



Cuernavaca, Morelos a 26 de enero del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Norman Mercado Silva (director de tesis CIβγC UAEM)
Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto (ECOSUR Unidad Chetumal)
Dr. Humberto Mejía Mojica (CIB UAEM)
Dra. Ana Paola Martínez Falcón (CIB UAEM)
Dr. Valentino Sorani Dalbón (CIβγC UAEM)
Dra. Martina Medina Nava (UMSNH)
Dr. Einar Topiltzin Contreras MacBeath (CIB UAEM)

Tesis: “Homogeneización de la ictiofauna dulceacuícola en cuencas hidrográficas de México”

Alumno que lo presenta a revisión: NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. NORMAN MERCADO SILVA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

NORMAN MERCADO SILVA | Fecha:2021-02-07 20:36:22 | Firmante

bHYstXwNcJYZp6Y2LU3Blu8XjhUiz5eQLdjknlXB8ZcxsHw4Mi7SuseYsSjzGE2n4SdtmT4pN6jg4N2Gyh68Nep9hYx3uJmucAxi8elDaSipK4jeU/uYWaMLGZpMHtOLautrwq0C
M/oclMAA5JXbsBbEqjxkTOOiTfn+8RvzGZmJOIVWUJFQ6oY9uuHZpTxI/etegtVvQ2DtaO/KQ19lsgzLWC/cAQCEIU/d22/GT43S+pHmC5f2QQcj/SZfsvtt+Nd9WoYhgZ6pISZbet
57nLvBILVSP8abKzc6fcO5pOx3XXraewA0gyRXHYn8SycR7rNd9KtbqW2nsnyoQw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



oCxyHj

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/nOi7WM6j10S1zlOntm1bXpSpquep4Vfa>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos a 26 de enero del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Norman Mercado Silva (director de tesis CIβγC UAEM)
Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto (ECOSUR Unidad Chetumal)
Dr. Humberto Mejía Mojica (CIB UAEM)
Dra. Ana Paola Martínez Falcón (CIB UAEM)
Dr. Valentino Sorani Dalbón (CIβγC UAEM)
Dra. Martina Medina Nava (UMSNH)
Dr. Einar Topiltzin Contreras MacBeath (CIB UAEM)

Tesis: “Homogeneización de la ictiofauna dulceacuícola en cuencas hidrográficas de México”

Alumno que lo presenta a revisión: NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO | Fecha:2021-02-08 08:23:54 | Firmante

TpDHSs+mrfpq1XyviHFe1U5/bTJWcTAC2O9GB2AZLo3OtQtMA6S86KhHGjQ9iBctblrennRgVOSqNgbJMR23crVMLPcllxkB2vw86dOwm1waCKmwZq0HbJsv5qCOdpvVvjJvs6llrlrQI9KAJv6y5c0fS0ZLXoBZ3j6rOysvN30R3qX8rkjlhbKvp+a/sNV3qZgR+05000lgmtyVPfaZABk9aBJBvchTX+b6zxeKpcpwp+JqdpSdT3EDGWwn2n2eW3IY4nXbv6lLEmVxRjww8DvNoyvwM+LYJP4PUM5xHrHDI7i6drGC0ZvXseUQ32QLRg4KEI4JqoSD3l/Doi5BXQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



C7nIBz

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/MPYRCqfUyQCA1PlIf2e79YP3265AfQgS>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos a 26 de enero del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Norman Mercado Silva (director de tesis CIβγC UAEM)
Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto (ECOSUR Unidad Chetumal)
Dr. Humberto Mejía Mojica (CIB UAEM)
Dra. Ana Paola Martínez Falcón (CIB UAEM)
Dr. Valentino Sorani Dalbón (CIβγC UAEM)
Dra. Martina Medina Nava (UMSNH)
Dr. Einar Topiltzin Contreras MacBeath (CIB UAEM)

Tesis: “Homogeneización de la ictiofauna dulceacuícola en cuencas hidrográficas de México”

Alumno que lo presenta a revisión: NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. HUMBERTO MEJÍA MOJICA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

HUMBERTO MEJIA MOJICA | Fecha:2021-02-10 20:35:54 | Firmante

QKusH0z7UPlyX+8V1Pd4VGsRhZMSrpcO2ETP90wACpx0jx06ZQo2ljRSyN5bWN0rYnyf8RvKT/t/q4M9JuLMiVd5LQObtPC5an+KYMnuDRMyBIG9r6muKp+k0Tni0AIY1oEqclw
Ho7HrkBqfoI8DgMGNPjYzYE2poPFiB3Km05INTsiq0Gctf/y/brE8T6qEK9hOMBLXbKuynt1FOOdbWKliwHEEulNPOvuA6Uq2KcJuqAjh6JQ7eQS6SjKN2h3mNayNQ9w8jftqDDIO
WMwftzNXVfesO1gFded/XgYkCI97UTbGU+C9RYd80F7REoLROnknd6EwPFpdi+9FY7PQuIA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[ISYkyh](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/Pnwm6enaG2P5ZRqFgT2cwE0d6iU7wkl>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos a 26 de enero del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Norman Mercado Silva (director de tesis CIβγC UAEM)
Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto (ECOSUR Unidad Chetumal)
Dr. Humberto Mejía Mojica (CIB UAEM)
Dra. Ana Paola Martínez Falcón (CIB UAEM)
Dr. Valentino Sorani Dalbón (CIβγC UAEM)
Dra. Martina Medina Nava (UMSNH)
Dr. Einar Topiltzin Contreras MacBeath (CIB UAEM)

Tesis: "Homogeneización de la ictiofauna dulceacuícola en cuencas hidrográficas de México"

Alumno que lo presenta a revisión: NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DRA. ANA PAOLA MARTÍNEZ FALCÓN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

ANA PAOLA MARTÍNEZ FALCÓN | Fecha:2021-02-09 12:41:02 | Firmante

wH3ecgnQfnE5sEGMgB2Ve2Nqg/fvSZv/Z861zPOJc/ErQxQWdpzCc1JzVUb6GVI2W+BnjGvYyqEOcc8mIX/FIAC3qtlcFMFE9I+m3b4m5uKqbvQLy7QFJ9q73tP7yzl01GfRwtQht
27EPaXUww8tj7SVULWKH+dFBYKdaGHArIESI8PnUZYYVkkVxpl4GGDI0n3KI/t1oK6aPuV1xeHNpII/KnqzlidTJ16X9JzIVveCIWMHODisVnzpSVaMx7F1nXx6XrtSv2QznOIT82
RK5/O5HbHjLCECivp2ESJQ2v2DYMCY6pljJ4zm5fag4rJvQM5WghPuSmJC32SVwZA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[HuoOLE](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/7Ljp0ZyFQgwIATpIPbcuigBVWwMZ0k60>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



Cuernavaca, Morelos a 26 de enero del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Norman Mercado Silva (director de tesis CIβγC UAEM)
Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto (ECOSUR Unidad Chetumal)
Dr. Humberto Mejía Mojica (CIB UAEM)
Dra. Ana Paola Martínez Falcón (CIB UAEM)
Dr. Valentino Sorani Dalbón (CIβγC UAEM)
Dra. Martina Medina Nava (UMSNH)
Dr. Einar Topiltzin Contreras MacBeath (CIB UAEM)

Tesis: “Homogeneización de la ictiofauna dulceacuícola en cuencas hidrográficas de México”

Alumno que lo presenta a revisión: NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. VALENTINO SORANI DALBÓN



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

VALENTINO SORANI DALBON | Fecha:2021-02-15 08:40:13 | Firmante

suhXwoKqwXfcyydfppMTgaRuRHI7L2qmZg3bkjnRfarjWp09eXngPT3Y6FlNEDK5ldvFKbTnrRRz6adEBsc0TwrVKt3+XYSJ7d29uWH+4DchWbyAgUKE5qdLMNInmZ84uZeAZN
uHJ/ZuLjSNMjKkC0HzrVVPsOihqpFGdOHE1rmF0dtrfpYWOD1UEYVgoXUFIPy5QFqVWBYghpuiQP5Yw4LFu7N8Gqmq1IsrqRFX3NDKvfvVHg9IAvp6DlnrH/OtDM7t3zykTpg
5/avv50ZEshzLrLQ8IOWixma0WpjyWCgalntx62JEVnaaHirbmcc5Go3yYIK3d43uoatGMHmA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[pWsf40](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/yzdiNyOdIrkObXgaKz8qbjvJfC3uAmz4>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales

Cuernavaca, Morelos a 26 de enero del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Norman Mercado Silva (director de tesis CIβγC UAEM)
Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto (ECOSUR Unidad Chetumal)
Dr. Humberto Mejía Mojica (CIB UAEM)
Dra. Ana Paola Martínez Falcón (CIB UAEM)
Dr. Valentino Sorani Dalbón (CIβγC UAEM)
Dra. Martina Medina Nava (UMSNH)
Dr. Einar Topiltzin Contreras MacBeath (CIB UAEM)

Tesis: "Homogeneización de la ictiofauna dulceacuícola en cuencas hidrográficas de México"

Alumno que lo presenta a revisión: NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DRA. MARTINA MEDINA NAVA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MARTINA MEDINA NAVA | Fecha:2021-02-08 10:56:16 | Firmante

bbeyUli8cVYqBhigIU0ZH7boR5w0MOY3A85opx9bjoBCyXScjbEOTbgTr2V9gtHjPF6sHMU1WiSSZw/EaSRmDAkCdpMxuXSUEX0mMECoObz1/PAo89w0iocSI7VTIA3OijfC5e
kQPgJYX/Ng/W3olHPP9+c5a/0GqKUiSNSmkyQKTP10qeuJBytKxxSp9Oc6o7v236F9xT5UXWFFailmAZQdGWyoSRLG943usHK2QcL/Z0waVOuWU+2bs2vKcX1ixGwZpFx6rb6
pfbZTyCCblqSXYo2Z1098HdsFae6GG09FNMVNzTe+inmSBR366mDO55orNqChJTDVoPTnXLdJpw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[Syd3te](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/IYofNOBLwdKfKfUJG16JrffF0K7kqrbCA>





Cuernavaca, Morelos a 26 de enero del 2021.

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dr. Norman Mercado Silva (director de tesis CIβγC UAEM)
Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto (ECOSUR Unidad Chetumal)
Dr. Humberto Mejía Mojica (CIB UAEM)
Dra. Ana Paola Martínez Falcón (CIB UAEM)
Dr. Valentino Sorani Dalbón (CIβγC UAEM)
Dra. Martina Medina Nava (UMSNH)
Dr. Einar Topiltzin Contreras MacBeath (CIB UAEM)

Tesis: “Homogeneización de la ictiofauna dulceacuícola en cuencas hidrográficas de México”

Alumno que lo presenta a revisión: NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. EINAR TOPILTZIN CONTRERAS MACBEATH



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

EINAR TOPILTZIN CONTRERAS MAC BEATH | Fecha:2021-02-15 12:30:59 | Firmante

XqHjJss8qdJO9gxtuzxqoTE9SjdA0bJTQkuYYkUbiqJYfDvXNQNDI/+C2KTeIVQ8jSvuqV1TyH94MNH00+yTTbgLFyjfsc2C4HPvHcYSxcj4dDiW0n44L1pMd5w8AesNrn2jRYcngzBxGrbEVdKrm99GR6M1FTWCQL4uu6CP55QqdY/Y/Nl4gSqzj7ZGmlnQJcywcW/ynDWIOQWKuQ4LCGjqcMxhCGX88Dgmul76tzGKkazmxsmHj7zRz41SqAb3uBZ7eS/IStWAql5RCy+3XFIWpX9HoMxcZXKuWbSxWof9ozhvVc4gAy63jcl6GbEx0lfjrGGHaqlWwh/ID8ww7yA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



r8CM7q

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/Gnc5n6U7wPBiPUOcDtxKglaaCfv1dh7x>



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

HOMOGENEIZACIÓN DE LA ICTIOFAUNA DULCEACUÍCOLA EN CUENCAS HIDROGRÁFICAS DE MÉXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTORA EN CIENCIAS NATURALES

PRESENTA:

M. en BByC NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

ASESOR: DR. NORMAN MERCADO SILVA

CUERNAVACA, MORELOS

FEBRERO 2021

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT, por las becas otorgadas en las convocatorias no. 291197 y beca mixta no. 291277.

A la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, UAEM.

Al Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación a través del posgrado (Doctorado en Ciencia Naturales).

A las colecciones ictiológicas de las universidades: Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Universidad Autónoma de Querétaro y a la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. A Gabriel Cruz Ruíz por su aporte con bases de datos.

Al Dr. Norman Mercado Silva por el apoyo y dedicación brindado en la realización de este proyecto.

A los miembros de mi comité tutorial, Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto, Dr. Humberto Mejía Mojica, Ana Paola Martínez Falcón y Valentino Sorani Dalbón, por su apoyo y aportaciones durante el doctorado.

A mis revisores Dr. E. Topiltzin Contreras MacBeath y Dra. Martina Medina Nava, por sus contribuciones y comentarios en la revisión del proyecto.

A los mis profesores y amigos del CIByC.

A mis amigos.

Dedicada a mis padres, hermanos, cuñadas y sobrinos.

Índice

Resumen general	1
Introducción general	3
Objetivo general	6
<i>Objetivos particulares</i>	6
Hipótesis general	6
Referencias	7
CAPÍTULO 1	9
Diferenciación y homogeneización ictiológica en la Cuenca del Pánuco, México	9
Resumen	10
Introducción	11
Métodos	14
<i>Área de estudio</i>	14
<i>Bases de datos</i>	15
<i>Análisis</i>	16
Resultados	18
Discusión	23
<i>Cambios en composición</i>	23
<i>Cambio de ensamble entre intervalos de tiempo</i>	24
<i>Contribución de especies</i>	26
Referencias	28
Apéndice A	33
Apéndice B	35
Apéndice C	37
CAPÍTULO 2	39
Cambios en la composición de peces dulceacuícolas en cuencas del centro de México	39
Resumen	40
Introducción	41
Métodos	44
<i>Área de estudio</i>	44
<i>Bases de datos</i>	46
Resultados	50

<i>Homogeneización y diferenciación</i>	51
<i>Diversidad beta</i>	55
Discusión	58
Referencias	63
Apéndice D	69
Discusión general	83
Conclusión general	87
Referencias	88
Apéndice E	90

Resumen general

Los patrones naturales de distribución de los peces dulceacuícolas en distintas regiones del mundo se han modificado a través de procesos de homogeneización y diferenciación biótica, que son en parte resultado de introducciones de especies no nativas y extirpaciones de especies nativas. En este trabajo se exploraron los procesos de homogeneización y diferenciación en cuencas del centro de México. En el primer capítulo se examinaron los cambios en la composición de especies dulceacuícolas en la cuenca del río Pánuco y entre las cuatro subcuencas que la integran. A través de la comparación de registros de peces anteriores a 1980 y hasta 2018, se encontraron diferencias significativas en la composición de las especies entre el primer (antes de 1980) y el último periodo de estudio (2011-2018), pero no para periodos intermedios. Ocho grupos de especies independientes fueron claves para explicar los cambios en la ictiofauna de la cuenca del Pánuco y trece especies (11 no nativas y dos nativas) fueron responsables del recambio temporal. Estos resultados sugieren altas tasas de diferenciación a lo largo del tiempo (a través de la pérdida de especies nativas) después de introducciones generalizadas de especies no nativas.

En el segundo capítulo se presentó un análisis de los cambios en la composición de peces dulceacuícolas a través del tiempo, y con el cual se cuantificó la homogeneización y diferenciación ictiológica en tres cuencas de México (Balsas, Lerma-Santiago y Pánuco). Se compararon las especies presentes entre cuencas, entre subcuencas y entre intervalos de tiempo y se evaluó la diversidad beta a través de los componentes de recambio y riqueza de especies. Se encontraron diferencias significativas entre los tres primeros intervalos de tiempo (antes de 1980, 1981-1990 y 1991-2000) y el último (2010-2019); las cuencas fueron más homogéneas entre el segundo y tercer intervalo y posteriormente se encontró diferenciación. Las especies en cada cuenca fueron distintas y la diferenciación se dio por recambio de especies. Las diferencias entre intervalos de tiempo se dieron por las diferencias en riqueza y se explicó por la pérdida de especies. Este trabajo permitió conocer los cambios en las cuencas del centro de México a través del tiempo, generados principalmente por la pérdida acelerada de especies.

La discusión general se enfocó en mostrar las posibles causas de la pérdida de especies en los ambientes dulceacuícolas. Los cambios en la composición de especies en las tres cuencas se dieron principalmente por la disminución de la presencia de especies nativas. Esta progresiva pérdida de especies afecta la funcionalidad de los ecosistemas con consecuencias imprevisibles. Conocer las causas de la pérdida de la diversidad de especies en el centro de México es sustancial para enfocar estrategias de conservación en minimizar su impacto.

Introducción general

La ictiofauna de México se distingue por su riqueza de especies y endemismo; sin embargo, un gran número de especies endémicas y hábitats acuáticos se encuentran amenazados (Torres-Orozco y Pérez, 2011). La diversidad biológica cambia en diferentes escalas espaciales a medida que las actividades humanas aceleran las tasas de invasión, extinción de especies y el deterioro de los hábitats. La ganancia de especies se observa comúnmente a escalas regionales o locales con especies generalistas de ambientes que amplían su rango de distribución mientras que la riqueza de especies a nivel mundial está disminuyendo, principalmente con la desaparición de especies nativas o endémicas (Hobbs y Mooney, 1998). Los procesos que describen esta reorganización no aleatoria se atribuyen a los procesos de homogeneización y diferenciación biótica (Rahel, 2010).

La homogeneización biótica es el proceso por el cual las invasiones y las extinciones de especies aumentan la similitud genética, taxonómica o funcional de especies en dos o más lugares reduciendo sus diferencias durante un intervalo de tiempo determinado (Olden, 2016; Rahel, 2000). El grado de homogeneización va a depender de la identidad taxonómica y de la función de las especies en la comunidad, así como de la tasa y patrón espacial con el que se ganan o se pierden a través del paisaje (McKinney y Lockwood, 1999; Olden, 2016; Olden y Poff, 2004). La diferenciación biótica puede producirse por la pérdida de especies compartidas en diferentes sitios o por la introducción de una especie diferente no nativa en cada sitio, lo que reducirá la similitud entre ellas (Olden, 2008; Rahel, 2010).

La homogeneización y diferenciación se ha medido a través de índices de similitud que han podido explicar los patrones de cambio entre sitios (Olden et al., 2011; Rahel, 2000). Otra manera de describir la variación en la composición de especies en el espacio y a través del tiempo, es mediante la diversidad beta utilizada comúnmente en la biología de la conservación (Baselga, 2010; Carvalho et al., 2012a). Existen diferentes métodos para medir la diversidad beta, lo que dificulta la comparación entre los hallazgos (Koleff et al., 2003); sin embargo, en la última década se ha utilizado el método de Carvalho y colaboradores debido a que analiza la diversidad beta en dos componentes (recambio de especies y diferencias en riqueza) (Calderón-Patrón y Moreno, 2019).

La diversidad beta es la magnitud de cambio en la composición de especies entre sitios y es un componente valioso para explicar los factores que determinan diversidad de especies (Whittaker, 1960). Este concepto es fundamental para entender la dinámica de los ecosistemas, su funcionamiento y manejo (Legendre, 2014). El recambio de especies sucede cuando se sustituye una especie de un sitio por otra de un sitio distinto y puede reflejar una selección de especies debida a situaciones ambientales o por procesos de dispersión (Baselga, 2010), la diferencia en riqueza se entiende como la diferencia absoluta entre el número de especies de dos o más sitios, y se relaciona generalmente con fenómenos de colonización y extinción (Carvalho et al., 2012b). La partición aditiva de la diversidad beta es importante para mostrar la función de los factores históricos y ecológicos en los patrones recientes de diversidad (Calderón-Patrón y Moreno, 2019). Por lo tanto, los cambios en la composición de especies se pueden deber al impacto de las actividades humanas por ejemplo, la urbanización, la cacería, la pesca, la introducción de especies invasoras, la agricultura, la contaminación y el cambio climático (Socolar et al., 2016). Si las extirpaciones y las invasiones ocurren con demasiada frecuencia, podrían ser explicadas por la degradación ambiental (Rooney et al., 2007).

La región central de México se considera como uno de los centros de endemismo de peces dulceacuícolas más importantes del país (Miller et al., 2009) debido a que se ubica en la zona de transición entre las dos grandes provincias biogeográficas, la Neártica y la Neotropical (Morrone, 2005). Dentro de esta área geográfica, se encuentran ubicadas las cuencas el río Pánuco, Lerma, Santiago y Balsas, cuencas que presentan los niveles mayores de endemismo de especies dulceacuícolas en México (Espinosa-Pérez, 2014; Miller et al., 2009) pero que también han sufrido importantes impactos antropogénicos (De la Vega-Salazar, 2006; Garrido et al., 2010; González-Arévalo, 2019).

El Pánuco posee un marcado relieve, que resulta en una gran variedad de climas, desde las altas montañas de la Sierra Madre Oriental hasta la llanura costera del Atlántico (Hudson et al., 2005), lo que favorece la diversificación ictiofaunística. Además, al ubicarse en una zona de transición entre la zona neártica y neotropical, presenta especies de ambas zonas (Miller et al., 2009).

Las cuencas del Lerma-Santiago y Balsas se originan en la Mesa Central; su altitud actual se alcanzó durante el Pleistoceno medio por actividad tectónica y volcánica. El vulcanismo, las fallas tectónicas y la elevación formaron abruptas pendientes marginales que drenan hacia los ríos costeros desde las tierras altas (Miller et al., 2009). En la cuenca del Lerma-Santiago, a medida que las poblaciones de peces quedaban aisladas a través de una sucesión de cuencas interiores formadas a partir de la Mesa Central, se dieron las condiciones para la especiación geográfica, lo que explica su endemismo. Además, a pesar de las diferencias marcadas entre el Lerma y Balsas, este último contiene una fauna que indica conexión pretérita con el bajo Lerma; ambas han compartido en distintas etapas varios componentes faunísticos, generalmente de goodeidos y grupos neárticos (Miller et al., 2009; Pérez-Rodríguez et al., 2015).

Estos ecosistemas dulceacuícolas del centro de México han sido afectados severamente debido a las actividades humanas, reduciendo su diversidad natural (Contreras-MacBeath, 2014). La dirección e identidad de las especies que se están perdiendo o ganando a través del tiempo ha sido poco evaluada en términos de homogeneización y diferenciación.

En este proyecto se hizo un análisis de estas tres cuencas del centro de México, para conocer cómo se han dado los procesos de homogeneización y diferenciación entre cuencas y a través del tiempo. Por un lado, se examinó la cuenca del río Pánuco, y a partir de la cuantificación de las similitudes de especies, se analizaron los cambios entre las cuatro subcuencas que lo integran y se evaluaron a través del tiempo. Posteriormente se investigó cuales especies son las responsables de los cambios, conocer la identidad de estas especies, nos permitió saber el origen de las diferencias y similitudes registradas.

Por otro lado, se evaluaron las diferencias en la composición de peces dulceacuícolas en las cuencas del Pánuco, Lerma-Santiago y Balsas, a través del tiempo, y entre las subcuencas que las integran, con el propósito de evaluar el grado de homogeneización y diferenciación biótica en el centro de México. También se buscó el componente que conduce a dichos cambios en términos de recambio y diferencias en

riqueza. Conocer el componente, nos ayudó a comprender si las diferencias están dadas por selección de especies, debida a procesos naturales o por dinámicas de extirpaciones e introducciones.

Objetivo general

Cuantificar la homogeneización, la diferenciación y la diversidad beta de la ictiofauna dulceacuícola entre las cuencas y subcuencas del río Pánuco, Lerma-Santiago y Balsas ubicadas en el centro de México a lo largo del tiempo.

Objetivos particulares

1. Cuantificar la homogeneización y diferenciación de la fauna de peces dulceacuícolas en la cuenca del río Pánuco, a través del tiempo y entre subcuencas.
2. Cuantificar la homogeneización y diferenciación en la cuenca del río Pánuco, Lerma-Santiago y Balsas a través del tiempo, entre cuencas y entre sus subcuencas.
3. Medir la diversidad beta a través del tiempo, entre las tres cuencas y las subcuencas que les integran para reconocer el componente más importante en términos de recambio o riqueza de especies.

Hipótesis general

Si el grado de homogeneización y diferenciación está relacionado con el tiempo y con la distancia entre las tres cuencas del centro de México y sus subcuencas, entonces existirá mayor diferenciación en los intervalos de tiempo recientes en comparación con los primeros intervalos y las diferencias en la composición de especies serán entre cuencas y subcuencas separadas.

Referencias

- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.
- Calderón-Patrón, J. M., y Moreno, C. E. (2019). Diversidad beta basada en índices de disimilitud: Su partición en componentes de recambio y diferencias en riqueza. En: *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 203-222). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex. México D.F. México.
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P. A. V., Schmera, D., y Podani, J. (2012a). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122(6), 825-834.
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., y Gomes, P. (2012b). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 21(7), 760-771.
- Contreras-MacBeath, T., Rodríguez, M. B., Sorani, V., Goldspink, C., y Reid, G. M. 2014. Richness and endemism of the freshwater fishes of Mexico. *Journal of Threatened Taxa*, 6(2), 5421-5433.
- De la Vega-Salazar, M. Y. (2006). Estado de conservación de los peces de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes) en la mesa central de México. *Revista de Biología Tropical*, 54(1), 163-177.
- Espinosa-Pérez, H. S. (2014). Biodiversidad de peces en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 450-459.
- Garrido, A., Cuevas, M. L., Cotler, H., González, D. I., y Tharme, R. (2010). El estado de alteración ecohidrológica de los ríos de México. En: *Las cuencas hidrográficas de México: Diagnóstico y priorización*. (pp. 108-111). SEMARNAT-INE-FGRA. México D.F. México.
- González Arévalo, A. L. (2019). La contaminación del río Santiago Grande por factores industriales, ubicado en la región centro norte. En: *Desigualdad socioespacial, innovación tecnológica y procesos urbanos: Vol. III*. (pp. 561-575). Universidad Nacional Autónoma de México y Asociación Mexicana de Ciencias para el Desarrollo Regional A.C. Ciudad de México. México.
- Hobbs, R. J., y Mooney, H. A. (1998). Broadening the Extinction Debate: Population Deletions and Additions in California and Western Australia. *Conservation Biology*, 12(2), 271-283.
- Hudson, P. F., Hendrickson, D. A., Benke, A. C., Rodiles-Hernández, R., y Minckle, W. L. (2005). Rivers of Mexico. En: *Rivers of North America* (pp. 1030-1084). Academic Press. Toronto, ON, CA.
- Koleff, P., Gaston, K. J., y Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382.
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324-1334.

- Margules, C. R., y Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405(6783), 243-253.
- McKinney, M. L., y Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450-453.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., y Norris, S. M. (2009). Peces dulceacuícolas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A.C., El Colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto.
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 76(2), 207-252.
- Olden, J. D. (2008). Biotic Homogenization. En: *Encyclopedia of Life Sciences* (pp. 1-9). American Cancer Society. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, UK.
- Olden, J. D. (2016). Biotic Homogenisation. En: *Encyclopedia of Life Sciences* (pp. 1-8). American Cancer Society. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, UK.
- Olden, J. D., Lockwood, J. L., y Parr, C. L. (2011). Biological invasions and the homogenization of faunas and floras. En: *Conservation Biogeography* (pp. 224-243). John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, UK.
- Olden, J. D., y Poff, N. L. (2004). Ecological processes driving biotic homogenization: Testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, 85(7), 1867-1875.
- Pérez-Rodríguez, R., Domínguez-Domínguez, O., Doadrio, I., Cuevas-García, E., y León, G. P.-P. de. (2015). Comparative historical biogeography of three groups of Nearctic freshwater fishes across central Mexico. *Journal of Fish Biology*, 86(3), 993-1015.
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854-856.
- Rahel, F. J. (2010). Homogenization, differentiation, and the widespread alteration of fish faunas. En: *Community ecology of stream fishes: Concepts, approaches and techniques*. Vol. 73. (pp. 311-326). American Fisheries Society Symposium.
- Rooney, T. P., Olden, J. D., Leach, M. K., y Rogers, D. A. (2007). Biotic homogenization and conservation prioritization. *Biological Conservation*, 134(3), 447-450.
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., y Edwards, D. P. (2016). How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, 31(1), 67-80.
- Torres-Orozco Bermeo, R. E., y Pérez Hernández, M. A. (2011). Los peces de México: Una riqueza amenazada. *Revista Digital Universitaria* (1607 - 6079), 12(1), 1-15.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279-338.

CAPÍTULO 1

Diferenciación y homogeneización ictiológica en la Cuenca del Pánuco, México

Artículo publicado en la revista *Diversity* (ISSN 1424-2818; CODEN: DIVEC6) el 11 de mayo del 2020. <https://www.mdpi.com/1424-2818/12/5/187> (Apéndice E)

Resumen

La introducción y extirpación de especies son aspectos clave del cambio en el ecosistema acuático que se deben examinar a gran escala geográfica y temporal. La cuenca del Pánuco (Este de México) tiene una alta diversidad ictiológica y heterogeneidad ecológica. Sin embargo, las introducciones y extirpaciones de peces de agua dulce desde mediados del siglo XX han modificado el rango de distribución de las especies. Se examinaron los cambios en la composición de especies dulceacuícolas en la cuenca y entre las cuatro subcuencas del Pánuco, a través de comparar registros de recolecciones de peces anteriores a 1980 hasta 2018. Actualmente, la ictiofauna dulceacuícola del Pánuco incluye 95 especies. Las familias que comprendieron la mayoría de los registros fueron Poeciliidae, Cyprinidae y Cichlidae. Se encontraron diferencias significativas en la composición de las especies entre el primer (antes de 1980) y el último intervalo de tiempo de estudio (2011-2018), pero no para intervalos intermedios. Ocho grupos de especies independientes fueron claves para explicar los cambios en la ictiofauna de la cuenca del Pánuco; un grupo estaba dominado por especies invasoras y se observaron aumentos en el número de registros a lo largo de los períodos de estudio (homogeneización de la fauna). Otro grupo estuvo formado por especies con preocupación de conservación y el número de sus registros fue decreciendo de manera extraordinaria a través de los intervalos. Trece especies (2 nativas y 11 no nativas) fueron responsables del recambio temporal. Estos resultados sugieren altas tasas de diferenciación a lo largo del tiempo (a través de la pérdida de especies nativas) después de introducciones generalizadas de especies no nativas.

Introducción

La pérdida rápida de especies y ecosistemas es consecuencia de la contaminación, del cambio en la cobertura y uso del suelo y del cambio climático (Morrone y Escalante, 2016). Las actividades humanas no sólo conducen a la pérdida de especies; también pueden conducir a un aumento en la similitud de la fauna por la alteración del rango de distribución a través de la introducción y la pérdida de especies (Petsch, 2016).

Las introducciones antropogénicas amplían el rango de una especie más allá de su capacidad de dispersión natural; la pérdida de especies puede derivar en el deterioro del hábitat y de los ecosistemas (Lockwood y Mckinney, 2001; Olden, 2016; Petsch, 2016; Vitousek et al., 1997). El número y la forma en la que estas pérdidas e introducciones suceden pueden resultar en diferentes niveles de homogeneización y diferenciación biótica (Olden, 2016; Olden y Poff, 2003). A falta de extirpaciones, la introducción de una especie invasiva determinada en dos sitios conduce a un aumento de su similitud. Alternativamente, la introducción de diferentes especies invasoras en dos sitios reduce la similitud entre sitios (Olden, 2016). La pérdida de especies compartidas entre dos sitios también genera diferenciación (Hudson et al., 2005; Olden, 2016).

La homogeneización y diferenciación causadas por el hombre son amenazas graves a la biodiversidad a nivel mundial (Olden et al., 2006; Rahel, 2000; Taylor, 2010). Las tendencias tanto en la homogeneización como en la diferenciación pueden ser utilizadas como herramientas para el desarrollo de estrategias de conservación (Rahel, 2000).

Los procesos de homogeneización y diferenciación se han documentado para las faunas de peces de agua dulce de Estados Unidos y Europa (Leprieur et al., 2008; Olden et al., 2006; Rahel, 2000; Taylor, 2010). Estos estudios han encontrado tasas crecientes de homogeneización entre regiones causadas principalmente por introducciones, traslocaciones de especies no autóctonas y por la urbanización. También se ha encontrado pérdida de similitud comunitaria impulsada por especies no autóctonas en determinados entornos (Olden et al., 2006).

Mientras que la expansión y disminución de especies nativas y no nativas han sido estudiadas en América latina (Daga et al., 2015; Vargas et al., 2015; Vitule et al., 2012), los procesos de homogeneización o diferenciación no se han abordado formalmente en México. Comprender las tasas y las causas de la homogeneización y la diferenciación en esta zona del mundo rica en especies, podría ayudar a identificar estrategias para ayudar en los esfuerzos de conservación de faunas únicas.

Como un primer paso, para comprender cómo estos procesos están ocurriendo, se examinaron las tasas de cambio en la fauna de peces de agua dulce de la Cuenca del Pánuco, que es de las más importantes cuencas de México.

La cuenca del Pánuco es una de las más grandes (9,7 millones de ha) y más diversas del Golfo de México (Miller et al., 2009). La fauna de peces de agua dulce Neártica y Neotropical convergen en esta cuenca, que es también una zona de transición entre tres regiones fisiográficas mexicanas (Mesa Central, Sierra Madre Oriental y la Llanura Costera del Golfo) (Abell et al., 2008; Gutiérrez-Yurrita et al., 2013). Una geología compleja ha llevado a que una proporción relativamente alta (57%) de las especies de peces dulceacuícolas en México sean endémicas o microendémicas (Espinosa-Pérez y Ramírez, 2015). Aproximadamente 95 especies (nativas y no nativas) se han registrado de una variedad de fuentes en la cuenca (Soto-Galera, 2018), incluidas listas e inventarios de especies, y estudios orientados a la conservación (Contreras-Balderas y Ramírez-Flores, 2000; Darnell, 1962; García-De León et al., 2018; Gutiérrez-Yurrita et al., 2013). Algunos estudios han proporcionado evidencia sobre los impactos de las especies introducidas en los nativos como *Cualac tessellatus*, *Ataeniobius toweri*, *Tampichthys mandibularis* y *T. dichroma* (Contreras-Balderas et al., 2002; Contreras-Balderas y Ramírez-Flores, 2000; García-De León et al., 2018) en el Pánuco. Sin embargo, los procesos de homogeneización y diferenciación no se han abordado para la cuenca. El análisis de estos procesos puede ayudar a entender sobre la dinámica temporal y las causas que han llevado a la distribución actual de especies en el Pánuco. Aquí, se exploraron y cuantificaron los procesos de homogeneización y diferenciación de peces de agua dulce para cuatro subcuencas del

Pánuco a partir de la información de registros y colecciones en museos que abarcan más de 50 años de datos. Se hipotetizó un aumento en la homogeneización temporal en la ictiofauna dulceacuícola y luego una diferenciación para el Pánuco, así como en las cuatro subcuencas.

Métodos

Área de estudio

La cuenca del Pánuco abarca una gran extensión geográfica y un área ecológica diversa. El cauce principal de la cuenca viaja de suroeste a noreste durante 510 km desde su nacimiento hasta el Golfo de México (DOF, 2017). El Pánuco circula desde la meseta central mexicana y la Sierra Madre Oriental a lo largo de un terreno accidentado para llegar a una meseta costera relativamente corta. Drena los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro, México, Guanajuato y Veracruz (Hudson et al., 2005). Según la clasificación del Instituto Mexicano de Geografía y Estadística (INEGI), el Instituto Nacional de Ecología (INE) y la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), el Pánuco incluye cuatro subcuencas: (A) Río Pánuco, (B) Río Tamesí, (C) Río Tamuín y (D) Río Moctezuma (INEGI, 2018; Figura 1). La subcuenca del Río Pánuco se encuentra en los estados de Tamaulipas y Veracruz (Abell et al., 2008); es la porción más baja de la Cuenca del Pánuco y está compuesta de la desembocadura de los ríos San Juan y Tula, que vierten en la presa Zimapán y aguas abajo desembocan en el Moctezuma además de la unión del río Tamuín. El río Tamesí, que se origina con el nombre de río Guayalejo, tiene un flujo de noroeste a sureste y abarca los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí y Veracruz (DOF, 2017; Hudson et al., 2005). El río Tamuín nace en el estado de San Luis Potosí luego de la unión de los ríos Verde y Santa María e incluye los ríos Gallinas, Tamasopo, El Salto y Valles. Los ríos Calabazas y Los Hules también se encuentran en esta subcuenca. La subcuenca del río Moctezuma incluye el San Juan, Extoraz (Tolimán y Victoria), los ríos y drenajes Amajac y Tempoal de los estados de Hidalgo, Querétaro, México, San Luis Potosí, Guanajuato y Veracruz (Hudson et al., 2005). Administrativamente, esta subcuenca incluye la una vez endorreica cuenca del Valle de México como parte del Moctezuma; este valle no ha sido incluido en este estudio.

Las subcuencas anteriores se utilizaron como unidades geográficas de análisis sobre las que se estudiaron los procesos de homogeneización y diferenciación. Es decir, se analizaron los cambios de la ictiofauna dulceacuícola de cada subcuenca y se contrastaron con las otras subcuencas. Además, se analizó la cuenca a través del tiempo.

Bases de datos

Se construyeron bases de datos específicas de las subcuencas utilizando información histórica de colecciones de peces dulceacuícolas (antes de 1980 a 2018). Se agregaron únicamente especies primarias y secundarias (peces dulceacuícolas con poca o ninguna tolerancia a la salinidad del océano) (Myers, 1949) recolectados en sitios ubicados en cada una de las subcuencas del Pánuco.

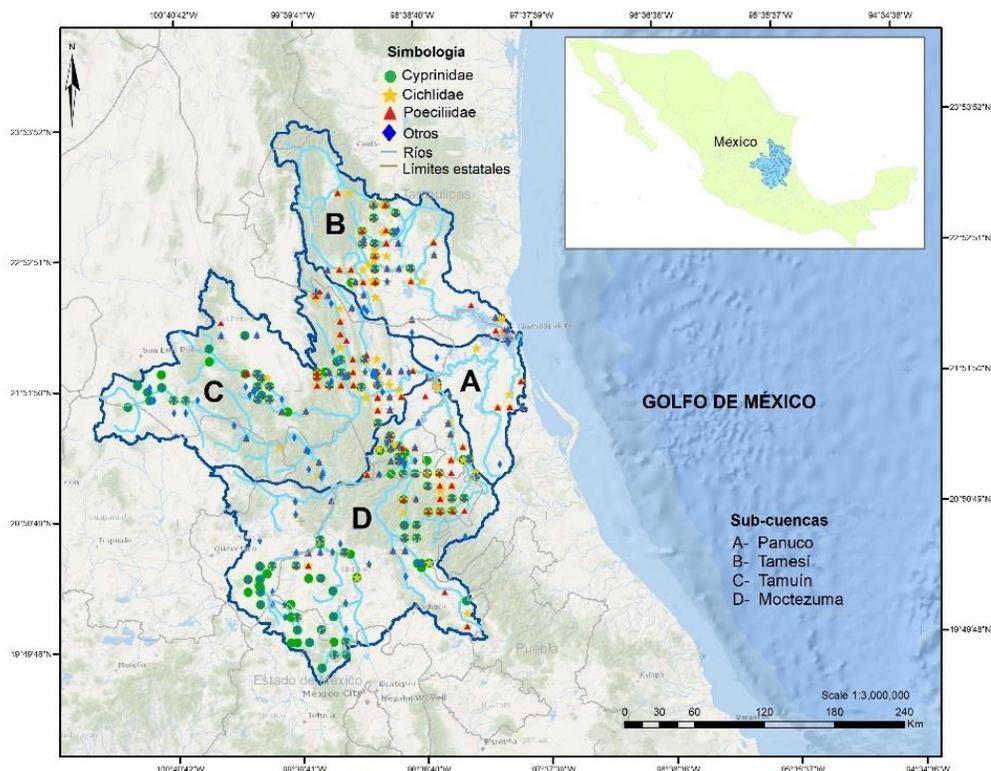


Figura 1. Cuenca del Pánuco en el centro oriente de México, con cuatro subcuencas (sensu INEGI, 2007). El mapa muestra la ubicación donde se registran las familias más diversas, ciprinidos, cíclidos y poecilidos, que se obtuvieron. "Otros" se refiere a otras familias que se encuentran en cada lugar. Sistema de coordenadas universal transversal de Mercator (UTM) para la zona 14 N.

Las bases de datos se completaron principalmente a partir de los datos de FishNet2 (FishNet2, 2018) y de Global Biodiversity Information Facility (GBIF). Se realizaron búsquedas en ambos repositorios utilizando Pánuco y Panuco como palabras clave para localizar registros de la cuenca. Los datos de GBIF incluyen una actualización de 2018 de la

Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas Mexicanos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (Soto-Galera, 2018; GBIF.org, 2018). También se agregaron los registros de peces de Miller et al. (2009), y se obtuvo la colección de peces “Edmundo Díaz Pardo” de la Universidad Autónoma de Querétaro y en todos los casos se revisaron sus coordenadas. La ubicación geográfica de cada registro encontrado en las bases de datos se verificó utilizando QGIS 3.8 y en caso necesario se hizo el ajuste para caer dentro de cada subcuenca. Además, en la Web of Science (Clarivate Analytics[®], Filadelfia, PA, EE. UU.) se realizaron búsquedas de publicaciones recientes (hasta 18 años antes de 2018) acerca de colecciones u otros estudios ictiológicos sobre el río Pánuco (Apéndice A). Los nombres de géneros y especies en cada colección se verificaron y se actualizaron las fuentes (Fricke et al., 2019; Nelson et al., 2016) para ajustar la sinonimia y eliminar posibles identificaciones erróneas.

Se realizó una asignación por intervalo de tiempo usando su fecha de colecta, a cada registro se le asignó uno de los cinco intervalos de tiempo. Intervalo 1 incluyó registros anteriores a 1980 (incluido 1980); el intervalo 2 contuvo registros de entre 1981 a 1990; y los intervalos 3, 4 y 5 abarcaron 1991–2000, 2001–2010 y 2011–2018, respectivamente. Por lo tanto, la base de datos resultante tuvo datos de presencia-ausencia (0,1) para cada especie, un identificador para la subcuenca donde se recolectó (A, B, C, D) y el intervalo de tiempo (1-5) en el que se registró. Estos datos se utilizaron para realizar los análisis de similitud que se describen a continuación. Se definieron como especies nativas del Pánuco a aquellas cuya distribución original incluía un cuerpo de agua en la cuenca. Cualquier especie con rango natural fuera del Pánuco se consideró no nativa. Entre éstas, las especies invasoras fueron definidas con base en la categorización de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), que determina especies invasoras para México (CONABIO, 2020).

Análisis

Primero se estimó la integridad de la muestra (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003), utilizando curvas de acumulación de especies (bootstrap) de todos los intervalos de tiempo con el programa EstimateS (Colwell, 2013). Luego se cuantificó la homogeneización o

diferenciación biológica entre subcuencas y entre intervalos de tiempo. Se usó el índice de similitud de Jaccard para calcular las matrices de distancia entre especies e intervalos de tiempo, y entre subcuencas a través de un PERMANOVA (Análisis multivariante de permutaciones de la varianza) (Anderson, 2017; Demey et al., 2011). Después, se realizó una comparación por pares entre intervalos y subcuencas, mostrando gráficamente los valores Jaccard a través de un MDS (análisis de escalamiento multidimensional). Los análisis de PERMANOVA y MDS se realizaron en Primer 7 (Clarke y Gorley, 2015).

Posteriormente, se llevó a cabo un análisis de agrupamiento dual para identificar asociaciones de especies en el Pánuco, según el intervalo de tiempo y la subcuenca donde se encontraron. Para lograr esto, se convirtieron los datos de presencia-ausencia (0,1) en datos ordinales (es decir, el número de subcuencas en las que una especie está presente por intervalo de tiempo), con el método de Ward se calcularon las distancias euclidianas entre intervalos de tiempo y subcuencas (Murtagh y Legendre, 2014) en Past3 (Hammer et al., 2001). Para identificar las especies responsables de las diferencias entre subcuencas y períodos de tiempo, se realizaron cuatro análisis discriminantes generalizados (GDA, por sus siglas en inglés). Los primeros dos (uno para diferencias de subcuenca y otro para diferencias de período de tiempo) incluyeron las 95 especies; estos análisis identificaron 15 especies con las correlaciones más altas. Después se realizaron dos GDA más (uno para diferencias de subcuenca y otro para diferencias de período de tiempo) utilizando sólo estas 15 especies. Estos análisis se llevaron a cabo con el software Statistica v.10 (StatSoft, 2011).

Resultados

La base de datos incluyó 95 especies en 35 géneros, 12 familias y 10 órdenes (Figura 1). Las familias con la mayoría de las especies fueron Poeciliidae (34.7%), Cyprinidae (20%) y Cichlidae (15.8%) (Apéndices B y C).

Las curvas de acumulación de especies para todos los intervalos dieron como resultado un 94.79% de la riqueza estimada. Para cada intervalo, las curvas representaron más del 80%. Se detectaron diferencias significativas en la composición de las especies entre los intervalos más antiguos y los más recientes, los intervalos de acuerdo con los procedimientos de comparación por pares ($t = 1.5705$, $p = 0.022$; Figura 2a); sin embargo, no se encontraron diferencias entre otros intervalos de tiempo. La composición de especies difirió entre todas las subcuencas ($F_{pseudo} = 9.2383$, $gl = 3$, $p = 0.001$; Figura 2b). Cuando se consideraron todos los intervalos de tiempo, las subcuencas del Río Pánuco y del Río Tamuín compartieron menos especies (24%). Las subcuencas del Río Moctezuma y Río Tamuín compartieron la mayor cantidad (55%) de especies. Al comparar entre intervalos de tiempo, los intervalos 2 y 3 (1981–1990 y 1990–2000, respectivamente) compartieron el 91% de las especies. Los intervalos 1 y 5 (anteriores a 1980 y 2011–2018, respectivamente) compartieron la menor cantidad de especies (44%).

Los análisis de agrupamiento dual dieron como resultado ocho grupos distintos. El grupo 1 tuvo especies en más de dos subcuencas en los cuatro primeros intervalos y cuya presencia en el último intervalo declinó. El grupo 2 se formó por especies presentes en más de tres subcuencas en los primeros tres intervalos de tiempo y su presencia disminuyó después del cuarto intervalo. Las especies de peces del grupo 3 fueron raras en los primeros intervalos y se encontraron en más de tres subcuencas en el cuarto y quinto intervalo de tiempo. Todas las especies de peces del grupo 4 estuvieron presentes en más de tres subcuencas en todos los intervalos. El grupo 5 estuvo formado por especies exclusivas a cada subcuenca, que se mostraron en los tres primeros intervalos, pero ausentes en el último. Los peces en el grupo 6 estuvieron presentes en todos los intervalos de tiempo. El grupo 7 estuvo formado por especies de peces presentes en los últimos tres intervalos

solamente. Finalmente, el grupo 8 incluyó especies registradas en el intervalo de tiempo 1, pero ausentes a partir de entonces (Tabla1; Figura 3).

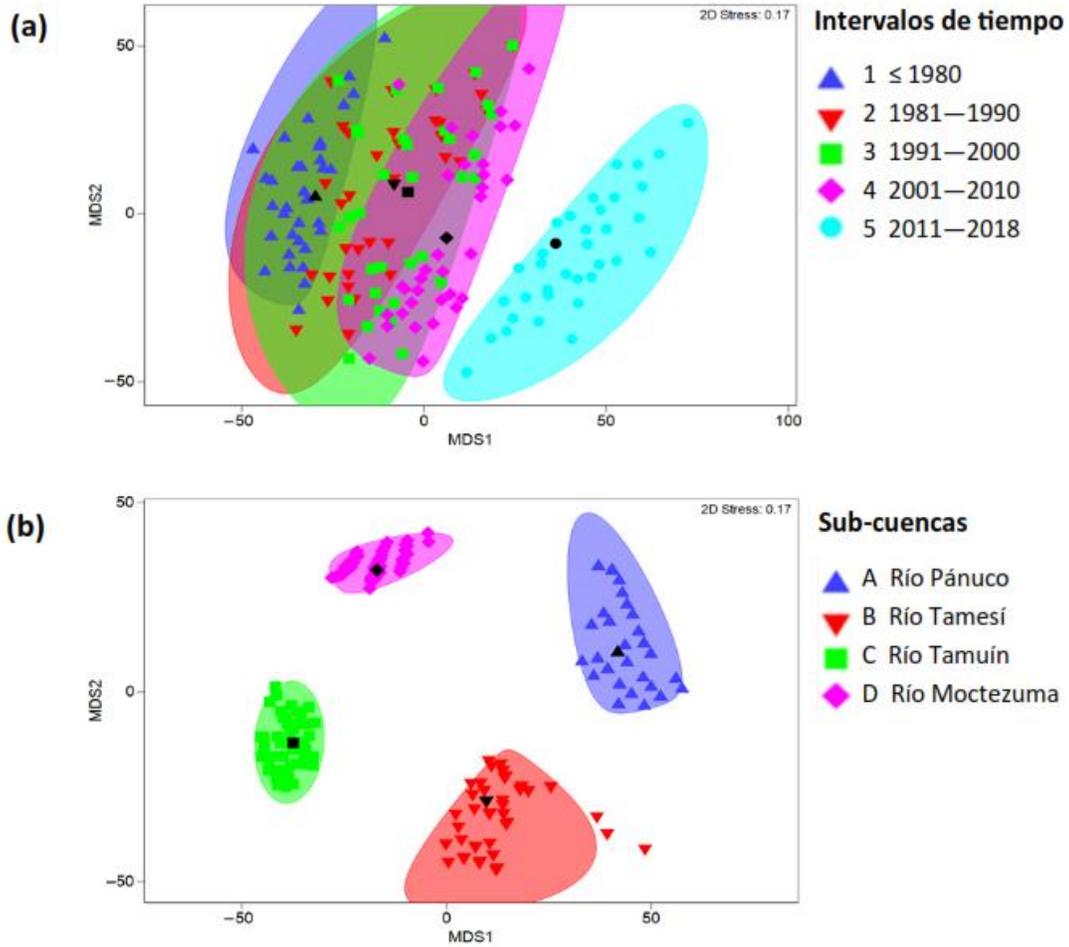


Figura 2. Comparación del escalamiento multidimensional (MDS) (valores de similitud Jaccard) de la ictiofauna del río Pánuco entre (a) intervalos de tiempo y (b) subcuencas (ver métodos para más detalles). Los íconos en negro con una forma similar representan los centroides de cada grupo.

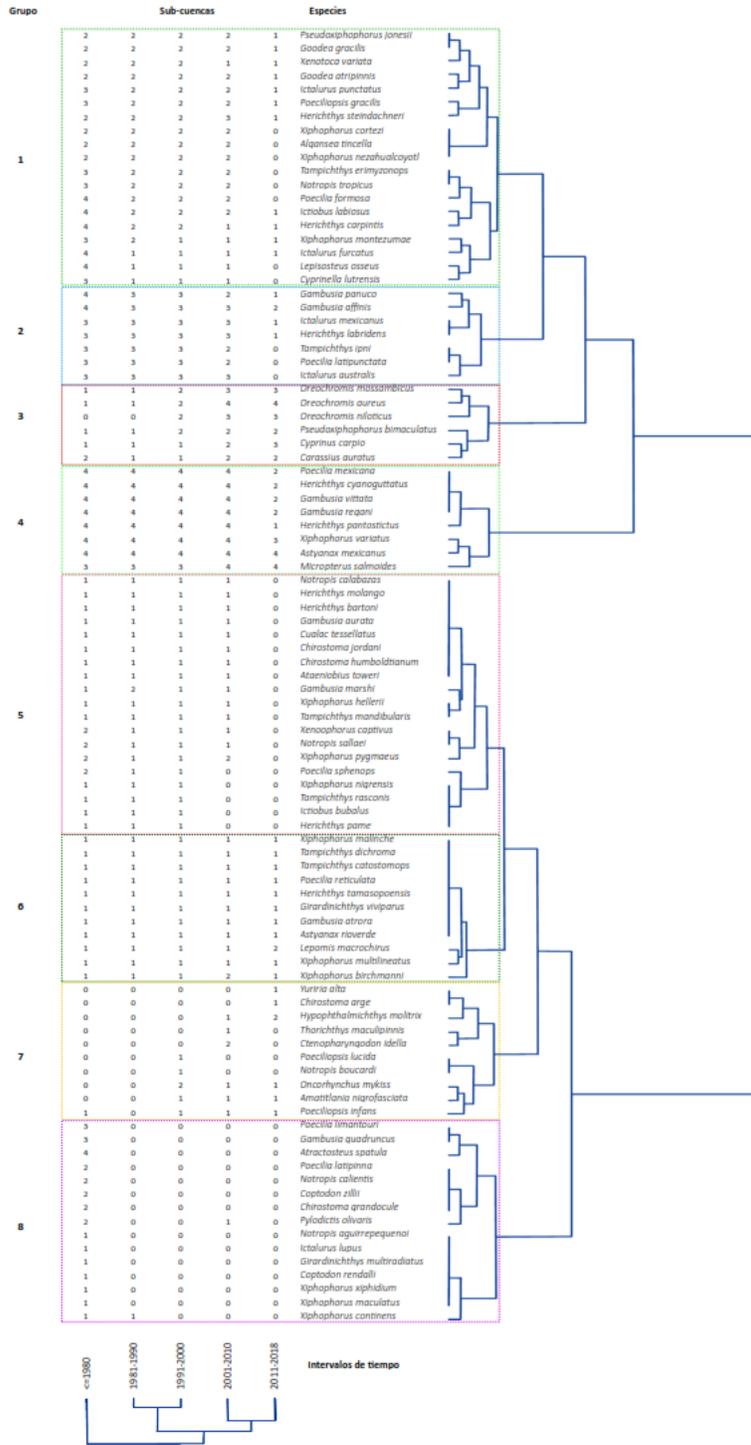


Figura 3. Resultados del análisis de agrupamiento dual de intervalos de tiempo y subcuencas para la ictiofauna del río Pánuco. Los números del 0 al 4 en las columnas indican el número de subcuencas donde se registró una especie. Los grupos formados en los análisis se indican con un número a la izquierda de cada cuadro de color. El árbol a la derecha indica similitud en la distribución entre especies y grupos de especies. El árbol al pie de la imagen indica similitud entre intervalos de tiempo.

Tabla 1. Atributos de la cuenca del río Pánuco. Grupos de especies formados por el análisis de agrupamiento dual. Para cada grupo se representó el número de especies en el grupo: el número de especies nativas, no nativas, invasoras, el número de especies en alguna categoría de riesgo por la UICN y la NOM 059 SEMARNAT 2010, además de las características generales de cada grupo.

Grupo	Especies por grupo	Nativas	No nativas	Invasoras	lista roja UICN*	NOM 059 SEMARNAT 2010**	Características
1	19	17	2	0	2	2	Ocho especies no se volvieron a registrar.
2	7	6	1	0	2	4	Tres de las especies no se volvieron a registrar.
3	6	0	6	5	2	0	Todas las especies siguen presentes.
4	8	6	2	1	0	0	Todas las especies siguen presentes.
5	19	13	6	0	7	8	Las especies no se volvieron a registrar entre el cuarto y quinto intervalo.
6	11	8	3	1	3	2	Todas las especies siguen presentes.
7	10	0	10	4	3	2	Nueve especies se introdujeron después del tercer intervalo, pero cuatro de ellas no se volvieron a registrar en los últimos intervalos.
8	15	4	11	1	3	1	Las especies no se volvieron a registrar después del primer intervalo de tiempo.

* Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Categorías de especies: NT = casi amenazada, VU = vulnerable, EN = en peligro, CR = en peligro crítico. ** NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Categorías de especies: Pr = sujetas a protección especial, A = amenazadas, P = en peligro de extinción.

El análisis de GDA para intervalos de tiempo explicó el 97.89% de la variación con dos funciones discriminantes, FD1 (primera función discriminante) 92.79% y FD2 (segunda función discriminante) 5.1%. Las especies que más contribuyeron a los cambios de especies a lo largo del tiempo fueron *Algansea tincella*, *Amatitlania nigrofasciata*, *Ataeniobius toweri*, *Carassius auratus*, *Chiostoma grandocule*, *Coptodon rendalli*, *C. zillii*,

Ctenopharyngodon idella, *Cyprinus carpio*, *Gambusia affinis*, *G. marshi*, *Ictiobus bubalus* y *Notropis boucardi* (Tabla 2). Para el análisis GDA de subcuena, encontramos el 97.38% de la variación explicada por dos funciones (FD1: 87.67% y FD2: 9.71%), altamente correlacionado con la presencia de *A. tincella*, *A. nigrofasciata*, *A. toweri*, *C. auratus*, *C. grandocule*, *C. rendalli*, *C. zillii*, *C. idella*, *C. carpio*, *G. marshi*, *Gambusia atrora*, *G. panuco*, *I. bubalus* y *N. boucardi* (Tabla 3).

Tabla 2. Especies de peces de la Cuenca del Pánuco correlacionadas con análisis de función discriminante para intervalos de tiempo (ver texto). Se muestran los valores propios y el % de varianza explicados en una función. FD: Función discriminante.

Especies	FD1	FD2
<i>Algansea tincella</i>	0.038516	0.030990
<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	-0.006545	-0.114626
<i>Ataeniobius toweri</i>	0.022237	0.017892
<i>Carassius auratus</i>	-0.007613	0.028727
<i>Chirostoma grandocule</i>	0.008891	0.310992
<i>Coptodon rendalli</i>	0.005133	0.179551
<i>Coptodon zillii</i>	0.008891	0.310992
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	0.035840	-0.127134
<i>Cyprinus carpio</i>	-0.029556	-0.062774
<i>Gambusia affinis</i>	0.023831	0.103444
<i>Gambusia marshi</i>	0.024345	0.026311
<i>Ictiobus bubalus</i>	0.013731	0.063038
<i>Notropis boucardi</i>	0.012446	-0.089352
Eigenvalor	126.94	7.05
% de varianza	92.79	5.1

Tabla 3. Especies de peces de la Cuenca del Pánuco correlacionadas con análisis de función discriminante para subcuencas (ver texto). Se muestran los valores propios y el % de varianza explicados en cada función. FD: Función discriminante.

Especies	FD1	FD2
<i>Algansea tincella</i>	0.103136	-0.044257
<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	0.056162	0.165854
<i>Ataeniobius toweri</i>	0.054143	-0.333427
<i>Carassius auratus</i>	0.080127	0.099953
<i>Chirostoma grandocule</i>	0.001050	0.068697
<i>Coptodon rendalli</i>	0.022928	0.067710
<i>Coptodon zillii</i>	0.005592	0.038124
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	-0.001050	-0.068697
<i>Cyprinus carpio</i>	0.062067	0.143948
<i>Gambusia atrora</i>	0.049687	0.212331
<i>Gambusia marshi</i>	-0.023292	0.029809
<i>Gambusia panuco</i>	0.029366	-0.127961
<i>Ictiobus bubalus</i>	-0.010438	-0.070169
<i>Notropis boucardi</i>	0.013536	-0.083357
Eigenvalor	179.29	19.86
% of varianza	87.67	9.7

Discusión

Cambios en composición

El presente estudio descubrió tendencias diferenciadoras en la fauna dulceacuícola del río Pánuco durante los últimos 50 años. Si bien se encontraron diferencias significativas sólo entre el primer y el último intervalo, los cambios ocurrieron gradualmente durante el período de estudio. El primer y segundo intervalo de tiempo compartieron el 82% de las especies, con 15 especies registradas en el primer intervalo que se perdieron en el intervalo 2. Estas incluyeron 12 especies no nativas (p.e., *C. zilli*; CONABIO, 2020), que tal vez no pudieron establecerse y tres especies nativas (p.e., *Notropis calientis*, en peligro crítico; Domínguez, 2019). Entre los intervalos de tiempo 2 y 3, las subcuencas fueron más homogéneas (similitud al 91%) y se introdujeron seis especies no nativas (incluidas las invasoras *A. nigrofasciata*, *Oncorhynchus mykiss* y *O. niloticus*; CONABIO, 2020). Especies nativas, como *Xiphophorus continens* (deficiente en datos, según Mercado Silva (2019) no se encontraron después del tercer intervalo de tiempo).

Curiosamente, la homogeneización de especies sólo se encontró en los tres primeros intervalos de tiempo, coincidiendo con una política de ámbito nacional para la introducción de especies para la acuicultura. Durante las décadas de 1970 y 1980, varios programas gubernamentales promovieron las granjas de peces y la siembra en estanques de especies no nativas (Ibáñez et al., 2014). Estas políticas llevaron a un aumento sustancial en el número de especies introducidas en todo el país (Amador del Angel y Wakida-Kusunoki, 2014; Contreras-Balderas et al., 2002; Mejía-Mojica et al., 2012). Pasados estos intervalos de tiempo, notamos una disminución en la similitud de especies, que ha continuado hasta el presente. Los intervalos tercero y cuarto compartieron el 86% de las especies, pero cuatro especies no nativas (incluidos los invasores *Hypophthalmichthys molitrix* y *C. idella*; CONABIO, 2020) se encontraron por primera vez en el Pánuco. Siete especies, incluidas *Herichthys pame*, *Xiphophorus nigrensis* y *Tampichthys rasconis* (este último en peligro; Mejía-Guerrero, 2019) no se encontraron después del intervalo 4. La diferenciación más alta (59% de especies compartidas) se encontró entre los intervalos 4 y 5, el 29% de las especies en el período 4 no se encontraron en período 5, y dos especies recién introducidas.

La diferenciación gradual resultó finalmente en que el 34% de las especies se compartieron entre el primer y último intervalo de tiempo. El 47% de las especies nativas registradas en el primer intervalo de tiempo no se registró en los últimos intervalos y se observó la introducción del 10% de especies no nativas, de las cuales el 50% se considera invasivo (CONABIO, 2020). Si bien se esperaba una homogeneización cada vez mayor durante tiempo en la cuenca del Pánuco, lo que se detectó fue un marcado incremento en la diferenciación ictiológica (por pérdida de especies) que ocurre después de la introducción de especies no nativas en la región. Varios estudios han demostrado que las invasiones de especies pueden resultar en la pérdida de nativas (Dextrase y Mandrak, 2006; Esmaili et al., 2015; Light y Marchetti, 2007). La introducción de loricáridos en el embalse de Infiernillo en México (Contreras-Balderas et al., 2008; Guzman y Barragan, 1997) es un ejemplo de cómo las invasoras han llevado al colapso la fauna nativa. Sin embargo, existen muchos casos en los que es difícil establecer una relación de causa y efecto entre una introducción de especies no nativas con la desaparición de especies nativas. Por ejemplo, la introducción de *Oreochromis mossambicus* en el estado de Morelos en la década de 1970 coincidió con la extirpación local de *Poeciliopsis balsas*. Aunque los efectos de las especies no nativas se citaron como una causa probable de la extirpación (Mejía-Mojica et al., 2012; Olds et al., 2011), el mecanismo que condujo a la desaparición de las especies nativas no estaba claramente establecido. Similar a este estudio, los resultados de este proyecto identificaron aumentos en la distribución de los no nativos que coinciden ampliamente con registros decrecientes de especies nativas.

Cambio de ensamble entre intervalos de tiempo

Los resultados del análisis de conglomerados ayudaron a identificar cuales especies ingresaron o se perdieron de las subcuencas a través del tiempo. El grupo 3 estuvo integrado por especies invasoras que expandieron su rango de distribución luego de ser introducidas en una de las subcuencas. El grupo 7, también integrado por especies exóticas, estaba compuesto por especies que no aparecieron en intervalos de tiempo posteriores, lo que sugiere que no pudieron establecerse. Estos dos grupos incluyen el 17% de todas las

especies que se encuentran en la Cuenca del Pánuco, y son especies muy utilizadas en acuicultura, pesca comercial y deportiva, y para el control biológico en todo el mundo (Amador del Angel y Wakida-Kusunoki, 2014; Marchetti et al., 2004; Olds et al., 2011). Los grupos 1 y 5 se integraron por especies catalogados en algún estado de conservación y que no se encontraron en intervalos de tiempo recientes. Estos pueden considerarse los grupos más vulnerables y comprenden el 40% de las especies del Pánuco. En estos grupos se incluyen *Herichthys steindachneri*, *A. toweri*, *Herichthys bartoni*, *Notropis calabazas*, *T. mandibularis*, *T. rasconis* y *Xenophorus captivus*, todos éstos enumerados por la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y NOM 059 SEMARNAT 2010 como en peligro crítico o amenazado. Futuras expediciones podrían centrarse en la búsqueda de estas especies en sitios en donde previamente se hayan registrado.

Derivado de los análisis, se formaron dos grandes grupos. Uno incluía especies invasoras no nativas cuyas plasticidad ecológica y rasgos de la historia de vida (es decir, adaptabilidad, alto rendimiento reproductivo y capacidad de dispersión) permitieron su expansión a lo largo de la cuenca, lo que podría conducir a interacciones negativas (es decir, interferencia, depredación y competencia) con especies nativas (Sakai et al., 2001). Se formó un segundo grupo por especies nativas, muchas de las cuales se conocen de ecosistemas de agua dulce únicos, a menudo aislados (es decir, manantiales del desierto o cabecera de pequeños arroyos) o tienen rangos relativamente pequeños (es decir, *Notropis calabazas*, *Xiphophorus pygmaeus*, *X. nigrensis*). Las faunas nativas son generalmente vulnerables a la introducción de competidores y depredadores, además de ser susceptibles a enfermedades (Gozlan et al., 2010). Al observar tantas especies nativas que no se registraron en los últimos intervalos de tiempo, sugiere una pérdida acelerada de especies. Esto necesita ser abordado mediante la implementación de medidas de conservación específicas para especies.

Este estudio tiene sus limitaciones por la falta de información concisa sobre la ausencia de especies en las bases de datos, lo que nos impide calcular el número real de especies que

desaparecen en el Pánuco. Sin embargo, el 37% de las especies que no se encuentran en el último intervalo de tiempo de este análisis también figuran en la Lista Roja de la UICN o en la NOM-059-SEMARNAT-2010, además otro 35% de las especies registradas no dispone de datos en misma lista. Este estudio apunta a una potencial tasa de pérdida acelerada de especies desde una perspectiva regional. Por otro lado, se reconoce que los conjuntos de datos pueden verse afectados por las diferencias en los esfuerzos de muestreo realizados a lo largo del tiempo. El conjunto de datos obtenido es el resultado de los esfuerzos de muchos científicos a lo largo de décadas cuyos objetivos, estrategias y métodos de muestreo pueden haber diferido considerablemente. Los estudios a gran escala que integran información de una variedad de fuentes están sujetos a tales sesgos en la metodología de muestreo (Clavero y García-Berthou, 2006; Marchetti et al., 2006; Taylor, 2004). A pesar de estas limitaciones, se considera que el uso de curvas de rarefacción y períodos de tiempo relativamente largos para el análisis ayudan a abordar algunos de los problemas derivados de una falta de estandarización (Colwell et al., 2004).

Contribución de especies

Se identificaron 13 especies que generaron cambios significativos a lo largo de los intervalos de tiempo. Dos eran nativos y once (incluidas cinco invasoras) eran no nativas. Los ciprínidos *Cyprinus carpio*, *C. idella* y *C. auratus* se introdujeron antes de la década de 1980 para su uso en acuicultura y acuarios y hoy están establecidos en el Pánuco y en general en todo el país (Contreras-Balderas et al., 2008; Miller et al., 2009). Los cíclidos *A. nigrofasciata* y *C. zilli*, también especies no nativas que causan cambios significativos en los intervalos de tiempo, son conocidos porque afectan a los cíclidos y ciprínidos nativos (Contreras-MacBeath et al., 1998; Trujillo-Jiménez, 1998; Varela-Romero et al., 2002). Catorce especies fueron responsables de las diferencias entre subcuencas. La mayoría de las especies responsables de los cambios en las diferencias entre intervalos de tiempo fueron también responsables de las diferencias entre subcuencas. Sólo *Gambusia panuco* y *G. atrora* fueron responsables para diferencias entre subcuencas, pero no para diferencias entre intervalos de tiempo. Estos resultados sugieren fuertemente que las especies invasoras no nativas de

uso en la acuicultura podrían ser en gran parte responsables de los cambios en la composición de peces de la Cuenca del Pánuco. Los programas locales y federales de fomento de la acuicultura que siguen aplicándose en el país, ha dado lugar a un aumento de la introducción de especies exóticas (Cohen y Carlton, 1998) y afectando a las comunidades de peces nativas (Contreras-Balderas et al., 2008). Otras amenazas incluyen la desecación de muchos arroyos y la contaminación de ríos. Por ejemplo, los distritos de riego hídrico como Mante, Xicoténcatl, Las Ánimas y Río Pánuco, modifican y desvían el curso del agua hacia plantaciones de caña de azúcar, cítricos y otros cultivos (Agua.org, 2020). La contaminación proveniente de la agricultura y la industria ha afectado gravemente a los sistemas de agua, especialmente en la parte alta (ríos San Juan y Tula) y baja (Tampico-Madero y Altamira) de la Cuenca del Pánuco, haciendo que varios tramos de ríos sean inhabitables (Buenfil-Friedman, 2009). Estas actividades seguirán afectando la fauna autóctona salvo que se modifique su funcionamiento, tomando en cuenta las necesidades de protección hábitats o mediante la adopción de estrategias de mitigación de impactos, especialmente en áreas de alto endemismo (Edwards y Abivardi, 1998).

Los resultados de este estudio se pueden utilizar para identificar las especies que probablemente corren el mayor peligro de verse afectadas por actividades antropogénicas. Si bien se sabe mucho sobre cómo las especies no nativas alteran la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de agua dulce, los estudios que incorporan una perspectiva de escala geográfica amplia y a largo plazo pueden ayudarnos a comprender la magnitud de los desafíos que impone la homogeneización y diferenciación biótica (Guo y Olden, 2014). Este proyecto es una primera aproximación para cuantificar la homogeneización de la fauna de peces y las tasas de diferenciación en México. Este estudio ofrece información y un enfoque analítico que podría implementarse en otras áreas del país. Además, destaca aspectos de los cambios en la fauna que deberían incorporarse en las estrategias nacionales y regionales para la conservación de la biodiversidad.

Referencias

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., ... Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5), 403-414.
- Agua.org (2020). Región hidrológica num. 26 Río Pánuco. Cuenca del Río Guayalejo-Tamesí. Agua.org.mx. <https://agua.org.mx/biblioteca/region-hidrologica-num-26-rio-panuco-cuenca-del-rio-guayalejo-tamesi/> (Acceso 2 de enero de 2020).
- Amador del Angel, L. E., y Wakida-Kusunoki, A. T. (2014). Peces invasores en el Sureste de México. En: *Especies acuáticas invasoras en México* (pp. 425-433). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. México.
- Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). En: *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online* (pp. 1-15). American Cancer Society.
- Buenfil-Friedman, J. (2009). Adaptación a los impactos del cambio climático en los humedales costeros del Golfo de México. Instituto Nacional de Ecología. México D.F. México.
- Clarke, K. R., y Gorley, R. N. (2015). PRIMER v7: Vol. Version 7. PRIMER-E Plymouth.
- Clavero, M., y García-Berthou, E. (2006). Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, 16(6), 2313-2324.
- Cohen, A. N., y Carlton, J. T. (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, 279(5350), 555-558.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Stistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut.
- Colwell, Robert K., Mao, C. X., y Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10), 2717-2727.
- CONABIO. (2020). Especies exóticas invasoras. <http://enciclovida.mx/exoticas-invasoras?grupo=Peces> (Acceso 16 de diciembre de 2019).
- Contreras-Balderas, S., y Almada-Villela, P. (1996). *Astyanax mexicanus* ssp. *Jordani*. IUCN <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T2270A9379535.en>.
- Contreras-Balderas, S., Ruiz-Campos, G., Schmitter-Soto, J. J., Díaz-Pardo, E., ... Lyons, J. (2008). Freshwater fishes and water status in México: A country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 11(3), 246-256.
- Contreras-Balderas, S., Almada-Villela, P., Lozano-Vilano, M. de L., y García-Ramírez, M. (2002). Freshwater fish at risk or extinct in México. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12(2), 241-251.
- Contreras-Balderas, S., y Ramírez-Flores, M. (2000). Inventario nacional de la ictiofauna dulceacuícola mexicana. En: *Estado de salud de la acuicultura en México*. Vol 5. (pp. 47-70). Instituto Nacional de la Pesca/Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México D.F. México.

- Contreras-MacBeath, T., Mejia-Mojica, H., y Carrillo-Wilson, R. C. (1998). Negative impact on the aquatic ecosystems of the state of Morelos, Mexico from introduced aquarium and other commercial fish. *Aquarium Sciences and Conservation*, 2(2), 67-78.
- Daga, V. S., Skóra, F., Padial, A. A., Abilhoa, V., Gubiani, É. A., y Vitule, J. R. S. (2015). Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: Comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia*, 746(1), 327-347.
- Darnell, R. M. (1962). Fishes of the rio Tamesi and related coastal lagoons in East-Central Mexico. *Institute of Marine Science*, 8, 290-365.
- Demey, J. R., Pla, L., Vicente-Villardón, J. L., Di Rienzo, J., y Casanoves, F. (2011). Medidas de distancia y similitud. En: *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Vol. 5. (pp. 47-59). Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, EUA.
- Dextrase, A. J., y Mandrak, N. E. (2006). Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biological Invasions*, 8(1), 13-24.
- DOF. (2017). Diario Oficial de la Federación. Acuerdo por el que se dan a conocer los resultados del estudio técnico de aguas nacionales superficiales en las cuencas hidrológicas Río Amajac, Río Verde 1, Río Verde 2, Río Verde 3, Río Tamasopo 1, Río Tamasopo 2, Río Gallinas, Río El Salto, Río Valles, Río Tampaón 1, Río Choy, Río Coy 2, Río Tampaón 2, Río Huichihuayan, Río Moctezuma 3, Río Moctezuma 5 y Río Pánuco 1, mismas que forman parte de la Subregión Hidrológica Río Pánuco, de la Región Hidrológica número 26 Pánuco. Diario Oficial de la Federación. http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5512516&fecha=07/02/2018 (Acceso 10 de diciembre de 2019).
- Domínguez, O. (2019). *Notropis calientis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T191275A1974814. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T191275A1974814.en>
- Edwards, P. J., y Abivardi, C. (1998). The value of biodiversity: Where ecology and economy blend. *Biological Conservation*, 83(3), 239-246.
- Esmaeili, H. R., Teimori, A., Owfi, F., Abbasi, K., y Coad, B. W. (2015). Alien and invasive freshwater fish species in Iran: Diversity, environmental impacts and management. *Iranian Journal of Ichthyology*, 1(2), 61-72.
- Espinosa Perez, H., y Ramírez H, M. (2015). Exotic and invasive fishes in Mexico. *Check List*, 11(3), 1-13.
- FishNet2. (2018). FishNet2. <http://www.fishnet2.net/search.aspx> (Acceso 4 de enero de 2019).
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., y van der Laan, R. (2019). Eschmeyer's Catalog of Fishes. <https://www.calacademy.org/scientists/projects/eschmeyers-catalog-of-fishes> (Acceso 16 de diciembre de 2019).
- García-De León, F. J., Hernández Sandoval, A. I., Contreras-Catala, F., Sánchez-Velasco, L., y Ruiz-Campos, G. (2018). Distribution of fishes in the Río Guayalejo-Río Tamesí system and

- relationships with environmental factors in northeastern Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 101(1), 167-180.
- GBIF.org. (2018). GBIF.org (01 October 2018) GBIF. <https://doi.org/10.15468/dl.06fzua>
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., y Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76(4), 751-786.
- Guo, Q., y Olden, J. D. (2014). Spatial scaling of non-native fish richness across the United States. *PLoS ONE*, 9(5), 1-6.
- Gutiérrez-Yurrita, P. J., Morales-Ortiz, J. A., y Marín-García, L. (2013). Diversidad biológica, distribución y estrategias de conservación de la ictiofauna de la cuenca del río Moctezuma, centro de México. *Limnetica*, 32(2), 215-228.
- Guzman, A. F., y Barragan, S. J. (1997). Presencia de bagre sudamericano (Osteichthyes: Loricariidae) en el río Mezcala, Guerrero, México. *Vertebrata Mexicana*, 3, 1-4.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. En: *Palaeontologia Electronica*. Vol. 4. (pp. 1-9).
- Hudson, P. F., Hendrickson, D. A., Benke, A. C., Rodiles-Hernández, R., y Minckle, W. L. (2005). Rivers of Mexico. En: *Rivers of North America* (pp. 1030-1084). Academic Press. Toronto, ON, CA.
- Ibáñez, A. L., Pérez-Ramírez, M., y García-Calderón, J. L. (2014). Institutional development of freshwater fish stocking in Mexico. *Journal of Fish Biology*, 85(6), 2003-2009.
- INEGI (2018). Mapas Hidrológicos. Instituto Nacional de Estadística y Geografía; Instituto Nacional de Estadística y Geografía. INEGI. <https://www.inegi.org.mx/temas/hidrologia/> (Acceso 9 de febrero de 2018).
- Jiménez-Valverde, A., y Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista ibérica de arcnología*, 8, 151-161.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G., y Brosse, S. (2008). Null model of biotic homogenization: A test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions*, 14(2), 291-300.
- Light, T., y Marchetti, M. P. (2007). Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 21(2), 434-446.
- Lockwood, J. L., y Mckinney, M. (2001). *Biotic Homogenization*. Springer, EUA.
- Marchetti, M. P., Lockwood, J. L., y Light, T. (2006). Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation*, 127(3), 310-318.
- Marchetti, M. P., Moyle, P. B., y Levine, R. (2004). Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology*, 49(5), 646-661.

- Mejía Guerrero, O. (2019). *Tampichthys rasconis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T191296A1975296. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T191296A1975296.en>.
- Mejía-Mojica, H., Rodríguez-Romero, F. de J., y Díaz-Pardo, E. (2012). Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 669-681.
- Mercado Silva, N. (2019). *Xiphophorus continens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T191777A2002890. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T191777A2002890.en>.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., y Norris, S. M. (2009). Peces dulceacuícolas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A.C., El Colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto.
- Morrone, J. J., y Escalante, T. (2016). Introducción a la biogeografía. Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Murtagh, F., y Legendre, P. (2014). Ward's hierarchical agglomerative clustering method: Which algorithms implement Ward's criterion? *Journal of Classification*, 31(3), 274-295.
- Myers, G. S. (1949). Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 28, 315-322.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., y Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the World* (5th ed.). Wiley: Hoboken, NJ. EUA.
- Olden, J. D., Poff, L., y McKinney, M. L. (2006). Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation*, 127(3), 261-271.
- Olden, Julian D. (2016). Biotic Homogenisation. En *Encyclopedia of Life Sciences* (pp. 1-8). American Cancer Society.
- Olden, Julian D., y Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162(4), 442-460.
- Olds, A. A., Smith, M. K. S., Weyl, O. L. F., y Russell, I. A. (2011). Invasive alien freshwater fishes in the Wilderness lakes system, a wetland of international importance in the Western Cape province, South Africa. *African Zoology*, 46(1), 179-184.
- Pérez-Miranda, F., O. Mejía, O., López, B, y Říčan, O. 2020. Molecular clocks, biogeography and species diversity in *Herichthys* with evaluation of the role of Punta del Morro as a vicariant brake along the Mexican Transition Zone in the context of local and global time frame of cichlid diversification. *PeerJ*, 8(e8818), 1-27.
- Petsch, D. K. (2016). Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *International Review of Hydrobiology*, 101(3-4), 113-122.
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854-856.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., ... Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 305-332.

- Schmitter-Soto, J. J. (2017). A revision of *Astyanax* (Characiformes: Characidae) in Central and North America, with the description of nine new species. *Journal of Natural History*, 51(23-24), 1331-1424.
- Soto Galera, E. (2018). Actualización de la Colección Nacional de Peces dulceacuícolas mexicanos, ENCB. <https://www.gbif.org/dataset/36b77d42-895c-4192-8872-8f234d58071a> (Acceso 30 de abril de 2019).
- StatSoft. (2011). STATISTICA (Version 10). StatSoft, Inc. <http://www.qualitydigest.com/inside/six-sigma-news/statsoft-releases-statistica-version-10-analytics-solutions-012311.html>
- Taylor, E. B. (2004). An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(1), 68-79.
- Taylor, E. B. (2010). Changes in taxonomy and species distributions and their influence on estimates of faunal homogenization and differentiation in freshwater fishes. *Diversity and Distributions*, 16(4), 676-689.
- Trujillo-Jiménez, P. (1998). Trophic spectrum of the cichlids *Cichlasoma (Parapetenia) istlanum* and *Cichlasoma (Archocentrus) nigrofasciatum* in the Amacuzac River, Morelos, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, 13(4), 465-473.
- Varela-Romero, A., Ruiz-Campos, G., Yépez-Velázquez, L. M., y Alaníz-García, J. (2002). Distribution, habitat and conservation status of desert pupfish (*Cyprinodon macularius*) in the Lower Colorado River Basin, Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12(2), 157-165.
- Vargas, P. V., Arismendi, I., y Gomez-Uchida, D. (2015). Evaluating taxonomic homogenization of freshwater fish assemblages in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 88(1), 1-16.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., y Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- Vitule, J. R. S., Skóra, F., y Abilhoa, V. (2012). Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18(2), 111-120.

Apéndice A

Lista de referencias utilizadas para obtener información de colecciones de peces en la cuenca de Pánuco; información proporcionada por Cruz-Ruiz (datos no publicados).

- Arce-H, M., J. G. Lundberg, y M. A. O'Leary. «Phylogeny of the North American catfish family Ictaluridae (Teleostei: Siluriformes) combining morphology, genes and fossils». *Cladistics* 33, 4 (2017): 406-28.
- Ávila, E. G., A. Valero, y C. Macías-García. «Componentes conductuales del cortejo incrementan la exposición a parásitos en el pez vivíparo *xenoporphorus captivus*». *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 14, 2 (2011): 83-89.
- Barbour, C. D. «The systematics and evolution of the genus *Chirostoma*, Swainson (Pisces, Atherinidae)». *Tulane studies in zoology and botany*. 18 (1973): 97-141.
- Barbour, C. D., y R. R. Miller. «A revision of the Mexican cyprinid fish genus *Algansea*». Michigan Univ. Ann Arbor (USA) Museum of Zoology eng 29351, 1978.
- Bart, H. L., M. D. Clements, R. E. Blanton, K. R. Piller, y D. L. Hurley. «Discordant molecular and morphological evolution in Buffalo fishes (Actinopterygii: Catostomidae)». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 2 (2010): 808-20.
- Bloom, D. D., J. T. Weir, K. R. Piller, y N. R. Lovejoy. «Do freshwater fishes diversify faster than marine fishes? A test using state-dependent diversification analyses and molecular phylogenetics of new world silversides (Atherinopsidae)». *Evolution* 67, 7 (2013): 2040-57.
- Bono, L. M., O. Rios-Cárdenas, y M. R. Morris. «Alternative life histories in *Xiphophorus multilineatus*: Evidence for different ages at sexual maturity and growth responses in the wild». *Journal of Fish Biology* 78, 5 (2011): 1311-22.
- Castañeda-Rivera, M., J. M. Grijalva-Chon, L. E. Gutiérrez-Millán, G. Ruiz-Campos, y A. Varela-Romero. «Analysis of the *Ictalurus pricei* complex (Teleostei: Ictaluridae) in northwest Mexico based on mitochondrial DNA». *The Southwestern Naturalist* 59, 3 (2014): 434-38.
- Chernoff, B., y R. R. Miller. «Systematics and variation of the aztec shiner, *Notropis sallei*, a cyprinid fish from Central Mexico.» *Proceedings of the Biological Society of Washington*, (1981).
- Chernoff, B., y R. R. Miller. «Fishes of the *Notropis calientis* Complex with a key to the southern shiners of Mexico». *Copeia* 1986, 1 (1986): 170-83.
- Culumber, Z. W., y G. G. Rosenthal. «Mating preferences do not maintain the tailspot polymorphism in the platyfish, *Xiphophorus variatus*». *Behavioral Ecology* 24, 6 (2013): 1286-91.
- Culumber, Z. W., y M. Tobler. «Ecological divergence and conservatism: spatiotemporal patterns of niche evolution in a genus of livebearing fishes (Poeciliidae: *Xiphophorus*)». *BMC Evolutionary Biology* 16, 1 (2016): 44.
- Doadrio, I., y O. Domínguez. «Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31, 2 (2004): 416-30.
- Domínguez-Domínguez, O., C. Pedraza-Lara, N. Gurrola-Sánchez, S. Perea, R. Pérez-Rodríguez, I. Israde-Alcántara, V. H. Garduño-Monroy, I. Doadrio, G. Pérez-Ponce de León, y D. R. Brooks. «Historical biogeography of the Goodeinae (Cyprinodontiformes)». En: *Viviparous Fishes II*, M. C. Uribe & H. J. Grier (Eds.), 19-61. Homestead, FL, 2010.
- Domínguez-Domínguez, O., D. M. Bernal-Zuñiga, y K. R. Piller. «Two new species of the genus *Xenotoca* Hubbs and Turner, 1939 (Teleostei, Goodeidae) from Central-Western Mexico». *Zootaxa* 4189, 1 (2016): 81-98.
- Echelle, A. A., E. W. Carson, A. F. Echelle, R. A. Van Den Bussche, T. E. Dowling, y A. Meyer. «Historical biogeography of the New-World pupfish genus *Cyprinodon* (Teleostei: Cyprinodontidae)». *Copeia*, 2 (2005): 320-39.
- García-De León, F. J., A. I. Hernández Sandoval, F. Contreras-Catala, L. Sánchez-Velasco, y G. Ruiz-Campos. «Distribution of fishes in the río Guayalejo-Río Tamesí system and relationships with environmental factors in northeastern Mexico». *Environmental Biology of Fishes* 101, 1 (2018): 167-80.
- Gutiérrez-Yurrita, P. J., J. A. Morales-Ortiz, y L. Marín-García. «Diversidad biológica, distribución y estrategias de conservación de la ictiofauna de la cuenca del río Moctezuma, centro de México». *Limnetica* 32, 2 (2013): 215-28.
- Kang, J. H., M. Schartl, R. B. Walter, y A. Meyer. «Comprehensive phylogenetic analysis of all species of swordtails and platies (Pisces: Genus *Xiphophorus*) uncovers a hybrid origin of a swordtail fish, *Xiphophorus monticolus*, and

demonstrates that the sexually selected sword originated in the ancestral lineage of the genus, but was lost again secondarily». *BMC Evolutionary Biology* 13, 1 (2013): 25.

- Lundberg, J. L. «The phylogeny of ictalurid catfishes: A synthesis of recent work». En: *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes.*, R. L. Mayden (ed.), 392-420. California, S.F.
- Lyons, J., y N. Mercado-Silva. «*Notropis calabazas* (Teleostei; Cyprinidae): New species from the Río Pánuco Basin of Central México». *Copeia*, 4 (2004): 868-75.
- Lyons, J., K. R. Piller, J. M. Artigas-Azas, O. Domínguez-Domínguez, P. Gesundheit, M. Köck, M. Medina-Nava, N. Mercado-Silva, A. Ramírez García, y K. M. Findley. «Distribution and current conservation status of the Mexican Goodeidae (Actinopterygii, Cyprinodontiformes)». *ZooKeys* 885 (2019): 115-58.
- MacLaren, R. D., y A. Fontaine. «Incongruence between the sexes in preferences for body and dorsal fin size in *Xiphophorus variatus*». *Behavioural Processes* 92 (2013): 99-106.
- Miranda, R., D. Galicia, S. Monks, y G. Pulido-Flores. «First record of *Goodea atripinnis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) in the state of Hidalgo (Mexico) and some considerations about its taxonomic position». *Hidrobiológica* 20, 2 (2010): 185-90.
- Ornelas-García, C. P., E. Martínez-Ramírez, y I. Doadrio. «A new species of killifish of the family Profundulidae from the highlands of the Mixteca region, Mexico». *Revista mexicana de biodiversidad* 86, 4 (2015): 926-33.
- Palacios, M., G. Voelker, L. A. Rodríguez, M. Mateos, y M. Tobler. «Phylogenetic analyses of the subgenus *Mollienesia* (Poecilia, Poeciliidae, Teleostei) reveal taxonomic inconsistencies, cryptic biodiversity, and spatio-temporal aspects of diversification in middle America». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103 (2016): 230-44.
- Pérez-Miranda, F., O. Mejía, E. Soto-Galera, H. Espinosa-Pérez, L. Piálek, y O. Řičan. «Phylogeny and species diversity of the genus *Herichthys* (Teleostei: Cichlidae)». *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 56, 2 (2018): 223-247.
- Pérez-Rodríguez, R., O. Domínguez-Domínguez, G. Pérez Ponce de León, y I. Doadrio. «Phylogenetic relationships and biogeography of the genus *Algansea* Girard (Cypriniformes: Cyprinidae) of central Mexico inferred from molecular data». *BMC Evolutionary Biology* 9, 1 (2009): 223.
- Reznick, D. N., A. I. Furness, R. W. Meredith, y M. S. Springer. «The origin and biogeographic diversification of fishes in the family Poeciliidae». *PLOS ONE* 12, 3 (2017): e0172546.
- Řičan, O., L. Piálek, K. Dragová, y J. Novák. «Diversity and evolution of the Middle American cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) with revised classification». *Vertebrate Zoology* 66 (2016): 1-102.
- Rodiles-Hernández, R., J. G. Lundberg, y J. P. Sullivan. «Taxonomic discrimination and identification of extant blue catfishes (Siluriformes: Ictaluridae: *Ictalurus furcatus* Group)». *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 159, 1 (2010): 67-82.
- Rosen, D. E. «Middle-american poeciliid fishes of the genus *Xiphophorus*». *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 5 (1960): 57-242.
- Rosen, D. E., y R. MacLaren Bailey. «The Poeciliid Fishes (Cyprinodontiformes : Their Structure, Zoogeography, and Systematics 126, 1». *Bulletin of the AMNH* 126, no. 1 (1963): 1-176.
- Schönhuth, S., y I. Doadrio. «Phylogenetic relationships of mexican minnows of the genus *Notropis* (Actinopterygii, Cyprinidae)». *Biological Journal of the Linnean Society* 80, 2 (2003): 323-37.
- Schönhuth, S., I. Doadrio, O. Domínguez-Domínguez, D. M. Hillis, y R. L. Mayden. «Molecular evolution of southern North American Cyprinidae (Actinopterygii), with the description of the new genus *Tampichthys* from Central Mexico». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47, 2 (2008): 729-56.
- Schönhuth, S., y R. L. Mayden. «Phylogenetic relationships in the genus *Cyprinella* (Actinopterygii: Cyprinidae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 1 (2010): 77-98.
- Webb, S. A. «Molecular systematics of the genus *Allodontichthys* (Cyprinodontiformes: Goodeidae)». *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12, 2 (2002): 193-205.
- Wright, J. J., S. R. David, y T. J. Near. «Gene trees, species trees, and morphology converge on a similar phylogeny of living gars (Actinopterygii: Holostei: Lepisosteidae), an ancient clade of ray-finned Fishes». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63, 3 (2012): 848-56.

Apéndice B

Especies de peces de agua dulce de la Cuenca del Pánuco registradas (1 = presencia, 0 = ausencia) en cinco intervalos de tiempo y cuatro subcuencas: (A) Río Pánuco, (B) Río Tamesí, (C) Río Tamuín, (D) Río Moctezuma.

No.	Nombre científico	Intervalo 1 (≤1980)				Intervalo 2 (1981–1990)				Intervalo 3 (1991–2000)				Intervalo 4 (2001–2010)				Intervalo 5 (2011–2018)			
		A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
1	<i>Algansea tincella</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
2	<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3	<i>Astyanax rioverde</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
4	<i>Astyanax mexicanus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
5	<i>Ataeniobius toweri</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
6	<i>Atractosteus spatula</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	<i>Carassius auratus</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
8	<i>Chirostoma arge</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
9	<i>Chirostoma grandocule</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	<i>Chirostoma humboldtianum</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
11	<i>Chirostoma jordani</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
12	<i>Coptodon rendalli</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Coptodon zillii</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
15	<i>Cualac tessellatus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
16	<i>Cyprinella lutrensis</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
17	<i>Cyprinus carpio</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
18	<i>Gambusia affinis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0
19	<i>Gambusia atrora</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
20	<i>Gambusia aurata</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
21	<i>Gambusia marshi</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
22	<i>Gambusia panuco</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
23	<i>Gambusia quadruncus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	<i>Gambusia regani</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
25	<i>Gambusia vittata</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
26	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	<i>Girardinichthys viviparus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
28	<i>Goodea atripinnis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
29	<i>Goodea gracilis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
30	<i>Herichthys bartoni</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
31	<i>Herichthys carpintis</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
32	<i>Herichthys cyanoguttatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
33	<i>Herichthys labridens</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
34	<i>Herichthys molango*</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
35	<i>Herichthys pame</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
36	<i>Herichthys pantostictus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
37	<i>Herichthys steindachneri</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0
38	<i>Herichthys tamasopoensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
39	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
40	<i>Ictalurus australis</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
41	<i>Ictalurus furcatus</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
42	<i>Ictalurus lupus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	<i>Ictalurus mexicanus</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
44	<i>Ictalurus punctatus</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
45	<i>Ictiobus bubalus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	<i>Ictiobus labiosus</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0
47	<i>Lepisosteus osseus</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
48	<i>Lepomis macrochirus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
49	<i>Micropterus salmoides</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
50	<i>Notropis aguirrepequeno</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51	<i>Notropis boucardi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	<i>Notropis calabazas</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
53	<i>Notropis calientis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	<i>Notropis sallaei</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
55	<i>Notropis tropicus</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0

No.	Nombre científico	Intervalo 1 (≤1980)				Intervalo 2 (1981–1990)				Intervalo 3 (1991–2000)				Intervalo 4 (2001–2010)				Intervalo 5 (2011–2018)				
		A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	
56	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	
57	<i>Oreochromis aureus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
58	<i>Oreochromis mossambicus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
59	<i>Oreochromis niloticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
60	<i>Poecilia formosa</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
61	<i>Poecilia latipinna</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
62	<i>Poecilia latipunctata</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
63	<i>Poecilia limantouri</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
64	<i>Poecilia mexicana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
65	<i>Poecilia reticulata</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1
66	<i>Poecilia sphenops</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
67	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0
68	<i>Poeciliopsis infans</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
69	<i>Poeciliopsis lucida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
71	<i>Pseudoxiphophorus jonesii</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1
72	<i>Pylodictis olivaris</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
73	<i>Tampichthys catostomops</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
74	<i>Tampichthys dichroma</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
75	<i>Tampichthys erimyzonops</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
76	<i>Tampichthys ipni</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
77	<i>Tampichthys mandibularis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
78	<i>Tampichthys rasconis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
79	<i>Thorichthys maculipinnis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
80	<i>Xenoporus captivus</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
81	<i>Xenotoca variata</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
82	<i>Xiphophorus birchmanni</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1
83	<i>Xiphophorus continens</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
84	<i>Xiphophorus cortezi</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
85	<i>Xiphophorus hellerii</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
86	<i>Xiphophorus maculatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
87	<i>Xiphophorus malinche</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
88	<i>Xiphophorus montezumae</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
89	<i>Xiphophorus multilineatus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
90	<i>Xiphophorus nezahualcoyotl</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
91	<i>Xiphophorus nigrensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
92	<i>Xiphophorus pygmaeus</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
93	<i>Xiphophorus variatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
94	<i>Xiphophorus xiphidium</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
95	<i>Yuriria alta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0

**Herichthys molango*. Es sinónimo de *H. pantostictus*, de acuerdo con Pérez-Miranda, et al., 2020).

Apéndice C

Categorías de las especies de peces de agua dulce registradas en la Cuenca del Pánuco. Se incluye el origen de las especies, N = nativa de la cuenca, NN = no nativa de la cuenca; si es N, se especifica a cuál subcuenca pertenecen N (A = Pánuco, B = Tamesí, C = Tamuín y D = Moctezuma). También se incluyen especies categorizadas como invasoras por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y la categoría de especies bajo la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y la Norma Oficial Mexicana NOM 059 SEMARNAT 2010 (ver abajo).

No.	Familia	Nombre científico	ORIGEN		Invasivo (SI/No)	Lista roja UICN	Nom 059 Semarnat 2010
			(Nativo = N, No Nativo = NN)	Subcuenca (A,B,C,D)			
1	Cyprinidae	<i>Algansea tincella</i>	N	C	No	LC	No
2	Cichlidae	<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	NN		SI	NE	No
3	Characidae	<i>Astyanax rioverde</i>	N	C	No	LC	No
4	Characidae	<i>Astyanax mexicanus*</i>	N	ABCD	No	LC/VU	No/A
5	Goodeidae	<i>Ataeniobius toweri</i>	N	C	No	EN	P
6	Lepisosteidae	<i>Atractosteus spatula</i>	N	B	No	LC	No
7	Cyprinidae	<i>Carassius auratus</i>	NN		SI	LC	No
8	Atherinopsidae	<i>Chirostoma arge</i>	NN		No	DD	No
9	Atherinopsidae	<i>Chirostoma grandocule</i>	NN		No	DD	No
10	Atherinopsidae	<i>Chirostoma humboldtianum</i>	NN		No	NE	No
11	Atherinopsidae	<i>Chirostoma jordani</i>	NN		No	LC	No
12	Cichlidae	<i>Coptodon rendalli</i>	NN		No	LC	No
13	Cichlidae	<i>Coptodon zillii</i>	NN		SI	LC	No
14	Cyprinidae	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	NN		SI	NE	No
15	Cyprinodontidae	<i>Cualac tessellatus</i>	N	C	No	VU	P
16	Cyprinidae	<i>Cyprinella lutrensis</i>	N	C	No	LC	A
17	Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	NN		SI	VU	No
18	Poeciliidae	<i>Gambusia affinis</i>	NN		No	LC	No
19	Poeciliidae	<i>Gambusia atrora</i>	N	D	No	DD	No
20	Poeciliidae	<i>Gambusia aurata</i>	N	B	No	DD	No
21	Poeciliidae	<i>Gambusia marshi</i>	NN		No	LC	A
22	Poeciliidae	<i>Gambusia panuco</i>	N	AB	No	DD	No
23	Poeciliidae	<i>Gambusia quadruncus</i>	N	AC	No	NE	No
24	Poeciliidae	<i>Gambusia regani</i>	N	ABCD	No	DD	No
25	Poeciliidae	<i>Gambusia vittata</i>	N	B	No	LC	No
26	Goodeidae	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	NN		No	EN	No
27	Goodeidae	<i>Girardinichthys viviparus</i>	NN		No	EN	P
28	Goodeidae	<i>Goodea atripinnis</i>	N	C	No	LC	No
29	Goodeidae	<i>Goodea gracilis</i>	N	C	No	LC	No
30	Cichlidae	<i>Herichthys bartoni</i>	N	C	No	EN	P
31	Cichlidae	<i>Herichthys carpintis</i>	N	AB	No	LC	No
32	Cichlidae	<i>Herichthys cyanoguttatus</i>	NN		No	LC	No
33	Cichlidae	<i>Herichthys labridens</i>	N	B	No	EN	A
34	Cichlidae	<i>Herichthys molango</i>	N	D	No	LC	No
35	Cichlidae	<i>Herichthys pame</i>	N	C	No	NE	No
36	Cichlidae	<i>Herichthys pantostictus</i>	N	BA	No	LC	No
37	Cichlidae	<i>Herichthys steindachneri</i>	N	C	No	EN	P
38	Cichlidae	<i>Herichthys tamasopoensis</i>	N	C	No	VU	No
39	Cyprinidae	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	NN		SI	NT	No
40	Ictaluridae	<i>Ictalurus australis</i>	N	B	No	DD	A
41	Ictaluridae	<i>Ictalurus furcatus</i>	N	CD	No	LC	No
42	Ictaluridae	<i>Ictalurus lupus</i>	NN		No	DD	No
43	Ictaluridae	<i>Ictalurus mexicanus</i>	N	C	No	VU	A
44	Ictaluridae	<i>Ictalurus punctatus</i>	N	BCD	No	LC	No
45	Catostomidae	<i>Ictiobus bubalus</i>	NN		No	LC	A
46	Catostomidae	<i>Ictiobus labiosus</i>	N	CD	No	DD	No
47	Lepisosteidae	<i>Lepisosteus osseus</i>	N	ABC	No	LC	No

No.	Familia	Nombre científico	ORIGEN		Invasivo (SI /No)	Lista roja UICN	Nom 059 Semarnat 2010
			(Nativo = N, No Nativo = NN)	Subcuenca (A,B,C,D)			
48	Centrarchidae	<i>Lepomis macrochirus</i>	NN		No	LC	No
49	Centrarchidae	<i>Micropterus salmoides</i>	NN		SI	LC	No
50	Cyprinidae	<i>Notropis aguirrepequenoi</i>	NN		No	VU	Pr
51	Cyprinidae	<i>Notropis boucardi</i>	NN		No	EN	A
52	Cyprinidae	<i>Notropis calabazas</i>	N	C	No	CR	No
53	Cyprinidae	<i>Notropis calientis</i>	N	C	No	CR	No
54	Cyprinidae	<i>Notropis sallaei</i>	N	D	No	LC	No
55	Cyprinidae	<i>Notropis tropicus</i>	N	BC	No	NT	No
56	Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	NN		SI	NE	Pr
57	Cichlidae	<i>Oreochromis aureus</i>	NN		SI	LC	No
58	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>	NN		SI	NT	No
59	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	NN		SI	LC	No
60	Poeciliidae	<i>Poecilia formosa</i>	N	ABD	No	LC	No
61	Poeciliidae	<i>Poecilia latipinna</i>	NN		No	LC	No
62	Poeciliidae	<i>Poecilia latipunctata</i>	N	B	No	DD	P
63	Poeciliidae	<i>Poecilia limantouri</i>	NN		No	NE	No
64	Poeciliidae	<i>Poecilia mexicana</i>	N	ABCD	No	LC	No
65	Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	NN		SI	NE	No
66	Poeciliidae	<i>Poecilia sphenops</i>	NN		No	LC	Pr
67	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	NN		No	LC	No
68	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis infans</i>	NN		No	LC	No
69	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis lucida</i>	NN		No	DD	No
70	Poeciliidae	<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	NN		No	LC	No
71	Poeciliidae	<i>Pseudoxiphophorus jonesii</i>	NN		No	LC	No
72	Ictaluridae	<i>Pylodictis olivaris</i>	NN		No	LC	No
73	Cyprinidae	<i>Tampichthys catostomops</i>	N	C	No	NT	No
74	Cyprinidae	<i>Tampichthys dichroma</i>	N	C	No	NE	A
75	Cyprinidae	<i>Tampichthys erimyzonops</i>	N	BC	No	DD	No
76	Cyprinidae	<i>Tampichthys ipni</i>	N	BCD	No	LC	No
77	Cyprinidae	<i>Tampichthys mandibularis</i>	N	C	No	EN	P
78	Cyprinidae	<i>Tampichthys rasconis</i>	N	C	No	EN	No
79	Cichlidae	<i>Thorichthys maculipinnis</i>	NN		No	NE	No
80	Goodeidae	<i>Xenophorus captivus</i>	N	C	No	EN	P
81	Goodeidae	<i>Xenotoca variata</i>	N	C	No	LC	No
82	Poeciliidae	<i>Xiphophorus birchmanni</i>	N	D	No	LC	No
83	Poeciliidae	<i>Xiphophorus continens</i>	N	C	No	DD	No
84	Poeciliidae	<i>Xiphophorus cortezi</i>	N	CD	No	DD	No
85	Poeciliidae	<i>Xiphophorus hellerii</i>	NN		No	LC	No
86	Poeciliidae	<i>Xiphophorus maculatus</i>	NN		No	DD	No
87	Poeciliidae	<i>Xiphophorus malinche</i>	N	D	No	DD	No
88	Poeciliidae	<i>Xiphophorus montezumae</i>	N	C	No	DD	No
89	Poeciliidae	<i>Xiphophorus multilineatus</i>	N	C	No	DD	No
90	Poeciliidae	<i>Xiphophorus nezahualcoyotl</i>	N	BC	No	DD	No
91	Poeciliidae	<i>Xiphophorus nigrensis</i>	N	C	No	DD	No
92	Poeciliidae	<i>Xiphophorus pygmaeus</i>	N	C	No	DD	No
93	Poeciliidae	<i>Xiphophorus variatus</i>	N	ABCD	No	LC	No
94	Poeciliidae	<i>Xiphophorus xiphidium</i>	NN		No	LC	No
95	Cyprinidae	<i>Yuriria alta</i>	NN		No	EN	No

LISTA ROJA UICN - Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza: NE = No evaluado; DD = Deficiente en datos; LC = Preocupación menor; NT = Casi amenazado; VU = Vulnerable; EN = En peligro de extinción; CR = En peligro crítico. NOM 059 SEMARNAT 2010 - NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo: No = No en la NOM; Pr = Sujeto a protección especial; A = Amenazadas (amenazada); P = En peligro de extinción (en peligro de extinción). * Para *A. mexicanus*, la forma ciega fue clasificada como vulnerable (VU) por la UICN y (A) en la NOM-059 SEMARNAT 2010 (Contreras-Balderas y Almada-Villela, 1996; Schmitter-Soto, 2017).

CAPÍTULO 2

Cambios en la composición de peces dulceacuícolas en cuencas del centro de México

(Artículo preparado para la Revista Mexicana de Biodiversidad)

Resumen

Las comunidades de peces dulceacuícolas han visto modificados sus patrones de presencia a través de procesos de homogeneización y diferenciación biótica como resultado de introducciones de especies no nativas y extirpaciones de especies nativas. Aquí se presenta un análisis de los cambios en la composición de peces dulceacuícolas a través del tiempo en tres cuencas de México (Balsas, Lerma-Santiago y Pánuco), con el objetivo de cuantificar la homogeneización y diferenciación. Se ha observado que la introducción de organismos exóticos en un sitio puede resultar en la pérdida de especies nativas, por lo cual esperábamos encontrar un incremento progresivo en la similitud (homogeneización) entre cuencas. Utilizando datos de distintas plataformas digitales y colecciones biológicas de universidades se generó una lista de especies desde los primeros registros presentes en las colecciones ictiológicas hasta el año 2019. La lista de cada cuenca se dividió para su análisis en cinco intervalos de tiempo, el primero con registros hasta 1980 y los otros cuatro en intervalos de diez años. Se compararon las especies presentes entre cuencas, entre subcuencas y entre intervalos de tiempo para cuantificar los cambios, y se evaluó la diversidad beta a través de sus componentes (recambio y diferencias en riqueza). Se encontraron diferencias significativas entre los tres primeros intervalos de tiempo y el último; las cuencas fueron más homogéneas entre el segundo y tercer intervalo y posteriormente se encontró diferenciación debido a la pérdida de especies. Las especies encontradas en cada cuenca fueron distintas y la diferenciación se dio por recambio. La diferencia en riqueza fue el componente más importante en las diferencias entre intervalos de tiempo, lo que sugiere que las diferencias se dieron por la pérdida acelerada de especies. Este trabajo nos permite conocer los cambios en las cuencas del centro de México a través del tiempo, derivados principalmente por la pérdida acelerada de especies y puede ayudar a dirigir los esfuerzos en proyectos de conservación en los sitios en donde se registra una mayor pérdida.

Introducción

La composición de las comunidades de especies de agua dulce está siendo modificada continuamente por actividades humanas. Los cambios causados por los humanos a los ambientes naturales son considerados como una de las principales amenazas a la biodiversidad (Sala et al., 2000). Los procesos que generan estos cambios son diversos, pero todos modifican los patrones de presencia de especies a través de la introducción de especies no nativas a un ambiente específico que provocan expansión en su distribución o reduciendo la distribución de las poblaciones de las especies nativas (Olden, 2016; Petsch, 2016; Taylor, 2010).

Una manera de describir la variación en la composición de especies en el espacio y tiempo es la diversidad beta, utilizada comúnmente en la biología de la conservación (Baselga, 2010; Carvalho et al., 2012). La diversidad beta es el cambio en la composición de especies entre sitios y es un componente relevante para explicar los factores que determinan la diversidad de especies (Whittaker, 1960). Existen diversas maneras de cuantificarla, lo que dificulta la comparación en los hallazgos, sin embargo, existen aportaciones interesantes que han contribuido en la búsqueda de la unificación de criterios de la diversidad beta y de los fenómenos le han sido asociados (Anderson et al., 2011; Jurasinski et al., 2009; Koleff et al., 2003). En los últimos veinte años han surgido propuestas que expresan la importancia de dividir la diversidad beta en dos componentes aditivos, por un lado, la disimilitud derivada del recambio de especies y por otro, la derivada de las diferencias en el número de especies entre sitios (Calderón-Patrón y Moreno, 2019).

En el presente estudio, se utilizó la metodología de Carvalho y colaboradores (Carvalho et al., 2012), que analiza la diversidad beta mediante los componentes de recambio y diferencias en riqueza, estos permiten detectar si la beta se debe a cambios en la identidad de las especies o sólo a pérdida y ganancia de especies. El recambio de especies ocurre cuando una especie de un sitio es sustituida por otra en un sitio diferente; las diferencias en riqueza, se refieren al cambio en el número de especies entre dos o más sitios (Calderón-Patrón et al., 2012; Calderón-Patrón y Moreno, 2019).

Existen estudios que han cuantificado formalmente la homogeneización y la diferenciación en peces dulceacuícolas (Duncan y Lockwood, 2001; Leprieur et al., 2011; Olden y Poff, 2003; Rojas et al., 2019). Los estudios realizados a escalas espaciales amplias se han enfocado principalmente en peces de agua dulce en los Estados Unidos, Canadá y Chile (Rahel, 2000; Rojas et al., 2019; Taylor, 2004); a pesar de que México es reconocido como un país muy diverso, en peces (Espinosa-Pérez, 2014), son pocos los trabajos sobre el tema (Martínez-Lendeck et al., 2020).

Conocer los patrones de organización progresiva de las comunidades ictiológicas a través del tiempo y del espacio es un punto clave para la conservación de la biodiversidad (Legendre, 2014; Leprieur et al., 2009, 2011). Al medir los componentes de la diversidad beta (riqueza beta y recambio) es posible inferir los procesos biogeográficos que impulsan los patrones de disimilitud en la composición de peces dulceacuícolas (Leprieur et al., 2009; Toussaint et al., 2014; Villéger et al., 2013; Zbinden y Matthews, 2017).

La región central de México es uno de los centros de endemismo de peces dulceacuícolas más importantes del país (Miller et al., 2009) debido a que se ubica en la zona de transición entre las dos grandes provincias biogeográficas, la Neártica y la Neotropical (Morrone, 2005). En esta zona existen al menos 121 especies de agua dulce pertenecientes a 24 familias (Contreras-MacBeath et al., 2014). En esta área se encuentran las cuencas de los ríos Pánuco, Lerma, Santiago y Balsas, que también han sufrido importantes impactos antrópicos (De la Vega-Salazar, 2006; Garrido et al., 2010; González-Arévalo, 2019).

En este estudio se analizaron los cambios temporales en la composición de peces dulceacuícolas en tres cuencas hidrográficas del centro de México con el propósito de evaluar su grado de homogeneización y diferenciación biótica, además de inferir el mecanismo que conduce a dichos cambios en términos de recambio de especies y diferencias en riqueza. Al comparar las tres cuencas, se hipotetizó encontrar diferencias significativas entre ellas, teniendo como componente más importante el recambio de especies, debido a las diferencias geográficas de cada cuenca. Al comparar las subcuencas,

se esperan diferencias entre las subcuencas más alejadas mediadas por recambio de especies y las más cercanas tendrán un valor mayor de diferencias en riqueza. Por otra parte, habrá diferenciación en los intervalos de tiempo y tendrán un valor alto de recambio de especies por los cambios drásticos en la composición de la ictiofauna a través del tiempo, debido a la pérdida de especies.

Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en tres cuencas hidrográficas del centro de México, de los ríos Pánuco, Lerma-Santiago y Balsas, además de sus subcuencas, según la división modificada de (CNA, 1998)(Figura 1). La cuenca del Pánuco tiene un área de aproximadamente 98,000 km², siendo el segundo sistema fluvial más grande que desemboca en el Golfo de México (Hudson, 2002). La cuenca drena la meseta central, la Sierra Madre Oriental de norte a sur y la llanura costera del Golfo. La cabecera del Pánuco se encuentra en el Altiplano mexicano y la Sierra Madre Oriental y fluye a través de amplias regiones montañosas hasta llegar a una llanura costera, en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro, México, Guanajuato y Veracruz (Hudson et al., 2005).

La cuenca del Lerma-Santiago se considera una de las más importantes del país, debido a las actividades agrícolas, pecuarias, industriales y urbanas que se desarrollan en torno a ella (López-Hernández et al., 2007). Tiene una superficie aproximada de 137,000 km² e incluye los ríos Lerma, Santiago y el lago de Chapala (Aparicio, 2001). La cuenca abarca parte de los estados de Michoacán, México, Querétaro, Guanajuato, Jalisco, Aguascalientes, Zacatecas, Durango y Nayarit (De la Vega-Salazar, 2003).

La cuenca del río Balsas está delimitada por la Sierra Madre del Sur y el Cinturón volcánico Transmexicano, desde el cerro de la Malinche en el estado de Tlaxcala, hasta los estados de Jalisco y Michoacán, con dirección de este a oeste (Contreras-MacBeath et al., 2014). Tiene una superficie aproximada de 117,000 km². Cuenta con infraestructura hidráulica (principalmente presas) de gran importancia nacional, este conjunto de presas representa el segundo sistema hidroeléctrico más grande de México, después del sistema construido en los ríos Grijalva-Usumacinta en el sureste (Toledo y Bozada, 2002), incluye la segunda presa más importante de México, la Adolfo López Mateos (“Infiernillo”), con una capacidad de almacenamiento de 12,600 hm³ (Valencia-Vargas, 2015). La cuenca comprende el estado de Morelos en su totalidad y parte de los estados de Tlaxcala, Puebla, México, Oaxaca, Guerrero, Michoacán, Jalisco, Veracruz y la Ciudad de México (DOF, 2011).

Para delimitar el área de estudio, se utilizó una modificación del mapa digital de cuencas hidrográficas del Sistema Nacional de Agua (SINA) de la Comisión Nacional del Agua (CNA), versión 2018 (SINA, 2018). Debido a que esta versión se muestra en microcuencas, se sobrepuso la capa de las “Cuencas hidrológicas” a nivel subcuenca de la versión anterior (CNA, 1998); la capa se obtuvo del geoportal de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) con la finalidad de generar una versión actualizada del mapa a nivel de subcuenca (Figura 1). Debido a que los nombres de las subcuencas son largos, se les generó un acrónimo para facilitar su identificación en las figuras (Tabla 1).

Tabla 1. Nombre de las subcuencas según la modificación del mapa digital de cuencas hidrográficas del SINA. Se muestra el nombre, el acrónimo y la cuenca a la que pertenece.

Cuenca	Acrónimo	Nombre de la subcuenca
Pánuco	PAN-A	Río Pánuco
	PAN-B	Río Tamesí
	PAN-C	Río Tamuín
	PAN-D	Río Moctezuma
Lerma-Santiago	LER-A	Río Lerma-Toluca
	LER-B	Río Lerma-Salamanca
	LER-C	Río Lerma-Chapala
	LER-D	Río Santiago-Guadalajara
	LER-E	Río Santiago-Aguamilpa
	LER-F	Río Laja
	LER-G	Río Verde-Grande
	LER-H	Río Juchipila
	LER-I	Río Bolaños
	LER-J	Río Huaynamota
Balsas	BAL-A	Río Atoyac
	BAL-B	Medio Balsas
	BAL-C	Bajo Balsas
	BAL-D	Río Tlapaneco
	BAL-E	Río Amacuzac
	BAL-F	Río Cutzamala
	BAL-G	Río Tacámbaro
	BAL-H	Río Cupatitzio
	BAL-I	Río Tepacaltepec



Figura 1. El área de estudio formada por tres cuencas y las subcuencas que las componen: cuenca del río Pánuco (anaranjado), Lerma-Santiago (verde) y Balsas (morado). Se muestra la ubicación geográfica, los nombres de las subcuencas y la letra que se asignó a cada una de ellas para su uso en este estudio. La lista de nombres para las subcuencas se encuentra en la tabla 1.

Bases de datos

Se construyeron tres bases de datos, una por cuenca, con información histórica (registros previos a 1980) y datos actuales (2019) sobre la presencia de peces dulceacuícolas primarios y secundarios (sensu Myers, 1949). El origen principal de los datos fueron los repositorios de FishNet2 (FishNet2, 2018) y Global Biodiversity Information Facility

(GBIF.org, 2018), plataformas digitales de colecciones ictiológicas de instituciones nacionales e internacionales y de datos sobre la diversidad mundial. En ambos repositorios, para la búsqueda de las especies registradas se utilizaron las palabras clave “Pánuco”, “Lerma”, “Santiago” y “Balsas”, con el objetivo de separar los registros de colectas a través del identificador geográfico de proveniencia de los datos. Los registros de GBIF incluyeron la actualización de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas Mexicanos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (Soto-Galera, 2018). La ubicación geográfica de los registros fue verificada a través del programa QGIS versión 3.14 y la identidad de las especies registradas fue revisada para evitar sinonimias (Fricke et al., 2019; Nelson et al., 2016). A las bases de datos se agregaron los registros existentes para las diferentes subcuencas provenientes de Miller et al. (2009). Además, para la base del Pánuco se agregaron datos registrados en la Colección de Peces Edmundo Díaz Pardo de la Universidad Autónoma de Querétaro y los reportados en Martínez-Lendeck et al. (2020). A la base del Lerma-Santiago y Balsas se agregaron los registros de la Colección Edmundo Díaz Pardo de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos y de la Colección Ictiológica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Para complementar las bases y obtener registros recientes no registrados en las bases de datos, se realizó una búsqueda de publicaciones de estudios ictiológicos en el río Pánuco, en el Lerma-Santiago y en el Balsas a través de la Web of Science (Clarivate Analytics) y Google Académico (de 2011 a 2019). Con la finalidad de conocer si las especies registradas están amenazadas o son consideradas invasoras en el país, se revisaron en la lista roja de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y en la lista de especies exóticas invasoras de la CONABIO (CONABIO, 2020).

Las bases de datos se dividieron en cinco intervalos con base en el año en el que se registró la recolecta. El primer intervalo lo conformaron los registros previos e incluyendo 1980; el intervalo dos integró los registros de 1981-1990, el tres los de 1991-2000, el cuatro los de 2001-2010 y el cinco los de 2011 a 2019.

Para analizar los cambios espaciales, las bases de datos se agruparon por cuenca y subcuenca, según la modificación del mapa digital de cuencas hidrográficas del SINA y de la

CONAGUA descritas anteriormente. Por lo tanto, las bases de presencia-ausencia integraron el nombre científico de las especies, el año de registro, la cuenca y la subcuenca en donde se encontraron.

Análisis

Las curvas de acumulación de especies se utilizan para estandarizar la estimación de riqueza en trabajos de inventarios. La eficiencia del muestreo para el inventario ictiofaunístico de las tres cuencas se calculó a través de curvas de acumulación de especies mediante el estimador Bootstrap, con el programa EstimateS (Colwell, 2013). Las curvas se realizaron por intervalo de tiempo en cada cuenca, esperando encontrar una eficiencia mayor al 80% en los registros. Esto permitió minimizar el efecto sobre nuestros resultados de una posible falta de registro (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

Posteriormente se realizaron análisis de permutaciones (PERMANOVA) con matrices de distancias Jaccard, para cuantificar las diferencias entre cuencas, entre subcuencas y entre los cinco intervalos de tiempo, se mostraron gráficamente los valores de Jaccard a través de un MDS (análisis de escalamiento multidimensional), los análisis de PERMANOVA y MDS se realizaron utilizando Primer7 (Clarke y Gorley, 2015). Primero se realizaron las comparaciones de las especies presentes en cada una de las tres cuencas, luego las subcuencas dentro de cada cuenca, Pánuco: cuatro subcuencas, Lerma-Santiago: 10 subcuencas, Balsas: nueve subcuencas. Estas comparaciones también se realizaron por pares), y por último los intervalos de tiempo (1,2,3,4,5), por cada cuenca y en conjunto.

Para calcular los cambios en la composición de especies se calculó la diversidad beta total mediante el índice de Jaccard, comparando las especies registradas entre las tres cuencas, entre las subcuencas dentro de cada cuenca y entre los cinco intervalos. Para ello se utilizó el método de Carvalho y colaboradores (2012). La medida de disimilitud total se basa en el índice de Jaccard de la siguiente manera:

$$\beta_{cc} = \beta_{0.3} + \beta_{riq}$$

Donde: β_{cc} = disimilitud total, $\beta_{0.3}$ = disimilitud debido al recambio de especies y β_{riq} = disimilitud debida a las diferencias en riqueza. Por lo tanto para obtener la disimilitud total

(β_{cc}) de la presencia-ausencia de especies se utilizaron los componentes de disimilitud por remplazo ($\beta_{0.3}$) y disimilitud debida a la diferencia en riqueza (β_{riq}) (Carvalho et al., 2012). El análisis se realizó con el programa R (R Core Team, 2020).

Resultados

Se encontró un total de 8970 registros, para la cuenca del Pánuco 2996, la cuenca Lerma-Santiago 2714 y 3260 registros para la cuenca del Balsas. El primer intervalo de tiempo mostró el mayor porcentaje de especies presentes registradas en las cuencas y el menor estuvo en el quinto (Tabla 2).

Las curvas de acumulación de especies mostraron una riqueza estimada del 95% para el Pánuco, 93% para el Lerma-Santiago y 90% para el Balsas, en los intervalos de tiempo los porcentajes fueron superiores al 80% (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de especies presentes en cada cuenca por intervalo de tiempo. Los primeros intervalos tuvieron más registros que los últimos. Entre paréntesis está el porcentaje de la riqueza estimada obtenida a partir de las curvas de acumulación de especies.

Intervalo de tiempo	Pánuco %	Lerma-Santiago%	Balsas%
>=1980	27(87)	25(88)	26(85)
1981-1990	19(84)	21(87)	23(87)
1991-2000	21(84)	20(88)	20(84)
2001-2010	21(85)	19(85)	16(85)
2011-2019	12(83)	15(85)	15(85)

En las tres cuencas se registraron 164 especies en total, de acuerdo con la lista roja de especies amenazadas de la UICN (Lyons et al., 2020), 64 especies se encontraron catalogadas en peligro, en peligro crítico, vulnerables y casi amenazados, 60 con preocupación menor, 27 con datos deficientes y 15 no evaluadas. Se determinaron 20 especies que se consideran invasoras por la CONABIO. (Apéndice D).

Para la cuenca del río Pánuco se registró un total de 95 especies en 35 géneros, 12 familias y nueve órdenes. Las familias mejor representadas fueron Poeciliidae (35%), Cyprinidae (20%) y Cichlidae (16%). El 57% de las especies son nativas, de las cuales el 24% están catalogadas en riesgo en la lista roja de la UICN.

La cuenca Lerma-Santiago tuvo 82 especies en 37 géneros, 11 familias y ocho órdenes. Las familias más representativas fueron Goodeidae (26%), Cyprinidae (22%), Atherinopsidae (16%) y Poeciliidae (13%); el 62% de las especies son nativas y el resto no nativas; el 51 % de las especies nativas están en alguna categoría de riesgo.

La ictiofauna de la cuenca del Balsas se integró de 81 especies en 41 géneros, 12 familias y 10 órdenes; destacaron Goodeidae (24%), Poeciliidae (19%), Cichlidae (17%), Cyprinidae y Atherinopsidae (14% cada una). El 33% se formó de especies nativas, el 67% de no nativas y las especies nativas catalogadas en riesgo fueron el 47%.

Homogeneización y diferenciación

Las especies dulceacuícolas de las tres cuencas fueron diferentes significativamente ($F_{pseudo} = 18.708$, $df = 2$, $p = 0.001$) lo que refleja la exclusividad de cada cuenca. Al comparar los intervalos de tiempo en las tres cuencas en conjunto hubo diferencias entre el primer intervalo y el quinto ($t=1.6317$, $p = 0.001$), entre el segundo y el quinto ($t=1.4234$, $p = 0.017$) y entre el tercero y el quinto ($t=1.3255$, $p = 0.048$; Figura 2a y b).

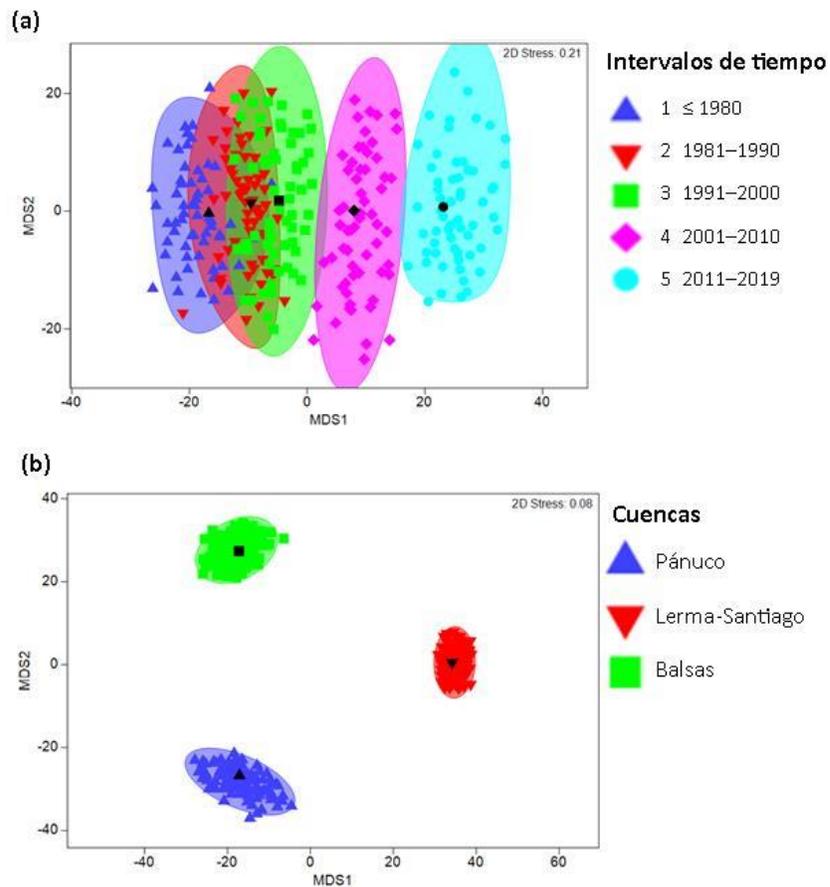


Figura 2. Comparación de los valores de similitud Jaccard a través de escalamiento multidimensional (MDS) de las cuencas de los ríos Pánuco, Lerma-Santiago y Balsas en conjunto. Entre los intervalos de tiempo **(a)** y entre cuencas **(b)**. Los íconos en color negro muestran los centroides de cada grupo.

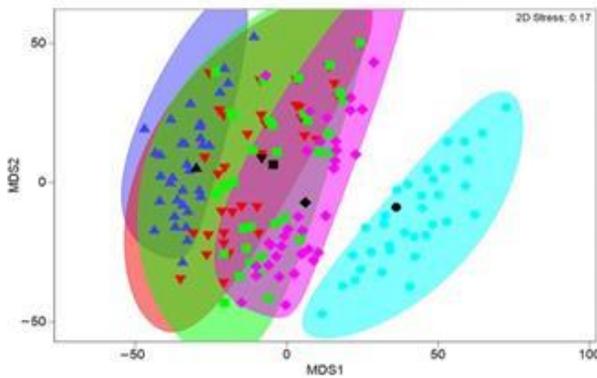
En la cuenca del Pánuco hubo diferencias significativas entre las especies del primer y quinto intervalos de tiempo ($t = 1.5705$, $p = 0.022$; Figura 3a) pero no entre los intervalos intermedios. La composición de especies fue diferente entre todas las subcuencas ($F_{pseudo} = 9.2383$, $df = 3$, $p = 0.001$; Figura 3b).

En la cuenca Lerma-Santiago las especies fueron diferentes entre cada uno de los tres primeros intervalos de tiempo comparado con el intervalo más reciente (intervalos 1 y 5, $t = 1.9787$, $p = 0.001$; intervalos 2 y 5, $t = 1.5179$, $p = 0.016$; intervalos 3 y 5, $t = 1.5186$, $p = 0.014$; Figura 3c). Hubo diferencias entre la mayoría de las subcuencas ($F_{pseudo} = 11.341$, $df = 9$, $p = 0.001$; Figura 3d) excepto entre las subcuencas de los ríos Santiago-Aguamilpa (LER-D) y Santiago-Guadalajara (LER-E).

Se encontraron diferencias en la composición de especies en la cuenca del Balsas en los dos primeros intervalos con los dos últimos intervalos de tiempo (comparación entre intervalos 1 y 4, $t=1.425$, $p = 0.001$; intervalos 1 y 5, $t = 1.7007$, $p = 0.001$; intervalos 2 y 4, $t=1.3015$, $p = 0.028$; intervalos 2 y 5, $t = 1.5929$, $p = 0.005$; Figura 3e). También difirieron la mayoría de las subcuencas del Balsas ($F_{pseudo} = 3.4264$, $df = 8$, $p = 0.001$; Figura 3f) excepto entre las del río Cutzamala (BAL-F) y el medio Balsas (BAL-B) y entre el río Tacámbaro (BAL-G) y el Bajo Balsas (BAL-C).

La matriz de distancia Jaccard mostró una tendencia hacia la diferenciación a través del tiempo en cada cuenca, las especies registradas en el segundo intervalo fueron más similares a las del tercero, a partir de éste se incrementaron las diferencias (Figura 4). La diferencia entre los intervalos uno y cinco para el Pánuco fue del 44%, para el Lerma-Santiago 39% y para el Balsas 32%.

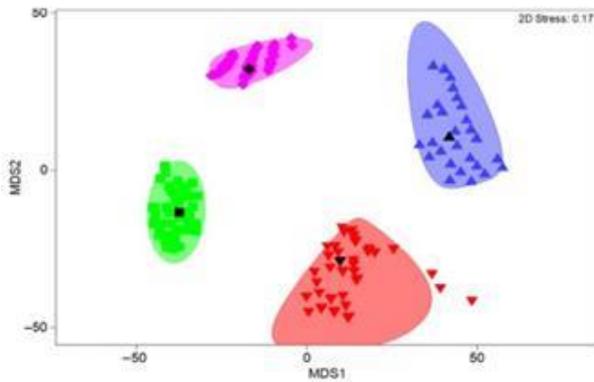
(a)



Intervalos de tiempo Pánuco

- ▲ 1 ≤ 1980
- ▼ 2 1981–1990
- 3 1991–2000
- ◆ 4 2001–2010
- 5 2011–2019

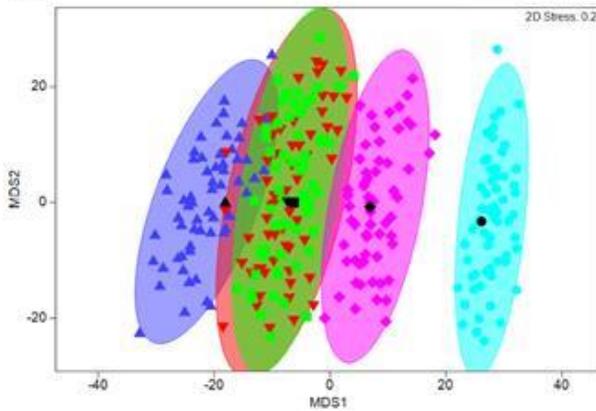
(b)



Sub-cuencas

- ▲ PAN-A
- ▼ PAN-B
- PAN-C
- ◆ PAN-D

(c)



Intervalos de tiempo Lerma-Santiago

- ▲ 1 ≤ 1980
- ▼ 2 1981–1990
- 3 1991–2000
- ◆ 4 2001–2010
- 5 2011–2019

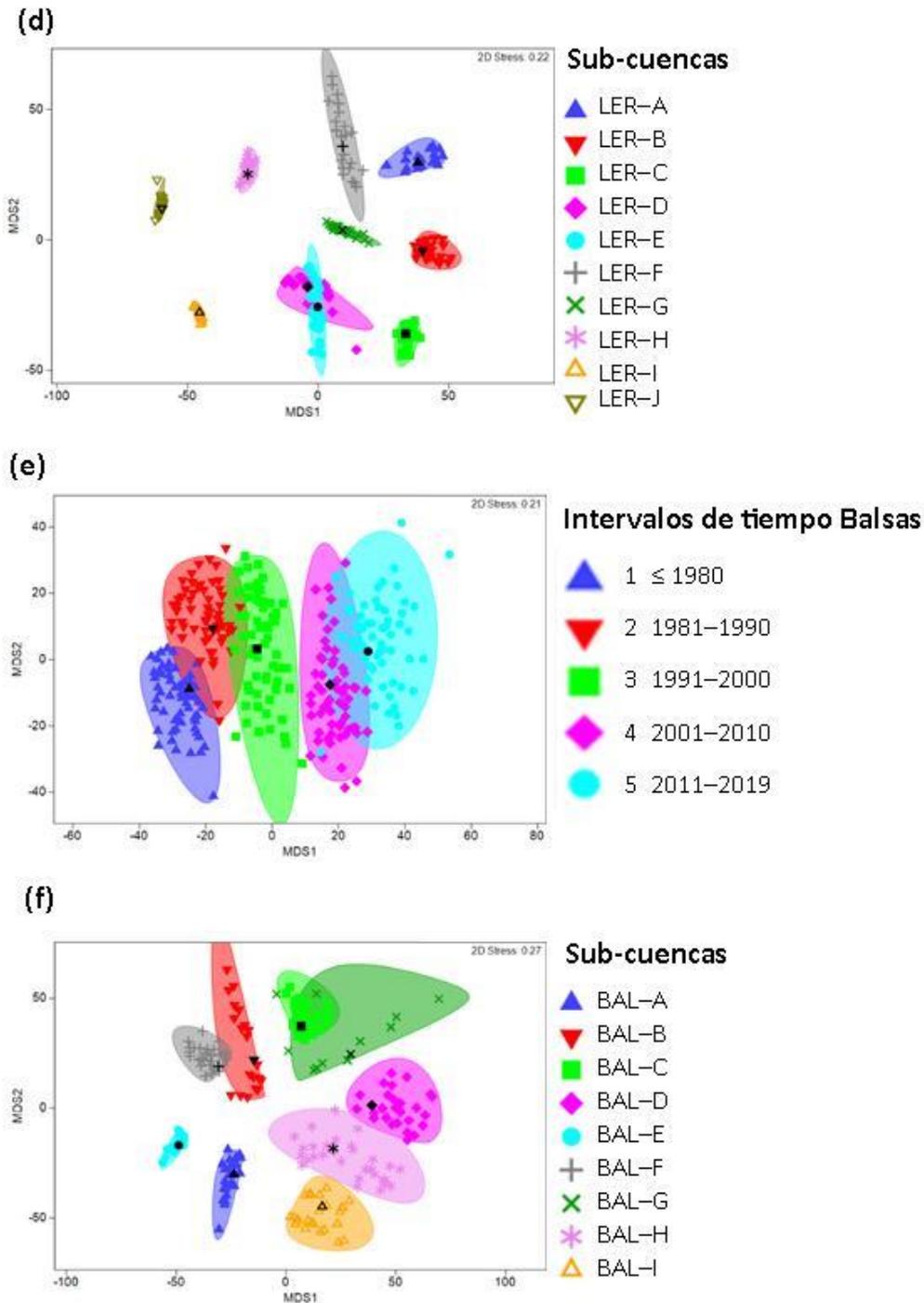


Figura 3. Escalamiento multidimensional (MDS), comparación (valores de similitud, Jaccard) de la cuenca del río Pánuco a través del tiempo (a) y entre subcuencas (b), del Lerma-Santiago en el tiempo (c) y entre subcuencas (d), y el Balsas entre intervalos de tiempo (e) y entre subcuencas (f). Los íconos en color negro muestran los centroides de cada grupo con una forma similar. Los nombres completos de las subcuencas se encuentran en la Tabla 1.

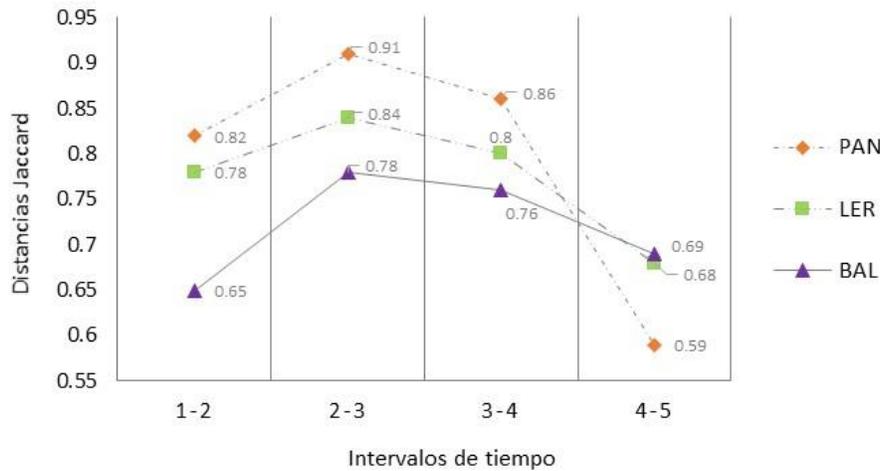


Figura 4. Distancias Jaccard obtenidas a partir de la matriz de distancia. Se observan la diferencia en la composición de especies en las cuencas a través de los intervalos de tiempo (1: ≤ 1980 ; 2: 1981-1990; 3: 1991-2000; 4: 2001-2010; 5: 2011-2019). Cuenca del Pánuco (PAN), Lerma-Santiago (LER) y Balsas (BAL).

Diversidad beta

Las tres cuencas mostraron una disimilitud total (β_{cc}) del 79% entre el Pánuco y el Lerma-Santiago, del 73% entre el Pánuco y el Balsas, y del 52% entre el Lerma y el Balsas tomando en cuenta todos los periodos. Esto significa que la composición de cada cuenca fue diferente. El remplazo de especies ($\beta_{0.3}$) fue el componente más importante en las tres cuencas, siendo responsable del 90% de la disimilitud, con el restante 10% dado por las diferencias en riqueza (β_{riq}). Lo que va de acuerdo con la hipótesis planteada (Figura 5a).

Entre subcuencas, el componente más importante fue la β_{riq} . Este componente suele relacionarse con procesos de extinción y colonización. En el Pánuco, 66% de las diferencias entre subcuencas se dieron por β_{riq} , en el Lerma-Santiago fue el 63% y para las del Balsas fue el 51%. Al remplazo de especies ($\beta_{0.3}$) correspondió el 34%, 37% y 49% respectivamente.

En el análisis de los intervalos de tiempo de las tres cuencas en conjunto, se observó que la mitad de las diferencias se debieron a β_{riq} y la otra mitad a $\beta_{0.3}$ (57% y 43%,

respectivamente). Las proporciones mayores de recambio de especies se encontraron entre el quinto intervalo y los anteriores (Figura 5b).

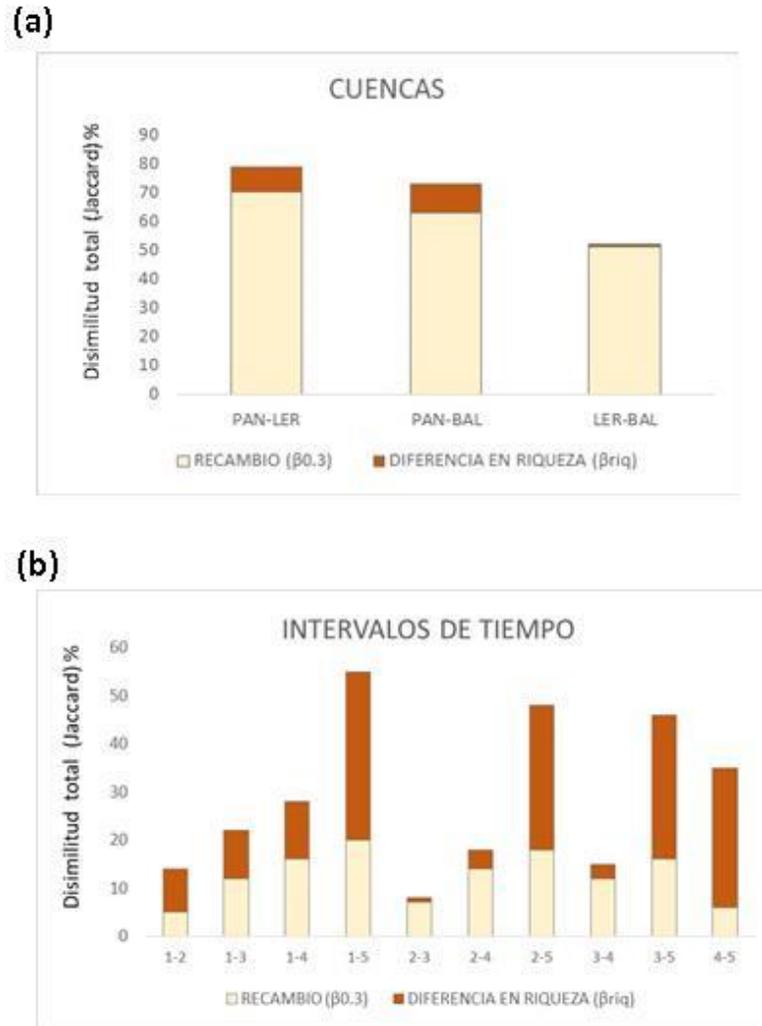


Figura 5. Análisis de diversidad beta, se muestra el porcentaje de las diferencias por los componentes de recambio y riqueza de especies. (a) Comparación entre las cuencas del Pánuco (PAN), Lerma-Santiago (LER) y Balsas (BAL). (b) Comparación por pares de las tres cuencas entre intervalos de tiempo (1: ≤ 1980 ; 2: 1981-1990; 3: 1991-2000; 4: 2001-2010; 5: 2011-2019).

Al contrastar los intervalos de tiempo de cada cuenca por separado, la β_{riq} fue el componente más importante (Tabla 3). En el Pánuco el 47% de las especies encontradas en el primer intervalo no se registraron en el último, y el 6% se introdujeron a la cuenca. Resultados similares se observaron en la cuenca del Lerma-Santiago, con una pérdida del

45% de especies y la introducción del 13%. La cuenca del Balsas no sólo registró pérdida de especies (44%), sino también un mayor porcentaje de especies introducidas en el último intervalo (19%), en comparación con las cuencas anteriores.

Tabla 3. Resultados del análisis de diversidad beta con sus componentes, beta total (β_{cc}), remplazo de especies ($\beta_{0.3}$) y diferencias en riqueza (β_{riq}). Se muestra la comparación de la composición de especies en cada cuenca por pares de los cinco intervalos de tiempo (**1:** ≤ 1980 ; **2:** 1981-1990; **3:** 1991-2000; **4:** 2001-2010; **5:** 2011-2019). Se marca en gris las diferencias entre el primer y último intervalo. Entre paréntesis se presenta el valor del porcentaje al que corresponde cada componente.

Cuenca	β_{cc}	$\beta_{0.3}$	β_{riq}
Pánuco			
1-2	0.18	0.00 (0%)	0.18 (100%)
1-3	0.22	0.11 (50%)	0.11 (50%)
1-4	0.27	0.13 (48%)	0.14 (52%)
1-5	0.56	0.13 (24%)	0.43 (76%)
2-3	0.09	0.03 (29%)	0.07 (71%)
2-4	0.18	0.15 (86%)	0.03 (14%)
2-5	0.49	0.18 (37%)	0.31 (63%)
3-4	0.14	0.10 (73%)	0.04 (27%)
3-5	0.45	0.08 (17%)	0.37 (83%)
4-5	0.41	0.05 (13%)	0.35 (87%)
Lerma-Santiago			
1-2	0.22	0.14 (63%)	0.08 (37%)
1-3	0.30	0.14 (45%)	0.16 (55%)
1-4	0.41	0.30 (73%)	0.11 (27%)
1-5	0.61	0.28 (46%)	0.33 (54%)
2-3	0.16	0.06 (40%)	0.09 (60%)
2-4	0.32	0.28 (87%)	0.04 (13%)
2-5	0.54	0.25 (47%)	0.28 (53%)
3-4	0.20	0.16 (77%)	0.05 (23%)
3-5	0.47	0.25 (53%)	0.22 (47%)
4-5	0.32	0.03 (11%)	0.28 (89%)
Balsas			
1-2	0.35	0.12 (35%)	0.23 (65%)
1-3	0.45	0.30 (67%)	0.15 (33%)
1-4	0.52	0.30 (58%)	0.22 (42%)
1-5	0.68	0.39 (57%)	0.29 (43%)
2-3	0.22	0.15 (67%)	0.07 (33%)
2-4	0.31	0.29 (94%)	0.02 (6%)
2-5	0.55	0.43 (79%)	0.12 (21%)
3-4	0.24	0.15 (62%)	0.09 (38%)
3-5	0.48	0.30 (62%)	0.18 (38%)
4-5	0.31	0.20 (63%)	0.12 (37%)

Discusión

En las últimas décadas se ha generado un cambio importante de las biotas, en gran medida por el remplazo gradual de las comunidades nativas por especies cosmopolitas exóticas a través del proceso de homogeneización biótica (McKinney y Lockwood, 1999; Olden y Poff, 2003; Rahel, 2000). Este proceso, aunado a otros procesos antrópicos de degradación ambiental, pueden desencadenar una pérdida acelerada de especies nativas (Rahel, 2010; Taylor, 2004). Las especies disminuyen no sólo en número, también se afectan las interacciones entre ellas y las funciones que desempeñan, con fuertes consecuencias ecológicas y evolutivas (Olden y Poff, 2004; Pool y Olden, 2012). En este estudio se encontró que la composición de especies de cada cuenca fue diferente. En los primeros intervalos se encontró homogeneización, pero a partir del tercer intervalo, se observó diferenciación a través del tiempo. Las disimilitudes entre las cuencas medidas a través de la diversidad beta fueron sobre todo producto del componente de recambio ($\beta_{0.3}$) lo que reflejó la exclusividad de las especies de cada cuenca, por lo tanto, de manera independiente conservan los grupos faunísticos inicialmente registrados, es decir, en la cuenca del río Pánuco, la familia Poeciliidae y Cyprinidae fueron las más representativas, dentro de estas familias se registraron especies de los géneros *Xiphophorus* y *Tampichthys* que son nativas de la cuenca (Kallman y Kazianis, 2006; Miller et al., 2009; Palacio-Núñez et al., 2015; Rauchenberger et al., 1990) y que no se registraron en el Lerma-Santiago y en el Balsas. En la cuenca del Lerma-Santiago la familia Goodeidae tuvo un 90% de especies nativas (Domínguez-Domínguez et al., 2008; Lyons et al., 2019; Miller et al., 2009) de géneros como *Allotoca*, *Xenotoca*, *Girardinichthys*, *Zoogoneticus* y *Skiffia* tuvieron mayor número de especies exclusivas de la cuenca. Atherinopsidae es otra familia típica del Lerma-Santiago y las especies de los géneros *Chirostoma* y *Atherinella* fueron los más presentes. En el Balsas se encontraron 27 especies nativas, sobre todo de Goodeidae (géneros *Allotoca*, *Girardinichthys* y *Xenotoca*) y Poeciliidae (*Poecilia*, *Poeciliopsis* y *Pseudoxiphophorus*). El Balsas a diferencia del Pánuco y el Lerma-Santiago, fue la cuenca que más especies no nativas registró. Las especies no nativas de cada cuenca fueron ingresando paulatinamente y para el último intervalo de tiempo se encontró que las especies que comparten las tres

cuencas son, *Amatitlania nigrofasciata*, *Carassius auratus*, *Ctenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *Ictalurus punctatus*, *Micropterus salmoides*, *Oreochromis aureus*, *Oreochromis niloticus*, *Oreochromis mossambicus*, *Poecilia reticulata* y *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, especies consideradas invasoras por la CONABIO, introducidas con fines de acuicultura, pesca deportiva, control biológico y acuarismo (Carbajal-Becerra et al., 2020; Contreras-MacBeath et al., 1998, 2014; ; Mejía-Mojica et al., 2012; Whelan et al., 2020). Entre los fenómenos relacionados con la introducción de nuevas especies son la pérdida de las especies nativas, la pérdida de hábitat, competencia por el espacio y el alimento, depredación, la alteración de los procesos ecológicos, entre otros (Havel et al., 2015; Mejía-Mojica et al., 2012; Ricciardi, 2011). Las especies invasoras son uno de los problemas más severos y poco controlados en el país (Contreras-MacBeath et al., 2014).

Las diferencias encontradas entre los intervalos de tiempo pueden estar relacionadas con la introducción de especies, además una menor cantidad de registros en los intervalos recientes. La disimilitud a través del tiempo en el Balsas fue producto de la $\beta_{0,3}$, lo que implica una sustitución de especies a través del tiempo generada por eventos de introducción y extirpación de especies (Toussaint et al., 2014). Las especies no nativas tuvieron mayor presencia en la cuenca en comparación con las nativas, el 21% fueron especies invasoras (CONABIO, 2020) lo que sugiere una posible sustitución de especies. Los eventos de sustitución son difíciles de probar; sin embargo, la presencia de especies no nativas en la cuenca coincide con la extirpación o reducción de las poblaciones de nativas. Un ejemplo se observa con la especie *P. bimaculatus*, invasiva en la región del Balsas, cuya expansión coincide con la posible extirpación de la endémica *Poeciliopsis balsas* (Contreras-MacBeath et al., 1998). *P. bimaculatus* puede depredar los huevos y larvas de otros peces (Contreras-MacBeath et al., 2014), además, *A. nigrofasciata*, probablemente sea el responsable de la reducción en las poblaciones en el Balsas de la especie nativa *Amphilophus istlanus*. También aquí es difícil probar de manera directa la influencia de la especie *A. nigrofasciata* en la nativa; sin embargo, existe evidencia de competencia por el espacio reproductivo (Contreras-MacBeath et al., 1998).

Las diferencias en la composición de especies en el Lerma-Santiago y en el Pánuco a través del tiempo, tuvieron como principal componente las disimilitudes por β_{riq} , es decir, la pérdida de especies podría deberse a procesos de extirpación o la degradación de los ambientes dulceacuícolas (Zbinden y Matthews, 2017). La cuenca Lerma-Santiago está contaminada por desechos industriales, agrícolas y urbanos, desde sus inicios en el valle de Toluca, hasta su desembocadura en el océano Pacífico (Pérez-Díaz et al., 2019). Además, el río es uno de los más contaminados de México, por los desechos del corredor de desarrollo industrial en Jalisco, así como de Guadalajara y sus alrededores (González-Arévalo, 2019). Otra problemática que presenta es el elevado consumo hídrico de la industria minera y la agricultura (González-Arévalo, 2019), además de la severa afectación por el desarrollo hidráulico a través de la construcción de presas (Gómez-Balandra et al., 2012). Como consecuencia de este deterioro, especies nativas, muchas en la Lista Roja de la UICN ya no se registraron en la cuenca en los últimos 10 años.

La cuenca del río Pánuco también ha sufrido contaminación y degradación por la agricultura y la industria, que han vuelto varios tramos difíciles de habitar (Buenfil-Friedman, 2009) y que provocan que especies destinadas para consumo humano tengan elevada toxicidad (Barrera-Escorcía et al., 1998). Por ejemplo, la desecación de ríos de los distritos de riego hídrico el Mante, Xicoténcatl, Las Ánimas y río Pánuco, desvían el curso del agua hacia plantaciones agrícolas (Agua.org, 2020) y la contaminación del sistema hidrográfico del río Metztitlán en donde a pesar de que está prohibido verter aguas residuales, aceites, desechos sólidos, combustibles entre otros, que puedan ocasionar alteración a los ecosistemas acuáticos, la realidad es que esto sucede a lo largo de los causes de la zona, en donde el agua contaminada excede los límites establecidos en la normatividad (López-Herrera et al., 2015).

Al analizar las subcuencas, la mayoría presentó diferencias significativas en la composición de especies, lo que reflejó el endemismo derivado de las distintas condiciones orográficas, hidrográficas, topográficas y climáticas (Contreras-Balderas et al., 2008). El componente en las subcuencas fue la β_{riq} , este componente está ligado a dinámicas de pérdida y ganancia de especies (Calderón-Patrón y Moreno, 2019; Carvalho et al., 2012).

Las subcuencas del Pánuco fueron distintas significativamente, lo mismo sucedió con la mayoría de las subcuencas del Lerma-Santiago y del Balsas. Las subcuencas pertenecientes al Lerma-Santiago que no difirieron en su composición fueron Santiago-Guadalajara (LER-D) y Santiago-Aguamilpa (LER-E). Estas subcuencas son adyacentes, lo que posiblemente facilitó que compartieran especies. *Lepomis macrochirus*, *C. auratus*, *O. aureus* y *O. niloticus* son especies que en los primeros intervalos no compartieron las subcuencas, pero que en el último intervalo estuvieron presentes en ambas, por otro lado, probablemente por la contaminación y degradación del río, 19 especies nativas no se registraron en el último intervalo en ambas subcuencas, lo que incrementó la similitud entre ellas.

Con relación a la cuenca del Balsas, las subcuencas que no mostraron diferencias entre sí fueron las del Cutzamala (BAL-F) y del Medio Balsas (BAL-B), además de la subcuenca del río Tacámbaro (BAL-G) y la del Bajo Balsas (BAL-C). La similitud entre las subcuencas Cutzamala y el Medio Balsas podría ser el resultado de un incremento en la presencia de especies no nativas, como *Coptodon rendalli*, *C. carpio* y *M. salmoides* y las especies que no se registraron en intervalos recientes fueron *Atherinella balsana*, *Notropis boucardi* y *Poecilia butleri*, de éstas la única considerada en peligro es *N. boucardi*, y de *A. balsana* se ha visto reducida su distribución en años recientes (Mejía-Mojica et al., 2012). Además, en la subcuenca del Cutzamala están el sistema hidroeléctrico Miguel Alemán y el Cutzamala; este último es una de las obras para suministro de agua potable más grandes del mundo y abastece a la Ciudad de México. Debido a la magnitud de la obra, se han generado diversos problemas sociales y ecológicos (García, 2019). Por otro lado, la similitud entre las subcuencas del río Tacámbaro con la del Bajo Balsas puede ser resultado de la introducción de las especies *C. rendalli*, *C. carpio*, *O. niloticus* y *Pterygoplichthys disjunctivus* en el Bajo Balsas. En esta última se ubica la presa Adolfo López Mateos “El Infiernillo”, en donde el impacto generado por la introducción de la especie invasora *P. disjunctivus* se ha incrementado ampliamente debido al aumento de su población y a la ausencia de depredadores (Rueda-Jasso et al., 2013). Otra razón de la falta de diferencias entre las

subcuencas, y por lo tanto una deficiencia de este estudio, es la escasez de registros en la subcuenca del río Tacámbaro, originado por el difícil acceso en la zona.

La falta de registros en los inventarios ictiofaunísticos fue una limitante de este trabajo, existe un periodo entre 1890 y 1910 con un auge en las exploraciones ictiológicas, posteriormente a partir de 1930 los estudios se orientaron en aspectos ecológicos (Castro-Aguirre y Balart, 1993), este estudio mostró más registros en los primeros intervalos y menos en los recientes, por lo que se realizaron las curvas de acumulación de especies para minimizar los sesgos en el inventario.

Este es uno de los pocos estudios que ha analizado los cambios en la composición de especies dulceacuícolas en el centro de México a través del tiempo (Contreras-Balderas et al., 2008; Domínguez-Domínguez et al., 2008; Gesundheit y Garcia, 2018; Lyons et al., 1998; Martínez-Lendeck et al., 2020). El análisis permitió distinguir la tendencia hacia la diferenciación en las cuencas generada por la pérdida de especies, y es preocupante debido a que representa aproximadamente el 45% de las especies que se encontraron en el primer intervalo de tiempo, por lo tanto, las prioridades de conservación se deben centrar en localidades que aún conservan conjuntos de peces nativos además de reducir las descargas de contaminantes.

Estudios futuros podrían enfocarse en evaluar los cambios, incorporando factores ambientales y espaciales que permitan determinar, por un lado, posibles causas y por otro establecer zonas prioritarias de conservación a partir de la variabilidad en los tipos de hábitats a diferentes escalas.

Referencias

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., ... Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1), 19-28.
- Aparicio, J. (2001). Hydrology of the Lerma-Chapala Watershed. En: *The Lerma-Chapala Watershed: Evaluation and Management* (pp. 3-30). Springer, EUA.
- Barrera-Escorcia, G., Wong-Chang, I., Sobrino-Figueroa, A. S., Guzmán-García, X., Hernández-Galindo, F., y Saavedra-Villeda, F. (1998). Estudio preliminar de contaminación bacteriológica en la laguna Pueblo Viejo, Veracruz, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 14(2), 63-68.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.
- Buenfil-Friedman, J. (2009). Adaptación a los impactos del cambio climático en los humedales costeros del Golfo de México. Instituto Nacional de Ecología. México D.F. México.
- Calderón-Patrón, J. M., y Moreno, C. E. (2019). Diversidad beta basada en índices de disimilitud: Su partición en componentes de recambio y diferencias en riqueza. En *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 203-222). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex. México D.F. México.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E., y Zuria, I. (2012). La diversidad beta: Medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3), 870-891.
- Carbajal-Becerra, O., Olvera-Rodríguez, K. J., de Souza, G. M., Durán-Rodríguez, O. Y., Ramírez-García, A., y Ramírez-Herrejón, J. P. (2020). Trophic strategies of the invasive Twospot livebearer (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*, Teleostei: Poeciliidae) in a gradient of environmental quality in central Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 18(2), e190080.
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P. A. V., Schmera, D., y Podani, J. (2012). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: A theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, 122(6), 825-834.
- Castro-Aguirre, J. L., y Balart, E. F. (1993). La ictiología en México: Pasado, presente y futuro. 44, 327-344.
- Clarke, K. R., y Gorley, R. N. (2015). *PRIMER v7 (Version 7)*. Windows. Devon UK: PRIMER-E Plymouth.
- CNA. (1998). Cuencas Hidrológicas, Comisión Nacional del Agua (CNA). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/cue250kgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1. Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Connecticut.

- CONABIO. (2020). Especies exóticas invasoras. <http://enciclovida.mx/exoticas-invasoras?grupo=Peces>
- Contreras-Balderas, S., Ruiz-Campos, G., Schmitter-Soto, J. J., Díaz-Pardo, E., ... Lyons, J. (2008). Freshwater fishes and water status in México: A country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 11(3), 246-256.
- Contreras-MacBeath, T., Gaspar-Dillanes, M. T., Huidobro-Campos, L., y Mejía-Mojica, H. (2014). Peces invasores en el centro de México. En: *Especies acuáticas invasoras en México* (pp. 413-424). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. México.
- Contreras-MacBeath, T., Mejia-Mojica, H., y Carrillo-Wilson, R. C. (1998). Negative impact on the aquatic ecosystems of the state of Morelos, Mexico from introduced aquarium and other commercial fish. *Aquarium Sciences and Conservation*, 2(2), 67-78.
- De la Vega -Salazar, M. Y. (2003). Situación de los peces dulceacuícolas en México. *Ciencias*, 0(072), 20-30.
- De la Vega-Salazar, M. Y. (2006). Estado de conservación de los peces de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes) en la mesa central de México. *Revista de Biología Tropical*, 54(1), 163-177.
- DOF. (2011). Diario Oficial de la Federación. Acuerdo por el que se dan a conocer los resultados del estudio técnico de las aguas nacionales superficiales en las cuencas hidrológicas Río Papagayo 1, Río Petaquillas, Río Omitlán, Río Papagayo 2, Río Papagayo 3, Río Papagayo 4, Río Nexpa 1, Río Nexpa 2, Río Quetzala, Río Infiernillo, Río Santa Catarina, Río Ometepec 1, Río Ometepec 2, Río Ometepec 3, Río Cortijos 1, Río Cortijos 2, Río Cortijos 3, Río Cortijos 4, Río Ometepec 4, Río La Arena 1, Río La Arena 2, Río La Arena 3, Río Atoyac-Salado, Río Atoyac-Tlapacoyan, Río Sordo-Yolotepec, Río Atoyac-Paso de la Reina y Río Verde, pertenecientes a la Región Hidrológica número 20 Costa Chica de Guerrero. Diario Oficial de la Federación. https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5496053&fecha=04/09/2017
- Domínguez-Domínguez, O., Zambrano, L., Escalera-Vázquez, L. H., Pérez- Rodríguez, R., y Pérez-Ponce de León, G. (2008). Cambio en la distribución de goodeidos (Osteichthyes: Cyprinodontiformes: Goodeidae) en cuencas hidrológicas del centro de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 79(2), 501-512.
- Duncan, J. R., y Lockwood, J. L. (2001). Spatial Homogenization of the Aquatic Fauna of Tennessee: Extinction and Invasion Following Land Use Change and Habitat Alteration. En: *Biotic Homogenization* (pp. 245-257). Springer, EUA.
- Espinosa-Pérez, H. S. (2014). Biodiversidad de peces en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 450-459.
- FishNet2. (2018). FishNet2. <http://www.fishnet2.net/search.aspx>
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., y van der Laan, R. (2019). *Eschmeyer's Catalog of Fishes*. California Academy of Sciences. <https://www.calacademy.org/scientists/projects/eschmeyers-catalog-of-fishes>

- García, M. V. I. (2019). Cutzamala: Apropiación del agua y movimiento social. Tlalli. *Revista de Investigación en Geografía*, 1, 47-63.
- Garrido, A., Cuevas, M. L., Cotler, H., González, D. I., y Tharme, R. (2010). El estado de alteración ecohidrológica de los ríos de México. En: *Las cuencas hidrográficas de México: Diagnóstico y priorización*. (pp. 108-111). SEMARNAT–INE–FGRA. México D.F. México.
- GBIF.org. (2018). GBIF.org (01 October 2018) GBIF. <https://doi.org/10.15468/dl.06fzua>
- Gesundheit, P., & Garcia, C. M. (2018). The role of introduced species in the decline of a highly endemic fish fauna in Central Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(6), 1384-1395.
- Gómez-Balandra, M. A., Díaz-Pardo, E., y Gutiérrez-Hernández, A. (2012). Composición de la comunidad íctica de la Cuenca del Río Santiago, México, durante su desarrollo hidráulico. *Hidrobiológica*, 22(1), 62-78.
- González-Arévalo, A. L. (2019). La contaminación del río Santiago Grande por factores industriales, ubicado en la región centro norte. En: *Desigualdad socio-espacial, innovación tecnológica y procesos urbanos*. Vol. III. (pp. 561-575). Universidad Nacional Autónoma de México y Asociación Mexicana de Ciencias para el Desarrollo Regional A.C. Ciudad de México. México.
- Havel, J. E., Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., Amalfitano, S., y Kats, L. B. (2015). Aquatic invasive species: Challenges for the future. *Hydrobiologia*, 750(1), 147-170.
- Hudson, P. F. (2002). Floodplain Styles of the Lower Pánuco Basin, Mexico. *Journal of Latin American Geography*, 1(1), 75-91.
- Hudson, P. F., Hendrickson, D. A., Benke, A. C., Rodiles-Hernández, R., y Minckley, W. L. (2005). Rivers of Mexico. En: *Rivers of North America* (pp. 1030-1084). Academic Press. Toronto, ON, CA.
- Jiménez-Valverde, A., y Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista ibérica de aracnología*, 8, 151-161.
- Jurasinski, G., Retzer, V., y Beierkuhnlein, C. (2009). Inventory, differentiation, and proportional diversity: A consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159(1), 15-26.
- Kallman, K. D., y Kazianis, S. (2006). The Genus *Xiphophorus* in Mexico and Central America. *Zebrafish*, 3(3), 271-285.
- Koleff, P., Gaston, K. J., y Lennon, J. J. (2003). Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367-382.
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11), 1324-1334.
- Leprieur, F., Olden, J. D., Lek, S., y Brosse, S. (2009). Contrasting patterns and mechanisms of spatial turnover for native and exotic freshwater fish in Europe. *Journal of Biogeography*, 36(10), 1899-1912.

- Leprieur, F., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., y Oberdorff, T. (2011). Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, 14(4), 325-334.
- López-Hernández, M., Ramos-Espinosa, M. G., y Carranza-Fraser, J. (2007). Análisis multimétrico para evaluar contaminación en el río Lerma y lago de Chapala, México. *Hidrobiológica*, 17, 17-30.
- López-Herrera, M., Romero-Bautista, L., Ayala-Sánchez, N., Soria-Mercado, I., y Portillo-López, A. (2015). Problemática de contaminación en la zona agrícola de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. *Estudios en Biodiversidad*. Universidad de Nebraska, EUA.
- Lyons, J., González-Hernández, G., Soto-Galera, E., y Guzmán-Arroyo, M. (1998). Decline of freshwater fishes and fisheries in selected drainages of west-central Mexico. *Fisheries*, 23(4), 10-18.
- Lyons, T., Máiz-Tomé, L., Tognelli, M. F., Daniels, A., ... Mejía-Guerrero, H.O. (2020). The status and distribution of freshwater fishes in Mexico. Cambridge, UK and Albuquerque, New Mexico, USA: IUCN y ABQ BioPark. IUCN.
- Lyons, J., Piller, K. R., Artigas-Azas, J. M., Domínguez-Domínguez, O., Gesundheit, P., Köck, M., Medina-Nava, M., Mercado-Silva, N., García, A. R., y Findley, K. M. (2019). Distribution and current conservation status of the Mexican Goodeidae (Actinopterygii, Cyprinodontiformes). *ZooKeys*, 885, 115-158.
- Martínez-Lendeck, N., Martínez-Falcón, A. P., Schmitter-Soto, J. J., Mejía-Mojica, H., Sorani-Dalbón, V., Cruz-Ruíz, G. I., y Mercado-Silva, N. (2020). Ichthyological Differentiation and Homogenization in the Pánuco Basin, Mexico. *Diversity*, 12(5), 187.
- McKinney, M. L., y Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450-
- Mejía-Mojica, H., Rodríguez-Romero, F. de J., y Díaz-Pardo, E. (2012). Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 669-681.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., y Norris, S. M. (2009). *Peces dulceacuícolas de México* (1st ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A.C., El Colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto.
- Morrone, J. J. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 76(2), 207-252.
- Myers, G. S. (1949). Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 28, 315-322.
- Nelson, J. S., Grande, T. C., y Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the World* (5th ed.). Wiley: Hoboken, NJ. EUA.
- Olden, J. D. (2016). Biotic Homogenisation. En: *Encyclopedia of Life Sciences* (pp. 1-8). American Cancer Society. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, UK.

- Olden, J. D., y Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162(4), 442-460.
- Olden, J. D., y Poff, N. L. (2004). Ecological processes driving biotic homogenization: Testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, 85(7), 1867-1875.
- Palacio-Núñez, J., Martínez-Montoya, J. F., Olmos-Oropeza, G., Martínez-Calderas, J. M., Clemente-Sánchez, F., y Enríquez, J. (2015). Distribución poblacional y abundancia de los peces endémicos de la llanura de Rioverde, S.L.P., México. *Agro Productividad*, 8(5), 17-24.
- Pérez-Díaz, J. P., Ortega-Escobar, H. M., Ramírez-Ayala, C., Flores-Magdaleno, H., ... Mancilla-Villa, O. R. (2019). Concentración de nitrato, fosfato, boro y cloruro en el agua del río Lerma. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 6(16), 175-182.
- Pérez-Miranda, F., O. Mejía, O., López, B, y Řičan, O. 2020. Molecular clocks, biogeography and species diversity in *Herichthys* with evaluation of the role of Punta del Morro as a vicariant brake along the Mexican Transition Zone in the context of local and global time frame of cichlid diversification. *PeerJ*, 8(e8818), 1-27.
- Petsch, D. K. (2016). Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *International Review of Hydrobiology*, 101(3-4), 113-122.
- Pool, T. K., y Olden, J. (2012). Taxonomic and functional homogenization of an endemic desert fish fauna. *Diversity and Distributions*, 6(4), 366-376.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854-856.
- Rahel, F. J. (2010). Homogenization, differentiation, and the widespread alteration of fish faunas. En: *Community ecology of stream fishes: Concepts, approaches and techniques*. Vol. 73. (pp. 311-326). American Fisheries Society Symposium.
- Rauchenberger, M., Kallman, K. D., y Morizot, D. C. (1990). Monophyly and geography of the Río Pánuco Basin swordtails (genus *Xiphophorus*) with descriptions of four new species. *American Museum Novitates*, 2975, 1-41.
- Agua.org (2020). Región hidrológica num. 26 Río Pánuco. Cuenca del Río Guayalejo-Tamesí. <https://agua.org.mx/biblioteca/region-hidrologica-num-26-rio-panuco-cuenca-del-rio-guayalejo-tamesi/> (Acceso 2 de enero de 2020).
- Ricciardi, A. (2011). Facilitative interactions among aquatic invaders: Is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(12), 2513-2525.
- Rojas, P., Vila, I., Habit, E., & Castro, S. A. (2019). Homogenization of the freshwater fish fauna of the biogeographic regions of Chile. *Global Ecology and Conservation*, 19, e00658.
- Rueda-Jasso, R. A., Campos-Mendoza, A., Arreguín-Sánchez, F., Díaz-Pardo, E., & Martínez-Palacios, C. A. (2013). The biological and reproductive parameters of the invasive armored catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* from Adolfo López Mateos El Infiernillo

- Reservoir, Michoacán-Guerrero, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(1), 318-326.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., ... Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774.
- SINA. (2018). Sistema Nacional de Información del Agua | SINA. <http://sina.conagua.gob.mx/sina/index.php>
- Soto Galera, E. (2018). Actualización de la Colección Nacional de Peces dulceacuícolas mexicanos, ENCB. <https://www.gbif.org/dataset/36b77d42-895c-4192-8872-8f234d58071a>
- Taylor, E. B. (2004). An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(1), 68-79.
- Taylor, E. B. (2010). Changes in taxonomy and species distributions and their influence on estimates of faunal homogenization and differentiation in freshwater fishes. *Diversity and Distributions*, 16(4), 676-689.
- Toledo, A., & Bozada, L. (2002). El Delta del Río Balsas: Medio ambiente, pesquerías y sociedad. INE-Colegio de Michoacán A.C. México.
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., y Villéger, S. (2014). Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 574-584.
- Valencia-Vargas, J. C. (2015). Desarrollo de la región hidrológica del Balsas mediante la modificación de su veda. *Tecnología y ciencias del agua*, 6(1), 81-97.
- Villéger, S., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 671-681.
- Whelan, G. E., Day, D. M., Casselman, J. M., Gephart, L., Hall, C. J., Lichatowich, J., Matylewich, M., Miranda, L., Roulson, L., Shirey, P. D., Mercado-Silva, N., Waldman, J., & Winters, D. (2020). Tracking Fisheries Through Time: The American Fisheries Society as a Historical Lens. *Fisheries*, 45(8), 392-426.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30(3), 279-338.
- Zbinden, Z. D., & Matthews, W. J. (2017). Beta diversity of stream fish assemblages: Partitioning variation between spatial and environmental factors. *Freshwater Biology*, 62(8), 1460-1471.

Apéndice D

Categorías de especies de peces de agua dulce en las cuencas del río Pánuco, Lerma-Santiago y Balsas. Se especifica la cuenca a la que registró, PAN = Pánuco, LER = Lerma-Santiago y BAL = Balsas, se incluye la subcuenca de cada cuenca a la que pertenecen. También se incluye el origen de las especies, N = nativo de la cuenca, NN = no nativo de la cuenca; se agregó si fueron catalogadas como invasoras por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), la tendencia de la población y la categoría de especies amenazadas en el libro del Estatus y la distribución d peces dulceacuícolas en México de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Lyons et al., 2020).

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
1	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Algansea barbata</i>	LER	A	N	No	CR
2	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Algansea lacustris</i>	LER BAL	C	N NN	No	CR
3	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Algansea monticola</i>	LER	HIJ	N	No	NT
4	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Algansea popoche</i>	LER	C	N	No	EN
5	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Algansea tincella</i>	LER PAN BAL	ABCDGH C	N N NN	No	LC
6	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Allophorus robustus</i>	LER BAL	ABC HI	N N	No	VU
7	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Allotoca catarinae</i>	BAL	HI	N	No	CR
8	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Allotoca diazi</i>	LER BAL	B H	N N	No	CR

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
9	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Allotoca dugesii</i>	LER	BCDG	N	No	EN
				BAL	H	N		
10	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Allotoca maculata</i>	LER	D	N	No	CR
11	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Allotoca meeki</i>	BAL	H	N	No	CR
12	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Allotoca zacapuensis</i>	LER	C	N	No	CR
						NN		
13	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Amatitlania nigrofasciata</i>	PAN		NN	Si	DD
				BAL		NN		
14	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Amphilophus istlanus</i>	BAL	ABCDEFGI	N	No	CR
15	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Andinoacara rivulatus</i>	BAL		NN	Si	NE
						NN		
16	CHARACIFORMES	Characidae	<i>Astyanax mexicanus</i>	LER	C	N	No	LC
				PAN	ABCD	N		
				BAL	ABE	N		
17	CHARACIFORMES	Characidae	<i>Astyanax rioverde</i>	PAN	C	N	No	LC
18	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Ataeniobius toweri</i>	PAN	C	N	No	EN
19	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Atherinella balsana</i>	BAL	BCF	N	No	DD
20	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Atherinella crystallina</i>	LER	CE	N	No	LC
21	LEPISOSTEIFORMES	Lepisosteidae	<i>Atractosteus spatula</i>	PAN	B	N	No	LC
22	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Carassius auratus</i>	LER		NN	Si	LC
				PAN		NN		

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
				BAL		NN		
23	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Chapalichthys encaustus</i>	LER	BCD	N	No	VU
24	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Chapalichthys pardalis</i>	BAL	I	N	No	CR
25	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Chapalichthys peraticus</i>	BAL	I	N	No	CR
26	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma aculeatum</i>	LER	BC	N	No	CR
				BAL		NN		
27	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma arge</i>	PAN		NN	No	DD
				LER	BCFG	N		
28	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma bartoni</i>	LER	B	N	No	CR
29	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma chapalae</i>	LER	CD	N	No	VU
				BAL		NN		
30	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma estor</i>	LER	C	N	No	EN
				BAL		NN		
31	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma grandocule</i>	PAN		NN	No	DD
32	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma humboldtianum</i>	LER	ACDE	N		
				PAN		NN	No	VU
				BAL		NN		
33	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma jordani</i>	LER	BCDGH	N		
				PAN		NN	No	LC
				BAL		NN		

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
34	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma labarcae</i>	LER	C	N	No	DD
				BAL	F	N		
35	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma lucius</i>	LER	C	N	No	EN
				BAL		NN		
36	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma melanoccus</i>	LER	C	N	No	CR
				BAL	I	N		
37	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma riojai</i>	LER	A	N	No	CR
				BAL		NN		
38	ATHERINIFORMES	Atherinopsidae	<i>Chirostoma sphyraena</i>	LER	C	N	No	EN
				BAL		NN		
39	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Coptodon rendalli</i>	LER		NN	Si	LC
				PAN		NN		
40	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Coptodon zillii</i>	PAN		NN	Si	LC
				BAL		NN		
41	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	LER		NN	Si	NE
				PAN		NN		
42	CYPRINODONTIFORMES	Cyprinodontidae	<i>Cualac tessellatus</i>	PAN	C	N	No	VU
				BAL		NN		
43	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Cyprinella lutrensis</i>	PAN	C	N	No	LC

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
44	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	PAN		NN		
				LER		NN	Si	VU
				BAL		NN		
45	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Danio rerio</i>	BAL		NN	Si	LC
46	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia affinis</i>	PAN		NN		
				BAL		NN	No	LC
47	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia atrora</i>	PAN	D	N	No	DD
48	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia aurata</i>	PAN	B	N	No	DD
49	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia marshi</i>	PAN		NN	No	LC
50	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia panuco</i>	PAN	AB	N	No	DD
51	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia quadruncus</i>	PAN	AC	N	No	NE
52	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia regani</i>	PAN	ABCD	N	No	DD
53	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia vittata</i>	PAN	B	N	No	LC
54	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Gambusia yucatana</i>	BAL		NN	No	LC
55	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Gila nigrescens</i>	LER		NN	No	VU
56	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	PAN		NN		
				LER	A	N	No	EN
				BAL	EF	N		
57	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Girardinichthys turneri</i>	LER	AB	N		
				BAL		NN	No	CR

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
58	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Girardinichthys viviparus</i>	PAN		NN	No	EN
				BAL		NN		
59	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Goodea atripinnis</i>	LER	ABCDEFGHI	N	No	LC
				PAN	C	N		
60	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Goodea gracilis</i>	BAL		NN	No	LC
				PAN	C	N		
61	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Hemichromis bimaculatus</i>	PAN		NN	No	LC
				BAL		NN		
62	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys bartoni</i>	PAN	C	N	No	EN
				BAL		NN		
63	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys carpintis</i>	PAN	AB	N	No	LC
				BAL		NN		
64	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys cyanoguttatus</i>	PAN		NN	No	LC
				BAL		NN		
65	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys labridens</i>	PAN	B	N	No	EN
				BAL		NN		
66	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys molango*</i>	PAN	D	N	No	LC
				BAL		NN		
67	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys pame</i>	PAN	C	N	No	NE
				BAL		NN		
68	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys pantostictus</i>	PAN	BA	N	No	LC
				BAL		NN		
69	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys steindachneri</i>	PAN	C	N	No	EN
				BAL		NN		
70	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Herichthys tamasopoensis</i>	PAN	C	N	No	VU
				BAL		NN		
71	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	PAN		NN	Si	NT
				BAL		NN		
72	SILURIFORMES	Ictaluridae	<i>Ictalurus australis</i>	PAN	B	N	No	DD
				BAL		NN		

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
73	SILURIFORMES	Ictaluridae	<i>Ictalurus balsanus</i>	BAL	EHI	N	No	NE
74	SILURIFORMES	Ictaluridae	<i>Ictalurus dugesii</i>	LER BAL	BCDG	N NN	No	NE
75	SILURIFORMES	Ictaluridae	<i>Ictalurus furcatus</i>	PAN	CD	N	No	LC
76	SILURIFORMES	Ictaluridae	<i>Ictalurus lupus</i>	LER PAN		NN NN	No	DD
77	SILURIFORMES	Ictaluridae	<i>Ictalurus mexicanus</i>	PAN	C	N	No	VU
78	SILURIFORMES	Ictaluridae	<i>Ictalurus punctatus</i>	LER PAN BAL	BCD	NN N NN	No	LC
79	CYPRINIFORMES	Catostomidae	<i>Ictiobus bubalus</i>	PAN		NN	No	LC
80	CYPRINIFORMES	Catostomidae	<i>Ictiobus labiosus</i>	PAN	CD	N	No	DD
81	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Ilyodon furcidens</i>	LER BAL	CD	N NN	No	LC
82	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Ilyodon whitei</i>	LER BAL	C EFHI	N N	No	LC
83	LEPISOSTEIFORMES	Lepisosteidae	<i>Lepisosteus osseus</i>	PAN	ABC	N	No	LC
84	PERCIFORMES	Centrarchidae	<i>Lepomis cyanellus</i>	LER		NN	No	LC
85	PERCIFORMES	Centrarchidae	<i>Lepomis macrochirus</i>	LER PAN		NN NN	No	LC

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
				BAL		NN		
86	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Mayaheros beani</i>	LER	DE	N	No	LC
87	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Melanochromis auratus</i>	BAL		NN	No	LC
				LER		NN		
88	PERCIFORMES	Centrarchidae	<i>Micropterus salmoides</i>	PAN		NN	No	LC
				BAL		NN		
89	CYPRINIFORMES	Catostomidae	<i>Moxostoma austrinum</i>	LER	ABCDEFGHI	N	No	DD
90	CYPRINIFORMES	Catostomidae	<i>Moxostoma congestum</i>	LER		NN	No	LC
91	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Neophorus regalis</i>	LER		NN	No	CR
				BAL	I	N		
92	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Neotoca bilineata</i>	LER	BCD	N	No	EN
93	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis aguirrepequeno</i>	PAN		NN	No	VU
94	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis boucardi</i>	PAN		NN	No	EN
				BAL	ABDEFGI	N		
95	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis calabazas</i>	PAN	C	N	No	CR
				LER	BCDGH	N	No	
96	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis calientis</i>	PAN	C	N	No	CR
				BAL	FI	N	No	
97	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis grandis</i>	LER		NN	No	EN
98	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis marhabatiensis</i>	LER	A	N	No	CR

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN																																																																																																												
99	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis moralesi</i>	LER		NN	No	DD																																																																																																												
				BAL		NN			100	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis nazas</i>	LER		NN	No	LC				101	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis sallaei</i>	LER	A	N	No	LC	PAN	D	N	BAL	AEF	N				102	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis simus</i>	LER		NN	No	EN	103	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis tropicus</i>	PAN	BC	N	No	NT	104	SALMONIFORMES	Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	PAN		NN	Si	NE	BAL		NN	105	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis aureus</i>	LER		NN	Si	LC	PAN		NN	BAL		NN	106	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>	LER		NN	Si	VU	PAN		NN	BAL		NN	107	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	LER		NN	Si	LC	PAN		NN	BAL		NN	108	CYPRINIFORMES	Cyprinidae
100	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis nazas</i>	LER		NN	No	LC																																																																																																												
									101	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis sallaei</i>	LER	A	N	No	LC	PAN	D	N					BAL	AEF	N						102	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis simus</i>	LER		NN	No	EN	103	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis tropicus</i>	PAN	BC	N	No	NT	104	SALMONIFORMES	Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	PAN		NN	Si	NE	BAL		NN	105	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis aureus</i>	LER						NN	Si	LC			PAN		NN	BAL		NN					106	CICHLIFORMES	Cichlidae			<i>Oreochromis mossambicus</i>	LER		NN	Si	VU					PAN		NN			BAL		NN	107	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	LER	
101	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis sallaei</i>	LER	A	N	No	LC																																																																																																												
				PAN	D	N																																																																																																														
				BAL	AEF	N																																																																																																														
102	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis simus</i>	LER		NN	No	EN																																																																																																												
103	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Notropis tropicus</i>	PAN	BC	N	No	NT																																																																																																												
104	SALMONIFORMES	Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	PAN		NN	Si	NE																																																																																																												
				BAL		NN			105	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis aureus</i>	LER		NN	Si	LC	PAN		NN	BAL		NN	106	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>	LER		NN	Si	VU	PAN		NN	BAL		NN	107	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	LER		NN	Si	LC	PAN		NN	BAL		NN	108	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Pethia conchonius</i>	BAL		NN	Si	LC																																																						
105	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis aureus</i>	LER		NN	Si	LC																																																																																																												
				PAN		NN																																																																																																														
				BAL		NN			106	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>	LER		NN	Si	VU	PAN		NN	BAL		NN	107	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	LER		NN	Si	LC	PAN		NN	BAL		NN	108	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Pethia conchonius</i>	BAL		NN	Si	LC																																																																					
106	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>	LER		NN	Si	VU																																																																																																												
				PAN		NN																																																																																																														
				BAL		NN			107	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	LER		NN	Si	LC	PAN		NN	BAL		NN	108	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Pethia conchonius</i>	BAL		NN	Si	LC																																																																																				
107	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	LER		NN	Si	LC																																																																																																												
				PAN		NN																																																																																																														
				BAL		NN			108	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Pethia conchonius</i>	BAL		NN	Si	LC																																																																																																			
108	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Pethia conchonius</i>	BAL		NN	Si	LC																																																																																																												

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
109	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia butleri</i>	LER	HD	N	No	LC
				BAL	ACI	N		
110	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia formosa</i>	PAN	ABD	N	No	LC
111	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia latipinna</i>	PAN		NN	No	LC
112	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia latipunctata</i>	PAN	B	N	No	DD
113	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia limantouri</i>	PAN		NN	No	NE
114	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia maylandi</i>	BAL	AHI	N	No	DD
				LER		NN		
115	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia mexicana</i>	PAN	ABCD	N	No	LC
				BAL		NN		
116	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	LER		NN	Si	NE
				PAN		NN		
117	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poecilia sphenops</i>	BAL		NN	No	LC
				LER		NN		
118	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis balsas</i>	LER		NN	No	DD
				BAL	ABEHI	N		
119	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	LER		NN	No	LC
				PAN		NN		

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
				BAL		NN		
120	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis infans</i>	LER PAN	BCDFGH	N NN	No	LC
				BAL	I	N		
121	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis latidens</i>	LER		NN	No	NT
122	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis lucida</i>	PAN		NN	No	DD
123	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis viriosa</i>	LER BAL	E	N NN	No	LC
124	PERCIFORMES	Centrarchidae	<i>Pomoxis annularis</i>	LER		NN	Si	LC
125	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Pseudotropheus johannii</i>	BAL		NN	No	LC
				LER		NN		
126	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	PAN BAL		NN NN	No	LC
127	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Pseudoxiphophorus jonesii</i>	PAN BAL	A	NN N	No	LC
128	SILURIFORMES	Loricariidae	<i>Pterygoplichthys disjunctivus</i>	LER BAL		NN NN	Si	NE
129	SILURIFORMES	Loricariidae	<i>Pterygoplichthys pardalis</i>	BAL		NN	Si	NE
130	SILURIFORMES	Ictaluridae	<i>Pylodictis olivaris</i>	PAN		NN	No	LC
131	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Skiffia francesae</i>	BAL		NN	No	EW

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
132	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Skiffia lermae</i>	LER BAL	C	N NN	No	EN
133	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Skiffia multipunctata</i>	LER	CD	N	No	EN
134	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Tampichthys catostomops</i>	PAN	C	N	No	NT
135	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Tampichthys dichroma</i>	PAN	C	N	No	NE
136	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Tampichthys erimyzonops</i>	PAN	BC	N	No	DD
137	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Tampichthys ipni</i>	PAN	BCD	N	No	LC
138	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Tampichthys mandibularis</i>	PAN	C	N	No	EN
139	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Tampichthys rasconis</i>	PAN	C	N	No	EN
140	PETROMYZONTIFORMES	Petromyzontidae	<i>Tetrapleurodon geminis</i>	LER BAL	C F	N N	No	EN
141	PETROMYZONTIFORMES	Petromyzontidae	<i>Tetrapleurodon spadiceus</i>	LER	C	N	No	CR
142	CICHLIFORMES	Cichlidae	<i>Thorichthys maculipinnis</i>	PAN BAL		NN NN	No	LC
143	ANABANTIFORMES	Osphronemidae	<i>Trichogaster lalius</i>	BAL		NN	Si	LC
144	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Xenoporphus captivus</i>	LER PAN		NN N	No	EN
145	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Xenotoca eiseni</i>	LER BAL	DE I	N N	No	EN
146	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Xenotoca melanosoma</i>	LER	CDE	N	No	EN

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
				BAL	I	N		
				LER	BCDFG	N		
147	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Xenotoca variata</i>	PAN	C	N	No	LC
				BAL		NN		
148	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus birchmanni</i>	PAN	D	N	No	LC
149	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus continens</i>	PAN	C	N	No	DD
150	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus cortezi</i>	PAN	CD	N	No	DD
				PAN		NN		
151	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus hellerii</i>	BAL		NN	No	LC
				LER		NN		
152	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus maculatus</i>	PAN		NN	No	DD
153	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus malinche</i>	PAN	D	N	No	DD
154	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus montezumae</i>	PAN	C	N	No	DD
155	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus multilineatus</i>	PAN	C	N	No	DD
156	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus nezahualcoyotl</i>	PAN	BC	N	No	DD
157	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus nigrensis</i>	PAN	C	N	No	DD
158	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus pygmaeus</i>	PAN	C	N	No	DD
				PAN	ABCD	N		
159	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus variatus</i>	BAL		NN	No	LC
160	CYPRINODONTIFORMES	Poeciliidae	<i>Xiphophorus xiphidium</i>	PAN		NN	No	LC

Número consecutivo por especie	Orden	Familia	Nombre científico	Cuenca	Subcuenca	(Nativa= N No nativa=NN)	Invasiva (Si /No)	Lista roja UICN
161	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Yuriria alta</i>	LER PAN	ABCDEFGG	N NN	No	EN
162	CYPRINIFORMES	Cyprinidae	<i>Yuriria chapalae</i>	LER	C	N	No	EN
163	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Zoogoneticus purhepechus</i>	LER	C	N	No	VU
164	CYPRINODONTIFORMES	Goodeidae	<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	LER	BCDF	N	No	EN

**Herichthys molango*. Es sinónimo de *H. pantostictus*, de acuerdo con Pérez-Miranda, et al., 2020.

Discusión general

Uno de los enfoques de la conservación se basa en el diagnóstico del estado general de los ecosistemas, para lo que es necesario analizar los procesos de distribución de las especies (Pyke, 2007). Cuantificar el grado de homogeneización y diferenciación de la fauna permite entender los procesos ecológicos que afectan los ecosistemas (Rahel, 2010).

Los ambientes de agua dulce incluyen algunas de las faunas más amenazadas del mundo con altas tasas de extinción (Martínez-Meyer et al., 2014). Las consecuencias de la extinción de una especie son significativas principalmente cuando es clave para su ecosistema (De la Vega-Salazar, 2003). La pérdida de especies puede suceder por causas naturales o por actividades humanas (Contreras-MacBeath et al., 1998). Estas actividades modifican el balance de las características, químicas, físicas y biológicas de los sistemas acuáticos, lo que deteriora la diversidad de las faunas (Ceballos et al., 2018).

Este proyecto mostró una homogeneización en la composición de especies en los primeros intervalos y reveló una diferenciación a través del tiempo en las tres cuencas del centro de México analizadas. En la cuenca de Pánuco el 47% de las especies registradas en el primer intervalo, no se encontró en el último y el 6% de las especies se introdujeron a la cuenca. En el Lerma-Santiago, se perdió el 45% y se introdujo el 13% y en el Balsas se perdió el 44% y la introducción fue del 19%; sin embargo, no se midieron las causas que podrían ser responsables de estos cambios que muestran una clara tendencia a la pérdida acelerada de especies. En este apartado se describen las principales causas de la pérdida de especies que podrían haber influido en los resultados de este proyecto.

Entre las principales causas de pérdida de especies está la disminución de los niveles de los cuerpos de agua, la sobreexplotación, la destrucción del hábitat, la introducción de especies exóticas entre otros (Torres-Orozco y Pérez Hernández, 2011). De acuerdo con el esquema de clasificación de amenazas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, las principales amenazas para los peces de agua dulce son la construcción de presas, la agricultura, las especies exóticas invasoras, la contaminación por aguas residuales

de zonas urbanas, la ganadería, el turismo, efluentes industriales, la pesca y el desarrollo industrial y comercial (Lyons et al., 2020).

Las modificaciones de los cuerpos de agua por obras hidráulicas especialmente presas pueden reducir la conectividad entre hábitats porque representan una barrera para la migración de algunas especies, evitando el flujo de organismos por debajo y encima de la cortina (Ceballos et al., 2018; Petsch, 2016). Los impactos río arriba originan el cambio de un sistema lótico a uno léntico que puede modificar las propiedades hidrológicas y térmicas del agua, los impactos río abajo generan cambios físicos y químicos que afectan el volumen del agua que repercute en la fauna béntica y en la reproducción de diversas especies (Ceballos et al., 2018). México cuenta con aproximadamente 5000 presas (Lyons et al., 2020) y 210 son las presas principales, debido a su mayor capacidad de almacenamiento. En el Pánuco existen alrededor de 43 cuencas principales, en el Lerma-Santiago 73 y en el Balsas 23 cuencas (SINA, 2018).

En los ecosistemas acuáticos, el cambio de uso de suelo puede aumentar la sedimentación y causar la contaminación del agua, la disminución del hábitat reduce el sombreado y como consecuencia aumenta la temperatura del agua, disminuye el aporte de oxígeno disuelto además de la materia orgánica (Allan, 2004). La urbanización puede tener efectos a diferentes escalas, a escala local por pérdida de especies debido a la deforestación, a escala regional, por propagación de contaminantes y por emisiones de gases de efecto invernadero (Grimm et al., 2008). Los desechos urbanos, plaguicidas, fármacos, aceites, fertilizantes, desechos industriales, derivados del petróleo, metales pesados entre otros contaminantes, deterioran la calidad del agua que provocan la pérdida de hábitat (Ceballos et al., 2018). La contaminación del agua en México se ha incrementado debido al desarrollo industrial y el crecimiento urbano. La contaminación generalizada afecta alrededor del 80% de las cuencas hidrográficas de México, entre los casos más severos se encuentran en las cuencas del Pánuco, Lerma-Santiago y Balsas (Lyons et al., 2020; Torres-Orozco y Pérez Hernández, 2011). En la parte baja de la cuenca del Pánuco, el desvío de ríos para la formación de presas y represas que se utilizan para el desarrollo

urbano, el establecimiento de industrias petroleras y químicas y el incremento de la contaminación amenaza las diferentes especies que forman parte de este ecosistema (Rodríguez y Puga, 2017). El río Santiago es uno de los más contaminados del país; existen estudios que advierten que sus aguas no son aptas para la agricultura ni para consumo humano debido a los altos niveles de coliformes fecales y a las concentraciones elevadas de plomo, fosfato, zinc y amoníaco, que ponen en peligro la fauna y la flora del río (López-Hernández et al., 2007).

Las prácticas agrícolas insostenibles aumentan la demanda de agua resultante de la expansión del desarrollo humano (Bunge, 2010) y el agotamiento de los acuíferos subterráneos ha tenido graves impactos en la integridad hidrológica (Small et al., 2009). A lo largo de la cuenca del Lerma, se desarrollan actividades agrícolas en 75000 ha. de riego, actividades pecuarias y existen más de 1500 industrias (López-Hernández et al., 2007; Romero-Pérez, 2007). Estudios realizados en las aguas del río Atoyac en la cuenca del Balsas indican la existencia de contaminación, particularmente de Cadmio y Zinc, metales asociados a las actividades tanto agropecuarias como industriales (Castro-González et al., 2019).

Por otro lado, la introducción, establecimiento y propagación de especies no nativas son algunas de las principales causas de la pérdida de diversidad en ambientes dulceacuícolas (Gozlan et al., 2010). Los asentamientos humanos introducen accidental o intencionalmente especies no nativas y proporcionan condiciones favorables para su establecimiento (McKinney, 2006). Diversos estudios han mostrado que una vez establecidas las poblaciones no nativas modifican el hábitat aumentan la depredación, aumentan la competencia por alimento y por los sitios de reproducción y transfieren enfermedades que provoca que las poblaciones nativas disminuyan (Contreras-MacBeath et al., 1998, 2014; Huckins et al., 2000; Mercado-Silva et al., 2009; Ricciardi, 2011). En México, estas especies se han establecido a través de diferentes vías, por ejemplo la acuicultura, la pesca deportiva y el cultivo para ornato (Contreras-Balderas et al., 2008; Contreras-MacBeath et al., 1998, 2014). La remoción y control de estas especies genera

grandes inversiones y esfuerzos, por lo que prevenir la introducción, es la mejor estrategia para limitar sus impactos. La cuenca del río Balsas presentó la mayor introducción de especies no nativas a la cuenca (13%), probablemente porque el Estado de Morelos es el principal productor de peces de ornato del país y muchas especies de uso ornamental son exóticas invasoras (CONAPESCA, 2018).

Conocer la distribución de las especies y como se ha modificado esa distribución a través del tiempo y el espacio, además de determinar las causales de esos cambios, son elementos prioritarios para apoyar los proyectos de conservación. Los esfuerzos aplicados para proteger las especies y los hábitats terrestres en México han sido efectivos; sin embargo, Lyons et al. (2020) sugieren que muchas especies dulceacuícolas aún se encuentran en peligro de extinción, debido a que los proyectos de conservación y las áreas protegidas están dirigidos a esos ambientes, lo que los hace poco efectivos para ambientes dulceacuícolas.

A pesar de que los peces de agua dulce son un grupo taxonómico con un gran número de especies en peligro de extinción, pocas son las acciones de conservación dirigidas a específicamente a peces. Esto es el resultado de las limitaciones en el manejo y la falta de información para generar acciones de conservación (Ceballos et al., 2018).

Este proyecto permitió conocer la distribución de los peces dulceacuícolas en las cuencas en los últimos 50 años e identificar las especies que se incorporaron y se perdieron en el tiempo. El siguiente paso es cuantificar las posibles causas de estos cambios para detectar el impacto que tiene cada una en la ictiofauna del centro de México.

Conclusión general

Las cuencas del centro de México son diferentes en su composición de especies y siguen presentando una alta diversidad ictiológica a pesar de haber estado sujetas a numerosas alteraciones antropogénicas durante los últimos 50 años. El Balsas fue la cuenca que mayor cantidad de especies no nativas registró, debido a que dentro de la cuenca se encuentra el Estado de Morelos, que tiene la mayor producción de especies de ornato, muchas de ellas introducidas al país.

Las diferencias a través del tiempo en las cuencas el río Pánuco y el Lerma Santiago fueron mediadas por la riqueza de especies, lo que apunta a que los cambios se deben a la pérdida de especies y no tanto a la introducción, por el contrario, en la cuenca del Balsas las disimilitudes son originadas por el recambio de especies lo que confirma que en esta cuenca se han perdido especies nativas que han sido reemplazadas por las no nativas.

La llegada de numerosas especies no nativas y la disminución en los registros de especies nativas ha llevado a una mayor diferenciación ictiológica en las cuencas, se sugiere que, debido a la falta de esfuerzos de conservación estrictos y efectivos, es probable que las tendencias de diferenciación a través de la pérdida de especies continúen como consecuencia de la degradación ambiental en curso.

Finalmente, este proyecto evidencia la pérdida severa de especies nativas en las cuencas del centro de México, que podría llevar en un futuro próximo a graves problemas ecológicos.

Referencias

- Allan, J. D. (2004). Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 257-284.
- Bunge, V. (2010). La disponibilidad natural del agua en las cuencas de México. En: *Las cuencas hidrográficas de México: Diagnóstico y priorización* (pp. 46-49). Instituto Nacional de Ecología. Ciudad de México. México.
- Castro-González, N. P., Calderón-Sánchez, F., Moreno-Rojas, R., Tamariz-Flores, J. V., Reyes-Cervantes, E., Castro-González, N. P., Calderón-Sánchez, F., Moreno-Rojas, R., Tamariz-Flores, J. V., y Reyes-Cervantes, E. (2019). Nivel de contaminación de metales y arsénico en aguas residuales y suelos en la subcuenca del alto Balsas en Tlaxcala y Puebla, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 35(2), 335-348.
- Ceballos, G., Pardo, E. D., Estévez, L. M., y Pérez, H. E. (2018). Los peces dulceacuícolas de México en peligro de extinción. Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México. México.
- CONAPESCA, (2018). Morelos, importante productor de peces de ornato; se comercializan 30 millones de organismos al año. <http://www.gob.mx/conapesca/articulos/morelos-importante-productor-de-peces-de-ornato-se-comercializan-30-millones-de-organismo-al-ano?idiom=es> (Acceso 3 de enero de 2021).
- Contreras-Balderas, S., Ruiz-Campos, G., Schmitter-Soto, J. J., Díaz-Pardo, E., Contreras-McBeath, T., Medina-Soto, M., Zambrano-González, L., Varela-Romero, A., Mendoza-Alfaro, R., Ramírez-Martínez, C., Leija-Tristán, M. A., Almada-Villela, P., Hendrickson, D. A., y Lyons, J. (2008). Freshwater fishes and water status in México: A country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health y Management*, 11(3), 246-256.
- Contreras-MacBeath, T., Gaspar-Dillanes, M. T., Huidobro-Campos, L., y Mejía-Mojica, H. (2014). Peces invasores en el centro de México. En *Especies acuáticas invasoras en México* (pp. 413-424). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. México.
- Contreras-MacBeath, Topiltzin, Mejia-Mojica, H., y Carrillo-Wilson, R. C. (1998). Negative impact on the aquatic ecosystems of the state of Morelos, Mexico from introduced aquarium and other commercial fish. *Aquarium Sciences and Conservation*, 2(2), 67-78.
- De la Vega-Salazar, M. Y. (2003). Situación de los peces dulceacuícolas en México. *Ciencias*, 0(72), 20-30.
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., y Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76(4), 751-786.
- Grimm, N. B., Faeth, S. H., Golubiewski, N. E., Redman, C. L., Wu, J., Bai, X., y Briggs, J. M. (2008). Global change and the ecology of cities. *Science*, 319(5864), 756-760.

- Huckins, C. J. F., Osenberg, C. W., y Mittelbach, G. G. (2000). Species introductions and their ecological consequences: An example with congeneric sunfish. *Ecological Applications*, 10(2), 612-625.
- López-Hernández, M., Ramos-Espinosa, M. G., y Carranza-Fraser, J. (2007). Análisis multimétrico para evaluar contaminación en el río Lerma y lago de Chapala, México. *Hidrobiológica*, 17, 17-30.
- Lyons, T., Máiz-Tomé, L., Tognelli, M. F., Daniels, A., Meredith, C., Bullock, R., y Harrison, I. J. (2020). The status and distribution of freshwater fishes in Mexico. Cambridge, UK and Albuquerque, New Mexico, USA: IUCN y ABQ BioPark. IUCN.
- Martínez-Meyer, E., Sosa-Escalante, J. E., y Álvarez, F. (2014). El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 1-9.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), 247-260.
- Mercado-Silva, N., Helmus, M. R., y Zanden, M. J. V. (2009). The effects of impoundment and non-native species on a river food web in Mexico's central plateau. *River Research and Applications*, 25(9), 1090-1108.
- Petsch, D. K. (2016). Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *International Review of Hydrobiology*, 101(3-4), 113-122.
- Pyke, C. R. (2007). The implications of global priorities for biodiversity and ecosystem services associated with protected areas. *Ecology and Society*, 12(1).
- Rahel, F. J. (2010). Homogenization, differentiation, and the widespread alteration of fish faunas. En: *Community ecology of stream fishes: Concepts, approaches and techniques*. Vol. 73. (pp. 311-326). American Fisheries Society Symposium.
- Ricciardi, A. (2011). Facilitative interactions among aquatic invaders: Is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(12), 2513-2525.
- Rodríguez, M. E. R., y Puga, A. B. (2017). Comunicación de riesgo, cambio climático y crisis ambientales. *Chasqui Revista Latinoamericana de Comunicación*, 136, 179-194.
- Romero Pérez, R. (2007). La agricultura con agua residual en las ciudades de la cuenca Lerma-Chapala. *Boletín del Archivo Histórico del Agua, IMTA*. 37.
- SINA. (2018). Sistema Nacional de Información del Agua | SINA. <http://sina.conagua.gob.mx/sina/index.php> (Acceso 3 de mayo de 2020).
- Small, M. F., Bonner, T. H., & Baccus, J. T. (2009). Hydrologic alteration of the lower Rio Grande terminus: A quantitative assessment. *River Research and Applications*, 25(3), 241-252.
- Torres-Orozco Bermeo, R. E., & Pérez Hernández, M. A. (2011). Los peces de México: Una riqueza amenazada. *Revista Digital Universitaria (1607 - 6079)*, 12(1), 1-15.

Apéndice E

Artículo publicado en la revista Diversity (ISSN 1424-2818; CODEN: DIVEC6) el 11 de mayo del 2020.
<https://www.mdpi.com/1424-2818/12/5/187>



Article

Ichthyological Differentiation and Homogenization in the Pánuco Basin, Mexico

Norma Martínez-Lendech ¹ , Ana P. Martínez-Falcón ², Juan Jacobo Schmitter-Soto ³ ,
 Humberto Mejía-Mojica ⁴, Valentino Sorani-Dalbón ¹, Gabriel I. Cruz-Ruiz ⁵ and
 Norman Mercado-Silva ^{1,*}

- ¹ Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca Morelos 62209, Mexico; norma.mlendech@uaem.edu.mx (N.M.-L.); vsorani@uaem.mx (V.S.-D.)
- ² Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca Hidalgo 42001, Mexico; apmartinez@cieco.unam.mx
- ³ Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal Quintana Roo 77010, Mexico; jschmitt@ecosur.mx
- ⁴ Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca Morelos 62209, Mexico; humberto@uaem.mx
- ⁵ Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Santa Cruz Xococotlán Oaxaca 71230, Mexico; gicruiz@ipn.mx
- * Correspondence: norman.mercado@uaem.mx

Received: 10 April 2020; Accepted: 5 May 2020; Published: 11 May 2020



Abstract: Species introductions and extirpations are key aspects of aquatic ecosystem change that need to be examined at large geographic and temporal scales. The Pánuco Basin (Eastern Mexico) has high ichthyological diversity and ecological heterogeneity. However, freshwater fish (FWF) introductions and extirpations since the mid-1900s have modified species range and distribution. We examine changes in FWF species composition in and among four sub-basins of the Pánuco by comparing fish collection records pre-1980 to 2018. Currently, the FWF of the Pánuco includes 95 species. Fishes in the Poeciliidae, Cyprinidae, and Cichlidae, respectively, comprised most records over time. Significant differences in species composition were found between the first (pre-1980) and last (2011–2018) study periods, but not for periods in-between. Eight independent species groups were key for explaining changes in Pánuco river ichthyofauna; one group was dominated by invasive species, and saw increases in the number of records across study periods (faunal homogenization). Another group was formed by species with conservation concern with a declining number of records over time. Thirteen (2 native and 11 non-native) species were responsible for temporal turnover. These results strongly suggest high rates of differentiation over time (via native species loss) following widespread non-native species introductions.

Keywords: biogeography; community composition; differentiation; freshwater fishes; homogenization; Pánuco basin; watershed

1. Introduction

Rapid ecosystem and species loss results from pollution, as well as land use and climate change [1]. Human activity does not solely lead to species loss; it can also lead to increases in faunal similarity by the alteration of species range [2] via species introductions and species loss. Anthropogenic introductions expand a species' range beyond its natural dispersal capacity; species loss can result from human driven ecosystem and habitat deterioration [2–5]. The number and manner of species loss and introductions occurring can result in different levels of biological homogenization and differentiation [5,6]. Lacking extirpations, the introduction of a given invasive in two sites leads to an

increase in their similarity. Alternatively, the introduction of different invasive species in two sites will reduce among-site similarity [5]. Loss of species shared among two sites will also generate biological differentiation [5,7]. Human-caused biological homogenization and differentiation are serious threats to global biodiversity [8–10]. Trends in both biological homogenization and differentiation can be used as tools for the development of conservation strategies [7]. Processes of homogenization and differentiation have been documented for freshwater fish faunas in North America and Europe [8–11]. Generally, studies have found increasing rates of among-region homogenization caused primarily by non-native species introductions and translocations, as well as urbanization, but also loss of community similarity driven by non-native species in certain settings [10]. While the expansion and disappearance of non-native and native species, respectively, have been the focus of an increasing body of literature in Latin America [12–14], processes of homogenization or differentiation have not been formally addressed in published literature in Mexico. Understanding the rates and causes of homogenization and differentiation in this species-rich area of the world could help identify strategies to help in conservation efforts of unique faunas. As a first step in understanding whether and how these processes are happening in the freshwater fish fauna of the Pánuco Basin, here, we examine their rates in one of the most important basins of Mexico.

The Pánuco Basin is one of the largest (9.7 million ha) and most diverse in the Mexican Gulf of Mexico slope [15]. Nearctic and Neotropical freshwater fish (FWF) faunas converge in this basin, which is also a transition zone between three Mexican physiographic regions [16,17]. A complex geology has led to a relatively high proportion (57%) of FWF in Mexico being endemic or microendemic [18]. Approximately 95 (native and non-native) species have been recorded in the basin [19] from a variety of sources, including species lists and inventories, and conservation-oriented studies [17,20–22]. Some studies have provided evidence on the impacts of introduced species on natives such as *Cuallac tessellatus*, *Ataeniobius toweri*, *Tampichthys mandibularis*, and *T. dichroma* [21,23] in the Pánuco. However, homogenization and differentiation processes have not been addressed for the basin. The analysis of these processes can shed light on the temporal dynamics and causes that have led to the current distribution of species in the Pánuco. Here, we explore and quantify FWF homogenization and differentiation processes for four sub-basins in the Pánuco based on fish collections and museum information spanning more than 50 years of data. We hypothesize a temporal increase in FWF homogenization and then differentiation for the entire Pánuco, as well as among the four sub-basins.

2. Materials and Methods

2.1. Units of Analysis

The Pánuco basin spans a large (97,196 km²), ecologically and geographically diverse area. The mainstem of the Pánuco runs generally SW–NE for 510 km from its source to the Gulf of Mexico [24]. The Pánuco runs from the central Mexican plateau and the Sierra Madre Oriental, along rugged terrain to reach a relatively short coastal plateau. It drains the states of Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro, México, Guanajuato, and Veracruz [7] (Figure 1). As classified by the Mexican Institute for Geography and Statistics (INEGI), the National Institute of Ecology (INE) and the National Water Commission (CONAGUA), the Pánuco includes four sub-basins: (A) Río Pánuco, (B) Río Tamesí, (C) Río Tamuín, and (D) Río Moctezuma [25] (Figure 1). The Río Pánuco sub-basin is in the states of Tamaulipas and Veracruz [16]; it is the lowest portion of the Pánuco Basin and is comprised of the outlet of the San Juan and Tula rivers downstream from the Zimapán Dam on the Moctezuma and the confluence of the Tamuín River. The Río Tamesí (originates with the name of Guayalejo river) sub-basin flows NW–SE in the states of Tamaulipas, San Luis Potosí, and Veracruz [7,24]. The Río Tamuín starts in the state of San Luis Potosí after the confluence of the Verde and Santa María rivers, and includes the Gallinas, Tamasopo, El Salto, and Valles rivers. The Calabazas and Los Hules rivers are also located in this sub-basin. The Moctezuma sub-basin includes the San Juan, Extoraz (Tolimán and Victoria), Amajac, and Tempoal rivers and drains the states of Hidalgo, Querétaro, México, San

Luis Potosí, Guanajuato, and Veracruz [7]. Administratively, this sub-basin includes the once endorheic Mexico City valley as part of the Moctezuma; this valley has not been included in our study.

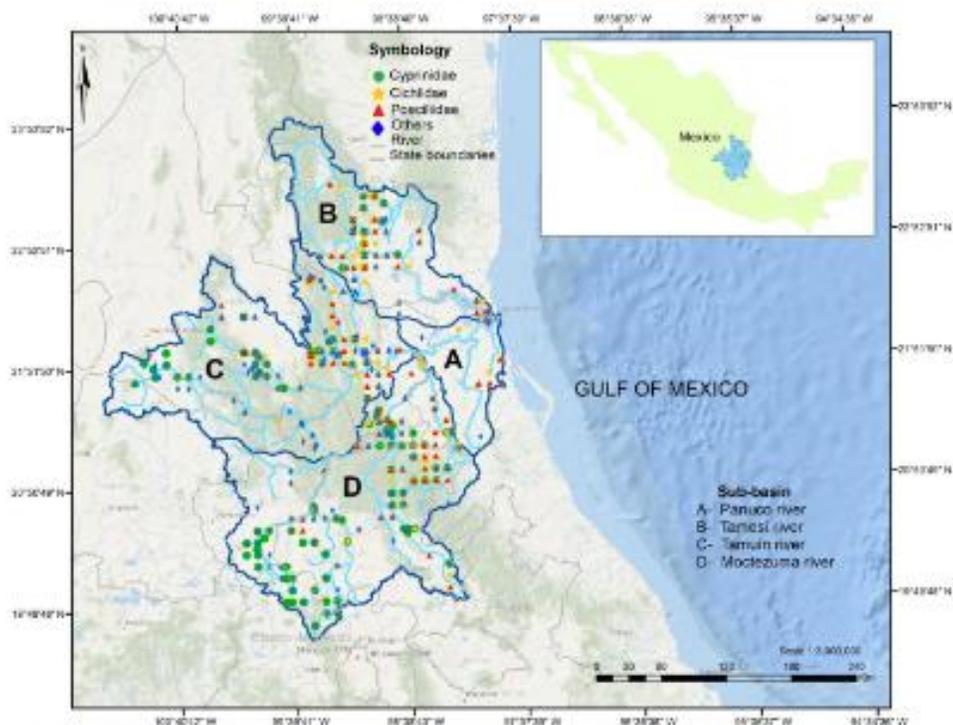


Figure 1. The Pánuco Basin, in Eastern central Mexico, with four sub-basins (sensu INEGI, 2007). Map includes locations where records for the most diverse families, Cyprinidae, Cichlidae, and Poeciliidae, were obtained. “Others” refers to other families found in each location. Coordinates in universal transverse Mercator (UTM) units for zone 14 N.

The above sub-basins were used as geographical units of analysis upon which we studied homogenization and differentiation processes. That is, FWF changes through time were analyzed in each sub-basin and contrasted with those of other sub-basins.

2.2. Database

Sub-basin specific databases were constructed using historical (pre-1980 to 2018) FWF collection information. The presence of only primary and secondary species (FWF with little or no tolerance to ocean salinity) [26] collected in sites located in each of the Pánuco sub-basins was included in the database. Databases were populated primarily from data in FISHNET2 [27] and the Global Biodiversity Information Facility [28]. Both repositories were searched using Pánuco and Panuco as geographic keywords to locate records for the river basin. GBIF data included a 2018 update from the Colección Nacional de Peces Dulceacuicolas Mexicanos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas [19]. The geographic location for each record found in databases was verified using QGIS 3.8 and adjusted, when necessary, to fall within each sub-basin. Fish records from Miller et al. (2009) [15], from the “Edmundo Díaz Pardo” fish collection at the Universidad Autónoma de Querétaro, were also obtained and their coordinates were revised. Additionally, the Web of Science (Clarivate Analytics[®], Philadelphia, PA, USA.) was searched for recent (up to 18 years prior to 2018) publications reporting on Pánuco river

collections or other ichthyological studies [29–62]. Species and genera names in each collection or source were verified and updated [63,64] to adjust synonymy and eliminate possible misidentifications.

Using its date, each collection was assigned to one of five time intervals. Interval 1 included pre-1980 (including 1980) records; interval 2 included records from between 1981 and 1990; and intervals 3, 4, and 5 spanned 1991–2000, 2001–2010, and 2011–2018, respectively.

Thus, the resulting database had presence-absence (0,1) data for each species, an identifier for the sub-basin where it was collected (A, B, C, D) and the time interval (1–5) when it was recorded. These data were used to carry out similarity analyses described below.

We defined species native to the Pánuco as those whose original distribution included a waterbody in the Pánuco. Any species with natural range outside the Pánuco was regarded as non-native. Among these, invasive species were defined based on the categorization by the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), which defines invasive species for Mexico [65].

2.3. Analyses

We first estimated sample completeness [66], using species accumulation curves (bootstrap) from all intervals with EstimateS [67]. We then quantified biological homogenization or differentiation between sub-basins and among time intervals. We used Jaccard's similarity index to calculate distance matrices among species and time intervals, and among sub-basins using PERMANOVA (permutational multivariate analysis of variance) [68,69]. Next, we carried out a pairwise comparison among intervals and sub-basins, graphically displaying Jaccard values via a bootstrapped MDS (multidimensional scaling) procedure among intervals and sub-basins. PERMANOVA and MDS were performed in Primer 7 [70]. Subsequently, we carried out a dual cluster analysis to identify species associations throughout the Pánuco, based on the time interval and the sub-basin where they were found. To achieve this, we converted presence-absence (0,1) data into ordinal data (i.e., the number of sub-basins in which a species is present per time interval) and used Ward's method for calculating Euclidean distances among time-intervals and sub-basins [71] in Past3 [72].

To identify species responsible for among sub-basin and time-period differences, we carried out four generalized discriminant analyses (GDA). Two (one for sub-basin differences and one for time-period differences) included all 95 species; they identified 15 species with the highest correlations. Two more GDAs (one for sub-basin differences and one for time-period differences) were carried out using only these 15 species. These analyses were carried out in software Statistica v.10 [73].

3. Results

Our database included 95 species in 35 genera, 12 families, and 10 orders (Figure 1). Families with the most species were Poeciliidae (34.7%), Cyprinidae (20%), and Cichlidae (15.8%) (Tables A1 and A2). Species accumulation curves for all intervals resulted in 94.79% of estimated richness. For each interval, independently, species accumulation curves represented >80% of estimated richness.

Significant differences in species composition were detected among the oldest and most recent time intervals according to pairwise comparison procedures ($t = 1.5705$, $p = 0.022$; Figure 2a); however, no differences were found among other time intervals. Species composition differed among all sub-basins ($F_{\text{pseudo}} = 9.2383$, $df = 3$, $p = 0.001$; Figure 2b). The Río Pánuco and the Río Tamuín sub-basins shared the least species (24%) when all time intervals were considered. The Río Moctezuma and Río Tamuín sub-basins shared the most (55%) species. When comparing among intervals, intervals 2 and 3 (1981–1990 and 1990–2000, respectively) shared 91% of species. Intervals 1 and 5 (pre-1980 and 2011–2018, respectively) shared the least species (44%).

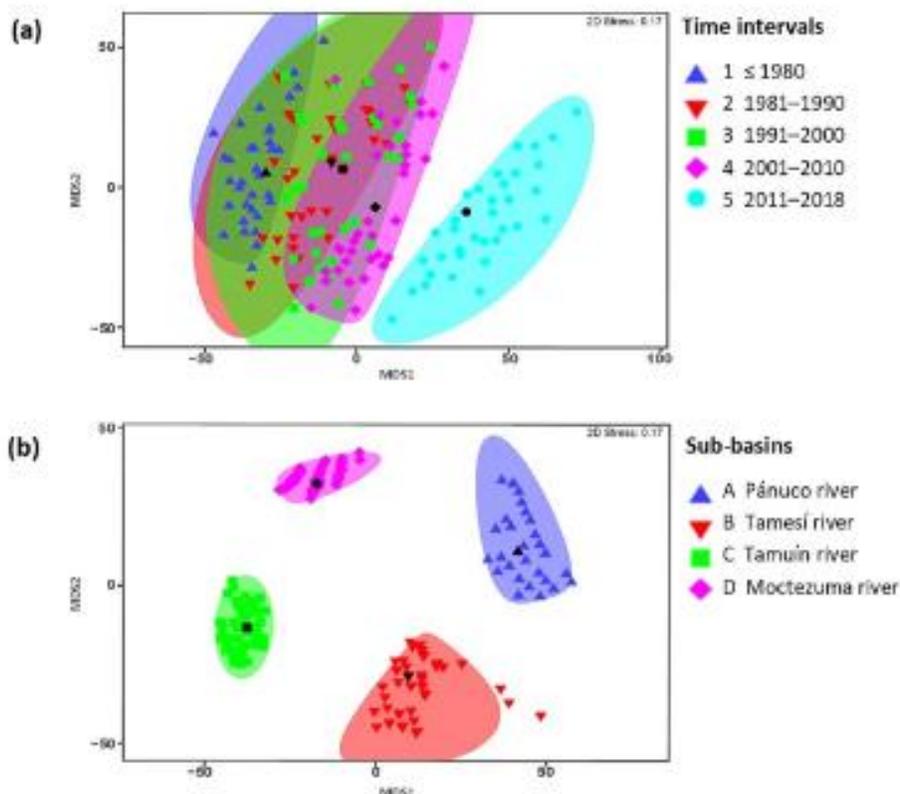


Figure 2. Multidimensional scaling (MDS) comparison (Jaccard values of similarity) of Pánuco River ichthyofauna between (a) time intervals and (b) sub-basins (see methods for details). Icons in black represent the centroids for each group with a similar shape.

Dual grouping analyses resulted in eight distinct groups. Group 1 had species found in more than two sub-basins in the first four intervals and whose presence in the last interval declined. Group 2 was formed by species present in more than three sub-basins in the first three time intervals and then declined after the fourth time interval. Fish species in group 3 were rare in the first intervals and were found in more than three sub-basins by the fourth and fifth time intervals. All fish species in group 4 were present in more than three sub-basins in all intervals. Group 5 was formed by species exclusive to each sub-basin, which were present in the first three intervals, but absent in the last one. Fishes in group 6 were present throughout all time intervals. Group 7 was formed by fish species present in the last three intervals only. Finally, group 8 included species recorded in time interval 1, but absent thereafter (Figure 3; Table 1).

The GDA analysis for time intervals explained 97.89% of the variation with two discriminant functions, DF1 (first discriminant function) 92.79% and DF2 (second discriminant function) 5.1%. The species that most contributed to the over time-species changes were *Algarsea tinella*, *Amatitlania nigrofasciata*, *Ataniobius toweri*, *Carassius auratus*, *Chirostoma grandocule*, *Coptodon rendalli*, *C. zillii*, *Ctenopharyngodon idella*, *Cyprinus carpio*, *Gambusia affinis*, *G. marshi*, *Ictiobus bubalus*, and *Notropis boucardi* (Table 2). For the sub-basin GDA analysis, we found 97.38% of the variation explained by two functions (DF1: 87.67% and DF2: 9.71%), highly correlated to the presence of *A. tinella*, *A. nigrofasciata*, *A. toweri*, *C. auratus*, *C. grandocule*, *C. rendalli*, *C. zillii*, *C. idella*, *C. carpio*, *G. marshi*, *Gambusia atrora*, *G. panuco*, *I. bubalus*, and *N. boucardi* (Table 3).

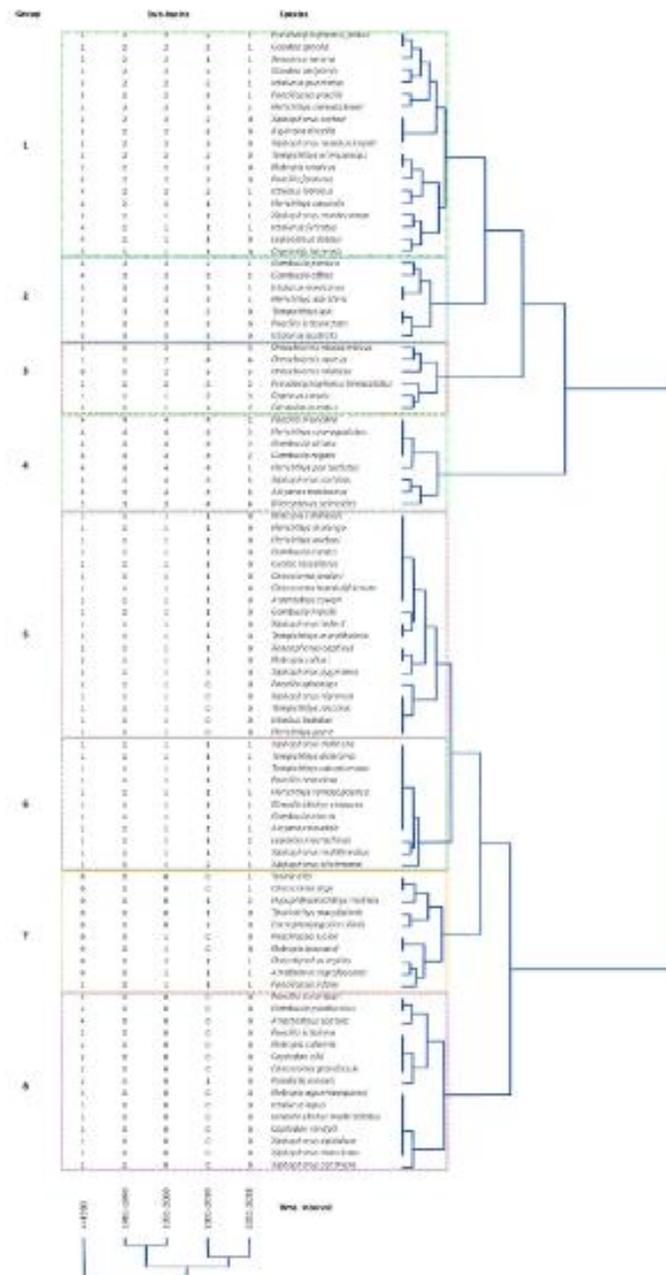


Figure 3. Time interval and sub-basin dual clustering analysis results for the Pánuco River ichthyofauna. The numbers from 0 to 4 in the columns indicate the number of sub-basins where a species was recorded. Groups formed in analyses are indicated by a number to the left of each colored box. The tree to the right indicates similarity in distribution among species and species groups. The tree at the bottom of the image indicates similarity among time intervals.

Table 1. Attributes of Pánuco River Basin fish species groups formed in cluster analyses. For each group, we present the number of species in the group; the number of natives, non-natives, and invasives; the number of species in each group categorized by IUCN or NOM 059 SEMARNAT 2010; and general characteristics for the group.

Group	Species in Group	Native	Non Native	Invasive	IUCN *	NOM 059 SEMARNAT 2010 **	Group Attributes
1	19	17	2	0	2	2	Eight species were not found in later time intervals.
2	7	6	1	0	2	4	Three species were not found in later time intervals.
3	6	0	6	5	2	0	All species present through time intervals.
4	8	6	2	1	0	0	All species present through time intervals.
5	19	13	6	0	7	8	Species were lost between time intervals 4 and 5.
6	11	8	3	1	3	2	All species present through time intervals.
7	10	0	10	4	3	2	Nine species were introduced after time interval 3, but four were not found in the last time interval.
8	15	4	11	1	3	1	Species were not reported after time interval 1.

* International Union for Conservation of Nature (IUCN). Species categories: NT = near threatened, VU = vulnerable, EN = endangered, CR = critically endangered. ** NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Species categories: Pr = subject to special protection, A = threatened, P = in danger of extinction.

Table 2. Fish species from the Pánuco Basin correlated with discriminant function analyses for time intervals (see text). Eigenvalues and % of variance explained in a function are shown. DF: Discriminant function.

Species	DF1	DF2
<i>Algansea tincella</i>	0.038516	0.030990
<i>Anatitlania nigrofasciata</i>	-0.006545	-0.114626
<i>Ataeniobius toweri</i>	0.022237	0.017892
<i>Carassius auratus</i>	-0.007613	0.028727
<i>Chirostoma grandocule</i>	0.008891	0.310992
<i>Coptodon rendalli</i>	0.005133	0.179551
<i>Coptodon zillii</i>	0.008891	0.310992
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	0.035840	-0.127134
<i>Cyprinus carpio</i>	-0.029556	-0.062774
<i>Gambusia affinis</i>	0.023831	0.103444
<i>Gambusia marshi</i>	0.024345	0.026311
<i>Ictiobus bubalus</i>	0.013731	0.063038
<i>Notropis boucardi</i>	0.012446	-0.089352
Eigenvalue	126.94	7.05
% of variance	92.79	5.1

Table 3. Fish species from the Pánuco Basin correlated with discriminant function analyses for sub-basins (see text). Eigenvalues and % of variance explained in each function are shown. DF: Discriminant function.

Species	DF1	DF2
<i>Algansea tinella</i>	0.103136	−0.044257
<i>Amblylania nigrofasciata</i>	0.056162	0.165854
<i>Ataniobius toweri</i>	0.054143	−0.333427
<i>Catostomus commersoni</i>	0.080127	0.099953
<i>Chirostoma grandocule</i>	0.001050	0.068697
<i>Coptodon zillii</i>	0.022928	0.067710
<i>Coptodon zillii</i>	0.005592	0.038124
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	−0.001050	−0.068697
<i>Cyprinus carpio</i>	0.062067	0.143948
<i>Gambusia atrona</i>	0.049687	0.212331
<i>Gambusia marshi</i>	−0.023292	0.029809
<i>Gambusia pánuco</i>	0.029366	−0.127961
<i>Ictiobus bubalus</i>	−0.010438	−0.070169
<i>Notropis boucardi</i>	0.013536	−0.083357
Eigenvalue	179.29	19.86
% of variance	87.67	9.7

4. Discussion

4.1. Compositional Changes

Our study discovered differentiating trends in FWF fauna of the Pánuco River over the last 50 years. While significant differences were found only between the first and last interval, changes occurred gradually over our study period. The first and second time intervals shared 82% of species, with 15 species recorded in time period 1 being lost in interval 2. These included 12 non-native species (i.e., invasive *C. zillii* [65]), which were perhaps unable to become established, and three native species (i.e., critically endangered *Notropis calientis* [74]). Between time intervals 2 and 3, Pánuco sub-basins were more homogenous (similarity at 91%), and six non-native species were introduced (including invasives *A. nigrofasciata*, *Oncorhynchus mykiss*, and *O. niloticus*, [65]). Native species like *Xiphophorus continens* (data deficient according to [75]) were not found after the third time interval. Interestingly, species homogenization was only found in these first three time intervals, coinciding with a nation-wide policy for species introductions for aquaculture. During the 1970s and 1980s, several governmental programs promoted fish farms and planting of non-natives in newly created reservoirs [76]. These policies led to a substantial increase in the number of introduced species throughout the country [23,77,78]. Past these time intervals, we noted a decline in species similarity, which has continued to the present. The third and fourth intervals shared 86% of species, but four non-natives (including invasives *Hypophthalmichthys molitrix* and *C. idella* [65]) were first found in the Pánuco. Seven species, including *Herichthys pame*, *Xiphophorus nigrensis*, and *Tampichthys rasconis* (this last one being endangered [79]) were not found after interval 4. The highest differentiation (59% of species shared) was found between intervals 4 and 5, with 29% of species in period 4 not found in period 5, and two newly introduced species.

Gradual differentiation over time ultimately resulted in only 34% of species being shared between the first and last time intervals. This included 47% of species registered in the first time interval not being recorded in the latest time intervals and the introduction of 10% of nonnative species, of which 50% are considered invasive [65]. While we expected continually increasing homogenization over time in the Pánuco basin, what we detected was a marked increase in ichthyological differentiation (via species loss) occurring after non-natives had been introduced in the region. Several studies have demonstrated that species invasions can result in native species loss [80–82]. Nile perch (*Lates niloticus*) introductions into Lake Victoria (Africa) [83] and loricatorid introductions into Infiernillo Reservoir

in Mexico [84,85] are examples of how invasives have led to collapses of native faunas. There are, however, many instances in which it is difficult to establish a cause and effect relationship between a species introduction and the demise of native species. For example, the introduction of *Oreochromis mossambicus* in the State of Morelos in the 1970s coincided with the local extirpation of *Poeciliopsis balsas*. While the effects of the non-native species were cited as a likely cause for the extirpation [77,86], the mechanism leading to the disappearance of the native species was not clearly established. Similar to this study, in our analysis, we identified increases in the distribution of non-natives broadly coinciding with diminishing records for native species.

4.2. Assemblage Change among Time Intervals

Our cluster analyses helped us identify which species entered or were lost from sub-basins through time. Group 3 was integrated by invasive species that expanded their range after being introduced into one of the sub-basins. Group 7, also integrated by non-native species, was composed of species that did not appear in later time intervals, suggesting they were not able to become established. These two groups include 17% of all species found in the Pánuco Basin, and are species highly utilized in aquaculture, commercial and sport fisheries, and for biocontrol worldwide [78,86,87]. Groups 1 and 5 were mostly composed of species under conservation status and that were not found in later time intervals. These can be considered the most vulnerable groups and comprise 40% of species of the Pánuco. These groups include *Herichthys steindachneri*, *A. toweri*, *Herichthys bartoni*, *Notropis calabazas*, *T. mandibularis*, *T. rasconis*, and *Xenoporphus captivus*, all of which are listed by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) and NOM 059 SEMARNAT 2010 as critically endangered or threatened. Future expeditions to sites where they were previously collected should focus on searching for these species.

Two large groups formed in our analyses. One included non-native, invasive species whose ecological plasticity and life history traits (i.e., adaptability, high reproductive output, and dispersal capacity) allowed their expansion throughout the basin, potentially leading to negative interactions (i.e., interference, predation, and competition) with native species [88]. A second group was formed by native species, many of which are known from unique, often isolated, freshwater ecosystems (i.e., desert springs or small headwater streams) or have relatively small ranges (i.e., *Notropis calabazas*, *Xiphophorus pygmaeus*, *X. nigrensis*). Native faunas are generally vulnerable to the introduction of competitors and predators, in addition to being susceptible to disease [89]. That many native species were not registered in our latest time intervals suggests accelerated species loss. This needs to be addressed by the implementation of species-specific conservation measures. We acknowledge that our work is limited by a lack of concise information on species absence in databases, which prevents us from calculating the actual number of species disappearing in the Pánuco. However, 37% of species not found in the last time interval of our analysis are also listed by IUCN or NOM-059-SEMARNAT-2010, and another 35% are considered data-deficient by IUCN. Our study points to a potentially accelerated rate of species loss from a regional perspective. Further, we recognize that our datasets may be affected by differences in sampling efforts carried out over time. Our dataset results from the efforts from many scientists across decades whose sampling goals, strategies, and methods may have differed considerably. Large-scale studies that integrate information from a variety of sources are subject to such biases in sampling methodology [90–92]. Despite these limitations, we feel our use of rarefaction curves and relatively long time periods for analysis help address some of the issues derived from a lack of standardization [93].

4.3. Species Contribution

We identified 13 species generating significant changes across time intervals. Two were native and eleven (including five invasives) were non-native. Cyprinids *Cyprinus carpio*, *C. idella*, and *C. auratus* were introduced prior to the 1980s for use in aquaculture and aquariums and are today well established in the Pánuco and generally throughout the country [15,85]. Cichlids *A. nigrofasciata* and

C. zilli, also non-natives causing significant changes in across time intervals, are known for negatively affecting native cichlids and cyprinids [94–96]. Fourteen species were responsible for differences among sub-basins. Most of the species responsible for changes in among time-interval differences were also involved in among sub-basin differences. Only *Gambusia panuco* and *G. atrora* were responsible for among sub-basin differences, but not for among time interval differences. These results strongly suggest that non-native, invasive species of use in aquaculture could be largely responsible for changes in the fish composition of the Pánuco Basin. Local and federal programs for fomenting aquaculture will continue to be implemented in the country, leading to increased non-native species introductions [97] and affecting native fish communities [85]. Further threats include dewatering of many streams and rivers and pollution. For example, water irrigation districts such as Mante, Xocoténcatl, and Río Pánuco, Las Ánimas modify water courses and deviate steam water to sugar cane, citrus, and other crop plantations [98]. Especially in the upper (San Juan and Tula rivers) and lower (Tampico-Madero and Altamira rivers) Pánuco basin, pollution from agriculture and industry has seriously affected aquatic systems, rendering several river stretches uninhabitable [99]. These activities will continue to affect native faunas unless their operation is modified, taking into consideration needs for protecting natural habitats or via adoption of impact mitigation strategies, especially in areas of high endemism [100]. Our results can be used to identify species that are likely in the most danger of being affected by anthropogenic activities.

While much is known about how non-native species alter freshwater ecosystem structure and function, studies that incorporate a long-term and ample geographic scale perspective can help us understand the magnitude of the challenges imposed by biological homogenization and differentiation [101]. Being the first approximation to quantify fish fauna homogenization and differentiation rates in Mexico, we believe this study offers information and an analytical approach that could be implemented in other areas of the country. Further, it highlights aspects of faunal change that should be incorporated into national and regional strategies for biodiversity conservation.

5. Conclusions

The Pánuco River remains one with high ichthyological diversity despite being subject to numerous anthropogenic alterations over the last 40 years. Arrival of numerous non-native species and disappearance of endemic species has led to increasing ichthyological homogenization and then differentiation among the four sub-basins comprising the Pánuco Basin. Unfortunately, due to a lack of strict and effective conservation efforts, it is likely differentiation trends will continue as consequence of ongoing environmental degradation (primarily through damming and river desiccation). Homogenization might continue to occur as non-native species continue to expand throughout the basin, likely because of species dispersal via aquaculture programs and releases of aquarium species.

Author Contributions: N.M.-L. and N.M.-S. conceived the idea for this study with considerable assistance from J.J.S.-S.; N.M.-L. and G.I.C.-R. collected data; N.M.-S., N.M.-L., and V.S.-D. developed various aspects of the methodology; N.M.-L. and A.P.M.-F. carried out various analyses of the data; N.M.-S., N.M.-L., and H.M.-M. wrote, edited, and prepared the manuscript for submission.; All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This research received no external funding.

Acknowledgments: We thank Ramirez-Herrejón J.P. for assistance in obtaining data from the “Edmundo Díaz Pardo” fish collection of the Universidad Autónoma de Querétaro. Octavio-Aguilar P. assisted with analyses. The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología awarded doctoral program support to N.M.-L. in calls-for-proposals no. 291197 and no. 291277. This paper is a product of N.M.-L.’s PhD degree at the Doctorado en Ciencias Naturales of the Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Mexico.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

Appendix A

Table A1. Freshwater fish species from the Pánuco Basin registered (1 = presence, 0 = absence) in five time intervals and four sub-basins: (A) Río Pánuco, (B) Río Tamesí, (C) Río Tamuín, and (D) Río Moctezuma.

No.	Scientific Name	Interval 1 (≤1980)				Interval 2 (1981–1990)				Interval 3 (1991–2000)				Interval 4 (2001–2010)				Interval 5 (2011–2018)			
		A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
1	<i>Alburnus itucella</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
2	<i>Astatotilapia nigrofasciata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
3	<i>Astyanax rivicolae</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
4	<i>Astyanax mexicanus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
5	<i>Awaous melanocephala</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
6	<i>Atractosteus spatula</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	<i>Caraota auratus</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
8	<i>Chirostoma arge</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
9	<i>Chirostoma grandocula</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	<i>Chirostoma humboldtianum</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
11	<i>Chirostoma jordani</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
12	<i>Coptodon zentrali</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Coptodon zilli</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
15	<i>Cuac tessellatus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
16	<i>Cyprinella lutrensis</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
17	<i>Cyprinus carpio</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
18	<i>Gambusia affinis</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0
19	<i>Gambusia atrata</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0
20	<i>Gambusia aurea</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
21	<i>Gambusia marshi</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
22	<i>Gambusia panuco</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
23	<i>Gambusia quadrifasciata</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	<i>Gambusia rogersi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
25	<i>Gambusia ruffini</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
26	<i>Grandinichthys multiradiatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	<i>Grandinichthys retrocurvus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
28	<i>Gosula atripinnis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
29	<i>Gosula gracilis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
30	<i>Herichthys barboti</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
31	<i>Herichthys carpintis</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
32	<i>Herichthys cyanoguttatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
33	<i>Herichthys labridens</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0
34	<i>Herichthys molango</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
35	<i>Herichthys panco</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
36	<i>Herichthys pantostictus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0
37	<i>Herichthys strobilifer</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0
38	<i>Herichthys tamapopoensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
39	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1
40	<i>Ictalurus australis</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
41	<i>Ictalurus furcatus</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
42	<i>Ictalurus lupus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	<i>Ictalurus mexicanus</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0
44	<i>Ictalurus punctatus</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
45	<i>Ictiobus bubalus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	<i>Ictiobus labialis</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0
47	<i>Leptostichus ozeus</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
48	<i>Leptostichus macrochirus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
49	<i>Micropterus salmoides</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
50	<i>Notropis aguirrepequeni</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51	<i>Notropis boucardi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
52	<i>Notropis calabazas</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
53	<i>Notropis calientis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	<i>Notropis sulfari</i>	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
55	<i>Notropis tropicus</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
56	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
57	<i>Oreochromis aureus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
58	<i>Oreochromis mossambicus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
59	<i>Oreochromis niloticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
60	<i>Poecilia firmosa</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
61	<i>Poecilia latipinna</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
62	<i>Poecilia latipunctata</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
63	<i>Poecilia limantouri</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Table A1. Cont.

No.	Scientific Name	Interval 1 (≤1980)				Interval 2 (1981–1990)				Interval 3 (1991–2000)				Interval 4 (2001–2010)				Interval 5 (2011–2018)			
		A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
64	<i>Poecilia mexicana</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
65	<i>Poecilia reticulata</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
66	<i>Poecilia ophenops</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
67	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0
68	<i>Poeciliopsis infans</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
69	<i>Poeciliopsis lucida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
71	<i>Pseudoxiphophorus jessieii</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
72	<i>Pygocentrus nattereri</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
73	<i>Tampichthys catostomops</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
74	<i>Tampichthys dichroma</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
75	<i>Tampichthys eringonops</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
76	<i>Tampichthys ipui</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
77	<i>Tampichthys mansuabularis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
78	<i>Tampichthys rasoensis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
79	<i>Thorichthys maculipinnis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
80	<i>Xenopomus captivus</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
81	<i>Xenotoca variata</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0
82	<i>Xiphophorus birchmanni</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0
83	<i>Xiphophorus confinis</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
84	<i>Xiphophorus cortezi</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
85	<i>Xiphophorus helleri</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
86	<i>Xiphophorus maculatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
87	<i>Xiphophorus malinche</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
88	<i>Xiphophorus montezumae</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
89	<i>Xiphophorus multiradiatus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
90	<i>Xiphophorus nezahuacoyotl</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
91	<i>Xiphophorus nigricans</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
92	<i>Xiphophorus pygmaeus</i>	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0
93	<i>Xiphophorus variatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
94	<i>Xiphophorus xiphidium</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
95	<i>Yuriria alta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

Table A2. Categories of freshwater fish species from the Pánuco Basin. We include origin for species, N = native to the basin, NN = non native to the basin; if NN, we specify which sub-basin they are NN in (A = Pánuco, B = Tamesí, C = Tamuín, and D = Moctezuma). We also include species categorized as invasive by Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) and the category for species under the International Union for Conservation of Nature’s Red List of Threatened Species and the Norma Oficial Mexicana NOM 059 SEMARNAT 2010 (see below).

No.	Family	Scientific Name	ORIGIN		Invasive (Yes/No)	Red List Iucn	Nom 059 Semarnat 2010
			(Native = N, Non Native = NN)	Sub-Basin (A,B,C,D)			
1	Cyprinidae	<i>Alganox tiscella</i>	N	C	No	LC	No
2	Cichlidae	<i>Anatiflania nigrofasciata</i>	NN		Yes	NE	No
3	Characidae	<i>Astyanax rivierae</i>	N	C	No	LC	No
4	Characidae	<i>Astyanax mexicanus</i> *	N	ABCD	No	LC/VU	No/A
5	Goodeidae	<i>Ataniobius lewini</i>	N	C	No	EN	F
6	Lepisosteidae	<i>Atractosteus spatula</i>	N	B	No	LC	No
7	Cyprinidae	<i>Carassius auratus</i>	NN		Yes	LC	No
8	Atherinopsidae	<i>Chirostoma arze</i>	NN		No	DD	No
9	Atherinopsidae	<i>Chirostoma grandocule</i>	NN		No	DD	No
10	Atherinopsidae	<i>Chirostoma humboldtianum</i>	NN		No	NE	No
11	Atherinopsidae	<i>Chirostoma jordani</i>	NN		No	LC	No
12	Cichlidae	<i>Coptodon zentrali</i>	NN		No	LC	No
13	Cichlidae	<i>Coptodon zilli</i>	NN		Yes	LC	No
14	Cyprinidae	<i>Circospharyngodon idella</i>	NN		Yes	NE	No
15	Cyprinodontidae	<i>Cuicte leucellatus</i>	N	C	No	VU	F
16	Cyprinidae	<i>Cyprinella lutrensis</i>	N	C	No	LC	A
17	Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>	NN		Yes	VU	No
18	Poeciliidae	<i>Gambusia affinis</i>	NN		No	LC	No
19	Poeciliidae	<i>Gambusia atrona</i>	N	D	No	DD	No

Table A2. Cont.

No.	Family	Scientific Name	ORIGIN		Invasive (Yes/No)	Red List Iucn	Num 059 Semarnat 2010
			(Native = N, Non Native = NN)	Sub-Basin (A,B,C,D)			
20	Poeciliidae	<i>Gambusia aurata</i>	N	B	No	DD	No
21	Poeciliidae	<i>Gambusia muriei</i>	NN		No	LC	A
22	Poeciliidae	<i>Gambusia pumilio</i>	N	AB	No	DD	No
23	Poeciliidae	<i>Gambusia quadrifasciata</i>	N	AC	No	NE	No
24	Poeciliidae	<i>Gambusia rogasi</i>	N	ABCD	No	DD	No
25	Poeciliidae	<i>Gambusia vittata</i>	N	B	No	LC	No
26	Goodeidae	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	NN		No	EN	No
27	Goodeidae	<i>Girardinichthys viviparus</i>	NN		No	EN	F
28	Goodeidae	<i>Goodea atripinnis</i>	N	C	No	LC	No
29	Goodeidae	<i>Goodea gracilis</i>	N	C	No	LC	No
30	Cichlidae	<i>Herichthys bartoni</i>	N	C	No	EN	F
31	Cichlidae	<i>Herichthys carpintis</i>	N	AB	No	LC	No
32	Cichlidae	<i>Herichthys cyanocephala</i>	NN		No	LC	No
33	Cichlidae	<i>Herichthys labridens</i>	N	B	No	EN	A
34	Cichlidae	<i>Herichthys molenigo</i>	N	D	No	LC	No
35	Cichlidae	<i>Herichthys pumilio</i>	N	C	No	NE	No
36	Cichlidae	<i>Herichthys pumilio</i>	N	BA	No	LC	No
37	Cichlidae	<i>Herichthys strobilifer</i>	N	C	No	EN	F
38	Cichlidae	<i>Herichthys tamasopoensis</i>	N	C	No	VU	No
39	Cyprinidae	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	NN		Yes	NT	No
40	Ictaluridae	<i>Ictalurus australis</i>	N	B	No	DD	A
41	Ictaluridae	<i>Ictalurus furcatus</i>	N	CD	No	LC	No
42	Ictaluridae	<i>Ictalurus lupus</i>	NN		No	DD	No
43	Ictaluridae	<i>Ictalurus mexicanus</i>	N	C	No	VU	A
44	Ictaluridae	<i>Ictalurus punctatus</i>	N	BCD	No	LC	No
45	Catostomidae	<i>Ictiobus bubalus</i>	NN		No	LC	A
46	Catostomidae	<i>Ictiobus labrosus</i>	N	CD	No	DD	No
47	Leptostichidae	<i>Leptostichus aeneus</i>	N	ABC	No	LC	No
48	Centranchidae	<i>Leptostichus macrochirus</i>	NN		No	LC	No
49	Centranchidae	<i>Micropterus salmoides</i>	NN		Yes	LC	No
50	Cyprinidae	<i>Notropis aguayguayana</i>	NN		No	VU	Fr
51	Cyprinidae	<i>Notropis boicardi</i>	NN		No	EN	A
52	Cyprinidae	<i>Notropis calabarum</i>	N	C	No	CR	No
53	Cyprinidae	<i>Notropis calientis</i>	N	C	No	CR	No
54	Cyprinidae	<i>Notropis sulfari</i>	N	D	No	LC	No
55	Cyprinidae	<i>Notropis tropicus</i>	N	BC	No	NT	No
56	Salmonidae	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	NN		Yes	NE	Fr
57	Cichlidae	<i>Oreochromis aureus</i>	NN		Yes	LC	No
58	Cichlidae	<i>Oreochromis mossambicus</i>	NN		Yes	NT	No
59	Cichlidae	<i>Oreochromis niloticus</i>	NN		Yes	LC	No
60	Poeciliidae	<i>Poecilia formosa</i>	N	ABD	No	LC	No
61	Poeciliidae	<i>Poecilia latipinna</i>	NN		No	LC	No
62	Poeciliidae	<i>Poecilia latipunctata</i>	N	B	No	DD	F
63	Poeciliidae	<i>Poecilia limantouri</i>	NN		No	NE	No
64	Poeciliidae	<i>Poecilia mexicana</i>	N	ABCD	No	LC	No
65	Poeciliidae	<i>Poecilia reticulata</i>	NN		Yes	NE	No
66	Poeciliidae	<i>Poecilia sphenops</i>	NN		No	LC	Fr
67	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis gracilis</i>	NN		No	LC	No
68	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis infans</i>	NN		No	LC	No
69	Poeciliidae	<i>Poeciliopsis lucida</i>	NN		No	DD	No
70	Poeciliidae	<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	NN		No	LC	No
71	Poeciliidae	<i>Pseudoxiphophorus jonesii</i>	NN		No	LC	No
72	Ictaluridae	<i>Pylodictis olivaris</i>	NN		No	LC	No
73	Cyprinidae	<i>Tampichthys catostomops</i>	N	C	No	NT	No
74	Cyprinidae	<i>Tampichthys dichroma</i>	N	C	No	NE	A
75	Cyprinidae	<i>Tampichthys eringonops</i>	N	BC	No	DD	No
76	Cyprinidae	<i>Tampichthys ipui</i>	N	BCD	No	LC	No
77	Cyprinidae	<i>Tampichthys mandibularis</i>	N	C	No	EN	F
78	Cyprinidae	<i>Tampichthys nascentis</i>	N	C	No	EN	No
79	Cichlidae	<i>Therichthys maculipinnis</i>	NN		No	NE	No
80	Goodeidae	<i>Xenopomus capivus</i>	N	C	No	EN	F
81	Goodeidae	<i>Xenotoca variata</i>	N	C	No	LC	No
82	Poeciliidae	<i>Xiphophorus birchmanni</i>	N	D	No	LC	No
83	Poeciliidae	<i>Xiphophorus confinis</i>	N	C	No	DD	No
84	Poeciliidae	<i>Xiphophorus cortezi</i>	N	CD	No	DD	No
85	Poeciliidae	<i>Xiphophorus helleri</i>	NN		No	LC	No

Table A2. Cont.

No.	Family	Scientific Name	ORIGIN		Invasive (Yes/No)	Red List Iucn	Nom 059 Semarnat 2010
			(Native = N, Non Native = NN)	Sub-Basin (A,B,C,D)			
86	Poeciliidae	<i>Xiphophorus maculatus</i>	NN		No	DD	No
87	Poeciliidae	<i>Xiphophorus malinche</i>	N	D	No	DD	No
88	Poeciliidae	<i>Xiphophorus malincheanus</i>	N	C	No	DD	No
89	Poeciliidae	<i>Xiphophorus malincheanus</i>	N	C	No	DD	No
90	Poeciliidae	<i>Xiphophorus nezahualcoyotl</i>	N	BC	No	DD	No
91	Poeciliidae	<i>Xiphophorus nigricans</i>	N	C	No	DD	No
92	Poeciliidae	<i>Xiphophorus pygmaeus</i>	N	C	No	DD	No
93	Poeciliidae	<i>Xiphophorus variatus</i>	N	ABCD	No	LC	No
94	Poeciliidae	<i>Xiphophorus zephalium</i>	NN		No	LC	No
95	Cyprinidae	<i>Yuriria alba</i>	NN		No	EN	No

RED LIST IUCN—the International Union for Conservation of Nature's Red List of Threatened Species: NE = not evaluated; DD = data deficient; LC = least concern; NT = near threatened; VU = vulnerable; EN = endangered; CR = critically endangered. NOM 059 SEMARNAT 2010—NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo: No = not in the NOM; Pr = subject to special protection; A = amenazadas (threatened); P = en peligro de extinción (in danger of extinction).^a For *A. mexicanus*, the blind form was classified as vulnerable (VU) by IUCN and (A) in NOM-059 SEMARNAT 2010 [102,103].

References

- Morrone, J.J.; Escalante, T. *Introducción a la Biogeografía*, 1st ed.; Prensas de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México: Mexico, DF, Mexico, 2016; p. 316.
- Petsch, D.K. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *Int. Rev. Hydrobiol.* **2016**, *101*, 113–122. [[CrossRef](#)]
- Vitousek, P.M.; Mooney, H.A.; Lubchenco, J.; Melillo, J.M. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **1997**, *277*, 494–499. [[CrossRef](#)]
- Lockwood, J.L.; McKinney, M. *Biotic Homogenization*, 1st ed.; Springer: New York, NY, USA, 2001; p. 289.
- Olden, J.D. Biotic Homogenisation. In *eLS Chichester SSX, ENG*; John Wiley and Sons Ltd.: London, UK, 2016; p. 8.
- Olden, J.D.; Poff, N.L. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am. Nat.* **2003**, *162*, 442–460. [[CrossRef](#)]
- Hudson, P.F.; Hendrickson, D.A.; Benke, A.C.; Rodiles-Hernández, R.; Minckley, W.L. Rivers of Mexico. In *Rivers of North America*; Benke, A.C., Cushing, C.E., Eds.; Academic Press: Toronto, ON, Canada, 2005; pp. 1030–1084.
- Taylor, E.B. Changes in taxonomy and species distributions and their influence on estimates of faunal homogenization and differentiation in freshwater fishes. *Divers. Distrib.* **2010**, *16*, 676–689. [[CrossRef](#)]
- Rabel, F.J. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* **2000**, *288*, 854–856. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- Olden, J.D.; Poff, L.; McKinney, M.L. Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biol. Conserv.* **2006**, *127*, 261–271. [[CrossRef](#)]
- Leprieur, F.; Beauchard, O.; Huguency, B.; Grenouillet, G.; Brosse, S. Null model of biotic homogenization: A test with the European freshwater fish fauna. *Divers. Distrib.* **2008**, *14*, 291–300. [[CrossRef](#)]
- Daga, V.S.; Skjóra, F.; Padial, A.A.; Abilhoa, V.; Gubiani, É.A.; Vitule, J.R.S. Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: Comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia* **2015**, *746*, 327–347. [[CrossRef](#)]
- Vitule, J.R.S.; Skjóra, F.; Abilhoa, V. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers. Distrib.* **2012**, *18*, 111–120. [[CrossRef](#)]
- Vargas, P.V.; Arismendi, I.; Gomez-Uchida, D. Evaluating taxonomic homogenization of freshwater fish assemblages in Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **2015**, *88*, 16. [[CrossRef](#)]
- Miller, R.R.; Minckley, W.L.; Norris, S.M. *Peces Dulceacuicolas de México*, 1st ed.; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A.C., El Colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto: Mexico City, Mexico, 2009; p. 559.

16. Abell, R.; Thieme, M.L.; Revenga, C.; Bryer, M.; Kottelat, M.; Bogutskaya, N.; Coad, B.; Mandrak, N.; Balderas, S.C.; Bussing, W.; et al. Freshwater ecoregions of the world: A new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* **2008**, *58*, 403–414. [CrossRef]
17. Gutiérrez-Yurrita, P.J.; Morales-Ortiz, J.A.; Marín-García, L. Diversidad biológica, distribución y estrategias de conservación de la ictiofauna de la cuenca del río Moctezuma, centro de México. *Limnetica* **2013**, *32*, 215–228.
18. Espinosa Perez, H.; Ramírez, H.M. Exotic and invasive fishes in Mexico. *Check List* **2015**, *11*, 1–13. [CrossRef]
19. Soto Galera, E. Actualización de la Colección Nacional de Peces Dulceacuicolas Mexicanos, ENCB. Available online: <https://www.gbif.org/dataset/36b77d42-895c-4192-8872-8f234d58071a> (accessed on 30 April 2019).
20. Darnell, R.M. Fishes of the Rio Tamesi and related coastal lagoons in East-Central Mexico. *Inst. Mar. Sci.* **1962**, *8*, 290–365.
21. Contreras-Balderas, S.; Ramírez-Flores, M. Inventario nacional de la ictiofauna dulceacuicola mexicana. In *Estado de Salud de la Acuicultura en México*; Instituto Nacional de la Pesca/Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca: Mexico, DF, Mexico, 2000; Volume 5, pp. 47–70.
22. García de León, F.J.; Hernández Sandoval, A.I.; Contreras-Catala, F.; Sánchez-Velasco, L.; Ruiz-Campos, G. Distribution of fishes in the Río Guayalejo-Río Tamesí system and relationships with environmental factors in northeastern Mexico. *Environ. Biol. Fishes* **2018**, 167–180. [CrossRef]
23. Contreras-Balderas, S.; Almada-Vilela, P.; de Lozano-Vilano, M.L.; García-Ramírez, M. Freshwater fish at risk or extinct in Mexico. *Rev. Fish Biol. Fish.* **2002**, *12*, 241–251. [CrossRef]
24. DOF-Diario Oficial de la Federación. Acuerdo por el que se dan a Conocer los Resultados del Estudio Técnico de Aguas Nacionales Superficiales en las Cuencas Hidrológicas Río Amajac, Río Verde 1, Río Verde 2, Río Verde 3, Río Tamasopo 1, Río Tamasopo 2, Río Gallinas, Río El Salto, Río Valles, Río Tampaón 1, Río Choy, Río Coy 2, Río Tampaón 2, Río Huichihuayan, Río Moctezuma 3, Río Moctezuma 5 y Río Pánuco 1, Mismas que Forman Parte de la Subregión Hidrológica Río Pánuco, de la Región Hidrológica Número 26 Pánuco. Available online: http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5512516&fecha=07/02/2018 (accessed on 10 December 2019).
25. INEGI-Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Mapas Hidrológicos. Available online: <https://www.inegi.org.mx/temas/hidrologia/> (accessed on 11 May 2018).
26. Myers, G.S. Salt-tolerance of fresh-water fish groups in relation to zoogeographical problems. *Bijdr. Tot Dierk.* **1949**, *28*, 315–322.
27. FishNet2 Search. Available online: <http://www.fishnet2.net/search.aspx> (accessed on 4 January 2019).
28. GBIF-Global Biodiversity Information Facility. Available online: <https://www.gbif.org/> (accessed on 30 April 2019).
29. Arce-H, M.; Lundberg, J.G.; O'Leary, M.A. Phylogeny of the North American catfish family Ictaluridae (Teleostei: Siluriformes) combining morphology, genes and fossils. *Cladistics* **2017**, *33*, 406–428. [CrossRef]
30. Ávila, E.G.; Valero, A.; Macías-García, C. Componentes conductuales del cortejo incrementan la exposición a parásitos en el pez vivíparo *xenoporus captivus*. *TIP Rev. Espec. En Cienc. Quím.-Biológicas* **2011**, *14*, 83–89.
31. Barbour, C.D. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson (Pisces, Atherinidae). *Tulane Stud. Zool. Bot.* **1973**, *18*, 97–141.
32. Bart, H.L.; Clements, M.D.; Blanton, R.E.; Piller, K.R.; Hurley, D.L. Discordant molecular and morphological evolution in buffalofishes (Actinopterygii: Catostomidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* **2010**, *56*, 808–820. [CrossRef]
33. Bloom, D.D.; Weir, J.T.; Piller, K.R.; Lovejoy, N.R. Do freshwater fishes diversify faster than marine fishes? A test using state-dependent diversification analyses and molecular phylogenetics of new world silversides (atherinopsidae). *Evolution* **2013**, *67*, 2040–2057. [CrossRef] [PubMed]
34. Bono, L.M.; Ricos-Cardenas, O.; Morris, M.R. Alternative life histories in *Xiphophorus multilineatus*: evidence for different ages at sexual maturity and growth responses in the wild. *J. Fish Biol.* **2011**, *78*, 1311–1322. [CrossRef]
35. Castañeda-Rivera, M.; Grijalva-Chon, J.M.; Gutiérrez-Millán, L.E.; Ruiz-Campos, G.; Varela-Romero, A. Analysis of the *Ictalurus pricei* complex (Teleostei: Ictaluridae) in northwest Mexico based on mitochondrial DNA. *Southwest. Nat.* **2014**, *59*, 434–438. [CrossRef]

36. Chernoff, B.; Miller, R.R. Fishes of the *Notropis calientis* complex with a key to the southern shiners of Mexico. *Copeia* **1986**, *1986*, 170–183. [[CrossRef](#)]
37. Culumber, Z.W.; Rosenthal, G.G. Mating preferences do not maintain the tailspot polymorphism in the platyfish, *Xiphophorus variatus*. *Behav. Ecol.* **2013**, *24*, 1286–1291. [[CrossRef](#)]
38. Culumber, Z.W.; Tobler, M. Ecological divergence and conservatism: spatiotemporal patterns of niche evolution in a genus of livebearing fishes (Poeciliidae: *Xiphophorus*). *BMC Evol. Biol.* **2016**, *16*, 44. [[CrossRef](#)]
39. Doadrio, I.; Domínguez, O. Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2004**, *31*, 416–430. [[CrossRef](#)]
40. Domínguez-Domí, O.; Pedraza-Lara, C.; Gurrola-Sánchez, N.; Perea, S.; Pérez-Rodríguez, R.; Israde-Alcántara, I.; Garduño-Monroy, V.H.; Doadrio, I.; Pérez-Ponce de León, G.; Brooks, D.R. Historical biogeography of the Goodeinae (Cyprinodontiformes). In *Viviparous Fishes II*; Uribe, M.C., Grier, H.J., Eds.; New Life Publication: Homestead, FL, USA, 2010; pp. 19–61.
41. Domínguez-Domínguez, O.; Bernal-Zuñiga, D.M.; Piller, K.R. Two new species of the genus *Xenotoca* Hubbs and Turner, 1939 (Teleostei, Goodeidae) from central-western Mexico. *Zootaxa* **2016**, *4189*, 81–98. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
42. Echelle, A.A.; Carson, E.W.; Echelle, A.F.; Bussche, R.A.V.D.; Dowling, T.E.; Meyer, A. Historical biogeography of the new-world pupfish Genus *Cyprinodon* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Copeia* **2005**, *2005*, 320–339. [[CrossRef](#)]
43. Kang, J.H.; Scharf, M.; Walter, R.B.; Meyer, A. Comprehensive phylogenetic analysis of all species of swordtails and platies (Pisces: Genus *Xiphophorus*) uncovers a hybrid origin of a swordtail fish, *Xiphophorus monticolus*, and demonstrates that the sexually selected sword originated in the ancestral lineage of the genus, but was lost again secondarily. *BMC Evol. Biol.* **2013**, *13*, 1–19.
44. Lundberg, J.L. The phylogeny of ictalurid catfishes: A synthesis of recent work. In *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes*; Mayden, R.L., Ed.; Stanford University Press: Stanford, CA, USA, 1992; pp. 392–420.
45. Lyons, J.; Mercado-Silva, N. *Notropis calabazas* (Teleostei; Cyprinidae): new species from the Río Pánuco Basin of Central México. *Copeia* **2004**, *2004*, 868–875. [[CrossRef](#)]
46. Lyons, J.; Piller, K.R.; Artigas-Azas, J.M.; Domínguez-Domínguez, O.; Gesundheit, P.; Köck, M.; Medina-Nava, M.; Mercado-Silva, N.; García, A.R.; Findley, K.M. Distribution and current conservation status of the Mexican Goodeidae (Actinopterygii, Cyprinodontiformes). *ZooKeys* **2019**, *885*, 115–158. [[CrossRef](#)]
47. MacLaren, R.D.; Fontaine, A. Incongruence between the sexes in preferences for body and dorsal fin size in *Xiphophorus variatus*. *Behav. Proc.* **2013**, *92*, 99–106. [[CrossRef](#)]
48. Miranda, R.; Galicia, D.; Monks, S.; Pulido-Flores, G. First record of *Goodea atripinnis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) in the state of Hidalgo (Mexico) and some considerations about its taxonomic position. *Hidrobiológica* **2010**, *20*, 185–190.
49. Ornelas-García, C.P.; Martínez-Ramírez, E.; Doadrio, I. A new species of killifish of the family Profundulidae from the highlands of the Mixteca region, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* **2015**, *86*, 926–933. [[CrossRef](#)]
50. Palacios, M.; Voelker, G.; Arias Rodríguez, L.; Mateos, M.; Tobler, M. Phylogenetic analyses of the subgenus *Mollienesia* (Poecilia, Poeciliidae, Teleostei) reveal taxonomic inconsistencies, cryptic biodiversity, and spatio-temporal aspects of diversification in Middle America. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2016**, *103*, 230–244. [[CrossRef](#)]
51. Pérez-Miranda, F.; Mejía, O.; Soto-Galera, E.; Espinosa-Pérez, H.; Piálek, L.; Řičan, O. Phylogeny and species diversity of the genus *Herichthys* (Teleostei: Cichlidae). *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **2018**, *56*, 223–247. [[CrossRef](#)]
52. Pérez-Rodríguez, R.; Domínguez-Domínguez, O.; Pérez Ponce de León, G.; Doadrio, I. Phylogenetic relationships and biogeography of the genus *Algansea* Girard (Cypriniformes: Cyprinidae) of central Mexico inferred from molecular data. *BMC Evol. Biol.* **2009**, *9*, 223. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
53. Reznick, D.N.; Furness, A.I.; Meredith, R.W.; Springer, M.S. The origin and biogeographic diversification of fishes in the family Poeciliidae. *PLoS ONE* **2017**, *12*, e0172546. [[CrossRef](#)]
54. Řičan, O.; Piálek, L.; Dragová, K.; Novák, J. *Diversity and Evolution of the Middle American Cichlid Fishes (Teleostei: Cichlidae) with Revised Classification*; Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung: Frankfurt, Germany, 2016; p. 102.

55. Rodiles-Hernández, R.; Lundberg, J.G.; Sullivan, J.P. Taxonomic discrimination and identification of extant blue catfishes (Siluriformes: Ictaluridae: *Ictalurus furcatus* Group). *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.* **2010**, *159*, 67–82. [CrossRef]
56. Rosen, D.E. Middle-american poeciliid fishes of the genus *Xiphophorus*. *Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.* **1960**, *5*, 57–242.
57. Rosen, D.E.; Bailey, R.M. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes): their structure, zoogeography, and systematics. *Bull. AMNH* **1963**, *126*, 1–176.
58. Schönhuth, S.; Doadrio, I. Phylogenetic relationships of Mexican minnows of the genus *Notropis* (Actinopterygii, Cyprinidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **2003**, *80*, 323–337. [CrossRef]
59. Schönhuth, S.; Doadrio, I.; Dominguez-Dominguez, O.; Hillis, D.M.; Mayden, R.L. Molecular evolution of southern North American Cyprinidae (Actinopterygii), with the description of the new genus *Tampichthys* from central Mexico. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2008**, *47*, 729–756. [CrossRef]
60. Schönhuth, S.; Mayden, R.L. Phylogenetic relationships in the genus *Cyprinella* (Actinopterygii: Cyprinidae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2010**, *55*, 77–98. [CrossRef] [PubMed]
61. Webb, S.A. Molecular systematics of the genus *Allodontichthys* (Cyprinodontiformes: Goodeidae). *Rev. Fish Biol. Fish.* **2002**, *12*, 193–205. [CrossRef]
62. Wright, J.J.; David, S.R.; Near, T.J. Gene trees, species trees, and morphology converge on a similar phylogeny of living gars (Actinopterygii: Holosteii: Lepisosteidae), an ancient clade of ray-finned fishes. *Mol. Phylogenet. Evol.* **2012**, *63*, 848–856. [CrossRef]
63. Nelson, J.S.; Grande, T.C.; Wilson, M.V.H. *Fishes of the World*, 5th ed.; Wiley: Hoboken, NJ, USA, 2016; p. 707.
64. Eschmeyer's Catalog of Fishes. Available online: <https://www.calacademy.org/scientists/projects/eschmeyers-catalog-of-fishes> (accessed on 16 December 2019).
65. CONABIO Especies Exóticas Invasoras. Available online: <http://enciclovida.mx/exoticas-invasoras?grupo=Peces> (accessed on 16 December 2019).
66. Jiménez-Valverde, A.; Hortal, J. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Rev. Ibérica Aracnol.* **2003**, *8*, 151–161.
67. EstimateS: Stistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9.1. Available online: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/> (accessed on 9 May 2019).
68. Demey, J.R.; Pla, L.; Vicente-Villardón, J.L.; Di Rienzo, J.; Casanoves, F. Medidas de distancia y similitud. In *Valoración y Análisis de la Diversidad Funcional y su Relación con los Servicios Ecosistémicos*; Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J.A., Eds.; Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza: Turrialba, CR, USA, 2011; Volume 5, pp. 47–59.
69. Anderson, M.J. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). In *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*; American Cancer Society: Atlanta, GA, USA, 2017; pp. 1–15.
70. Clarke, K.R.; Gorley, R.N. *PRIMER (Version 7). Windows*; PRIMER-E Plymouth: Devon, UK, 2015.
71. Murtagh, F.; Legendre, P. Ward's hierarchical agglomerative clustering method: Which algorithms implement Ward's criterion? *J. Classif.* **2014**, *31*, 274–295. [CrossRef]
72. Hammer, Ø.; Harper, D.A.T.; Ryan, P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaentol. Electron.* **2001**, *4*, 1–9.
73. StatSoft STATISTICA (Version 10). Available online: <https://www.bioz.com/result/statistica%2010%20software/product/StatSoft%20line> (accessed on 9 April 2020).
74. Domínguez, O. *Notropis calientis*. IUCN Red List Threat Species; IUCN: Gland, Switzerland, 2019; p. e.T14881A546437.
75. Mercado Silva, N. *Xiphophorus continens*. IUCN Red List Threat Species; IUCN: Gland, Switzerland, 2019; p. e.T191777A2002890.
76. Ibáñez, A.L.; Pérez-Ramírez, M.; García-Calderón, J.L. Institutional development of freshwater fish stocking in Mexico. *J. Fish Biol.* **2014**, *85*, 2003–2009. [CrossRef]
77. Mejía-Mojica, H.; de Rodríguez-Romero, F.J.; Díaz-Pardo, E. Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* **2012**, *60*, 669–681. [CrossRef] [PubMed]
78. Amador del Angel, L.E.; Wakida-Kusunoki, A.T. Peces invasores en el Sureste de México. In *Especies Acuáticas Invasoras en México*; Mendoza, R., Koleff, P., Eds.; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: Mexico, DF, Mexico, 2014; pp. 425–433.

79. *Tampichthys nuscarris*. IUCN Red List Threat. Species. 2019. Available online: <https://www.iucnredlist.org/species/191296/1975296> (accessed on 2 May 2018).
80. Dextrase, A.J.; Mandrak, N.E. Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biol. Invasions* **2006**, *8*, 13–24. [[CrossRef](#)]
81. Light, T.; Marchetti, M.P. Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conserv. Biol. J. Soc. Conserv. Biol.* **2007**, *21*, 434–446. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
82. Esmaceli, H.R.; Teimori, A.; Owfi, F.; Abbasi, K.; Coad, B.W. Alien and invasive freshwater fish species in Iran: Diversity, environmental impacts and management. *Iran. J. Ichthyol.* **2015**, *1*, 61–72.
83. Witte, F.; Goldschmidt, T.; Wanink, J.; van Oijen, M.; Goudswaard, K.; Witte-Maas, E.; Bouton, N. The destruction of an endemic species flock: Quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environ. Biol. Fishes* **1992**, *34*, 1–28. [[CrossRef](#)]
84. Guzman, A.F.; Barragan, S.J. Presencia de bagre sudamericano (*Osteichthyes: Loricariidae*) en el río Mezcala, Guerrero, México. *Vertebr. Mex.* **1997**, *3*, 1–4.
85. Contreras-Balderas, S.; Ruiz-Campos, G.; Schmitter-Soto, J.J.; Díaz-Pardo, E.; Contreras-McBeath, T.; Medina-Soto, M.; Zambrano-González, L.; Varela-Romero, A.; Mendoza-Alfaro, R.; Ramírez-Martínez, C.; et al. Freshwater fishes and water status in México: A country-wide appraisal. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* **2008**, *11*, 246–256. [[CrossRef](#)]
86. Olds, A.A.; Smith, M.K.S.; Weyl, O.L.F.; Russell, I.A. Invasive alien freshwater fishes in the Wilderness lakes system, a wetland of international importance in the Western Cape province, South Africa. *Afr. Zool.* **2011**, *46*, 179–184. [[CrossRef](#)]
87. Marchetti, M.P.; Moyle, P.B.; Levine, R. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshw. Biol.* **2004**, *49*, 646–661. [[CrossRef](#)]
88. Sakai, A.K.; Allendorf, F.W.; Holt, J.S.; Lodge, D.M.; Molofsky, J.; With, K.A.; Baughman, S.; Cabin, R.J.; Cohen, J.E.; Elstrand, N.C.; et al. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **2001**, *32*, 305–332. [[CrossRef](#)]
89. Gozlan, R.E.; Britton, J.R.; Cowx, I.; Copp, G.H. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *J. Fish Biol.* **2010**, *76*, 751–786. [[CrossRef](#)]
90. Taylor, E.B. An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **2004**, *61*, 68–79. [[CrossRef](#)]
91. Clavero, M.; Garcia-Berthou, E. Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecol. Appl.* **2006**, *16*, 2313–2324. [[CrossRef](#)]
92. Marchetti, M.P.; Lockwood, J.L.; Light, T. Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biol. Conserv.* **2006**, *127*, 310–318. [[CrossRef](#)]
93. Colwell, R.K.; Mao, C.X.; Chang, J. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* **2004**, *85*, 2717–2727. [[CrossRef](#)]
94. Contreras-MacBeath, T.; Mejía-Mojica, H.; Carrillo-Wilson, R.C. Negative impact on the aquatic ecosystems of the state of Morelos, Mexico from introduced aquarium and other commercial fish. *Aquat. Sci. Conserv.* **1998**, *2*, 67–78. [[CrossRef](#)]
95. Trujillo-Jiménez, P. Trophic spectrum of the cichlids *Cichlasoma (Parapetenia) istlanum* and *Cichlasoma (Arconcentrus) nigrofasciatum* in the Amacuzac River, Morelos, Mexico. *J. Freshw. Ecol.* **1998**, *13*, 465–473. [[CrossRef](#)]
96. Varela-Romero, A.; Ruiz-Campos, G.; Yépez-Velázquez, L.M.; Alaníz-García, J. Distribution, habitat and conservation status of desert pupfish (*Cyprinodon macularius*) in the Lower Colorado River Basin, Mexico. *Rev. Fish Biol. Fish.* **2002**, *12*, 157–165. [[CrossRef](#)]
97. Cohen, A.N.; Carlton, J.T. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* **1998**, *279*, 555–558. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
98. Región hidrológica Num. 26 Río Pánuco. *Cuenca del Río Guayulejo-Tamesí*. Available online: <https://agua.org.mx/biblioteca/region-hidrologica-num-26-rio-panuco-cuenca-del-rio-guayulejo-tamesi/> (accessed on 2 January 2020).
99. Buenfil Friedman, J. *Adaptación a los Impactos del Cambio Climático en los Humedales Costeros del Golfo de México*; Instituto Nacional de Ecología: Mexico, DF, Mexico, 2009; p. 485.
100. Edwards, P.J.; Abivardi, C. The value of biodiversity: Where ecology and economy blend. *Biol. Conserv.* **1998**, *83*, 239–246. [[CrossRef](#)]

101. Guo, Q.; Olden, J.D. Spatial scaling of non-native fish richness across the United States. *PLoS ONE* **2014**, *9*, 1–6. [[CrossRef](#)]
102. Contreras-Balderas, S.; Almada-Villela, P. *Astyanax mexicanus* ssp. *jordanii*. *IUCN Red List Threat. Species* **2019**.
103. Schmitter-Soto, J.J. A revision of *Astyanax* (Characiformes: Characidae) in Central and North America, with the description of nine new species. *J. Nat. Hist.* **2017**, *51*, 1331–1424. [[CrossRef](#)]



© 2020 by the authors. Licensee MDPI, Basel, Switzerland. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).