hybopsis*, de incierta definición. Estas especies requieren urgentemente de estudio adicional, y puede ser que la asignación genérica cambie, a medida que se vuelva disponible la información filogenética.- RRM.

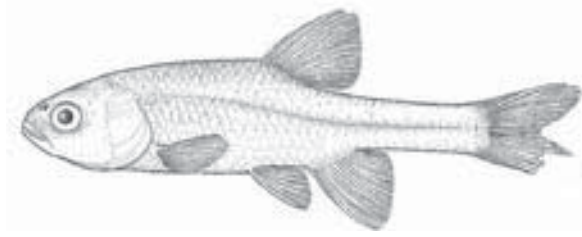
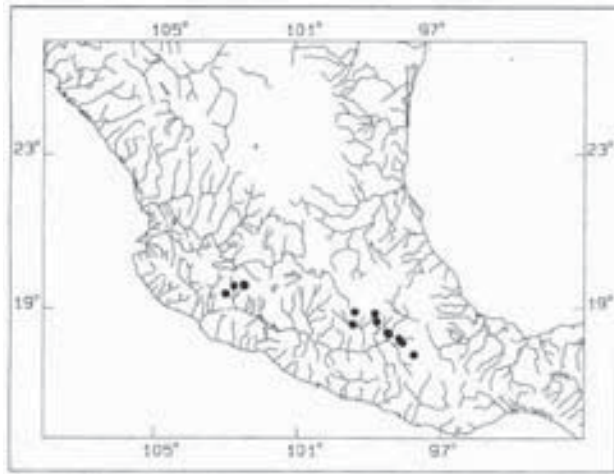


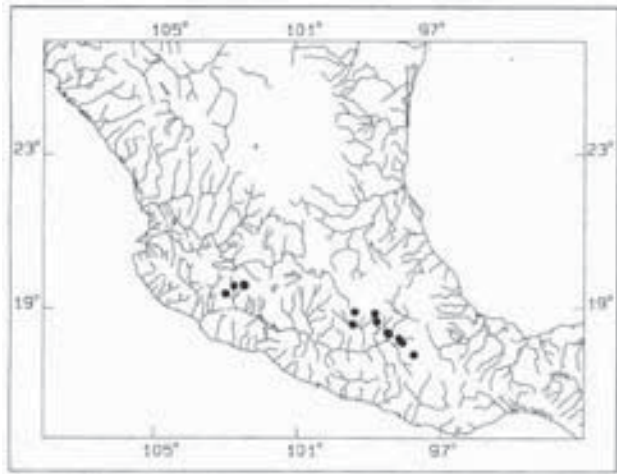
Fig. 6.106. *Hybopsis aulidion* (Chernoff y Miller). UMMZ 212499, holotipo, hembra 35.1 mm LP, presa a unos 25 km al este de Durango, Dgo., de Chernoff y Miller (1986: fig. 3); S. Fink.



Fig. 6.107. *Hybopsis boucardi* (Günther). UMMZ 178579, macho 52.5 mm LP, río Xolochtla, Oax.; L. Martonyi.



Mapa 6.76. Distribución de *Hybopsis aulidion* (Chernoff y Miller).



Mapa 6.77. Distribución de *Hybopsis boucardi* (Günther).

***Hybopsis boucardi* (Günther).<sup>19</sup> Carpita del Balsas (Fig. 6.107).**

ÁMBITO (Mapa 6.77): Vertiente del Pacífico, en afluentes elevados de la cuenca del río Balsas, Gro., Jal., Mich., Mor., Pue.

HÁBITAT: Arroyos claros a turbios, con remansos y rápidos sobre grava y arena con limo; corriente rápida a ligera, comúnmente con presencia de algas verdes.

BIOLOGÍA: El desove tiene lugar probablemente de enero a abril. Se observaron machos y hembras en brillante coloración nupcial en remansos, debajo de los rápidos del río Xolochtla, Pue., un 2 de abril, con una temperatura del agua de 24°C; altitud, 1200 m. Los machos tenían un color rojo sangre en las axilas de las aletas pares, a lo largo de la base de la anal y a lo largo de los costados y superficie ventral del pedúnculo caudal; abdomen anaranjado a bermellón, todo lo demás pla-

teado brillante; la mancha caudal era negra. Máxima LP conocida, 66 mm.

OBSERVACIONES: La especie fue considerada como amenazada por SEMARNAT (2002). *Notropis nigrotæniatus* Jordan y Evermann es probablemente la misma especie, pero *Hybopsis cumingii* Günther es diferente (R. R. Miller, inédito).

REFERENCIA ADICIONAL: Meek (1904).

***Hybopsis calientis* (Jordan y Snyder). Carpita amarilla (Fig. 6.108).**

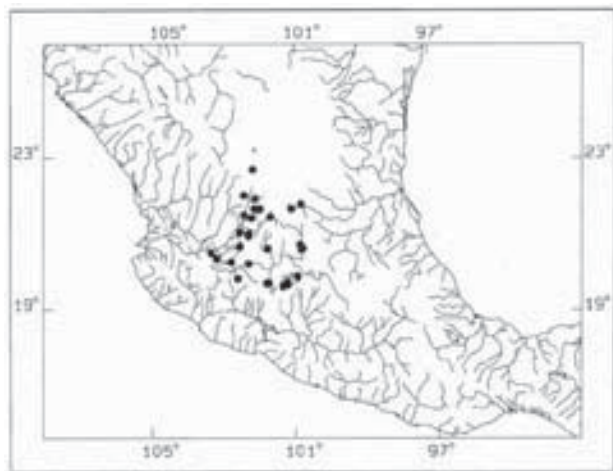
ÁMBITO (Mapa 6.78): Vertiente del Pacífico, en las cuencas de los ríos Lerma y Grande de Santiago; cuencas interiores, río Grande de Morelia; vertiente del Atlántico, cabeceras del río Santa María (cuenca del río Pánuco), Ags., Gto., Jal., Mich., S.L.P.

HÁBITAT: Aguas tranquilas de estanques, lagos y arroyos; agua clara a turbia, profundidad hasta 1.3 m (por lo común 1 m o menos); a menudo asociado con vegetación densa (e. g. jacinto de agua, algas verdes, *Potamogeton*).

19. Según una filogenia reciente, esta especie y la siguiente deberían incluirse en el género *Notropis*. Ver Schönhuth y Doadrio (2003). Ver también la nota de RRM en la reseña de *Notropis aguirrequeuenoi*.- JJSS.



Fig. 6.108. *Hybopsis calientis* (Jordan y Snyder). CAS-SU 6193, tipo 40.2 mm LP, río Verde en Aguascalientes, Ags., de Jordan y Snyder (1899: fig. 4); C. Starks, copiado por P. Wynne, retocado por S. Fink.



Mapa 6.78. Distribución de *Hybopsis calientis* (Jordan y Snyder).

**BIOLOGÍA:** Desova por lo menos desde marzo hasta principios de junio y tal vez más tiempo. Máxima LP conocida, 60 mm.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Chernoff y Miller (1986).<sup>20</sup>

***Hybopsis cumingii* (Günther). Carpita del Atoyac (Fig. 6.109).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.79): Vertiente del Pacífico, en el río Atoyac y sus tributarios (cuenca del río Verde), Oax.

**HÁBITAT:** La localidad tipo de *Notropis imelda* Cortés (sinónimo de *H. cumingii*)<sup>21</sup> es un arroyo con meandros,

20. Recientemente se describió *Notropis calabazas* Lyons y Mercado-Silva, la carpita del Calabazas, dentro del "complejo *calientis*". Según la diagnosis publicada, se distingue de *N. calientis* y otros *Notropis* por varios rasgos merísticos, entre ellos el número de branquiespinas en el segundo arco branquial (17 o más vs. 16 o menos) y de hileras de escamas en el pedúnculo caudal (15-17 vs. 12-16). Ver Lyons, J., y N. Mercado-Silva (2004). *Notropis calabazas* (Teleostei: Cyprinidae): new species from the Río Pánuco basin of central Mexico. *Copeia* 2004(4): 868-875.- JJSS.

21. Algunos autores consideran a *Notropis imelda* como una especie válida. Ver Schönhuth, S., A. de Sostoa, E. Martínez e I. Doadrio (2001). Southern Mexican minnows of the genus *Notro-*



Fig. 6.109. *Hybopsis cumingii* (Günther). UMMZ 191700, macho 56.3 mm LP, río de las Grutas, 12 km al N de Sola de Vega, Oax.; E. Theriot.



Mapa 6.79. Distribución de *Hybopsis cumingii* (Günther).

alimentado por manantiales, de agua clara a turbia, corriente variable y bancos de tierra de 2 m de alto, casi completamente sombreado por ahuehuetes (*Taxodium*); algas verdes sobre la grava y rocas; los sustratos comprenden también arena y limo; altitud, unos 1650 m; corriente moderada a rápida; profundidad hasta 1.8 m.

**BIOLOGÍA:** Esta carpita puede empezar el desove en enero o principios de febrero, como lo sugiere un juvenil de 15 mm (UMMZ 191700) colectado a fines de febrero, y continúa hasta mayo. Máxima LP conocida, 77 mm.

**OBSERVACIONES:** La especie fue descrita inicialmente como *Ceratichthys cumingii* Günther de "California", (R. R. Miller, inédito). SEMARNAT (2002) la enlistó como amenazada (como *Notropis cumingii*).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Günther (1868b) y Cortés (1968, como *Notropis imelda*).

*pis* (Actinopterygii, Cyprinidae): genetic variation, phylogenetic relationships and biogeographical implications. *Biochem. Syst. Ecol.* 29(4): 359-377.- JJSS.

***Hybopsis moralesi* (de Buen).<sup>22</sup> Carpa del Tepelmeme (Fig. 6.110).**

ÁMBITO (Mapa 6.80): Vertiente del Atlántico, cuenca del río Tepelmeme y tal vez otros altos tributarios del río Papaloapan, desde justo al este de Jicotlán hasta las cercanías de Tepelmeme, Oax.

HÁBITAT: Rápidos y remansos de arroyos de cabecera; corriente leve a moderada, sobre fondos de roca, arena y lodo; vegetación algas verdes y clara; profundidad hasta alrededor de medio metro; altitud 1290-1740 m.

BIOLOGÍA: Como lo indican juveniles (9 mm LP) colectados un 23 de febrero y la observación de post-larvas por de Buen (1956), el desove tiene lugar en febrero y marzo, con adultos en color reproductivo; las hembras crecen más que los machos. Máxima LP conocida, 76 mm.

OBSERVACIONES: SEMARNAT (2002) la consideró amenazada (como *Notropis moralesi*).



Fig. 6.110. *Hybopsis moralesi* (de Buen). UMMZ 191696, macho 53.9 mm LP, río de la Raya cerca de Tepelmeme, Oax.; E. Theriot.



Mapa 6.80. Distribución de *Hybopsis moralesi* (de Buen).

22. Según una filogenia reciente, esta especie debería incluirse en el género *Notropis*. Ver Schönhuth y Doadrio (2003). Ver también la nota de RRM en la reseña de *Notropis aguirrepequeñoi*.- JJSS.

***Macrhybopsis aestivalis* (Girard). Carpa pecosa (Fig. 6.111).**

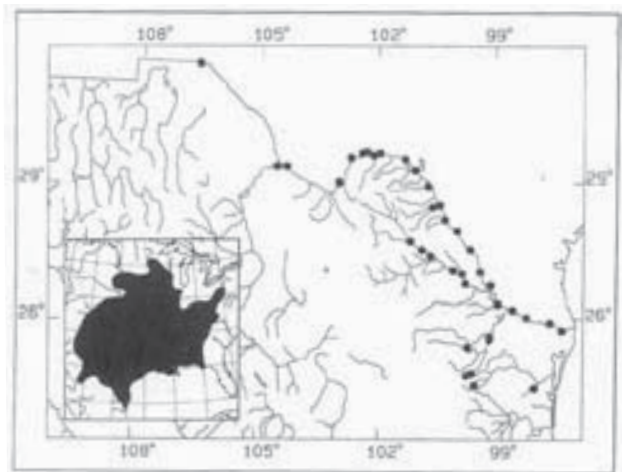
ÁMBITO (Mapa 6.81): Centro de los Estados Unidos, en afluentes del golfo de México, desde el oeste del río Apalachicola, FL, GA, hasta la cuenca del río Bravo (incluidos todos sus tributarios principales en México), hacia el sur en el este de México hasta afluentes de la laguna Madre, Tamps., al norte del río Soto la Marina (R. R. Suttkus, col. 3073).

HÁBITAT: Cauce principal de arroyos de agua clara, de gradiente bajo, típicamente sobre fondos de grava fina o arena movediza.

BIOLOGÍA: Especie sedentaria, permanece quieta en el fondo cuando no está buscando alimento; la dieta comprende insectos pequeños, crustáceos y materia vegetal (Starrett 1950). Se han observado adultos en coloración nupcial tan pronto en el año como el 23 de enero (R. L. Mayden, com. pers. 1984) y tan tarde como el 2 de abril, con juveniles de 10 a 15 mm LP capturados de mediados de febrero a mediados de marzo, lo que sugiere que el desove en México dura por lo menos desde febrero hasta abril. Máxima LP conocida, 69 mm.



Fig. 6.111. *Macrhybopsis aestivalis* (Girard). UMMZ 178711, 59.8 mm LP, río Grande en el cañón White Rock, NM; E. Theriot.



Mapa 6.81. Distribución en México y general (recuadro) de *Macrhybopsis aestivalis* (Girard).



OBSERVACIONES: En su concepto actual, esta especie es probablemente polifilética; su taxonomía está siendo analizada por Carter R. Gilbert (com. pers.). La asignación al género *Macrhybopsis* Cockerell y Allison obedece a la recomendación de Cavender y Coburn (1992). SEMARNAT (2002) la refirió como amenazada.

REFERENCIAS ADICIONALES: Woolman (1895, como *Extrarius aestivalis*), Koster (1957) y Wallace (1980a, como *Hybopsis aestivalis*).

***Meda fulgida* Girard. Carpita aguda (Fig. 6.112).**

ÁMBITO (Mapa 6.82): Restringido a la cuenca del río Gila (cuenca del río Colorado), Son., AZ, NM, generalmente por debajo de los 1500 m de altitud (Miller y Hubbs 1960).

HÁBITAT: Remansos, remolinos y parte baja de rápidos, en corrientes lentas a moderadas de arroyos pequeños a relativamente grandes, típicamente sobre arena, grava o piedras y en aguas de profundidad menor a 1.5 m.

BIOLOGÍA: El desove comienza por lo general en marzo; los juveniles aparecen en abril y mayo y maduran en su segundo verano de vida. En hembras grandes, el número de huevos varía hasta más de 300. El alimento

consiste principalmente de insectos acuáticos derivantes y terrestres (Schreiber y Minckley 1982), con depredación estacional sobre larvas de otros peces.

OBSERVACIONES: Si bien no se conocen especímenes de México, la localidad tipo en el río San Pedro estaba cerca del actual límite internacional, y es claro que en el pasado existió en Sonora hábitat adecuado (Miller y Winn 1951). *Meda fulgida* está clasificada como una especie amenazada en los Estados Unidos (Williams et al. 1989; USFWS 1996), donde su desaparición tiene relación estrecha con la introducción y expansión de *Cyprinella lutrensis* (Minckley y Deacon 1978; Douglas et al. 1994).

REFERENCIAS ADICIONALES: Barber et al. (1970) y Barber y Minckley (1983).

***Notropis aguirrepequenoi* Contreras-Balderas y Rivera-Teillery. Carpita del Pilón (Fig. 6.113).<sup>23</sup>**

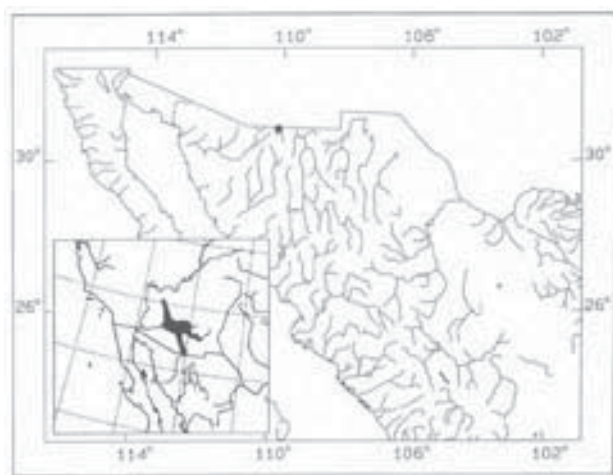
ÁMBITO (Mapa 6.83): Vertiente del Atlántico, mitad superior de la cuenca del río Soto la Marina, Tamps.

HÁBITAT: Remansos y remolinos en arroyos de agua generalmente clara, sombreados, de riberas cortadas, con corriente moderada a rápida a profundidades hasta de 1 m y anchura de 20 a 30 m, sobre sustratos de arena, grava y roca; vegetación ausente o abundante, compuesta por algas, *Eleocharis* y *Potamogeton*.

BIOLOGÍA: Se conoce poco. Se han capturado juveniles de 9, 11 y 16 mm LP a fines de diciembre, fines de abril y principios de agosto, respectivamente, lo que sugiere una temporada reproductiva larga. Máxima LP conocida, 56 mm.



Fig. 6.112. *Meda fulgida* Girard. UMMZ 141722, 58 mm LP, arroyo Aravaipa, 17-22 km al estenoreste del camino Winkelman-Feldman, condado Pinal, AZ; T. Petersen.

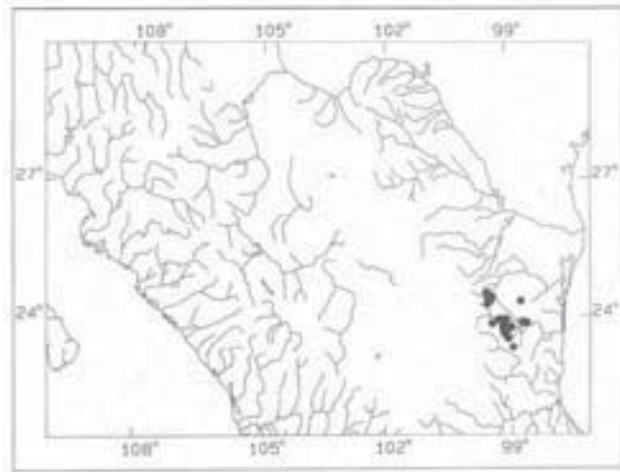


Mapa 6.82. Distribución en México y general (recuadro) de *Meda fulgida* Girard.

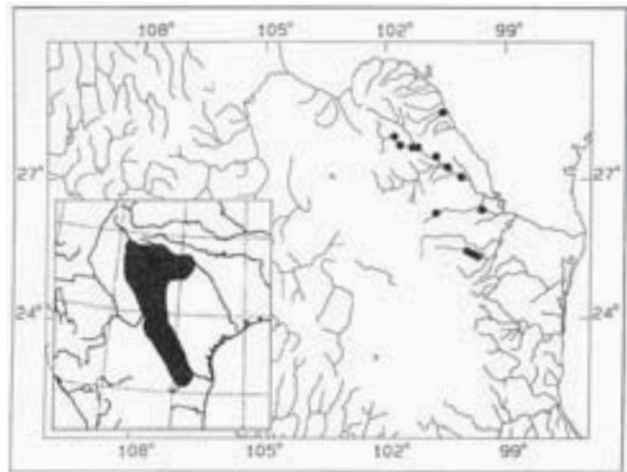


Fig. 6.113. *Notropis aguirrepequenoi* Contreras-Balderas y Rivera-Teillery. UMMZ 197492, macho 35.5 mm LP, río Pilón, 5 km al S de Mainero, Tamps.; E. Theriot.

23. Comentarios taxonómicos sobre el género *Notropis* Rafinesque: Como se anotó previamente, algunas especies sureñas de carpas mexicanas, asignadas a *Hybopsis* Agassiz por Mayden et al. (1992b), necesitan una reevaluación genérica y podrían ser asignadas a *Notropis* cuando se acumulen datos adicionales. No creo que *Notropis josealvarezii* Cortés (1986) sea una especie de este género; es más probable que pertenezca a *Algansea*, muy cercana y quizá indistinguible a nivel específico de *Algansea tin-cella* (Valenciennes). No se incluye aquí dicho taxón.- RRM.



Mapa 6.83. Distribución de *Notropis aguirrepequenoii* Contreras-Balderas y Rivera-Teillery.



Mapa 6.84. Distribución en México y general (recuadro) de *Notropis amabilis* (Girard).

**OBSERVACIONES:** Esta especie fue identificada como *Notropis braytoni* Jordan y Evermann por Meek (1904: 65; material de Garza Valdés, La Cruz, Santa Engracia y Victoria, todos en la cuenca del río Soto la Marina). De Buen (1990: 18) la llamó *Hybopsis nitida* (Girard), sinónimo de *N. braytoni*. Apareció nuevamente, a manera de *nomen nudum* (*Notropis ochoterenai* Hubbs y Gordon) en Hubbs (1937: 296) y de Buen (1997: 167). Fue enlistada como rara por SEDESOL (1994) y como sujeta a protección especial por SEMARNAT (2002).

**REFERENCIAS ADICIONALES:** De Buen (1940) y Contreras-Balderas y Rivera-Teillery (1973).

***Notropis amabilis* (Girard). *Carpita texana* (Fig. 6.114).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.84): Del río Colorado, en el centro de Texas, hacia el sur hasta la cuenca del río Bravo, incluidos los ríos Salado y San Juan, Coah., N.L., Tamps., hacia el oeste hasta el río Pecos, TX, NM, y el río Conchos, Chih.

**HABITAT:** En aguas claras de las partes altas de afluentes hasta las partes medias de arroyos mayores, sobre



Fig. 6.114. *Notropis amabilis* (Girard). UMMZ 196748, hembra 41.8 mm LP, río San Carlos, 27 km al S de Ciudad Acuña, Coah.; E. Theriot.

grava, roca, roca madre y a veces limo, en corriente moderada a ligera.

**BIOLOGÍA:** Desovan evidentemente durante un periodo prolongado desde principios de la primavera hasta el verano. Máxima LP conocida, 62 mm.

**OBSERVACIONES:** Al parecer extirpada del río Pecos, NM (Sublette et al. 1990: 6048). Considerada amenazada (SEMARNAT 2002).

**REFERENCIA ADICIONAL:** Gilbert (1980a).

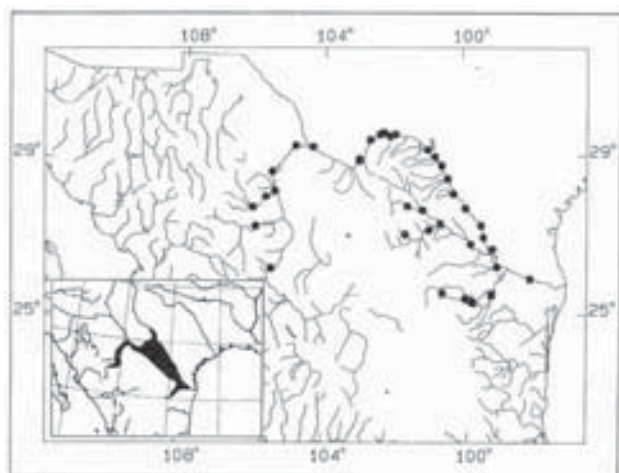
***Notropis braytoni* Jordan y Evermann. *Carpita tamaulipeca* (Fig. 6.115).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.85): Vertiente del Atlántico, en el río Bravo y sus tributarios, incluidos los ríos Conchos, Salado y San Juan, Chih., Coah., Durango, N.L., Tamps. y el bajo río Pecos, TX.

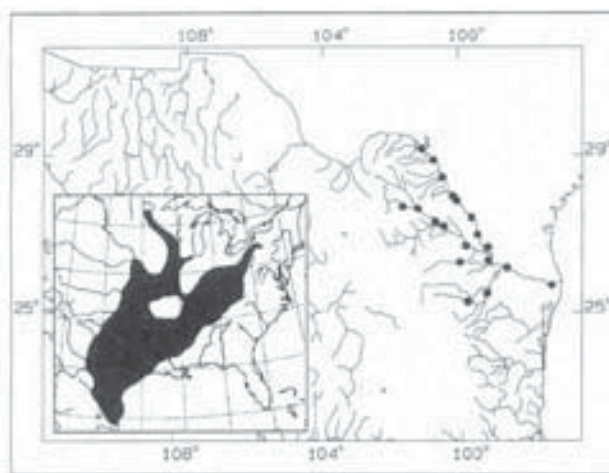
**HABITAT:** Arroyos y ríos abiertos, de aguas claras o turbias, sobre fondos normalmente de grava y roca pero a veces con limo y lodo; vegetación abundante en la cuenca de San Juan, rala en otras partes; corriente variable, de ligera a rápida.



Fig. 6.115. *Notropis braytoni* Jordan y Evermann. UMMZ 201514, macho 44 mm LP, río Bravo del Norte, unos 5 km al S del cañón San Francisco, Chih.; E. Theriot.



Mapa 6.85. Distribución en México y general (recuadro) de *Notropis braytoni* Jordan y Evermann.



Mapa 6.86. Distribución en México y general (recuadro) de *Notropis buchanani* Meek.

**BIOLOGÍA:** Tiene probablemente un período largo de desove, de diciembre a julio; Meek (1904: 66, como *Notropis robustus*) apuntó que su desove ocurría a fines de junio en la cuenca del alto río Conchos. Máxima LP conocida, 59 mm.

**OBSERVACIONES:** Considerada amenazada (SEMARNAT 2002).

**REFERENCIA ADICIONAL:** Gilbert (1980b).

***Notropis buchanani* Meek. Carpita fantasma (Fig. 6.116).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.86): Vertiente del Atlántico, en la cuenca del río Misisipi desde Minnesota y Wisconsin y (en la cuenca del río Ohio) desde Ohio hasta Virginia Occidental, y al sur y oeste a través de Oklahoma y Texas hasta la cuenca del bajo río Bravo, incluidos los ríos Salado, Álamo y San Juan, Coah., N.L., Tamps. No hay registros río arriba de la boca del río Pecos, TX.

**HÁBITAT:** Arroyos grandes y ríos de gradiente bajo, de agua clara a lodosa; vegetación variable, de abundante a rala; corriente normalmente lenta, a veces rápida.

**BIOLOGÍA:** Poco conocida. Desova probablemente en primavera en México. Máxima LP conocida, 41 mm.



Fig. 6.116. *Notropis buchanani* Meek. UMMZ 210314, macho 33.2 mm LP, río San Bernard en la carretera 60, condado Wharton-Austin, TX; S. Fink.

**REFERENCIAS ADICIONALES:** Treviño-Robinson (1992), Gilbert (1980c), Becker (1983) y Robison y Buchanan (1988).

***Notropis chihuahua* Woolman. Carpita chihuahuense (Fig. 6.117).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.87): Vertiente del Atlántico, en la cuenca del alto río Conchos, Chih.-Dgo., afluentes del río Bravo, TX-Chih., de la boca del río Conchos hasta la frontera este del Parque Nacional Big Bend.

**HÁBITAT:** Frecuenta típicamente remansos o rápidos (media agua buen el fondo) de arroyos de agua clara, frescos, a menudo asociados con manantiales cercanos; corriente ligera a moderada; sustrato de grava o arena; vegetación, por lo general algas verdes; profundidades de 0.5 a 1.5 m.

**BIOLOGÍA:** Vive por lo menos durante dos años. Desova de marzo a agosto. Se alimenta de pequeños insectos acuáticos. Máxima LP conocida, 64 mm.

**OBSERVACIONES:** Amenazada, según SEMARNAT (2002).

**REFERENCIA ADICIONAL:** Burr y Mayden (1981).

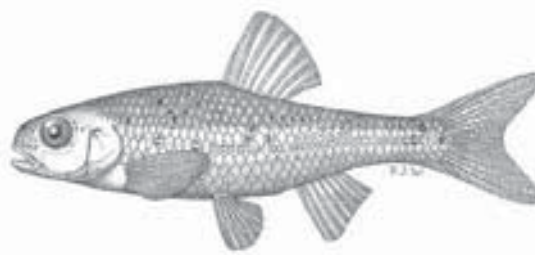
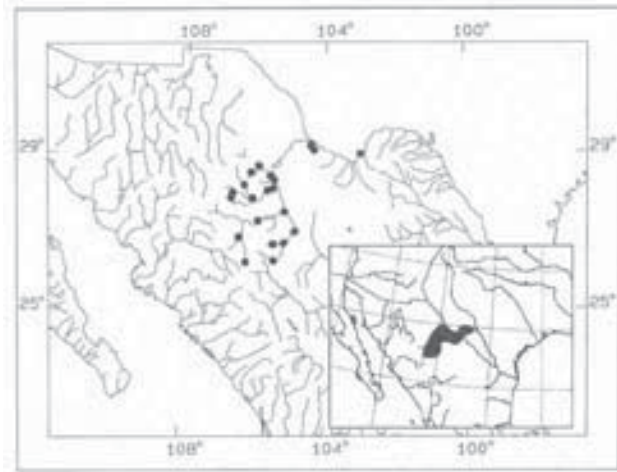
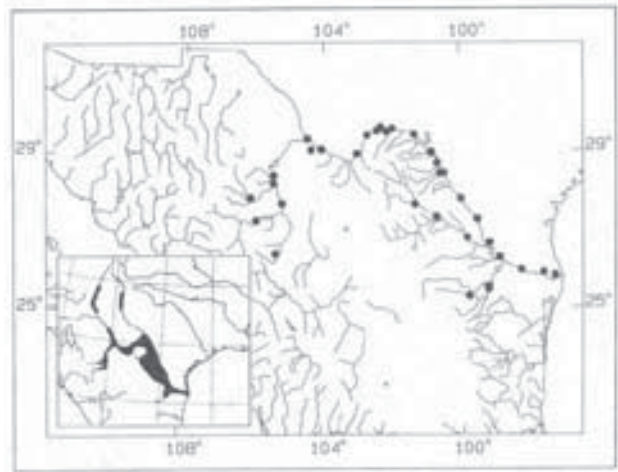


Fig. 6.117. *Notropis chihuahua* Woolman. USNM 44151, tipo, 64 mm LP, río Conchos en Chihuahua, Chih., de Woolman (1895: lám. 2); A. Baldwin, copiado por P. Wynne.



Mapa 6.87. Distribución en México y general (recuadro) de *Notropis chihuahua* Woolman.



Mapa 6.88. Distribución en México y general (recuadro) de *Notropis jemezianus* (Cope).

***Notropis jemezianus* (Cope). Carpita del Bravo (Fig. 6.118).**

ÁMBITO (Mapa 6.88): Cuenca del río Bravo, incluidos los ríos Conchos, Salado y San Juan, Chih., Coah., N.L., Tamps. y los ríos Grande y Pecos, TX, NM.

HÁBITAT: Ríos y arroyos grandes, abiertos, de corriente variable, sobre fondos de piedras, grava, arena y algo de lodo o limo, en profundidades de hasta 2 m, pero normalmente más someras; vegetación usualmente rala.

BIOLOGÍA: La época de desove es claramente larga (diciembre a octubre), como se infiere por las colectas de juveniles realizadas durante la mayor parte de esos meses (Williams et al. 1989). Máxima LP conocida, 72 mm.

OBSERVACIONES: Desde 1949 esta especie no se ha capturado en el cauce principal del río Grande, NM (Platania 1991). Fue considerada amenazada por Maiden et al. (1992b) y SEMARNAT (2002), y como rara por SEDESOL (1994).

REFERENCIAS ADICIONALES: Koster (1957) y Gilbert (1980d).



Fig. 6.118. *Notropis jemezianus* (Cope). UMMZ 203178, 53 mm LP, río Pecos 10 km aguas debajo de Santa Rosa, NM; E. Theriot.

***Notropis nazas* (Meek). Carpita del Nazas (Fig. 6.119).**

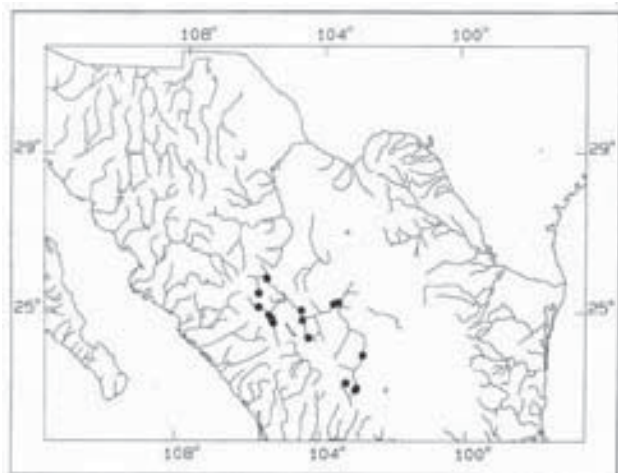
ÁMBITO (Mapa 6.89): Cuencas interiores, endorreicas, de los ríos Nazas-Aguanaval, Zac.-Dgo.

HÁBITAT: Prefiere corrientes en arroyos de agua clara, y ríos grandes (75-100 m de ancho), sobre sustrato de roca, grava y arena (ocasionalmente lodo); vegetación rala (usualmente algas); profundidad por lo general menor de 1 m (rara vez 2 m); altitud, 1150-1950 m.

BIOLOGÍA: Como lo sugiere la captura de juveniles de 13 a 22 mm LP entre febrero y junio, el periodo de desove debe extenderse de fines del invierno a la primavera. Meek (1904) observó desove a fines de mayo en las cabeceras del río Nazas. Máxima LP conocida, 64 mm.



Fig. 6.119. *Notropis nazas* (Meek). UMMZ 196711, macho (arriba), 45.8 mm LP, y hembra, 48.6 mm LP, río Aguanaval 34 km al noreste de Nieves, Zac.; E. Theriot.



Mapa 6.89. Distribución de *Notropis nazas* (Meek).

***Notropis orca* Woolman. Carpita de El Paso  
(Fig. 6.120).**

ÁMBITO (Mapa 6.90): Vertiente del Atlántico, cauce principal del río Bravo desde el centro del NM hasta la boca, y algunos otros tributarios en Estados Unidos; dos registros mexicanos, de Chihuahua y Tamaulipas.

HÁBITAT: Cauce principal del río Bravo, a menudo debajo de obstrucciones, sobre piedras, grava, arena y

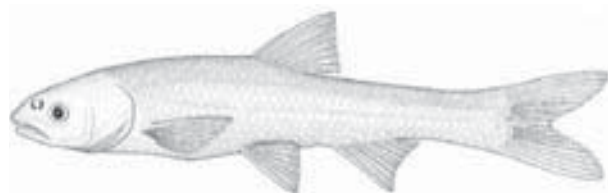
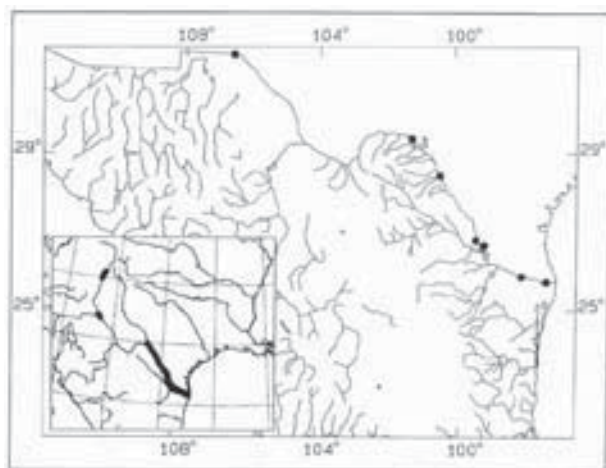


Fig. 6.120. *Notropis orca* Woolman. UMMZ 207688, 164.7 mm LP, río Grande en El Paso, TX; S. Fink.



Mapa 6.90. Distribución en México y general (recuadro) de *Notropis orca* Woolman.

lodo, en corrientes moderadas a rápidas, a profundidades hasta de 1.3-1.5 m; también cerca de la desembocadura de afluentes (río Pecos, arroyo Chacón), donde los juveniles buscan las aguas tranquilas de estanques de fondo lodoso.

BIOLOGÍA: Posiblemente desovaba sobre rápidos de grava entre primavera y principios del verano (una post larva, 21 mm LP, fue capturada un 27 de agosto). Bestgen y Platania (1990) hicieron observaciones sobre su historia de vida. Máxima LP conocida, 74 mm.

OBSERVACIONES: Si bien en alguna época esta especie existió en casi todo el río Bravo, sólo se capturó del lado mexicano dos veces, una en Ciudad Juárez, Chih., en agosto de 1891, y la otra 4 km aguas abajo de Ciudad Díaz Ordaz, Tamps., el 28 de julio de 1975 (Chernoff et al. 1982, último registro conocido). Fue infructuoso todo esfuerzo por localizarla en 1977 (Hubbs et al. 1977) y posteriormente (hasta 1992). SEDESOL (1994) enlistó la especie como en peligro; aparentemente ya está extinta (Bestgen y Propst 1996, SEMARNAT 2002).

REFERENCIA ADICIONAL: Gilbert (1980e, en parte, como *Notropis simus*).

***Notropis saladonis* Hubbs y Hubbs. Carpita del Salado  
(Fig. 6.121).**

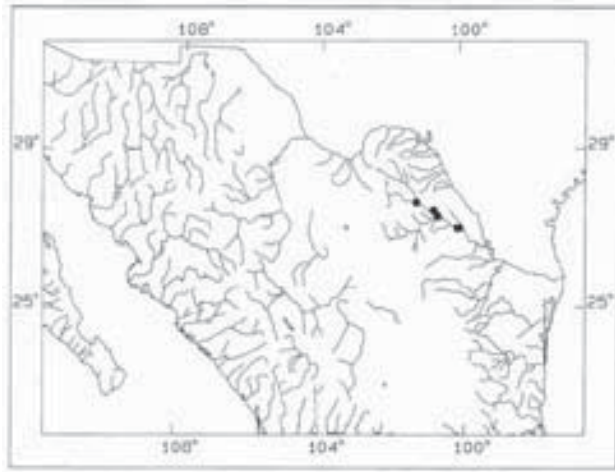
ÁMBITO (Mapa 6.91): Vertiente del Atlántico, cuenca del río Salado (tributario del río Bravo), N.L.-Coah.

HÁBITAT: En corrientes lentas del cauce principal; agua turbia a clara, sobre roca madre cubierta por lodo y limo-arenosos, con poca vegetación. Aparentemente evita las cabeceras de agua clara, proveniente de manantial.

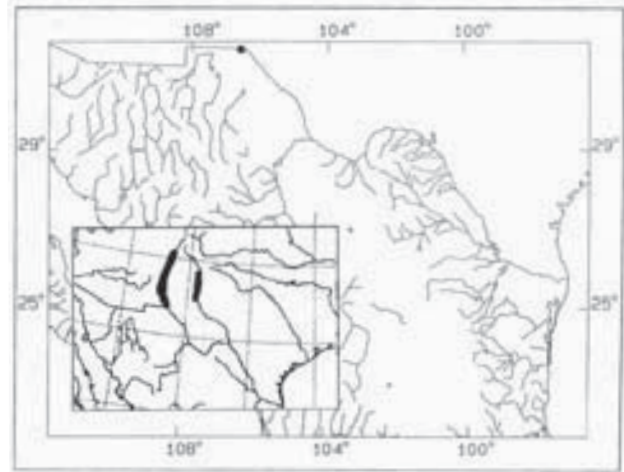
BIOLOGÍA: Especie pequeña, delicada. Se ha inferido que esta carpita se reproduce de la primavera al verano, a tallas pequeñas; los machos nupciales son de 19-34 mm LP y las hembras maduras de 21-38 mm. Se da por hecho que no presenta colores brillantes durante la reproducción. Máxima LP conocida, 38 mm.



Fig. 6.121. *Notropis saladonis* Hubbs y Hubbs. UMMZ 173132, holotipo, macho, 32 mm LP, río Salado 1.6 km al oeste de Manuel Martínez Parea, N.L., de Hubbs y Hubbs (1958: fig. 1); P. Pelletier.



Mapa 6.91. Distribución de *Notropis saladonis* Hubbs y Hubbs.



Mapa 6.92. Distribución en México y general (recuadro) de *Notropis simus* (Cope).

OBSERVACIONES: Williams et al. (1989) la consideraron amenazada; SEMARNAT (2002), en peligro. Según S. Contreras-Balderas (com. pers. 1997), está probablemente extinta; la última colecta en abundancia se realizó en 1974; posteriormente, no ha sido observada (1988 y 1995) en las áreas donde antes existía.

REFERENCIA ADICIONAL: Hubbs y Hubbs (1958).

***Notropis simus* Cope. *Carpita chata* (Fig. 6.122).**

ÁMBITO (Mapa 6.92): Vertiente del Atlántico, cuenca del río Grande desde Nuevo México hasta Ciudad Juárez, Chih., y en el río Pecos, NM.

HÁBITAT: Cauces principales de los ríos Grande y Pecos, a menudo río abajo de obstrucciones, sobre fondos de arena movediza, grava y limo, en corrientes moderadas a fuerte, a profundidad de por lo menos 1 m.

BIOLOGÍA: El desove puede ocurrir sobre rápidos de grava desde la primavera hasta fines del verano (han capturado juveniles de 16 mm un 20 de septiembre). Bestgen y Platania (1990) hicieron observaciones sobre su historia de vida. Máxima LP conocida, 79 mm.

OBSERVACIONES: En México se conoce solamente del río Bravo en Ciudad Juárez, Chih., por una captura de agosto de 1891. Se cree que la especie ha sido extirpada en todo el alto río Grande, donde el último es-

pécimen conocido fue capturado en 1964 (Bestgen y Platania 1990: 89). SEDESOL (1994) la enlistó como en peligro; SEMARNAT (2002), como extinta. Hay una subespecie distintiva, *Notropis simus pecosensis* Gilbert y Chernoff, que sobrevive en el río Pecos, pero se ha clasificado como en peligro (USFWS 1996).

REFERENCIAS ADICIONALES: Chernoff et al. (1982) y Gilbert (1980e).

***Notropis stramineus* (Cope). *Carpita arenera* (Fig. 6.123).**

ÁMBITO (Mapa 6.93): Desde Canadá (bajo río Red of the North), parte baja de los Grandes Lagos y alto Valle del Misisipi (incluida la cuenca del río Misuri), al este hasta las cuencas del alto río Ohio y Tenesí, al sur y oeste hasta las cuencas del golfo en Texas, al oeste hasta la cuenca del río Bravo, incluidos los ríos Salado y San Juan, Coah.-N.L. y los cauces principales de los ríos Pecos y Bravo, TX, aguas abajo del Parque Nacional Big Bend.

HÁBITAT: Aguas someras en arroyos altamente variables, con fondo de arena, desde pequeños afluentes de manantial hasta ríos de tamaño considerable, pero rara vez en tierras altas. Prefiere remansos en arroyos de tamaño mediano, con flujo permanente, agua moderadamente clara, gradiente bajo o moderado y sustrato arenoso (Pflieger 1997).

BIOLOGÍA: En Kansas, el desove tiene lugar desde mayo hasta agosto (Summerfelt y Minckley 1979). Sin embargo, en el río San Juan del norte de México el desove empieza probablemente desde marzo y termina antes del otoño. El tiempo de vida no rebasa los tres veranos (Tanyolaç 1973). Máxima LP conocida, 64 mm.

OBSERVACIONES: Tanyolaç (1973) analizó la variación geográfica y recomendó reconocer dos subespecies,

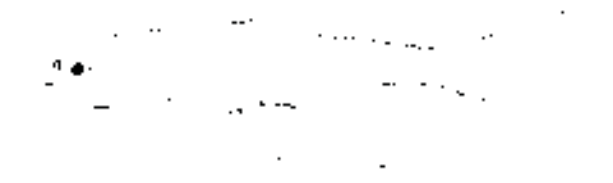


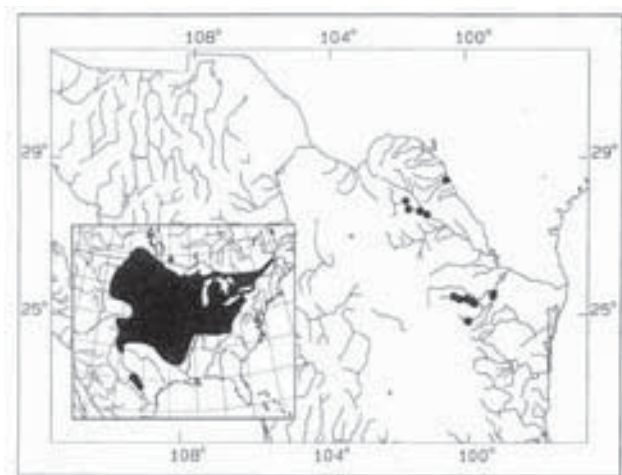
Fig. 6.122. *Notropis simus* (Cope). TU 35683, macho, 64.9 mm LP, río Grande al norte de Peña Blanca, NM; S. Fink.



Fig. 6.123. *Notropis stramineus* (Cope). UMMZ 210715, macho(?), 48.3 mm LP, río Pilón cerca de Montemorelos, N.L.; P. Pelletier.



Fig. 6.124. *Notropis tropicus* Hubbs y Miller. UMMZ 169948, macho, 29.5 mm LP, río Axtla cerca de Xilitla, S.L.P.; M. Lackey.



Mapa 6.93. Distribución en México y general (recuadro) de *Notropis stramineus* (Cope).

*Notropis s. stramineus*, aplicable a las poblaciones mexicanas, y el de *N. s. missouriensis* (Cope). Ver comentarios de Robins et al. (1991: 77) en favor de retener el nombre *N. stramineus* en vez de usar *N. ludibundus* (Girard), como lo sugerían Mayden y Gilbert (1989).

REFERENCIA ADICIONAL: Gilbert (1980f).

***Notropis tropicus* Hubbs y Miller. Carpita tropical (Fig. 6.124).**

ÁMBITO (Mapa 6.94): Vertiente del Atlántico, cuenca del río Pánuco, Tamps., S.L.P., Ver.

HÁBITAT: Esta carpita ocupa diversos hábitat, desde ríos amplios, abiertos y a menudo lodosos (e. g. río Guayalejo, Tamps.) hasta arroyos sombreados, de agua clara y con vegetación (río Axtla, San Luis Potosí), en corrientes ligeras a moderadas. En la cuenca del río Tamesí penetra también en aguas estancadas, someras, río arriba.

BIOLOGÍA: Alguna evidencia de que se presentan machos tuberculados y hembras maduras sugiere que esta pequeña especie desova desde diciembre hasta abril y mayo. Máxima LP conocida, 41 mm.



Mapa 6.94. Distribución de *Notropis tropicus* Hubbs y Miller.

REFERENCIAS ADICIONALES: Darnell (1982, como *Notropis* sp.) y Hubbs y Miller (1975).

***Pimephales promelas* Rafinesque. Carpita cabezona (Fig. 6.125).**

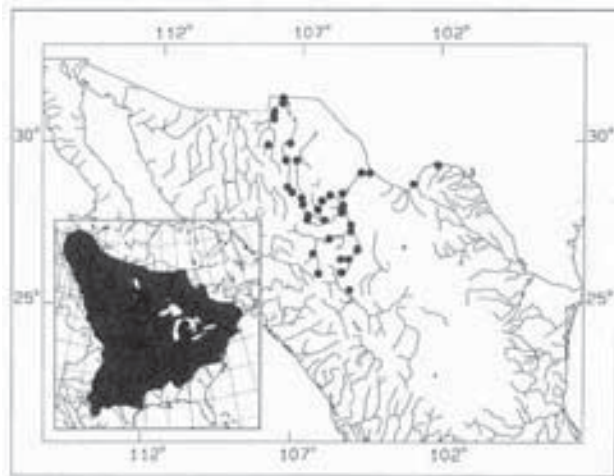
ÁMBITO (Mapa 6.95): Vertiente del Atlántico. Distribuida ampliamente en el este de Norteamérica, desde las cuencas del Gran Lago de los Esclavos y la bahía de Hudson, al este en Canadá hasta Nueva Brunsviga y al oeste hasta Alberta; de ahí al sur a través del Valle del Misisipi, las Grandes Planicies y los arroyos de la vertiente del golfo en Alabama, y al oeste hasta la cuenca del río Grande (aguas arriba de la boca del río Pecos); en México, desde el río Conchos y las cuencas endorreicas de los ríos Casas Grandes, del Carmen, Santa María y la laguna Bustillos, en Chihuahua y norte de Durango.

HÁBITAT: Muy diverso, desde manantiales, estanques y pequeños lagos hasta arroyos, de agua clara a lodosa, normalmente en corriente ligera a moderada, aunque también en remansos estancados; por lo común, asociado con algas verdes.

BIOLOGÍA: Las carpitas cabezonas desovan de abril a agosto en Kansas (Cross 1967) y por lo menos desde



Fig. 6.125. *Pimephales promelas* Rafinesque. UMMZ 196732, macho nupcial (arriba), 52 mm LP, y hembra no nupcial, 55 mm LP, río San Pedro en Meoqui, Chih.; L. Martonyi.



Mapa 6.95. Distribución en México y general (recuadro) de *Pimephales promelas* Rafinesque.

marzo hasta julio en México, cuando la temperatura del agua alcanza los 18°C. Los juveniles que eclosionan a principios de la primavera pueden madurar y desovar ese mismo otoño. El comportamiento reproductivo de esta especie de *Pimephales* es uno de los más complejos conocidos para cualquier carpa norteamericana. “Los huevos se colocan y fecundan en un racimo de una sola carpa en la parte inferior de un objeto sumergido, a menudo una piedra” (Page y Ceas 1989). Sublette et al. (1990: 165) ofreció detalles sobre los requerimientos y comportamiento de desove. Es sobre todo herbívora, con las algas verdes como alimento principal (digeridas en su largo intestino), aunque también ingiere plancton animal e insectos acuáticos (sobre todo larvas). Su tiempo máximo de vida parece ser de tres veranos (Pflieger 1997). Esta carpita tolera niveles elevados de turbidez y temperatura y baja concentración de oxígeno disuelto. Máxima LP conocida, unos 75 mm.

OBSERVACIONES: Un pez de carnada, muy resistente y popular, establecido ampliamente en las cuencas de los ríos Colorado y Yaqui, así como partes del río Nazas. Recientemente se le ha implicado en los dramáticos declives poblacionales de la especie en peligro *Gila purpurea* en Arizona (Coleman y Minckley 2000).

REFERENCIA ADICIONAL: Lee y Shute (1980).

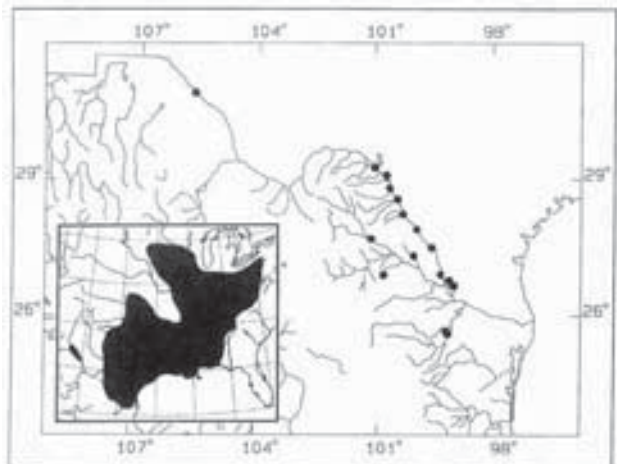
***Pimephales vigilax* (Baird y Girard). Carpita cabeza de toro (Fig. 6.126).**

ÁMBITO (Mapa 6.96): Vertiente del Atlántico. Ampliamente distribuida en la cuenca del río Misisipi desde Minnesota y Dakota del Sur, al sur hasta Misisipi y Luisiana, y al este hasta la cuenca del río Alabama; de ahí al oeste a través de la vertiente del golfo hasta el bajo río Bravo, en la parte baja de los ríos Salado y San Juan, Coah., N.L., Tamps. (incluido el bajo río Pecos, TX). Introducida al río Juchipila, Zacatecas (J. Lyons, com. pers. a SMN, 2002).

HÁBITAT: Remansos lentos y aguas estancadas en arroyos medianos a grandes, de gradiente bajo a moderado, con flujo continuo. Bastante tolerante de la turbidez y el azolve.



Fig. 6.126. *Pimephales vigilax* (Baird y Girard). UMMZ 142031, macho, 52.6 mm LP, río Little Brazos, TX; P. Pelletier.



Mapa 6.96. Distribución en México y general (recuadro) de *Pimephales vigilax* (Baird y Girard).



**BIOLOGÍA:** En Misuri desova desde fines de la primavera hasta principios del verano en una cavidad excavada por el macho sobre el fondo y debajo de un objeto adecuado (e.g. una piedra o una rama de árbol). No hay información sobre la reproducción de las poblaciones que viven en México. Se alimenta sobre todo de insectos en o cerca del fondo, complementado con materia vegetal. Máxima LP conocida, unos 75 mm.

**OBSERVACIONES:** Aunque se captura comúnmente en el bajo río Salado (Guerra 1952), esta especie es rara en el río San Juan, donde la conozco sólo a partir de dos colectas.

***Plagopterus argentissimus* Cope. Carpita afilada (Fig. 6.127).**

**ÁMBITO (Mapa 6.97):** Ríos Colorado, Virgin y Gila, aguas abajo del Gran Cañón, AZ, y probablemente Sonora y Baja California.

**HÁBITAT:** Cauce principal de arroyos estacionalmente rápidos, altamente turbios y cálidos, sobre fondos de arena, a menudo continuamente movediza.

**BIOLOGÍA:** Se reproduce en el verano; los juveniles crecen rápidamente hasta alcanzar la madurez en su segundo verano de vida. El alimento consiste princi-

palmente en invertebrados a la deriva, tanto acuáticos como terrestres. Esta especie parece llevar a cabo migraciones relativamente largas dentro de su hábitat actualmente limitado.

**OBSERVACIONES:** *Plagopterus argentissimus* se considera en peligro en los Estados Unidos (Williams et al. 1989; USFWS 1996) y se han realizado intensos esfuerzos para prevenir su extinción (Deacon 1988). Aunque se conoce relativamente de pocos sitios, se distribuía anteriormente desde el bajo río Salt, Arizona central, al norte hasta el río Virgin, NV, AZ, UT, donde se encuentra bajo presión extrema por la invasión de la especie exótica *Cyprinella lutrensis*. No se conocen con certeza especímenes de México, pues el registro de Meek (1904: 83) se basó posiblemente en la proximidad inmediata de especímenes del río Colorado en Yuma, AZ, y la casi cierta presencia histórica de hábitat adecuado en el delta en México. Yo sigo el mismo razonamiento.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Miller y Hubbs (1960).

***Ptychocheilus lucius* Girard. Carpa gigante del Colorado (Fig. 6.128).**

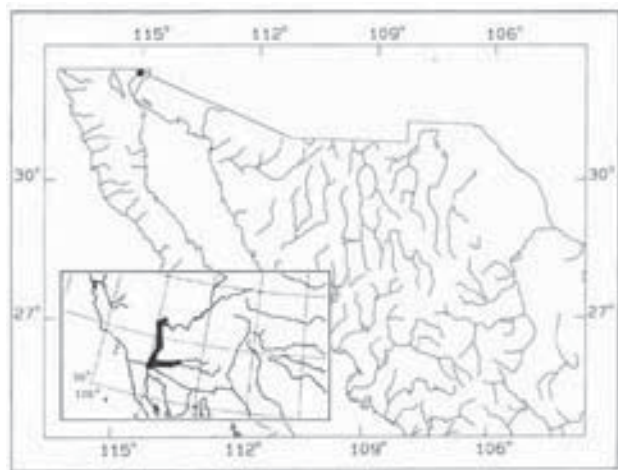
**ÁMBITO (Mapa 6.98):** A lo largo de la cuenca del río Colorado, desde Wyoming hasta Colorado en el delta en Baja California y Sonora; en la fauna mexicana, sólo



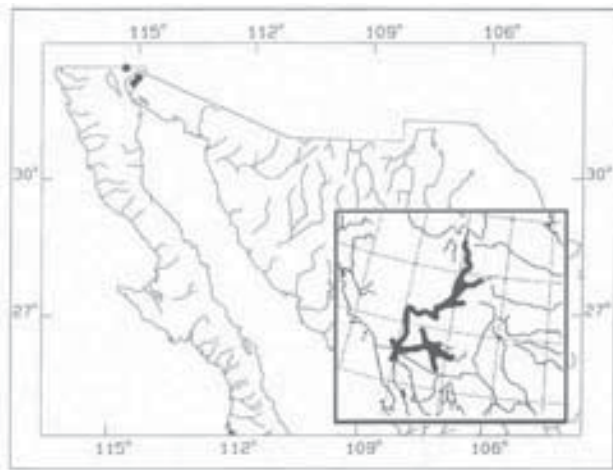
Fig. 6.127. *Plagopterus argentissimus* Cope. UMMZ 141669, 57 mm LP, río Virgin en la desviación Littlefield, justo al E de la carretera U.S. 91, condado Coconino, AZ; T. Pelletier.



Fig. 6.128. *Ptychocheilus lucius* Girard. Río Green, WY, 350 mm LP, de Moyle (2002: fig. 55); A. Marciochi.



Mapa 6.97. Distribución en México y general (recuadro) de *Plagopterus argentissimus* Cope.



Mapa 6.98. Distribución en México y general (recuadro) de *Ptychocheilus lucius* Girard.

en el delta del río Colorado (Follett 1961), de donde ha sido extirpado.

**HÁBITAT:** Cauce del río Colorado y sus afluentes principales; a menudo a lo largo de la orilla, en remolinos o aguas estancadas, a profundidad típicamente mayor a 0.5 m; corriente moderada a fuerte; fondo, principalmente arena, limo y roca. Los juveniles viven en estanques tranquilos y someros y remolinos a lo largo del cauce.

**BIOLOGÍA:** Desovan en julio y agosto en Utah, realizando grandes migraciones. En el bajo río Colorado, a menor altitud, donde el agua aumenta su temperatura más pronto, se reproduce desde mediados de abril o antes, hasta junio (Minckley 1991b). Los adultos son carnívoros, alimentándose de otros peces, mamíferos pequeños y aves. Se infiere que la carpa gigante vive hasta 30 años o más, y las hembras son mayores que los machos. Se pueden encontrar más detalles sobre su biología en Sublette et al. (1980: 172) y Tyus (1991). La conducta hogareña y las migraciones fueron descritas por Tyus (1985).

**OBSERVACIONES:** Éste es el ciprínido más grande del Nuevo Mundo. Antes alcanzado una longitud máxima de casi 2 m y un peso de unos 32 kg (Miller 1961a). Hoy está extirpado en México (SEDESOL 1994 lo enlistó como en peligro, pero SEMARNAT 2002 ya como extinto) y en peligro en los Estados Unidos (USFWS 1986). Se conoce en el registro fósil del Mioceno G. R. (Smith 1981). Tyus (1991) ofreció una excelente resumen de la biología de esta notable especie y proveyó la base para buena parte de la información arriba anotada.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Holden (1980).

***Rhinichthys cataractae* (Valenciennes).  
Carpita rinconera (Fig. 6.129).**

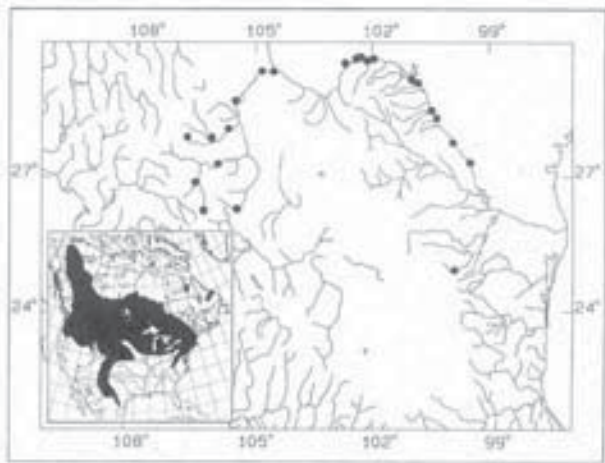
**ÁMBITO** (Mapa 6.99): Distribuido ampliamente a lo largo del norte y centro de Norteamérica, en todas las vertientes y también en cuencas interiores, desde la cuenca del Atlántico Norte y la bahía de Hudson en el norte y centro de Canadá, hacia el sur en el este hasta los Apalaches meridionales, y al noroeste hasta el Pacífico Noroeste y el noroeste de Canadá, de ahí hacia el sur a lo largo de Utah, Colorado y Nuevo México hasta la cuenca del río Bravo, incluidos el río Conchos y el alto río San Juan, Chih., Coah., N.L.

**HÁBITAT:** Prefiere arroyos de aguas claras y buena corriente, con rápidos de fondo de grava que apoyen el crecimiento de algas verdes; es también común en el agua turbia alrededor de los cantos rodados, así como a lo largo de las orillas de los lagos, si están sujetas a la acción de las olas.

**BIOLOGÍA:** Habitante del fondo, se alimenta de organismos bénticos, tales como larvas de insectos. El desove tiene lugar desde mayo hasta agosto en las partes



Fig. 6.129. *Rhinichthys cataractae* (Valenciennes). UMMZ 208193, macho, 50 mm LP, río de Agujas (cuenca del río Conchos), tributario del río Ballezas en Ballezas, Chih.; E. Theriot.



Mapa 6.99. Distribución en México y general (recuadro) de *Rhinichthys cataractae* (Valenciennes).

septentrionales de su ámbito, y probablemente de enero a principios de junio en México (Meek 1904; Clark Hubbs, com. pers. 1992). Un juvenil de 13 mm fue capturado un 6 de abril en el río Bravo (estación 28, Hubbs et al. 1977), donde también se pescaron juveniles del año en enero. Sublette et al. (1990: 178) ofrecen más detalles sobre su biología en Nuevo México, incluida la dieta. Fuiman y Loos (1977) ilustraron las etapas tempranas de su historia de vida (desde el huevo hasta los 23.9 mm LT). Máxima LP conocida, 90 mm.

**REFERENCIA ADICIONAL:** Gilbert y Shute (1980).

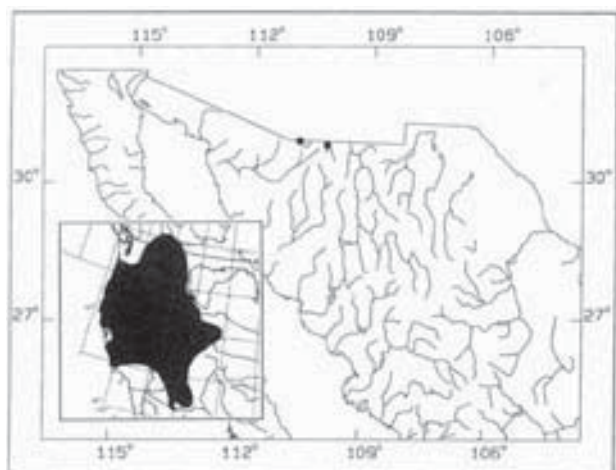
***Rhinichthys osculus* (Girard). Carpita pinta (Fig. 6.130).**

**ÁMBITO** (Mapa 6.100): Vertiente del Pacífico y cuencas interiores; de amplia distribución en el oeste de Norteamérica, desde el sur de la Columbia Británica hasta el sur de Arizona. Conocido en México sólo del río Santa Cruz, Son., afluente del río Gila (cuenca del río Colorado).

**HÁBITAT:** Casi ubicuo, en una amplia variedad de hábitat, tales como manantiales frescos o cálidos, orillas de lagos, arroyos permanentes o temporales y ríos, en



Fig. 6.130. *Rhinichthys osculus* (Girard). Adulto, LP(?), de Miller (1952: fig. 29). W. Brudon.



Mapa 6.100. Distribución en México y general (recuadro) de *Rhinichthys osculus* (Girard).

aguas tranquilas o corrientes fuertes. Prefiere remansos pequeños y rápidos en arroyos, avanzando casi hasta las cabeceras, hábito que le permite una transferencia ágil entre cuencas por medio de la captura de arroyos.

**BIOLOGÍA:** Esta carpita desova en primavera y a veces más tarde, después de las lluvias del verano. Es omnívora, se alimenta de algas, pequeños invertebrados y detritus; forrajea desde el fondo hasta media agua. Sublette et al. (1990: 181) dieron una reseña detallada de su biología en Nuevo México. Máxima LP conocida, unos 80 mm.

**OBSERVACIONES:** La población en la parte mexicana del río Santa Cruz se cree desaparecida. De ser así, esta carpita ha quedado extirpada de México. SEMARNAT (2002) la consideró en peligro. Aunque no se conocen especímenes, probablemente también existía en el pasado reciente en la parte más alta del río San Pedro, Son.

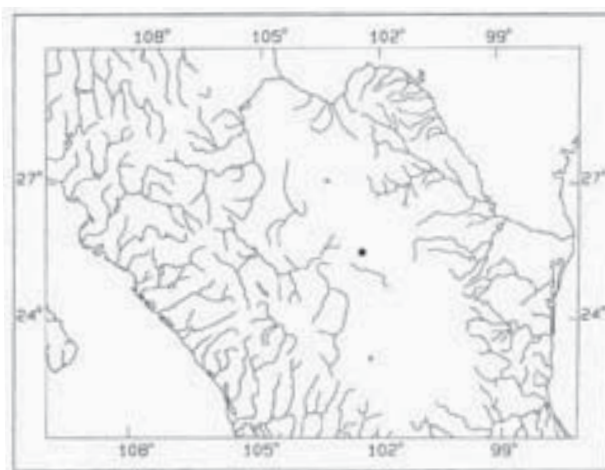
**REFERENCIAS ADICIONALES:** Minckley (1973) y Wallace (1980b).

***Stypodon signifer* Garman. Carpa de Parras (Fig. 6.131).**

**ÁMBITO (Mapa 6.101):** Cuencas interiores, restringido al valle de Parras, Coah., antes afluente de los lagos



Fig. 6.131. *Stypodon signifer* Garman. MCZ 24896, sintipo, 40 mm LP, Parras, Coah.; P. Pelletier, copiado por S. Fink.



Mapa 6.101. Distribución de *Stypodon signifer* Garman.

de cuenca cerrada del Bolsón de Mapimí, que también constituye el final del río Nazas. Extinto.

**HABITAT:** Manantiales en el fondo del valle.

**BIOLOGÍA:** El alimento consistía en pequeños caracoles (probablemente extintos), molidos por los grandes dientes faríngeos molariformes. Máxima LP conocida, 40 mm.

**OBSERVACIONES:** Un género monotípico poco conocido (solamente se colectaron seis especímenes en 1880 y 1903), que desapareció antes de que su biología pudiera ser estudiada. Los dientes faríngeos molariformes (casi esféricos en la corona), en número de sólo 3-3 en la hilera principal así como los abundantes restos de caracoles en el corto intestino, apoyan fuertemente el punto de vista de que su alimento principal eran los moluscos. Tal vez cuando su hábitat fue modificado a tal grado que los caracoles fueron exterminados, el pez se extinguió también. En 1953, fallaron los esfuerzos de Carl L. y Laura Hubbs para localizar la especie, lo mismo que los de W. L. Minckley en 1972 y S. Contreras-Balderas en 1984 (Contreras-Balderas y Maeda-Martínez 1985), de tal manera que hoy se le considera extinto (Miller et al. 1990). SEMARNAT (2002) la enlistó, demasiado tarde, como “en peligro”.

***Tiaroga cobitis* Girard. Carpita locha (Fig. 6.132).**

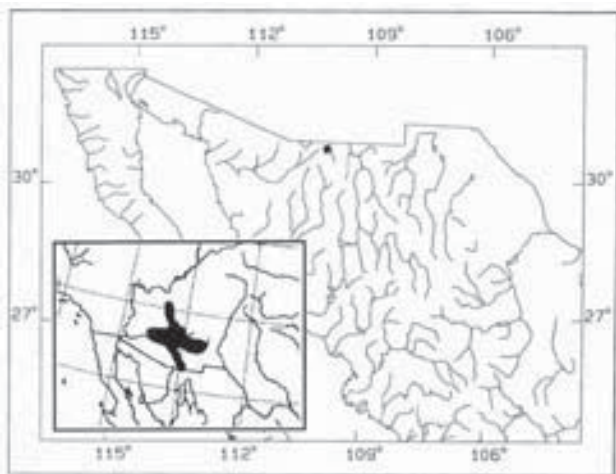
ÁMBITO (Mapa 6.102): Vertiente del Pacífico, en la cuenca del alto río Gila, NM, AZ, incluidas las cabecezas del río San Pedro, norte de Sonora (Miller y Winn 1951).

HÁBITAT: Sobre y cerca del fondo de ríos y arroyos grandes o pequeños, en rápidos relativamente someros y turbulentos, con fondo de grava o piedras, típicamente con gran cantidad de algas verdes. Profundidad menor a 25 cm. Rinne (1989) ofreció una reseña detallada de su hábitat físico.

BIOLOGÍA: Se alimenta principalmente de ciertos tipos de efímeras y dípteros bénticos que habitan en los rápidos (Schreiber y Minckley 1982). El desove tiene lugar en el segundo verano de vida de los rápidos, de fines del invierno a principios de junio y a veces de nuevo en el otoño. Los huevos son adhesivos, ubicados en racimos en el techo de una depresión natural o excavada debajo de una roca y son defendidos por el macho (Vives y Minckley 1991). La longevidad es normalmente menor de tres años. Véase Sublette et al. (1990: 187)



Fig. 6.132. *Tiaroga cobitis* Girard. Macho adulto, LP(?), de Minckley (1973: fig. 64), río Gila, AZ: A. Schoenherr, copiado por P. Pelletier.



Mapa 6.102. Distribución en México y general (recuadro) de *Tiaroga cobitis* Girard.

para más detalles sobre la historia de vida. Máxima LP conocida, 68 mm.

OBSERVACIONES: El género *Tiaroga* Girard fue sinonimizado con *Rhinichthys* Agassiz por Woodman (1987, 1992) y así lo tratan Coburn y Cavender (1992).<sup>24</sup> Esta especie no existe más en México (aunque aparece como "en peligro" en la lista de SEMARNAT 2002, como *Rhinichthys cobitis*) y se considera amenazada en los Estados Unidos (USFWS 1996).

REFERENCIAS ADICIONALES: Minckley (1973, 1980b).

***Yuriria alta* (Jordan). Carpa blanca (Fig. 6.133).**

ÁMBITO (Mapa 6.103): Vertiente del Pacífico, cuenca del río Lerma, sin contar el lago de Chapala pero incluidos el alto río Ameca y el río Grande de Santiago, así como sus tributarios septentrionales por debajo de El Salto de Juanacatlán, Ags., Gto., Jal., Méx., Mich., Zac.

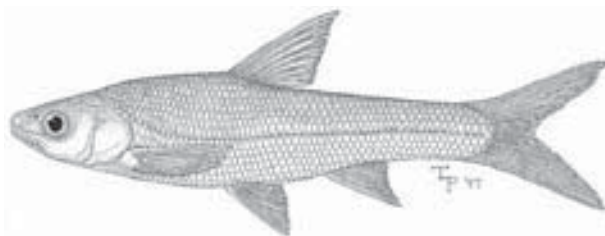
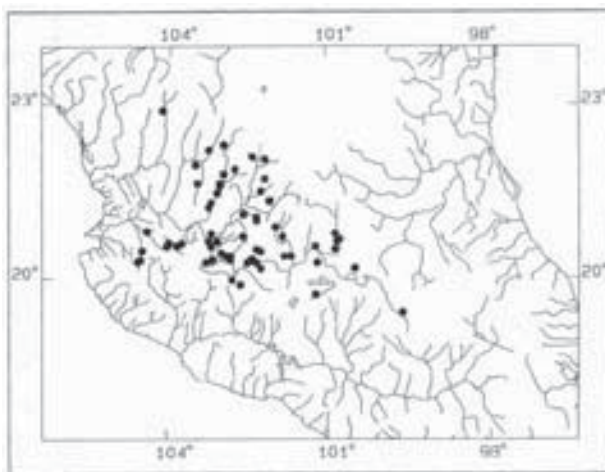


Fig. 6.133. *Yuriria alta* (Jordan). UMMZ 189054, 104.5 mm LP, propiedad San Luis Gonzaga, hacienda La Punta 34.6 km al este de Aguascalientes, carretera 70, Jal.; T. Petersen.



Mapa 6.103. Distribución de *Yuriria alta* (Jordan).

24. Existe evidencia en favor de la opinión del Dr. Miller, en cuanto a reconocer a *Tiaroga* como un género diferente de *Rhinichthys*. Ver Simon, A. M., y R. L. Mayden (1999). Phylogenetic relationships of North American Cyprinids and assessment of homology of the open posterior myodome. Copeia 1999(1): 13-21.- JSS.