

**EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD DE LINAJES EN
SISTEMAS DULCEACUÍCOLAS TROPICALES (D-LSD):
EL SISTEMA USUMACINTA COMO CASO DE ESTUDIO**

Claudia Patricia Ornelas-García^{1*}

César Francisco Maya Bernal²

Rocío Rodiles-Hernández³

¹ Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Tercer Circuito Exterior S/N., C. P. 04510, México, Ciudad de México.

² Instituto de Investigaciones Biomédicas, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70228, Ciudad Universitaria, C.P. 04510, Ciudad de México, México.

³ Colección de Peces, Departamento de Conservación de la Biodiversidad. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Carretera Panamericana y Periférico Sur S/N., C. P. 29290, San Cristobal de las Casas, Chiapas, México.

*Autor para correspondencia: patricia.ornelas.g@ib.unam.mx

Resumen

El río Usumacinta, en México y Guatemala, es el séptimo sistema dulceacuícola más extenso del mundo y el más grande en Mesoamérica. Este sistema presenta altos niveles de diversidad biológica y endemismos, además de ser uno de los pocos ríos ininterrumpidos a lo largo de su cauce en México. En este capítulo proponemos una metodología para evaluar la diversidad de linajes considerando el posible efecto de la antropización, a través de un análisis que utiliza la calidad del agua y la diversidad de linajes genéticos y presencia de especies exóticas como criterios para priorizar las estrategias de conservación. La caracterización integral del sistema en términos de su diversidad permite además la identificación de regiones de alta diversidad (mayor diversidad de linajes), así como zonas de vulnerabilidad (peor calidad del hábitat) que podrían afectar la diversidad. Considerando éste como un estudio de caso, en términos geográficos, la metodología propuesta puede ser aplicada a escalas local y regional como un criterio para establecer zonas prioritarias para la conservación de cuencas hidrológicas.

Introducción

Los ríos tropicales se caracterizan por albergar una alta diversidad biológica, además de poseer redes tróficas complejas y una mayor productividad, en comparación con los ríos templados (Jepsen y Winemiller, 2002). El río Usumacinta corresponde con el sistema tropical húmedo más caudaloso de México, con las mayores reservas de agua del país (Rodiles-Hernández *et al.*, 2018), y es considerado como una región hidrológica prioritaria, no sólo por su gran extensión, sino por su heterogeneidad ecológica y alta diversidad biológica, particularmente en peces donde se incluyen 50 familias y 172 especies (Soria-Barriento *et al.*, 2018), aunque es igualmente diverso en otros grupos, como estudios recientes lo han reportado, registrándose más de 150 especies de anfibios y reptiles (Muñoz-Alonso *et al.* 2018), más de 190 géneros de insectos acuáticos (Castillo *et al.*, 2018) y 35 especies de moluscos y 13 de crustáceos acuáticos (Trinidad-Ocaña, *et al.*, 2018).

En México, a pesar de la gran relevancia que tienen los ecosistemas de agua dulce y de su alto nivel de vulnerabilidad, se ha puesto poca atención al desarrollo de metodologías que permitan establecer programas de evaluación y monitoreo de la biodiversidad acuática, así como los procesos que le dan lugar. Más aún, existe abundante evidencia de que la actividad humana corresponde con uno de los principales factores que afecta y vulnera a éstos ecosistemas dulceacuícolas de manera importante (Saunders y Vicent, 2002; Bennett *et al.*, 2001; Dodds *et al.*, 2013). Lo que es descrito a grandes rasgos como actividad humana corresponde en realidad con distintas alteraciones (*e.g.* cambios de uso de suelo, canalización, fragmentación), cambios en el régimen hidrológico (*e.g.* represamiento, solvatación, aceleración de la tasa de eutrofización), compromisos en su uso (*e.g.* urbano, agrícola), así como la contaminación derivada de la actividad humana (*e.g.* desechos industriales, urbanos, agropecuarios, mineros). Aunado a las modificaciones físicas del sistema, podemos incluir también algunas modificaciones biológicas, que tienen que ver con la introducción-traslocación de especies no nativas, que pueden afectar la ictiofauna original tanto funcionalmente a los ensamblajes de las comunidades ícticas (Tonn y Magnuson, 1982), como genéticamente —por hibridación— a las especies nativas, alterando así la historia evolutiva de un grupo (Magalhaes *et al.*, 2015).

En este sentido, las estrategias de conservación de los recursos hidrológicos deben contemplar un contexto integral, considerando tanto la diversidad (neutral y adaptativa) (Moritz, 2002), como los procesos que permitan su continuidad, esto es, deben preservar la variabilidad en las historias de vida y la conectividad a través de corredores, a fin de reducir su vulnerabilidad (Cotler and Priego, 2004; Hand *et al.* 2015). Para México, se han planteado algunas estrategias de priorización que usan como base el mantenimiento de la diversidad funcional (ver NMX-AA-159-SCFI-2010; Armas-Vargas *et al.*, 2017; Meza-Rodríguez *et al.*, 2017), a través de índices de integridad biótica (Lyons *et al.*, 1995; Martínez *et al.*, 2018). Sin embargo, existen pocos ejemplos donde se utilice la diversidad de linajes evolutivos y su vulnerabilidad ante condiciones ambientales (*e.g.* índices de calidad de agua), como criterios para identificar áreas de conservación (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2007; Ornelas-García *et al.*, 2012).

El estudio de linajes genéticos permite evaluar la diversidad no sólo a nivel de especie, sino a niveles tanto de menor como de mayor inclusión a esta categoría (Moritz, 2002; Faith y Baker, 2006). Esta información es relevante también para la eva-

luación de su vulnerabilidad a las condiciones ambientales (Hand *et al.*, 2015). Esta estrategia incluye la noción de que la susceptibilidad de una especie ante las perturbaciones humanas es dependiente de los rasgos biológicos de la misma, lo que incluye su historia de vida, estructura genética y función ecológica, entre otras (Foden, 2009). Actualmente, se ha puesto de manifiesto la relevancia que tienen los estudios de genómica del paisaje en nuestro entendimiento de los patrones de co-evolución entre los organismos y los seres humanos (Beja-Pereira *et al.*, 2003) y muy probablemente esta tendencia seguirá adquiriendo relevancia a través de los estudios meta-genómicos que permiten obtener una dimensión integradora de las relaciones multi-especies, y que permitan además identificar la importancia de variables ambientales (*e.g.* oxígeno disuelto y diversidad del microbioma, Ornelas-García *et al.*, 2018). En este sentido, es deseable proponer estrategias de conservación desde un enfoque multiespecies-ambiente, de forma que se permita la integración de un sistema complejo como el que supone la problemática de conservación de la diversidad de fauna dulceacuícola (Saunders *et al.*, 2002).

La diversidad de linajes ha sido considerada como una herramienta para el establecimiento de Unidades de Manejo – UM– (Moritz, 2002), por lo anterior en el presente capítulo se propone una metodología utilizando el análisis multicriterio que incluye la diversidad y endemismos de linajes, así como la vulnerabilidad del hábitat, para el establecimiento de regiones prioritarias para la conservación, utilizando a la cuenca del río Usumacinta como caso de estudio.

Métodos

Especies focales

Las especies focales permiten reducir el esfuerzo de colecta y enfocar el estudio a ciertos grupos que pueden considerarse altamente significativos para el análisis, sin embargo algunos criterios son relevantes a considerar cuando se eligen dichas especies, entre ellos los siguientes: es deseable considerar especies nativas, con una amplia distribución en el área de estudio, relativamente abundantes y no sujetas a categorías de protección, aunque esto no implica que deben ser tolerantes a la perturbación. Además la inclusión de una o pocas especies focales permiten llevar a cabo un análisis detallado de la estructura genética de dichas especies, lo que hace posible probar

el efecto que producen las pretubaciones, tanto naturales como inducidas por el hombre (*e.g.* fragmentación y reducción del hábitat).

Identificación de linajes

Una vez identificadas las especies focales es posible llevar a cabo la caracterización de linajes genéticos. Lo anterior puede llevarse a cabo tanto a partir de marcadores puntuales (como genes mitocondriales como el citocromo oxidasa subunidad I (*mtcox1*) o el citocromo b, por citar algunos ampliamente utilizados en grupos de fauna dulceacuícola), u otro tipo de datos genéticos (polimorfismos de un solo nucleótido o SNP's). A través de la identificación de linajes es posible estudiar eventos que han modificado la historia evolutiva de los grupos y sus linajes, además de evaluar el efecto de eventos climáticos, genealógicos e incluso aquellos provocados por el hombre (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2007; Ornelas-García *et al.*, 2012). Con este fin, en este capítulo hemos llevado a cabo una reconstrucción filogenética utilizando al género *Astyanax*, como grupo focal, para el cual fueron secuenciados 77 individuos para un fragmento del gen *mtcox1* dentro de la cuenca del río Usumacinta y correspondientes a las tres zonas en que se le ha subdividido: Selva (parte alta), Planicie (parte media) y Delta (parte baja), entre las cuales hoy en día existe continuidad hidrológica. Se ha incluido además individuos de la cuenca del río Grijalva, al ser una cuenca asociada al sistema Usumacinta. La primera es una cuenca impactada por la construcción de grandes presas y la Cuenca del Usumacinta tiene flujo continuo. Las secuencias obtenidas fueron verificadas y alineadas utilizando el programa Genious v. 10.2.6, y la reconstrucción fue llevada a cabo utilizando un método de 'maxima verosimilitud' ('maximum likelihood'; ML) con el programa de RAxML versión 7.0.4 (Stamatakis *et al.*, 2008).

Resultados

Podemos apreciar en el alineamiento de las secuencias consenso para cada región de estudio (figura 1a), que la región Selva presenta polimorfismos únicos que no se observan en el resto de las poblaciones del estudio, además presenta polimorfismos compartidos con la cuenca del Grijalva, y que no comparte con la zona de la Planicie y Delta de la cuenca del Usumacinta.

En contraste con el patrón antes descrito, pudimos encontrar polimorfismos que no son específicos ni de la región, o linajes (datos no mostrados), que podrían corresponder con sitios polimórficos del fragmento génico utilizado (figura 1b). En términos de los linajes recuperados para el grupo de estudio pudimos observar un gradiente altitudinal dentro de la cuenca, siendo la Planicie una zona de transición entre la Selva y el Delta. En el primer grupo se recuperó un linaje, el cual agrupó mayoritariamente a las poblaciones de la Selva, y unos pocos ejemplares de la Planicie. El segundo grupo presenta dos linajes, el primero corresponde con las poblaciones de Delta y Grijalva, y el tercer linaje correspondió a las poblaciones del Delta y la Planicie. Estos resultados fueron similares a los encontrados en la red de haplotipos (figura 2).

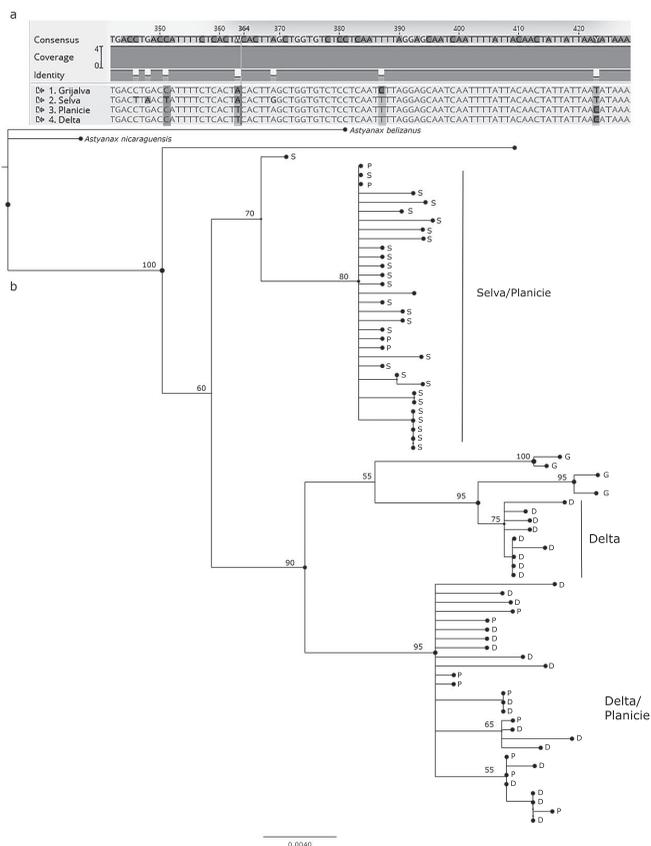


Figura 1. a) Alineamiento de las secuencias consenso para el gen *mtcox1* del género *Astyanax* en las regiones de estudio; b) Topología de máxima verosimilitud para 77 terminales correspondientes a las poblaciones de estudio. Los valores de bootstrap se muestran en cada nodo, G = Grijalva, S= Selva, P= Planicie y D= Delta.

En la red de haplotipos “Median Joining Network”, construida con el fragmento del *mtcox1*, con el programa PopArt v.1.7 (figura 2), encontramos tres grandes haplogrupos, el primero correspondiente a la Selva, con un haplotipo central que se comparte con la zona de la Planicie, y el resto de haplotipos están a uno o dos pasos mutacionales de éste, el segundo haplogrupo incluye individuos exclusivamente del Delta, y un tercer haplogrupo muestra una vez más un haplotipo central, que incluye tanto poblaciones de la Planicie y del Delta y una distribución en estrella a uno o dos pasos de dicho haplotipo central. En cuanto a la diversidad nucleotídica y haplotípica encontramos que la región de la Planicie, donde confluyen los linajes de la Selva y del Delta, muestra los valores más altos, en cambio la región de la Selva fue la que presentó el mayor número de haplotipos exclusivos, en comparación con el resto de las regiones (tabla 1).

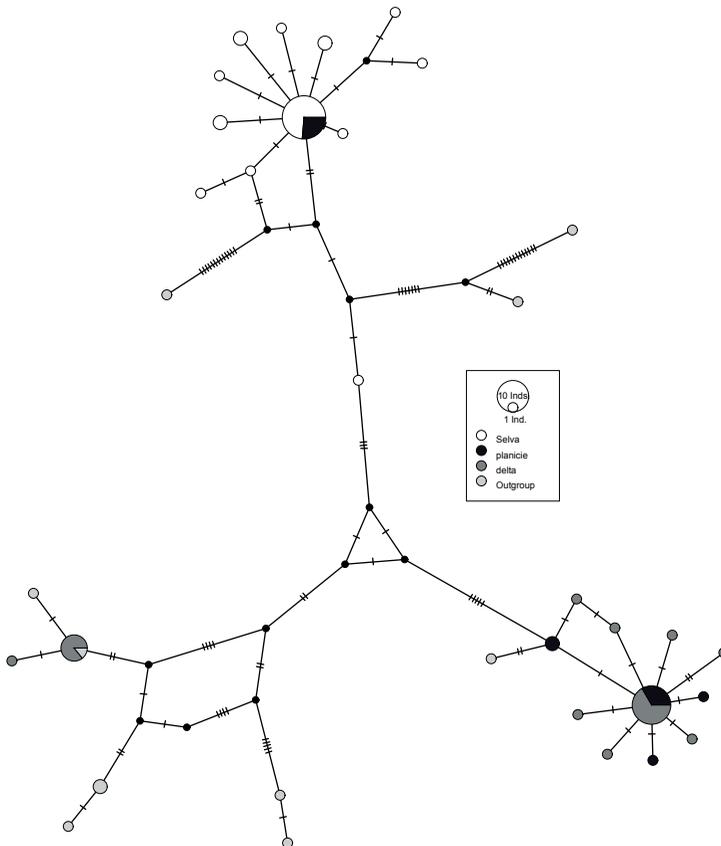


Figura 2. Red de haplotipos del gen *mtcox1* utilizando el método de “Median Joining Network”, en el programa PopArt v.1.7, de Astyanax dentro de la cuenca del río Usumacinta.

Tabla 1. Diversidad genética por localidad dentro de la cuenca del río Usumacinta del gen *mtcox1* para la especie *Astyanax*.

Población	N	h	Hd	% Haplotipos únicos	Pi (π)
Selva	28	16	0.905	69 (11)	0.0035
Planicie	14	10	0.962	30 (3)	0.0126
Delta	24	15	0.949	53 (8)	0.0132

N= número de ejemplares analizados, h= haplotipos encontrados, Hd= diversidad haplotípica, Pi= diversidad nucleotídica. En paréntesis el número de haplotipos únicos.

Por lo anterior, integrando la diversidad de linajes, diversidad haplotípica y nucleotídica, pudimos observar que la región de la Selva presentó comparativamente niveles altos de diversidad, particularmente con un número elevado de haplotipos exclusivos, correspondientes a un 69%, en comparación con el 53 y 30% de las otras dos regiones. Sin embargo, la región de la Planicie corresponde con una zona de transición que mantiene la conectividad entre la Selva y el Delta, lo cual queda de manifiesto al presentarse en esta región los tres linajes presentes en la cuenca (figuras 1, 2).

Vulnerabilidad

Se han hecho esfuerzos por integrar las principales variables que pueden alterar la diversidad biológica en los sistemas de agua dulce (*e.g.*, figura 3), sin embargo se ha demostrado que la introducción de especies y la calidad de agua pueden afectar la pérdida de diversidad de especies nativas al afectar de forma importante la estocasticidad demográfica de las poblaciones (De la Vega-Salazar, 2003, 2006; Lyons *et. al.*, 1995, 2000; Mercado-Silva, 2006; Soto-Galera, 1999; Gesundheit y Macías, 2018).

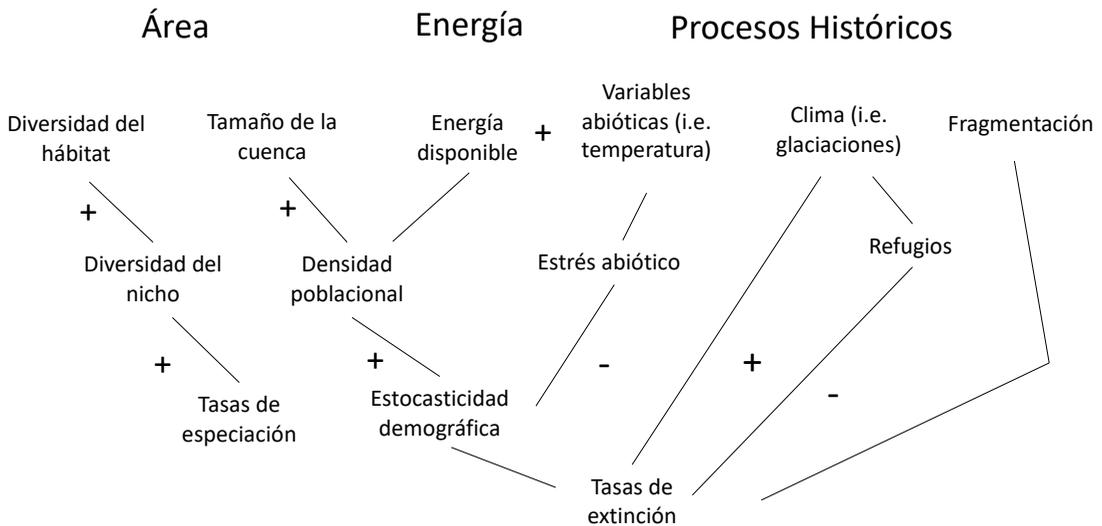


Figura 3. Esquema de variables que podrían alterar la diversidad biológica de los peces de agua dulce a una escala global. Los signos (+) y (-), corresponden con las correlaciones entre las variables. Modificado de Oberdorff et al. (2011).

En este sentido, se ha reportado que la distancia geográfica y la densidad de una mancha urbana se correlaciona negativamente con la diversidad de especies nativas y positivamente con la presencia de especies no nativas (traslocadas o/y exóticas) (Ordeñana *et al.*, 2010).

Para la cuenca en estudio, el río Usumacinta, se ha reportado un fuerte impacto por la intruducción del pez diablo (*Pterygoplichthys* sp.), siendo muy abundante en la Planicie y en el Delta de la cuenca, adicionalmente de contar con registros de especies exóticas como la tilapia (*Oreochromis* sp.), la carpa común (*Cyprinus carpio*) y la carpa hervívora (*Ctenopharyngodon idella*), que podrían afectar la conservación de las especies nativas. En algunos casos los motivos de la introducción han estado relacionados con fines comerciales y programas gubernamentales, y en otros casos, como lo es el del pez diablo, podrían ser desconocidos.

Calidad ambiental

Los sistemas de agua dulce están entre los ecosistemas más amenazados y que presentan un menor grado de protección (Lira-Noriega *et al.*, 2015), con un franco deterioro sostenido en los últimos años (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006; Gesundheit y Macías, 2018). Las grandes amenazas de estos ecosistemas son en su mayoría resultado de la actividad humana, como lo es la modificación de los pulsos hidrológicos por su represamiento y canalización, la sobreexplotación, así como contaminación urbana, agrícola e industrial. En México, cerca del 45% del territorio se encuentra en un estado de estrés hidrológico crítico, y el 30 % en estado muy crítico. Donde el 73% de los cuerpos de agua del país presentan algún grado de contaminación, siendo los desechos urbanos uno de los principales impactos (Gesundheit y Macías, 2018).

Una forma indirecta de estimar la integridad del hábitat es a través de la evaluación de la calidad del agua, la cual puede ser medida por diferentes parámetros físico-químicos, y si bien existen diferentes índices de calidad de agua, en el presente modelo consideramos el índice ponderado de calidad de agua (ICA=WQI) propuesto por Dinius (1987), cuyo valor se encuentra entre 0 y 100, siendo más altos los valores de mejor calidad de agua:

$$WQI = \prod_{i=1}^n I_i^{W_i} \dots \dots \dots \text{Ecuación 1}$$

I_i = subíndice del parámetro cuyo valor se encuentra entre 0 y 100; W_i = unidad ponderada del parámetro, de 0 a 1; y n = número de parámetros.

Se contaba con información para cuenca del río Usucimanta de cuatro parámetros físico-químicos, los cuales fueron considerados en esta caracterización: oxígeno disuelto (% de saturación), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), conductividad (mS cm^{-1}) y pH. Debido a que no se contó con todos los parámetros propuestos originalmente por Dinius (1987), fue necesario reescalarlos (tabla 2).

Tabla 2. Índice de Calidad del Agua para tres regiones de estudio dentro de la cuenca del río Usumacinta.

Variables	Dimensión	Subíndice	Dinius, 1987	Escalado	Selva	Planicie	Delta
<i>OD_%</i>	% Saturación	$I_{DO} = 0.82(DO) + 10.57$	0.1090	0.318	16.24	15.15	14.14
<i>Cond</i>	mS cm ⁻¹	$I_{Cond} = 506(Cond)^{-0.3315}$	0.0790	0.230	64.54	56.75	100
<i>pH</i>	pH < 6.9	$I_{pH} = 10^{0.6803 - 0.1856(pH)}$	0.0770	0.225	44.18	49.68	55.07
	pH = 6.9 - 7.1	$I_{pH} = 100$					
	pH > 7.1	$I_{pH} = 10^{3.5 - 0.2216(pH)}$					
<i>Tm total</i>	°C	$I_{T_{oC}} = 10^{2.004 - 0.0382(Ta - Ts)}$	0.0770	0.225	100	100	100
WQI			$\Sigma = 0.342$	$\Sigma = 1$	52.44	51.55	62.38

DO= Oxígeno disuelto, Cond.= Conductividad, Tm total= temperatura total (Ta= temperatura ambiental y Ts= temperatura del agua).

Todas las poblaciones muestran valores de ICA por encima de 50 en el índice de Dinius, y de acuerdo a dicha escala, la calidad de agua es suficiente para especies tolerantes a la perturbación (tabla 2). A pesar de que esperabamos tener diferentes valores para cada región antes descrita (Selva, Planicie y Delta), es posible que debido al reducido número de variables ambientales consideradas en este ejemplo los

valores no difirieron en cuanto a la vulnerabilidad para fauna dulceacuícola (Dinius, 1987). Por lo tanto se recomienda en estudios exhaustivos incluir el mayor número de variables posibles consideradas por el índice: coliformes totales y abundancia de *Escherichia coli*, alcalinidad, dureza, cloro, nitratos y color (Dinius, 1987), que permita mejorar la caracterización de algunos efectos de la actividad humana (e.g. nitratos y fosfatos). Adicionalmente, se recomienda para casos particulares, explorar métodos alternativos para evaluar la calidad del agua (Lumb *et al.*, 2011).

Discusión y conclusiones

La evaluación de la diversidad de linajes y la presencia de linajes exclusivos nos permiten reconocer zonas que requieren especial atención para la conservación de las especies. En el presente ejercicio se propone de manera particular la evaluación de la diversidad genética de un género ampliamente distribuido en la cuenca del río Usumacinta, como fuente de información relevante que permite establecer y priorizar regiones para la conservación de las especies, considerando la diversidad de linajes y algunos criterios de vulnerabilidad provocada por las actividades humanas. En este sentido, la especie focal utilizada presentó altos niveles de diversidad genética, siendo la Selva la que mostró un mayor número de haplotipos exclusivos, mientras que la Planicie, contó con los valores de diversidad más altos, siendo esta region crítica en la conectividad de la cuenca, con una representación de linajes de la Selva y Delta, y por tanto de gran relevancia en el mantenimiento de la biodiversidad tanto biológica y genética. Se pueden reconocer como factores de vulnerabilidad la introducción de especies exóticas en las zonas Planicie y Delta, como el pez diablo (*Pterogoplichthys* sp.), además de contar con registros de especies exóticas como la tilapia (*Oreochromis* sp.). Finalmente, en cuanto a la vulnerabilidad por la calidad de agua, aunque los tres sitios presentaron valores similares, éstos corresponden con valores aptos para especies tolerantes a la perturbación, lo que llama la atención debido a que esto posiblemente podría repercutir de manera negativa en las especies no tolerantes que no fueron consideradas en el estudio. Futuros estudios incluyendo una mayor caracterización de la calidad ambiental y en concreto de la calidad de agua para un mayor número de especies, pueden ayudar a la integración de esta información en los programas de manejo en una de las cuencas con mayor número de endemismos y la única a la fecha que no presenta embalses de gran magnitud en el país.

Literatura citada

- Armas-Vargas, F., Escolero, O., García de Jalón, D., Zambrano, L., González del Tánago, M., y Kralisch, S. (2017). Proponiendo el caudal ambiental basado en simulación del hábitat físico para cinco especies de peces en la Cuenca baja del Río Duero, México. *Hidrobiológica*, 27(2), 185-200
- Beja-Pereira, A., Luikart, G., England, P. R., Bradley, D. G., Jann, O. C., Bertorelle, G., Chamberlain, A.T., Nunes, T., Metodiev, S., Ferrand, N. y Erhardt, G. (2003). Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nature Genetics*, 35(4), 311.
- Bennett, E. M., Carpenter, S. R., y Caraco, N. F. (2001). Human impact on erodable phosphorus and eutrophication: a global perspective: increasing accumulation of phosphorus in soil threatens rivers, lakes, and coastal oceans with eutrophication. *AIBS Bulletin*, 51(3), 227-234.
- Castillo, M. M., Barba-Álvarez, R., y Mayorga, A. (2018). Riqueza y diversidad de insectos acuáticos en la cuenca del río Usumacinta en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 45-64.
- Dinius, S. H. (1987). Design of an index of water quality. *Journal of the American Water Resources Association*, 23(5), 833-843.
- Dodds, W. K., Perkin, J. S., y Gerken, J. E. (2013). Human impact on freshwater ecosystem services: a global perspective. *Environmental Science and Technology*, 47(16), 9061-9068.
- Domínguez-Domínguez, O., y Vázquez-Domínguez, E. (2009). Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32(1), 59-70.
- Domínguez-Domínguez, O., Boto, L., Alda, F., Pérez-Ponce de León, G. y Doadrio, I. (2007). Human impacts on drainages of the Mesa Central, Mexico, and its genetic effects on an endangered fish, *Zoogoneticus quitzeoensis*. *Conservation Biology*, 21(1), 168-180.
- Domínguez-Domínguez, O., Martínez-Meyer, E., Zambrano, L., y De León, G. P. P. (2006). Using ecological-niche modeling as a conservation tool for freshwater species: live bearing fishes in central Mexico. *Conservation Biology*, 20(6), 1730-1739.

- Faith, D. P., y Baker, A. M. (2006). Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges. *Evolutionary Bioinformatics*, 2, 117693430600200007.
- Hand, B. K., Lowe, W. H., Kovach, R. P., Muhlfeld, C. C., y Luikart, G. (2015). Landscape community genomics: understanding eco-evolutionary processes in complex environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(3), 161-168.
- Jepsen, D. B., y Winemiller, K. O. (2002). Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, 96(1), 46-55.
- Lumb, A., Sharma, T. C., y Bibeault, J. F. (2011). A review of genesis and evolution of water quality index (WQI) and some future directions. *Water Quality, Exposure and Health*, 3(1), 11-24.
- Lyons, J., Navarro-Pérez, S., Cochran, P. A., Santana, E. C., y Guzmán-Arroyo, M. (1995). Index of biotic integrity based on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in west-central Mexico. *Conservation Biology*, 9(3), 569-584.
- Mercado-Silva, N., Lyons, J., Díaz-Pardo, E., Gutiérrez-Hernández, A., Ornelas-García, C. P., Pedraza-Lara, C., y Zanden, M. J. V. (2006). Long-term changes in the fish assemblage of the Laja River, Guanajuato, central Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16(5), 533-546.
- Magalhaes, I. S., Ornelas-García, C. P., Leal-Cardin, M., Ramírez, T., y Barluenga, M. (2015). Untangling the evolutionary history of a highly polymorphic species: introgressive hybridization and high genetic structure in the desert cichlid fish *Herichtys minckleyi*. *Molecular Ecology*, 24(17), 4505-4520.
- Meza-Rodríguez, D., Martínez-Rivera, L. M., Mercado-Silva, N., Jalón-Lastra, D. G. D., Rio, T. D., Marchamalo-Sacristán, M., y Mora-Orozco, C. D. L. (2017). Propuesta de caudal ecológico en la cuenca del Río Ayuquila-Armería en el Occidente de México. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45(5), 1017-1030.
- Muñoz-Alonso, L. A., Rodiles-Hernández, R., López-León, N. P., González-Navarro, A., Chau-Cortés, A. M., y Nieblas-Camacho, J. A. Diversidad de la herpetofauna en la cuenca del Usumacinta, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 79-99.
- Moritz, C. (2002). Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic biology*, 51(2), 238-254.
- Ordeñana, M. A., Crooks, K. R., Boydston, E. E., Fisher, R. N., Lyren, L. M., Siudyla, S., Haas C. F., Harris, S., Hathaway S.A., Turschak G. M., Miles, A. K. y Van Vuren

- D. H. (2010). Effects of urbanization on carnivore species distribution and richness. *Journal of Mammalogy*, 91(6), 1322-1331.
- Ornelas-García, C. P., Alda, F., Díaz-Pardo, E., Gutiérrez-Hernández, A., y Doadrio, I. (2012). Genetic diversity shaped by historical and recent factors in the live-bearing twoline skiffia *Neotoca bilineata*. *Journal of Fish Biology*, 81(6), 1963-1984.
- Soria-Barreto, M., González-Díaz, A. A., Castillo-Domínguez, A., Álvarez-Pliego, N., y Rodiles-Hernández, R. (2018). Diversidad íctica en la cuenca del Usumacinta, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 100-117.
- Rodiles-Hernández, R., Castillo-Uzcanga, M. M. y Sánchez, A. J. (2018). Presentación. Diversidad íctica en la cuenca del Usumacinta, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 1-2.
- Tonn, W. M. y Magnuson, J. J. (1982). Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*, 63(4), 1149-1166.
- Trinidad-Ocaña, C., Juárez-Flores, J., Sánchez, A. J., y Barba, E. Diversidad de moluscos y crustáceos acuáticos en tres zonas en la cuenca del río Usumacinta, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 65-78.

