

Descubriendo los secretos de los killis sudamericanos: nuevos géneros y su evolución

Wilson S. Serra^{1,2,3*}, Guillermo Terán^{3,4}, Pablo Calviño³, Jorge A. Barneche^{3,5}, Martín M. Montes^{3,5}, Ignacio García^{3,6} & Felipe Alonso^{3,7}

Un reciente estudio sobre la evolución de los peces del género *Austrolebias* ha generado importantes hallazgos sobre su clasificación y evolución. Este estudio, ha permitido dividir este grupo en 11 géneros, incluyendo 4 nuevos, y ha brindado una mayor claridad sobre la evolución y características de estos singulares peces. A continuación, destacamos algunos de los aspectos más sobresalientes de esta investigación, los cuales, sin duda serán de gran relevancia para futuros estudios y estrategias de conservación de estas especies y sus hábitats.

El estudio de las relaciones evolutivas entre los organismos es una rama fundamental de la biología, y desde los tiempos de Darwin ha sido clave para comprender cómo los organismos han evolucionado, cambiado y adaptado a lo largo del tiempo. La taxonomía zoológica, por otro lado, es una disciplina que se encarga de nombrar y clasificar a los seres vivos en categorías como especies, géneros, familias y otros grupos taxonómicos. Por su parte, las filogenias son una herramienta que permite reconstruir la historia evolutiva de los grupos, generando árboles filogenéticos que reflejan los patrones de diversificación de la vida, y son clave para generar clasificaciones naturales que la reflejen.

En este artículo, presentamos un estudio reciente sobre la filogenia y la taxonomía de un grupo de peces sudamericanos pertenecientes a un grupo de especies popularmente conocidos como killis. Estos peces habitan en ambientes acuáticos temporarios (que se secan estacionalmente) y, debido a su distribución geográfica restringida, muchas de las especies presentan algún grado de amenaza para su conservación. Por esta razón, es importante estudiar su diversidad y evolución, para poder desarrollar estrategias efectivas de

conservación y manejo de los ecosistemas que habitan.

Nuestro estudio, publicado en la revista científica *Zoological Journal of the Linnean Society*, propone una nueva hipótesis filogenética (un árbol de relaciones de parentesco entre las especies) para las especies antiguamente agrupadas en el género *Austrolebias*. Este análisis filogenético es el más completo de este grupo hasta la fecha, y se basó en el análisis de 10 genes diferentes (6 nucleares y 4 mitocondriales) y 191 caracteres morfológicos, abarcando al 90% de las especies que estaban incluidas en este género. Además, proporciona una redefinición y caracterización anatómica de los antiguos subgéneros del grupo que son elevados a géneros. También se crean cuatro géneros nuevos para acomodar la taxonomía de estas especies a la hipótesis evolutiva generada. Por último, se describe una nueva especie, *Argolebias guarani*, que no abordaremos aquí y será tratada en un artículo aparte. En resumen, nuestro estudio contribuye al conocimiento de la evolución y la taxonomía de los killis sudamericanos, ofrece una nueva hipótesis

1* - Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay - email: serraelbicho@gmail.com; **2** - Centro Universitario Regional del Este (CURE) Sede Rocha, Rocha, Uruguay; **3** - Killifish Foundation, La Plata, Buenos Aires, Argentina; **4** - Fundación Miguel Lillo. San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina; **5** - Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores - [CCT-CONICET - La Plata], La Plata, Buenos Aires, Argentina; **6** - Instituto de Limnología "Dr. Raúl Ringuelet" (ILPLA) - UNLP – CONICET, La Plata, Buenos Aires, Argentina; **7** - IBIGEO. Instituto de Bio y Geociencias del NOA, CONICET-UNSa, Salta, Argentina.

Fotografías: Pablo Calviño, Wilson S. Serra, Matheus V. Volcan, Marco Vaccari

Dato curioso

El trabajo de Darwin y Wallace sobre la evolución por selección natural fue presentado conjuntamente en la reunión de la Sociedad Linneana de Londres el 1 de julio de 1858, y posteriormente publicado en el Journal of the Proceedings of the Linnean Society en agosto del mismo año (precursora de la Zoological Journal of the Linnean Society donde publicamos nuestro artículo). La publicación se titula "*On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection*" y consta de dos artículos: uno escrito por Darwin y otro por Wallace. En la publicación, los autores presentan la teoría de la selección natural como el mecanismo principal de evolución y proponen que las especies cambian gradualmente a lo largo del tiempo debido a la selección natural y la variación hereditaria.

filogenética y una mejor organización taxonómica para el grupo.

Antecedentes

Hace algunos años con varios colegas decidimos estudiar las relaciones evolutivas del género *Austrolebias*, un grupo de peces sudamericanos que habitan en ambientes acuáticos efímeros que se secan completamente durante un periodo del año. Las *Austrolebias* pertenecen a la familia Rivulidae, que está cercanamente emparentada al a familia Nothobranchiidae de origen africano. Ambas familias presentan diversos géneros que pueden presentar o no un ciclo estacional. En ambos casos las especies de estas familias son muy valorados en la acuariofilia debido a su atractivo colorido, llamativo comportamiento y particular ciclo de vida. Estos peces sobreviven como embriones en huevos enterrados en el barro, que los progenitores depositan mientras el charco tiene agua. Hacia el final de la temporada los adultos mueren por la desecación. Con la llegada de las lluvias los charcos se llenan, los huevos eclosionan y el ciclo se reinicia.

Estos peces "rockeros" viven rápido y mueren jóvenes. Tienen un metabolismo muy acelerado, crecen a una velocidad excepcionalmente rápida y alcanzan la madurez sexual en pocas semanas o meses, ya que en general viven sólo algunos meses antes que el charco se seque por completo. Dentro de ese grupo nos resultan particularmente interesantes los peces del grupo de las *Austrolebias* que viven en nuestra región (Centro y norte de Argentina, sudeste de Bolivia, Paraguay, Uruguay y sur de Brasil) en la cuenca del Plata y zonas

aledañas. Este género comprende más de 50 especies, muchas de las cuales se encuentran en peligro de extinción debido principalmente a la pérdida de hábitat. Algunas de las características más notorias a simple vista que nos permiten distinguirlas de otros géneros de rivúlidos son la presencia de una banda vertical oscura por debajo del ojo, aletas impares con extremos redondeados y región del preopérculo sin escamas.

En 1998, el investigador brasileño Wilson Costa estableció los géneros *Austrolebias* y *Megalebias*, después de realizar un análisis filogenético que abarcó gran parte de los killis anuales sudamericanos. Posteriormente, en 2006, el mismo autor publicó una revisión taxonómica específica centrada en *Austrolebias* y consideró a *Megalebias* como un sinónimo del género anterior ya que las especies de ese grupo en su filogenia quedaban anidadas entre las especies de *Austrolebias*. En ese trabajo, describió varias nuevas especies y llevó a cabo un análisis filogenético basado en información morfológica para establecer varias agrupaciones de especies. Unos años después, publicó el libro "Catalog of Aplocheiloid Killifishes of the World", en el que creó subgéneros dentro del género *Austrolebias* basados en los grupos de especies que había obtenido en su análisis anterior: *Acantholebias*, *Acrolebias*, *Argolebias*, *Austrolebias*, *Cypholebias*, *Gymnolebias* y *Megalebias*.

En paralelo, la investigadora uruguaya Graciela García, junto con varios colaboradores, publicó una serie de trabajos (por ejemplo en 2000, 2002 y 2014) en los que se analizó el género *Austrolebias*, pero basado en información genética en lugar de

morfológica. Estos análisis arrojaron algunas agrupaciones de especies similares a las obtenidas por Costa en sus estudios morfológicos, pero difieren principalmente en cuanto a la relación entre estos grupos y la afinidad de algunas especies concretas, como *Argolebias nigripinnis*, *Amatolebias patriciae* o *Megalebias wolterstorffi*, que aparecen en distintas partes de cada una de las filogenias.

En 2018, se publicaron dos trabajos de forma independiente que adoptaron un enfoque combinado, analizando tanto información genética como morfológica en un mismo análisis. El trabajo liderado por el investigador argentino Felipe Alonso, junto con varios colaboradores, tomó la información morfológica (83 caracteres) publicada por Costa en 2006 y la combinó con gran parte de la información genética (gen Citocromo-b) generada por García, e incorporó algunas especies no presentes en los análisis anteriores, como *Austrolebias wichi*, descrita como una nueva especie en el mismo trabajo. Por su parte, el trabajo liderado por el uruguayo Marcelo Loureiro

presentó un conjunto de datos aún más amplio, combinando 173 caracteres morfológicos junto con secuencias de cuatro genes diferentes. Al igual que en publicaciones previas, ambos trabajos obtuvieron varios agrupamientos de especies similares, pero con distintas relaciones evolutivas entre los grupos. Los resultados de Loureiro y colaboradores resultaron más robustos al basarse en mayor cantidad de información. En este último trabajo, los autores obtuvieron agrupaciones parcialmente coincidentes con los subgéneros propuestos por Costa en 2008, pero muchas especies quedaron en dos grupos sin un subgénero.

En nuestro reciente trabajo (Alonso et al., 2023) realizamos un nuevo análisis filogenético del género *Austrolebias* y proponemos un nuevo arreglo taxonómico para este grupo de especies, que incluyen dividir ese género en 11 géneros diferentes, elevando los 7 subgéneros preexistentes a nivel de género y creando 4 nuevos géneros (Tabla 1). Además, describimos una especie nueva, *Argolebias guarani*, la cual será tratada en una nota aparte. Esta nueva hipótesis

Tabla 1. Principales cambios de nombres en las agrupaciones genéricas del grupo de géneros *Austrolebias*.

*Nuevos taxa creados en los respectivos estudios

Costa (1998) divide <i>Cynolebias</i> en 3 géneros	Costa (2006), sinonimiza <i>Megalebias</i>	Costa (2008), crea subgéneros de <i>Austrolebias</i>	Loureiro et al. (2018)	En este trabajo, géneros
<i>Cynolebias</i> Steindachner 1876	<i>Cynolebias</i>	<i>Cynolebias</i>	<i>Cynolebias</i>	<i>Cynolebias</i>
* <i>Austrolebias</i> Costa 1998	<i>Austrolebias</i>	subg. <i>Austrolebias</i>	"subgénero sin nombre"	* <i>Amatolebias</i>
			subg. <i>Austrolebias</i>	<i>Austrolebias</i>
			subg. <i>Acrolebias</i>	* <i>Garcialebias</i>
		subg. * <i>Acrolebias</i> Costa 2008	<i>Acrolebias</i>	
		subg. * <i>Acantholebias</i> Costa 2008	subg. <i>Acantholebias</i>	<i>Acantholebias</i>
		subg. * <i>Gymnolebias</i> Costa 2008	subg. <i>Gymnolebias</i>	<i>Gymnolebias</i>
		subg. * <i>Cypholebias</i> Costa 2008	subg. <i>Cypholebias</i>	<i>Cypholebias</i>
		subg. * <i>Argolebias</i> Costa 2008	"subgénero sin nombre"	* <i>Matilebias</i>
subg. <i>Argolebias</i>	<i>Argolebias</i>			
* <i>Megalebias</i> Costa 1998	subg. <i>Megalebias</i> (sinónimo de <i>Austrolebias</i> , válido como subgénero)	subg. <i>Megalebias</i>	<i>Megalebias</i>	
			* <i>Titanolebias</i>	

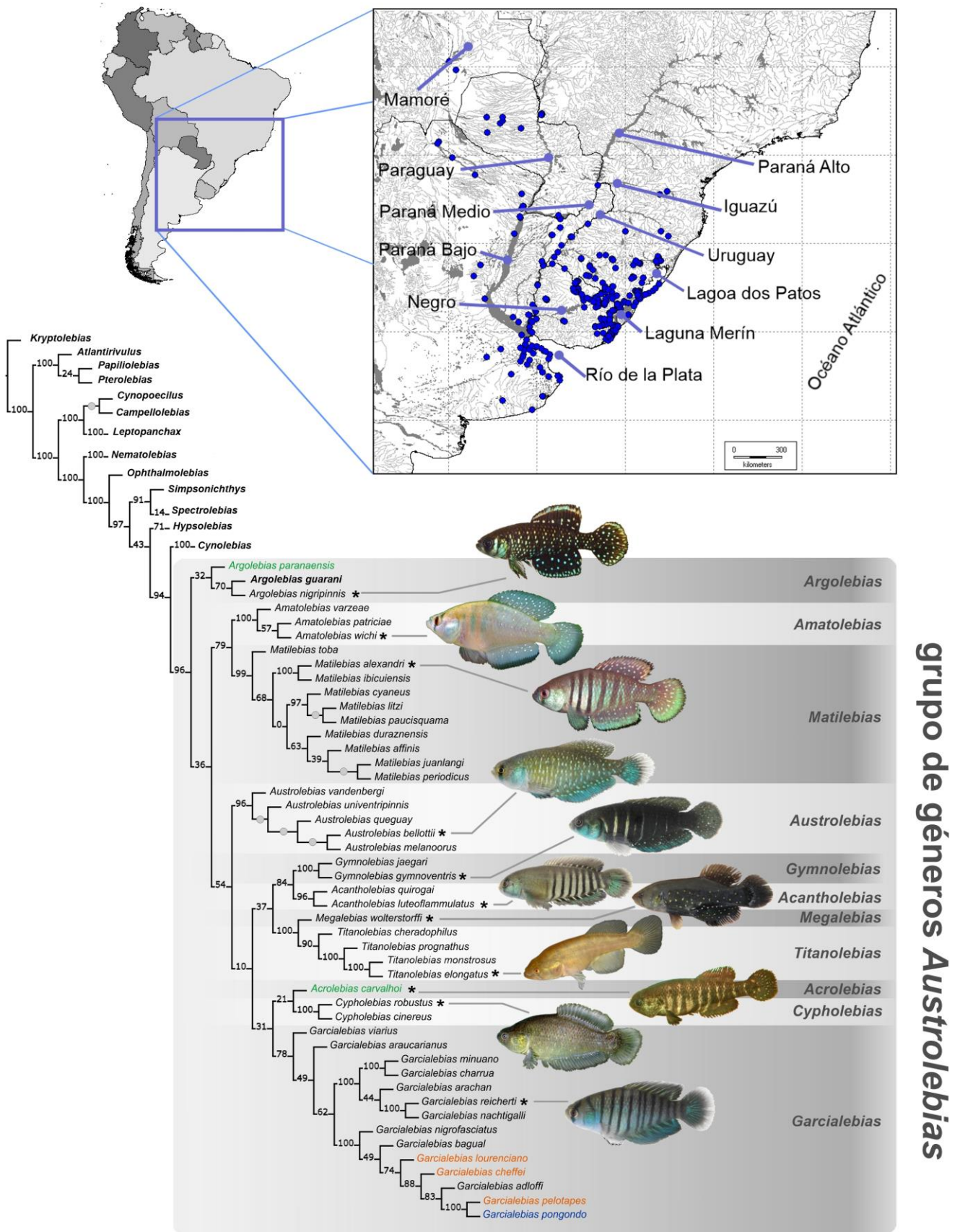


Figura 1. Arriba. Distribución de las especies del “grupo de géneros *Austrolebias*” y grandes cuencas del sur de Sudamérica. Abajo. Filogenia en base a morfología y genética del “grupo de géneros *Austrolebias*” (modificado de Alonso *et al.*, 2023).

filogenética se obtuvo a partir del análisis de 10 genes diferentes y 191 caracteres anatómicos, e incluyó un 90% de las especies válidas del grupo (47 de 54). A continuación, les compartimos algunos de los resultados de este trabajo y las definiciones de los nuevos géneros propuestos.

Grupo de géneros *Austrolebias*

Basándonos en los resultados obtenidos, dividimos el género *Austrolebias* en 11 géneros diferentes. Siete de estos géneros corresponden a los subgéneros propuestos por Wilson Costa que hemos elevado al nivel de género, aunque la composición de especies en algunos casos ha cambiado un poco. Además, hemos creado cuatro géneros nuevos (Figura 1). En conjunto conforman lo que llamamos el Grupo de géneros *Austrolebias*, que está cercanamente emparentado al género *Cynolebias*. Estos géneros son: *Acantholebias* Costa, 2008, *Acrolebias* Costa, 2008, *Amatolebias* Alonso et al., 2023, *Argolebias* Costa, 2008, *Austrolebias* Costa, 1998, *Cypholebias* Costa, 2008, *Garcialebias* Alonso et al., 2023, *Gymnolebias* Costa, 2008, *Matilebias* Alonso et al., 2023,

Megalebias Costa, 1998 y *Titanolebias* Alonso et al., 2023.

Los miembros de este grupo presentan características únicas, denominadas caracteres diagnósticos, que en conjunto permiten distinguirlos del resto de los géneros de la familia. Entre estas se incluyen ciertos rasgos óseos y morfológicos, la ausencia de escamas en la región de la cabeza por debajo del ojo y la presencia de una banda vertical oscura debajo del ojo.

Argolebias Costa, 2008 (Figura 2)

Especie tipo: *Cynolebias nigripinnis* Regan, 1912.

Etimología: “argos” = brillante, “lebias” = pequeño pez.

Fue propuesto originalmente como un subgénero dentro de *Austrolebias*, para agrupar a las especies con “aletas pectorales gris oscuro con iridiscencias azules en machos” e incluía a *Matilebias affinis*, *M. alexandri*, *M. ibicuiensis*, *M. periodicus*, *M. litzi*, *M. cyaneus*, *M. juanlangi*, *M.*

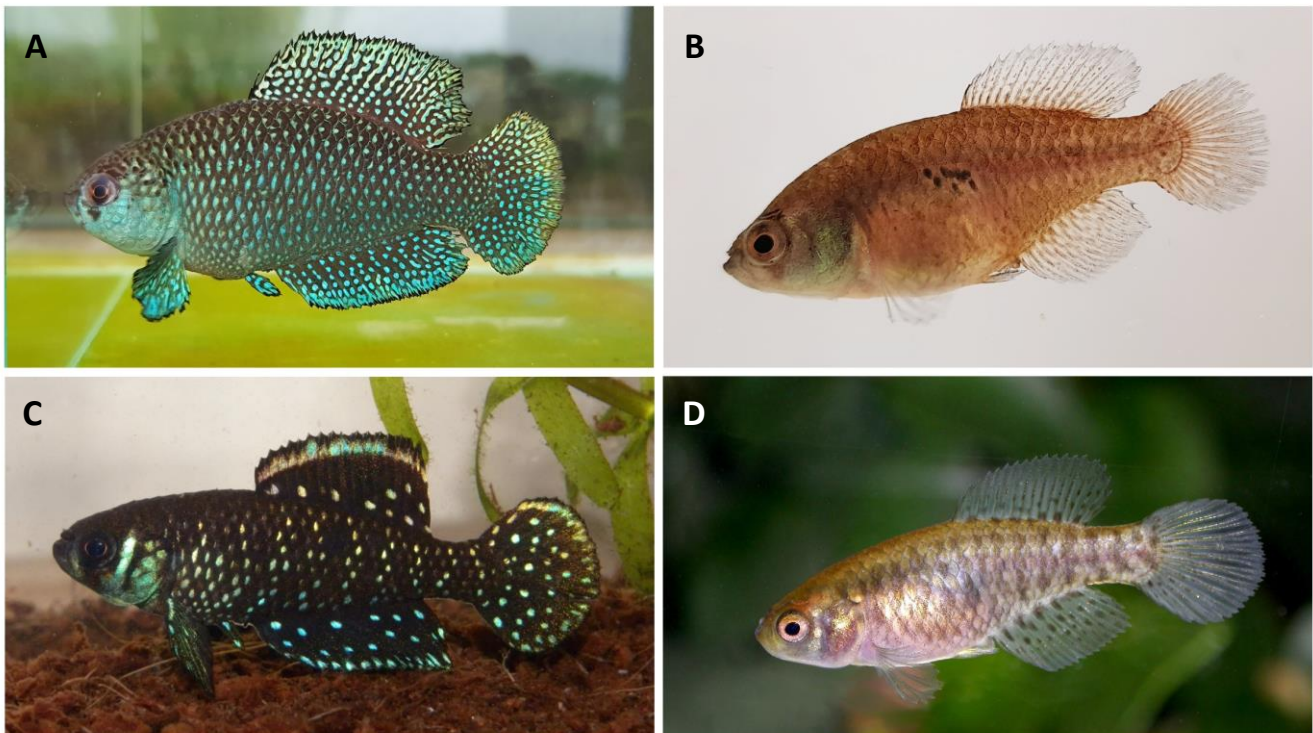


Figura 2. *Argolebias*. *Argolebias guarani* (A-B), Misiones, Argentina. *Argolebias nigripinnis*, Colonia, Uruguay (C) y Buenos Aires, Argentina (D). Fotografías: Pablo Calviño (A, B, D) y Sebastián Serra (C).

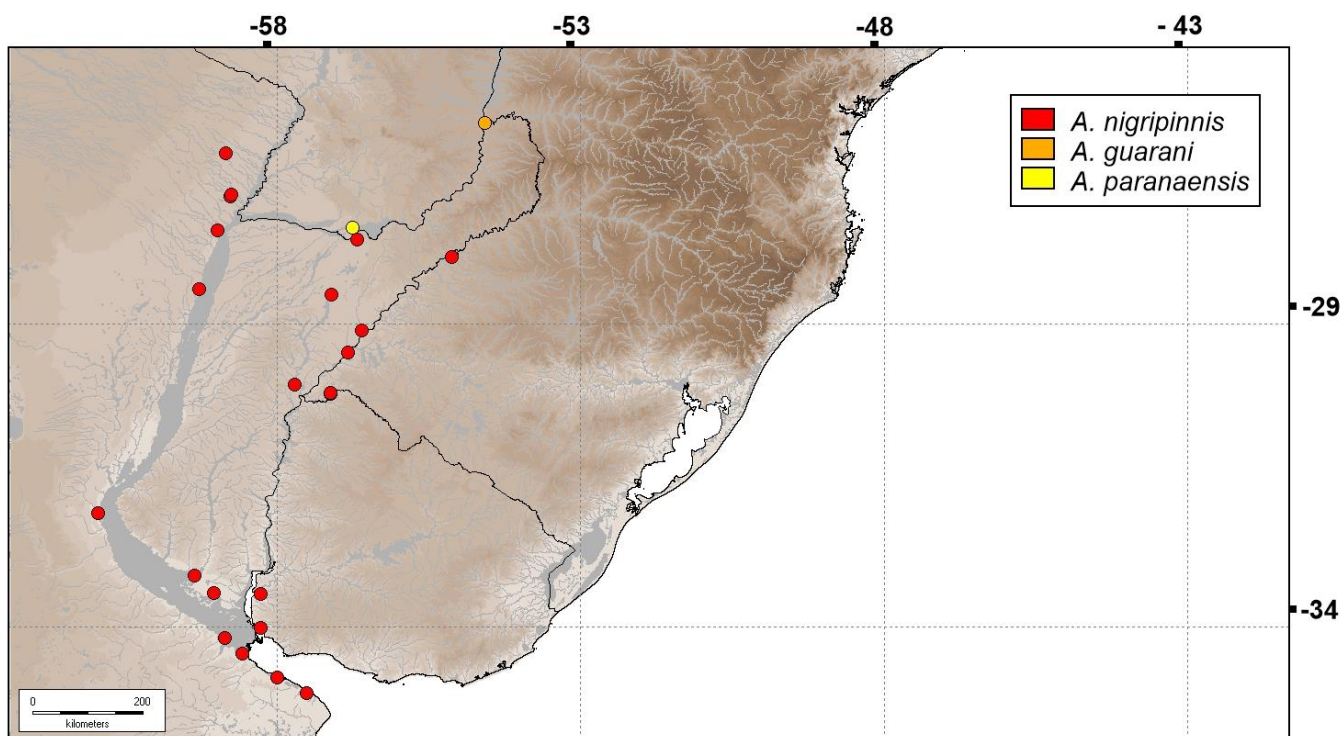


Figura 3. Distribución geográfica reportada para las especies del género *Argolebias*.

toba, *A. paranaensis* y *A. nigripinnis*. Posteriormente Loureiro y colaboradores (2018) restringen el uso del subgénero *Argolebias* únicamente a *A. nigripinnis*. En cuanto a *A. paranaensis* no toman una decisión por no haberla incorporado en los análisis. En nuestro trabajo elevamos *Argolebias* a nivel de género, englobando las siguientes especies: *Argolebias guarani*, *Argolebias nigripinnis* y *Argolebias paranaensis*.

El género *Argolebias* puede reconocerse por la siguiente combinación única de características: 1) presencia de manchas iridiscentes sobre la región media y margen de las aletas pectorales de los machos, 2) margen ancho gris oscuro a negro en las escamas de los flancos en el área por debajo de la línea lateral y encima de la aleta anal, 3) manchas iridiscentes fusionadas en el margen de la aleta dorsal de los machos adultos, 4) presencia de una mancha oscura en el inicio de la aleta dorsal, y otros caracteres anatómicos.

Argolebias paranaensis es asignada a este género en base a sus caracteres anatómicos de ejemplares preservados ya que sólo se conoce en base a los ejemplares originales, con los que fue

descrita colectados hace más de 40 años en la localidad de Ayolas, sur de Paraguay. No se conoce la coloración en vida de esta especie y no se disponen secuencias de ADN.

La distribución del género *Argolebias* abarca las planicies de inundación asociadas a los ríos Uruguay medio y bajo, bajo Paraguay, Paraná medio y bajo y Río de la Plata, en Argentina, Uruguay, Brasil y Paraguay (Figura 3).

***Amatolebias* Alonso et al., 2023 (Figura 4)**

Especie tipo: *Austrolebias wichi* Alonso, Terán, Calviño, García, Cardoso & García, 2018

Etimología: dedicado al naturalista uruguayo Luis H. Amato, “*lebias*” = pequeño pez.

En este género agrupamos especies que han sido vinculadas a distintos grupos y subgéneros a lo largo del tiempo, como *Acrolebias*, *Austrolebias*, “grupo *alexandri*” y “grupo *bellottii*”. En concreto está formado por las siguientes especies: *Amatolebias patriciae*, *Amatolebias varzea*, *Amatolebias wichi*.

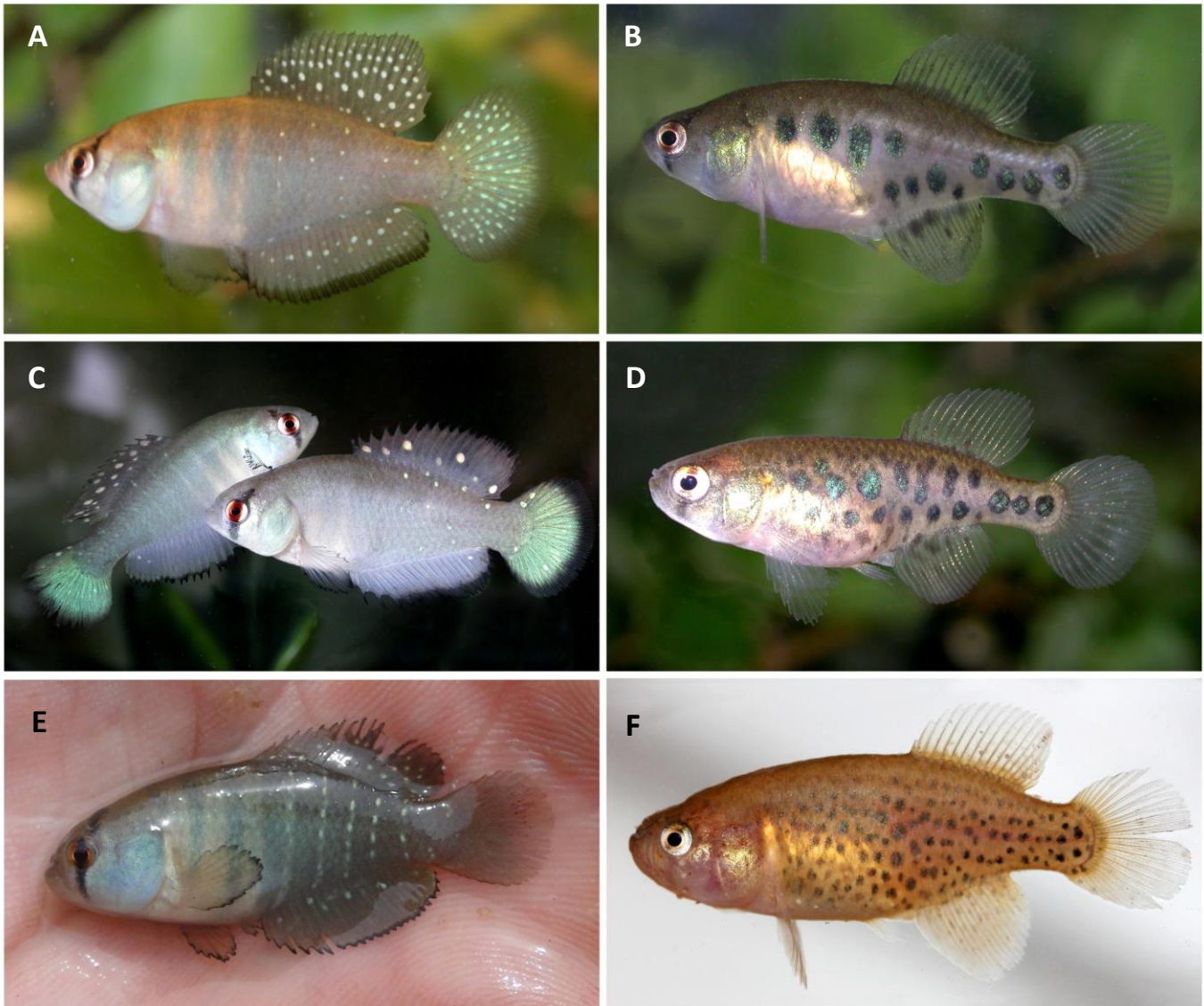


Figura 4. *Amatolebias*. *Amatolebias wichi* (A-B), Salta, Argentina. *Amatolebias patriciae* (C-D), Chaco, Argentina. *Amatolebias varzeae* (E-F), Rio Grande do Sul, Brasil. Fotografías: Pablo Calviño (A, B, C, D) y Matheus Volcan (E, F).

El género *Amatolebias* puede ser reconocido porque presenta las siguientes características: 1) machos con barras verticales oscuras solo en la región anterior del cuerpo, 2) escamas de los flancos entre la aleta anal y la dorsal color azulado a verdoso plumizo, sin bordes oscuros, 3) aleta anal con margen negro, 4) escamas por debajo de la aleta dorsal con un borde fino color gris claro a gris amarronado, y otros caracteres morfológicos.

El género *Amatolebias* se distribuye en la región chaqueña de Argentina y Paraguay, así como en la cuenca alta del Río Uruguay en Brasil (Figura 6).

***Matilebias* Alonso et al., 2023 (Figura 5)**

Especie tipo: *Cynolebias alexandri* Castello & López, 1974

Etimología: dedicado al investigador argentino Matías Pandolfi, “*lebias*” = pequeño pez.

En este género agrupamos muchas de las especies que habían sido originalmente incluidas en *Argolebias* o mencionadas como pertenecientes al “grupo alexandri”: *Matilebias affinis*, *Matilebias alexandri*, *Matilebias camaquensis*, *Matilebias cyaneus*, *Matilebias duraznensis*, *Matilebias ibiciuensis*, *Matilebias juanlangi*, *Matilebias litzi*,

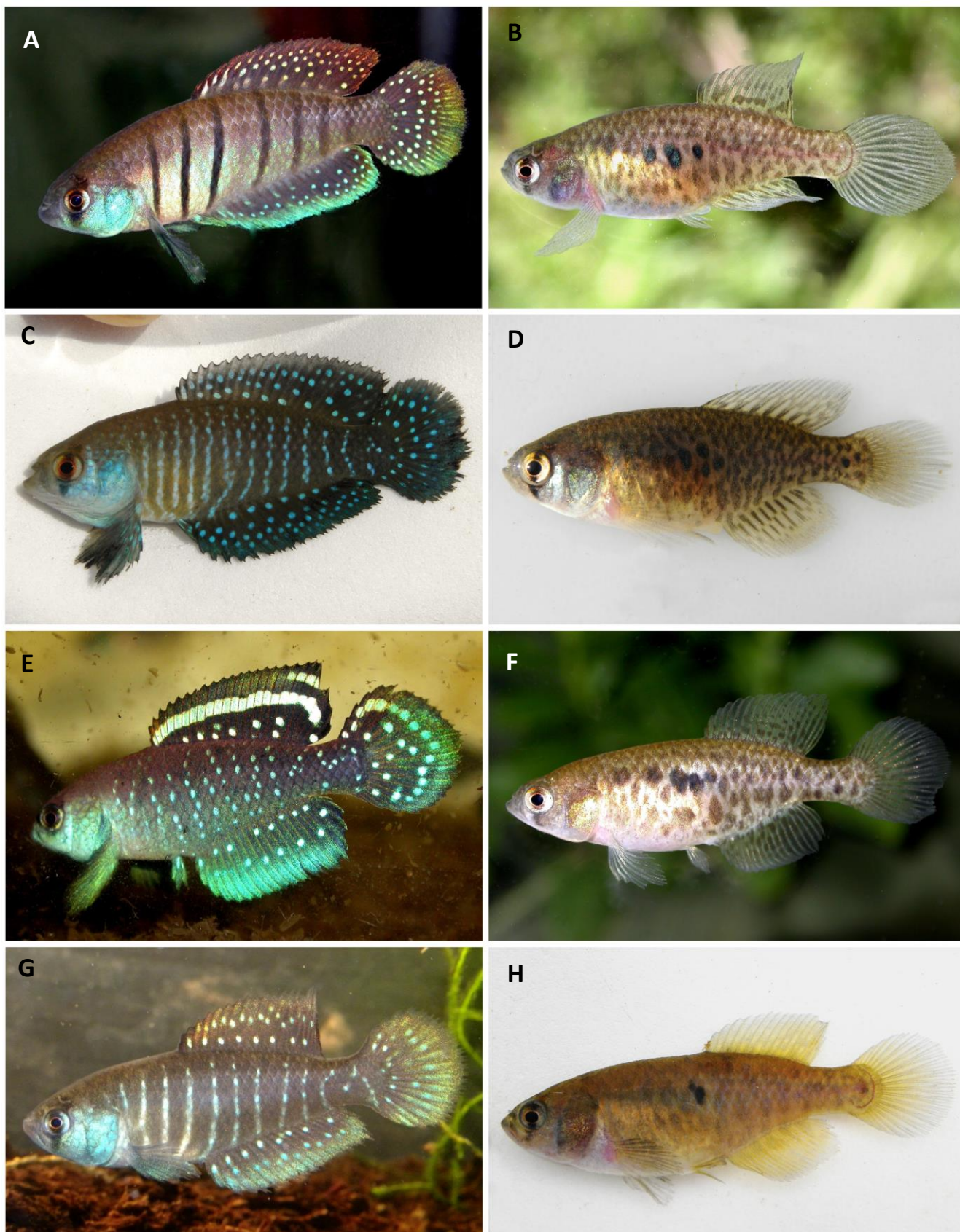


Figura 5. *Matilebias*. *Matilebias alexandri* (A-B), Entre Ríos, Argentina. *Matilebias periodicus* (C-D), Rio Grande do Sul, Brasil. *Matilebias toba* (E-F), Chaco, Argentina. *Matilebias juanlangi* (G-H), Cerro Largo, Uruguay. Fotografías: Pablo Calviño (A, B, E, F) y Sebastián Serra (C, D, G, H).

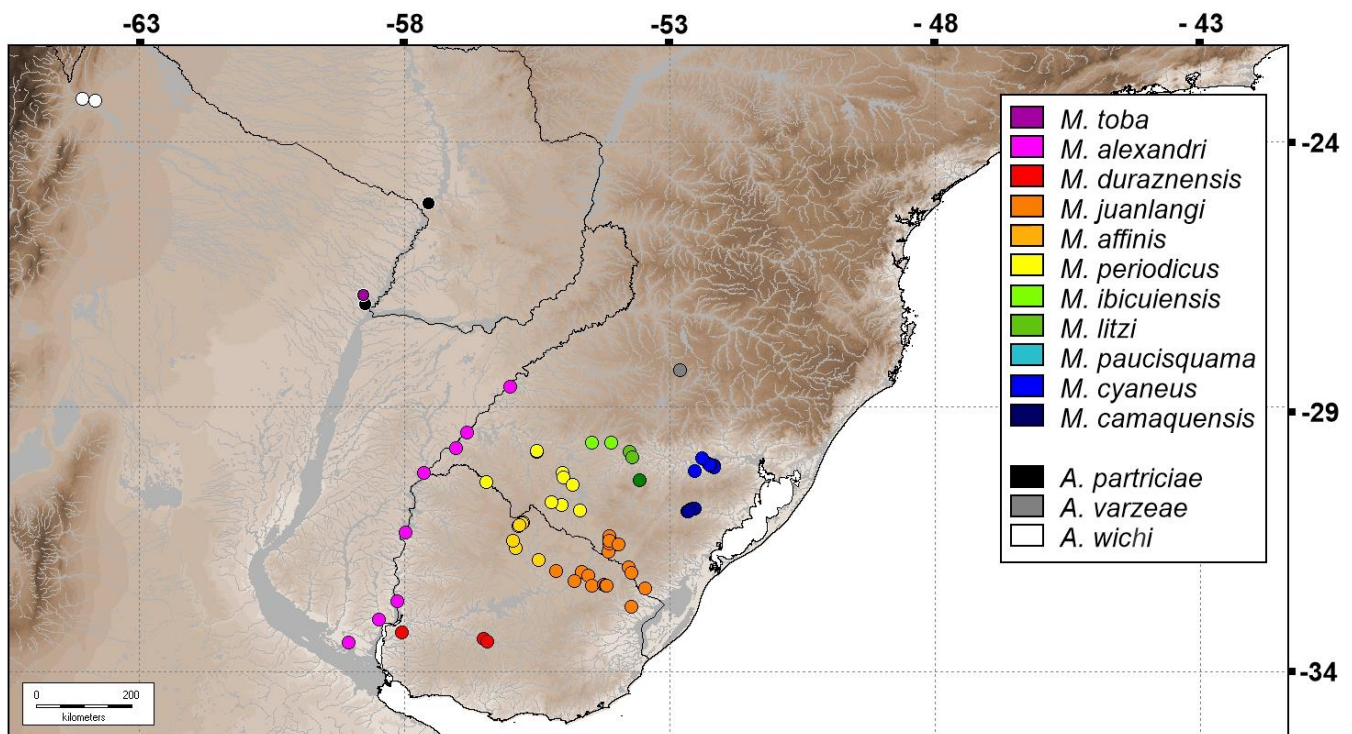


Figura 6. Distribución geográfica reportada para las especies de los géneros *Matilebias* y *Austrolebias*.

Matilebias paucisquama, *Matilebias periodicus*, *Matilebias toba*.

El género se caracteriza, entre otras cosas, por las siguientes características distintivas en los machos: 1) presencia de manchas iridiscentes verticalmente alineadas en todo el flanco, formando líneas o bandas, 2) borde de las escamas debajo de la aleta dorsal de color gris claro a gris amarillado, y 3) ausencia de manchas iridiscentes en la región media y distal de las aletas pectorales (a diferencia de lo que se observa en *Argolebias*). Además, las hembras presentan una o más manchas negras dispuestas irregularmente en la región posterior del flanco y el pedúnculo caudal.

El género *Matilebias* se distribuye en las cuencas bajas de los ríos Paraguay y Paraná, así como en la cuenca media y baja del río Uruguay y en el sistema de lagunas Patos-Merín, en los países de Argentina, Brasil y Uruguay (Figura 6). Aunque hay registros informales en las redes sociales sobre la posible presencia de la especie *M. toba* en Paraguay, aún es necesario confirmar su existencia en este país.

***Austrolebias* Costa, 1998 (Figura 7)**

Especie tipo: *Cynolebias bellottii* Steindachner, 1881.

Etimología: "australis" = del sur, "lebias" = pequeño pez.

El género *Austrolebias* fue propuesto en 1998 para agrupar un conjunto de especies que anteriormente pertenecían al género *Cynolebias*. En 2006, Costa sinonimiza *Megalebias* con *Austrolebias*, ya que como resultado de sus análisis filogenéticos encontró que las especies del primero formaban un grupo dentro del grupo de especies de *Austrolebias*. Originalmente, el subgénero *Austrolebias* se utilizó para agrupar las especies del "grupo *bellottii*", que ahora conforman el género *Austrolebias* en sentido estricto, así como las especies del "grupo *adloffii*" (ahora en *Garcialebias*) y a *Amatolebias partriciae*. Sin embargo, Loureiro y colaboradores restringieron el uso del subgénero *Austrolebias* solo a las especies del "grupo *bellottii*". En nuestro trabajo, se restringe este género a las



Figura 7. *Austrolebias*. *Austrolebias bellottii* (A-B), Buenos Aires, Argentina. *Austrolebias univentripinnis* (C-D), Cerro Largo, Uruguay. *Austrolebias vanderbergi* (E-F), Salta, Argentina. *Austrolebias melanoorus* (G-H), Tacuarembó, Uruguay. Fotografías: Pablo Calviño (A, B, E, F) y Sebastián Serra (C, D, G, H).

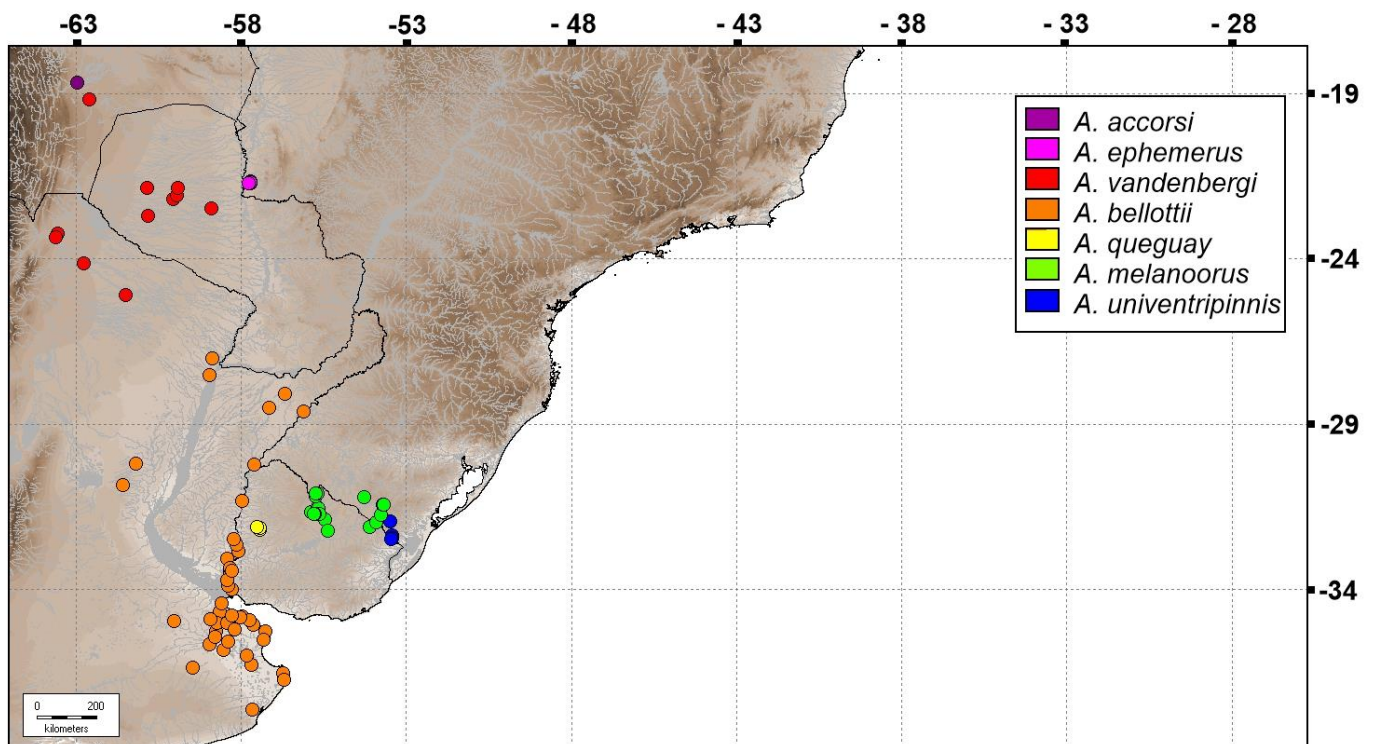


Figura 8. Distribución geográfica reportada para las especies del género *Austrolebias*.

siguientes especies: *Austrolebias accorsii*, *Austrolebias bellottii*, *Austrolebias ephemerus*, *Austrolebias melanoorus*, *Austrolebias queguay*, *Austrolebias univentripinnis*, *Austrolebias vanderbergi*.

Las características distintivas de este género incluyen 1) la forma triangular de la aleta anal en las hembras, con los radios anteriores proporcionalmente más largos, 2) las aletas pectorales de los machos hialinas con un margen negro y submargen verde azulado iridiscente, excepto en *A. melanoorus*, que carece del submargen iridiscente, y 3) manchas oscuras no alineadas verticalmente en el pedúnculo caudal de las hembras.

La distribución del género abarca gran parte de la cuenca del Río de la Plata (excluyendo las regiones media y alta de las cuencas del Paraná y el Uruguay), la cuenca de la Laguna Merín y las cabeceras de la cuenca del Río Mamoré, en Argentina, Uruguay, Brasil, Bolivia y Paraguay (Figura 8).

***Gymnolebias* Costa, 2008 (Figura 9)**

Especie tipo: *Cynolebias gymnoventris* Amato, 1986.

Etimología: “*gymnos*” = desnudo (en relación con la región abdominal sin escamas), “*lebias*” = pequeño pez.

El género *Gymnolebias* fue propuesto originalmente como subgénero de *Austrolebias* en 1998 para agrupar a las especies con las siguientes características: “región ventral sin escamas, región sub y supraorbital sin marcas oscuras, y flancos del cuerpo de los machos marrón oscuro a negro, sin marcas brillantes y con bandas grises claras”. Tanto en su uso original como subgénero como en el actual como género, la composición de especies de este grupo ha permanecido igual, siendo además consistente en todos los análisis filogenéticos con datos morfológicos y genéticos que se han realizado a lo largo del tiempo. En concreto *Gymnolebias* se halla compuesto por las siguientes

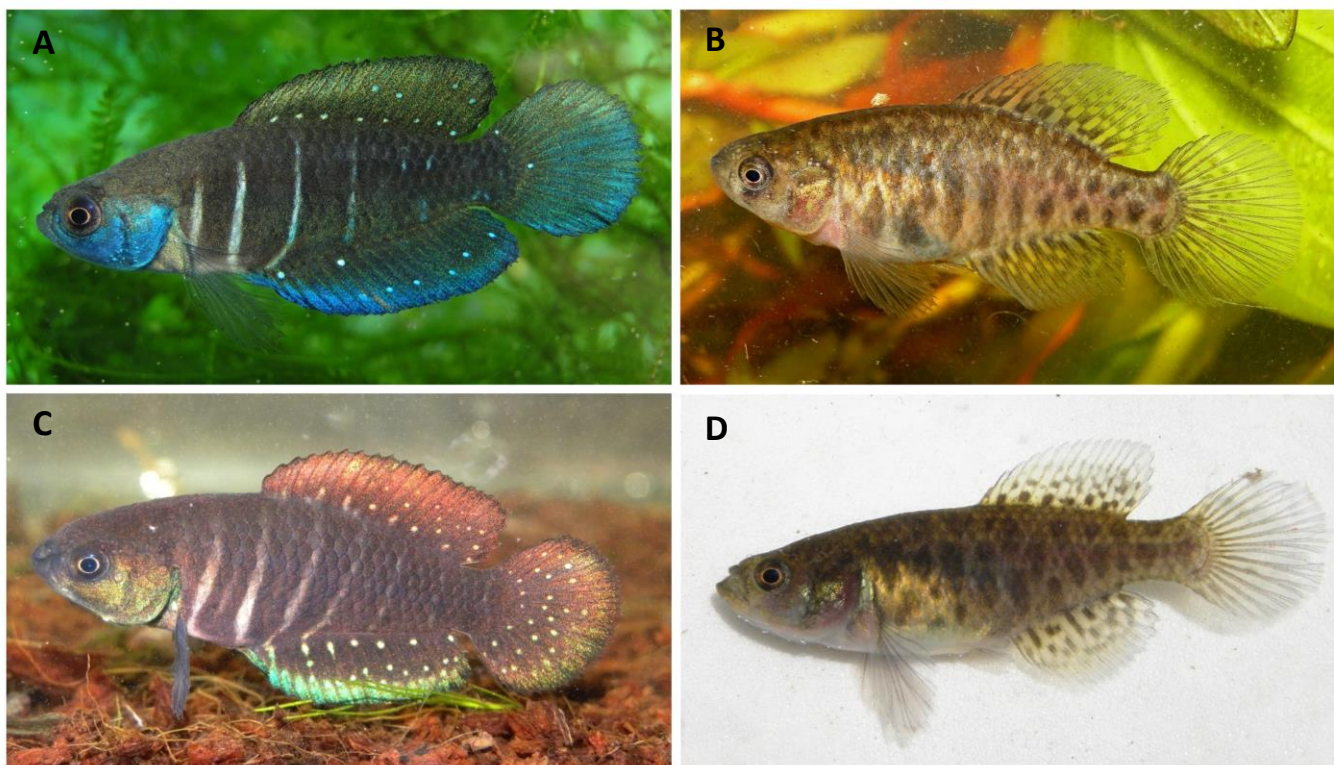


Figura 9. *Gymnolebias*. *Gymnolebias jaegari* (A-B), Rio Grande do Sul, Brasil. *Gymnolebias gymnoventris* (C-D), Lavalleja, Uruguay. Fotografías: Matheus Volcan (A, B) y Sebastián Serra (C, D).

especies: *Gymnolebias gymnoventris* y *Gymnolebias jaegari*.

En su definición actual el género *Gymnolebias*, se caracteriza por 1) la ausencia de escamas en la zona ventral del cuerpo, 2) la presencia poco notoria o ausencia de bandas gris oscuro debajo y sobre el ojo, y 3) los flancos de los machos en tonos marrón oscuro a negro con bandas verticales en gris claro, más anchas en la región anterior.

Hasta el momento, se ha registrado la presencia de *Gymnolebias* en las cuencas asociadas al sistema de lagunas Patos-Merín, en Brasil y Uruguay (Figura 11).

***Acantholebias* Costa, 2008 (Figura 10)**

Especie tipo: *Cynolebias luteoflammulatus* Vaz-Ferreira, Sierra de Soriano & Scaglia de Paulete, 1964.

Etimología: “*akantha*” = espina (en relación a los órganos de contacto de los flancos y aletas), “*lebias*” = pequeño pez.

Acantholebias fue originalmente creado como un subgénero de *Austrolebias* en 1998 para incluir solamente a *Acantholebias luteoflammulatus*. En 2018, Loureiro y sus colegas describieron a *Acantholebias quirogai* y la incluyeron como el segundo integrante de este subgénero. En nuestro trabajo actual, mantenemos la composición de especies del género consistente en esas dos especies: *Acantholebias luteoflammulatus* y *Acantholebias quirogai*.

Este género se caracteriza por presentar, entre otras características, las siguientes en los machos adultos: 1) un borde ancho de las escamas del dorso que va desde gris claro hasta gris amarronado, 2) ausencia de marcas iridiscentes en los flancos, 3) una barra vertical oscura en la parte posterior de la aleta dorsal, que es más visible en ejemplares juveniles, 4) aletas pectorales de color verde azulado brillante.

Acantholebias se distribuye en la cuenca alta del río Negro (Río Uruguay bajo), así como en las cuencas atlánticas del este de Uruguay y en las cuencas asociadas a la laguna Merín, presente en Brasil y Uruguay (Figura 11).



Figura 10. *Acantholebias*. *Acantholebias luteoflammulatus* (A-B), Rocha, Uruguay. *Acantholebias quirogai* (C-D), Cerro Largo, Uruguay. Fotografías: Sebastián Serra.

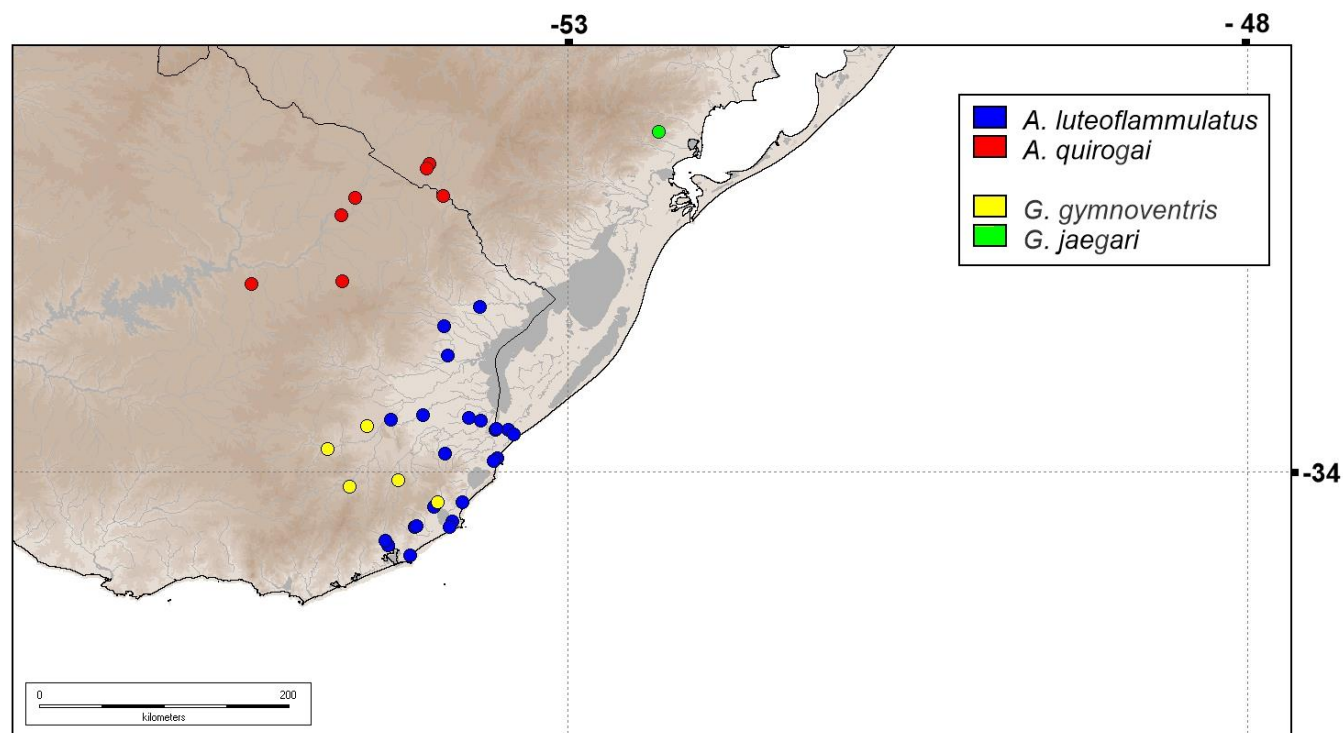


Figura 11. Distribución geográfica reportada para las especies de los géneros *Gymnolebias* y *Acantholebias*.

Megalebias Costa, 1998 (Figura 12)

Especie tipo: *Cynolebias wolterstorffi* Ahl, 1924.

Etimología: “mega” = grande, “lebias” = pequeño pez.

A partir de un análisis filogenético basado en características morfológicas, Costa creó el género *Megalebias* en 1998 para agrupar un conjunto de especies grandes que previamente se encontraban en el género *Cynolebias*, muchas de las cuales se creía que eran ictiófagas. En un análisis posterior

en 2006, Costa encontró que estas especies formaban un grupo anidado dentro del género *Austrolebias*. Para evitar que el género *Austrolebias* fuera un grupo “no natural” que incluía a un ancestro común pero no a todos sus descendientes, Costa decidió sinonimizar *Megalebias* con *Austrolebias*, quedando el último como válido, aunque menciona a *Megalebias* como un subgénero válido sin dar detalles. Este subgénero se confirma en su trabajo de 2008, donde propuso los otros subgéneros de *Austrolebias*.



Figura 12. *Megalebias*. *Megalebias wolterstorffi*, Rio Grande do Sul, Brasil. Fotografías: Matheus Volcan.

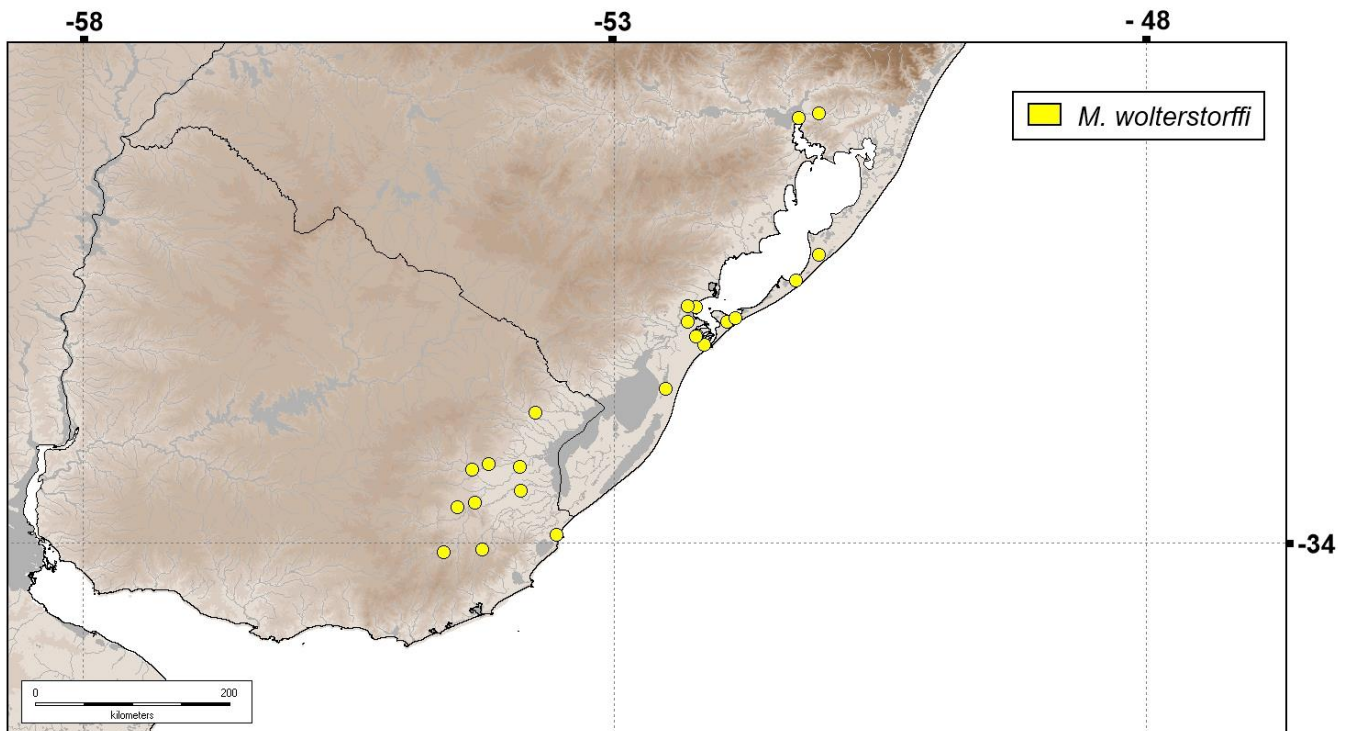


Figura 13. Distribución geográfica reportada para el género *Megalebias*.

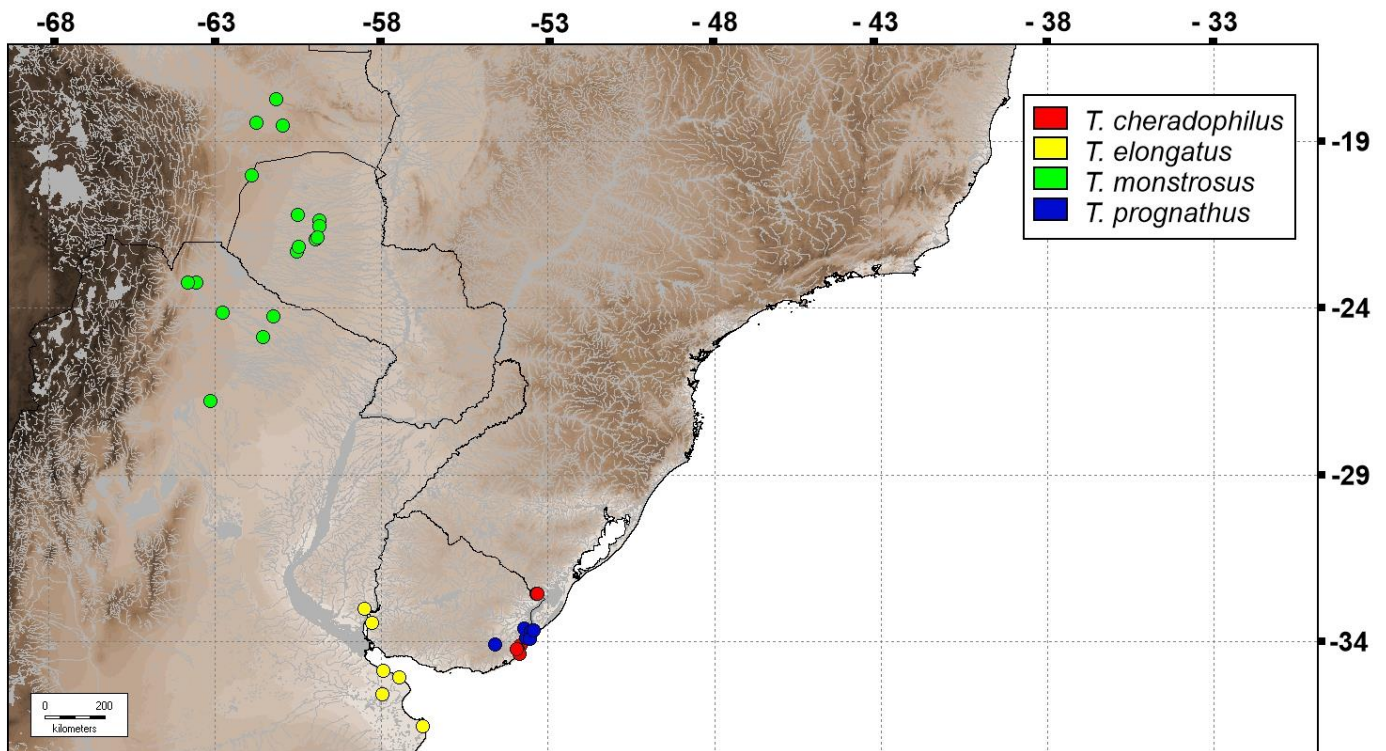


Figura 14. Distribución geográfica reportada para el género *Titanolebias*.

En estudios posteriores que se basan en datos morfológicos, se ha encontrado que un grupo de especies forman un grupo cohesivo que incluye a *T. elongatus*, *T. monstrosus*, *T. cheradophilus*, *T. prognathus* y *M. wolterstorffi*. Sin embargo, la mayoría de los análisis filogenéticos que se basan solo en datos moleculares (genes) encuentran que *M. wolterstorffi* no está estrechamente relacionada con las otras especies mencionadas. En nuestro trabajo reciente, encontramos resultados similares. En el caso de los datos combinados de morfología y genes, obtuvimos a *M. wolterstorffi* como la especie hermana de las otras especies del grupo, mientras que cuando se analizan solo los datos moleculares, esta especie se ubica en un lugar distante de este grupo dentro del árbol. La aparente inconsistencia entre los diferentes análisis puede deberse a una convergencia evolutiva a nivel morfológico en especies ictiófagas o depredadoras de acecho de gran tamaño entre *M. wolterstorffi* y las otras especies, lo que genera la evolución independiente de muchas características similares, que terminan agrupando a las especies de linajes diferentes juntas al analizar

ese tipo de información. Por lo tanto el resto de las especies de este grupo son incluidas en un nuevo género denominado *Titanolebias*.

En consecuencia, el género *Megalebias* ahora consiste en una única especie, *M. wolterstorffi*, que se puede distinguir de otros géneros por una serie de características, como la presencia de entre 25 y 40 escamas en la línea lateral, barra suborbital dirigida hacia atrás y la separación de las aletas pélvicas.

Esta especie habita en la zona de planicies de inundación y humedales del sistema de lagunas Patos-Merín en Uruguay y Brasil (Figura 13).

***Titanolebias* Alonso et al., 2023 (Figure 15)**

Especie tipo: *Cynolebias elongatus*
Steindachner, 1881

Etimología: de la mitología griega, los *Titanes* (Τιτᾶνες, Titânes, singular: Τιτάν, -ήν, Titán) eran dioses pre-olímpicos hijos de los dioses Urano (Cielo) y Gaia (Tierra), conocidos por su gran tamaño; “*lebias*” = pequeño pez.

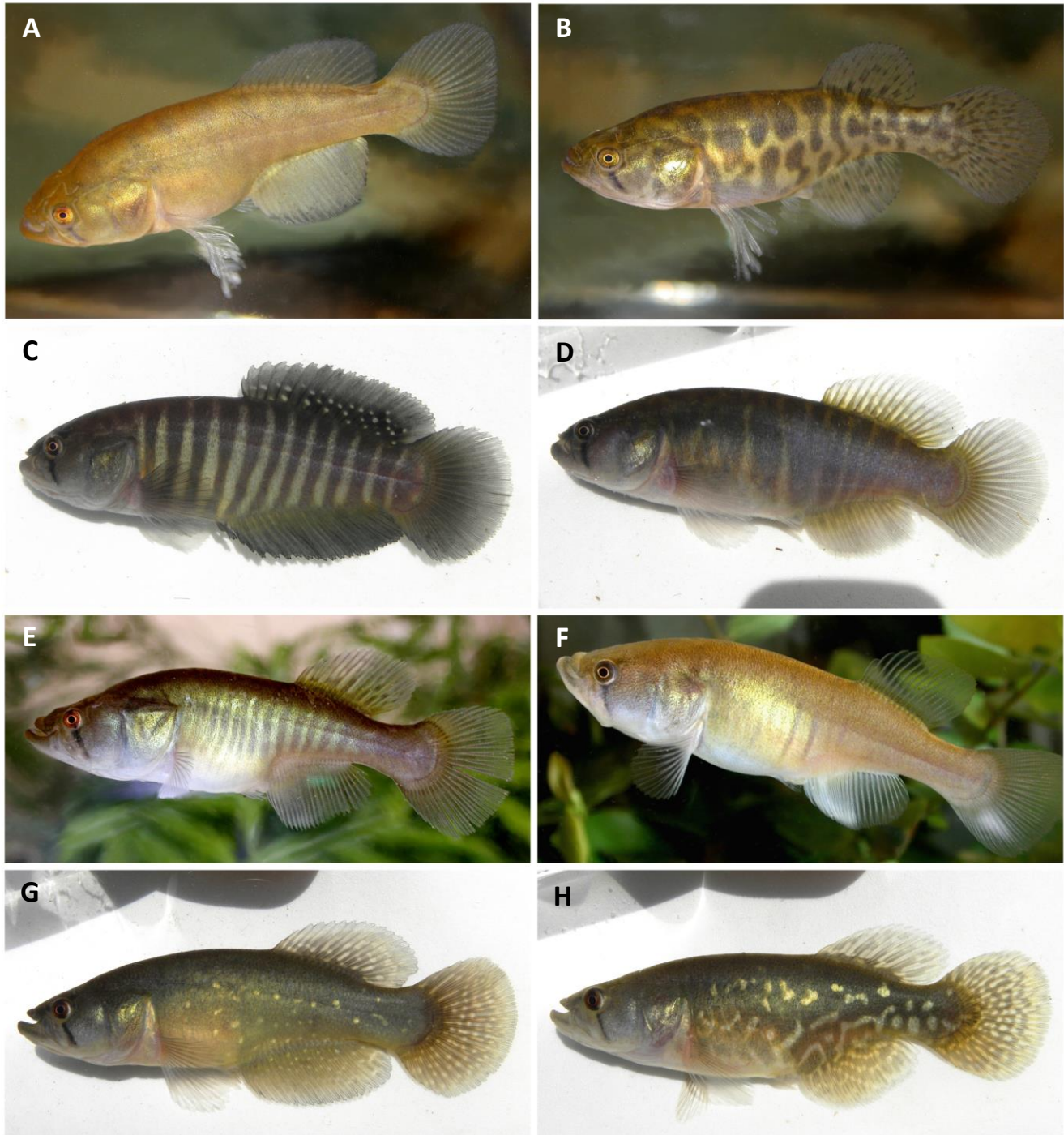


Figura 15. *Titanolebias*. *Titanolebias elongatus* (C-D), Buenos Aires, Argentina. *Titanolebias cheradophilus* (E-F), Lavalleja, Uruguay. *Titanolebias monstrosus* (G-H), Salta, Argentina. *Titanolebias prognathus* (I-J) Lavalleja, Uruguay. Fotografías: Pablo Calviño (A, B, E, F) y Sebastián Serra (C, D, G, H).

En *Titanolebias* hemos agrupado especies que previamente se habían relacionado con el género/subgénero *Megalebias*, a excepción de *Megalebias wolterstorffi*. Estas especies incluyen a *Titanolebias cheradophilus*, *Titanolebias elongatus*, *Titanolebias monstrosus* y *Titanolebias prognathus*.

Entre las características que permiten reconocer al género *Titanolebias* se encuentran: 1) la presencia de más de 40 escamas en la línea lateral, y 2) el color amarillo pastel a dorado del centro de las escamas en los flancos, sobre la aleta anal.

La distribución conocida de este género abarca gran parte de la cuenca del Río de la Plata (excluyendo los ríos Uruguay y Paraná medio y alto), las cabeceras de la cuenca del Río Matoré, la cuenca de la Laguna Merín y las cuencas atlánticas del este de Uruguay, en Argentina, Brasil, Bolivia, Uruguay y Paraguay (Figura 14).

***Acrolebias* Costa, 2008 (Figura 16)**

Especie tipo: *Cynolebias carvalhoi* Myers, 1947.

Etimología: del griego “akro” = cima o cumbre (en relación con la altitud de los sitios donde viven estos peces), “lebias” = pequeño pez.

En un principio, *Acrolebias* se propuso como un subgénero de *Austrolebias*, que incluía a *Acrolebias carvalhoi* y *Amatolebias varzeae*. Posteriormente,

Loureiro y colaboradores (2018) propusieron que el subgénero *Acrolebias* se aplicara tentativamente a *Garcialebias araucarianus* y a las especies del “grupo *adloffii*”. Aunque no incluyeron en sus análisis a *Acrolebias carvalhoi*, la especie que lleva el nombre de *Acrolebias*, argumentaron que, como *Acrolebias araucarianus* es “muy similar” y se consideraba cercana a las especies del “grupo *adloffii*”, todo ese grupo de especies podría incluirse en el subgénero *Acrolebias*. En cuanto a *Amatolebias varzeae*, lo obtuvieron emparentado cercanamente con *Amatolebias wichi* y no con *A. carvalhoi* ni las especies del “grupo *adloffii*”, por lo que lo dejaron fuera de ese agrupamiento. A pesar de este trabajo, Lanés y sus colaboradores en un trabajo de 2021 optaron por incluir en este subgénero a dos especies que describen en el mismo, *Garcialebias nubium* y *Garcialebias*



Figura 16. *Acrolebias*. *Acrolebias carvalhoi*, Paraná, Brasil. Fotografías: Marco Vaccari.

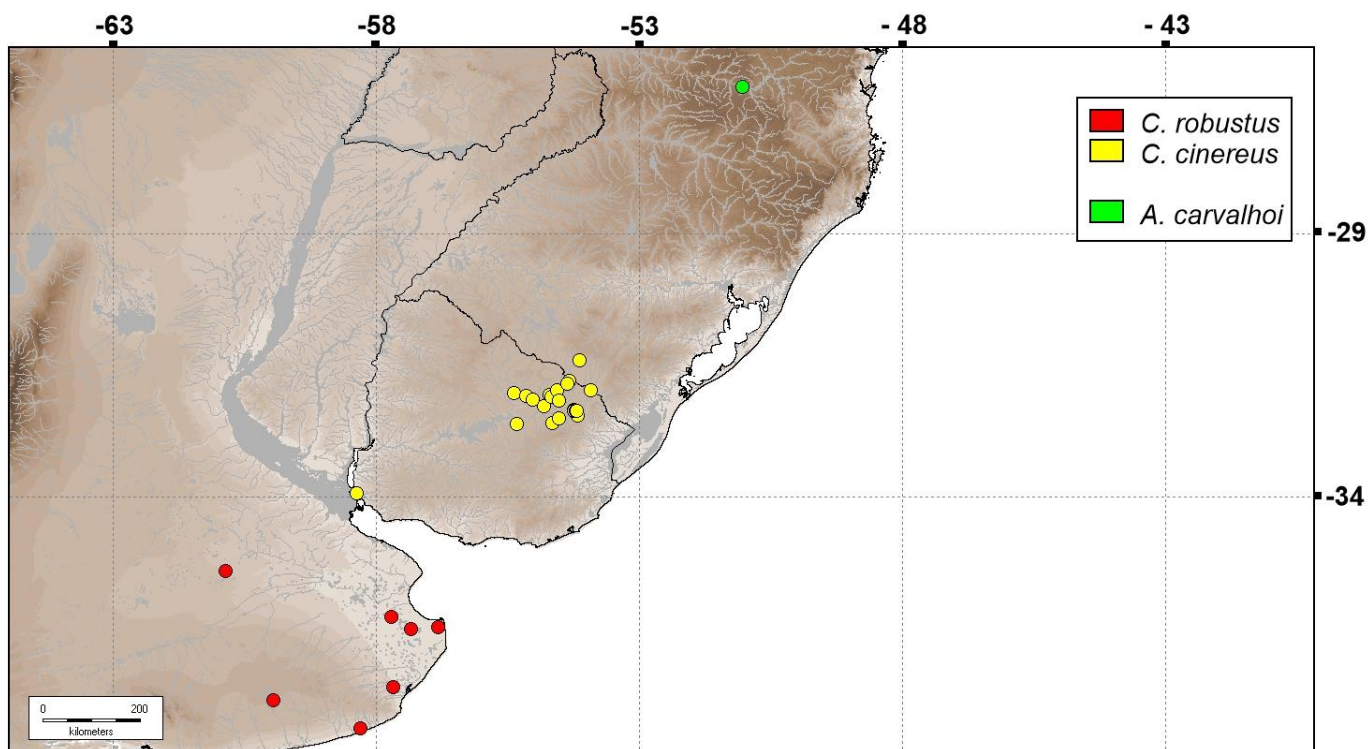


Figura 17. Distribución geográfica reportada para las especies de los géneros *Acrolebias* y *Cypholebias*.

botocudo. En nuestro trabajo, pudimos incorporar en el análisis a *Acrolebias carvalhoi* en base a la información morfológica disponible del trabajo de Costa de 2010, aunque no teníamos secuencias genéticas disponibles de esta especie, mientras que *G. nubium* y *G. botocudo* no pudieron analizarse ya que no teníamos material disponible y las mismas aún no han sido incluidas en análisis filogenéticos.

Como resultado de nuestros análisis, encontramos que *A. carvalhoi* es el grupo hermano, es decir, está más cercanamente relacionada, con las especies del género *Cypholebias* (*C. cinereus* y *C. robustus*). Como anécdota curiosa, los primeros ejemplares conocidos de *Cypholebias cinereus*, colectados en Uruguay, se identificaron como *A. carvalhoi* (más detalles en Serra & Alonso, 2020). Basándonos en estos resultados, restringimos el género *Acrolebias* a *A. carvalhoi*, que por el momento es considerada la única especie perteneciente a este género.

De esta forma, el género se puede reconocer, entre otras características, por presentar 1) flancos dorados con 8 o 9 barras gris violáceo en los machos, 2) aletas pélvicas separadas, 3) el origen de la aleta dorsal anterior al origen de la anal en los machos, y 4) un número característico de radios en las aletas dorsal y anal y escamas en la serie longitudinal.

La única especie de este género es endémica de la cuenca alta del río Iguazú en Brasil (Figura 17), donde solo ha sido colectada en un par de ocasiones desde que se describió en 1947, en una zona altamente degradada por la agricultura, por lo que estaría potencialmente extinta.

***Cypholebias* Costa, 2008 (Figura 18)**

Especie tipo: *Cynolebias robustus* Günther, 1883.

Etimología: “*kyphos*” = jorobado (en relación con la curvatura de la región dorsal anterior a la aleta dorsal de ejemplares adultos), “*lebias*” = pequeño pez.



Figura 18. *Cypholebias*. *Cypholebias cinereus* de (A) Colonia y (B) Cerro Largo, Uruguay. *Cypholebias robustus* (C-D), Buenos Aires, Argentina. Fotografías: Pablo Calviño (C, D) y Sebastián Serra (A, B).

En 1998, se creó el subgénero *Cypholebias* dentro de *Austrolebias* con el objetivo de agrupar a cuatro especies: *Cypholebias cinereus*, *C. robustus*, *C. vazferreirai* y *C. nonoiuliensis*, siendo los dos últimas actualmente consideradas respectivamente sinónimos de las dos primeras. En consecuencia, el género *Cypholebias* está conformado en la actualidad por dos especies: *Cypholebias cinereus* y *Cypholebias robustus*.

Este género puede reconocerse entre otras, por las siguientes características: 1) bandas irregulares finas claras en los flancos de los machos (pueden terminar desapareciendo), 2) aleta caudal redondeada y 3) 26 a 30 radios en la aleta caudal.

El género *Cypholebias* se encuentra distribuido en la cuenca del bajo Río Uruguay en Uruguay, así como en las cuencas asociadas a la laguna Merín en Brasil y Uruguay, y en las cuencas asociadas al Río de la Plata y al Atlántico en la Provincia de Buenos Aires en Argentina (Figura 17), siendo la especie más austral del género *C. robustus*.

***Garcialebias* Alonso et al., 2023 (Figura 19)**

Especie tipo: *Cynolebias reicherti* Loureiro & García, 2004

Etimología: el nombre del género está dedicado a la investigadora uruguaya Dra. Graciela García, quien se especializa en genética de peces neotropicales, especialmente en la familia Rivulidae. El nombre "*Garcialebias*" combina su apellido con el término "*lebias*", que significa pequeño pez en griego.

El género *Garcialebias* incluye una historia taxonómica relativamente compleja con diversos trabajos que han propuesto diferentes nombres y agrupaciones de especies, en base a diferentes resultados filogenéticos de diversos estudios basados en datos morfológicos y/o moleculares, generado diferentes interpretaciones sobre cómo clasificar estas especies. Costa (2008) agrupó varias de ellas en el "grupo *adloffii*", dentro del subgénero *Austrolebias*. García y colaboradores (2014) sugieren que no estarían cercanamente relacionadas

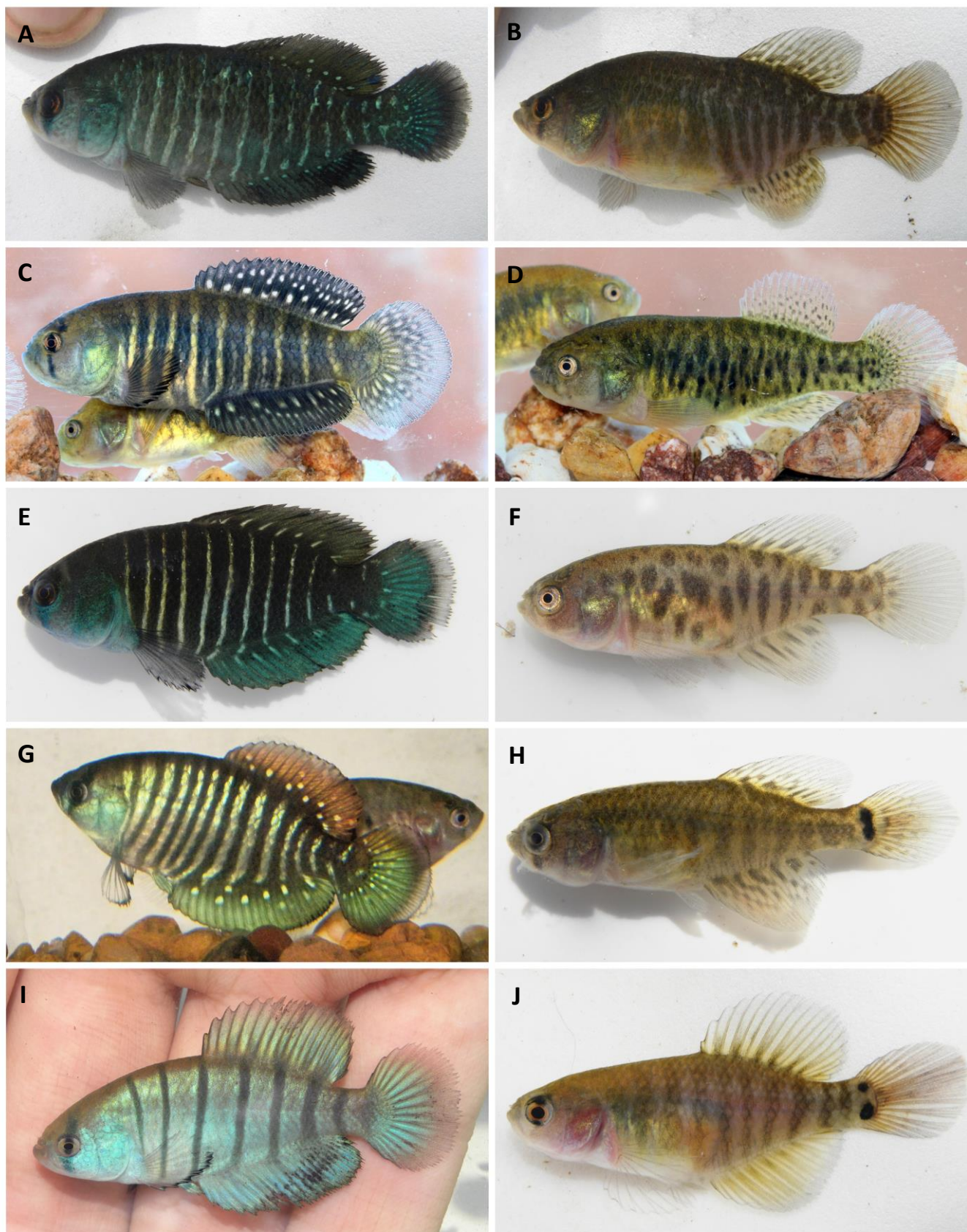


Figura 19. *Garcialebias*. *Garcialebias viarius* (A-B), Rocha, Uruguay. *Garcialebias nubium* (C-D), Rio Grande do Sul, Brasil. *Garcialebias arachan* (E-F), Río Negro, Uruguay. *Garcialebias charrua* (G-H), Rocha, Uruguay. *Garcialebias reicherti* (I-J) Treinta y Tres, Uruguay. Fotografías: Matheus Volcan (C, D) y Sebastián Serra (A, B, E, F, G, H, I, J).

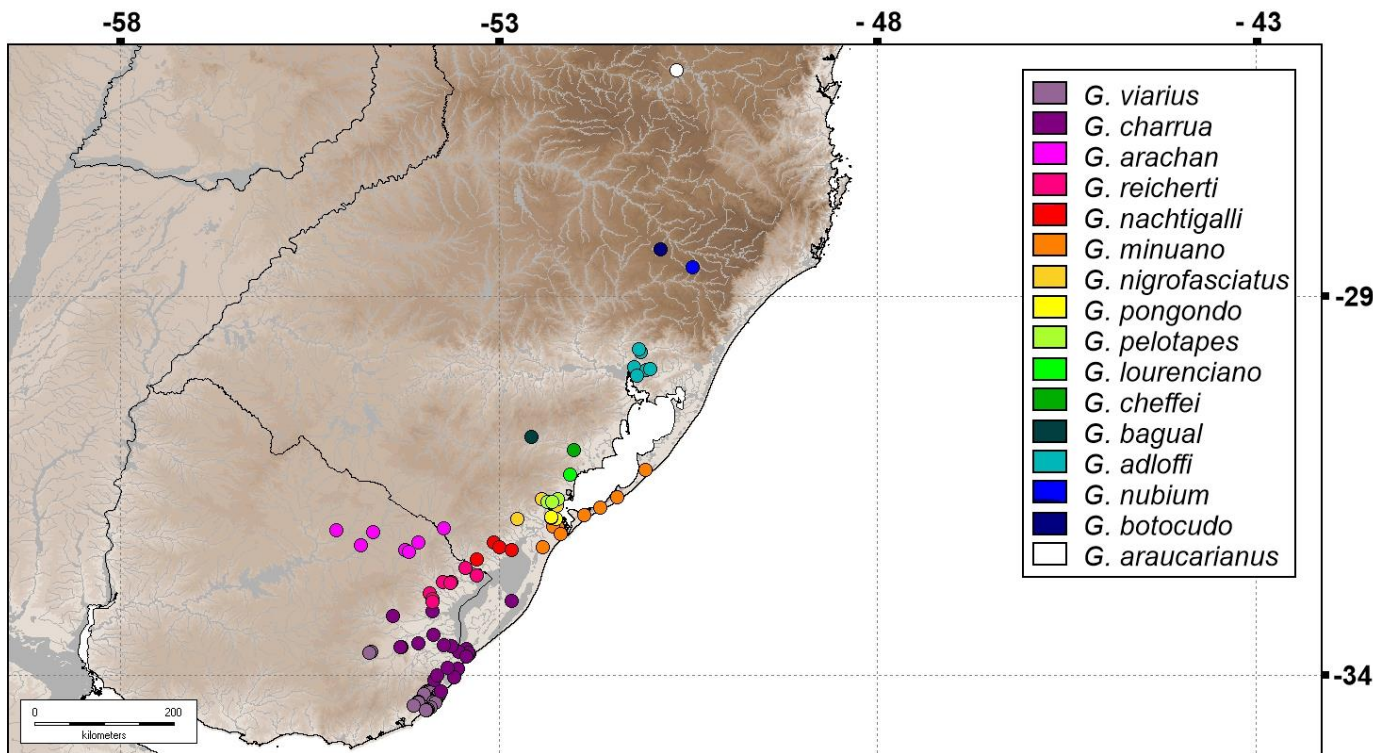


Figura 20. Distribución geográfica reportada para las especies del género *Garcialebias*.

al "grupo *bellottii*" (subgénero *Austrolebias*). En tanto Loureiro y colaboradores (2018) los clasifican en el subgénero *Acrolebias* junto con *G. araucarianus* y *A. carvalhoi*, aunque no incluyen esta última especie en el análisis que es la portadora del nombre *Acrolebias*, sino que asumen que esas especies deben estar emparentadas con *A. carvalhoi* porque opinan que *A. araucarianus* es "parecida" a *A. carvalhoi*. Recientemente, Lanés y colaboradores (2021) incluyen a las especies *G. araucarianus*, *G. botocudo* y *G. nubium*, junto con *A. carvalhoi*, en el subgénero *Acrolebias*, y las separaron del resto de las especies del "grupo *adloffii*" que no incluyen en dicho género, pero no se basaron en un análisis filogenético, sino que discuten la presencia ausencia de algunos caracteres compartidos entre estos grupos de especies.

Como resultado de nuestro análisis filogenético encontramos que *Acrolebias carvalhoi* está más estrechamente relacionado con el género *Cypholebias* que con *G. araucarianus* o con las especies del "grupo *adloffii*". Como *Acrolebias carvalhoi* es la especie tipo de *Acrolebias*, las

demás especies no tenían un género que las incluyera. Por lo tanto, hemos creado el género *Garcialebias* para agruparlas. Sin embargo, la inclusión de *G. botocudo* y *G. nubium* en *Garcialebias* es tentativa, ya que no pudieron ser analizadas filogenéticamente y la misma se basa en la observación de características distintivas de ese género que observamos en estas dos especies, utilizando fotografías y las descripciones de estas. Aun así, la inclusión de estas especies en un análisis filogenético podría generar nuevas hipótesis sobre sus relaciones evolutivas y, por tanto, su clasificación taxonómica.

En resumen, el género *Garcialebias* incluye 16 especies: *Garcialebias adloffii*, *Garcialebias arachan*, *Garcialebias araucarianus*, *Garcialebias bagual*, *Garcialebias botocudo*, *Garcialebias charrua*, *Garcialebias cheffei*, *Garcialebias lourenciano*, *Garcialebias minuano*, *Garcialebias nigrofasciatus*, *Garcialebias nachtigalli*, *Garcialebias nubium*, *Garcialebias pelotapes*, *Garcialebias pongondo*, *Garcialebias reicherti* y *Garcialebias viarius*.

Este género se puede distinguir de otros por una serie de características, entre ellas: 1) la forma

aproximadamente triangular de la aleta anal de las hembras, 2) las bandas verticales grises en los flancos de los machos, 3) la ausencia de manchas iridiscentes en los lados del cuerpo de los machos, y 4) las aletas pectorales hialinas con margen oscuro en los machos (excepto en el caso de *viarius*, que carece de este margen oscuro).

El género *Garcialebias* se distribuye en varias cuencas, incluyendo la cuenca del Río Negro, perteneciente a la cuenca baja del Río Uruguay, las cuencas altas del Río Uruguay y Río Iguazú en Brasil, y las cuencas atlánticas de Uruguay y el sistema de lagunas Patos-Merín en Brasil y Uruguay (Figura 20).

Algunos comentarios finales

La hipótesis filogenética propuesta es la más completa en términos de cantidad de especies y tipos y cantidad de información analizada, incluyendo el 90% de las especies, 191 caracteres morfológicos y 10 genes. Esto ha dado como resultado una filogenia con un alto grado de resolución y robustez. Por supuesto, que el conocimiento científico no es inmutable y la incorporación de nueva evidencia (nuevas especies, caracteres morfológicos, genes, etc.) pueden generar algunos cambios en nuestras hipótesis. Sin embargo, como fuimos viendo en los diferentes trabajos científicos que repasamos aquí, muchas agrupaciones de especies han sido resistentes a diferentes tratamientos metodológicos o fuentes de información. Esto indica que las hipótesis filogenéticas tienden a estabilizarse con el tiempo a medida que se acumula más información, aunque debido a la complejidad de los procesos evolutivos, muchas partes de una filogenia pueden ser difíciles de resolver porque justamente representan fenómenos evolutivos complejos, difíciles de modelar con métodos de inferencia filogenética clásicos. Por ejemplo, diversos estudios muestran que los procesos evolutivos suelen ocurrir con flujo genético y que la hibridación entre especies, incluso poco emparentadas, puede ser un fenómeno bastante común en la naturaleza y relevante en términos evolutivos, pudiendo incluso ser un motor de evolución, generando nuevas variantes y especies.

En la medida en que continuamos avanzado con este tipo de estudios muchos nuevos interrogantes surgen acerca de cómo es que este grupo de peces ha evolucionado, que sucesos geológicos, ecológicos, climatológicos, etc. han influido y de qué manera en su evolución. Sabemos que hay mucho camino por recorrer, pero también creemos que este trabajo viene acoplado al conocimiento desarrollado por diversos investigadores a lo largo de más de un siglo, desde Steindachner a Berg, Vaz-Ferreira, Amato, Costa, Loureiro, Lanés, Volcán, García, ¡y tantos otros!, y gracias a quienes podemos decir que hoy nos encontramos sentados a “hombros de gigantes”, y podemos mirar hacia adelante con bases sólidas y plantearnos nuevas preguntas.

Ahora, muchos seguramente se preguntan, ¿para qué sirve este tipo de conocimientos? Primero, para conocer la relación evolutiva entre la diversificación de las especies y los cambios en la geografía, las cuencas y el clima en tiempos para comprender mejor cómo funciona la evolución, lo que se conoce como Biogeografía. En el caso concreto de los peces estacionales, al vivir en lugares con características muy específicas y tener una relativamente baja capacidad de dispersión, suelen presentar una fuerte relación evolutiva con los cambios geológicos en la geografía, como los cambios en la morfología y conectividad de las cuencas, ingresiones marinas, etc. En particular cuando se estudia la relación entre la estructura genética y la geografía se denomina a esos estudios como filogeográficos. La filogeografía utiliza técnicas genéticas para reconstruir la historia evolutiva y los patrones de dispersión, aislamiento, etc. de un linaje (pueden ser poblaciones de una especie o grupos de poblaciones de especies cercanas, por ejemplo) a través del tiempo y el espacio. En el caso de los killis sudamericanos existen varios grupos de investigación dedicados a la temática en Argentina, Brasil y Uruguay.

Por otra parte, las nuevas hipótesis filogenéticas pueden tener un gran impacto en las políticas de conservación de la biodiversidad, la gestión territorial y el planeamiento de áreas protegidas. Las áreas geográficas con mayor diversidad filogenética son potencialmente más importantes

para la conservación que las que poseen menor diversidad. Por ejemplo, si tenemos un área en la que habitan una especie de *Garcialebias*, una de *Titanolebias* y una de *Acantholebias*, esta va a ser *a priori* más valiosa desde el punto de vista de la conservación que un área que tiene tres especies de *Garcialebias*. Cuando no todas las áreas pueden ser conservadas debido a la expansión agraria, urbanística u otras razones, este tipo de criterios pueden ser útiles para decidir en cuáles enfocar nuestros recursos y esfuerzos de conservación. En el caso de los peces estacionales sudamericanos, este tipo de estudios (por ejemplo: Costa, 2012; Garcez *et al.*, 2022) se encuentran en fases tempranas de desarrollo y, por el momento, son principalmente liderados por investigadores de Brasil. Es crucial continuar invirtiendo en investigaciones como estas, ya que pueden brindar información valiosa para la conservación de estas especies y la protección de sus hábitats. Además, este enfoque puede ser aplicado a otros grupos de especies en todo el mundo y resultar de gran ayuda en la toma de decisiones sobre la gestión de la biodiversidad a nivel global.

Es importante recordar que los cambios en los nombres de los organismos no son caprichosos ni carecen de sentido. Por el contrario, reflejan los cambios que ocurren en el conocimiento científico asociado con dichos organismos. La forma en que nombramos a los seres vivos intenta reflejar cómo estos seres están relacionados desde el punto de vista evolutivo. Como resultado, las nuevas hipótesis filogenéticas a menudo implican cambios en la nomenclatura, como ha sido el caso de nuestro trabajo.

Si bien la decisión de elevar agrupaciones subgenéricas a géneros puede tener un componente subjetivo, consideramos que este cambio ayuda a visualizar la existencia de estas agrupaciones evolutivamente definidas y relativamente homogéneas tanto morfológica como genéticamente. Esto es útil para todo lo comentado en párrafos anteriores, incluyendo la toma de decisiones sobre la conservación y protección de la biodiversidad en áreas prioritarias con una mayor diversidad filogenética. Por ejemplo, uno de los charcos que es zona de estudio

de nuestro grupo de trabajo, contenía tres especies pertenecientes al género *Austrolebias*, ahora podemos decir que este charco posee mayor riqueza en lo que respecta a la diversidad genérica, ya que además del género *Austrolebias*, también están presentes los géneros *Argolebias* y *Titanolebias* (*Austrolebias bellottii*, *Argolebias nigripinnis* y *Titanolebias elongatus*). En conclusión, seguir investigando en este tipo de enfoques nos permitirá avanzar en la comprensión y conservación de la biodiversidad global.

Agradecimientos

Nos gustaría expresar nuestro agradecimiento a Matheus V. Volcan y Marco Vaccari por permitirnos utilizar sus fotografías. También agradecemos a Nicolás Papa por permitirnos tomar fotografías de su ejemplar macho de *Garcialebias charrua*. Además, queremos agradecer a todos los miembros de la Killifish Foundation y Autóctonos de Uruguay por su apoyo constante en este y otros proyectos. Dedicamos este trabajo a la memoria de Luis H. Amato (1963-2019) y Matías Pandolfi (1975-2021).

Bibliografía

- Alonso, F., P.A. Calviño, G.E. Terán & I. García. 2016. Geographical distribution of *Austrolebias monstrosus* (Huber, 1995), *A. elongatus* (Steindachner, 1881) and *A. vanderbergi* (Huber, 1995) (Teleostei: Cyprinodontiformes), with comments on the biogeography and ecology of Rivulidae in Pampasic and Chaco floodplains. *Check List*, 12(4), 1945: 1-7
- Alonso, F., G.E. Terán, P. Calviño, I.D. García, Y. Cardoso & G. García. 2018. An endangered new species of seasonal killifish of the genus *Austrolebias* (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei) from the Bermejo river basin in the Western Chacoan Region. *PLoS one* 13: e0196261.
- Alonso F., G.E. Terán, W.S. Serra Alanís, P. Calviño, M.M. Montes, I.D. García, J.A. Barneche, A. Almirón, L. Ciotek, P. Giorgis, J. Casciotta. 2023. From the mud to the tree: phylogeny of *Austrolebias* killifishes, new generic structure and description of a new species (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. XX, 1–30. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlad032>
- Costa, W.J.E.M. 1998. Phylogeny and classification of Rivulidae revisited: Origin and evolution of annualism and miniaturization in rivulid fishes

- (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei). *Journal of Comparative Biology*, 3(1): 33-92
- Costa, W.J.E.M. 2006. The South American annual killifish genus *Austrolebias* (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae): phylogenetic relationships, descriptive morphology and taxonomic revision. *Zootaxa*, 1213(1): 1-162.
 - Costa, W.J.E.M. 2008. Catalog of Aplocheiloid killifishes of the world. *Reproarte*, Rio de Janeiro, 127 pp.
 - Costa, W.J.E.M. 2010. Historical biogeography of Cynolebiasine annual killifishes inferred from dispersal–vicariance analysis. *Journal of Biogeography*, 37: 1995-2004.
 - Costa, W.J.E.M. 2012. Delimiting priorities while biodiversity is lost: Rio's seasonal killifishes on the edge of survival. *Biodiversity and Conservation*, 21: 2443-2452
 - Costa, W.J.E.M. 2014. *Austrolebias araucarianus*, a new seasonal killifish from the Iguacu river drainage, Southern Brazilian Araucarian Plateau Forest (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 25: 97-101.
 - Garcez, D.K., C. Barbosa, M.O. Fernandes, M.V. Volcan & L.J. Robe. 2022. Hotspots of annual fish along the Patos-Mirim Lagoon System and adjacent areas in Southern Brazil, with an evaluation of conservation priority for species and localities. *Biodiversity and Conservation*, 31: 1945-1967
 - García, G., G. Wlasiuk & E.P. Lessa. 2000. High levels of mitochondrial cytochrome b divergence and phylogenetic relationships in the annual killifishes of the genus *Cynolebias* (Cyprinodontiformes, Rivulidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 129: 93-110.
 - García, G., F. Alvarez-Valin & N. Gómez. 2002. Mitochondrial genes: signals and noise in the phylogenetic reconstruction of the annual killifish genus *Cynolebias* (Cyprinodontiformes, Rivulidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 49-59.
 - García, G., V. Gutiérrez, N. Ríos, S. Serra, P.A. Calviño, A. Duarte & M. Loureiro. 2019. Contrasting morphology with population genetics approach: an insight to revision of the Neotropical annual fish "*Austrolebias robustus*" species group based on a taxonomic integrative framework. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 57: 591-605
 - García, G., V. Gutiérrez, N. Ríos, B. Turner, F. Santiañaque, B. López-Carro & G. Folle. 2014. Burst speciation processes and genomic expansion in the neotropical annual killifish genus *Austrolebias* (Cyprinodontiformes, Rivulidae). *Genetica*, 142: 87-98.
 - Helmstetter, A.J., A.S. Papadopoulos, J. Igea & T.J. Van Dooren. 2020. Trait evolution and historical biogeography shape assemblages of annual killifish. *Journal of Biogeography*, 47: 1955-1965
 - Lanés, L.E.K., M.V. Volcan, L. Maltchik. 2021. Two new annual fishes (Cyprinodontiformes: Rivulidae) unexpectedly discovered in the highlands of southern Brazil. *Zootaxa*, 4949: 499-520
 - Loureiro, M., A. Duarte & M. Zarucki. 2011. A new species of *Austrolebias* Costa (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from northeastern Uruguay, with comments on distribution patterns. *Neotropical Ichthyology*, 9: 335-342.
 - Loureiro, M., R.O. de Sá, W. Serra, F. Alonso, D. Nielsen, P. Calviño, M.V. Volcan, E. Lanés, A. Duarte & G. García. 2018. Review of the Family Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidei) and a molecular and morphological phylogeny of the annual fish genus *Austrolebias* Costa 1998. *Neotropical Ichthyology*, 16(3): e180007.
 - Serra-Alanis, W.S. & F. Alonso. *Austrolebias cinereus*: desandando el camino. *Documentos de Divulgacion*, Museo Nacional de Historia Natural, 9: 1-4.
 - Volcan, M.V. & F. Severo-Neto. 2019. *Austrolebias ephemerus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae), a new annual fish from the upper Rio Paraguai basin, Brazilian Chaco. *Zootaxa*, 4560(3): 541–553.

MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL

CASILLA DE CORREO 399

11.000 MONTEVIDEO, URUGUAY

e-mail: mnhn@mec.gub.uy

<http://www.mnhn.gub.uy>