

La ictiofauna cenotícola (peces de cenote) más relevante de la península de Yucatán

Juan J. Schmitter-Soto

Introducción

En la península de Yucatán, los cenotes son el ambiente dulceacuícola por excelencia. Por la naturaleza kárstica de la región, éstos se forman por disolución de la roca caliza y representan el tipo de cuerpo de agua más común, y a veces el único, en la mayor parte de la península. No obstante, en el centro y sur hay también lagunas, como Silvituc y Bacalar, y ríos, como el Champotón y el Hondo, pero en el norte predominan los cenotes.

La disposición de los cenotes no es del todo aleatoria, ya que hay cierta alineación siguiendo el borde del cráter de Chicxulub, que data del Jurásico, y hoy el cráter está sepultado bajo decenas de metros de roca, pero es todavía visible en la superficie bajo la forma del Anillo de Cenotes. Los cenotes, dolinas, pozas o cuevas, pueden reconocerse a distancia en el campo yucateco por su asociación con “álamos” (higueras, género *Ficus*), una vegetación más alta que la predominante en el paisaje y también, si es la hora adecuada, por la presencia de golondrinas y murciélagos. Sin embargo, bajo el agua, o desde la orilla, puede notarse la fauna de peces o ictiofauna cenotícola.

En la península de Yucatán, la ictiofauna cenotícola es un subconjunto anidado de la fauna de peces de lagunas. Por ejemplo, todas las especies de peces del Cenote Azul (Quintana Roo) están presentes también en la adyacente laguna de Bacalar (Quintana Roo), pero no a la inversa. Asimismo, hay al menos dos gradientes de diversidad en peces, donde el número de especies disminuye desde la costa hacia tierra adentro (Wilkins 1982) y también desde el sur de la península hacia el norte (Schmitter-Soto 2002). En los cenotes geológicamente más antiguos, con mayor tiempo de aislamiento, sólo habita el bagre *Rhamdia guatemalensis*, y a veces el guayacón *Gambusia yucatana* y la mojarra del sureste

Mayaheros urophthalmus. En aquellos de formación más reciente (en general, los más costeros), se hallan también sardinitas del género *Astyanax* y, en los salobres bordeados de manglar, topotes (*Poecilia* spp.). Esta distribución de los peces no se explica sólo por la tolerancia a la salinidad, ya que el bagre y las sardinitas son estrictos de agua dulce, a diferencia de la mojarra, el guayacón o los topotes, que toleran concentraciones (casi) marinas (Schmitter-Soto 1998b).

El objetivo de este trabajo es ofrecer reseñas taxonómicas, ecológicas y biogeográficas de cada uno de los peces más relevantes, por su abundancia y distribución, en los cenotes de la península de Yucatán.

Sardinitas (*Astyanax* spp.)

Por mucho tiempo se pensó que todas las sardinitas o pepescas del género *Astyanax* (familia Characidae: no confundir con las sardinas de mar, familia Clupeidae) en América Central y del Norte eran una sola especie: *A. fasciatus*. La especie endémica del norte de Yucatán, *A. altior*, descrita como subespecie de *A. fasciatus* por Hubbs (1936), no había sido considerada especie válida, hasta que fue diferenciada por Schmitter-Soto (1998a), quien sin embargo la identificó equivocadamente como *A. altior* en poblaciones de Quintana Roo y Campeche. En realidad, *A. fasciatus* es endémica del río São Francisco, Brasil, por lo que el nombre *A. aeneus* se usó para las poblaciones de Yucatán (e.g. por Miller et al. 2009). Más tarde, una revisión encontró que *A. bacalarensis* se distribuye en la vertiente del Caribe (Figura. 1) hasta Belice, mientras que *A. angustifrons* se presenta desde Campeche y el Petén guatemalteco, Tabasco y norte de Chiapas. En sentido estricto, *A. aeneus* está restringida a la costa del Pacífico de México y Centroamérica (Schmitter-Soto 2017).



Figura 1. *Astyanax bacalarensis* (foto: Rocío Sánchez Cabrera).

Las especies de *Astyanax* son peces pequeños, menores a los 11 cm de longitud; nadan en cardúmenes, a veces separados por tallas, y más numerosos cuando se componen de individuos jóvenes. Aquellas especies de los que se ha estudiado la ecología trófica (de lo que se alimentan) resultaron ser omnívoras, aunque al crecer se van volviendo depredadoras de peces, crustáceos e insectos y van consumiendo menos plancton. A su vez, las sardinitas de la península constituyen la presa principal del bagre de cenote (ver más adelante), así como de aves acuáticas. Durante la madurez sexual, a eso de los 4 cm de longitud, los machos desarrollan pequeñas espinas sobre los radios de las aletas anal y pélvicas (Schmitter-Soto 1998b).

La sardinita yucateca, *A. altior*, es endémica del noroeste de la península de Yucatán. Por su estrecha distribución, poblaciones pequeñas y aisladas, y en asociación con manglares, un tipo de vegetación que ha sufrido destrucción en torno a sitios tales como Progreso, este pez se ha clasificado en la categoría de riesgo Vulnerable (Jelks et al. 2008; IUCN 2020). Sin embargo, *A. altior* no está en la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT 2010 (SEMARNAT 2010) que considera a las especies endémicas y en peligro de extinción (en adelante NOM-059). La sardinita campechana, *A. angustifrons*, y la sardinita de Bacalar, *A. bacalarensis*, están en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) (IUCN 2020) pero sólo como especies de Preocupación Menor.

Aunque de estirpe dulceacuícola, todas estas sardinitas tienen cierta tolerancia a aguas salobres, y de hecho no habitan en los cenotes más antiguos, tierra adentro. *Astyanax angustifrons* se encuentra a más de 3 ups en los petenes de Campeche (Torres-Castro et al. 2009), *A. altior* hasta 6 ups en cenotes costeros (Miller et al. 2009) y *A. bacalarensis*, presente en la bahía de Chetumal, se ha capturado en aguas de salinidad cercana a 9 ups (Schmitter-Soto 1998b).

En la costa de Yucatán, Hernández-Mendoza et al. (2019) descubrieron que *A. altior* es dominante en sitios de manglar bien conservados, pero no en aquellos que han sufrido impacto y están en proceso de restauración. El hallazgo es interesante, porque las especies del género son muy tolerantes a factores extremos ambientales, incluida su presencia en aguas casi anóxicas (sin oxígeno). Precisamente por su capacidad de estar presente a lo largo del intervalo de conservación-degradación en el río Champotón, se ha utilizado a *A. angustifrons* como indicador de contaminación (Trujillo-Jiménez et al. 2011), y la abundancia relativa de *A. bacalarensis* es uno de los elementos de un índice biótico de integridad para arroyos de la cuenca del río Hondo (Schmitter-Soto et al. 2011).

Bagre de cenote (*Rhamdia guatemalensis*)

El juil, boox o bagre de cenote (Figura 2), familia Heptapteridae, no debe confundirse con los bagres marinos (familia Ariidae), los cuales poseen una espina aserrada en la aleta dorsal que no tiene el boox, ni con los bagres de río (familia Ictaluridae) que tienen ocho barbillones alrededor del hocico, en vez de seis. El bagre de cenote, de cuerpo grisáceo a negruzco, carece de escamas. Suele nadar con las aletas pectorales muy tiesas, a la manera de un pequeño tiburón, y en dichas aletas tiene una espina, fuerte, aguda y aserrada como un anzuelo, que obliga a manejarlo con cuidado si se le pesca.



Figura 2. *Rhamdia guatemalensis* (foto: el autor).

Los bagres de cenote son de los peces más frecuentes en planicies costeras, desde el río Chachalacas, Veracruz, hasta Colombia (Miller et al. 2009), y también en los cenotes yucatecos. Chumba-Segura y Medina-González (2000) lo observaron en más del 50% de las localidades en Yucatán, donde en dos de cada cinco sitios *R. guatemalensis* era la única especie íctica presente. Esta ubicuidad se atribuye a que es más activo por la noche, lo cual puede implicar que es capaz de dispersarse entre cenotes a través de cuevas, lo cual explica su presencia también en las localidades más alejadas de la costa. Inclusive, algunas de sus subespecies tienen los ojos y el pigmento reducidos, como es usual en peces cavernícolas (Hubbs 1936).

El bagre de cenote es omnívoro en otros ambientes, pero en los cenotes es depredador y se alimenta de otros peces (sobre todo de *Astyanax*), además de invertebrados, tanto crustáceos acuáticos como insectos procedentes del área adyacente al cenote. No es un pez pequeño, ya que puede alcanzar los 30 cm de longitud, aunque madura sexualmente desde unos 10 cm. Su época reproductiva principal va de marzo a julio (Schmitter-Soto 1998b).

A pesar de ser tan abundante y común, en la NOM-059 (SEMARNAT 2010) *R. guatemalensis* se enlista como Sujeta a Protección Especial, y en la Lista Roja IUCN como de Preocupación Menor (IUCN 2020). Este peculiar punto de vista se debe a que el bagre de cenote tiene poblaciones de morfología un tanto distintiva, algunas de las cuales fueron descritas como subespecies (Hubbs 1936). Por lo reducido y aislado de sus poblaciones de cenote, Jelks et al. (2008) incluyeron en su lista de peces amenazados de extinción a tres

subespecies: *R. g. decolor*, *R. sacrificii* y *R. g. stygaea*. Estos taxones son de validez dudosa, pero en verdad es más lógico enlistarlos así, de manera subespecífica, que poner en una “lista roja” a toda la especie *R. guatemalensis* como tal. Semejante decisión podría dañar el uso tradicional, si se insistiera en prohibir la captura de este bagre, dado que en algunas comunidades se pesca el bagre de cenote. Además de que es comestible, se busca con fines medicinales, pues se le atribuyen virtudes antiasmáticas (Schmitter-Soto et al. 2002).

Guayacón yucateco (*Gambusia yucatanana*)

El guayacón yucateco, *G. yucatanana*, es la especie más común de la familia Poeciliidae en la región. Su otro nombre común, gupi, es una calca del inglés “guppy”, pero quizá sea más usado que “guayacón”. En Luisiana y la Florida se les llama “mosquitofish”, debido a que incluyen en su dieta larvas de mosquito. Son peces muy pequeños, a lo más de unos 5 ó 6 cm de longitud.

Gambusia yucatanana (Fig. 3), común en toda la península de Yucatán, incluso en cenotes tierra adentro, se distingue de otras especies del género por la forma de la mancha que tiene a manera de “lágrima” debajo del ojo, la cual es más corta que en *G. sexradiata*, que se encuentra sólo en el sur de la península (Pérez-León y Schmitter-Soto 2007). Cuando se presentan ambas especies, reparten su hábitat de tal manera que *G. yucatanana* se distribuye preferentemente en aguas abiertas, mientras que *G. sexradiata* está más en los márgenes, entre la vegetación ribereña.

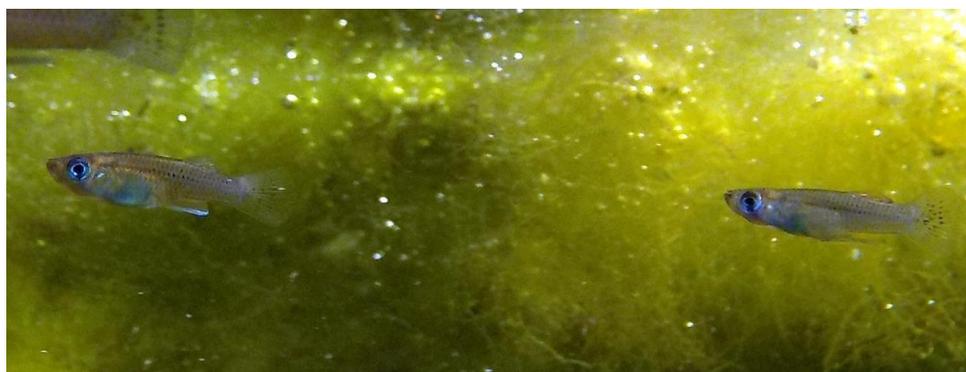


Figura 3. *Gambusia yucatanana* (foto: León Felipe Martínez Juárez).

Se consideraba que existían dos subespecies de *G. yucatanana*: *G. y. yucatanana* en el norte de la península y *G. y. australis* en el sur. Sin embargo, Pérez-León y Schmitter-Soto (2007) ofrecieron evidencia en contra, lo cual abonó a la tendencia reciente de no reconocer

validez a las subespecies nominales de los peces de Yucatán, como se mencionó arriba sobre el bagre y se discute más adelante para la mojarra rayada.

Como todos los pecílidos, *G. yucatanana* es vivípara. Los machos tienen un órgano intromitente con el que fecundan a las hembras, las cuales dan a luz crías vivas. No son peces que se hallen en el fondo del embalse ni en profundidades intermedias, sino que prefieren la superficie del agua, que es donde buscan su alimento, que no consta sólo de larvas de insectos, sino también de algas y pequeños crustáceos del plancton. Este hábito de estar en la superficie los hace presa fácil de aves y otros depredadores, y son por lo tanto un importante eslabón de la cadena trófica; más aún, son un vínculo entre el ecosistema acuático y el terrestre.

El guayacón yucateco es dulceacuícola, como todas las especies aquí reseñadas, pero es extremadamente tolerante al agua salada cercana al mar. *Gambusia yucatanana* se distribuye desde Veracruz hasta Belice y, gracias a su eurihalinidad (vivir en áreas con salinidades variables), se encuentra incluso en islas como Cozumel. Sin embargo, a diferencia de *R. guatemalensis*, el guayacón yucateco no está preadaptado para moverse por túneles, de modo que su distribución en cenotes tierra adentro exige una explicación distinta. En vista de ser pequeño y vivíparo, se ha especulado que huracanes o inundaciones pudieron haber ayudado al guayacón a colonizar los sitios más aislados, al transportar por aire una hembra grávida (Schmitter-Soto et al. 2002).

Topotes (*Poecilia* spp.)

En realidad, hay tres o cuatro especies de topote o moli en la península de Yucatán (género *Poecilia*, misma familia que *Gambusia*); no obstante, sólo dos, *P. mexicana* y *P. velifera*, son dominantes en los cenotes. Se distinguen entre sí principalmente por el tamaño y el número de radios óseos de la aleta dorsal.

Puede argumentarse que el topote de vela, *P. velifera* (Fig. 4), es el más notable y bello de los peces que habitan en los cenotes. Los machos, que pueden alcanzar los 15 cm de longitud, adquieren brillantes colores naranja, azul y verde metálico en la época reproductiva. Su aleta dorsal, en particular, es amplia y durante el cortejo se despliega a la manera de la vela de un barco sus nombres común y científico. Como todos los pecílidos, este moli es vivíparo. Luego de un mes de gestación, las hembras alumbran hasta un centenar de crías.



Figura 4. *Poecilia velifera* (foto: Humberto Bahena Basave).

Son omnívoros, aunque de tendencia vegetariana, y se pueden ver ramoneando en el fondo de los cenotes, lo mismo que en los márgenes y la superficie. Aunque menos que *G. yucatanana*, también *P. velifera* tiene tolerancia al agua salada, lo cual explica su presencia en sitios como isla Mujeres; sin embargo, prefiere aguas por debajo de 9 ups. Se le encuentra también en algunos cenotes tierra adentro, pero se considera que fue introducida allí para controlar las larvas de mosquitos, durante las campañas contra el paludismo, en la época del Presidente Lázaro Cárdenas (Hubbs 1936).

Poecilia velifera está en la NOM-059, en la categoría de Amenazada (SEMARNAT 2010), y en la Lista Roja IUCN como Vulnerable, debido al declive de sus poblaciones asociado a la pérdida de manglar (Jelks et al. 2008; IUCN 2020). El cortejo del moli de vela requiere comunicación visual entre los sexos, de modo que enturbiar el agua puede constituir un impacto adicional. Es endémico de la península de Yucatán, en su parte mexicana, por toda la costa, desde Laguna de Términos, Campeche, hasta los cenotes de Tulum; más al sur la sustituye una especie muy similar, *P. kyhesis*.

En cuanto al topote del Atlántico, *P. mexicana*, que se distingue por su aleta dorsal de base más corta, también tiene alta tolerancia a la salinidad (hasta 19 ups), y hábitos alimenticios similares a los de *P. velifera*, aunque su tamaño máximo es más o menos de la mitad (Schmitter-Soto 1998b). Se distribuye desde Veracruz hasta Costa Rica, y ha sido introducido artificialmente en otras cuencas, como la del Lerma (Miller et al. 2009). En la península de Yucatán es muy frecuente, especialmente en el sur y oriente, donde se le encuentra casi en 50% de los cuerpos de agua, incluso en la meseta de Zohlaguna, a

temperaturas inferiores a 22 °C y condiciones de baja concentración de oxígeno disuelto (Schmitter-Soto 1998b).

En algunas localidades se captura para usarse como cebo o carnada (Arce-Ibarra y Charles 2008). También se ha utilizado su abundancia relativa como elemento de un índice biótico de integridad (Schmitter-Soto et al. 2011).

Mojarra rayada (*Mayaheros urophthalmus*)

La mojarra del sureste, conocida también como rayada o castarrica, de la familia Cichlidae (mojarras dulceacuícolas; no confundir con las mojarras marinas, familia Gerreidae), estuvo asignada mucho tiempo al género *Cichlasoma*, pero Říčan et al. (2016) la asignaron al nuevo género *Mayaheros*. La mojarra del sureste, *Mayaheros urophthalmus* (Fig. 5), se distribuye desde el río Coatzacoalcos hasta Nicaragua y ha sido introducida artificialmente no sólo en otras regiones de México, sino también en Florida e incluso Tailandia. Es la mojarra más común en la península de Yucatán y, gracias a su tolerancia del agua marina, existe también en Contoy e Isla Mujeres, Quintana Roo (Miller et al. 2009). En el sur de la península coexiste con varias otras especies de cíclidos, como *Rocio octofasciata*, *Thorichthys meeki*, *Vieja melanurus* y *Petenia splendida*, de las que se distingue fundamentalmente por la coloración.



Figura 5. *Mayaheros urophthalmus* (foto: León Felipe Martínez Juárez).

Excepto en cenotes costeros, donde pueden verse ocasionalmente peces marinos de talla considerable, *M. urophthalmus* es uno de los peces cenotícolas más grandes, con una longitud máxima de 40 cm. Es omnívoro e incluye algo de detritus en la dieta, pero también plantas, crustáceos, peces (incluidos juveniles de *Astyanax*, *Gambusia* y *Poecilia*) y moluscos (Schmitter-Soto 1998b). Alcanza la madurez sexual alrededor de los 14 cm de longitud y puede poner hasta 600 huevos por desove y se cree que puede ajustar el tamaño de su nidada y la duración de su periodo reproductivo de acuerdo con la competencia y depredación que pueda enfrentar en distintos ambientes (Poot-López et al. 2009). Prefiere microhábitats ribereños, que ofrezcan refugio, y se mueve tanto en la columna de agua como en el fondo del embalse (Córdova-Tapia y Zambrano 2016).

La variabilidad morfológica y de coloración de *M. urophthalmus* motivó la descripción de varias subespecies en la península de Yucatán (Hubbs 1936). Inclusive, Barrientos-Medina (2005) propuso reconocerlas como otras especies dentro del género *Mayaheros*, tres de ellas tan sólo en el municipio de Mérida (Barrientos-Medina y Gasca Tenorio 2017), opinión seguida por Řičan et al. (2016), entre otros autores. No obstante, Barrientos-Villalobos et al. (2018) demostraron que dicha variación es puramente fenotípica (características morfológicas), sin base genética, y que tiene más que ver con el tipo de ambiente (i.e., lótico o léntico) que con una diferenciación taxonómica.

Las poblaciones de *Mayaheros* en los cenotes yucatecos son pequeñas y aisladas (algunas incluso ya han desaparecido, como la subespecie nominal *M. u. conchitae*, que sólo se conocía por el holotipo, del cenote Conchita en la ciudad de Mérida), lo que llevó a incluirlas en listas rojas, a veces explícitamente como algunas de las subespecies (Jelks et al. 2008 enlistaron a siete de éstas), pero en otras ocasiones como la especie entera. Este proceder, como se discutió arriba en el caso de *R. guatemalensis*, resulta absurdo, pues *M. urophthalmus*, dadas su abundancia y frecuencia, no corre peligro. Ya ha sido excluida de la NOM-059 (SEMARNAT 2010), aunque en la Lista Roja se ha recategorizado como de Preocupación Menor (IUCN 2020).

La mojarra rayada tiene cierta importancia comercial, pero sobre todo local, y en todo caso más como fuente de proteínas en el medio rural que propiamente como un ingreso económico (Arce-Ibarra y Charles 2008). Sin embargo, se ha investigado su viabilidad como posible alternativa acuicultural en vez de la tilapia (Martínez-Palacios y Ross 1994), la cual, como toda especie invasora, causa severos daños ecológicos cuando se libera a

ecosistemas naturales. De hecho, después de la destrucción directa, incluida la deforestación de la vegetación ribereña y la sobreextracción de agua, además de la contaminación por materia orgánica, las especies invasoras son el principal motivo de preocupación para la conservación biológica de los cenotes de Yucatán.

Perspectivas de los peces de cenote en la península de Yucatán

El conocimiento sobre la ictiofauna cenotícola de la península de Yucatán todavía está en construcción. Estas reseñas muestran cómo todavía se discuten cuestiones tan básicas como la identidad taxonómica de los peces de cenote. Herramientas tales como la filogeografía, es decir, la distribución de linajes genéticos sobre el paisaje, pueden ayudar a explicar cómo estas especies han colonizado los cenotes de la península, y estudios ecológicos con apoyo de técnicas tales como la medición de isótopos estables brindarán un panorama más claro sobre cómo estas especies de peces utilizan hábitats tan particulares como los cenotes.

El Colegio de la Frontera Sur. Av. Centenario km 5.5, Col. Pacto Obrero, 77014, Chetumal, Quintana Roo. jschmitt@ecosur.mx

Schmitter-Soto JJ. 2020. La ictiofauna cenotícola (peces de cenote) más relevante de la península de Yucatán. *Bioagrociencias* 13(1): 9-22.

Referencias

- Arce-Ibarra AM, Charles AT. 2008. Inland fisheries of the Mayan Zone in Quintana Roo, Mexico: using a combined approach to fishery assessment for data-sparse fisheries. *Fisheries Research* 91:151–159.
- Barrientos-Medina RC. 2005. Estado taxonómico de la mojarra rayada "*Cichlasoma urophthalmus* Günther, 1862 (Teleostei: Cichlidae). Tesis de Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Mexico. El Colegio de la Frontera Sur.
- Barrientos-Medina RC, Gasca Tenorio L. 2017. Diversidad de peces en cenotes del municipio de Mérida, Yucatán. *Bioagrociencias*. 10:30–43.
- Barrientos-Villalobos J, Schmitter-Soto JJ, Espinosa de los Monteros A. 2018. Several

- subspecies or phenotypic plasticity? A geometric morphometric and molecular analysis of variability of the Mayan Cichlid *Mayaheros urophthalmus* in the Yucatan. *Copeia*. 106:268–278.
- Chumba-Segura L, Medina-González R. 2000. Los peces dulceacuícolas de Yucatán: cenotes, petenes y manantiales. *Mexicoa*. 2:73–79.
- Córdova-Tapia F, Zambrano L. 2016. Fish functional groups in a tropical wetland of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Neotropical Ichthyology*. 14.
- Hernández-Mendoza LC, Arceo-Carranza D, Valdez Iuit JO. 2019. Estructura de la comunidad íctica de un ecosistema de manglar en proceso de restauración en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. In: Molina Moreira M, ed. Primer Congreso de Manglares de América. Guayaquil, Ecuador: UEES. p. 69–82.
- Hubbs CL. 1936. Fishes of the Yucatan Peninsula. Carnegie Institute Washington Publications. 17:157–287.
- IUCN. 2020. The IUCN Red List of Threatened Species. [acceso 2020 ene 22]. www.iucnredlist.org.
- Jelks HL, Walsh SJ, Lyons JD, McCormick F, Nelson JS, Schmitter-Soto JJ, Warren ML. 2008. Conservation status of imperiled North American freshwater and diadromous fishes. *Fisheries*. 33:372–407.
- Martínez-Palacios CA, Ross LG. 1994. Biología y cultivo de la mojarra latinoamericana *Cichlasoma urophthalmus*. Ciudad de México: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Miller RR, Minckley WL, Norris SM. 2009. Peces dulceacuícolas de México. Ciudad de México: CONABIO, SIMAC, ECOSUR, DFC.
- Pérez-León S, Schmitter-Soto JJ. 2007. Distribución y taxonomía del género *Gambusia* (Teleostei: Poeciliidae) en el norte y oriente de la península de Yucatán. *Universidad y Ciencia*. 23:167–171.
- Poot-López GR, Arce-Ibarra AM, Elías-Gutiérrez M, Cervantes-Martínez A. 2009. Differences in reproductive seasonality of the Central American cichlid *Cichlasoma urophthalmus* from three “cenotes” (sinkholes). *Journal of Applied Ichthyology*. 25:85–90..
- Říčan O, Piálek L, Dragová K, Novák J. 2016. Diversity and evolution of the Middle

- American cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) with revised classification. *Vertebrate Zoology*. 66:1–102.
- Schmitter-Soto JJ. 1998a. Diagnosis of *Astyanax altior* (Characidae), with a morphometric analysis of *Astyanax* in the Yucatan Peninsula. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*. 8:349–358.
- Schmitter-Soto JJ. 1998b. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. San Cristóbal de Las Casas: El Colegio de la Frontera Sur.
- Schmitter-Soto JJ. 2002. Ictiogeografía de Yucatán, México. In: Lozano-Villano M de L, ed. Libro Jubilar en Honor al Doctor Salvador Contreras Balderas. Monterrey, Mexico: Universidad Autónoma de Nuevo León. p. 103–116.
- Schmitter-Soto JJ. 2017. A revision of *Astyanax* (Characiformes, Characidae) in Central and North America, with the description of nine new species. *Journal of Natural History*. 51:1331–1424.
- Schmitter-Soto JJ, Escobar-Briones EG, Alcocer J, Suárez-Morales E, Elías-Gutiérrez M, Marín LE. 2002. Los cenotes de la península de Yucatán. In: de la Lanza-Espino G, García Calderón J, ed. Lagos y Presas de México. Ciudad de México: AGT Editor. p. 337–381.
- Schmitter-Soto JJ, Ruiz-Cauich LE, Herrera-Pavón RL, González-Solís D. 2011. An Index of Biotic Integrity for shallow streams of the Hondo River basin, Yucatan Peninsula. *Science of the Total Environment*. 409:844–852.
- SEMARNAT. 2010. Proyecto de modificación a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, protección ambiental: especies nativas de México de flora y fauna silvestres: categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio: lista de especies en riesgo.
- Torres-Castro IL, Vega-Cendejas ME, Schmitter-Soto JJ, Palacio-Aponte G, Rodiles-Hernández R. 2009. Ictiofauna de sistemas cárstico-palustres con impacto antrópico: los petenes de Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*. 57:141–157.
- Trujillo-Jiménez P, Sedeño-Díaz JE, Camargo JA, López-López E. 2011. Assessing environmental conditions of the Río Champotón (Mexico) using diverse indices and biomarkers in the fish *Astyanax aeneus* (Günther, 1860). *Ecological Indicators*. 11:1636–1646.

Wilkins H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic age: the history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. *Bulletin of the Texas Memorial Museum*. 28:237-243.