

Ciencia Nicolaita 89

ISSN: 2007-7068



Universidad
Michoacana
de San Nicolás
de Hidalgo

Los peces de cuevas de México a través de la sistemática filogenética

Mexican cave fish through phylogenetic systematics

Rodolfo Pérez-Rodríguez, Rosa Gabriela Beltrán-López, Omar Domínguez-Domínguez
y Juan Manuel Rivas-González

Para citar este artículo: Pérez-Rodríguez Rodolfo, Beltrán-López Rosa Gabriela, Domínguez-Domínguez Omar y Rivas-González Juan Manuel, 2023. Los peces de cuevas de México a través de la sistemática filogenética. Ciencia Nicolaita no. 89, 53-70. DOI: <https://doi.org/10.35830/cn.vi89.690>



Historial del artículo:

Recibido: 30 de agosto de 2022

Aceptado: 28 de abril de 2023

Publicado en línea: diciembre de 2023



Ver material suplementario



Correspondencia de autor: rodolfo.perez@umich.mx



Términos y condiciones de uso: <https://www.cic.cn.umich.mx/cn/about/privacy>



Envíe su manuscrito a esta revista: <https://www.cic.cn.umich.mx/cn/about/submissions>

Los peces de cuevas de México a través de la sistemática filogenética

Mexican cave fish through phylogenetic systematics

Rodolfo Pérez-Rodríguez¹, Rosa Gabriela Beltrán-López², Omar Domínguez-Domínguez¹
y Juan Manuel Rivas-González³

¹Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Ciudad Universitaria, 58000, Morelia, Michoacán, México.

²Laboratorio de Ictiología, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México.

³Escuela de Estudios Superiores del Jicarero, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Jojutla, Morelos, México.

Resumen

Los peces de cuevas representan un excelente modelo para estudiar la evolución del fenotipo, debido a su alta asociación con el ambiente extremo en el que han evolucionado. La adaptación de estos organismos se ha dado como una respuesta a presiones de selección que se refleja en cambios fenotípicos asociados con su particular estrategia de vida en la oscuridad. Dentro del marco conceptual de la sistemática filogenética, estas adaptaciones se reconocen como convergencias o paralelismos evolutivos. Los peces de cuevas de México están representados en seis de los 10 órdenes de Actinopterygii; presentan diferentes niveles de troglomorfofismo asociado al tiempo de aislamiento en las cuevas, y aunque la mayoría son de origen dulceacuícola, también los hay de procedencia marina. Bajo este contexto, las filogenias han tenido importantes implicaciones para la taxonomía y el entendimiento de la evolución de estos peces.

Palabras clave: Sistemática filogenética, clasificación, convergencias y paralelismos, peces de cuevas, sistemas kársticos de México.

Abstract

Cave fishes are an excellent model for the study of phenotypic evolution, due to the high association between their phenotype and the extreme environment in which they evolved. Adaptation in these organisms has occurred as a response to selection pressures, reflecting in phenotypic changes associated with their particular strategy of life in darkness. Within a phylogenetic systematics framework, these adaptations are recognized as convergences or evolutionary parallelisms. Cave fishes from México are represented in six of 10 orders of Actinopterygii, presenting different degrees of troglomorfofism related to their isolation time within caves, and although most of them came from



freshwater, a few may be of marine origin. In this context, the phylogenies have had important implications for the taxonomy and evolution of these fishes.

Keywords: Phylogenetic systematic, classification, convergence and parallelism, Mexican cave-fish, Karst systems of México.

Introducción

Desde *El origen de las especies* publicado en 1856 por Darwin, los árboles filogenéticos son la representación gráfica por excelencia del cambio evolutivo a través del tiempo. Sus ramificaciones y especies terminales implican relaciones ancestrales en sus distintos niveles. Las agrupaciones derivadas de estas relaciones filogenéticas corresponden a lo que se conoce como clasificación natural, puesto que refleja el origen e historia evolutiva de los organismos (Morrone, 2000). En términos generales, se considera que las principales contribuciones de las filogenias son: 1) la inferencia de las relaciones genealógicas (genealogía taxonómica; ej. entre grupos reconocidos como taxa), 2) el establecimiento de patrones de diversidad en espacio y tiempo, 3) la determinación de caracteres ancestrales y recientes, y 4) la identificación de caracteres homólogos y homoplásicos. En relación con estas últimas, dentro del contexto filogenético se distinguen paralelismos, convergencias y reversiones (Arnedo, 1999; Futuyma y Kirkpatrick, 2017). Particularmente, los paralelismos y las convergencias adquieren relevancia para el estudio de la evolución que ocurre cuando las especies ocupan nichos ecológicos similares, pero que se da en especies de linajes evolutivamente distantes (convergencias), o bien en especies cercanas o poblaciones (paralelismos) (Futuyma y Kirkpatrick, 2017). Ambos términos refieren a la evolución independiente como resultado de una respuesta adaptativa a presiones de selección, como los cambios en el fenotipo asociados con una particular estrategia de vida (Wake *et al.*, 2011).

Existen varios ejemplos clásicos y notables de convergencias evolutivas como el caso del ojo en los cefalópodos y en los vertebrados; las alas de los murciélagos, aves y pterodáctilos; el plan corporal con forma de torpedo en los tiburones, delfines e ictiosaurios; la inteligencia en los primates, cuervos y delfines, y el caso de las glicoproteínas que circulan en la sangre de peces del Ártico y de la Antártida y que les sirve como

anticongelante para poder vivir en temperaturas extremadamente bajas (Gabora, 2013). Otro ejemplo notable es la pérdida o reducción de los ojos y pigmentación en los animales que habitan cuevas y cavernas en condiciones de obscuridad y que se conocen como troglomorfismos. En particular, los peces de cuevas son un excelente modelo de estudio, puesto que presentan una amplia variación en los rasgos troglomórficos, como distintos grados de reducción de ojos, de pigmentación y de presencia de escamas, con una vasta gama de formas intermedias y combinaciones (Romero, 2011).

México figura como el tercer país con la mayor riqueza de especies de peces de cuevas (Proudlove, 2010). Los estudios filogenéticos recientes han evidenciado una evolución independiente (como convergencias y paralelismos) de estos organismos (Wilcox *et al.*, 2004; Ornelas *et al.*, 2008; Strecker *et al.*, 2012; Arroyave y Cruz-Fernández, 2021b). Así mismo, existen variaciones en el nivel de troglomorfismo en los distintos grupos (Proudlove, 2010).

El propósito de la presente revisión es: 1) actualizar el inventario de peces de cuevas que se encuentran en México; 2) destacar algunos aspectos biológicos relevantes de este grupo y 3) reconocer la importancia de la sistemática filogenética en la taxonomía y comprensión de los procesos evolutivos que han ocurrido en estos animales.

La ictiofauna de cuevas

En el estudio biológico de los organismos que habitan cuevas, el mundo se divide en ambientes epigeos (los que se encuentran sobre la superficie) e hipogeos (los que se encuentran por debajo de la superficie). Los primeros están expuestos de manera regular a la luz directa o indirecta, mientras que los segundos se encuentran ocultos, e incluyen los ambientes intersticiales del suelo, el freático y el de cuevas (Romero, 2011). A pesar de que éstas últimas presentan

un espacio relativamente pequeño, albergan representantes de prácticamente todos los taxa superiores (Romero, 2009).

Los rasgos troglomórficos típicos de los organismos de cuevas se consideran adaptaciones fenotípicas, fisiológicas, anatómicas y conductuales asociadas con la adaptación a un ambiente extremo. Tal es el caso de la pérdida de ojos, la despigmentación, una mayor longevidad y un bajo metabolismo, entre otras (Galán y Herrera, 1998). Si bien los troglomorfismos más recurrentes son la ceguera y la despigmentación, no hay predominio de un patrón general (Romero, 2009; Proudlove, 2010). Esto podría explicarse debido a que los ambientes de cuevas generan una enorme variabilidad entre especies que resulta imposible definir un fenotipo universal, aunado al hecho de que las cuevas representan refugios para organismos de la superficie (Wilkens, 2001; Romero, 2011).

La mayoría de las especies de peces de cuevas son dulceacuícolas, de las 22 familias conocidas solo las Bythitidae, Dinematchthyidae, Gobiidae y Eleotridae tienen un origen marino. De las aproximadamente 150 especies que se tienen registradas en 34 países, el 50% (76 especies) se concentran en tres países: China (42 especies), Brasil (23 especies) y México (12 especies) (Proudlove, 2010; Walsh y Chakrabarty, 2016).

Peces de cuevas en México

Dentro del territorio mexicano se encuentran 12 taxa de peces hipogeos, representando a seis órdenes y siete familias (Tabla 1) (Proudlove, 2010; Walsh y Chakrabarty, 2016).

En México, estos grupos habitan en su mayoría en cuevas continentales de la vertiente del Golfo de México y del Caribe, con la excepción de una población de *Astyanax* sp. que se encuentra en el sistema kárstico de Zacatecolotla-Las Granadas, dentro de la cuenca del Río Balas en la vertiente Pacífico (Espinasa *et al.*, 2001), desde las Sierras Transversales de Coahuila en el Norte de México, la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre de Oaxaca, la Sierra Madre de Chiapas hacia la depresión Central de Chiapas, y la Península de Yucatán (Fig. 1). En estas regiones se localizan amplias zonas de sistemas kársticos de montaña y plataforma, formados por rocas calizas (dominadas por CaCO_3), yesos ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), dolomías [$\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$] o sal (NaCl), que se caracterizan por tener formas negativas de relieve (dolinas, poljes, resumideros) y un sistema hidrológico subterráneo a través de cuevas; estos últimos como producto de procesos de disolución de aguas pluviales/fluviales o de corrosión por mezcla (Ford y Williams, 2007; Espinasa-Pereña y Nieto-Torres, 2015; Estrada *et al.*, 2019).

Otra de las características a destacar de estos peces es su amplia variabilidad en la expresión de los rasgos troglomórficos a lo largo de la región donde se distribuyen. Algunos taxa tienen troglomorfismo avanzado, es decir que carecen completamente de ojos y pigmento, entre otros rasgos que indican una completa restricción y adaptación a los ambientes de cuevas, mientras que otros peces poseen troglomorfismo incipiente donde solo se presenta reducción (no ausencia) del ojo y pigmentación, indicando una adaptación reciente. También se encuentran aquellos taxa que presentan distintos niveles de troglomorfismo

Tabla 1
Listado de los peces de cuevas de México.

Orden	Familia	Género	Especie
Siluriformes	Ictaluridae	<i>Prietella</i>	<i>P. phreatophila</i> y <i>P. lundbergi</i>
	Heptateridae	<i>Rhamdia</i>	<i>R. reddelli</i> , <i>R. zongolicensis</i> , <i>R. macuspanensis</i> y <i>R. laluchensis</i>
Characiformes	Characidae	<i>Astyanax</i>	<i>A. mexicanus</i> , <i>A. hubsii</i> y <i>Astyanax</i> sp.
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Ophisternon</i>	<i>O. infernale</i>
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia</i>	<i>P. mexicana</i>
Ophidiiformes	Dinematchthyidae	<i>Typhlias</i>	<i>T. pearsei</i>
Gobiiformes	Eleotridae	<i>Caecieleotris</i>	<i>C. morrisi</i>

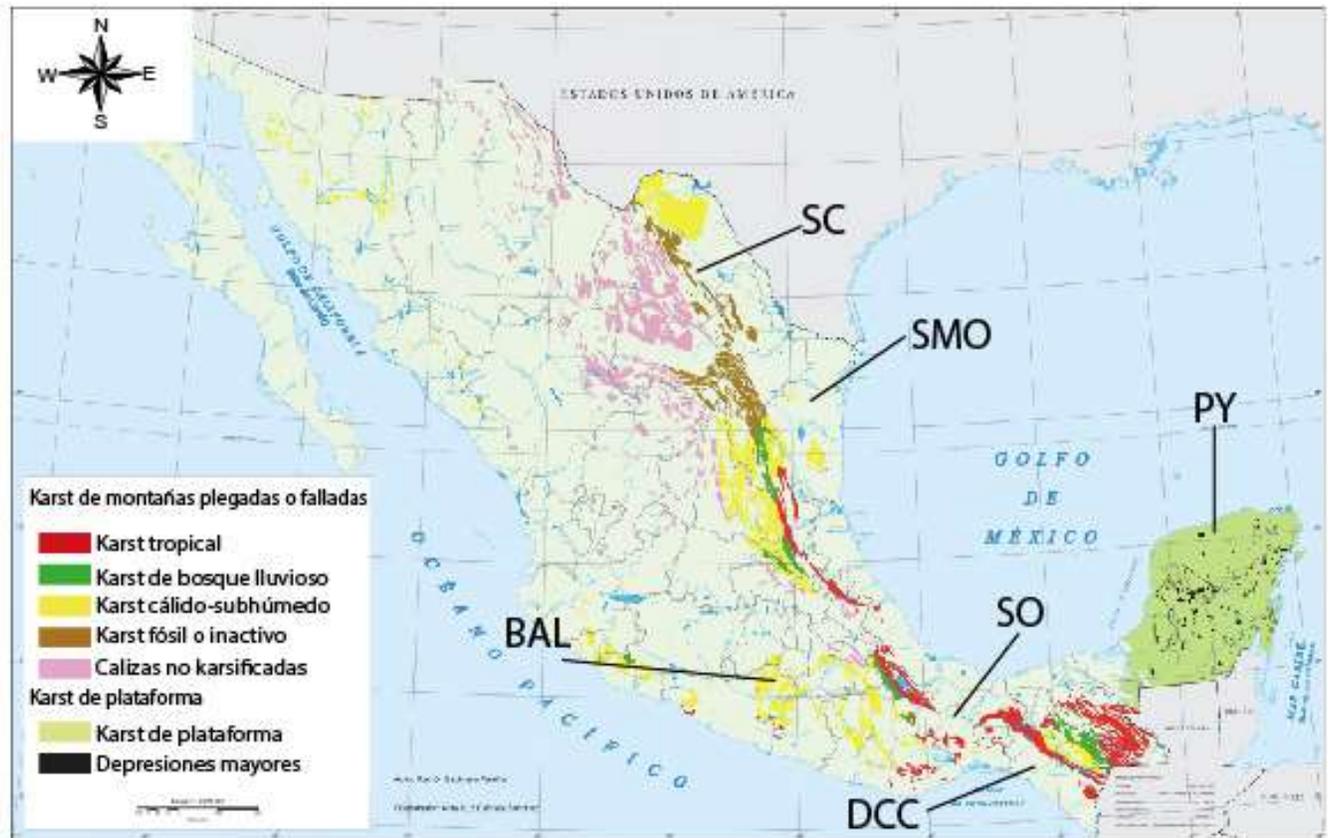


Figura 1. Área de estudio de los peces de cuevas en México. Tipos de karst dentro del área de estudio, modificado de Espinasa-Pereña (2007). Karst Península de Yucatán (PY), karst Sierra de Oaxaca (SO), karst Depresión Central de Chiapas (DCC), karst Sierra Madre Oriental (SMO), karst Sierras de Coahuila (SC) y karst de la cuenca del Balsas (BAL).

dentro de una misma localidad, incluso se pueden encontrar formas epigeas e hipogeas. Lo anterior convierte al territorio mexicano en un laboratorio natural para el estudio de los mecanismos y procesos evolutivos implicados en la colonización de cuevas. Con base en su nivel de troglomorfismo, que básicamente refleja su origen y nivel de asociación y aislamiento en los hábitats de cuevas, a continuación, se describen brevemente las distintas formas troglomórficas que habitan en el territorio mexicano.

Troglomorfismo avanzado

Para México se reconocen cinco grupos de peces con troglomorfismo avanzado, representando a los órdenes Siluriformes, Ophidiiformes, Synbranchiformes, Gobiiformes y Characiformes, aunque este último, debido a que también se presentan poblaciones con un troglomorfismo variable, se aborda en el siguiente apartado. Dentro de los siluriformes, se en-

cuentran los bagres ciegos *Prietella phreatophila* Carranza, 1954 y *Prietella lundbergi* Walsh y Gilbert, 1995, miembros de la familia Ictaluridae de origen neártico (Walsh y Gilbert, 1995; Arce *et al.*, 2017). La primera se distribuye en el Karst de las Sierras Transversales de Coahuila en el norte de México en colindancia con Texas (Fig. 2A), mientras que la segunda es endémica del Karst de la Sierra Madre Oriental, específicamente de la Sierra del Abra (Fig. 2B) (Walsh y Gilbert, 1995).

De acuerdo con las hipótesis filogenéticas donde se han incluido estos taxa (Wilcox *et al.*, 2004; Janzen *et al.*, 2023), cada una de las especies de *Prietella* tienen un origen independiente, sugiriendo incluso que mientras una especie deriva de un ancestro epigeo, otra deriva de un ancestro hipogeo (se discute más adelante). Se estima que el origen del género se re-

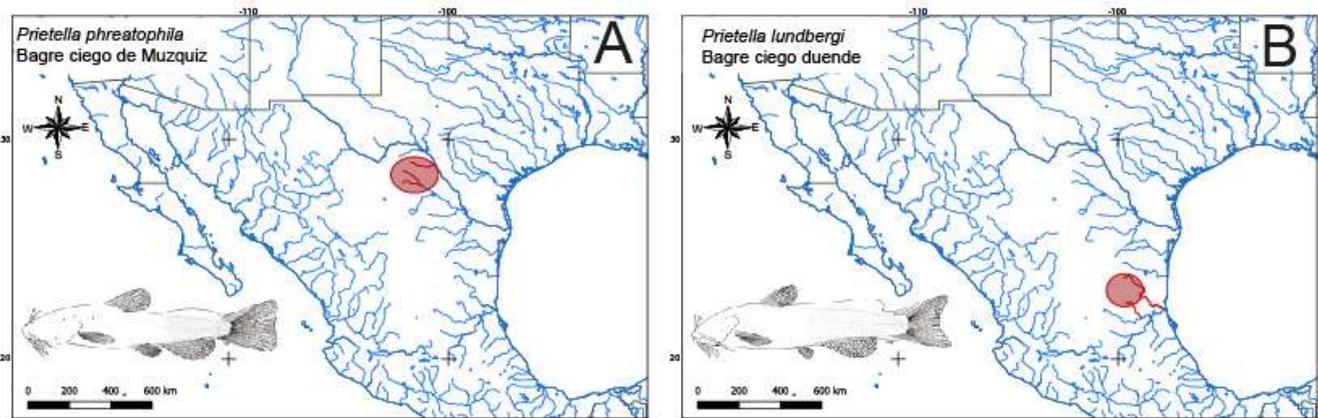


Figura 2. Área de distribución de *Prietella phreatophila* y *Prietella lundbergi* Tomado de Page (2007).

monta al Mioceno medio (Walsh y Gilbert, 1995; Jenzen *et al.*, 2023), indicando un origen considerablemente más antiguo en relación con otros peces de cuevas (Langecker y Longley, 1993).

Typhlias pearsei Hubbs, 1953 es un ophidiiforme de la familia Dinematchthyidae de origen marino (Fig. 3A), conocido como brótula ciega mexicana y corresponde a un género monotípico, que se restringe al

Karst de plataforma de la Península de Yucatán. Su grupo hermano corresponde a otro género, y aparentemente deriva de su ancestro de superficie. En este caso, se considera que el hábitat del ancestro eran los arrecifes de coral, a través de los que colonizó el medio subterráneo dulceacuícola de los cenotes en la península de Yucatán (Arroyave, 2020). La única aproximación temporal sobre su origen se asocia al Último

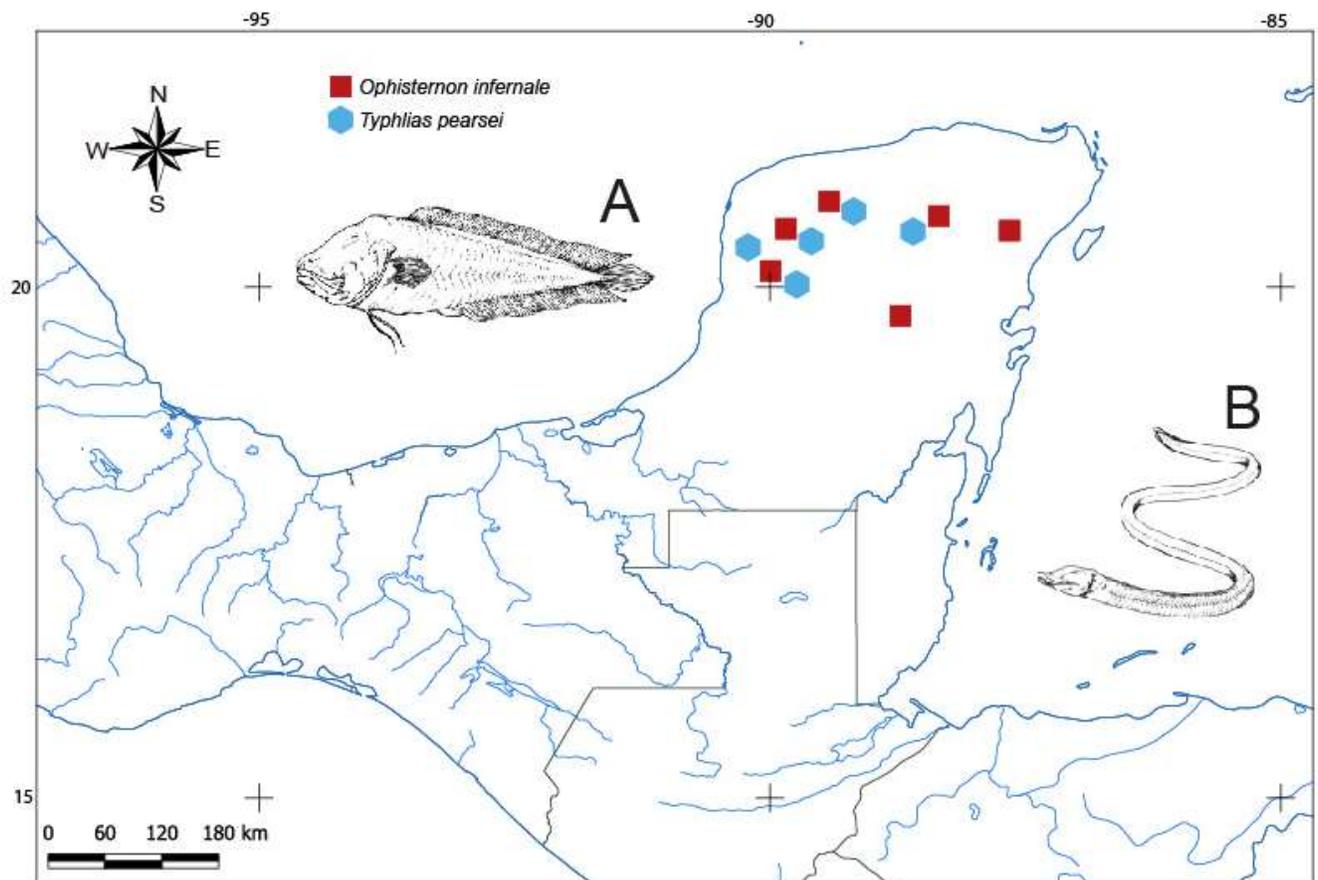


Figura 3. Área de distribución de *Typhlias pearsei* (A) y *Ophisternon infernale* (B). Tomado de Wilkens (1982); Chumba-Segura (1983); Chumba-Segura (1984); Mar-Silva *et al.* (2022).

Máximo Glacial (20,000 años aproximadamente; Arroyave, 2020); sin embargo, se considera este un origen muy reciente para el grado de troglomorfismo avanzado que presenta. Al igual que la brótula ciega mexicana (*T. pearsei*), la anguila ciega, *Ophisternon infernale* Hubbs, 1853, de la familia synbranchidae y orden synbranchiformes, es otro de los peces troglomórficos endémicos que habita permanentemente las aguas subterráneas oscuras y oligotróficas del acuífero kárstico de la península de Yucatán (Fig. 3B) (Arroyave *et al.*, 2020). A diferencia de *O. infernale* cuenta con una especie cercana (al menos nominalmente) de superficie: *Ophisternon aenigmaticum* Rosen y Greenwood, 1976 ampliamente distribuida en Centro América, incluyendo la Península de Yucatán, aunque no habita de manera sintópica con *O. infernale* (Navarro-Mendoza y Schmitter-Soto, 2016).

Esto sugiere que esta forma troglomórfica también derivó de un ancestro de vida hipogea. Al igual que la brótula ciega mexicana, se estima que su colonización a las cuevas de los cenotes ocurrió después del Último Máximo Glacial, con el incremento de humedad en el planeta por el descongelamiento, cuando las cuevas de los cenotes se comenzaron a llenar de agua (Mar-Silva *et al.*, 2022). No obstante, el grado de troglomorfismo en ambas especies no es consistente con este tiempo, por lo que el origen de ambos taxones es enigmático.

Por último, se encuentra la especie de cuevas descubierta y descrita recientemente, *Caecieleotris morrisi* Walsh y Chakrabarty, 2016 (Fig. 4) que pertenece a la familia Eleotridae y es el único caso de troglomorfismo del orden Gobiiformes en el continente americano. Al igual que *T. pearsei* es un género monotípico dulceacuícola de origen marino (Walsh y Chakrabarty, 2016). La única población hasta el momento registrada es una cueva sumergida en la Presa Miguel Alemán, en el poblado de Temascal, Oaxaca (Fig. 4).

El sistema kárstico corresponde al de las Sierras Orientales de Oaxaca. Actualmente no se conoce su afinidad con otros taxones hipogeos o epigeos de Eleotridae. Se ha inferido que comparte un linaje ancestral común con otras especies de eleotridos distribuidas en el Atlántico centro-occidental, particularmente en el Golfo de México y el Caribe, pero los caracteres morfológicos no brindan suficiente información sobre las posibles relaciones.

Troglomorfismo polimórfico

Los characiformes de cuevas, *Astyanax hubbsi* Alvarez, 1947 y *Astyanax mexicanus* De Filippi, 1853 (*sensu* Ornelas-García y Pedraza-Lara, 2016), se distribuyen en varias cuevas ubicadas en el Karst de la Sierra Madre Oriental (Fig. 5A); aunque cabe mencionar que se tiene registrada otra población en la vertiente Pacífico, sin embargo, debido a que ha sido poco estudiada, algunos autores simplemente la reconocen como *Astyanax* sp. (Espinasa *et al.*, 2001). Además de

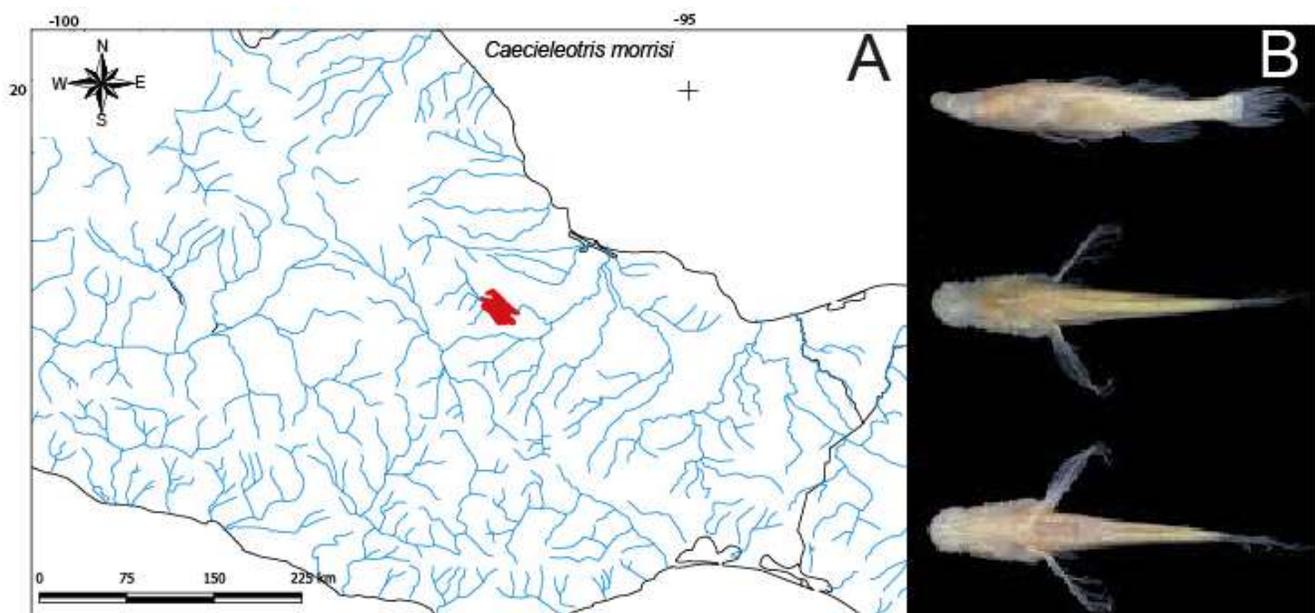


Figura 4. A) Distribución geográfica de *Caecieleotris morrisi*, B) *C. morrisi*. Tomado de Walsh y Chakrabarty (2016).

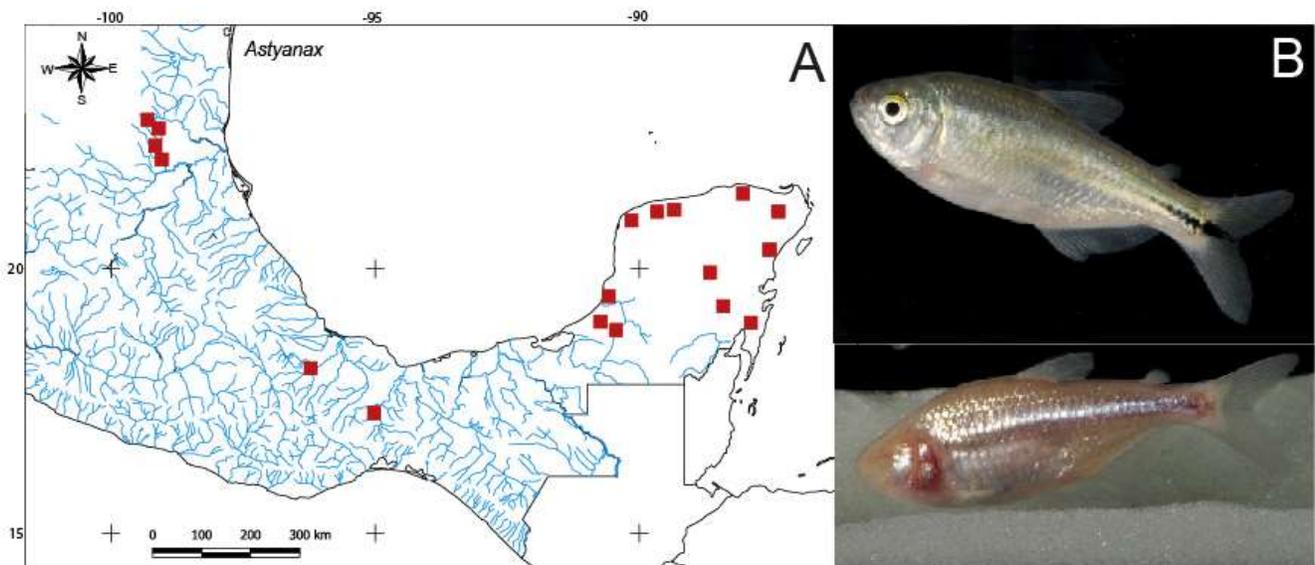


Figura 5. A) Área de distribución de *Astyanax*, B) Ejemplar de cueva y de superficie. Tomado de Hausdorf *et al.* (2011) y Gore *et al.* (2018).

presentar poblaciones con ambas formas, hipogeas con troglomorfo avanzado y formas epigeas (Fig. 5B), también presentan formas con diferente grado de troglomorfo en distintas poblaciones, que van desde una reducción de ojos y pigmentación del cuerpo, hasta su absoluta ausencia (Bradic *et al.*, 2012).

Dicho patrón tan complejo en ambas especies se asocia a procesos de hibridación histórica y reciente, y a una plasticidad fenotípica que se ha manifestado

en múltiples ocasiones en una recurrente convergencia morfológica a los hábitats respectivos (Pérez-Rodríguez *et al.*, 2021). Evidentemente, en ambas especies las distintas poblaciones de cuevas han resultado de una invasión de la superficie a través del tiempo, desde muy antiguos (millones años) hasta muy recientes (miles de años) (Gross, 2012; Fumey *et al.*, 2018).

Otros siluriformes de cuevas, pero de la familia Heptapteridae, bastante distante con relación a Ictaluridae, son los bagres neotropicales, representados

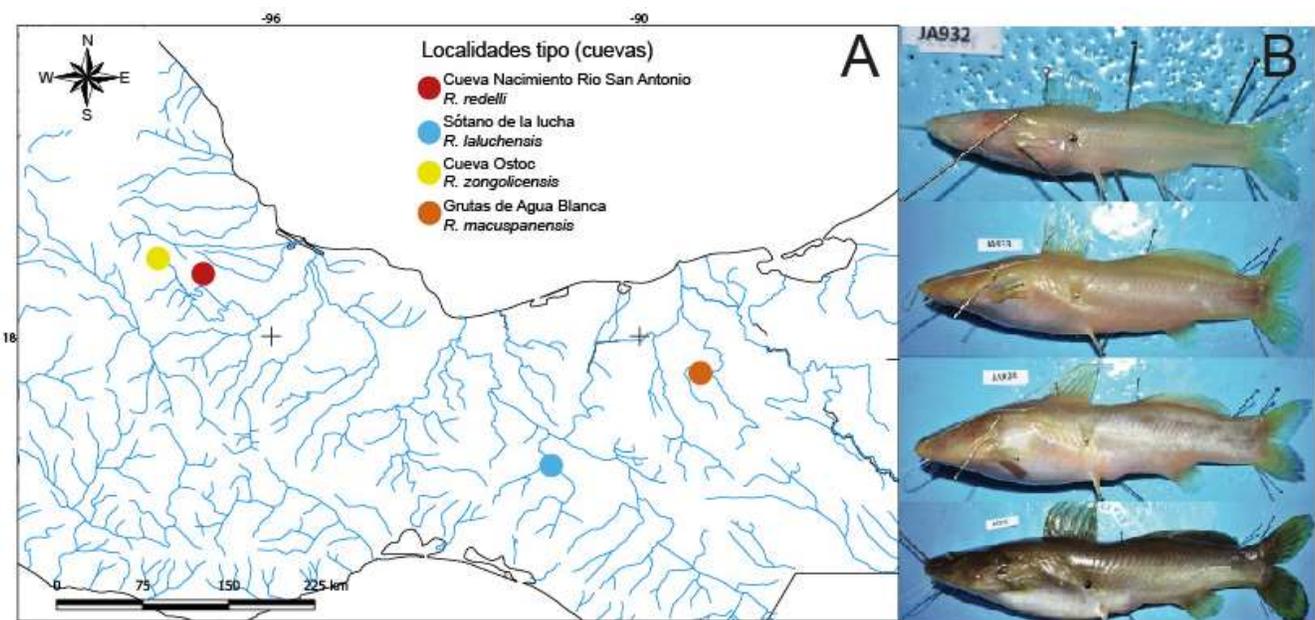


Figura 6. A) Área de distribución de las especies de cuevas de *Rhamdia*. B) Presencia de formas hipogeas y epigeas en simpatria en la especie *R. macuspanensis*; tomado de Arroyave (2021).

por las especies *Rhamdia reddelli* Miller, 1984, *R. zongolicensis* Wilkens, 1993, *R. macuspanensis* Weber y Wilkens, 1998, *R. laluchensis* Weber, Allegrucci y Sbordoni, 2003, que se distribuyen en los karst de las Sierras Orientales de Oaxaca y la Sierra de Madre de Chiapas-Depresión Central de Chiapas (Fig. 6A). Al igual que *Astyanax*, el troglomorfo se presenta desde su forma avanzada, como en *R. macuspanensis* (Fig. 6B; Arroyave y Cruz-Fernández, 2021b), hasta la reducción del tamaño del ojo y pigmentación en diferentes niveles, presentándose el menor troglomorfo en *R. zongolicensis* (ojos más grandes) (Wilkens, 2001; Arroyave y Cruz-Fernández, 2021a).

En las cuatro especies se han observado especímenes con fenotipo epigeo (Fig. 6B), pero solo en *R. reddelli*, *R. zongolicensis*, y *R. laluchensis* ocurren cambios en el nivel de troglomorfo (Arroyave y Cruz-Fernández, 2021b). Las distintas especies de *Rhamdia* se asocian a una reciente invasión de la superficie hacia las cuevas, durante el Último Máximo Glacial (Wilkens, 2001).

Troglomorfo incipiente

Un caso de troglomorfo incipiente se ha observado en *Poecilia mexicana* Steindachner, 1863, único cyprinodontiforme de cuevas de la familia Poeciliidae, (Proudlove, 2010), una especie epigea de amplia distribución en México y Centro América (Miller *et al.*,

2005), que además de las condiciones extremas de ausencia de luz, habitan en presencia de H₂S (sulfuro de hidrógeno) en cuevas del sistema kárstico entre la Sierra Madre de Chiapas y la Depresión Central de Chiapas (Fig. 7A). El troglomorfo que presentan consiste en una reducción de ojos, de pigmentación y tamaño del cuerpo (Fig. 7B), así como algunos rasgos de comportamiento como la inhibición de conductas agresivas y el nado en cardumen (Parzefall, 2001; Plath y Tobler, 2010; McGowan *et al.*, 2019).

En esta especie el tamaño del ojo está relacionado con la cantidad de luz donde habitan, y van desde las formas de superficie en la entrada de la cueva, que presentan un tamaño de ojos y pigmentación normal, a los distintos grados de alteración en estas características que siguen un gradiente hacia el interior de las cuevas (Plath *et al.*, 2007). Lo anterior sugiere que las formas troglomórficas de *P. mexicana* derivaron de una forma epigea en el pasado reciente (Parzefall, 2001).

Sistemática filogenética de los peces de cuevas de México: implicaciones en su taxonomía y evolución

Aunque no existe una filogenia completa de la clase Actinopterygii, la aproximación de Betancur *et al.* (2013), incluyó representantes de todos los linajes mayores y se basó en un gen mitocondrial y 20 genes

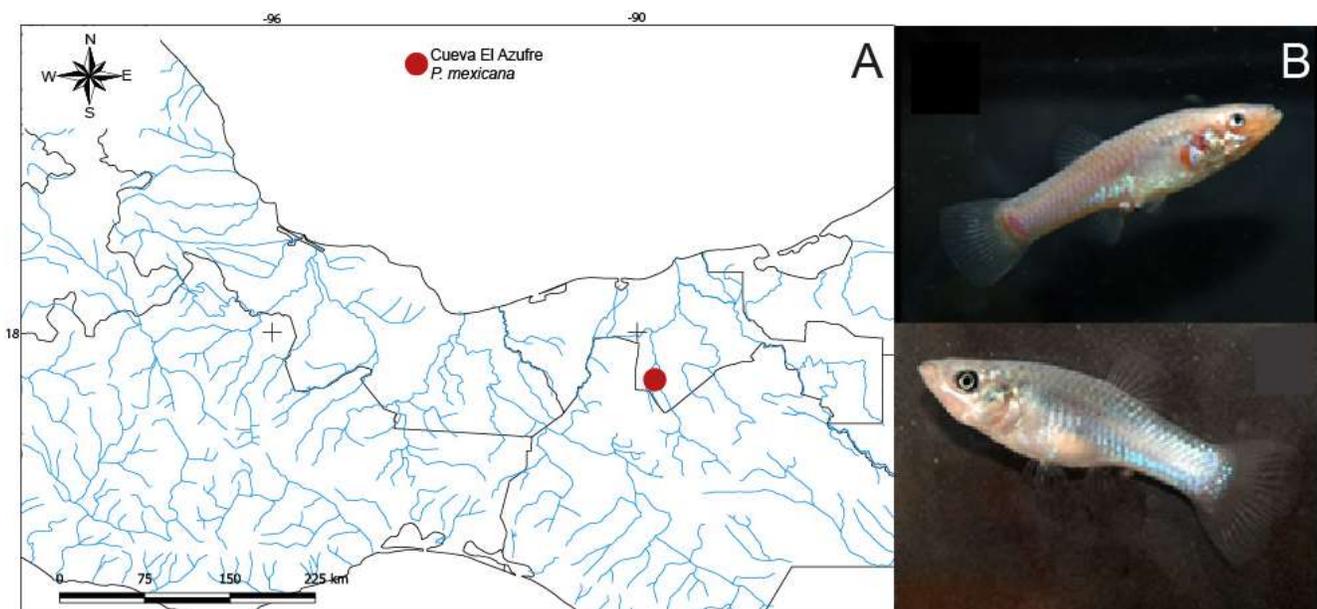


Figura 7. A) Distribución geográfica de *P. mexicana* de hábitat de cueva. B) Forma epigea (parte superior) y Forma hipogea (parte inferior); modificado de Bierbach *et al.* (2018).

nucleares. De acuerdo con esta hipótesis filogenética que actualmente es la base de la clasificación taxonómica propuesta en *The Fish Tree of Life* (<https://fish-treeoflife.org/>), se puede constatar que los órdenes representados por los distintos grupos de peces de cuevas en México son filogenéticamente lejanos entre sí, con una divergencia estimada de 250 a 150 millones de años (m.a.). Con base en lo anterior se podría considerar que los troglomorismos de los peces ocurren por adaptación a los hábitats de cuevas, representando convergencias evolutivas. Otro caso de convergencia por invasión a las cuevas se dio entre las dos familias de bagres americanas dentro del orden Siluriformes, Ictaluridae y Heptapteridae, que corresponde a dos grupos filogenéticamente lejanos entre sí, con una divergencia calculada de 70 m.a. (Rabosky *et al.*, 2018), además de presentar un origen biogeográfico distinto, Ictaluridae de la región neártica y Heptapteridae de la región neotropical. Los eventos de convergencia en los niveles filogenéticos posteriores se detallan en cada uno de los casos de peces de cuevas de México.

Siluriformes: Ictaluridae

Prietella phreatophila*, *P. lundbergi* y *Trogloglanis pattersoni

Las cuatro especies neárticas de bagres de cuevas *Trogloglanis pattersoni* Eigenmann, 1991, *Satan eurystomus* Hubbs y Bailey, 1947, *Prietella phreatophila* y *P. lundbergi* han tenido una historia taxonómica compleja. Las dos hipótesis filogenéticas con Máxima Parsimonia basadas en morfología que incluyen a los bagres de cuevas neárticos presentaron resultados totalmente diferentes. En la primera (Lundberg, 1992), las especies de cuevas no resultaron ser un grupo monofilético, mientras que en la otra (Arce *et al.*, 2016), si se recuperó la monofilia de estos bagres hipogeos, indicando que presentan un ancestro común, y que el troglomorismo avanzado es por descendencia, a partir del primer ancestro que se adaptó a las cuevas. No obstante, cabe destacar que, en esta última hipótesis, los caracteres morfológicos como ausencia de ojos y pigmento del cuerpo, reducción de la línea lateral del cuerpo, entre otros, a pesar de ser ampliamente reconocidas como adaptaciones a los ambientes de cuevas (Lundberg, 1982; 1992), se incluyeron como caracteres con el mismo peso e independencia que

el resto para la reconstrucción filogenética (Arce *et al.*, 2016). Lo anterior indica que la monofilia de estas especies hipogeas está determinada por el uso de caracteres adaptativos.

Por su parte, Wilcoxon *et al.* (2004) con base en marcadores mitocondriales, utilizando el método probabilístico de Máxima Verosimilitud, e incluyendo a la mayoría de los ictaluridos actuales, entre ellos a las dos especies de *Prietella*, encontraron que este género correspondía a un grupo polifilético. Por un lado, *P. phreatophila* presentó un parentesco más cercano con el género *Ameiurus*, mientras que *P. lundbergi* se relacionó más con el género *Ictalurus*. Esto implicaría que el origen de las especies de *Prietella* ocurrió en paralelo, y que la similitud morfológica, en apariencia y funcionalidad, es resultado de un proceso de evolución convergente que se estima ocurrió hace 15 m.a. Recientemente Jazen *et al.* (2023), utilizando nueve marcadores nucleares y dos mitocondriales, llega a la misma conclusión, que *Prietella* es un género polifilético. Además, incluyen a *T. pattersoni*, resultando la especie hermana de *P. phreatophila* y estas, a su vez, especies hermanas de *Ameiurus*. Esto sugiere no solo que los ictaluridos colonizaron los hábitats subterráneos al menos dos veces en su historia evolutiva, sino que *T. pattersoni* y *P. phreatophila* divergieron de un ancestro común que fue capaz de dispersarse por grandes sistemas de cavernas entre los acuíferos de Texas y Coahuila. Por su parte, la relación cercana de *P. lundbergi* y el género *Ictalurus*, un grupo de peces de superficie sugiere que *P. lundbergi* surge de la colonización de un ancestro de superficie a un ambiente de cuevas. Ninguno de los trabajos filogenéticos basados en marcadores moleculares incluye a *S. eurystomus*, por lo que aún falta por resolver sus relaciones filogenéticas e historia evolutiva.

Siluriformes: Heptapteridae

Rhamdia reddelli*, *R. zongolicensis*, *R. macuspanensis*, y *R. laluchensis

Para estos bagres neotropicales los marcadores moleculares utilizados limitan la resolución de la hipótesis filogenética que involucra a las cuatro especies hipogeas, además de las epigeas *Rhamdia parryi* Eigenmann y Eigenmann, 1888, *Rhamdia nica-raguensis* Günther, 1864 y distintas poblaciones de



Rhamdia laticauda Kner, 1858, especie epigea ampliamente distribuida en Centro América (Arroyave y Cruz-Fernández, 2021b). Estos resultados, no permiten discernir entre dos escenarios con implicaciones taxonómicas contrastantes: 1) que las cuatro especies hipogeas en realidad representan poblaciones del taxon ampliamente distribuido *R. laticauda*, o 2) que estas cuatro formas hipogeas de *Rhamdia* son especies válidas de reciente diversificación. Este estudio indica que el origen de las formas troglomórficas de *Rhamdia* se asocia al menos a tres invasiones independientes por un ancestro epigeo, dando lugar a *R. laluchensis*, *R. macuspanensis* y *Rhamdia reddelli-R. zongolicensis*. A diferencia de *Prietella*, en este caso la profundidad filogenética donde aparecieron las convergencias sería menor, a nivel de especie, correspondiendo a un paralelismo (Futuyma y Kirkpatrick, 2017; Wake *et al.*, 2011).

La hipótesis filogenética basada en los marcadores mitocondriales que incluye a estas especies de cuevas (*sensu* Arroyave y Cruz-Fernández, 2021b), reveló poca congruencia geográfica en los rangos de distribución de algunos de los clados formados dentro del complejo de especies *R. laticauda*, resultando en un patrón filogenético reticulado. Es razonable que dicho patrón se pueda asociar a procesos de hibridación histórica y reciente, como se ha registrado en el otro caso de troglomorfismo polimórfico de las especies de cuevas del género *Astyanax* (se discute a continuación). El troglomorfismo intermedio registrado en algunas de estas especies de *Rhamdia*, cuyas poblaciones presentan ambas formas (de manera sintópica), hipogeas del interior de la cueva y epigeas de la entrada de la cueva, también sugiere la ocurrencia de flujo génico (Arroyave y Cruz-Fernández, 2021b), por lo que no se descarta que dicho patrón reticulado se pueda asociar con eventos de contactos secundarios históricos entre distintos linajes. De acuerdo con lo anterior, es necesario utilizar otros marcadores, como microsátelites o polimorfismos de un solo nucleótido, incorporando también datos morfológicos en una aproximación de taxonomía integrativa para llevar a cabo una delimitación de especies, que incluya la valoración de flujo genético actual e histórico, y los tiempos de divergencia.

Characiformes: Characidae

***Astyanax mexicanus*, *Astyanax hubbsi* y *Astyanax* sp.**

Hasta el momento, debido a su cobertura taxonómica y geográfica, la hipótesis filogenética más completa es la de Ornelas-García *et al.* (2008), donde se reconocen dos especies de cuevas, *A. mexicanus* y *A. hubbsi*; incluyendo también diferentes especies y poblaciones de superficie. En esta investigación se concluye que han existido dos procesos de invasión de poblaciones epigeas, de Centro América hacia México en distintos tiempos evolutivos; en ambos casos ha existido la invasión a cuevas de poblaciones hipogeas, incluso, en el proceso de invasión más reciente, que se ha dado a partir de diferentes poblaciones ancestrales de superficie. Sin embargo, a pesar de que dicha hipótesis se considera relativamente resuelta, tiene una limitada representación del genoma, al estar basada en el gen mitocondrial citocromo b. Posteriormente, Coghill *et al.* (2014), utilizando polimorfismos de un solo nucleótido, obtuvo que la especie *A. hubbsi* (población de Sabinos) no corresponde al primer evento de invasión, en su lugar se ubica el linaje que incluye la población de *A. mexicanus* de la cueva el Molino. Nuevamente, este caso indica la ocurrencia de paralelismos evolutivos (Futuyma y Kirkpatrick, 2017; Wake *et al.*, 2011). A pesar de los distintos trabajos filogenéticos que se han publicado sobre las especies o linajes de cuevas de *Astyanax*, es necesario llevar a cabo una aproximación genómica con una cobertura taxonómica y geográfica adecuada, incluyendo la única población de cuevas de la vertiente del Pacífico, la cual aún está sin determinar (Espinasa *et al.*, 2001), para poder entender la evolución del grupo y sus implicaciones taxonómicas.

Sinbranchiformes: Synbranchidae

Ophisternum infernale

Uno de los principales hallazgos en *O. infernale* que se han generado recientemente en la sistemática filogenética es que las especies centroamericanas, *O. infernale* y *O. aenigmaticum*, resultaron filogenéticamente más cercanas con *Synbranchus* (también de centroamérica), que con *Ophisternon bengalense* McClelland, 1844 de la India y *Ophisternon candidum* Mees, 1962 de Australia (Perdices *et al.*, 2005; Mar-Silva *et al.*, 2022). La segunda implicación es de carácter evolutivo, y tiene que ver con la confirmación de

que el troglomorfismo de *O. infernale* y *O. candidum*, es una convergencia evolutiva, que junto con las especies del género *Monopterus* de India sugieren que la colonización de las cuevas se ha dado al menos tres veces de manera independiente dentro de la familia Synbranchidae (Proudlove, 2010).

Aunque se cuenta con un estudio filogeográfico de la especie ampliamente distribuida *O. aenigmaticum* (Perdices *et al.*, 2005), no se incluyó a ninguna población de *O. infernale*, por lo que se mantiene la incertidumbre de la relación que puedan tener estas dos especies, sobre todo porque *O. aenigmaticum* presenta cuatro linajes bien diferenciados, dentro de los que destaca el de la Península de Yucatán, donde se encuentra *O. infernale* (Perdices *et al.*, 2005).

Las hipótesis filogenéticas discutidas anteriormente (Perdices *et al.*, 2005; Mar-Silva *et al.*, 2022), plantean la necesidad de realizar estudios enfocados en los linajes de *O. aenigmaticum*, donde además se incluya a las distintas poblaciones de *O. infernale*. Por el nivel de linajes subespecíficos que presenta *O. aenigmaticum* y las distintas poblaciones de *O. infernale*, sería muy adecuado utilizar marcadores de tipo microsatélite y/o polimorfismos de un solo nucleótido, además de consideraciones fenotípicas en una aproximación de taxonomía integrativa.

Cyprinodontiformes: Poeciliidae

Poecilia mexicana

En una aproximación taxonómica integrativa, incorporando análisis morfométricos, genética de poblaciones y análisis filogenéticos, Palacios *et al.* (2013), determinó que las especies *Poecilia thermalis* Valenciennes, 1846, *Poecilia sulfuraria* Álvarez, 1948 y una población de *P. mexicana* que habita en cuevas (ecotipo de cuevas), todas ellas adaptadas a aguas sulfurosas, surgieron como linajes evolutivos independientes, confirmándose las primeras dos especies como taxa válidos (Palacios *et al.*, 2016). De acuerdo con lo anterior, un ancestro de superficie y agua dulce colonizó de manera independiente los hábitats sulfurosos, luego dicha adaptación llevó un proceso de especiación ecológica en respuesta a un ambiente contrastante, con bajo o nulo flujo genético, y de manera independiente en los tres linajes recuperados.

Al incorporar poblaciones de *P. mexicana* de superficie de otras cuencas más distantes, la población hipogea de la cueva del azufre resultó parafilética. Además, existe otra población de cueva de *P. mexicana* en la cueva Luna Azufre, que se encuentra en otra cuenca hidrológica independiente, y también corresponde a un hábitat sulfuroso. Esto indica que la invasión de las dos cuevas por parte de un ancestro de superficie parecido o relacionado con *P. mexicana* fue independiente, adquiriendo ambas poblaciones, mediante evolución paralela, los rasgos troglomórficos. Para poner a prueba una delimitación de especies para estas dos poblaciones de cuevas (cueva del Azufre y Luna Azufre), así como las formas de superficie emparentadas, se tendría que realizar una aproximación integrativa que incluya análisis morfométricos, genética de poblaciones y análisis filogenéticos, como la realizada en la delimitación de *P. thermalis* y *P. sulfuraria* (Palacios *et al.*, 2013), además de incluir un tamaño de muestra mayor y una más amplia representación geográfica.

Gobiiformes: Eleotridae

Caecieleotris morrisi

Corresponde a la cuarta especie dentro de la familia Eleotridae y la decimotercera especie dentro del orden Gobiiformes donde, de manera convergente, han evolucionado a una forma hipogea, con un troglomorfismo avanzado, que sugiere una historia antigua en un ambiente de cueva (Walsh y Chakrabarty, 2016). Hasta el momento no se cuenta con algún otro estudio comparativo donde se haya incluido a esta especie, por lo que no se tiene información sobre cuál es el taxon filogenéticamente más relacionado con *C. morrisi*. Los rasgos morfológicos que se conocen, dada su especialización morfológica, no proporcionan suficiente información sobre sus posibles relaciones con cualquiera de los géneros de la familia Eleotridae que habitan en el Caribe y Golfo de México, como son los géneros *Dormitator*, *Eleotris*, *Gobiomorus*, *Erotelis* y *Guavina* (Walsh y Chakrabarty, 2016). Para entender sus relaciones evolutivas y tiempos de divergencia, es necesario llevar a cabo una reconstrucción filogenética con base en marcadores moleculares y que incluya las distintas especies de los géneros mencionados que se distribuyen en las vertientes del Pacífico y Atlántico de México.



Ophidiiformes: Dinematchthyidae

Typhlias pearsei

Esta especie ha tenido cierta inestabilidad en su nomenclatura, puesto que después de describirse dentro del género monotípico *Typhlias pearsei* Hubbs, 1938, se cambió al género a *Typhliasina* Whitley, 1951, que luego fue considerada una sinonimia de *Ogilbia* (Nielsen, 1978). Sin embargo, recientemente se identificó un error nomenclatural al pasar del género *Typhlias* a *Typhliasina*, por lo que se retomó el nombre de *Typhlias* (Scharf, 2017). A partir de aproximaciones filogenéticas, estimación de tiempos de divergencia y mapeo de caracteres morfológicos en el orden Ophidiiformes, Møller et al. (2016) diagnosticaron a la familia Dinematchthyidae. Dicho taxón incluyó a *Typhlias pearsei* (considerada *Typhliasina* en Møller et al. 2016) como género monotípico cuyos taxa más cercanos son los géneros marinos *Ogilbichthys* y *Ogilbia*. Dicho estudio utilizó una reducida cobertura taxonómica. Aunque en este estudio no se incluyó a *Ogilbia galapagosensis* Poll y LeLeup, 1965 y a las otras especies de cuevas del género *Luciana* de la familia Bythidae, se deriva de este estudio que la condición troglomórfica entre las familias y al interior de Dinematchthyidae, evolucionó mediante convergencia evolutiva. De acuerdo con lo anterior, sería importante realizar una reconstrucción filogenética de la familia Dinematchthyidae con una mayor cobertura taxonómica, que, entre otros aspectos, infiera el parentesco más cercano de *T. pearsei* y su tiempo de divergencia, así como de las otras especies de peces de cuevas que se encuentran dentro de la familia.

Conclusiones

Derivado de esta síntesis de información, resulta claro que México es el país que cuenta con el mayor número de órdenes de la clase Actinopterygii que presentan peces de cuevas. Todas las especies de peces hipogeos de México habitan en cavernas de zonas kársticas de montaña y plataforma, que abarcan principalmente una considerable parte de la vertiente del Golfo de México y Caribe, además de un sistema kárstico en la vertiente del Pacífico.

Dada la amplia variabilidad de los rasgos troglomórficos presente en los distintos grupos de peces hipogeos en México, se proponen las siguientes catego-

rias de troglomorfismo: 1) avanzado, en aquellos animales que carecen completamente de ojos y pigmento, 2) incipiente, donde solo se presenta una reducción del ojo y la pigmentación, y 3) polimórfico, para aquellos que en una misma localidad se pueden encontrar distintos niveles de adaptaciones fenotípicas a la vida en cuevas. Los cambios en el fenotipo están asociados con variables ambientales, como el tiempo de aislamiento en las cuevas, así como patrones de oscuridad y contenido de azufre en el agua. Siguiendo el patrón general de distribución de los peces de cuevas en el mundo, en México la mayoría de las especies son de origen dulceacuícola, excepto dos taxones de procedencia marina.

Las hipótesis filogenéticas en las que se han incluido a estos grupos de peces presentaron implicaciones taxonómicas relevantes, que van desde la propuesta de sinonimias de varias especies, como en el caso de *Rhamdia*, hasta el reconocimiento de géneros monotípicos como *Thyphlias* y *Prietella*, y la asignación de *P. lundbergi* a un nuevo género. Así mismo, estas hipótesis han revelado la ocurrencia de evolución independiente del troglomorfismo por adaptación a los hábitats de cuevas, a distinta profundidad filogenética, desde convergencias evolutivas en las categorías de género, familia y orden, hasta los paralelismos a nivel de población y especie. Por lo anterior, los sistemas kársticos de México se consideran de gran relevancia biótica, debido a que representa un laboratorio natural único en el planeta para el estudio de los procesos y mecanismos evolutivos responsables de las convergencias y paralelismos evolutivos en peces.

Literatura consultada

- Alda, F., Reina R.G., Doadrio, I., Bermingham, E., 2013, Phylogeny and biogeography of the *Poecilia sphenops* species complex (Actinopterygii, Poeciliidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66, 1011-1026. ISSN 1055-7903, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.12.012>
- Arce-H, M., Lundberg, J.G., O'Leary, M.A., 2017, Phylogeny of the North American catfish family Ictaluridae (Teleostei: Siluriformes) combining morphology, genes and fossils. *Cladistics*, 33, 406-428. ISSN 1096-0031, <https://doi.org/10.1111/cla.12175>

- Arendt, J., Reznick, D., 2008, Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation?. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 26-32. ISSN 1872-8383, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.011>
- Arendt, J., Reznick, D., 2008, Moving beyond phylogenetic assumptions about evolutionary convergence: response to Leander. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 483-484. ISSN 1872-8383, doi: [10.1016/j.tree.2008.06.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.002)
- Arnedo, M. A., 1999, Cladismo: La reconstrucción filogenética basada en parsimonia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26, 57-84. ISSN 1134-6094.
- Arroyave, J., De la Cruz-Fernández, D.A., 2021a, Cave-dwelling populations of *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae) from the Sierra de Zongolica, Veracruz, México: an evidence-based checklist with comments on their evolutionary history and taxonomy. *Journal of Fish Biology*, 99, 283-287. ISSN 1095-8649, doi: [10.1111/jfb.14713](https://doi.org/10.1111/jfb.14713)
- Arroyave, J., De la Cruz-Fernández, D.A., 2021b, Genetic and morphological evidence cast doubt on the validity of Mexican troglobitic species of the Neotropical catfish genus *Rhamdia* (Siluriformes: Heptapteridae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92. ISSN 2007-8706, <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3718>
- Arroyave, J., Lyons, T. J., Máiz-Tomé, L., Tognelli, M., Daniels, A., Meredith, C., y Harrison, I., 2020, The subterranean fishes of the Yucatan Peninsula. *The status and distribution of freshwater fishes in Mexico. IUCN and ABQ BioPark, Cambridge, UK and Albuquerque, New Mexico, USA*, 42-44.
- Arroyave, J., Martínez, C. M., Martínez-Oriol, F. H., Sosa, E., y Alter, S. E., 2020, Regional-scale aquifer hydrogeology as a driver of phylogeographic structure in the Neotropical catfish *Rhamdia guatemalensis* (Siluriformes: Heptapteridae) from cenotes of the Yucatán Peninsula, Mexico. *Freshwater Biology*, 66, 332-348. ISSN 1365-2427, <https://doi.org/10.1111/fwb.13641>
- Arroyave, J., Mar-Silva, A. F., Díaz-Jaimes, P., 2022, The complete mitochondrial genome of the Mexican blind brotula *Typhlias pearsei* (Ophidiiformes: Dinematichthyidae): an endemic and troglomorphic cavefish from the Yucatán Peninsula karst aquifer. *Mitochondrial DNA Part B*, 7, 1151-1153. ISSN 2380-2359, DOI: [10.1080/23802359.2022.2087558](https://doi.org/10.1080/23802359.2022.2087558)
- Bergsten, J., 2005, A review of long-branch attraction. *Cladistics*, 21(2), 163-193. ISSN 1096-0031, <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2005.00059.x>
- Bernardi, G., 2013, Speciation in fishes. *Molecular Ecology*, 22(22), 5487-5502. ISSN 1365-294X, <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091818>
- Betancur-R, R., Broughton, R.E., Wiley, E.O., Carpenter, K., López, J.A., Li, C., Ortí, G., 2013, The tree of life and a new classification of bony fishes. *PLoS Currents*, 5. ISSN 2157-3999, DOI: [10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccee75bb165c8c26288](https://doi.org/10.1371/currents.tol.53ba26640df0ccee75bb165c8c26288)
- Bichuette, M.E., Trajano, E., 2010, Conservation of subterranean fishes, in E. Trajano, M.E. Bichuette and B.G. Kapoor, ed., *Biology of subterranean fishes*, Science Publishers, Enfield, 65-80. ISBN-978-1-57808-670-2.
- Bierbach, D., Lukas, J., Bergmann, A., Elsner, K., Höhne, L., Weber, C. Krause, J., 2018, Insights into the social behavior of surface and cave-dwelling fish (*Poecilia mexicana*) in light and darkness through the use of a biomimetic robot. *Frontiers in Robotics and AI*, 5. ISSN 22969144, <https://doi.org/10.3389/frobt.2018.00003>
- Bradic, M., Beerli, P., García-de León, F. J., Esquivel-Bobadilla, S., Borowsky, R. L., 2012, Gene flow and population structure in the Mexican blind cavefish complex (*Astyanax mexicanus*). *BMC Evolutionary Biology*, 12, 1-17. ISSN 1471-2148, <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-9>
- Brooks, D. R., Mayden, R. L., McLennan, D. A., 1992, Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy, *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 55-59. ISSN 0169-5347, [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90107-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90107-M)
- Carranza, J., 1954, Descripción del primer bagre anoftalmo y despigmentado encontrado en aguas mexicanas (Pisc., Ameiur.), *Ciencia*, 14, 120-136.
- Chumba-Segura, L., 1983, Brotulidae. *Typhliasina pearsei*, in J. Zamacona, ed., *Fauna de Los Cenotes de Yucatán 4*, Departamento de Acuicultura y Biología Marina, Universidad de Yucatán, Mérida, 1-8.
- Chumba-Segura, L., 1984, Synbranchidae. *Ophisternon infernale*, in J. Zamacona, ed., *Fauna de Los Cenotes de Yucatán 6*, Departamento de Acuicultura y Biología Marina, Universidad de Yucatán, Mérida, 1-10.
- Coghill, L.M., Hulse, C.D., Chaves-Campos, J., de León, F.J.G., Johnson, S.G., 2014, Next generation phylogeography of cave and surface *Astyanax mexicanus*, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79, 368-374. ISSN



- 1055-7903,
<https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2014.06.029>
- CONABIO, 2008, Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad: *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México*, p. 34. ISBN 978- 607-7607-03-8
- Culver, D., Pipan, T., 2015, Shifting paradigms of the evolution of cave life. *Acta Carsologica*, 44. ISSN 1580-2612, <https://doi.org/10.3986/ac.v44i3.1688>
- Dowling, T.E., Martasian, D.P., Jeffery, W.R., 2002, Evidence for multiple genetic forms with similar eyeless phenotypes in the blind cavefish, *Astyanax mexicanus*. *Molecular Biology and Evolution*, 19, 446-455. ISSN 1537-1719, DOI: [10.1093/oxfordjournals.molbev.a004100](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a004100)
- Espinasa, L., Rivas-Manzano, P., Pérez, H.E., 2001, A new blind cave fish population of genus *Astyanax*: geography, morphology and behavior. *Environmental Biology of Fishes*, 62, 339-344. ISSN 15735133, <https://doi.org/10.1023/A:1011852603162>
- Espinasa-Pereña, R., 2007, "El Karst de México", Mapa NA III 3, in Coll-Hurtado, A., Coord., "Nuevo Atlas Nacional de México", *Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México*.
- Espinasa-Pereña, R., Nieto-Torres, A., 2015, "Análisis de la vulnerabilidad a fenómenos kársticos", Secretaría de Gobernación, Coordinación Nacional de Protección Civil, Centro Nacional de Prevención de Desastres, México. [https://www.fies.cenapred.unam.mx/es/BibliotecaVirtual/BibliotecaVirtualSINAPROC/In-formes%20Blancos/RV Informe Vulnerabilidad Karst 2014.pdf](https://www.fies.cenapred.unam.mx/es/BibliotecaVirtual/BibliotecaVirtualSINAPROC/In-formes%20Blancos/RV%20Informe%20Vulnerabilidad%20Karst%202014.pdf), [consultado el 18 de agosto de 2022].
- Estrada Medina, H., Jiménez Osornio, J.J., Álvarez Rivera, O., Barrientos Medina, R.C., 2019, El karst de Yucatán: su origen, morfología y biología. *Acta Universitaria*, 29, 1-18. ISSN 2007-9621, <https://doi.org/10.15174/au.2019.2292>
- Ford, D., Williams, P. D., 2007, *Karst hydrogeology and geomorphology*. John Wiley & Sons. ISBN 9781118684986, DOI:10.1002/9781118684986.
- Fumey, J., Hinaux, H., Noirot, C., Thermes, C., Rétaux, S., Casane, D., 2018, Evidence for late Pleistocene origin of *Astyanax mexicanus* cavefish. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 1- 19. ISSN 2730-7182, <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1156-7>
- Futuyma, D. J., Kirkpatrick, M., 2017, *Evolution*, 4th, Sunderland, MA, Sinauer Associates, ISBN 978-0-87893-223-8.
- Gabora, L., 2013, Convergent Evolution, En: Brenner's Encyclopedia of Genetics, 2nd Edition. doi:10.1016/B978-0-12-374984-0.00336-3
- Galán, C., Herrera, F.F., 1998, Fauna cavernícola: ambiente, especiación y evolución. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología*, 32, 13-43. ISSN 0583-7731.
- García, C. L., 2017, Paralelismo, convergencia y homología profunda en la biología: una propuesta conceptual. *Metatheoria*, 8(1), 57-69. Disponible en RIDAA-UNQ Repositorio Institucional Digital de Acceso Abierto de la Universidad Nacional de Quilmes <http://ridaa.unq.edu.ar/handle/20.500.11807/2497>
- Garita-Alvarado, C.A., Barluenga, M., Ornelas-García, C.P., 2018, Parallel evolution of morphs of *Astyanax* species (Teleostei: Characidae) in México and Central America, *Biological Journal of the Linnean Society*, 124, 706-717. ISSN 1095-8312, <https://doi.org/10.1093/biolinnean/bly082>
- Gore, A. V., Tomins, K. A., Iben, J., Ma, L., Castranova, D., Davis, A. E., Parkhurst A., Jeffery W.R. Weinstein, B. M., 2018, An epigenetic mechanism for cavefish eye degeneration, *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1155-1160. ISSN 2397-334X, <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0569-4>
- Gross, J.B., 2012, The complex origin of *Astyanax* cavefish, *BMC Evolutionary Biology*, 12, 1-12. ISSN 2730-7182, <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-105>
- Halffter, G., 2017, La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual. *Dugesiana*, 24, 77-89. ISSN 1028-3420. <https://doi.org/10.32870/dugesiana.v24i2.6572>
- Hashemzadeh Segherloo, I., Normandeau, E., Benestan, L., Rougeux, C., Coté, G., Moore, J. S., Bernatchez, L., 2018, Genetic and morphological support for possible sympatric origin of fish from subterranean habitats, *Scientific Reports*, 8, 1-13. ISSN 2045-2322, <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20666-w>
- Hausdorf, B., Wilkens, H., Strecker, U., 2011, Population genetic patterns revealed by microsatellite data challenge the mitochondrial DNA based taxonomy of *Astyanax* in Mexico (Characidae, Teleostei), *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60, 89-97. ISSN 1055-7903, DOI: [10.1016/j.ympcv.2011.03.009](https://doi.org/10.1016/j.ympcv.2011.03.009)

- Hendrickson, D. A., Krejca, J. K., & Martinez, J. M. R., 2001, Mexican blindcats genus *Prietella* (Siluriformes: Ictaluridae): an overview of recent explorations, *Environmental Biology of Fishes*, 62, 315-337. ISSN 1573-5133, <https://doi.org/10.1023/A:1011808805094>
- Herman, A., Brandvain, Y., Weagley, J., Jeffery, W. R., Keene, A. C., Kono, T. J., y McGaugh, S. E., 2018, The role of gene flow in rapid and repeated evolution of cave-related traits in Mexican tetra, *Astyanax mexicanus*, *Molecular Ecology*, 27, 4397-4416. ISSN 1365294X, DOI: [10.1111/mec.14877](https://doi.org/10.1111/mec.14877)
- Hernández, C. L., Ortega-Lara, A., Sánchez-Garcés, G. C., y Alford, M. H., 2015, Genetic and morphometric evidence for the recognition of several recently synonymized species of trans- Andean Rhamdia (Pisces: Siluriformes: Heptapteridae), *Copeia*, 103, 563-579. ISSN 1938-5110, <https://doi.org/10.1643/Ci-14-145>
- Jeffery, W. R., Strickler, A. G., y Yamamoto, Y., 2003, To see or not to see: evolution of eye degeneration in Mexican blind cavefish, *Integrative and Comparative Biology*, 43, 531-541. ISSN 1557-7023, <https://doi.org/10.1093/icb/43.4.531>
- Jeffery, W. R., 2005, Adaptive evolution of eye degeneration in the Mexican blind cavefish, *Journal of Heredity*, 96, 185-196. ISSN 1465-7333, DOI: [10.1093/jhered/esi028](https://doi.org/10.1093/jhered/esi028)
- Langecker, T. G., y Longley, G., 1993, Morphological adaptations of the Texas blind catfishes *Trogloglanis pattersoni* and *Satan eurystomus* (Siluriformes: Ictaluridae) to their underground environment. *Copeia*, 976-986. ISSN 1938-5110, <https://doi.org/10.2307/1447075>
- Leander, B. S., 2008, Different modes of convergent evolution reflect phylogenetic distances: a reply to Arendt and Reznick. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(9), 481-482. ISSN 0169-5347, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.04.012>
- Lundberg, J.G., 1982, The comparative anatomy of the toothless blindcat, *Trogloglanis pattersoni* Eigenmann, with a phylogenetic analysis of the ictalurid catfishes: *Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 163. ISSN 0076-8405.
- Lundberg, J.G., 1992, The phylogeny of ictalurid catfishes: a synthesis of recent work, in R.L. Mayden, ed., *Systematics, Historical Ecology, and North American Freshwater Fishes*, Stanford University Press, Stanford, 392-420. ISBN-13:9780804721622.
- Lyons, T., Máiz-Tomé, L., Tognelli, M. F., Daniels, A., Meredith, C., Bullock, R., Harrison, I. J., ..., Mejía-Guerrero, 2020, The status and distribution of freshwater fishes in Mexico, Cambridge UK and Albuquerque, New Mexico, USA: UICN and ABQ BioPark.
- Mar-Silva, A. F., Arroyave, J., Díaz-Jaimes, P., 2022, The complete mitochondrial genome of the Mexican-endemic cavefish *Ophisternon infernale* (Synbranchiformes, Synbranchidae): insights on patterns of selection and implications for synbranchiform phylogenetics. *ZooKeys*, 1089, 1-23. ISSN 1313-2970, doi: [10.3897/zookeys.1089.78182](https://doi.org/10.3897/zookeys.1089.78182)
- McGowan, K.L., Passow, C.N., Arias-Rodriguez, L., Tobler, M., and Kelley, J.L., 2019, Expression analyses of cave mollies (*Poecilia mexicana*) reveal key genes involved in the early evolution of eye regression. *Biology Letters*, 15. ISSN 1744-957X, <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0554>
- Miller, R.R., Minckley, W.L., Soto, S., Jacobo, J. (2009). *Peces dulceacuícolas de México*, CONABIO, México, D.F. ISBN 978-607-7607-20-5
- Møller, P. R., Knudsen, S. W., Schwarzshans, W.Nielsen, J. G., 2016, A new classification of viviparous brotulas (Bythitidae) - with family status for Dinematichthyidae - based on molecular, morphological and fossil data, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 100, 391-4. ISSN1055-7903, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.04.008>
- Morrone, J. 2000, Sistemática, biogeografía y evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio, México: UNAM. ISBN 978-968-36-8600-8.
- Navarro-Mendoza, M., Schmitter-Soto, J., 2016, *Ogilbia pearsei* [*Typhliasina pearsei*] (Hubbs, 1938): Dama blanca ciega, Mexican Blind Brotula. En: Ceballos, G., Pardo, E. D., Estévez, L. M., y Pérez, H. E., Los peces dulceacuícolas de México en peligro de extinción. Fondo de Cultura Económica, ISBN 6071657199-9786071657190.
- Niven, J. E., 2008, Evolution: convergent eye losses in fishy circumstances. *Current Biology*, 18(1), R27-R29. ISSN 0960-9822, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.020>
- Ornelas-García, C.P., Domínguez-Domínguez, O., and Doadrio, I., 2008, Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 1-17. ISSN2730-2148, doi: [10.1186/1471-2148-8-340](https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-340)
- Ornelas-García, C.P., Bastir, M., Doadrio, I., 2014, Morphometric variation between two morphotypes within the



- Astyanax* Baird and Girard, 1854 (Actinopterygii: Characidae) genus, from a Mexican tropical lake. *Journal of Morphology*, 275, 721-731. ISSN 1097-4687, DOI: [10.1002/jmor.20252](https://doi.org/10.1002/jmor.20252)
- Ornelas-García, C. P., Pedraza-Lara, C., 2016, Phylogeny and evolutionary history of *Astyanax mexicanus*, in A., Keene, M., Yoshizawa, and S., McGaugh, ed., Biology and evolution of the Mexican cavefish, Academic Press, San Diego, 77-90. ISBN 978-0-12-802148-4.
- Page, L., 2007, *Prietella phreatophila* Carranza 1954. Mexican Blindact. Version 23 May 2007 (under construction). http://tolweb.org/Prietella_phreatophila/69913/2007.05.23 in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Page, L., 2007, *Prietella lundbergi* Walsh & Gilbert 1995. Phantom Blindcat. Version 23 May 2007 (under construction). http://tolweb.org/Prietella_lundbergi/69912/2007.05.23 in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Palacios, M., Arias-Rodríguez, L., Plath, M., Eifert, C., Lerp, H., Lamboj, A., Tobler, M., 2013, The rediscovery of a long-described species reveals additional complexity in speciation patterns of poeciliid fishes in sulfide springs. *PLoS One*, 8. ISSN 1545-7885, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071069>
- Palacios, M., Voelker, G., Rodríguez, L. A., Mateos, M., Tobler, M., 2016, 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, 230-244. ISSN 1055-7903, <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.025>
- Parzefall, J., 2001, A review of morphological and behavioural changes in the cave molly, *Poecilia mexicana*, from Tabasco, Mexico. *Environmental Biology of Fishes* 62, 263–275. ISSN 1573-5133, <https://doi.org/10.1023/A:1011899817764>
- Perdices, A., Bermingham, E., Montilla, A., and Doadrio, I., 2002, Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25, 172-189. ISSN 1055-7903, DOI: [10.1016/s1055-7903\(02\)00224-5](https://doi.org/10.1016/s1055-7903(02)00224-5)
- Perdices, A., Doadrio, I., and Bermingham, E., 2005, Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei: Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 460-473. ISSN 1055-7903, DOI: [10.1016/j.ympev.2005.01.020](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.01.020)
- Pérez-Rodríguez, R., Esquivel-Bobadilla, S., Orozco-Ruiz, A. M., Olivas-Hernández, J. L., García-De León, F. J., 2021, Genetic structure and historical and contemporary gene flow of *Astyanax mexicanus* in the Gulf of Mexico slope: a microsatellite-based analysis, *PeerJ*, 9. ISSN 2167-8359, DOI: [10.7717/peerj.10784](https://doi.org/10.7717/peerj.10784)
- Plath, M., Hauswaldt, J. S., Moll, K., Tobler, M., García de León, F. J., Schlupp, I., Tiedemann, R., 2007, Local adaptation and pronounced genetic differentiation in an extremophile fish, *Poecilia mexicana*, inhabiting a Mexican cave with toxic hydrogen sulphide, *Molecular Ecology*, 16, 967-976. ISSN 1365-294X, DOI: [10.1111/j.1365-294X.2006.03212.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03212.x)
- Plath, M., Tobler, M., 2010, Subterranean fishes of Mexico (*Poecilia mexicana*, Poeciliidae), in E. Trajano, M.E. Bichuette and B.G. Kapoor, ed., The biology of subterranean fishes, Science publishers, Enfield, 281-330. ISBN 978-1-57808-670-2.
- Proudlove, G.S., 2010, Biodiversity and distribution of the subterranean fishes of the world, in E. Trajano, M.E. Bichuette and B.G. Kapoor, ed., The biology of subterranean fishes, Science publishers, Enfield, 41-64. ISBN978-1-57808-670-2.
- Rabosky, D.L., Chang, J., Cowman, P.F., Sallan, L., Friedman, M., Kaschner, K., Alfaro, M.E., 2018, An inverse latitudinal gradient in speciation rate for marine fishes. *Nature*, 559, 392-395. ISSN 1476-4687, <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0273-1>
- Romero, A., Paulson, K.M., 2001, It's a wonderful hypogean life: a guide to the troglomorphic fishes of the world, *Environmental Biology of Fishes*, 62, 13-41. ISSN 1573-5133, <https://doi.org/10.1023/A:1011844404235>
- Romero, A., 2009, Cave biology: life in darkness. Cambridge University Press. ISBN-13 978- 0-511-59644-5.
- Romero, A., 2011, Peces cavernícolas: nuevos conceptos ponen en duda las ideas tradicionales acerca de la vida subterránea. *Investigación y Ciencia*, 42-48. ISSN 0210-136X.
- Rosen, D.E., Greenwood, P.H., 1976, A fourth Neotropical species of synbranchid eel and the phylogeny and systematics of synbranchiform fishes, *Bulletin of the AMNH*, 157, 1-70. ISSN 0003-0090, URI: <http://hdl.handle.net/2246/620>

- Scharpf, C., 2017, *Typhliasina* Whitley 1951, an unneeded replacement name for *Typhlias* Hubbs 1938 (Ophiidiiformes: Dinematchthyidae), *Zootaxa*, 4319, 371-372. ISSN 1175-5334, doi: <https://doi.org/10.11646/Zootaxa.4319.2.6>
- Seehausen, O., Wagner, C.E., 2014, Speciation in freshwater fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 621-651. ISSN 0066-4162, <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091818>
- Strecker, U., Faúndez, V. H., Wilkens, H., 2004, Phylogeography of surface and cave *Astyanax* (Teleostei) from Central and North America based on cytochrome b sequence data, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 469-481. ISSN 1055-7903, doi: [10.1016/j.ympev.2004.07.001](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.07.001)
- Tobler, M., Schlupp, I., Heubel, K.U., Riesch, R., García-de León, F.J., Giere, O., Plath, M., 2006, Life on the edge: hydrogen sulfide and the fish communities of a Mexican cave and surrounding waters. *Extremophiles*, 10, 577-585. ISSN 1433-4909, doi: [10.1007/s00792-006-0531-2](https://doi.org/10.1007/s00792-006-0531-2)
- Tobler, M., Riesch, R., García-de León, F. J., Schlupp, I., Plath, M., 2008, A new and morphologically distinct population of cavernicolous *Poecilia mexicana* (Poeciliidae: Teleostei), *Environmental Biology of Fishes*, 82, 101-108. ISSN 1573-5133, <https://doi.org/10.1007/s10641-007-9258-x>
- Wake, D.B., Wake, M.H., Specht, C.D., 2011, Homoplasy: from detecting pattern to determining process and mechanism of evolution, *Science*, 331, 1032-1035. ISSN 1095-9203, doi: [10.1126/science.1188545](https://doi.org/10.1126/science.1188545)
- Walsh, S. J., Chakrabarty, P., 2016, A new genus and species of blind sleeper (Teleostei: Eleotridae) from Oaxaca, Mexico: first obligate cave gobiiform in the Western Hemisphere. *Copeia*, 104(2), 506-517.
- Walsh, S. J., Gilbert, C. R., 1995, New species of troglobitic catfish of the genus *Prietella* (Siluriformes: Ictaluridae) from northeastern México. *Copeia*, pp. 850-861. <https://doi.org/10.2307/1447033>
- Weber, A., Wilkens, H., 1998, *Rhamdia macuspanensis*: a new species of troglobitic pimelodid catfish (Siluriformes; Pimelodidae) from a cave in Tabasco, Mexico, *Copeia*, 1998, 998-1004. ISSN 1938-5110, <https://doi.org/10.2307/1447347>
- Wilcox, T.P., García-de León, F., Hendrickson, D.A., Hillis, D.M., 2004, Convergence among cave catfishes: long-branch attraction and a Bayesian relative rates test, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 1101-1113. ISSN 1055-7903, DOI: [10.1016/j.ympev.2003.11.006](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.11.006)
- Wilkens, H., 1982, Regressive evolution and phylogenetic age: the history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. *Texas Memorial Museum Bulletin*, 28, 237-243.
- Wilkens, H., 2001, Convergent adaptations to cave life in the *Rhamdia laticauda* catfish group (Pimelodidae, Teleostei), *Environmental Biology of Fishes*, 62, 251-261. ISSN 1573-5133, <https://doi.org/10.1023/A:1011897805681>