

0038137  
29



**Universidad Nacional Autónoma  
de México**

**FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**ICTIOGEOGRAFIA HISTORICA  
DE LAS AGUAS INTERIORES DE LA  
PENINSULA DE YUCATAN,**

**CON ENFASIS SOBRE LA DISTRIBUCION DE  
PECES CONTINENTALES EN QUINTANA ROO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)**

**P R E S E N T A**

**JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO**

**DIRECTOR DE TESIS: PROF. DR. HORST WILKENS**

00959

1998

**TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## RESUMEN

Se discute la historia de la colonización íctica en aguas interiores de la península de Yucatán. Como principal indicador histórico se utilizó la distribución de las distintas formas del género *Astyanax* (Characidae). Se proponen al menos dos invasiones desde Centroamérica: la primera habría generado a *A. altior*, aislado de las poblaciones de *A. aeneus* en el sur de la península por un evento vicariante entre Tulum y la Sierrita de Ticul, donde se observan formas intermedias; la segunda invasión habría permitido un avance de *A. aeneus* hasta el norte de Yucatán, donde ambas especies coexisten sin mayor introgresión. Otro enfoque, un análisis fenético multispecífico, se concentró en Quintana Roo y áreas adyacentes: Mientras que en el sur del estado los patrones encontrados son explicables principalmente por variables ecológicas, en el norte resulta evidente un evento de vicariancia en la latitud de Tulum, donde no sólo hay un cambio abrupto en composición y diversidad, sino un límite entre taxones hermanos, como *Poecilia petenensis* y *P. velifera*. Se incorporan en la discusión evidencias ictiogeográficas y filogenéticas aportadas por otros autores. Como objetivo colateral, se documenta la invasión por peces exóticos.

## ABSTRACT

The history of colonization of inland waters of the Peninsula of Yucatan by fishes is discussed. The distribution of the forms of the genus *Astyanax* (Characidae) was used as main indicator. At least two invasions from Central America are proposed: the first one generated *A. altior*, isolated from the *A. aeneus* populations in the south of the peninsula by a vicariant event between Tulum and the Sierrita de Ticul, where intermediate forms may be observed; the second invasion would have allowed an advance of *A. aeneus* to the north of Yucatan, where both species coexist without major introgression. Another approach, a phenetic multispecific analysis, concentrated on the State of Quintana Roo and adjacent areas: Whereas in the south the patterns were explainable mostly in terms of ecological variables, in the north there is an evident vicariance event at the latitude of Tulum, where there is not only an abrupt composition and diversity change, but also a limit between sister taxa, such as *Poecilia petenensis* and *P. velifera*. The discussion includes ichthyogeographic and phylogenetic evidence from the literature. As a secondary objective, the invasion by exotic species is documented.

## RESUMO

Oni pridiskutas la historion de ekloĝado en enlandajn akvojn de duoninsulo Jukatano far fiŝoj, utiligante la distribuadon de la formoj de la geno *Astyanax* (Characidae) kiel ĉefan indikilon. Minimume du invadoj el Centrameriko okazis: la unua generis *A. altior*, izolita disde la populacioj de *A. aeneus* en la sudo de la duoninsulo far vikariiga evento inter Tulum kaj la montetĉeno Sierrita de Ticul, kie oni observas mezajn formojn; la dua permesis antaŭeniron de *A. aeneus* ĝis la nordo de Jukatano, kie ambaŭ specioj ekzistas kune sen granda introgresio. Alia esplormaniero, laŭ multispecia fenetika analizo, koncentriĝis sur la Ŝtato Quintana Roo kaj apudaj areoj: Dum en la sudo la patronoj estas eksplikeblaj ĉefe laŭ ekologiaj variabloj, en la nordo ekzistas evidenta vikariiga evento laŭ la latitudo de Tulum, kie ne nur aperas abrupta kompozici- kaj diversec-ŝanĝo, sed ankaŭ limo inter frataj taksonoj, kiel *Poecilia petenensis* kaj *P. velifera*. La diskutado inkluzivas iktiogeografiajn kaj filogenezajn pruvojn el la literaturo. Kiel duarangan objektivon oni prezentas analizon pri la invado de ekzotaj specioj.

## CONTENIDO

INTRODUCCIÓN .....	3
<i>Biogeografía</i> .....	3
<i>Conceptos de especie</i> .....	7
<i>Historia geológica de Yucatán</i> .....	9
<i>Ictiogeografía continental</i> .....	15
<i>Objetivos, hipótesis, métodos</i> .....	19
<i>Agradecimientos</i> .....	21

## SOBRETIROS Y MANUSCRITOS

SCHMITTER-SOTO, J.J. 1997. *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. Col. Guías Científicas ECOSUR. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas. 239 p. (Primera parte, p. 10-15)..... 22

----- 1998 (*in prel.*). Diagnosis of *Astyanax altior* (Characidae), with a morphometric analysis of *Astyanax* in the Yucatan Peninsula. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 8(4):000-000 ..... 25

----- & H.C. GAMBOA-PÉREZ 1996. Composición y distribución de peces continentales en el sur de Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*, 44(1):199-212 ..... 35

----- (*accept.*). Distribution of continental fishes in northern Quintana Roo, Mexico. *The Southwestern Naturalist* ..... 49

----- & C.I. CARO 1997. Distribution of tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Perciformes: Cichlidae), and water body characteristics in Quintana Roo, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 45(3):1257-1261 ..... 58

DISCUSIÓN..... 63

CONCLUSIONES..... 71

COMENTARIOS SOBRE LA INVESTIGACIÓN FUTURA..... 72

LITERATURA CITADA..... 73

## INTRODUCCIÓN

Este trabajo pretende explicar la historia de la presencia de los peces en las aguas interiores de la península de Yucatán, en su parte mexicana. Al mismo tiempo, describe e interpreta con mayor detalle la distribución de la ictiofauna del estado de Quintana Roo, involucrando aspectos ecológicos. La intención es acercarse a una misma realidad biogeográfica desde dos aproximaciones, para buscar la frontera (si la hay) entre las biogeografías ecológica e histórica en un caso concreto.

La tesis consta de un libro y cuatro artículos, enmarcados por una introducción y una discusión generales; sin embargo, del libro (SCHMITTER-SOTO 1997) se ha decidido incluir solamente la primera parte (área de estudio, antecedentes, métodos de campo y laboratorio), debido a que la segunda, un catálogo de la ictiofauna continental de Quintana Roo, además de extensa, entra en detalles muy secundarios para el objetivo principal de este trabajo; elementos de la tercera parte del libro se retoman en la discusión general de la tesis.

Los tres primeros artículos (SCHMITTER-SOTO 1998, SCHMITTER-SOTO & GAMBOA-PÉREZ 1996, SCHMITTER-SOTO, *accept.*) desarrollan las evidencias en apoyo a la hipótesis general (*cf. infra*). El último (SCHMITTER-SOTO & CARO 1997) trata acerca del impacto de las especies introducidas sobre la ictiofauna nativa: un flanco de la etapa más reciente, antropogénica, de la historia de la distribución de los peces peninsulares.

Para presentar un marco teórico que no cabe en dichas publicaciones, esta introducción ofrece un panorama sobre biogeografía y conceptos de especie, dos campos en los cuales es preciso definir una posición, así como antecedentes sobre la historia geológica de Yucatán, con un bosquejo de la fauna, flora, ambientes y clima del Cenozoico tardío. Se esboza también la ictiogeografía continental de Centroamérica, en especial la provincia del Usumacinta (*sensu* MILLER 1982; BUSSING 1985) y la península de Yucatán, con la discusión de algunos principios ictiogeográficos clásicos (MYERS 1940). Por último, se mencionan los objetivos, hipótesis y metodología generales, así como los agradecimientos. Después de los artículos se discute la integración de los mismos, para llegar a las conclusiones.

### ***Biogeografía***

La biogeografía, rama de la biología comparada que estudia los patrones espaciales de la biodiversidad (ESPINOSA & LLORENTE 1993), es una disciplina en proceso de consolidación, debido a la competencia de varios esquemas conceptuales. El objetivo

primordial, registrar y explicar la distribución geográfica de los organismos vivos, puede ser abordado por métodos ecológicos o históricos. La biogeografía histórica consiste en dos escuelas, la dispersionista y la vicariancista.

El dispersionismo busca reconstruir historias de dispersión con base en la distribución actual y la paleodistribución. Sus hipótesis no dependen del moviismo tectónico, aunque la mayoría de los dispersionistas modernos no niegan el hecho de la deriva continental (p.ej., BURGESS & FRANZ 1989). Define regiones y provincias por exclusividad de biota, no por relaciones filogenéticas; da por hecho que los taxones autóctonos son pocos e invoca corredores, puentes filtro y rutas al azar como vías de migración a partir de centros de origen. Opina que en el centro de origen se crea la diversidad, de modo que los organismos primitivos se ven empujados a la periferia. A diferencia de otras escuelas, distingue entre fito y zoogeografía. Los fósiles son esenciales para dilucidar la historia de un taxón. Los proponentes más conspicuos del dispersionismo han sido DARWIN, WALLACE, MATTHEW, DARLINGTON, SIMPSON, MAYR (ESPINOSA & LLORENTE 1993; MORRONE & CRISCI 1995) y BRIGGS (1994).

El programa dispersionista es considerado regresivo por la mayoría de los biogeógrafos actuales; no obstante, algunos de sus postulados son válidos en ciertas situaciones. Por ejemplo, BREMER (1992) rescató el concepto de área ancestral para los casos en que puede suponerse que las especies no se originaron donde están, y desarrolló un método basado en el cladismo para detectar dichas áreas.

Las dos vertientes de la otra escuela histórica, las biogeografías filogenéticas, asocian espacio, tiempo y forma, lo que significa que biotas completas se han fragmentado (vicariancia tectónica, climática, eustática, oceanográfica) y debe haber patrones recurrentes. Abandonan el monotopismo (centros de origen) por el politopismo (generación *in situ* de especies); el individualismo por el integralismo (no holismo: no un todo único, sino suma de partes); el reduccionismo (narraciones particulares) por el determinismo (causas semejantes producen efectos semejantes); el inductivismo (acumulación empírica de datos) por el hipotético-deductivismo (las teorías generan teorías, y son guía para la toma de datos); el nominalismo (las provincias como artefactos estadísticos) por el reconocimiento de linajes y biotas como individuos; la descripción y narración por la generación de hipótesis refutables (ESPINOSA & LLORENTE 1993).

La biogeografía de la vicariancia acepta que la genealogía de especies denota genealogía de áreas; la homología de distribuciones es tanto topológica como evolutiva. Las dos vertientes mencionadas, las escuelas vicariancistas de mayor vigencia, son la cladística y la panbiogeográfica. La biogeografía cladística exige reconocer áreas de endemismo; la panbiogeografía, trazos individuales. La cladística busca sobrelape de localidades; la panbiogeografía, de disyunciones. La cladística requiere primero sistemática; la panbiogeografía puede incluso partir al revés y hacer sugerencias taxonómicas a partir de información biogeográfica. La cladística produce

cladogramas de áreas; la panbiogeografía, trazos generalizados, sin jerarquía (*ibid.*). Métodos y tipos de información diferentes que llevan a la misma conclusión apoyan la realidad de esos patrones perceptuales, aunque no necesariamente permiten inferencias sobre los procesos causales (ROSEN 1988; MORRONE & CRISCI 1995).

La diferencia principal entre ambas escuelas es que la panbiogeografía concibe al espacio como componente inseparable de la especie. La especie, según el concepto de CROIZAT, es un agregado de formas con una historia común dentro de un intervalo biogeográfico definido (el espacio es un atributo); no habla de correlación entre forma y espacio, sino identidad de ambas historias. Por eso la biogeografía puede iluminar la sistemática, y no solamente a la inversa. El análisis cladista es unidireccional; implica que la forma importa más que el espacio, y éste más que la evidencia geológica. La panbiogeografía exige congruencia con el espacio antes de aceptar monofilia (CRAW 1988; ESPINOSA & LLORENTE 1993).

El cladismo reconoce áreas de endemismo y con información filogenética construye cladogramas de área. La panbiogeografía construye trazos individuales y les da dirección mediante la identificación de líneas de base, centros de masa, proximidad geográfica o información cladística, para llegar a trazos generalizados. En ambos casos el área de endemismo se toma como el resultado de la correspondencia en distribución de dos o más taxones; MORRONE (1994) propuso un método objetivo para reconocer las áreas de endemismo. El cladismo, por su algoritmo jerárquico estricto, no puede reconocer nodos. Por otro lado, la panbiogeografía aplicada a regiones pequeñas corre el riesgo de no detectar la naturaleza compuesta de lo que parece un trazo generalizado homogéneo (MORRONE & CRISCI 1995).

La escuela biogeográfica cladística, fundada por ROSEN, NELSON y PLATNICK sobre ideas de CROIZAT y HENNIG, tiene por principio ontológico que la congruencia entre patrones filogenéticos y biogeográficos es evidencia para hipotetizar historia común de taxones y áreas. El rechazo de la dispersión invocada *a priori* es equivalente al rechazo *a priori* de la homoplasia como explicación primaria; es decir, es una posición metodológica. Un segundo principio, epistemológico, postula que la mayoría de las correlaciones entre filogenia y biogeografía implican que lo más probable es que esa congruencia se deba a una historia común. Ni asume que la dispersión sea rara, ni que la alopatría predomine; investigar eso no es parte de su programa. Si en sistemática cladista los objetos son taxones, sus propiedades caracteres y la meta confirmar hipótesis de descendencia, en biogeografía cladística los objetos son áreas de endemismo, las propiedades taxones y las hipótesis describen cómo las áreas se fragmentaron. La presencia de especies hermanas en dos áreas, ausentes de una tercera, es equivalente a una sinapomorfía; que dos áreas sean hermanas significa que su separación geológica fue más reciente que la de la tercera. La bifurcación es

una simplificación: las islas pueden aparecer sin ser descendientes de otras, y recibir biota por dispersión; la hipótesis de que las biotas se hayan formado así puede compararse contra hipótesis que postulen vicariancia. Entonces, la diferencia entre sistemática y biogeografía cladísticas es que los taxones en las áreas no necesariamente se heredaron verticalmente; es un hecho que hay dispersión, transmisión horizontal de taxones. La dispersión, extinción, falta de especiación, son fenómenos equivalentes a homoplasia (ESPINOSA & LLORENTE 1993).

Empero, para la escuela vicariancista, el discernimiento entre vicariancia o dispersión es la parte "blanda" de la biogeografía, la especulación sobre proceso; la parte "dura" son las relaciones históricas, la documentación de patrones, sólo inferibles por vicariancia (HUMPHRIES *et al.* 1988). Se arguye que la dispersión no forma patrones, lo que la vuelve irrelevante e incluso acientífica (PAGE & LYDEARD 1994). HEDGES *et al.* (1994) han contraargumentado que factores tales como las corrientes marinas predominantes pueden generar patrones de distribución que reflejen vías recurrentes de dispersión, no de vicariancia. El arbitraje entre ambas explicaciones no necesariamente es especulativo: puede confiarse a los relojes moleculares, para fechar la divergencia de los taxones y compararla con la antigüedad probable del evento vicariante.

Otras escuelas, como la biogeografía de islas y los análisis fenéticos multifactoriales, pertenecen más bien al ámbito de la biogeografía ecológica. La biogeografía de islas, fundamentalmente, examina tasas de desaparición (extinción, emigración) y aparición (especiación o inmigración) de especies en "islas" (ambientes con algún grado de aislamiento respecto de otros ambientes similares), en función del tamaño de la "isla" y su distancia a una fuente de colonizadores o "continente" (SCHOENER 1988). La evidencia experimental y observacional en torno a este modelo es contradictoria; muchos casos no quedan explicados por la teoría (MEFFE *et al.* 1994).

Los análisis biogeográficos fenéticos aplican técnicas multifactoriales, de agrupamiento o de ordenación, a la distribución y abundancia de la fauna, sin tomar en cuenta la información genealógica. Las técnicas de agrupamiento (*cluster*) establecen relaciones jerárquicas (dendrogramas) en una matriz de datos con base en la similitud entre las localidades (con las especies como caracteres) o entre las especies (con las localidades como caracteres) y entre los grupos que se van formando, generalmente de manera aglomerativa. La elección de la estrategia para formar el dendrograma a partir de la matriz de distancias es bastante arbitraria; el método más usual es el ligamiento promedio (*UPGMA*). Los criterios de similitud pueden ser cualitativos (presencia/ausencia de las especies en los sitios, por ejemplo) o cuantitativos, continuos o discretos (binarios o multiestado, ordenados o no) (HERRERA MORENO 1993; KOHLMANN 1993).



Por su parte, las técnicas de ordenación buscan reducir un espacio multidimensional (donde cada variable es una dimensión) a uno bi o tridimensional; por ejemplo, el análisis de componentes principales genera combinaciones lineales múltiples de las variables originales, ordenadas de modo decreciente según la variancia que logran explicar. Estas técnicas no producen esquemas jerárquicos ni trazan límites entre grupos, lo cual podría en muchos casos considerarse más verosímil. Lo mismo que los métodos de agrupamiento, estos análisis buscan patrones, mas no los prueban, por lo que son exploratorios y no pueden confirmar hipótesis estadísticamente (*ibid.*).

La biogeografía fenética supone que el número de especies comunes entre áreas distintas es proporcional a la relación entre dichas áreas. A pesar de usar técnicas puramente descriptivas y no reivindicarse como métodos históricos, estos análisis tienen un gran valor heurístico: los patrones identificados se pueden explicar posteriormente como históricos o ecológicos (REYNOSO 1993). Una manera de hacerlo es buscando su correlación con variables ambientales o discutiéndolos a la luz de evidencias independientes, geológicas o filogenéticas. Por otra parte, cuando el área de estudio no incluye todas las áreas de endemismo de los taxones que tendrían que involucrarse en un análisis cladístico, éste se torna impráctico o imposible (J.J. MORRONE, com. pers. 1995); así como la aplicación más difundida de la taxonomía numérica es por debajo del nivel de especie (CRISCI *et al.* 1993), su utilización más adecuada en biogeografía es en regiones relativamente pequeñas.

Es probable que una diferencia entre las biogeografías histórica y ecológica sea la escala espacio-temporal que abordan (BROOKS 1988; MYERS & GILLER 1988); cuando el marco temporal es el Holoceno, y el espacial se limita a pocos miles de kilómetros cuadrados, la frontera entre ambas biogeografías se vuelve menos nítida, y la iluminación recíproca es más factible.

### ***Conceptos de especie***

La discusión sobre conceptos de especie pertenece al campo de la sistemática (y la filosofía), pero tiene implicaciones decisivas en biogeografía, en bioconservación, en evolución y probablemente en todos los campos de la biología.

El concepto biológico de especie, basado en la capacidad de las poblaciones de tener descendencia fértil, tiene limitaciones reconocidas por sus propios partidarios (MAYR 1963). Aplicarlo indiscriminadamente significaría, por ejemplo, desconocer a las especies endémicas de *Cyprinodon* en los oasis de los desiertos norteamericanos: una de las principales amenazas para su sobrevivencia es la extinción por introgresión genética con la especie de amplia distribución *C. variegatus*, con la cual son

totalmente fértiles (ECHELLE & CONNOR 1989). Los lutjánidos *Ocyurus chrysurus* y *Lutjanus synagris* son también interfértiles en la naturaleza, aunque la distancia filogenética entre ellos es tal, que ni siquiera están asignados al mismo género (LOFTUS 1992). Por otro lado, existen entre los peces especies unisexuales, como *Poecilia formosa*, ginogenética, de origen híbrido entre dos clados diferentes (MILLER 1983).

En biología comparada (biogeografía, reconstrucción filogenética), la principal desventaja de una especie politípica mayriana es, quizá, la posibilidad de que no sea monofilética (CRACRAFT 1989): la interfertilidad puede ser un carácter plesiomórfico, de modo que una especie biológica válida puede aglutinar linajes que no son hermanos (y ser polifilética) o excluir de un grupo de linajes interfértiles a uno que ha adquirido autapomórficamente aislamiento reproductivo (y ser parafilética) (WILEY 1981). ROSEN (1979) ofreció un ejemplo real en su investigación sobre el género de pecílidos *Xiphophorus*, donde las especies interfértiles *X. helleri* y *X. alvarezi* no son hermanas, mientras que las especies hermanas *X. helleri* y *X. signum* no son interfértiles. En casos como éstos, el uso del concepto biológico de especie impide toda reconstrucción filogenética o estudio de la especiación (CRACRAFT 1989).

El concepto evolutivo de especie (WILEY 1978, 1981), una alternativa al concepto biológico, hizo a las especies equivalentes a linajes distintos (*i.e.*, "con sus propias tendencias evolutivas y destino histórico"). El flujo génico no es una limitación, si los linajes mantienen su identidad a pesar del mismo. Se ha señalado que la identificación de tales linajes puede no ser muy operativa, en particular por la dificultad de definir tendencias evolutivas propias (LEVIN 1979). Por otro lado, se dice que bajo este criterio se podría elevar no sólo cada subespecie, sino incluso cada población, al nivel de especie (una posición extrema que tiene sus defensores: N. PAPAVERO, com. pers. 1995). CRACRAFT (1989) subrayó, a este respecto, que el tamaño de una población es irrelevante para su *status* taxonómico.

ROSEN (1979) propuso, simplemente, reconocer como especie a toda población o conjunto de poblaciones diagnosticables por algún carácter apomórfico; la sugerencia aparenta un retorno a la tipología (MAYR 1963), pero es innegable que establece un criterio objetivo para decidir si un linaje es lo bastante distinto de otro para considerar que tiene sus propias tendencias evolutivas (CRACRAFT 1989). Las autapomorfias pueden ser sólo genéticas: DUGGINS *et al.* (1984), por ejemplo, distinguieron *Floridichthys polyommus* de *F. carpio* por la presencia de cinco loci con diferencias fijas entre ambas (además de caracteres morfológicos, aunque con traslape). Entre los cinco *Cyprinodon* endémicos de la laguna de Chichancanab, Q.R., la única especie con un haplotipo único y distinto de otros es *C. maya*; las demás sólo difieren entre sí en frecuencias alélicas y comparten algunos haplotipos (lo que podría cuestionar su *status*, aún bajo un concepto evolutivo de especie: STRECKER *et al.* 1996).

Ahora bien, el riesgo de reconocer sin saberlo especies parafiléticas (o el costo de aceptarlas conscientemente) no desaparece del todo bajo el concepto evolutivo: en un evento de especiación parapátrica (TEMPLETON 1989), se espera que los grupos periféricos aislados sufran cambios genéticos profundos respecto de la población central, pero que ésta se mantenga relativamente inalterada; sin embargo, después de tal evento, la población central, virtualmente idéntica a la que existía antes de la especiación, resulta parafilética. La única manera de resolver este problema sería acudir al concepto cladista de especie (RIDLEY 1988): una especie es lo que existe entre los nodos (o entre un nodo y el extremo terminal) de un cladograma, es decir, un grupo de organismos entre una especiación y otra (o una extinción, o el presente).

Esta tesis, en su flanco taxonómico, adopta el concepto evolutivo de especie. Al hacerlo, se acepta la existencia de especies parafiléticas (como linajes únicos, no como conjuntos de linajes interfértiles): se considera así que una especie evolutiva puede sobrevivir a un evento de especiación (WILEY 1981). Por ejemplo, *Astyanax aeneus* sería el mismo *A. aeneus* antes y después de que sus poblaciones yucatecas divergieran como *A. altior* (SCHMITTER-SOTO 1998), y hablar de *A. aeneus* como "progenitor y hermano" de *A. altior* no sería del todo una contradicción. Para efectos de reconstrucción filogenética, sin embargo, lo correcto es referirse a ambas especies como hermanas y considerar que los ancestros no sobreviven a la especiación, por razones metodológicas (HENNIG 1966); de todas maneras, la referencia al antecesor de ambas especies no deja de ser teórica.

No hay que olvidar, por lo demás, que la validez de una especie, bajo cualquier concepto, es una hipótesis, que se sostiene o refuta en vista de las evidencias (CRACRAFT 1989). La hipótesis de que una población o grupo de poblaciones es un linaje con sus propias tendencias (una especie evolutiva válida) se apoyará, de manera práctica y común, en la presencia de autapomorfias (que pueden no ser estrictamente morfológicas, sino genéticas, etológicas etc.).

### ***Historia geológica de Yucatán***

Norteamérica-Eurasia y Sudamérica-África estaban unidas como Pangea hacia el Triásico medio; no había un mar Caribe (ni existía Yucatán). A fines del Triásico y hasta el Jurásico temprano se separaron Laurasia y Gondwana; entre ellas se extendió el somero mar de Tethys hasta mediados del Jurásico, cuando empezó a formarse allí corteza oceánica y nació el proto-Atlántico. En el Cretáceo temprano ya existía un proto-golfo de México (lo que causó una transgresión que cubrió casi todo el país) y se separaban África y Sudamérica; la separación definitiva entre las Américas fue también de esta época. Mucho de lo que hoy es Centroamérica está

sobre corteza oceánica cretácica. Para el Cretáceo medio, lo que hoy es el altiplano y la costa del golfo hasta Yucatán era una península bordeada por un mar profundo. No hay pruebas de conexión terrestre completa entre Norte y Sudamérica en el Mesozoico tardío o Terciario, aunque quizá Cuba estaba más unida a Yucatán, como parte de un puente discontinuo que pudo haber llegado hasta Venezuela. Por otra parte, hasta el 80% de México no es crátonico, sino "terrenos sospechosos"; el ESE de México y el norte de Centroamérica, por ejemplo, fue acrecionado contra el cratón de Norteamérica por una colisión Sudamérica-África del Paleozoico tardío, hace unos 350 millones de años (ma) (CONEY 1982).

La mayoría de los modelos tectónicos del Caribe coinciden en que, durante el Cenozoico, la placa caribeña (formada a mediados del Mesozoico) se llevó a Centroamérica hacia el este, desde el Pacífico hasta su posición actual (CONEY 1982, 1983; DURHAM 1985; PINDELL 1994; pero ver BRIGGS 1994). Sin embargo, parece haber habido una colisión progresiva NW-SE del arco antillano con las Bahamas desde el Paleoceno hasta el Oligoceno temprano, de modo que las proto-grandes Antillas no pudieron haber estado demasiado al W de Yucatán (PERFIT & WILLIAMS 1989). Hace unos 52 ma, las Antillas formaban un cuasi-istmo entre las Américas (ALVARADO INDUNI 1994). La trinchera de las Caimán se abrió en el Eoceno (PERFIT & WILLIAMS 1989); las Grandes Antillas chocaron con Florida-Bahamas en el Eoceno tardío (CONEY 1982); desde entonces, hace 38 ma, la placa caribeña se ha desplazado hacia el ENE unos 1400 km (DURHAM 1985). En el Oligoceno temprano, el elevado nivel del mar, la subsidencia local (Jamaica, por ejemplo, estaba sumergida) y el movimiento horizontal se combinaron para dificultar la dispersión (BUSKIRK 1985); sin embargo, se formaron en ese periodo las dorsales de Caimán y Nicaragua (PERFIT & WILLIAMS 1989). En el Mioceno tardío, Centroamérica (al sur de la falla de Motagua) apenas se colocaba en su sitio (DURHAM 1985), como un arco de islas o como una península de Norteamérica con numerosas entradas de mar (existía un estrecho en Nicaragua), aunque con emersiones locales (BUSKIRK 1985). La conexión con Sudamérica por el cierre de la cuenca de Bolívar en Panamá ocurrió hace apenas unos 3 ma; en este periodo se provincializaron los mares, dividiendo especies marinas en caribófilas y panamaicas (o "pacífilas") (DONNELLY 1989; ALVARADO INDUNI 1994).

La evidencia geofísica de una unión entre las Américas sólo es incontrovertible para el cierre del Plioceno (WHITMORE & STEWART 1965; PERFIT & WILLIAMS 1989); PINDELL (1994) postuló un arco volcánico continuo entre ambos subcontinentes hace 76 ma, pero dudoso y, en todo caso, breve. Sin embargo, hay sólidas pruebas biológicas de dispersión terrestre y dulceacuícola durante el tiempo de aislamiento: en el Cretáceo tardío o Paleoceno temprano, hace 88-74 ma, hadrosaurios y ornitisquios emigraron del sur hacia el norte y, en sentido opuesto, boas, pejelagartos, cecílias, ranas, iguanas etc. Otros migrantes paleocénicos de origen sudamericano o gondwánico con fósiles norteamericanos incluyen didélfidos, notoungulados y otros

mamíferos (BRIGGS 1994), así como peces cíclidos y pecílidos (ÁLVAREZ DEL VILLAR, 1977; BUSSING 1985). Las Antillas menores y la dorsal de Aves son candidatos a vías de acceso, pero carecen de los fósiles relevantes, y además la fauna antillana es disarmónica y depauperada, como de islas oceánicas; la radiación de pecílidos y cíclidos en Centroamérica no tiene parangón en las Antillas, lo que, según BRIGGS (1994), vuelve improbable que hayan formado un istmo entre las Américas. El mismo autor señala, como argumento adicional, la ausencia de peces primarios (*cf. infra*) en las Antillas; sin embargo, existen en esas islas invertebrados estrictos de agua dulce, como *Dugesia* y algunos *Procambarus* (BĂNĂRESCU 1995). Una posible vía del Mioceno temprano, hace 22 ma, fue el cambio eustático que sacó del agua a la dorsal de Nicaragua (DURHAM 1985).

Las rocas más antiguas de Yucatán son metamórficas del Paleozoico, con una elevación paralela a la costa del Caribe en el nororiente de la península y un geosinclinal hundido en el Petén y Belice. Esta elevación, producto de un episodio en el Devónico tardío y otro al final del Paleozoico, generó los sedimentos terrígenos del interior bajo condiciones someras, lo que se evidencia por carbonatos detritales y evaporitas asociados con areniscas rojizas oxidadas por influencia fluvial durante el Triásico/Jurásico, periodo de emersión, durante el cual no hay sedimentos marinos en el Caribe y sur de México (NOLASCO MONTERO 1986). Hubo una extensa transgresión marina en la base de la península (Tabasco, Términos) en el Jurásico tardío, y toda la península quedó sumergida durante el Cretáceo temprano, convertida en un mar somero, bordeado por uno más profundo hacia el norte (LÓPEZ RAMOS 1975; CONEY 1983). En el Cretáceo tardío los movimientos tectónicos levantaron la cordillera paleozoica y mucho de la plataforma basculó hacia abajo y hacia el oeste, y sufrió en el Cenozoico temprano una rotación, como lo sugiere el sistema de fallas de Chiapas-Guatemala-Honduras. Tal vez en ese momento haya habido movimiento a lo largo de la Sierrita de Ticul, y las fracturas y fallas del basamento se muestran por las extrusiones submarinas andesíticas en el norte, bajo Mérida, hace unos 60-90 ma (WARD *et al.* 1985); es interesante que este derrame coincida con el cráter de Chicxulub, estructura de impacto enterrada que data del Cretácico/Terciario, coetánea de depósitos de tsunamis en la costa del golfo y Antillas mayores (HEDGES 1996; STEINICH *et al.* 1996).

El nivel del mar fue oscilante durante el Cenozoico, lo que resultó en depósitos someros de plataforma, así como evaporitas restringidas de ambiente supramareal (NOLASCO MONTERO 1986). Durante el Paleoceno/Eoceno hubo un escalonamiento con cierta inclinación hacia el este y una transgresión que se limitó al norte, como lo corrobora el carácter litoral de los depósitos de Xbacal (miembro de la formación Chichén Itzá). Las rocas superficiales en Zohlaguna (formación Icaiché) son de dicho

periodo. En el Eoceno medio la transgresión fue general; Yucatán se cubrió del todo (como lo atestiguan las calizas eocénicas -formación Chichén Itzá- predominantes en el centro-suroeste de la península), excepto en el norte de Guatemala, donde había lagunas. Para el Eoceno superior una regresión descubrió toda la región excepto el extremo norte y la cuenca de Campeche, que siguieron bajo un mar somero. El Oligoceno inferior fue igual, salvo por cierta transgresión en Campeche; en el Oligoceno superior la facies es menos profunda y hubo una pequeña regresión en Campeche (BUTTERLIN & BONET 1962). Los sedimentos oligocénicos afloran actualmente en dos franjas al sur de Mérida. La regresión mencionada se corrobora por la discordancia entre la cima de la formación Chichén Itzá y las que la cubren: falta el Eoceno superior, Oligoceno, y Mioceno inferior (LÓPEZ RAMOS 1975).

La transgresión repitió en el Mioceno inferior, sobretodo en el norte de Guatemala, para acentuarse en el Mioceno superior (formación Bacalar), cuando por lo menos el oriente y norte de Yucatán estuvieron bajo el mar. Los ejes tectónicos de orientación NNE-SSW, que parecen unir Yucatán con las Antillas, fueron una orogénesis del Eoceno superior, apenas un abombamiento, pero suficiente para impedir la invasión marina en el centro de la península durante el Oligoceno y Mioceno inferior y medio (BUTTERLIN & BONET 1962). Los afloramientos miocénicos actuales predominan en Bacalar y la ribera del río Hondo (formaciones Bacalar y Río Dulce), separados del terreno central eocénico por una falla (SAPPER 1977). En el Mioceno/Plioceno (formaciones Carrillo Puerto y Estero Franco) se acentuó la transgresión, particularmente en lo que hoy es Quintana Roo (incluso la isla de Cozumel), el noreste de Campeche y el centro y norte del estado de Yucatán (ESCOBAR NAVA 1986); existió una bahía larga paralela a la Sierrita de Ticul; la actual laguna de Chichancanab era también un brazo de mar (LÓPEZ RAMOS 1975). La Sierrita, de orientación WNW-ESE, sufrió deformaciones miopliocénicas (BUTTERLIN & BONET 1962).

La forma actual de la península se alcanzó a fines del Plioceno y continuó en el Cuaternario (LÓPEZ RAMOS 1975), aunque grandes eolianitas (como los farallones de Tulum) se depositaron en la costa durante el Holoceno y siguen formándose arrecifes al norte y oriente (WARD *et al.* 1985). Se presentan depósitos marinos pleistocénicos en Sian Ka'an, los bordes norte y noreste de la península, la laguna de Términos y algunas paleolagunas interiores; en Campeche el terreno eocénico llega a la costa (LÓPEZ RAMOS 1975).

Yucatán ha sido durante casi todo el Cenozoico un área de sedimentación marina de poca profundidad sobre plataforma continental; un medio nerítico con depositación de carbonatos; un mar marginal, sin sedimentos terrígenos (NOLASCO MONTERO 1986). A lo largo de las glaciaciones, el mar ha llegado a rebasar el nivel actual del mar entre 6 (SZABO *et al.* 1978) y 30 m (BACK 1985); la formación de arrecifes fue notable en el norte (hay arrecifes fósiles hasta a 100 m de profundidad,

formados durante una regresión) (WARD *et al.* 1985). Las calizas de moluscos predominan desde el Pleistoceno al Reciente (BUTTERLIN & BONET 1962). La emersión de la placa calcárea continúa hasta hoy en el extremo noroccidental: la costa del golfo se ha alejado de Progreso 200 m en 88 años (ESCOBAR NAVA 1986). El nivel actual del mar se alcanzó hace sólo unos 5500 años (WARD *et al.* 1985); al principio del Holoceno el nivel era unos 100 m menor que hoy (BUSKIRK 1985). Las regresiones del Cuaternario no bajaron el nivel del mar lo suficiente para conectar islas como Cozumel o Banco Chinchorro con el continente: la profundidad máxima de los canales que las separan de tierra firme alcanza de 400 hasta más de 800 m (DMA 1988).

Sólo el borde extremo del norte y este de la península son carbonatos del Holoceno (un poco más, en Sian Ka'an); a pocos kilómetros del mar hay playas, arrecifes, lagunas, lagos dulces (Cobá, Chumpón) de hace unos 122,000 años. Estas estructuras se formaron durante la transgresión extrema, que no duró más de 10,000 años, lo que atestigua una depositación muy rápida. La unidad estratigráfica del Pleistoceno superior está entre dos capas de caliche, lo que demuestra diagénesis subaérea. Las otras unidades pleistocénicas son la media, tal vez de hace 200,000 años (penúltimo interglacial), y la inferior, un arrecife coralino, de hace 200-800,000 años (WARD *et al.* 1985).

Los arrecifes del Cenozoico tardío, incluso los más recientes, son antiguos; se han movido con las transgresiones. Dejaron de crecer en la transgresión postglacial por turbidez y eutroficación durante la inundación de la plataforma y, hace 7000 años, al mejorar las condiciones de la plataforma, avanzaron hacia lo hondo y formaron barreras en áreas someras; no es verdad que hayan muerto con las glaciaciones y se hayan reestablecido en el Holoceno. El clima en el Caribe no se enfrió más de 2°C en el mar superficial. Hace unos 12000 años se formó la plataforma; hace 10000, los corales relictos; hace 8000 ocurrió la transgresión desfavorable; hoy continúa el crecimiento sobre ellos en lo profundo, y con barreras nuevas en lo somero (MACINTYRE 1988).

En cuanto a la fauna, el hecho de que la mayor parte de Yucatán sea caliza y dolomita (WILSON 1980; WHITMORE *et al.* 1996) atestigua la abundancia pretérita de organismos marinos depositadores de carbonatos de Ca y Ca-Mg, como moluscos y corales. Sin embargo, no hay fósiles en muchos terrenos del Paleoceno/Eoceno. La formación Icaiché, de facies lagunar, contiene lamelibranquios y serpúlidos. En el miembro Pisté de la formación Chichén Itzá hay algas calcáreas y foraminíferos valvulinidos (BUTTERLIN & BONET 1962). *Clypeaster meridanensis* es un equinodermo común al Oligoceno de Yucatán y Tamaulipas (FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA 1977). Los foraminíferos oligocénicos de Yucatán indican una facies nerítica en el centro, una pelágica en el norte y (por su ausencia) una terrestre en el sur de la península. En el

Mioceno superior (formación Bacalar) se encuentran lamelibranquios, gasterópodos, hexacorarios, ostrácodos; la formación Estero Franco (Mioceno/Plioceno) es un sinclinal con foraminíferos de aguas someras. La transgresiva formación Carrillo Puerto incluye géneros modernos de moluscos como *Chlamys*, *Arca*, *Cardium* y *Terebra* (BUTTERLIN & BONET 1962). Los arrecifes pleistocénicos tienen géneros modernos de coral, como *Montastrea* y *Diploria*, y de moluscos, como *Strombus*. Las calizas formadas en ambiente de laguna arrecifal protegida poseen moluscos como *Bulla*, *Chione* y *Cerithium* y foraminíferos, y algas calcáreas como *Penicillium*; las de laguna abierta (arrecifal, pero con olas y corrientes), algas como *Halimeda*, corales como *Porites*, equinodermos etc. En calizas de barrera arrecifal, de hasta 12 m de altura, se encuentra una comunidad similar a la actual, con los corales mencionados y *Acropora*. En las dunas antiguas de Tulum, Cancún e Isla Mujeres (de hace 125,000 años) abundan las rizocreciones, algunas con capullos de insectos (WARD *et al.* 1985). En los sedimentos holocénicos de las lagunas interiores es frecuente el caracol *Pyrgophorus* (COVICH & STUIVER 1974).

Al parecer, no se conocen todavía localidades fosilíferas de vertebrados en Quintana Roo. En México, la mastofauna anterior al Plioceno constaba típicamente de camellos, lagomorfos, rinocerontes, caballos, antilocápridos, elefantes, mustélidos etc., todos ellos neárticos. En el Plioceno aparecieron mamíferos neotropicales, como perezosos, gliptodontes y capibaras (MONTELLANO 1993). Más propia de las riberas yucatecas de esa época podría ser la fauna costera de Florida, con aves marinas como *Diomedea*, *Pelecanus*, *Larus*, *Pinguinus*, *Australca* y *Phalacrocorax*, y mamíferos marinos de las familias Pontoporiidae, Delphinidae, Balaenidae, Balaenopteridae, Dugongidae y Phocidae (EMSLIE & MORGAN 1994). En el Pleistoceno era ya evidente el carácter transicional de la mastofauna del sur de México: sorícidos, didélfidos, homínidos, *Mammuthus*, *Toxodon*, caballos, tapires, camellos, *Odocoileus*, *Dasybus*, *Bison*, *Glyptodon*, *Megatherium*, *Hydrochoerus*; algunos de estos taxones existen todavía hoy en Yucatán. El Holoceno inició con una fuerte extinción de grandes herbívoros y carnívoros, probablemente debida a cambios climáticos y antropogénicos (FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA 1977).

La paleoclimatología yucateca del Cenozoico tardío se vio influida por los eventos Heinrich: avances periódicos, masivos, de ríos de hielo del margen este de la capa de hielo laurenciana, que debieron afectar las corrientes del golfo hace aproximadamente 15, 22, 27, 40 y 51000 años. Esta influencia glacial modificó la humedad. Hoy el golfo de México recibe agua caliente desde el Caribe; dicha corriente debió disminuir su flujo durante eventos Heinrich, y encontrarse con agua de deshielo entre dichos eventos. El frío del golfo trajo clima seco y vientos más fuertes en el Caribe (GRIMM *et al.* 1993).

En el último glacial sólo los lagos más profundos mantuvieron agua. Hace 24-12000 años el clima era extremadamente seco y 6.5 a 8°C más frío que hoy (ISLEBE



et al. 1996). Se han reconocido en el Cenozoico tardío de Yucatán dos periodos de grandes fluctuaciones climáticas: uno hace 22-8000 años, que terminó con la desecación de lagos como Chichancanab, y otro desde entonces al presente, con tres fases: una de mayor evaporación, otra (hace 5500 años) de mayor precipitación, otra de nuevo seca (desde hace 1500 años) (COVICH & STUIVER 1974), con un máximo hace 1300-1100 años que coincide con el colapso maya (HODELL et al. 1995). Las condiciones más húmedas se debieron a diferencias en la intensidad de insolación, consecuencia del ciclo precesional de la Tierra (HOOGHIEMSTRA 1997): hace 24 y 18000 años la estacionalidad primavera-verano fue mínima, y máxima hace 22-15000 y 44-39000 años. Otros factores, como el cambio de albedo, fueron locales, relevantes para ciclos más breves (LEYDEN et al. 1994).

El bosque tropical del sur de Yucatán se instaló en el Holoceno temprano; en el sur de la península dominaban *Brosimum* y *Cecropia*; en el norte, *Bursera* y *Piscidia* (LEYDEN et al. 1994). Las Moraceae (*Brosimum*, *Ficus*) y Urticaceae de hace 8600-5600 años, en el Petén, indican bosque tropical alto, que declinó luego por sequía y quizá por tala; ésta es evidente hace 2000 años, por la presencia de plantas oportunistas como Poaceae o por la llegada de polen de especies de montaña, como *Pinus* y *Quercus*. Luego aparecerían sabanas, como indican *Byrsonina* y pastos. La caída maya permitió la recuperación del bosque (ISLEBE et al. 1996).

En la época glacial la vegetación peninsular era más pobre; había cactáceas y, en los humedales, *Typha*. En el glacial tardío predominaron las maderas mésicas, olmos, liquidámbar; había menos pastos y *Typha* fue parcialmente reemplazada por Chenopodiaceae y Amaranthaceae, así como *Potamogeton*. En el Holoceno los árboles mésicos fueron seguidos de Moraceae, sin hierbas, y aparecieron géneros modernos de selva, así como el maíz (LEYDEN et al. 1994).

El clima, hidrología y otros aspectos actuales del área de estudio se resumen en el fragmento de libro incluido en esta tesis (SCHMITTER-SOTO 1997).

### ***Ictiogeografía continental***

Tradicionalmente, la ictiogeografía continental, en su vertiente ecológica, ha tomado como base la clasificación de los peces de aguas interiores en *primarios*, *secundarios* y *periféricos* (MYERS 1940). Los peces primarios son dulceacuícolas obligados, estenohalinos, carentes de mecanismos osmorreguladores. El ejemplo clásico son los Ostariophysi, que incluyen las familias Characidae, Pimelodidae e Ictaluridae, entre otras. Los peces secundarios son dulceacuícolas capaces de tolerar por tiempos variables los ambientes salobres o incluso marinos. La familia Cichlidae y el orden Cyprinodontiformes son representantes conspicuos de este grupo.

Por su parte, los llamados peces periféricos son peces de estirpe marina, que penetran a las aguas dulces por diversas razones. Esta categoría heterogénea incluye a los diádromos, especies que migran con fines reproductivos desde las aguas continentales hacia el mar (catádromos), como *Anguilla rostrata* (Anguillidae), o en sentido inverso (anádrómicos), como el salmón; también contiene a los invasores esporádicos y a los que ocupan temporalmente las aguas interiores con fines de crianza o alimentación, como los jureles y la barracuda (CASTRO-AGUIRRE 1978). Por último, entran igualmente en esta clase los peces vicarios, especies de origen marino hoy restringidas al agua dulce, como *Ogilbia pearsei* (Bythitidae) o *Dorosoma petenense* (Clupeidae).

Esta clasificación debe usarse con cautela, so pena de caer en generalizaciones erróneas. Existen peces secundarios con poblaciones marinas permanentes (p.ej., *Gambusia yucatanica*, Poeciliidae), y otros muy poco tolerantes a la salinidad (p.ej., *G. sexradiata*: CARTER 1981). Entre los peces primarios, *Rhamdia guatemalensis* (Pimelodidae), por ejemplo, soporta una salinidad de hasta 7 ‰ (obs. pers.), mayor que la observada en hábitats de *G. sexradiata*.

A pesar de formar parte de la región neotropical, Centroamérica (Tehuantepec a Panamá) tiene, debido a su prolongado aislamiento respecto a América del Sur, pocos peces continentales: apenas unas 500 especies, de las cuales casi el 30% son peces periféricos no residentes; el resto (354) se divide en 112 especies primarias, 185 secundarias, 57 vicarias (MILLER 1982; NELSON 1994). La ictiofauna es una mezcla de linajes originados en Norte y Sudamérica, así como algunos autóctonos. Casi todas las familias de peces dulceacuícolas en la región, en lugar destacado los Cichlidae y Poeciliidae, pertenecen al "Viejo Componente Meridional" de BUSSING (1985), es decir, a una dispersión desde Sudamérica que habría tenido lugar, supuestamente, hacia el Paleoceno (BURGESS & FRANZ 1989; BRIGGS 1994), y a las especies mesoamericanas derivadas de dicho componente. La antigüedad de dicha invasión se infiere no sólo por la presencia de estos peces (o sus descendientes) en el norte de Centroamérica, México e incluso el suroeste de Estados Unidos (MILLER 1976; BUSSING 1985), sino también por los peces fósiles de la Mesa Central (p.ej., *Tapatia*, Cyprinodontiformes), cuya edad, miocénica, establece la antigüedad mínima de la invasión (ÁLVAREZ DEL VILLAR 1977). Adicionalmente, MURPHY & COLLIER (1996) usaron métodos moleculares para datar en 40-46 ma la divergencia de las especies centroamericanas de *Rivulus* (Aplocheilidae: Cyprinodontiformes) respecto de las sudamericanas; consideraron que la edad paleocénica propuesta por BUSSING (1985) es exagerada.

Sin embargo, no hay pruebas geológicas de que haya habido conexión terrestre continua entre Norte y Sudamérica antes del Plioceno (DONNELLY 1989; PERFIT & WILLIAMS 1989; cf. *supra*), sino, en todo caso, un rosario de islas. Esta barrera habría actuado como un filtro, permitiendo el paso sólo a los peces secundarios más

eurihalinos; esto explicaría la pobreza centroamericana de peces dulceacuícolas, especialmente primarios (MILLER 1976). BĂNĂRESCU (1995), no obstante, dudó que el "Viejo" Componente Meridional sea realmente tan viejo: señaló que las diferencias evolutivas entre los peces de este componente y sus parientes sudamericanos son más bien pequeñas, siendo que la mayoría de los grupos principales de teleósteos evolucionaron a lo largo del Terciario, por lo cual consideró más probable que la edad de esta invasión coincidiera con el cierre de la Cuenca de Bolívar en el Plioceno (y los ciprinodontiformes del Mioceno, obviamente, pertenecerían a una invasión más antigua).

El "Nuevo Componente Meridional", la invasión sudamericana del Plioceno (o del Pleistoceno, según BĂNĂRESCU 1995), compuesta más por caraciformes (*v.gr.* Gasteropelecidae) y siluriformes (*v.gr.* Trichomycteridae) que por cíclidos y peclíidos, no ha avanzado más allá de Panamá o, cuando más, Costa Rica (BUSSING 1985). Entre ambas dispersiones la comunicación estuvo interrumpida por el hundimiento o desplazamiento de la parte ístmica de Centroamérica (CONEY 1982), a pesar de lo cual la ictiofauna de origen sudamericano ha tenido mucho mayor influencia que la norteamericana en nuestra área: con la excepción del pejelagarto (Lepisosteidae) (ĂLVAREZ DEL VILLAR 1977), la distribución meridional de los demás peces neárticos ("Componente Septentrional" de BUSSING 1985), como *Ictalurus furcatus* (Ictaluridae), no rebasa el norte de Guatemala; este límite probablemente se deba a factores climáticos (BĂNĂRESCU 1995) o a incapacidad de competir con los peces neotropicales (MILLER 1982).

La escasez centroamericana de peces primarios se acentúa en la provincia ictiológica del Usumacinta (MILLER 1976, 1982; BUSSING 1985), que comprende la vertiente del Atlántico, desde Veracruz hasta Nicaragua (cuencas del Grijalva-Usumacinta, Papaloapan y Motagua, incluyendo la península de Yucatán). Esta provincia, propuesta también por malacólogos (BĂNĂRESCU 1995), contiene 145 especies de peces dulceacuícolas; en cuanto a número de especies es más diversa que las otras provincias ictiológicas centroamericanas (Chiapas-Nicaragua, San Juan e Ístmica), mas no en cuanto a géneros y familias (MILLER 1982). Yucatán, Belice y el Petén guatemalteco forman la región conocida como Centroamérica Nuclear, de cuya ictiofauna parece haberse derivado, por vicariancia y/o por dispersión (ver debate sobre el papel de cada uno de estos procesos en PAGE & LYDEARD 1994, y HEDGES *et al.* 1994, entre otros), la ictiofauna dulceacuícola antillana (RAUCHENBERGER 1988; LYDEARD *et al.* 1995). Algunos peces primarios característicos de la provincia son las especies endémicas de *Bramocharax* (Characidae) y *Rhamdia* (BĂNĂRESCU 1995).

Entre los peces secundarios propios de la provincia del Usumacinta destacan los cíclidos. La familia Cichlidae es típicamente gondwánica, con representantes

africanos y sudamericanos, estos últimos con derivados centroamericanos. El género *Petenia* es endémico de la multicitada provincia (BĂNĂRESCU 1995); "*Cichlasoma*", taxón en revisión (MILLER & NORRIS 1996), tiene allí numerosas especies (MILLER 1976). Peces secundarios quizá más relevantes para la región son los Cyprinodontiformes: seis de las siete familias del Nuevo Mundo están en Centroamérica, más diversa que Sudamérica (BĂNĂRESCU 1995). Una de las familias, *Profundulidae*, es endémica de la región, como lo es también la subfamilia *Xenodexiinae*; otra, *Poeciliidae*, es la más diversa de Centroamérica, con numerosos géneros y especies endémicos, como *Carlhubbsia* (PARENTI 1981); su diversidad y porcentaje de endemismo son mayores que en Sudamérica, por lo que probablemente la familia es nativa de Centroamérica. Cíclidos y ciprinodontiformes constituyen más del 73% de la ictiofauna de la provincia del Usumacinta (MILLER 1982).

Durante el Terciario los peces marinos invadieron repetidamente las aguas dulces centroamericanas, ante la virtual ausencia de primarios y la abundancia de ríos y lagos de baja altitud (MILLER 1982, 1986), generando numerosas especies periféricas vicarias. Tan sólo en la provincia del Usumacinta están *Aplodinotus* (*Sciaenidae*), varias especies de *Atherinella* (*Atherinidae*), el pez ciego de las cavernas yucatecas *Ogilbia pearsei*, *Dorosoma*, *Eugerres mexicanus* (*Gerreidae*), *Batrachoides goldmani* (*Batrachoididae*), *Strongylura hubbsi* (*Belonidae*) etc. (COLLETTE 1974; MILLER 1976, 1982; CASTRO-AGUIRRE 1978; CHERNOFF 1986).

En la península de Yucatán, una subprovincia de la del Usumacinta (MILLER 1976), existen por lo menos 100 especies de peces continentales, de las cuales casi la mitad son secundarias (MILLER 1991). Los Cyprinodontiformes han producido áreas de endemismo como la laguna de Chichancanab (HUMPHRIES 1984); otras relacionan a Yucatán con el sur de la Florida, donde aparecen las especies hermanas correspondientes (MILLER 1955, 1983; PARENTI 1981; DUGGINS *et al.* 1983). Estas relaciones ejemplifican el hecho de que las familias *Fundulidae* y *Cyprinodontidae*, aunque pertenecientes al gran linaje neotropical de los Cyprinodontiformes, se han diversificado en el sur de Norteamérica (BĂNĂRESCU 1995).

La pobreza ictiológica de Yucatán tiene razones ecológicas (la falta de ríos) e históricas (la juventud geológica). Similarmente, su relativa riqueza en especies hipógeas (dos peces y numerosos crustáceos, como *Creaseriella*, *Mayaweckellia*, *Typhlatya* etc.: LUFFE 1992) se debe a la abundancia de cavernas inundadas y la existencia durante el Cuaternario de cuevas marinas costeras, vehículo para la vicariancia de dichas especies, después de alguna regresión (STOCK 1982; WILKENS 1982).

### *Objetivos, hipótesis, métodos*

El objetivo general de esta tesis es analizar por diversos métodos la distribución de los peces en aguas interiores de la península de Yucatán para fundamentar una hipótesis que explique los patrones observados.

La diversidad decreciente de Yucatán respecto de Centroamérica podría explicarse, con una visión dispersionista, como un patrón de inmigración simple, como el propuesto por DARLINGTON (1957) para las Antillas. Bajo esta hipótesis (la hipótesis nula en este trabajo), se esperaría un empobrecimiento gradual de la fauna desde la base de la península hasta su extremo, y se esperaría que la distribución de los peces pudiera explicarse por razones ecológicas y por distancia al centro de origen (Centroamérica Nuclear).

La hipótesis alternativa es que el cambio en composición y diversidad desde la base de la península hacia su punta no es gradual, sino brusco, atribuible a un evento de vicariancia que habría aislado el norte de Yucatán (WILKENS 1982). En este caso se esperaría identificar un límite marcado no sólo por el cambio faunístico, sino por la presencia de especies hermanas a ambos lados de la barrera.

Como principal indicador histórico se utilizó la distribución geográfica de las formas del género *Astyanax* (Characidae), peces primarios neotropicales ubicuos en el área. El objetivo era, primero, buscar diferencias morfológicas (presumiblemente genéticas) entre poblaciones o grupos de poblaciones y, segundo, detectar patrones geográficos en dicha variación morfométrica.

Se descartaron como candidatos para este análisis los peces secundarios, por la posibilidad de que la dispersión por vía costera obscureciera los eventuales patrones históricos (MYERS 1940). Existen seis especies primarias en la península, pero las de distribución más amplia son el bagre *Rhamdia guatemalensis* y *Astyanax* (especies *A. aeneus* y *A. altior*). El bagre ha invadido todas las aguas dulces yucatecas, incluso muchos de los cenotes más antiguos (eocénicos), donde a menudo es la única especie íctica presente (a veces junto con *G. yucatanana*, pez vivíparo pequeño y eurieco, que concebiblemente pudo colonizar los cenotes mediante hembras grávidas transportadas por huracanes). Es probable que *Rhamdia* se haya dispersado a través de grietas y galerías subterráneas, como lo permiten suponer sus hábitos nocturnos y otros rasgos favorables para la vida cavernícola (WILKENS 1982).

En contraste, *Astyanax* no ha logrado colonizar los terrenos más antiguos porque carece de rasgos favorables para la vida en cavernas, como actividad nocturna o barbillones: no es propiamente troglófilo (WILKENS 1988). Sus derivados hipógeos en otras regiones no colonizaron las aguas subterráneas de manera activa,

sino debido a procesos geológicos (captura de arroyos) y en ausencia de competidores como *Rhamdia* (HUBBS 1938).

Así, se eligió *Astyanax* como indicador ictiogeográfico. Se consideraba que la especie presente en la península era *A. fasciatus* (HUBBS 1936; WILKENS 1982; NAVARRO-MENDOZA 1988), pero este taxón ha resultado ser un complejo de especies (ver discusión taxonómica en SCHMITTER-SOTO 1998 y referencias), de las cuales dos, *A. aeneus* y *A. altior*, están en Yucatán. A pesar de ser primarios, estos peces fueron incluidos por BUSSING (1985) en el Viejo Componente Meridional, debido a la extrema distribución hacia el norte de *A. mexicanus*, miembro del complejo (otros *Astyanax*, como *A. ruberrimus*, no han rebasado Costa Rica, y pertenecen probablemente al Nuevo Componente Meridional). Como se discutió en la sección anterior, la edad del Viejo Componente Meridional varía, según los autores, entre el Paleoceno (*ibíd.*) y el Plioceno (BĂNĂRESCU 1995); en todo caso, en Yucatán, *Astyanax* (y el resto de la ictiofauna, excepto *Rhamdia* y *G. yucatanana*) no rebasa la paleocosta del Plioceno, lo cual permite establecer el Pleistoceno como la edad máxima de su presencia en la península (WILKENS 1982). Por otro lado, evidencias paleoclimáticas (HODELL *et al.* 1995) indican que la mayoría de los cuerpos de agua de Yucatán se secaron durante el Holoceno, de modo que la historia ictiogeográfica de la región puede ser sumamente reciente.

Las especies del complejo de *Astyanax fasciatus* son también peces primarios atípicos por su relativa tolerancia a la salinidad (CASTRO-AGUIRRE *et al.* 1977), lo cual impide descartar su dispersión a través de aguas mesohalinas; sin embargo, no se encuentran poblaciones establecidas por encima de 7 ‰ de salinidad (SCHMITTER-SOTO 1997), ni las larvas pueden desarrollarse por encima de dicho valor (H. WILKENS, com. pers., 1998). Su incapacidad de cruzar brazos de mar está demostrada por su ausencia de islas como Cozumel.

Otro enfoque, ecológico y multiespecífico, se concentró en el estado de Quintana Roo y áreas adyacentes, con el objetivo de correlacionar agrupaciones fenéticas de localidades y de especies con variables ambientales, y aportar elementos para decidir si los patrones encontrados son explicables por razones ecológicas o históricas. Los resultados se comparan con los del primer análisis, y se discuten con elementos geológicos y con los escasos datos filogenéticos de especies relevantes para el problema (*v.gr.* GREENFIELD 1985). Los detalles metodológicos de ambas aproximaciones (la variación de *Astyanax* y la multiespecífica) aparecen en los sobretiros correspondientes.

Como objetivo colateral, se documentó el grado de invasión por la mojarra africana o tilapia. Adicionalmente, se generó un inventario de los peces continentales de Quintana Roo, con datos cualitativos sobre la ocupación de hábitats, el cual no se incluye como parte de esta tesis (SCHMITTER-SOTO 1997).

MYERS & GILLER (1988) señalaron que los patrones de riqueza de especies y las relaciones especie-área se conocen relativamente bien, si bien ciertamente resulta imprescindible documentar la distribución de los organismos antes de poder generar nuevas hipótesis biogeográficas. Con todo, este tipo de estudios, en la frontera entre las biogeografías ecológica e histórica, pueden ayudar a franquear la brecha que las separa, probablemente artificial.

### ***Agradecimientos***

El apoyo institucional para la realización de esta tesis provino del Centro de Investigaciones de Quintana Roo al principio, y más tarde de la Unidad Chetumal de El Colegio de la Frontera Sur. La mayor parte del trabajo de campo fue apoyado por el CONACYT (proyecto 1829-N9211, "Inventario de los peces continentales de Quintana Roo"), mientras que la labor directamente enfocada a los objetivos principales fue financiada por la Fundación Volkswagen (proyecto "Verbreitung und Besiedlungsgeschichte der Fischfauna der Halbinsel Yukatan"). Ambos proyectos fueron amparados por los permisos de pesca de fomento #1004 y 2682.

El trabajo de campo contó con la participación de decenas de colegas, a quienes agradezco aquí de manera colectiva. En cada uno de los sobretiros y manuscritos, así como en SCHMITTER-SOTO (1997), se pormenorizan otros agradecimientos.

Por la revisión de la tesis y sus avances reconozco a los doctores José Luis CASTRO-AGUIRRE y Óscar HOLGUÍN-QUIÑONES (Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas - IPN), así como, en especial, al director de la tesis y responsable principal del proyecto de la Fundación Volkswagen, Prof. Dr. Horst WILKENS (Universidad de Hamburgo). El manuscrito final fue revisado también por los doctores Elva ESCOBAR-BRIONES (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología - UNAM), Marisol MONTELLANO (Instituto de Paleontología -UNAM), Javier ALCOCER (Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala - UNAM), Luis EGUIARTE (Instituto de Ecología - UNAM) y Eduardo SUÁREZ-MORALES (ECOSUR); fragmentos de la introducción fueron criticados (como parte del examen general de conocimientos) por las doctoras ESCOBAR-BRIONES y MONTELLANO, así como los doctores Óscar CARRANZA (IP-UNAM), Óscar FLORES-VILLELA (Facultad de Ciencias - UNAM) y Alfredo LAGUARDA-FIGUERAS (ICMyL - UNAM).

Los trámites escolares ante la Facultad de Ciencias desde Chetumal hubieran sido -si cabe- más difíciles, de no mediar la invaluable ayuda de los biólogos Leticia HUIDOBRO-CAMPOS y Francisco SOLÍS-MARÍN.

Dedico la tesis a mi esposa, Rocío, y a mis hijos, Áxel y Mir.

SCHMITTER-SOTO, J.J. 1997. *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. Col. Guías Científicas ECOSUR. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas. 239 p. (Primera parte, p. 10-15.)

## **PRIMERA PARTE**

# **H**idrología, historia, métodos

### **Hidrología** quintanarroense

La península de Yucatán presenta una notable variedad de hábitats acuáticos epicontinentales. Hacia el norte se encuentran cenotes en diversas etapas de formación: de boca estrecha, cilíndricos, y azolvados, como aguadas (HALL 1936); hacia el occidente, lagunas de falla, aisladas desde el Plioceno (WILKENS 1982); hacia el sur, el río Hondo, sus pequeños tributarios y las grandes lagunas del área de Bacalar (HERRERA 1942); hacia el oriente y occidente, lagunas costeras comunicadas con el mar Caribe y el golfo de México, respectivamente. El sistema de cuevas inundadas más largo del mundo está situado un poco al norte de la reserva de la biosfera de Sian Ka'an (LUFFE 1992). Muchos de estos cuerpos de agua son de acceso difícil, lo que puede explicar el escaso conocimiento ictiofaunístico de esta región.

Quintana Roo ocupa 50,843 km<sup>2</sup> en la parte oriental de la península de Yucatán, entre los 17°48'-21°10'N y 86°46'-89°08'W. No hay variaciones importantes en la altitud; la meseta de Zohlaguna, al suroeste del estado, alcanza en sus puntos más altos 250 m, pero casi todos los cuerpos de agua de Quintana Roo están casi al nivel del mar. El relieve deja de ser llano sólo en las inmediaciones del alto río Hondo y a lo largo de la antigua costa del Plioceno, donde aparecen lomeríos: por ejemplo, las estribaciones de la Sierrita de Ticul, en J.M. Morelos. Hay terrenos eocénicos (las zonas altas de Zohlaguna y la Sierrita de Ticul) y miocénicos (alrededores de Chetumal y Felipe Carrillo Puerto), pero la mayor parte del territorio emergió en el Plioceno y Pleistoceno (REDDELL 1981; WILKENS 1982). Cerca de Chetumal hay zonas que fueron cubiertas por el mar apenas en tiempos de los mayas clásicos (LAUER & SEELE 1984).

El clima es tropical lluvioso con lluvias en verano. La precipitación media anual se incrementa gradualmente de norte a sur y de tierra adentro hacia la costa, de 700 a 2000 mm. La temporada de lluvias abarca de fines de mayo a principios de octubre; en otoño/invierno suelen presentarse ciclones. La temperatura anual oscila entre 21 y 28°C, con una media de 26°C (SPP 1980; WILSON 1980).

Pueden reconocerse en el estado dos cuencas hidrológicas principales: la cuenca arreica o distrito de Cobá, al norte, donde la circulación es casi totalmente subterránea, y la cuenca del río Hondo, al sureste, marcada por canales, casi todos temporales, que unen entre sí los lagos mayores, como Bacalar, con el río, con la bahía de Chetumal y con el mar Caribe. Esta última puede dividirse en una cuenca interna cerrada (dentro de la cual se ubica Chichancanab) y la cuenca fluvial propiamente dicha. La meseta de Zohlaguna queda incluida en una tercera cuenca endorreica, el distrito de Río Bec, subcuenca del Champotón (SPP 1981; WILSON 1980).



El agua es dura, debido a la naturaleza calcárea del terreno, formado por restos de arrecifes, evidencia del origen submarino de Yucatán. En los cuerpos de agua más cercanos al mar aparece con frecuencia un lente de agua salina cerca del fondo, con influencia mareal (cenotes anquihalinos: LUFFE 1992). En las lagunas y aguadas temporales pueden observarse fases de sucesión ecológica, en función de la época de lluvias (ARREDONDO-FIGUEROA & FLORES-NAVA 1992); las lagunas permanentes aumentan hasta 150% su área entre el estiaje y las lluvias.

La vegetación originaria predominante es la selva mediana subperennifolia, caracterizada por el zapote (*Manilkara zapota*) y el ramón (*Brosimum alicastrum*), muy sustituida en todo el estado por acahual, pastizal y cultivos. En el extremo sur todavía puede encontrarse selva alta subperennifolia. En asociación con los cenotes de tierra adentro suele haber higueras o K'opomax'o'b (*Ficus cotinifolia*) (REDDELL 1978). En lagunas y cenotes costeros abundan los manglares; en las sabanas y bajos son comunes la cortadera, *Cladium jamaicense*, y el tasiste, *Acoelorthaphe wrightii* (TREJO-TORRES *et al.* 1993).

A lo largo de la costa caribeña del estado corre una barrera arrecifal, compartida con Belice. Las aguas marinas fluyen hacia el norte, como continuación de la corriente del Caribe, proveniente del norte de Sudamérica; sin embargo, los vientos dominantes y los promontorios y bahías de Quintana Roo desvían una parte del caudal y originan contracorrientes costeras, dirigidas hacia el sur (MERINO IBARRA 1986).

En el apéndice 2 se enlistan y describen brevemente las 240 localidades visitadas (Fig. 1).

### **Ictiología quintanarroense**

Las primeras recolecciones científicas de peces efectuadas en la península de Yucatán fueron las de EVERMANN & GOLDSBOROUGH (1902) y BARBOUR & COLE (1906); sin embargo, aunque incluyeron especímenes de Isla Mujeres y otras localidades de lo que hoy es Quintana Roo, no trabajaron en aguas continentales. Treinta años después, HUBBS (1936, 1938) llevó a cabo un estudio muy completo sobre la región, con la descripción de prácticamente todas las especies endémicas de la península, aunque el actual estado de Quintana Roo no quedó incluido. Otros autores que no conocieron las aguas interiores del estado, pero cuya labor taxonómica pionera es invaluable para la ictiología quintanarroense y centroamericana, son GÜNTHER (1869), JORDAN & EVERMANN (1896-1900), REGAN (1906-1908) y MEEK (1907). Los ejemplares tipo de HUBBS, incluyendo las dos especies cavemicolas ciegas, quedaron depositados en la UMMZ.

A pesar de la superioridad numérica y financiera de los investigadores extranjeros, el primer ictiólogo que describió una especie endémica de Quintana Roo fue mexicano: el Dr. José ÁLVAREZ DEL VILLAR (1949) publicó sobre el bolín lodero, *Cyprinodon beltrani*. Otro mexicano, el Dr. Andrés RESÉNDEZ-MEDINA (1975), proporcionó la primera lista de peces continentales de Quintana Roo, limitada al sistema lagunar Nichupté-Bojórquez.

En sus revisiones de la ictiofauna mexicana, MILLER (1976b, 1991) incluyó localidades quintanarroenses como Caobas y Chunyaxché. CASTRO-AGUIRRE (1978) mencionó algunos peces periféricos de la laguna de Bacalar. HUMPHRIES y MILLER (1981; HUMPHRIES 1984) descubrieron los peces endémicos de Chichancanab acompañantes de *C. beltrani*. WILKENS (1982) estudió la ictiogeografía de la península, apoyado principalmente en la evidencia aportada por las especies cavemicolas, revisadas también por LUFFE (1992). NAVARRO-MENDOZA (1988; NAVARRO-MENDOZA & VALDÉS-CASILLAS 1990; GAMBOA-PÉREZ 1991a,b, 1992; RAMO & BUSTO 1992) levantó un inventario ictico de la reserva de Sian Ka'an y áreas circunvecinas. VEGA-CENDEJAS *et al.* (1992) enlistaron de manera preliminar los peces de la laguna costera de Yalahau; GAMBOA-PÉREZ (1994), los de la ribera del río Hondo. SCHMITTER-SOTO y GAMBOA-PÉREZ (1996) analizaron la distribución ictica en el municipio Othón P. Blanco.

Los trabajos de NAVARRO-MENDOZA (1988) fueron el inicio de la colección de peces del Museo de Zoología del Centro de Investigaciones de Quintana Roo (MZ-CIQRO P), hoy de la Unidad Chetumal de ECOSUR (ECO-CH). La ECO-CH creció mediante algunos estudios posteriores en la parte sur del estado (GAMBOA-PÉREZ 1994) y, sobre todo, a través del proyecto que ha llevado a este libro.

## **Métodos**

La estrategia de muestreo consistió en dividir Quintana Roo en diez zonas hidrológica o fisiográficamente diferenciables y aplicar en cada una un esfuerzo similar. Se visitaron en promedio 24 cuerpos de agua por zona, elegidos de manera que toda la diversidad de hábitats acuáticos continentales de cada zona quedara representada. Cada cuerpo de agua permanente fue visitado dos veces, por lo menos: una durante el estiaje y la otra en tiempo de lluvias.

La gran variedad de hábitats acuáticos obligó a diversificar los artes de pesca. Se utilizaron redes de mano, chinchorros y atarrayas de varios tamaños, trampas de doble cono, anzuelos y pistolas de succión en combinación con buceo libre. También se tomaron en cuenta registros visuales de especies grandes y se consultaron las capturas de los pescadores locales, comerciales o deportivos.

Los ejemplares recolectados se fijaron en formol al 10% diluido en agua del sitio (el agua dura de Quintana Roo tiene la ventaja de amortiguar la acidez del formol) en el campo, donde se almacenaron en bolsas de polietileno, que a su vez se transportaron en cubetas de plástico de 20 l, con tapa. En el laboratorio los peces fueron lavados e inmersos en agua durante 48 h, para luego colocarlos en frascos de vidrio o plástico con etanol al 70%. Este proceso es estándar en ictiología (CAILLIET *et al.* 1986).

Las etiquetas de campo, escritas con lápiz blando o tinta china sobre papel albanene, acompañaron a los ejemplares en las bolsas. Llevaron como información mínima el número de colecta, diferente para cada combinación de localidad, fecha, hora y arte de pesca. En la libreta de campo se anotó, para cada número de colecta, la localidad (incluyendo coordenadas geográficas, tipo y nombre del cuerpo de agua), fecha, hora, número de ejemplares, arte de pesca, colector, identificación tentativa y observaciones; éstas incluyeron notas sobre la coloración y conducta del pez. Para la caracterización de los hábitats se observó el color del agua, vegetación ribereña, tipo de fondo, transparencia (disco de Secchi), temperatura, salinidad, conductividad (temohalinoconductivímetro), oxígeno disuelto (oxímetro), pH (potenciómetro), profundidad, anchura o área aproximada, y posición geográfica (georeferenciador por satélite).

A dichos datos se añadieron, en el laboratorio, especie, determinador y fecha de determinación y, al momento de integrar la muestra en la ECO-CH, número de catálogo; además, se virtieron los datos biométricos en formatos adecuados. Para obtener estos datos se utilizaron microscopios estereoscópicos, lupas, agujas y tijeras de disección, vernieres e ictiómetros, mediante las técnicas usuales (CAILLIET *et al.* 1986).

## Diagnosis of *Astyanax altior* (Characidae), with a morphometric analysis of *Astyanax* in the Yucatan Peninsula

Juan J. Schmitter-Soto\*

Morphometric variation of *Astyanax* in the Yucatan Peninsula is analyzed, based on 324 individuals from 21 localities. Despite great variability, most populations were identified as *A. aeneus* (a species widespread in southern Mexico). The populations from northern Yucatan and freshwater cenotes near Tulum are *A. altior*, diagnosable by its usually deeper body (376-480 % SL vs. 245-380, in individuals with SL > 60 mm), longer head (295-335 % SL vs. 242-323), smaller eye diameter (229-302 % HL vs. 242-414), and fewer anal-fin rays (22-25, median 24, vs. 23-28, median 26), as well as a distinctly brighter yellowish-silver coloration tone where in sympatry with *A. aeneus*. The differences were consistent, using bivariate or multivariate techniques, for individuals larger than 60 mm SL. The fish from Zohlaguna Plateau and Laguna X-Hohomil, as well as the anchialine (with subterranean seawater influence) cenotes of Tulum, occupied an intermediate position between the *A. aeneus* populations from the lower Río Hondo and Champotón basins and *A. altior*, suggesting a cline or introgression. However, because both forms coexist at least in one cenote near Celestún, they are treated as two valid species. A biogeographic historical hypothesis is discussed.

Se analiza la variación morfométrica de *Astyanax* en la península de Yucatán, con base en 324 ejemplares de 21 localidades. A pesar de una gran variabilidad, la mayoría de las poblaciones se identificaron como *A. aeneus* (una especie ampliamente distribuida en el sur de México). Las poblaciones de los cenotes del norte de Yucatán y de cenotes de agua dulce cercanos a Tulum son *A. altior*, diagnosticable por su usualmente mayor altura máxima (376-480 % LP vs. 245-380, en individuos con LP > 60 mm), mayor longitud cefálica (295-335 % LP vs. 242-323), menor diámetro ocular (229-302 % LC vs. 242-414) y menos radios de la aleta anal (22-25, mediana 24, vs. 23-28, mediana 26), así como por una coloración amarillenta-plateada más brillante donde están en simpatría con *A. aeneus*. Las diferencias fueron constantes, con técnicas bifactoriales o multifactoriales, para individuos mayores de 60 mm LP. Los peces de la meseta de Zohlaguna y la laguna X-Hohomil, así como de los cenotes anchialinos (con influencia subterránea de agua marina) de Tulum, ocuparon una posición intermedia entre las poblaciones de *A. aeneus* en la parte baja de las cuencas de los ríos Hondo y Champotón y *A. altior*, lo que sugiere una clina o introgresión. Sin embargo, puesto que ambas formas coexisten por lo menos en un cenote cerca de Celestún, se consideran dos especies válidas. Se discute una hipótesis biogeográfica histórica.

\* El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Departamento de Ecología y Sistemática Acuática, Apartado Postal 424, MX-77000 Chetumal, Quintana Roo, Mexico. E-mail: jschmit@ecosur-qroo.mx

### Introduction

The northern half of the Yucatan Peninsula is entirely devoid of surface rivers. The freshwater fishes present in its cenotes (karstic sinkholes) could have been derived from the Pleistocene ichthyofauna of coastal lagoons of the region (Wilkens, 1982). The only representatives of primary fish families (sensu Myers, 1940) are the pimelodid *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864), and species of the characid genus *Astyanax*. The catfish is not a good biogeographic indicator because it has remarkable dispersal capabilities through the tunnels connecting the cenotes, a fact that explains its presence in the oldest (pre-Pleistocene) karstic sinkholes of Yucatan, where it is often the only fish. In contrast, *Astyanax* has not been able to colonize those old cenotes because it lacks such preadaptations to cave life as nocturnal activity or barbels; it is not properly troglophile (Wilkens, 1982, 1988). Its hypogean derivatives elsewhere did not colonize caves actively, but arose due to geologic processes (stream capture), and in the absence of such competitors as *Rhamdia* (Hubbs, 1938).

Thus, *Astyanax* seems to be the best indicator of the history of freshwater colonization in Yucatan. During the late Cenozoic marine transgressions, *Astyanax* could have dispersed through coastal brackish-water systems: it often occurs in 7‰ salinity (pers. obs.), and it was captured in mesohaline waters by Castro-Aguirre et al. (1977). During regressions it possibly left the land-locked populations found today (Hubbs, 1936; Wilkens, 1982).

The genus *Astyanax* awaits a thorough revision, complicating the identification of members of the genus. All Mexican *Astyanax* were ascribed to *A. fasciatus* (Cuvier, 1819) by Álvarez del Villar (1950, 1970), Géry (1977), Wilkens (1988), and other authors; however, the type locality of this species is Brazil (without more information), and its supposed distribution from Argentina to Texas would be unmatched among neotropical freshwater fishes. Contreras-Balderas & Lozano-Vilano (in press) provide and discuss a list of Mexican nominal species of *Astyanax*, and, together with R. R. Miller (pers. comm.), they consider valid only *A. aeneus* (Günther, 1860), *A. mexicanus* (Filippi, 1853), *A. armandoi* (Lozano-Vilano & Contreras-Balderas, 1990), and a number of undescribed species; Miller (1986) and Espinosa-Pérez et al. (1993) agree with this scheme, al-

though they still considered *A. aeneus* a synonym of *A. fasciatus*. None of these authors ventured an opinion on *A. altior*, described by Hubbs (1936) as a subspecies of *A. fasciatus*.

The *A. fasciatus* complex (sensu Hubbs, 1936, i.e. including all taxa once assigned to that species) has the following main diagnostic characters: the humeral spot is diffuse and vertical (vs. sharp and horizontal); it has a silvery lateral band and a dark caudal spot, prolonged into the central caudal fin rays; there are no dark lateral stripes; and the dorsal fin origin is almost equidistant between snout and caudal origin, vs. one eye-diameter closer to snout in other *Astyanax* (Eigenmann, 1921; Géry, 1977).

Schuppa (1984) found statistical differences in the number of anal-fin rays, scales in lateral line and total vertebrae between southern and northern populations of *A. 'fasciatus'* within Mexico, but chose not to recognize more than one (very variable) species because she felt that the distinction was highly subjective. However, Lozano-Vilano & Contreras-Balderas (1990) and Valdez Moreno (1997) were able to diagnose the northern populations as *A. mexicanus*.

Many, if not all, Mexican *Astyanax* populations interbreed freely and have fertile descendants (Wilkens, 1988). However, under the Evolutionary Species Concept, it is not the reproductive isolation that should be examined (interfertility could be a plesiomorphic character), but the separate evolution of lineages (Wiley, 1981). This leads, on morphological and distributional grounds, to the recognition of the species listed above (with the addition of *A. altior*); I follow the Evolutionary Species Concept in this paper.

Hubbs (1936) identified populations of *Astyanax* at the base of the Yucatan Peninsula as *A. f. aeneus*, and described *A. f. altior* from northern Yucatan. The holotype of *A. f. altior* is medium-sized (53 mm SL), and the three paratypes are smaller; nevertheless, Hubbs (1936: 176-178) diagnosed the new subspecies by its extremely deep body and low average number of principal anal-fin rays. He did not treat it as a species because of extensive morphometric and meristic overlap with *A. f. aeneus*.

The morphometric analysis of *Astyanax* on the Yucatan Peninsula presented in this paper seeks to find biogeographically-relevant patterns; one result is a new diagnosis of *A. altior*, recognized here as a species distinct from *A. aeneus*. A historical hypothesis is discussed in light of

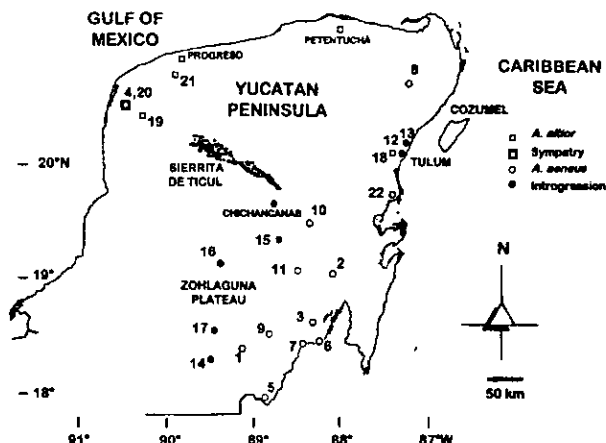


Fig. 1. Distribution of *Astyanax aeneus* and *A. altior* in the Peninsula of Yucatan, including localities sampled for morphometric analysis. *A. aeneus*: 1, Laguna Caobas; 2, Laguna Noh-Bec; 3, Laguna de Bacalar; 4, cenote 15.5 km E of Celestún; 5, creek at Estero Franco; 6, Laguna Encantada; 7, Hondo river at Juan Sarabia; 8, Laguna Leona Vicario; 9, creek at Morocoy; 10, Laguna Pucté; 11, Laguna Vallehermoso. Introgressed populations: 12, Cenote Cristal; 13, Cenote Golondrinas; 14, pond at Castilla; 15, Laguna X-Hohomú; 16, pond at Xma-bén; 17, Laguna Zohlaguna. *A. altior*: 18, Cenote Calavera; 19, Cenote Dos Marías; 20, cenote 15.5 km E of Celestún; 21, Cenote Noc-Ac; 22, mangrove at Vigía Chico.

palaeoclimatic evidence and the phylogenies of other fishes.

#### Methods

The 324 adult specimens statistically analyzed (standard length [SL] >40 mm), from 21 localities in the Yucatan Peninsula (Fig. 1), belong to the following collections: ECO-CH, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal; and IBUNAM, Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City. 24 additional specimens (three other localities; Fig. 1), including the types, from ECO-CH, UMMZ, University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, and ZMH, Zoologisches Museum der Universität Hamburg, were examined after the multivariate analysis was performed, to check its results. The type locality of *A. f. altior* (roadside pool 3 km. south of Progreso; Hubbs, 1936: 176) could not be located, but the analysis included specimens from Cenote Noc-Ac, near the road to Progreso (Fig. 1).

Measurements and counts follow the procedure of Lozano-Vilano & Contreras-Balderas (1990), except that subunits of the head are expressed as thousandths of head length (HL), not SL; all other measurements are expressed as thousandths of SL. Fish were observed under a stereomicroscope (8-15 $\times$ ) and measured with a calliper (0.1 mm graduation) or ocular micrometer (0.08 mm graduation at 8 $\times$ ).

A Spearman rank correlation analysis was used to identify characters strongly associated with SL, which were deleted. Characters useful to distinguish populations were defined by visual inspection of box-and-whisker plots (which show the median, interquartile range and full range for each character): when no population or population group showed a distinct tendency (a 50% or smaller overlap with the rest of the populations), the character was deleted. The characters considered useful were further subjected to bivariate plots and to principal component analysis (PCA), previous standardization. To find out if groups suggested by PCA were statistically robust, ANOVA and Tukey's range test were

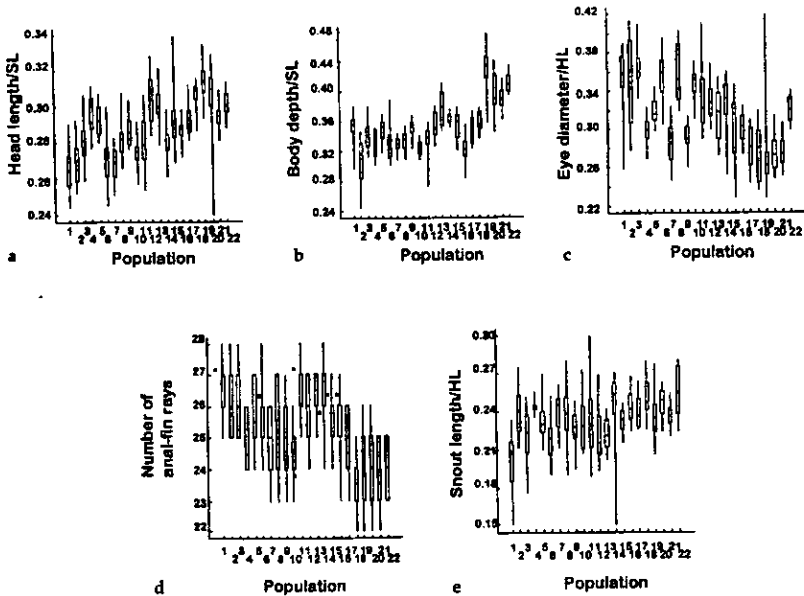


Fig. 2. *Astyanax* from the Peninsula of Yucatan: box-and-whisker plots (showing the median, interquartile range and full range for each character), by population, of: a, HL/SL; b, body depth/SL; c, eye diameter/HL; d, anal-fin ray number (median indicated by an asterisk, when needed); e, snout length/HL. Population numbering as in Figure 1.

performed on the log-transformed variables, whose homogeneity of variance and normality were tested by Cochran's C test and chi-square, respectively; if the characters were not amenable to the parametric test, they were compared pairwise with Maru-Whitney's U and Kolmogorov-Smirnov's DS. The package Statgraphics (SGC, 1993) was used for all tests ( $P < 0.05$ ).

### Results

The analysis of the morphometric variation follows, proceeding from univariate through bivariate analyses to PCA and the recognition of population groups. At the end of the section, one of these groups is diagnosed as *Astyanax altior*.

**Univariate analysis.** Although no single character fully discriminates all populations, quantita-

tive characters useful for separating population clusters are HL, body depth, eye diameter, snout length and number of anal-fin rays. Figure 2a-d shows the box-and-whisker plots for these characters in all populations. In general, two main groups are discernible: a small-headed, slender-bodied group, with relatively more anal-fin rays and larger eyes, usually including populations in the Río Hondo drainage, as well as Leona Vicario (see Fig. 1); and a large-headed, deep-bodied group, with fewer anal-fin rays and smaller eyes, found in all cenotes from northern Yucatan, including Vigía Chico and, usually, Cenote Calavera. Populations of the Zohlaguna Plateau, including Laguna X-Hohomil and, usually, the anchialine cenotes around Tulum, are intermediate between both groups.

The sample from the cenote 15.5 km W of Celestún conspicuously includes two forms, which correspond to the two main groups men-

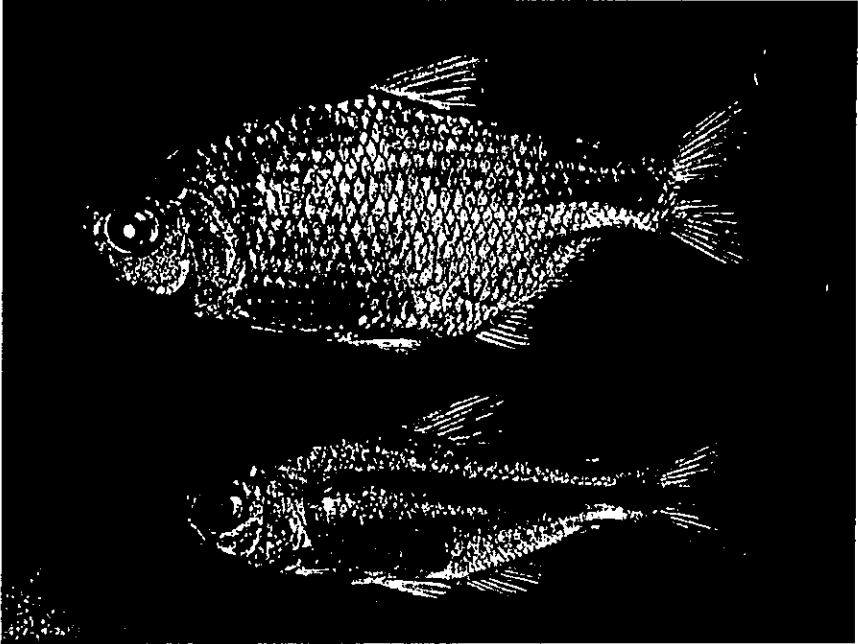


Fig. 3. *Astyanax altior* (above), ECO-CH 2988, 61.8 mm SL, and *A. acneus* (below), ECO-CH 3089, 58.5 mm SL, from the sympatric populations at the cenote 15.5 km E of Celestún (photograph by H. Bahena).

tioned above. In addition to the morphometric characters, they can be distinguished by life color. The slender type has grayish body and fins, whereas the deep-bodied individuals have yellowish-silver body and yellow fins; the lateral band is more distinct in the slender type (Fig. 3).

Fish from Laguna Caobas have a shorter snout length (median 210 % HL vs. medians 218-255 in other populations) (Fig. 2e).

**Bivariate analysis.** Two bivariate plots are useful to separate northern cenote populations (including Vigía Chico). The plot of body depth vs. HL (Fig. 4) allows identification of 90 % of the fish in the northern group (deep, large-headed); the plot of body depth vs. eye diameter (Fig. 5) allows 81 % of the fish in that group (deep, small-eyed) to be identified.

**Multivariate analysis.** PCA on the five useful characters (HL, body depth, eye diameter, anal-fin ray count and snout length) separated the two groups, albeit with a broad overlap. The overlap was eliminated when the sample was reduced to the 79 fish with SL greater than 60 mm; the first two components explain over 79% of the total variance. The group of northern cenotes, including Cenote Calavera and Vigía Chico (but excluding the slender individuals of the cenote 15.5 km W of Celestún), forms a discrete cluster. Within the other cluster, four tendencies are observed diverging from the populations in the lower Río Hondo (including Leona Vicario and the slender individuals of the cenote 15.5 km W of Celestún): Laguna Caobas, Laguna Noh-Bec, and, approaching the northern group, the cenotes around Tulum, and the sites on Zohlaguna Plateau (including Laguna X-Hohomil)(Fig. 6).

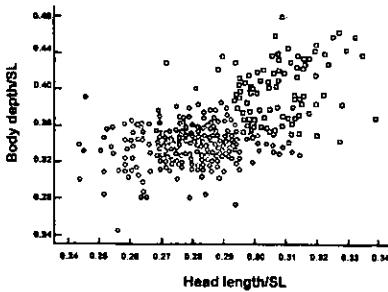


Fig. 4. *Astyanax* from the Peninsula of Yucatan: plot of body depth vs. head length, both in thousandths of SL. Circles, *A. aeneus*; squares, *A. altior*.

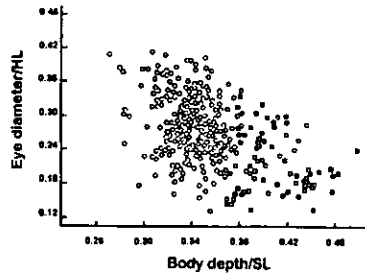


Fig. 5. *Astyanax* from the Peninsula of Yucatan: Plot of body depth (thousandths of SL) vs. eye diameter (thousandths of HL). Circles, *A. aeneus*; squares, *A. altior*.

On the basis of this result, the following six population groups are recognized:

- 1) Laguna Caobas (N=20, sample size);
- 2) Laguna Noh-Bec (N=19);
- 3) Lakes from the lower Hondo, including Laguna Pucté and the far north Leona Vicario, as well as the slender-bodied population in the cenote 15.5 km W of Celestún, excluding the sympatric deep-bodied population (N=132);
- 4) Cenotes around Tulum, except Cenote Calavera (N=25);
- 5) Sites from the Zohlaguna Plateau, with the addition of Laguna X-Hohomil, in the limits of the Hondo drainage (N=49);
- 6) Cenotes from northern Yucatan, including Cenote Calavera and the mangrove population at Vigía Chico, and the deep-bodied population from the cenote 15.5 km W of Celestún, excluding the slender-bodied sympatric population (N=77).

Measurements and meristics of these six population groups are shown in Table 1. HL statistically separated four groups: 1+2, 3, 4+6, and 5 (F = 36.3). Body depth, three groups: 1+3+4+5, 2, and 6 (F = 76.5). Eye diameter, two groups: 1+2+3+4+5, and 6 (F = 36.9). Snout length, two groups: 1, and 2+3+4+5+6 (F = 21.4). Anal-fin rays count was not amenable to parametric analysis, but region 6 was different from the group 1+2+3+4+5 (DN = 79, U = 8.7).

In summary, although all population groups show at least one statistically significant peculi-

arity, only group 6 is fully diagnosable (for individuals with SL > 60 mm). It is here considered to correspond to the species *A. altior*.

**Diagnosis of *A. altior*.** A characid of the *A. fasciatus* complex (sensu Hubbs, 1936; see introduction), distinguished from other members of the complex (especially the parapatric and, at least in one site, sympatric *A. aeneus*) in having a deeper body (376-480 % SL vs. 245-380, in individuals with SL > 60 mm), longer head (295-335 % SL vs. 242-323), smaller eye diameter (229-302 % HL vs. 242-414), and fewer anal-fin rays (22-25, median 24, vs. 23-28, median 26). Where *A. altior* is found in sympatry with *A. aeneus*, it has a distinctly brighter yellowish-silver coloration (vs. a grayish tone).

## Discussion

**Status of *A. altior*.** The original description of *A. fasciatus altior* (Hubbs, 1936) is still the most complete. This work is not a redescription, but rather a demonstration that the form is diagnosable from *A. aeneus* and the rest of the *A. fasciatus* complex and warrants species status.

The discovery of sympatric populations of *A. altior* and *A. aeneus* supports the view that they are distinct species. However, it is possible that the variable forms at the cenote 15.5 km W of Celestún are a hybrid swarm, produced by a recent contact between *A. altior* and *A. aeneus* (the site lies at the limit of the inundation zone of



coastal Yucatan). The abundant intermediate populations show that both *Astyanax* species would probably introgress completely if *A. aeneus* could get access to the isolated localities of *A. altior*; genetic introgression after contact between widespread and formerly isolated species is a major cause of extinction (Echelle & Connor, 1989; Williams et al., 1989). If *A. altior* and *A. aeneus* are sister species, taxonomists adopting the Biological Species Concept would consider them subspecies of a polytypic species, in view of their wide area of introgression; however, this practice underestimates biodiversity by excluding valid evolutionary species (Wiley, 1981).

I concur with Lozano-Vilano & Contreras-Balderas (1990) in recognizing that, although there are obvious difficulties in evaluating taxa in complex, speciose, unrevised genera, species descriptions and redescrptions are important, especially in the face of conservation problems. There was an urgency to revise the taxonomic status of *A. altior* because its populations are vulnerable: there is probably no gene flow between most of them, and the cenotes where they live are fragile biotopes. Besides, this kind of species-level work may be useful material for the much needed revision of the genus *Astyanax*.

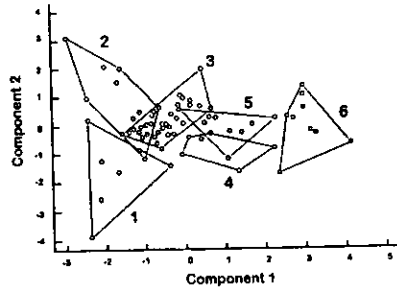


Fig. 6. *Astyanax* (SL  $\geq$  60 mm) from the Peninsula of Yucatan: plot of first two principal components. Numbers refer to population groups; groups 1-5 are *A. aeneus*, group 6 is *A. altior*. Circles, *A. aeneus*; squares, *A. altior*.

**Biogeographical hypothesis.** The events leading to the morphological variation pattern observed today occurred no more than ca. 8000 years before present, because the Pleistocene/Holocene boundary was an extremely dry period; such lakes as Chichancanab and Cobá did not hold water at the time (Hodell et al., 1995; Whit-

**Table 1.** Morphometrics of six *Astyanax* population groups in the Peninsula of Yucatan (groups 1-5 are *A. aeneus*, group 6 is *A. altior*). Values shown were pooled among population groups where no significant difference was proven. Proportions are expressed as thousandths of SL (head length, body depth) or as thousandths of HL (eye diameter, snout length), and show the total range; in parentheses, the lower (mn) or upper (mx) limit of the interquartile range, that is, the values above or below which 75% of the sample lies. Comparison data (aen, *A. aeneus*; mexic, *A. mexicanus*) were taken or transformed from Lozano-Vilano & Contreras-Balderas (1990); in parentheses, the mean.

	aen	mexic	1	2	3	4	5	6
Head length	276-323 (297)	256-287 (273)	242-296 (mx 278)	242-296 (mx 278)	250-308 (mn 272 mx 286)	278-335 (mn 295 mx 293)	264-302 (mn 281)	278-335 (mn 295)
Body depth	328-399 (359)	300-355 (328)	285-415 (mn 327 mx 380)	245-350 (mx 332 mx 380)	285-415 (mn 327 mx 380)	285-415 (mn 327 mx 380)	285-415 (mn 327)	340-480 (mn 376)
Eye diameter	242-314 (282)	223-290 (252)	229-414 (mn 283)	229-414 (mn 283)	229-414 (mn 283)	229-414 (mn 283)	229-414 (mn 283)	229-343 (mx 302)
Snout	249-304 (277)	281-322 (301)	140-236 (mx 217)	178-282 (mn 213)	178-282 (mn 213)	178-282 (mn 213)	178-282 (mn 213)	178-282 (mn 213)
Anal rays	23-27 (25)	19-23 (22)	23-28 (mn 25)	23-28 (mn 25)	23-28 (mn 25)	23-28 (mn 25)	23-28 (mn 25)	22-26 (mx 25)
Gill rakers	12-14	9-12	13-14	13-14	13-14	13-14	13-14	13-14
Lateral line	35-38	34-36	34-38	34-38	34-38	34-38	34-38	34-38
Pectoral	12-15	12-14	13-15	13-15	13-15	13-15	13-15	13-15
Dorsal	10-11	9-10	10-11	10-11	10-11	10-11	10-11	10-11

more et al., 1996), and the same was probably true of most *A. altior* localities. During the maximum Holocene transgression, these sites became available to the *Astyanax* forms in northern Central America, which crossed Panama from South America shortly after the closure of the Bolívar seaway in the Pliocene (Myers, 1966), or even earlier (Bussing, 1985). During a new dry cycle, the populations of *Astyanax* in Yucatan experienced diverse degrees of isolation by distance from the stock in southern Mexico, and became differentiated as *A. altior*: all populations lying at the presumed palaeocoast either belong to this species or show intermediate characters between *A. altior* and *A. aeneus*. The hypogean fishes *Ogilbia pearsei* and *Ophisternon infernale* also are distributed along that palaeocoast (Wilkins, 1982).

At another wet cycle during the Holocene, *A. altior* could regain contact with the stock of *A. aeneus* in northern Central America. Some populations (those in Zohlaguna plateau) introgressed; others kept their genetic identity, either because of continued isolation (as in Cenote Dos Marias, for example), or because they had more time (became isolated first, because of their distance from the mainland) for developing its own epigenetic homeostatic (or recognition) system and acquiring coherence as an independent lineage, as in the cenote 15.5 km W of Celestún. Moreover, the small population size of *Astyanax* in these cenotes must have accelerated differentiation.

Population group 3 is morphologically intermediate among the groups identified as *A. aeneus* (groups 1-5). This group is located in the lower Hondo basin, where eustatic-tectonical activity has been more intense than in other parts of the peninsula (Lauer & Seele, 1984), thus allowing extensive and repeated contact with the northern Central American stock of *A. aeneus*. The other *A. aeneus* population groups show definite morphological differences, perhaps due to temporary isolation from the mainland stock.

The northeastern populations at Leona Vicario and the *A. aeneus* population of the cenote 15.5 km W of Celestún are included within group 3, although there is no direct contact between these populations and the lower Hondo basin. It seems that the northern populations of *A. aeneus* were founded recently by fishes dispersing along the coast in wetter cycles. These localities are in low terrains (López Ramos, 1975; the Hondo and Coastal Yucatan districts of Wil-

son, 1980); most of them are seasonally connected to the coast even today.

Population group 4, product of a presumed introgression, lies near the coastal cliffs of Tulum, the only large Holocene eolianites in continental Quintana Roo (Ward et al., 1985). This zone is a zoogeographic barrier: it marks the transition between sister taxa as *Gambusia yucatanensis* and *G. y. yucatanensis* (Greenfield, 1985), *Poecilia petenensis* and *P. velifera* (Hubbs, 1936; Miller, 1983), as well as the northernmost distribution of most continental fishes of Quintana Roo (Schmitter-Soto, in press). Together with the Sierrita de Ticul (Fig. 1), the cliffs set the limit between a doline area and a cenote area, the latter representing a more advanced karst landscape (West, 1964), with less opportunities for fish dispersal through epigeal freshwaters.

One prediction of this biogeographical hypothesis was that, if there were *Astyanax* at Chichancanab (at the end of the Sierrita de Ticul), it would be an introgressed population, similar to the ones in Zohlaguna Plateau. Recently, *Astyanax* was indeed collected in Chichancanab (Wilkins, pers. comm., 1996), and the specimens examined fulfill that prediction.

**Material examined.** *Astyanax altior*: UMMZ 102144, holotype, pool 3 km S of Progreso, Yucatan - ECO-CH 1044, 10 spms., Cenote Noc-Ac, 21°04'23"N 89°43'14"W. - ECO-CH 2988, 16 spms., cenote 15.5 km W of Celestún, 20°51'21"N 90°14'47"W. - ECO-CH 2987, 24 spms., Cenote Dos Marias, 20°48'22"N 90°07'23"W. - ECO-CH 1697, 10 spms., Cenote Calavera, 20°13'43"N 87°27'32"W. - ECO-CH 2682, 15 spms., mangrove at Vigía Chico, 19°49'25"N 87°30'01"W.

*Astyanax aeneus* (introgressed with *A. altior*): ZMH 8811, 10 spms., Laguna Chichancanab, 19°52'N 88°46'W. - ECO-CH 3174, 4 spms., cenote Petén-Tuchá, Ria Lagartos. - ECO-CH 623, 11 spms., Cenote Golondrinas, 20°19'20"N 87°22'09"W. - ECO-CH 401, 14 spms., Cenote Cristal, 20°11'48"N 87°29'58"W. - ECO-CH 1476, ECO-CH 1832, 14 spms., Laguna X-Hohomil, 19°19'42"N 88°29'37"W. - ECO-CH 2026, 15 spms., pond at Xmabén, 19°14'11"N 89°20'00"W. - ECO-CH 1763, 10 spms., Laguna Zohlaguna, 18°35'15"N 89°25'03"W. - ECO-CH 2317, 9 spms., pond at Castilla, 18°21'32"N 89°26'36"W.

*Astyanax aeneus*: ECO-CH 1683, ECO-CH 2583, IBUNAM 3103, 10 spms., Laguna Leona Vicario, 20°57'43"N 87°16'28"W. - ECO-CH 3089, 8 spms.,

Schmitter-Soto: Diagnosis of *Astyanax altior*

cenote 15.5 km W of Celestún, 20°51'21"N 90°14'47"W. - ECO-CH 2316, ECO-CH 2331, 10 spms., Laguna Pucté, 19°28'10"N 88°04'48"W. - ECO-CH 2304, IBUNAM 2613, 21 spms., Laguna Vallehermoso, 19°10'41"N 88°31'18"W. - ECO-CH 1043, ECO-CH 2307, IBUNAM 6262, 19 spms., Laguna Noh-Bec, 19°08'58"N 88°10'25"W. - ECO-CH 1751, ECO-CH 1887, 25 spms., Laguna de Bacalar, 18°34'39"N 88°25'07"W. - ECO-CH 2001, 15 spms., creek at Morcoy, 18°33'50"N 88°49'01"W. - ECO-CH 1976, 25 spms., Laguna Encantada, 18°29'52"N 88°23'22"W. - ECO-CH 2639, 20 spms., Laguna Caobas, 18°26'42"N 89°06'06"W. - ECO-CH 1633, 10 spms., Hondo river at Juan Sarabia, 18°29'46"N 88°28'44"W. - ECO-CH 1295, ECO-CH 1929, 13 spms., creek at Estero Franco, 17°56'20"N 88°52'37"W.

#### Acknowledgements

This article is part of a Ph. D. dissertation at the Universidad Nacional Autónoma de México; previous versions were reviewed by Horst Wilkens, José Luis Castro-Aguirre, Óscar Holguín-Quifones, Salvador Contreras-Balderas, and Héctor Espinosa-Pérez (which does not mean necessarily that they agree with the opinions expressed). Thanks are due to H. Espinosa-Pérez (IBUNAM), H. Wilkens (ZMH) and Gerald Smith (UMMZ) for lending material under their care. Field work was supported by the Volkswagen-Stiftung. The Mexican government issued collecting permits #1004 and 2682.

#### Literature cited

- Álvarez del Villar, J. 1950. Claves para la determinación de especies de peces en las aguas continentales mexicanas. Secretaría de Marina, México, 144pp.
- 1970. Peces mexicanos (claves). Secretaría de Industria y Comercio, México, 166 pp.
- Bussing, W. A. 1985. Patterns of distribution of the central American ichthyofauna. Pp. 453-473 in F. G. Stehli & S. D. Webb (eds.), *The great American biotic interchange*. Plenum, New York.
- Castro-Aguirre, J. L., M. J. Parra-Alcoer & F. de Lachica-Bonilla. 1977. Los peces de las lagunas Oriental y Occidental, Oaxaca, México, y sus relaciones con la temperatura y la salinidad. V Congreso Nacional de Oceanografía, Guaymas, Mexico, Memorias, pp. 148-161.
- Contreras-Balderas, S. & M. L. Lozano-Vilano. In press. Problemas nomenclatoriales de las formas mexicanas del género *Astyanax* (Pisces: Characidae). An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Inst. Politécn. Nac., México.
- Echelle, A. A. & P. J. Connor. 1989. Rapid, geographically extensive genetic introgression after secondary contact between two pupfish species (*Cyprinodon*, Cyprinodontidae). *Evolution*, 43: 717-727.
- Eigenmann, C. H. 1921. The American Characidae. Part 3. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, 43: 209-310.
- Espinosa-Pérez, H., M. T. Gaspar-Dillanes & P. Fuentes-Mata. 1993. Listados faunísticos de México. III. Los peces dulceacuícolas mexicanos. Instituto de Biología, Univ. Nac. Autón. México, 99 pp.
- Géry, J. 1977. Characoids of the world. TFH, Neptune City, 672 pp.
- Greenfield, D. W. 1985. Review of the *Gambusia yucatanana* complex (Pisces: Poeciliidae) of Mexico and Central America. *Copeia*, 1985: 368-378.
- Hodell, D. A., J. H. Curtis & M. Brenner. 1995. Possible role of climate in the collapse of Classic Maya civilization. *Nature*, 375: 391-394.
- Hubbs, C. L. 1936. Fishes of the Yucatan Peninsula. *Carnegie Inst. Publ.*, 457: 157-287.
- 1938. Fishes from the caves of Yucatan. *Carnegie Inst. Publ.*, 491: 261-296.
- Lauer, W. & E. Seele. 1984. Beobachtungen zu einer frühen Besiedlung in Quintana Roo (Mexiko). *Tribus, Jahrbuch des Lindenmuseums*, 33: 133-142.
- López Ramos, E. 1975. Geological summary of the Yucatan Peninsula. Pp. 257-282 in A. E. M. Nairn & F. G. Stehli (eds.), *The ocean basins and margins. III. The Gulf of Mexico and the Caribbean*. Plenum, New York.
- Lozano-Vilano, M. L. & S. Contreras-Balderas. 1990. *Astyanax armandoi*, n. sp. from Chiapas, Mexico (Pisces, Ostariophysi: Characidae) with a comparison to the nominal species *A. aeneus* and *A. mexicanus*. *Universidad y Ciencia*, 7: 95-107.
- Miller, R. R. 1983. Checklist and key to the mollies of Mexico (Pisces: Poeciliidae: *Poecilia*, subgenus *Mollienesia*). *Copeia*, 1983: 817-822.
- 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Inst. Politécn. Nac., México*, 30: 121-153.
- Myers, G. S. 1940. Fresh-water fishes and West-Indian Zoogeography. *Ann. Rept. Smithsonian Inst.*, 1937 [1940]: 339-364.
- 1966. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia*, 1966: 766-773.
- Schmitter-Soto, J. J. In press. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. *Guías Científicas ECOSUR*. ECOSUR, San Cristóbal de Las Casas, México, 327 pp.
- Schuppa, M. 1984. Morphometrische und meristische Untersuchungen an verschiedenen *Astyanax*-Populationen (Characidae) Mexikos. Unpubl. Thesis, Universität Hamburg, 94 pp.

- Statistical Graphics Corporation. 1993. Statgraphics reference manual, version 7 for DOS. Manugistics, Cambridge.
- Valdéz Moreno, M. E. 1997. Estudio comparativo osteológico del género *Astyanax* en diversas cuencas de México. Unpubl. M. Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, 139 pp.
- Ward, W. C., A. E. Weidie & W. Back (eds.). 1985. Geology and hydrogeology of the Yucatan and Quaternary geology of northeastern Yucatan peninsula. Pp. 1-47 in J. Swinehart & D. Loope (comps.), Yucatan 1990. A source book on coastal Quintana Roo, Mexico. University of Nebraska, Lincoln.
- West, R. C. 1964. Surface configuration and associated geology of Middle America. Pp. 33-73 in R. C. West (ed.), Handbook of Middle American Indians. I. Natural environment and early cultures. University of Texas, Austin.
- Whitmore, T. J., M. Brenner, J. H. Curtis, B. H. Dahlin & B. W. Leyden. 1996. Holocene climatic and human influences on lakes of the Yucatan Peninsula, Mexico: an interdisciplinary, palaeolimnological approach. *Holocene* 6: 273-287.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley, New York, 439 pp.
- Wilkins, H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic age: the history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. *Assoc. Mexican Cave Stud. Bull.*, 8: 237-243 & *Texas Memorial Mus. Bull.*, 28: 237-243.
- 1988. Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces): support for the Neutral Mutation Theory. *Evolutionary Biol.*, 23: 271-367.
- Williams, J. E., J. E. Johnson, D. A. Hendrickson, S. Contreras-Balderas, J. D. Williams, M. Navarro-Mendoza, D. E. McAllister & J. E. Deacon. 1989. Fishes of North America endangered, threatened or of special concern: 1989. *Fisheries*, 14: 2-20.
- Wilson, E. M. 1980. Physical geography of the Yucatan Peninsula. Pp. 5-40 in E. Moseley & E. Terry (eds.), Yucatan: a world apart. University of Alabama Press, Birmingham.

Received 30 July 1997  
 Revised 21 November 1997  
 Accepted 7 December 1997

Schmitter-Soto: Diagnosis of *Astyanax altior*

## Composición y distribución de peces continentales en el sur de Quintana Roo, Península de Yucatán, México

Juan Jacobo Schmitter-Soto y Héctor C. Gamboa-Pérez

Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Apdo. Postal 424, MX-77000 Chetumal, Q.R., México.

(Rec. 23-VI-1994. Rev. 1-XI-1994. Ac. 25-I-1995)

**Abstract:** Composition and distribution of the continental ichthyofauna were studied in southern Quintana Roo and adjacent areas of Campeche and Belize, southeastern Yucatan Peninsula, Mexico, on the basis of 69 sampled localities, as well as the published information and the fish collection carried out by the Zoology Museum at the Quintana Roo Research Center (MZ-CIQRO P). Fishing gear included 2- and 20-m-long seine nets, 1- and 3-m-wide throw nets, hook, spear, hand nets, and traps; we recorded parameters such as temperature, salinity and conductivity, transparency, depth, dissolved oxygen, bottom type and riparian vegetation. Most of the sites were visited in the rainy and the dry seasons. The inventory of continental fishes of Quintana Roo includes 85 species, 55 detected in the southern zone. Twelve are recorded for the first time in continental waters of the state: *Anchoa colonensis*, *A. parva*, *Rhamdia laticauda*, *Atherinella* sp., *Strongylura timuca*, *Diapterus avaraus*, *Eugerres plumieri*, *Stegastes leucostictus*, *Rivulus tenuis*, *Phallichthys fairweatheri*, *Xiphophorus helleri*, and *Stephanolepis hispidus*. Cluster analysis allowed distinction of the following four local ichthyofaunas, sorted by decreasing distance to the coast: (1) Zohlaguna Plateau, some 250 masl, with relatively cool waters; (2) Hondo River and bordering water bodies, such as freshwater cenotes, wetlands, pools and creeks; (3) Center-Northeast Zone, including the brackish lake systems of Bacalar, Guerrero and Ubero, as well as the wetlands around the Bay of Chetumal and freshwater lakes such as Vallehermoso; and (4) Southern Caribbean coastal lagoons, where salinity varies regularly. Ichthyofauna (1) is characterized by the occurrence of *X. helleri* and *Rhamdia guatemalensis* and the frequency of *Heterandria bimaculata* and *Poecilia petenensis*; (2), by the frequency of primary fishes such as *Hyphessobrycon compressus* and *Rhamdia laticauda*, as well as *Ophisternon aenigmaticum*; (3) by peripheral fishes, such as *Arius assimilis*, *Gobiomorus dormitor* and *Anchoa colonensis*; (4), by a significantly greater richness, due to the dominance of marine fishes of the families Gerreidae, Lutjanidae, and others, which utilize mangroves as nursery or feeding grounds. Even though the fish distribution within the study area follows essentially ecological factors, the decrease in neotropical or primary fishes from Belize to Sian Ka'an shows the importance of historical factors on a slightly larger geographical scale.

**Key words:** Ichthyofauna, distribution, zoogeography, new records, Quintana Roo, Yucatan Peninsula.

A pesar de que la provincia ictiolimnológica del Usumacinta se conoce con cierta profundidad, prácticamente no se ha explorado aún el sureste de la península de Yucatán. Esta zona es interesante, pues ofrece diversos hábitats dulceacuáticos y salobres, como cenotes, lagunas costeras, humedales y lagunas interiores, así como el río Hondo y sus tributarios; además es una zona transicional, donde comienza el terreno kárstico peninsular.

El área de estudio (Fig. 1) queda incluida totalmente en la cuenca del río Hondo, que puede subdividirse en la cuenca fluvial propiamente

dicha y cuencas internas cerradas (SPP 1981). El relieve deja de ser llano sólo en la ribera del río y a lo largo de la antigua costa del Plioceno (alrededores del poblado de Nicolás Bravo), donde aparecen lomeríos (Wilson 1982). Hay algunos terrenos miocénicos, pero la mayor parte del territorio emergió apenas en el Pleistoceno (Wilkins 1982).

El clima es tropical lluvioso con lluvias en verano. La precipitación media anual se incrementa gradualmente de norte a sur y de tierra adentro hacia la costa, de unos 1000 a 1500 mm. La temporada de lluvias abarca de fines de

mayo a principios de octubre; en otoño/invierno suelen presentarse ciclones. La temperatura oscila entre 21 y 28°C, con una media anual de 26°C (SPP 1980).

El agua es dura, debido a la naturaleza calcárea del terreno. El grado de eutroficación en lagunas y cenotes es muy variable. Las lagunas permanentes aumentan hasta 150% su área entre el estiaje y las lluvias cuando la mayoría de los cuerpos de agua de las zonas bajas se ven unidos por un humedal continuo.

La vegetación originaria predominante es la selva mediana subperennifolia, muy sustituida en todo el estado por acahual, pastizal y cultivos. En lagunas y cenotes costeros abundan los manglares; en las sabanas y bajos son comunes la cortadera, *Cladium jamaicense*, y el tasiste, *Acroelorrhaphe wrightii* (Trejo-Torres *et al.* 1993).

A todo lo largo de la costa caribeña del estado corre una barrera arrecifal, compartida con Belice. Las aguas marinas fluyen hacia el norte, como continuación de la corriente del sur del Caribe, proveniente del norte de Sudamérica; sin embargo, los promontorios y bahías quintanarroenses desvían una parte del caudal y originan algunas contracorrientes costeras, dirigidas hacia el sur (Merino Ibarra 1986).

Este artículo se enmarca en la elaboración de un inventario de la ictiofauna continental del estado de Quintana Roo, México. Sus objetivos son ofrecer una lista preliminar de los peces de la zona sur del estado (cuenca del río Hondo) y analizar su distribución, al interior del área de estudio y en comparación con listas provisionales disponibles de Belice (Thomerson y Greenfield 1972) y la reserva de la biosfera de Sian Ka'an (Navarro-Mendoza 1988; Gamboa-Pérez 1992; Ramo y Busto 1992).

Con excepción de algunos datos puntuales y aislados, ésta es la primera exploración ictiológica de las aguas dulces del área. Castro-Aguirre (1978) mencionó algunas especies periféricas de la laguna de Bacalar. Navarro-Mendoza (1988) se concentró en el norte de Sian Ka'an, pero recolectó en algunas localidades del sur, como Noh-Bec, el arroyo Aguadulce y la misma Bacalar, entre otras. Camarena Luhrs y Cobá Cetina (1991) revisaron la pesca dulceacuícola en la ribera del río Hondo; Gamboa-Pérez (1991, 1992, 1994) ha presentado listas ictio-

faunísticas preliminares. Ramo y Busto (1992) ofrecieron una lista de peces recolectados en los humedales de Mahahual y el sur de Sian Ka'an, como parte de un estudio sobre la alimentación de aves acuáticas. Miller (com. pers.) incluirá en su libro sobre los peces continentales de México sitios tales como Bacalar y el río Hondo.

## MATERIAL Y METODOS

**Campo y laboratorio:** El área de estudio se dividió a priori en doce zonas (Fig. 1):

- a) **Meseta de Zohlaguna (ZOH).** Situada en la franja fronteriza entre los estados de Campeche y Quintana Roo, con una altitud de hasta 250 msnm. La mayoría de las localidades de esta zona desaparecen en la época de secas, y se encuentran dentro de la reserva de la biosfera de Calakmul. Se efectuaron 17 muestreos en sitios lénticos y uno en un arroyo, en los meses de octubre de 1993 y marzo de 1994.
- b) **Zona de Nicolás Bravo (NBR).** Ubicada justo al E de la anterior, a menor altitud, incluye lagunas permanentes, de agua dulce, como San José de la Montaña y Caobas; 17 recolecciones en ambientes lénticos, cuatro en sitios lénticos, en los meses de septiembre de 1993 y marzo de 1994.
- c) **Zona de Morocoy (MOR).** Al E de la anterior, a menor altitud, consta de humedales y charcas temporales, así como del arroyo Aguadulce, que se convierte en una serie de estanques durante la época de secas; nueve muestreos lénticos, tres lénticos, en los meses de septiembre de 1993 y marzo de 1994.
- d) **Laguna de Bacalar (BAC).** Al N de la Ciudad de Chetumal y NE de la zona anterior, casi al nivel del mar, está formada por las lagunas de Bacalar y Xul-Há. La salinidad no varía demasiado en torno de las 3 ppm, excepto en el arroyo Xul-Há, que es dulce. Se visitaron en los meses de septiembre de 1993 y febrero de 1994, con 22 colectas en las lagunas y cuatro en el arroyo.
- e) **Zona de San Felipe (SNF).** Al NW de la anterior y NE de MOR, presenta lagunas permanentes eutróficas, de aguas dulces, que se conectan entre sí por canales durante la época de lluvias; 13 muestreos en sitios lénticos.

- uno en un canal, en los meses de septiembre de 1993 y febrero de 1994.
- f) Zona de Noh-Bec (NOH). Al N de la anterior, incluye las lagunas permanentes mesotróficas de Noh-Bec y Vallehermoso, así como algunos arroyos temporales. Se muestrearon siete veces las lagunas y tres los canales, en los meses de septiembre de 1993 y febrero de 1994.
- g) Bahía de Chetumal, Noroeste (BAN). Consiste en el sistema lagunar de Guerrero, al E de Bacalar, y los humedales y arroyos que bordean la bahía, incluidos los grandes pantanos de la carretera a Mahahual. Hay cuerpos de agua salobres y dulces. Las muestras provienen de sitios lénticos (35) y lóticos (4), en los meses de diciembre de 1992, agosto de 1993 y enero de 1994.
- h) Bahía de Chetumal, Sureste (BAS). Integran esta zona los humedales, manglares, arroyos y cenotes del ejido Calderas-Barlovento. Hay cuerpos de agua salobres y dulces. Se trabajó con cinco muestreos de sitios lénticos y cuatro de lóticos, en los meses de diciembre de 1992, agosto de 1993 y enero de 1994.
- i) Alto Río Hondo (RHA). Es la zona más meridional, colindante con Belice; incluye el río, desde la desembocadura del arroyo Aguadulce, hasta la población de La Unión, con los cenotes, arroyos y humedales aledaños; 12 colectas lénticas y 6 lóticas, en los meses de octubre de 1992 y abril de 1993.
- j) Bajo Río Hondo (RHB). Continuación hacia el NE de la zona anterior, hasta la desembocadura del río, incluyendo las lagunas Milagros, Negra y Encantada, además de numerosos arroyos. En los meses de octubre de 1992 y abril de 1993 se recolectó 15 veces en sitios lénticos y 19 en lóticos. Los registros de la localidad "Río Hondo" se compararon entre RHB y RHA, de modo que la diferencia entre ambas zonas está en los cuerpos de agua adyacentes al río.
- k) Costa del Caribe, Norte (CAN). Se refiere a los manglares, lagunas costeras y humedales del extremo E, que intercambian sus aguas con el mar Caribe de manera principalmente subterránea, desde Mahahual hacia el N; 13 muestreos en sitios lénticos y dos en lóticos, en los meses de diciembre de 1992, abril y agosto de 1993 y enero de 1994.

- l) Costa del Caribe, Sur (CAS). Como el anterior, pero desde Mahahual hacia el S; las comunicaciones con el mar, a diferencia de la costa norte, son canales profundos y permanentes. Se recolectó ocho veces en sitios lénticos y ocho en lóticos, en los mismos meses que la zona anterior.

La gran variedad de hábitats acuáticos obligó a diversificar los artes de pesca, lo cual limitó el estudio comparativo de la abundancia. Se utilizaron chinchorros de 2 y 20 m de longitud, atarrayas de 1 y 3 m de diámetro, anzuelos, figas, redes de mano y trampas; la luz de malla de las redes varió entre 2 y 20 mm. En algunos sitios se registraron visualmente las especies más conspicuas, con ayuda de buceo libre o lentes polarizados (Loftus y Kushlan 1987). Se consultaron también las capturas de los pescadores locales, comerciales o deportivos.

Los ejemplares se fijaron, etiquetaron y preservaron mediante técnicas estándar (Fink et al. 1978). A cada número de colecta, diferente para cada combinación de localidad, fecha, hora y arte de pesca, correspondieron los siguientes datos: localidad (incluyendo coordenadas geográficas, tipo y nombre del cuerpo de agua), fecha, hora, número de ejemplares, arte de pesca, colector, identificación tentativa y coloración en vivo del pez. Para la caracterización de los hábitats se anotó el color del agua, vegetación ribereña, tipo de fondo, transparencia (disco de secchi), temperatura, salinidad, conductividad (termohalinoconductivímetro), oxígeno disuelto (oxigenómetro), pH (potenciómetro), presencia de corriente, profundidad, anchura o área aproximada, y posición geográfica (GPS). La identificación definitiva de los ejemplares, previa a su catalogación en la MZ-CIQRO P, tuvo lugar en el laboratorio, mediante las técnicas (Cailliet et al. 1986) y claves adecuadas (Álvarez del Villar 1970; Collette 1974; Castro-Aguirre 1978; Hasse 1981; Reséndez Medina 1981; Miller 1983, 1984; Matheson y McEachran 1984; Robins y Ray 1986; Deckert y Greenfield 1987).

Se consideraron como registros nuevos para la fauna del estado aquellas especies no mencionadas en los antecedentes; en el caso de las especies periféricas, las no citadas por Reséndez Medina (1975) para la laguna de Nichupté, en el norte del estado.

**Análisis estadístico:** La confiabilidad de este inventario se midió trazando una curva del número de especies en función del número de recolecciones.

Se construyó una matriz general de presencia/ausencia de las especies en las localidades. Para ello, las recolecciones se unieron por localidad, independientemente de la época del año y arte de pesca utilizado. El número original de localidades se redujo al unir entre sí algunas de ellas, bajo los siguientes criterios: (a) ser geográficamente cercanas o formar parte de un solo cuerpo de agua, y (b) que al menos una de las localidades a unirse contuviera dos especies o menos, o el porcentaje de disimilitud entre ambas localidades fuera menor o igual al 50%.

Sobre la matriz resultante se aplicó un análisis de clasificación numérica inverso (sobre las localidades), con exclusión de las especies que aparecieron sólo una vez, con base en porcentajes de disimilitud y agrupamiento por promedio de grupos (Herrera Moreno 1993).

El proceso se repitió, agrupando las doce zonas establecidas a priori y efectuando el análisis directo (sobre las especies). Los conjuntos de zonas y de especies se relacionaron entre sí mediante un análisis nodal de la constancia (frecuencia de aparición del grupo de especies en cada grupo de zonas).

Se estudió la variación de la riqueza como función de las agrupaciones de zonas resultantes de los análisis anteriores, la estación del año (lluviosa/seca), y el tipo de ambiente (lótico/léntico) mediante un análisis de variancia múltiple y una prueba de Duncan para reconocer grupos homogéneos, al 95% de significancia (Monteiro-Neto *et al.* 1990). La riqueza se estandarizó dividiendo el número de especies entre el número de recolecciones en cada localidad, y extrayendo la raíz cuadrada del cociente.

De igual manera se analizaron las variaciones de la temperatura, conductividad (transformada por raíz cuadrada), oxígeno disuelto, pH y transparencia. Todos los análisis estadísticos y gráficos se efectuaron mediante los programas "Quattro Pro", "Statgraphics" y "Statistica for Windows". La base de datos de la colección MZ-CIQRO P utiliza el programa MUSE.

Finalmente, la lista global de peces del área de estudio se comparó con las listas disponibles de Belice (Thomerson y Greenfield 1972) y

Sian Ka'an (Navarro-Mendoza 1988, Gamboa-Pérez 1992, Ramo y Busto 1992), usando el índice de similitud de Jaccard. En la comparación se observó, asimismo, el cambio en el porcentaje de peces neotropicales vs. panamericanos o introducidos, y en la proporción de especies periféricas, primarias o secundarias (Robins 1971, Lozano Vilano y Contreras Balderas 1987).

Para paliar en algún grado el carácter provisional de dichas listas, se supuso que: *Arius* spp. incluye *A. assimilis* (Miller, com. pers.); *Melaniris* es *Atherinella* (Chernoff 1986); *Diapteris* sp. es *D. auratus*; *Synbranchus marmoratus* es *O. aenigmaticum* (Rosen y Greenwood 1976); *Poecilia* sp. es *P. orri* (Contreras-Balderas, com. pers.); *P. gracilis* es *P. petenensis* (Miller 1983); *R. hypselura* y *R. motaguensis* son *R. laticauda* (Miller 1984). Los registros en Sian Ka'an (y en Quintana Roo) de *Cichlasoma aureum*, *C. melanurum*, *A. felis*, *E. picta*, *S. marmoratus* y *Poecilia sphenops* se eliminaron, porque la revisión de los ejemplares depositados en la MZ-CIQRO P reveló que estaban basados en identificaciones erróneas.

## RESULTADOS

Las 232 recolecciones correspondieron a 117 localidades, que se redujeron finalmente a 69 (Cuadro 2; Fig. 1). 21% de las localidades fueron lóaticas, 79% lénticas; 35% de ellas fueron muestreadas tanto en la época lluviosa como en la seca de 1992, 1993 ó 1994.

**Composición:** El inventario de peces continentales de Quintana Roo incluye ahora 85 especies, de las cuales 55 (en 40 géneros y 22 familias) se detectaron en el área de estudio de este trabajo (Cuadro 1). Ahora bien, la curva del número de especies en función del número de recolecciones no llegó a aproximarse claramente a una asíntota (Fig. 2), por lo que es probable que la riqueza real del área esté subestimada.

Doce especies se registraron por primera vez para las aguas interiores del estado: *A. colonensis*, *A. parva* *R. laticauda*, *Atherinella* sp., *S. timucu*, *D. auratus*, *E. plumieri*, *S. leucostictus*, *Rivulus tenuis*, *Phallichthys fairweatheri*, *X. helleri* y *S. hispidus*. Las familias con mayor número de especies fueron Cichlidae y Poeciliidae, con nueve cada una; entre ambas representaron



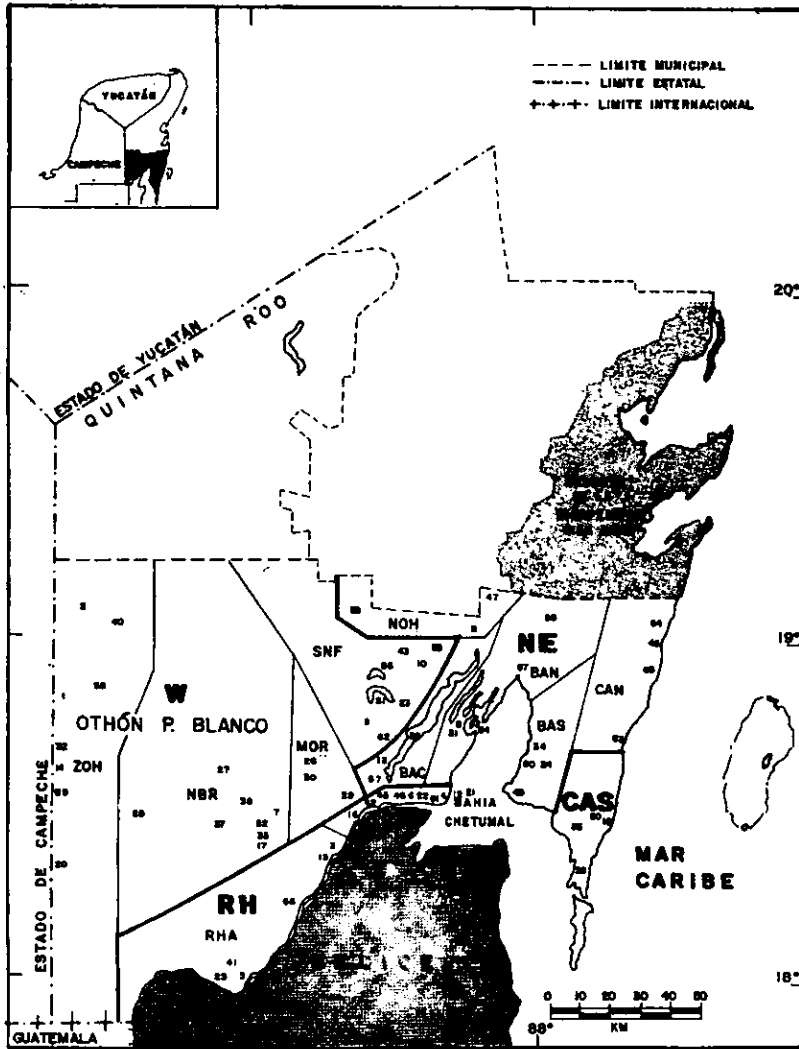


Fig. 1. Área de estudio, con la posición de las 69 localidades de muestreo (ver Cuadro 2). Abreviaturas de las 12 zonas establecidas a priori: Zohlaguna (ZOH); Nicolás Bravo (NBR); Morcoy (MOR); Bacalar (BAC); San Felipe (SNF); Noh-Bec (NOH); bahía de Chetumal, noroeste (BAN); bahía de Chetumal, sureste (BAS); alto río Hondo (RHA); bajo río Hondo (RH); costa del Caribe, norte (CAN); costa del Caribe, sur (CAS). Abreviaturas de las cuatro zonas definidas a posteriori: Zona Oeste (W); zona Noreste (NE); río Hondo (RH); costa del Caribe, sur (CAS).

## CUADRO I

Frecuencia relativa de aparición de peces en el sur de Quintana Roo, por zonas (W, Zohlaguna y zona oeste: RH, río Hondo; NE, zona centro-noreste; CAS, costa del Caribe sur)

UBICUOS	W	RH	NE	CAS
<i>Astyanax fasciatus</i> (=aeneus)	61.5	34.6	39.4	0.0
<i>Cichlasoma meeki</i>	29.2	28.8	24.2	6.3
<i>C. salvini</i>	9.2	9.6	11.1	0.0
<i>C. synspilum</i>	7.7	17.3	16.2	0.0
<i>C. urophthalmus</i>	6.2	7.7	29.3	12.5
<i>Eugerres plumieri</i>	0.0	7.7	6.1	25.0
<i>Gambusia yucatanana</i> (1)	47.7	34.6	38.4	56.3
<i>Poecilia mexicana</i>	46.2	26.9	14.1	0.0
<i>P. orri</i>	3.1	1.9	12.1	18.8
<b>DULCEACUICOLAS</b>				
<i>Atherinella</i> sp.	4.6	1.9	1.0	0.0
<i>Belonesox belizanus</i>	12.3	5.8	6.1	6.3
<i>Phallichthys fairweatheri</i>	1.5	1.9	0.0	0.0
<i>Cichlasoma friedrichsthalii</i>	7.7	1.9	3.0	0.0
<i>C. octofasciatum</i>	10.8	1.9	5.1	0.0
<i>C. robertsoni</i>	15.4	1.9	4.0	0.0
<i>C. spilurum</i>	13.8	17.3	2.0	0.0
<i>Dorosoma petenense</i>	12.3	3.8	0.0	0.0
<i>Heterandria bimaculata</i>	4.6	3.8	0.0	0.0
<i>Hyphessobrycon compressus</i>	1.5	9.6	3.0	0.0
<i>Petenia splendida</i>	13.8	1.9	9.1	0.0
<i>Poecilia petenensis</i>	20.0	5.8	1.0	0.0
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	9.2	0.0	0.0	0.0
<i>R. laticauda</i>	3.1	3.8	0.0	0.0
<i>Rivulus tenuis</i> (2)	1.5	0.0	0.0	0.0
<i>Xiphophorus helleri</i>	10.8	0.0	0.0	0.0
<i>X. maculatus</i>	7.7	1.9	0.0	0.0
<b>SALOBRES</b>				
<i>Anchoa colonensis</i>	0.0	0.0	3.0	0.0
<i>A. parva</i>	0.0	1.9	2.0	0.0
<i>Arius assimilis</i>	0.0	1.9	1.0	0.0
<i>Atherinomorus stipes</i>	0.0	0.0	1.0	25.0
<i>Bathygobius soporator</i> (2)	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Caranx latus</i> (2)	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Lile piquitinga</i> (2)	0.0	0.0	1.0	0.0
<i>Cyprinodon ariifrons</i>	0.0	0.0	3.0	31.3
<i>Diapterus auratus</i>	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Eucinostomus argenteus</i>	0.0	0.0	0.0	18.8
<i>E. gula</i> (2)	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Evorthodus lyricus</i> (2)	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Floridichthys polyommus</i>	0.0	0.0	2.0	37.5
<i>Garmanella pulchra</i>	0.0	1.9	9.1	37.5
<i>Gerres cinereus</i>	0.0	0.0	0.0	18.8
<i>Gobiomorus dormitor</i>	0.0	0.0	5.1	0.0
<i>Haemulon sciurus</i> (2)	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Harengula jaguana</i> (2)	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Lophogobius cyprinoides</i>	0.0	3.8	2.0	0.0
<i>Luxanus apodus</i>	0.0	0.0	0.0	25.0
<i>L. griseus</i> (2)	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Megalops atlanticus</i>	0.0	1.9	2.0	0.0
<i>Ophissternon aenigmaticum</i>	0.0	5.8	0.0	0.0
<i>Sphaeroides testudineus</i>	0.0	0.0	3.0	12.5
<i>Sphyræna barracuda</i>	0.0	0.0	0.0	12.5
<i>Siegastes leucostictus</i>	0.0	0.0	0.0	12.5
<i>Stephanolepis hispidus</i> (2)	0.0	0.0	0.0	6.3
<i>Strongylura notata</i>	0.0	0.0	3.0	18.8
<i>S. timucu</i>	0.0	0.0	0.0	12.5

(1) Especie excluida del análisis por aparecer en las 12 zonas.

(2) Especies excluidas del análisis por aparecer en una sola localidad.

más del 30% de las especies totales. Hubo seis Gerreidae y cuatro Cyprinodontidae; las otras 18 familias aportaron tres especies o menos cada una.

**Análisis de agrupamiento: localidades:** El análisis de agrupamiento sobre las 69 localidades definió, con grado de cohesión variable, los siguientes conjuntos:

- a) Canales de Río Uach y de Xcalak. Ambas localidades aportaron la fauna más distintiva de la zona CAS.
- b) Humedales de Mahahual y laguna de Bacalar, localidades de riqueza elevada en las zonas contiguas BAN y BAC.
- c) Lagunas La Virtud y Caobas, localidades de riqueza elevada en las zonas SNF y NBR, con parámetros ambientales similares.
- d) Río Hondo, la localidad compartida entre las zonas RHA y RHB.
- e) Laguna Santa Teresita, en la zona SNF.
- f) Laguna Cementerio y La Aguada, localidades contiguas en el extremo sur de la zona CAS.
- g) Lagunas Xul-Há, Negra y Milagros, cercanas geográficamente, aunque asignadas a zonas diferentes, por su situación y salinidad (BAC y RHB). Sólo en este conjunto apareció *A. assimilis*.
- h) Laguna Ubero y arroyo Raudales, zonas CAN y BAN, localidades poco salobres.
- i) Arroyos Reforma, Escondido en Nuevo Bécár, y Aguadulce; lagunas Encantada y Zohlaguna; aguadas de Bel-Há y Morocoy. Abarcan zonas occidentales (ZOH, MOR, SNF), con la adición de RHB. Se trata de localidades de agua dulce, donde se presentan *X. helleri* y *P. petenensis*.
- j) Las otras 44 localidades, cuya único denominador común es tener una riqueza específica menor.

**Análisis de agrupamiento: zonas:** El análisis numérico sobre las doce zonas establecidas *a priori* sugirió la existencia de cuatro grupos (Fig. 1):

- 1) Meseta de Zohlaguna o zona oeste (W), con altitud máxima de unos 250 msnm y aguas relativamente frías; incluyó las zonas adyacentes de NBR y MOR. Aunque con una disimilitud mayor, las lagunas eutróficas de SNF, al NE de MOR, se integraron en el grupo, que concentró de esa manera los agrupamientos

- c), e) e i) del análisis previo, sobre las 69 localidades. ZOH, NBR, MOR y SNF son zonas contiguas; ocupan la mitad occidental del área de estudio, en la parte más continental.

- 2) Río Hondo y cuerpos de agua ribereños (RH). El grupo abarcó las dos zonas en que se dividió el río, RHA y RHB. Aunque su núcleo fue el grupo d) del análisis previo, participó también de los grupos g) e i), por lo cual fue el agrupamiento menos definido.

- 3) Zona centro-noreste (NE). Este grupo tuvo por núcleo las zonas BAS, CAN y NOH; aunque con cierta disimilitud, se adhirieron a él BAC y BAN, con lo cual el grupo adquirió más coherencia. Las cinco zonas son contiguas, y ocupan la porción noreste del área de estudio [agrupamientos b), g) y h) del análisis previo]. Comprende los sistemas lagunares de Bacalar, Guerrero y Ubero, salobres, así como cuerpos de agua dulce como Vallehermoso, Noh-Bec y los cenotes y arroyos del sureste de la bahía de Chetumal; el elemento aglutinador de este conjunto heterogéneo es, probablemente, la franja de humedales de la bahía de Chetumal, que, al menos en la temporada lluviosa, une entre sí casi todos los cuerpos de agua mencionados.

- 4) Lagunas costeras del Caribe sur (CAS), con aguas cálidas y amplia variación en la concentración de oxígeno disuelto y salinidad. Incluyó los agrupamientos a) y f) del análisis previo. La influencia marina es directa, a través de los canales amplios y profundos de Xcalak y Río Uach, que no encuentran equivalente en las zonas adyacentes, CAN y BAS; como cabría esperar, predominan los peces marinos.



Fig. 2. Curva del número de especies en función del número de recolecciones.

## CUADRO 2

Lista de localidades muestreadas (ver Fig. 1)

- |                                 |                                |
|---------------------------------|--------------------------------|
| 1. Aguada de Bel-Há             | 36. Laguna Bacalar             |
| 2. Aguada de Ximabén            | 37. Laguna Caobas              |
| 3. Arroyo Agua Dulce            | 38. Laguna Cementerio          |
| 4. Arroyo CBTA                  | 39. Laguna Chacambacab         |
| 5. Arroyo Estero Franco         | 40. Laguna Chumck              |
| 6. Arroyo Huay Pix              | 41. Laguna CICY                |
| 7. Arroyo Nicolás Bravo         | 42. Laguna Encantada           |
| 8. Arroyo Raudales              | 43. Laguna Hidalgo             |
| 9. Arroyo Reforma               | 44. Laguna Honda               |
| 10. Arroyo San Isidro           | 45. Laguna Milagros            |
| 11. Arroyo Pedro Santos         | 46. Laguna Negra               |
| 12. Arroyo Villas Chetumal      | 47. Laguna Noh Bec             |
| 13. Arroyo Xul-Há               | 48. Laguna Placer              |
| 14. Arroyo Zohlaguna            | 49. Laguna Punta Negra         |
| 15. Balneario Alvaro Obregón    | 50. Laguna del Río Usch        |
| 16. Balneario Palmar            | 51. Laguna Sn. Felipe Bacalar  |
| 17. Canal Marrúfo               | 52. Laguna Sn. José Montaña    |
| 18. Canales Usch                | 53. Laguna Sta. Teresita       |
| 19. Canales Xcalak              | 54. Laguna Ubero               |
| 20. Castillo                    | 55. Laguna Vallehermoso        |
| 21. Charca CNA                  | 56. Laguna La Virtud           |
| 22. Charca Huay Pix             | 57. Laguna Xul-Há              |
| 23. Charca Sn. Felipe Bacalar   | 58. Laguna Yoactún             |
| 24. Cenotes Calderas Bariovento | 59. Mahahual                   |
| 25. Cenotes La Unión            | 60. Manantial Calderas Barlov. |
| 26. Escondido-Morocoy           | 61. Puente Milagros            |
| 27. Escondido-Nuevo Bécar       | 62. Puente Reforma             |
| 28. Escondido-Sorpresa          | 63. Río Bermejo                |
| 29. Escondido-Ucum              | 64. Río Cacayuc                |
| 30. Estanque Morocoy            | 65. Río Indio                  |
| 31. Laguna C. Ferrero           | 66. Río Hondo                  |
| 32. Humedales de Zohlaguna      | 67. Río Krik                   |
| 33. La Aguada                   | 68. Laguna Sanjomal            |
| 34. La Caleta                   | 69. Zohlaguna                  |
| 35. Laguna José Aguilar         |                                |

**Análisis de agrupamiento: especies:** El análisis de agrupamiento de especies en función de la asociación espacial resultó en tres conjuntos bien definidos (Cuadro 1):

1) Especies relativamente ubicuas, con frecuencia de aparición mayor al 75% (*G. yucataca*, *A. fasciatus*), 50% (*P. mexicana*, *C. meeki*) o de 15 a 28% (*C. salvini*, *C. synspilum*, *C. urophthalmus*, *E. plumieri*, *P. orri*).

2) Especies predominantemente dulceacuícolas o continentales. El grupo incluyó las especies primarias (*R. guatemalensis*, *R. laticauda*, *H. compressus*), con excepción de *A. fasciatus*, así como las especies exclusivas de la zona W. No apareció en este grupo ninguna especie periférica (excepto *D. petenense*, aunque ésta es vicaria).

3) Especies predominantemente costeras o salobres. El grupo abarcó especies periféricas,

tanto complementarias como esporádicas, muchas de ellas exclusivas de la zona CAS.

**Análisis nodal:** La constancia de los tres grupos de especies en las cuatro zonas definidas a posteriori (Fig. 3) presentó un gradiente en relación con la influencia del mar. Esta tendencia es descendente para los grupos llamados "ubicuo" y "dulceacuícola" y creciente para el grupo llamado "salobre"; no hay peces del grupo dulceacuícola en la zona CAS, ni peces del grupo salobre en la zona W.

**Variaciones de los parámetros ambientales:** En el análisis de variancia multifactorial se integraron los parámetros ambientales cuantitativos, a excepción de la salinidad, que se sustituyó por la conductividad en virtud de existir entre ambas una relación lineal muy clara. El análisis demostró los siguientes patrones:

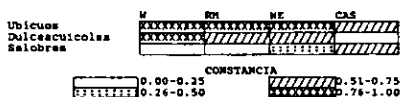


Fig. 3. Análisis nodal entre grupos de especies y zonas definidas a posteriori. Abreviaturas como en la Fig. 1; composición de cada grupo de especies, en el Cuadro 1.

a) Temperatura. La época de lluvias fue más cálida (30.0°C en promedio) que la de sequía (26.7°C) ( $F=54.2$ ,  $a<0.01$ ). El ambiente léntico fue más cálido (29.3°C) que el lóxico (27.4°C) ( $F=22.9$ ,  $a<0.01$ ). Cada una de las cuatro zonas tuvo una temperatura media significativamente diferente: W, 25.6°C; NE, 27.8°C; RH, 29.3°C; CAS, 30.7°C ( $F=17.8$ ,  $a<0.01$ ). Hubo interacción significativa ( $F=10.5$ ,  $a<0.01$ ) entre los factores zona y época, con un mínimo de 24.7°C en W durante la sequía, y un máximo de 33.9°C en CAS durante las lluvias.

b) Conductividad. No hubo diferencia significativa por época o ambiente. Cada una de las cuatro zonas tuvo una conductividad media diferente: W, 449  $\mu\text{mho/cm}$ ; RH, 1664  $\mu\text{mho/cm}$ ; NE, 3467  $\mu\text{mho/cm}$ ; CAS, 13618  $\mu\text{mho/cm}$  ( $F=69.9$ ,  $a<0.01$ ). De acuerdo con la relación lineal encontrada entre conductividad y salinidad, W es estrictamente de aguas dulces, RH alcanza unas 2 ppm, NE alcanza 4 ppm, y CAS fluctúa en torno a las 9 ppm.

c) Oxígeno disuelto. El análisis de variancia no detectó diferencias con significancia mayor al 85%; sin embargo, la prueba de rango múltiple de Duncan distinguió, con 95% de significancia, diferencias entre los ambientes (4.96 mg/l en el medio lóxico, 6.26 en el léntico), así como entre la zona NE (4.50 mg/l) y las zonas RH (6.30) y CAS (6.50).

d) pH. No hubo diferencia significativa por ambiente. Durante la época de secas el pH fue más ácido: 6.88, contra 7.72 en lluvias ( $F=4.6$ ,  $a<0.05$ ). El análisis de variancia no detectó diferencias con significancia mayor al 89% entre zonas; no obstante, la prueba de Duncan distinguió, con 95% de significancia, diferencias entre la zona RH (6.63) y las demás (7.52 en promedio).

e) Transparencia. No hubo diferencia significativa por época o ambiente. La zona CAS fue más transparente que las otras: 1.80 vs. 0.87 m en promedio ( $F=5.3$ ,  $a<0.01$ ).

**Variaciones de la riqueza específica:** El análisis de variancia entre las cuatro zonas, seguido de la prueba de rango múltiple de Duncan, demostró que la zona CAS fue significativamente más rica que las otras ( $F=8.79$ ,  $a=0.05$ ).

En cuanto a las variaciones de la riqueza específica por ambiente y época del año, el análisis de variancia bifactorial mostró diferencia significativa entre los medios lóxicos y lénticos, siendo más ricos los primeros ( $F=11.61$ ,  $a<0.05$ ); no así entre las temporadas lluviosa y seca ( $F=6.24$ ,  $a=0.09$ ). No hubo interacciones significativas entre los factores ( $F=0.24$  a 2.15,  $a>0.24$ ).

**Variaciones de la composición:** La composición de cada ambiente difirió en algunas especies. Invasores marinos como *L. apodus*, *L. griseus*, *S. leucostictus*, *C. latus*, *E. gula*, *G. cinereus*, *H. jaguana* y *S. barracuda* fueron exclusivos de los canales de la zona CAS. Entre las especies que aparecieron sólo en ambientes lénticos están *R. guatemalensis*, *G. dormitor*, *B. soporator*, *E. lyricus*, *D. petenensis*, *P. fairweatheri* y *Atherinella* sp.

La pequeña diferencia de composición entre épocas del año consistió principalmente en especies de aparición esporádica, como *P. fairweatheri* y *R. tenuis*, cuya captura se facilitó al encontrarlas concentradas en charcos pequeños durante la sequía.

La ictiofauna W (Cuadro 1) se caracterizó por la presencia exclusiva de *X. helleri* (la única especie exclusiva de las zonas ZOH, NBR y MOR, es decir, de la meseta de Zohlaguna), *R. guatemalensis* y *R. tenuis*. Fue notable la frecuencia de *A. fasciatus* y *P. mexicana*, así como del grupo dulceacuicola en general, y en particular de *B. belizanus*, *C. friedrichsthalii*, *C. octofasciatum*, *C. robertsoni*, *D. petenense*, *H. bimaculata*, *P. splendida*, *P. petenensis* y *X. maculatus*. No apareció en el área ninguna especie del grupo salobre; *E. plumieri* fue la única especie "ubicua" que no apareció en el área, por lo que se le pudo haber reasignado a aquel grupo.

La ictiofauna RH fue la menos distintiva. La única especie exclusiva de la zona fue *O. aenigmaticum*. Fueron frecuentes los peces primarios *H. compressus* y *R. laticauda*, así como *C. salvini* y *C. synspilum*, del grupo de especies ubicuas, *C. spilurum* del grupo dulceacuicola, y

*A. assimilis* y *L. cyprinoides*, del grupo salobre. Los peces de este último grupo fueron escasos en general; además de las dos excepciones mencionadas, hubo presencia ocasional de *A. parva*, *G. pulchra* y *M. atlanticus*.

La ictiofauna NE abundó en especies periféricas, como *A. assimilis*, *M. atlanticus* y las dos *Anchoa*, de las cuales *A. colonensis*, además de *Lile piquitinga* y *G. dormitor*, fueron exclusivas de la zona. Especies del grupo dulceacufo-la relativamente frecuentes fueron *B. belizanus*, *C. octofasciatum*, *C. robertsoni* y *P. splendida*. Los ubicuos *C. salvini* y *C. urophthalmus* tuvieron en esta área su máxima frecuencia.

La ictiofauna CAS, significativamente más rica, no presentó ningún pez primario, ni siquiera *A. fasciatus*; del grupo dulceacufo-la, sólo apareció *B. belizanus*, especie que pudo haberse reasignado al grupo ubicuo. La mayoría de las especies del grupo salobre tuvieron aquí su mayor frecuencia. Fueron notables las ausencias de peces ubicuos como *C. salvini* y *C. synspilum*, así como *P. mexicana*; *C. meeki* mantuvo cierta presencia, al igual que *C. urophthalmus*. *P. orri* y *E. plumieri* fueron especialmente frecuentes en esta zona.

**Análisis regional:** La ictiofauna local mostró mayor similitud (0.55, índice de Jaccard) con la comunidad de peces de Sian Ka'an que con la ictiofauna beliceña (0.52). La similitud de la lista beliceña con el conjunto sur de Quintana Roo - Sian Ka'an fue de sólo 0.13.

El número de peces de origen neotropical mostró una tendencia decreciente con la latitud, lo mismo que el número de peces primarios (Fig. 4). Por otro lado, la proporción de peces primarios fue pequeña en las tres regiones; el porcentaje de peces periféricos fue mayor en el sur de Quintana Roo y menor en Belice (Fig. 5).

## DISCUSION

El comportamiento de la curva del número de especies en función del número de recolecciones sugiere que la riqueza real del área está subestimada. Sin embargo, parece improbable que un esfuerzo de pesca mayor aporte un número de especies sustancialmente mayor en la mayoría de las localidades pequeñas. Aunque la riqueza global del área es considerable, 44 de las 69 localidades fueron pobres, ocupadas por

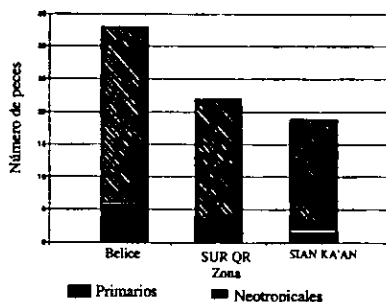


Fig. 4. Número de peces primarios y neotropicales del área de estudio, en comparación con las zonas adyacentes al sur (Belice) y al norte (Sian Ka'an).

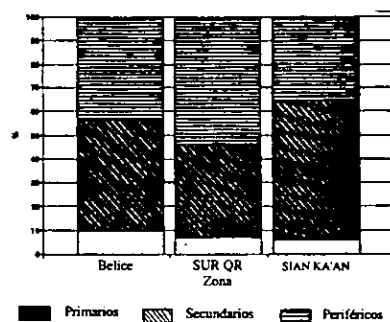


Fig. 5. Proporción de peces primarios, secundarios y periféricos en el área de estudio, en comparación con las zonas adyacentes al sur (Belice) y al norte (Sian Ka'an).

uno, dos o tres peces del grupo ubicuo. Por ello fue preferible analizar la distribución íctica a partir de unidades mayores (las doce zonas establecidas *a priori*).

No obstante lo anterior, los conjuntos definidos por el análisis de agrupamiento realizado sobre las 69 localidades coincidieron bien con el modelo de cuatro zonas que proponemos, excepto, en parte, por la zona RH, que mostró afinidad importante con las zonas W y NE. El río Hondo mismo, como localidad de riqueza elevada, fue el elemento que dio cohesión a la zona RH e impidió su desmembramiento entre sus dos zonas vecinas; además, esta zona fue significativamente diferente en temperatura,

salinidad y pH. Dicha zona puede verse como una transición entre la meseta y las tierras bajas; el río y sus tributarios aparecen entonces como una avenida de dispersión, aprovechada por los peces del grupo "ubicuo". Es probable que la mayor riqueza de los ambientes lóticos esté relacionada con ello.

La distribución de peces como *C. urophthalmus*, *C. synspilum* y *P. splendida* es más amplia de lo que se pensaba (cf., Ferreira Nuño y Gómez Nieto 1989). Aunque es posible que su presencia en la zona W (y, en el caso de *C. urophthalmus*, en los cenotes de tierra adentro del norte de la península) tenga un origen vicariante, su capacidad de dispersión a través del río, sus tributarios temporales e incluso los humedales es indudable, dado su carácter európtico (Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez, en prensa).

Las cuatro zonas definidas en este estudio responden claramente a un triple gradiente de distancia al mar (Caribe), temperatura y salinidad, en el orden W>RH>NE>CAS. Además, la zona RH, donde la roca caliza del terreno kárstico empieza a verse sustituida por otros minerales, difiere en pH; las lagunas eutróficas de la zona NE difieren en la concentración de oxígeno disuelto, y la zona CAS presenta una transparencia media mayor. La distribución íctica en la parte sur de Quintana Roo responde a esos factores, y puede entonces considerarse ecológica, más que histórica. El único posible evento vicariante al interior del área es el cambio eustático que elevó la meseta de Zohlaguna durante el Pleistoceno; sin embargo, el análisis de agrupamiento no separó claramente la zona ZOH, a 250 msnm, de la zona SNF, a 20 msnm.

Ahora bien, en una escala geográfica apenas un poco mayor, el factor histórico adquiere importancia. Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez (en prensa) concluyeron que la presencia de un pez determinado en un cuerpo de agua de Quintana Roo era predecible con base en la biogeografía más que en la hidrología. Así lo muestra la tendencia a disminuir el número de especies primarias y, en general, neotropicales, en función de la distancia al probable centro de origen (Sudamérica). En efecto, *H. compressus* exhibe una capacidad de dispersión menor que el otro carácido del área, *A. fasciatus* (= *A. aeneus*): a diferencia de éste, aquél está ausente de Sian Ka'an y la porción norte de la península por su menor tolerancia a la salinidad. En el caso de

*R. laticauda*, sin embargo, la razón de su ausencia es ecológica: no hay en Sian Ka'an y el resto de Yucatán ambientes lóticos dulceacuícolas.

A pesar de formar parte de la región neotropical, Centroamérica tiene, debido a su prolongado aislamiento respecto a América del Sur, pocos peces de agua dulce: apenas unos 500, de los cuales 146 son invasores marinos (Nelson 1984). Los peces marinos penetran en las aguas continentales y ocupan nichos ecológicos "vacíos", ante la escasez de formas dulceacuícolas (Castro-Aguirre 1978; Miller 1982). El sur de Quintana Roo ofrece a los peces del mar amplias vías de acceso a las aguas interiores: lagunas costeras, humedales y el río Hondo. La temperatura, salinidad y baja altitud son también factores favorables. Muchos de los nuevos registros encontrados son peces marinos juveniles, capturados en el área CAS, significativamente más rica.

Sólo las familias Cichlidae y Poeciliidae han generado endemismos importantes en Centroamérica, aunque no tan recientes ni extensos como las radiaciones adaptativas en los lagos africanos (Bussing 1987). Estos rasgos se acentúan en la provincia íctica del Usumacinta (vertiente del Atlántico, desde Veracruz hasta Nicaragua), donde el número de peces primarios, como Characoidei y Siluriformes, es mínimo (Miller 1982). Este patrón se observa tanto en Belice como en Quintana Roo; todas las especies aquí presentes pertenecen al "Viejo Elemento Meridional" de Bussing (1985), es decir, a la invasión sudamericana del Paleoceno.

El cíclido tipo *Thorichthys* encontrado en Bacalar podría no ser *C. meeki*, sino una especie nueva (Miller, com. pers.). Si la especie de *Atherinella* resulta también ser nueva para la ciencia, el sur de Quintana Roo sería un área de endemismo con características muy diferentes a las que permitieron la formación de especies endémicas en la laguna de Chichancanab (Miller y Humphries 1981) o en las grutas del norte de la península (Navarro-Mendoza y Valdés-Casillas 1990).

#### AGRADECIMIENTOS

Numerosos compañeros del CIQRO y otras instituciones colaboraron en el trabajo de campo y de laboratorio. El apoyo financiero provino

del CIQRO y de CONACYT (1829-N9211). La Secretaría de Pesca concedió el permiso de pesca de fomento #1004. Una versión preliminar se presentó como ponencia en la reunión de la American Society of Ichthyologists and Herpetologists en Austin (Schmitter-Soto y Gamboa-Pérez 1993).

### RESUMEN

Con base en 69 localidades, así como en la información disponible en la literatura y en la colección de peces del Museo de Zoología del CIQRO (MZ-CIQRO P), se estudió la composición y distribución de la ictiofauna continental del sur de Quintana Roo (Municipio Othón P. Blanco) y áreas adyacentes de Campeche y Belice, en el sureste de la península de Yucatán, México. Se utilizaron diversos artes de pesca (chinchorros de 2 y 20 m, atarrayas de 1 y 3 m, anzuelo, fisga, red de mano, trampas), y se tomó nota de parámetros tales como temperatura, salinidad y conductividad, transparencia, profundidad, oxígeno disuelto, tipo de fondo y vegetación ribereña; la mayoría de los sitios se visitaron en las temporadas lluviosa y seca. El inventario de peces continentales de Quintana Roo incluye ahora 85 especies, de las cuales 55 se han detectado en la zona sur. Doce se registran por primera vez para las aguas interiores del estado: *Anchoa colonensis*, *A. parva*, *Rhamdia laticauda*, *Atherinella* sp., *Strongylura timucy*, *Diapterus auratus*, *Eugerres plumieri*, *Stegastes leucostictus*, *Rivulus tenuis*, *Phallichthys fairweatheri*, *Xiphophorus helleri* y *Stephanolepis hispidus*. Por medio de análisis de agrupamiento se distinguieron cuatro ictiofaunas locales: (1) meseta de Zohlaguna, con altitud máxima de unos 250 msnm y aguas relativamente frías; (2) río Hondo y cuerpos de agua ribereños, como cenotes, pantanos, lagunas y arroyos de agua dulce; (3) zona centro-noreste, que incluye los sistemas lagunares de Bacalar, Guerrero y Uvero, salobres, así como los humedales de la bahía de Chetumal y lagunas de agua dulce como Vallehermoso; y (4) lagunas costeras del Caribe sur, con aguas cálidas y amplia variación en la salinidad. La ictiofauna (1) se caracteriza principalmente por la presencia de *X. helleri* y *Rhamdia guatemalensis* y la frecuencia de *Heterandria bimaculata* y *Poecilia petenensis*; (2), por la frecuencia de

peces primarios como *Hypessobrycon compressus* y *Rhamdia laticauda*, así como *Ophisternon aenigmaticum*; (3) por peces periféricos, como *Arius assimilis*, *Gobiomorus dormitor* y *Anchoa colonensis*; (4), por una riqueza significativamente mayor, debida al predominio de peces marinos de las familias Gerreidae, Lutjanidae y otras, que utilizan los manglares como área de crianza o alimentación. Aunque la distribución de los peces del área de estudio obedece a factores esencialmente ecológicos, la disminución de peces neotropicales y primarios de Belice a Sian Ka'an señala la importancia de los factores históricos en una escala geográfica apenas mayor.

### REFERENCIAS

- Alvarez del Villar, J. 1970. Peces mexicanos (claves). Secretaría de Industria y Comercio, México., D.F. 166 p.
- Bussing, W.A. 1985. Patterns of Distribution of the Central American Ichthyofauna, p. 453-473 In F.G. Stehli & S.D. Webb (eds.), The Great American Biotic Interchange. Plenum, Nueva York.
- Bussing, W.A. 1987. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 271 p.
- Cailliet, G.M., M.S. Love & A.W. Ebeling. 1986. Fishes: A field and laboratory manual on their structure, identification and natural history. Wadsworth, Belmont. 194 p.
- Camarena-Luhrs, T. & L. Cobá-Cetina. 1991. Aguas continentales e hipohalinas, p. 161-166 In T. Camarena-Luhrs & S. Salazar-Vallejo (eds.), Estudios ecológicos preliminares de la zona sur de Quintana Roo. Centr. Invest. Quintana Roo, Chetumal, México. 231 p.
- Castro-Aguirre, J.L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Inst. Nac. Pesca. Ser. Cient. 19:1-298.
- Chernoff, B. 1986. Systematics of American atherinid fishes of the genus *Atherinella*. I. The subgenus *Atherinella*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 138:86-188.
- Collette, B.B. 1974. *Strongylura hubbsi*, a new species of freshwater needlefish from the Usurmacinta Province of Guatemala and Mexico. Copeia 1974:611-619.
- Deckert, G.D. & D.W. Greenfield. 1987. A review of the western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). Copeia 1987:182-194.
- Ferreira-Núño, A. & G. Gómez-Nieto. 1989. Estado actual del conocimiento sobre los ciclidos nativos de los cuerpos de agua epicontinentales del Estado de Quintana



- Roo. Mem. I Sem. Peces Nativos Uso Pot. Acuíc., Cárdenas, México. p. 25.
- Fink, W.L., W.G. Saul, E.M. Koon & E.O. Wiley. 1978. A report on current supplies and practices used in curatión of ichthyological collections. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Cambridge. 73 p.
- Gamboa-Pérez, H. 1991. Ictiofauna dulceacufole en la zona sur de Quintana Roo, p. 186-198 In T. Camarena-Luhns & S. Salazar-Vallejo (eds.), Estudios ecológicos preliminares de la zona sur de Quintana Roo. Centr. Invest. Quintana Roo, Chetumal, México. 231 p.
- Gamboa-Pérez, H. 1992. Peces continentales de Quintana Roo, p. 305-360 In D. Navarro & E. Suárez (eds.), Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an. Vol. 2. Centr. Invest. Quintana Roo/Secr. Desarr. Soc., Chetumal, México. 382 p.
- Gamboa-Pérez, H., 1994. Peces continentales de la frontera México-Belice: Río Hondo y cuerpos de agua adyacentes. In A. César-Dachary & E. Suárez (eds.), Atlas de la frontera México-Belice. Centr. Invest. Quintana Roo, Chetumal, México.
- Hasse, J.J. 1981. Characters, synonymy and distribution of the Middle American cichlid fish *Cichlasoma meeki*. Copeia 1981:210-212.
- Herrera Moreno, A. 1993. Una mirada al campo de la clasificación numérica. Inst. Oceanol., Academia de Ciencias de Cuba, La Habana. 55 p.
- Humphries, J.M. & R.R. Miller. 1981. A remarkable species flock of pupfishes, genus *Cyprinodon*, from Yucatán, México. Copeia 1981:52-64.
- Loftus, W.F. & J.A. Kushlan. 1987. Freshwater fishes of southern Florida. Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci. 31:147-344.
- Lozano Vilano, M.de L. & S. Contreras Balderas. 1987. Lista zoogeográfica y ecológica de la ictiofauna continental de Chiapas, México. Southw. Nat. 32:223-236.
- Matheson, R.E., Jr. & J.D. McEachran. 1984. Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces: Gerreidae): Preliminary studies of external morphology. Copeia 1984:893-902.
- Merino Ibarra, M. 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. An. Inst. Cienc. Mar Limnol., Univ. Nac. Autón. México 13:31-46.
- Miller, R.R. 1982. Pisces, P. 486-501 in S.H. Hurlbert & A. Villalobos Figueroa (eds.), Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies. San Diego State University, San Diego.
- Miller, R.R. 1983. Checklist and key to the mollies of Mexico (Pisces: Poeciliidae: *Poecilia*, subgenus *Mollienesia*). Copeia 1983:817-822.
- Miller, R.R. 1984. *Rhamdia reddelli*, new species, the first blind pimelodid catfish from Middle America, with a key to the Mexican species. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. 20:135-144.
- Monteiro-Neto, C., C. Blacher, A.A.S. Laurent, F.N. Snizek, M.B. Canozzi & L.L.C. de A. Tabajara. 1990. Estructura da comunidade de peixes em águas rasas na região de Laguna, Santa Catarina, Brasil. Atlântica, Rio Grande 12:53-69.
- Navarro-Mendoza, M. 1988. Inventario íctico y estudios ecológicos preliminares en los cuerpos de agua continentales en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an y áreas circunvecinas en Quintana Roo, México. Inf. Téc., Centr. Invest. Quintana Roo/Cons. Nac. Cienc. Tecnol./U.S. Fish Wildl. Serv., Chetumal. 240 p.
- Navarro-Mendoza, M. & C. Valdés-Casillas. 1990. Peces cavernícolas de la península de Yucatán en peligro de extinción, con nuevos registros para Quintana Roo. P. 218-241 in J.L. Camarillo & F. Rivera A. (eds.), Áreas naturales protegidas en México y especies en extinción. Esc. Nac. Est. Prof. Iztacala, Univ. Nac. Autón. México. 374 p.
- Nelson, J.S. 1984. Fishes of the World. J. Wiley, Nueva York. 523 p.
- Ramo, C. & B. Busto. 1992. Nesting failure of the wood stork in a neotropical wetland. Condor 94:777-781.
- Reséndez-Medina, A. 1975. Lista preliminar de peces colectados en las lagunas de Nichupté y Bojórquez. Cancún, Quintana Roo, México. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool. 46:87-100.
- Reséndez-Medina, A. 1981. Estudio de los peces de la laguna de Términos, Campeche, México. I-II. Biótica 6:239-291,345-430.
- Robins, C. R. 1971. Distributional patterns of fishes from coastal and shelf waters of the Tropical Western Atlantic, p. 249-255. In: Symposium on investigations and resources of the Caribbean sea and adjacent regions. Papers on Fish Resources FAO, Roma.
- Robins, C.R. & G.C. Ray. 1986. A Field Guide to Atlantic Coast Fishes of North America. Houghton Mifflin, Boston. 354 p.
- Rosen, D.E. & P.H. Greenwood. 1976. A fourth neotropical species of sybranchid eel and the phylogeny and systematics of sybranchiform fishes. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 157:1-70.
- Schmitter-Soto, J.J. & H. Gamboa-Pérez. 1993. First surveys on the ichthyofauna of southern Quintana Roo. Abs. Meet. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Austin: 275-276.
- Schmitter-Soto, J.J. & H. Gamboa-Pérez. En prensa. Distribución de peces continentales de Quintana Roo con potencial acuicultural. Mem. II Sem. Peces Nativos Uso Pot. Acuíc. Cárdenas, México.

- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1980. Carta de precipitación total anual. Región XI, escala 1:1000000. México D.F., México.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1981. Carta hidrológica: aguas superficiales. Región XI, escala 1:1000000. México, D.F., México.
- Trejo-Torres, J.C., R. Durán & I. Olmsted. 1993. Manglares de la Península de Yucatán. P. 660-672 in S.I. Salazar-Vallejo & N.E. González (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. Com. Nac. Biodiv./Centr. Invest. Quintana Roo, Chetumal. 865 p.
- Wilkins, H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic Age: The history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. Assoc. Mexican Cave Stud. Bull. 8:237-243/Texas Mem. Mus. Bull. 28:237-243.
- Wilson, E. M. 1980. Physical Geography of the Yucatan Peninsula. P. 5-40 in: E. Moseley & E. Terry (eds.), Yucatan. A World Apart. University of Alabama, Alabama.

**FE DE ERRATAS, SCHMITTER-SOTO & GAMBOA-PÉREZ (1996):**

Las identificaciones de *Anchoa colonensis* y *Lile piquitinga* son erróneas. Se trata, respectivamente, de *A. cubana* y *Harengula clupeiola*. El error se ha corregido públicamente en SCHMITTER-SOTO (1997).

DISTRIBUTION OF CONTINENTAL FISHES IN  
NORTHERN QUINTANA ROO, MEXICO

JUAN J. SCHMITTER-SOTO

**ABSTRACT** - The composition and distribution of the continental ichthyofauna of northern Quintana Roo (northeastern Yucatan Peninsula), including the islands of Cozumel and Mujeres, was studied on the basis of museum records and 98 sampled localities. Fishing gear was variable. Temperature, salinity/conductivity, transparency, dissolved oxygen, and pH were recorded. 59 fish species were detected in the region; 30 of them occur also in the northwestern part of Yucatan, and 46 of them are present in southern Quintana Roo and Belize; at least one is endemic. Cluster analysis allowed distinction of two main fish assemblages, which may be labeled brackish and freshwater; the freshwater assemblage can be further divided into a widespread group and three geographically restricted groups. The inverse analysis depicted four main regions: islands and adjacent (northern) coast, southern lakes and cenotes, inland north, and anchialine freshwater cenotes. Contrary to southern Quintana Roo, where fish distribution is explainable in ecological terms, in northern Quintana Roo fish assemblages are largely historical products.

**RESUMEN** - Se estudió la composición y distribución de la ictiofauna continental del norte de Quintana Roo (noreste de la península de Yucatán), incluyendo las islas de Cozumel y Mujeres, con base en registros de museo y 98 localidades muestreadas. Los artes de pesca fueron variables. Se registró la temperatura, salinidad/conductividad, transparencia, oxígeno disuelto y pH. Se detectaron en la región 59 especies icticas; de ellas, 30 se presentan también en el noroeste de Yucatán y 46 en el sur de Quintana Roo y Belice; por lo menos una es endémica. Por medio de análisis de agrupamiento se distinguieron dos asociaciones principales de peces, que pueden denominarse salobre y dulceacuicola; la dulceacuicola puede dividirse a su vez en un grupo de amplia distribución y otros tres restringidos geográficamente. El análisis inverso esbozó cuatro regiones principales: islas y costa adyacente (norte), lagos y cenotes del sur, norte tierra adentro, y cenotes anchialinos de agua dulce. En contraste con el sur de Quintana Roo, donde la distribución de peces puede explicarse en términos ecológicos, en el norte de Quintana Roo las asociaciones icticas son en gran medida productos históricos.

The northern half of the Mexican State of Quintana Roo lies on the northeastern coast of the Peninsula of Yucatan ( $19^{\circ}01'-21^{\circ}17'N$ ,  $86^{\circ}38'-88^{\circ}50'W$ ). It is a karstic region, without rivers; most of the land surface emerged from the sea during Pleistocene. Its sparse water bodies can be classified as cylindrical or jug-shaped cenotes or sinkholes (Hall, 1936), stagnant aguadas or ponds, lakes, and coastal lagoons, with associated marshes and mangrove forests. Anchialine cenotes (see Illiffe, 1992) may have an halocline in the illuminated, open area, with tidal influence (brackish anchialine cenotes), or the halocline may occur only in the associated galleries (freshwater anchialine cenotes: Navarro-Mendoza, 1988).

The study of the ichthyofauna in these places was started by Evermann & Goldsborough (1902); however, the first systematic surveys in continental waters were published by Reséndez-Medina (1975) for Nichupté lagoon, by Wilkens (1982) for various localities throughout the area, and by Navarro-Mendoza (1988) for cenotes around Tulum.

This article derives from an extensive sampling designed to provide an inventory of the inland fishes of Quintana Roo (Schmitter-Soto, 1997). It is complementary to a similar study published on

the fish distribution in the southern half of the state (Schmitter-Soto & Gamboa-Pérez, 1996). It intends to analyze the distributional patterns of fish in the area and to correlate them with environmental variables, to test the hypothesis that these patterns are mainly historical in origin.

**MATERIAL AND METHODS** - The study area corresponds to the Cobá district of Wilson (1980), including adjacent zones of the extreme northern Hondo river basin, but excluding Chichancanab lake. Within this region I sampled 98 localities between November 1992 and May 1995; many of the permanent water bodies were visited both in the rainy (May-October) and the dry season (November-April). Fishing gear was variable, because no single method was effective in all environments; thus I used throw nets (1-m- and 3-m-diameter, 1- and 2-cm mesh), seine nets (1x2 m and 1.8x20 m, 0.5- and 1- cm mesh), hand nets (0.2-cm mesh), double-cone traps, harpoon, hook and line, and visual records from the bank or underwater. Thus, though the effort in terms of time per person per site was quite uniform, no comparable abundance data could be generated.

I obtained additional distributional records by consulting the literature (Reséndez-Medina, 1975; Navarro-Mendoza, 1988; Navarro-Mendoza & Valdés-Casillas, 1990; Wilkens, 1982), and the ichthyological collections at El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal Campus (ECO-CH), Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM), and University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ). I included only records in continental waters with known salinity (below 32‰); this left out most of the marine species reported for Nichupté (Reséndez-Medina, 1975).

I located each site (GPS), and measured *in situ* transparency (Secchi disk), temperature, salinity/conductivity (THC), dissolved oxygen (oxymeter), and pH (pH-meter). Collected specimens (deposited at ECO-CH) were identified with the keys of Álvarez del Villar (1970), Collette (1974), Castro-Aguirre (1978), Reséndez-Medina (1981), Miller (1983, 1984), Matheson & McEachran (1984), Robins & Ray (1986), and Deckert & Greenfield (1987).

The 98 original sites were reduced to a number of localities by lumping: a) sites with only 1-2 species to localities nearby, when a periodic water connection between them was observed or presumed, and

b) sites close together and with the same fish composition.

I performed direct and inverse cluster analysis on the presence/absence matrix using UPGMA as linking strategy and the Jaccard index as similarity measure. A nodal analysis showed the constancy of the defined species groups on the defined regions.

I evaluated the differences in physicochemical values among these defined regions by ANOVA on the square-root-transformed variables, followed by a Duncan homogeneity test, at  $\alpha < 0.05$ . The programs "Statgraphics" (SGC, 1993) and "AnaCom" (de la Cruz, 1994) helped perform all analyses.

**RESULTS** - The 98 original sampling points condensed into 55 localities (Fig. 1). The local ichthyofauna consists of 59 species, belonging to 44 genera and 28 families (Table 1). 31 species are freshwater fishes: Three primary, 25 secondary, three vicarious; 28 are brackish or marine: Five estuarine, one catadromous, 22 marine. All species are neotropical in origin, except *Dorosoma*

*petenense*. 30 species have also been reported from the State of Yucatan (northwestern part of the peninsula), and 46 of them are present in southern Quintana Roo and Belize; at least one (*Archocentrus* aff. *octofasciatus*) is endemic, and one (*Oreochromis mossambicus*) is exotic.

Cluster analysis on the 55 localities revealed four main groups (Fig. 1) with similarity 0.162-0.233, plus three non-clustered localities:

A) Coastal lagoons in Cozumel and Mujeres, plus lagoons on the adjacent (northern) Caribbean coast.

B) Lakes and cenotes, freshwater and brackish (anchialine), south of parallel 20°N. The three non-clustered sites, lagoons Campechén, Muyil and Boca Paila, are best placed in this group.

C) Lakes and cenotes, freshwater and brackish (anchialine), north of parallel 20°N, except for those in A or D, but including cenotes from Cozumel.

D) Most of the anchialine freshwater cenotes near Tulum, plus some inland cenotes, caves, and one brackish cenote.

The above groups could be further divided to yield 10 subgroups with similarity 0.232-0.500:

A') Northern coastal lagoons (Nichupté and Chakmochochuk).

A'') Island lagoons (Makax on Mujeres, Colombia and Dos Ríos on Cozumel).

B') Southern continental lakes (e.g. Noh-Bec, Kaná, Ocom, Sac-Ayín).

B'') Anchialine brackish cenotes of Tulum, coastal mangroves of Sian Ka'an, plus southern freshwater cenotes and the continental lakes of Vallehermoso and X-Hohomil.

B''') Chunyaxché lagoon, part of group B, did not cluster with B' or B'', but could be assigned to a third division, with Campechén, Muyil and Boca Paila (all of them part of the same system).

C') Some anchialine freshwater cenotes near Tulum (e.g. Azul).

C'') Northern continental lakes (e.g. Cobá, Leona Vicario, Pochá), cenotes and aguadas, plus a coastal cenote opposite Nichupté (cenote Bonfil), temporal ponds in northern Sian Ka'an and cenotes in Cozumel island.

C''') Anchialine brackish cenotes north of Tulum (Tankah, Xpuhá).

D') Most of the anchialine freshwater cenotes of Tulum.

D'') Continental cenotes west and northwest of Tulum, plus caves.

Cluster analysis on the 59 species separated the introduced tilapia from the rest at similarity 0.003. Within the native species, two main clusters were clear at similarity 0.044-0.068 (Table 1):

1) Continental-Southern group: Fishes predominantly continental, or marine recorded south of Tulum (within region B of the previous analysis).

2) Marine group: Fishes predominantly marine, or restricted to coastal lagoons or anchialine brackish cenotes.

Group 1 included four main subgroups, similarity 0.175-0.500 (Table 1):

1a) Widely distributed continental fishes, including all Cichlidae except *Archocentrus spilurus*. The most frequent species, *Gambusia yucatanana* (in 54% of all sites), *Astyanax aeneus* (45%), and "*Cichlasoma*" *urophthalmus* (33%) clustered within this group at similarity 0.340.

1b) Fishes restricted to southern continental lakes (e.g. *D. petenense*, *Poecilia petenensis*, *Hyphessobrycon compressus*, *Atherinella* sp.).

1c) Fishes restricted to anchialine cenotes near Tulum (hypogean species and *Anguilla rostrata*) or more common therein (*Heterandria bimaculata*, *Ophisternon aenigmaticum*).

1d) Fishes recorded within the study area only in Sian Ka'an (e.g. *Rivulus tenuis*). *Phallichthys fairweatheri*, non-clustered, is best placed in this group.

Nodal analysis (Fig. 2) showed greatest constancy for marine fishes (group 2) in region A, and group 1 (especially subgroups 1a and 1b) in region B; region C was mainly a mixture of 1a and 2 (widely distributed freshwater fishes, including tilapia, and marine fishes), and region D consisted of group 1, especially 1a and 1c.

There were no significant differences among regions in physicochemical values, except for a higher salinity in region A ( $F=5.26$ ). Temperature was seemingly higher at region B ( $F=16.22$ ), but the effect was due, at least in part, to non-random distribution of sampling dates through the seasons. There were significant differences in salinity among subregions within regions B and C ( $F=3.51$ ), but not between B and C.

**DISCUSSION** - Contrary to what was found for southern Quintana Roo (Schmitter-Soto & Gamboa-Pérez, 1996), the distribution of continental fishes in the northern half of the state is only partially explainable in purely ecological terms (greater marine influence in region A, the freshwater-cenote biotope in region D). The differences between the larger regions (B and C) are historical in origin.

The boundary between these regions, about parallel 20°N (the latitude of Tulum), has been reported before as a zoogeographic barrier. It marks the transition between geminate (sub)species such as *G. yucatanensis australis* and *G. y. yucatanensis* (Greenfield, 1985), and *P. petenensis* and *P. velifera* (Hubbs, 1936; Miller, 1983). To the south and west of this zone, the populations of *Astyanax* are intermediate between the widespread form in southern Mexico (*A. aeneus*: Lozano-Vilano & Contreras-Balderas, 1990) and the deep-bodied form of northern Yucatan (*A. altior*: Schmitter-Soto, 1998).

Tulum is the only point in the coast of mainland Quintana Roo where cliffs are to be found. It seems related to the Sierrita de Ticul, an inland hill range, which has been interpreted as a product of tectonic movements (Wilson, 1980); its structure, two parallel ridges, suggests a marine transgression or a large lake between them (López Ramos, 1975). Chichancanab lake, with its endemic *Cyprinodon* species flock (Humphries, 1984), lies at the spurs of the Sierrita.

The discrimination of region D may have an ecological explanation, as stated above. However, there are species endemic to jug-shaped cenotes at Tulum and to northwestern Yucatan: the hypogean fishes *Ophisternon infernale* and *Ogilbia pearsei* (Navarro-Mendoza, 1988), and *A. altior* (Schmitter-Soto, 1998). These sites may have served as refugia during a marine transgression, while southern Quintana Roo (Lauer & Seele, 1984) and part of the northeastern corner of the peninsula were submerged, or during a severe drought (Dahlin, 1983).

*Anguilla rostrata* is abundant in North American rivers. The sparse populations in cenotes near Tulum may not be catadromous: it is suspected that they fulfill their entire life cycle in the cenotes (Navarro-Mendoza, 1988), and they may be another witness to the importance of region D as a refugium.

*Archocentrus* aff. *octofasciatus* (Contreras-Balderas & Schmitter-Soto, in prep.) is another species from northern Yucatan with its closest relative present at the base of the peninsula. It is endemic to cenotes north of Leona Vicario, in region C; these places do not show a very strong relationship to northeastern Yucatan or to Tulum (*A. altior* does not occur therein, for example), and may represent secondary, younger refugia.

It is common for peninsulas to be less diverse than the adjacent mainland. Quintana Roo emerged from the sea only during the Pleistocene: As in southern Florida (Gunderson & Loftus, 1993), geological youth is an explaining factor; low habitat-diversity is another.

ACKNOWLEDGEMENTS - Thanks are due to H. Espinosa-Pérez and G. Smith for lending material at IBUNAM and UMMZ, respectively. This work was financed by CONACYT (1829-N9211) and the Volkswagen-Stiftung. The former Mexican Secretaría de Pesca issued collection permits #1004 and 2682. The study is part of a Ph. D. dissertation at the Universidad Nacional Autónoma de México.

#### LITERATURE CITED

- ÁLVAREZ DEL VILLAR, J. 1970. Peces mexicanos (claves). Secr. Industr. Comerc., México. 166 pp.
- CASTRO-AGUIRRE, J.L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Inst. Nac. Pesca. Ser. Cient., 19:1-298.
- COLLETTE, B.B. 1974. *Strongylura hubbsi*, a new species of freshwater needlefish from the Usumacinta Province of Guatemala and Mexico. *Copeia*, 1974(3):611-619.
- DAHLIN, B.H. 1983. Climate and prehistory on the Yucatan peninsula. *Clim. Change*, 5(3):245-263.
- DECKERT, G.D. & D.W. GREENFIELD. 1987. A review of the western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia*, 1987(1):182-194.
- DE LA CRUZ, G. 1994. ANACOM. Sistema para el análisis de las comunidades. Manual del usuario. Centr. Invest. Estud. Avanz., Mérida. 99 pp.
- EVERMANN, B.W. & E.L. GOLDSBOROUGH. 1902. A report on fishes collected in Mexico and Central America, with descriptions of five new species. *Bull. U.S. Fish. Comm.*, 1901:137-159.
- GREENFIELD, D.W. 1985. Review of the *Gambusia yucatanana* complex (Pisces: Poeciliidae) of Mexico and Central America. *Copeia*, 1985(2):368-378.
- GUNDERSON, L.H. & W.F. LOFTUS. 1993. The Everglades. Chap. 6:199-255 in W.H. Martin, S.G. Boyce & A.C. Echternacht (eds.), *Biodiversity of the southeastern United States/Lowland terrestrial communities*. J. Wiley & Sons, New York.
- HALL, F.G. 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatan. In: A.S. Pearse, E.P. Creaser & F.G. Hall (eds.), *The cenotes of Yucatan: A zoological and hydrographic survey*. Carnegie Inst., Washington. 304 pp.
- HUBBS, C.L. 1936. Fishes of the Yucatan Peninsula. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 457:157-287.
- HUMPHRIES, J.M. 1984. *Cyprinodon verecundus*, n. sp., a fifth species of pupfish from Laguna Chichancanab. *Copeia*, 1984(1):58-68.

- LIFFE, T.M. 1992. An annotated list of the troglotic anchialine and freshwater fauna of Quintana Roo. Pp. 197-214 in D. Navarro L. & E. Suárez Morales (eds.), *Diversidad biológica en la reserva de la biósfera de Sian Ka'an*. Vol. 2. Centr. Invest. Quintana Roo/Secr. Desarr. Soc.. Chetumal. 382 pp.
- LAUER, W. & E. SEELE. 1984. Beobachtungen zu einer frühen Besiedlung in Quintana Roo (Mexico). *Tribus, Jahrb. Lindenmus.*, 33:133-142.
- LOZANO-VILANO, M.L. & S. CONTRERAS-BALDERAS. 1990. *Astyanax armandoi*, n.sp. from Chiapas, Mexico (Pisces, Ostariophysi: Characidae) with a comparison to the nominal species *A. aeneus* and *A. mexicanus*. *Univ. Cienc.*, 7(14):95-107.
- MATHESON, R.E., JR. & J.D. MCEACHRAN. 1984. Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces: Gerreidae): Preliminary studies of external morphology. *Copeia*, 1984(4):893-902.
- MILLER, R.R. 1983. Checklist and key to the mollies of Mexico (Pisces: Poeciliidae: *Poecilia* subgenus *Mollienesia*). *Copeia*, 1983(3):817-822.
- MILLER, R.R. 1984. *Rhamdia reddelli*, new species, the first blind pimelodid catfish from Middle America, with a key to the Mexican species. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 20(8):135-144.
- NAVARRO-MENDOZA, M. 1988. Inventario íctico y estudios ecológicos preliminares en los cuerpos de agua continentales en la reserva de la biósfera de Sian Ka'an y áreas circunvecinas en Quintana Roo, México. *Inf. Téc., Centr. Invest. Quintana Roo/Cons. Nac. Cienc. Tecnol./U.S. Fish Wildl. Serv., Chetumal*. 240 pp.
- NAVARRO-MENDOZA, M. & C. VALDÉS-CASILLAS. 1990. Peces cavernícolas de la península de Yucatán en peligro de extinción, con nuevos registros para Quintana Roo. Pp. 218-241 in J.L. Camarillo & F. Rivera A. (eds.), *Áreas naturales protegidas en México y especies en extinción*. Esc. Nac. Est. Prof. Iztacala, Univ. Nac. Autón. México. 374 pp.
- RESÉNDEZ-MEDINA, A. 1975. Lista preliminar de peces colectados en las lagunas de Nichupté y Bojórquez, Cancún, Quintana Roo, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool.*, 46(1):87-100.
- 1981. Estudio de los peces de la laguna de Términos, Campeche, México. I-II. *Biótica*, 6(3-4):239-291,345-430.
- ROBINS, C.R. & G.C. RAY. 1986. *A Field Guide to Atlantic Coast Fishes of North America*. Houghton Mifflin, Boston. 354 p.
- SCHMITTER-SOTO, J.J. 1997. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. Col. Guías Científicas ECOSUR. El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas. 239 pp.
- 1998, in press. Diagnosis of *Astyanax altior* (Characidae), with a morphometric analysis of *Astyanax* in the Yucatan Peninsula. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 8(4):000-000.
- & H.C. Gamboa-Pérez. 1996. Distribución de peces continentales en el sur de Quintana Roo, México. *Rev. Biol. Trop.*, 44:199-212.
- STATISTICAL GRAPHICS CORPORATION. 1993. *Statgraphics reference manual, version 7 for DOS*. Manugistics, Cambridge.



WILKENS, H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic age: The history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. Assoc. Mexican Cave Stud. Bull., 8:237-243/Texas Mem. Mus. Bull., 28:237-243.

WILSON, E. M. 1980. Physical Geography of the Yucatan Peninsula. Pp. 5-40 in: E. Moseley & E. Terry (eds.), Yucatan. A World Apart. Univ. Alabama Press.

Author's address: *El Colegio de la Frontera Sur - Depto. Ecol. Sist. Acuát., Apdo. Postal 424, MX-77000 Chetumal, Q.R., Mexico.*

TABLE 1 - Checklist of continental fishes of northern Quintana Roo. Codes in brackets stand for the cluster where the fish appeared (U, unclassified); an S means that the fish occurs in southern Quintana Roo or Belize; a Y, in the State of Yucatan. See text.

Urolophidae: <i>Urolophus jamaicensis</i> (Cuvier, 1816)	[2,S]
Megalopidae: <i>Megalops atlanticus</i> Valenciennes, 1847	[1d,S]
Anguillidae: <i>Anguilla rostrata</i> (Lesueur, 1817)	[1c]
Engraulidae: <i>Anchoa parva</i> (Meek & Hildebrand, 1923)	[2,S,Y]
Clupeidae: <i>Dorosoma petenense</i> (Günther, 1867)	[1b,S]
Characidae: <i>Astyanax aeneus</i> (Günther, 1860) *	[1a,S,Y]
<i>Hyphessobrycon compressus</i> (Meek, 1904)	[1b,S]
Pimelodidae: <i>Rhamdia guatemalensis</i> (Günther, 1864)	[1a,S,Y]
Bythitidae: <i>Ogilbia pearsei</i> (Hubbs, 1938)	[1c,Y]
Batrachoididae: <i>Opsanus beta</i> (Goode & Bean, 1879)	[2,Y]
Atherinopsidae: <i>Atherinella</i> sp. **	[1b,S]
Atherinidae: <i>Atherinomorus stipes</i> (Müller & Troschel, 1847)	[2,S]
Belonidae: <i>Strongylura notata</i> (Poey, 1860)	[2,S,Y]
Hemiramphidae: <i>Chriodorus atherinoides</i> Goode & Bean, 1882	[2,S]
Aplocheilidae: <i>Rivulus tenuis</i> (Meek, 1904)	[1d,S]
Fundulidae: <i>Lucania parva</i> (Baird & Girard 1855)	[2,Y]
Poeciliidae: <i>Belonesox belizanus</i> Kner, 1860	[1a,S,Y]
<i>Gambusia yucatanana</i> Regan, 1914	[1a,S,Y]
<i>Heterandria bimaculata</i> (Heckel, 1848)	[1c,S,Y]
<i>Phallichthys fairweatheri</i> Rosen & Bailey, 1959	[U,S]
<i>Poecilia mexicana</i> Steindachner, 1863	[1a,S,Y]
<i>Poecilia orri</i> Fowler, 1943	[1b,S]
<i>Poecilia petenensis</i> (Günther, 1866)	[1b,S]
<i>Poecilia velifera</i> (Regan, 1914)	[2,Y]
Cyprinodontidae: <i>Cyprinodon artifrons</i> Hubbs, 1936	[2,S,Y]
<i>Floridichthys polyommus</i> Hubbs, 1936	[2,S,Y]

TABLE 1 - Continued.

<i>Garmanella pulchra</i> Hubbs, 1936	[2,S,Y]
Synbranchidae:	
<i>Ophisternon aenigmaticum</i> Rosen & Greenwood, 1976	[1c,S]
<i>Ophisternon infernale</i> (Hubbs, 1938)	[1c,Y]
Centropomidae: <i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	[1d,Y]
Lutjanidae: <i>Lutjanus apodus</i> (Walbaum, 1792)	[2,S]
<i>Lutjanus griseus</i> (Linnaeus, 1758)	[2,S,Y]
Gerreidae: <i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1855	[2,S,Y]
<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	[2,S,Y]
<i>Eucinostomus harengulus</i> Goode & Bean, 1879	[2,S,Y]
<i>Eucinostomus jonesi</i> (Günther, 1879)	[2,S]
<i>Eucinostomus melanopterus</i> (Bleeker, 1863)	[2,Y]
<i>Gerres cinereus</i> (Walbaum, 1792)	[2,S,Y]
Haemulidae: <i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	[2,S,Y]
Cichlidae: <i>Archocentrus octofasciatus</i> (Regan, 1903)	[1a,S,Y]
<i>Archocentrus</i> aff. <i>octofasciatus</i> **	[1a]
<i>Archocentrus spilurus</i> (Günther, 1862)	[1b,S]
" <i>Cichlasoma</i> " <i>robertsoni</i> (Regan, 1905)	[1a,S]
" <i>Cichlasoma</i> " <i>salvini</i> (Günther, 1862)	[1a,S]
" <i>Cichlasoma</i> " <i>synspilum</i> (Hubbs, 1935)	[1a,S]
" <i>Cichlasoma</i> " <i>urophthalmus</i> (Günther, 1862)	[1a,S,Y]
<i>Oreochromis mossambicus</i> (Peters, 1852) ***	[U,S,Y]
<i>Petenia splendida</i> Günther, 1862	[1a,S]
<i>Thorichthys meeki</i> (Brind, 1918)	[1a,S,Y]
Eleotridae: <i>Dormitor maculatus</i> (Bloch, 1785)	[U,S]
<i>Eleotris pisonis</i> (Gmelin, 1788)	[1a]
<i>Gobiomorus dormitor</i> Lacepède, 1800	[U,S]
Gobiidae: <i>Bathygobius soporator</i> (Valenciennes, 1837)	[2,S]
<i>Evorthodus lyricus</i> (Girard, 1858)	[U]
<i>Lophogobius cyprinoides</i> (Pallas, 1770)	[1a,S]
Sphyraenidae: <i>Sphyraena barracuda</i> (Walbaum, 1792)	[2,S,Y]
Achiridae: <i>Trinectes inscriptus</i> (Gosse, 1851)	[2]
Tetraodontidae: <i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1782)	[2]
<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linnaeus, 1758)	[2,S,Y]

\* The population at Cenote Calavera, near Tulum, is probably *A. altior*.

\*\* Probably a new species.

\*\*\* Introduced.

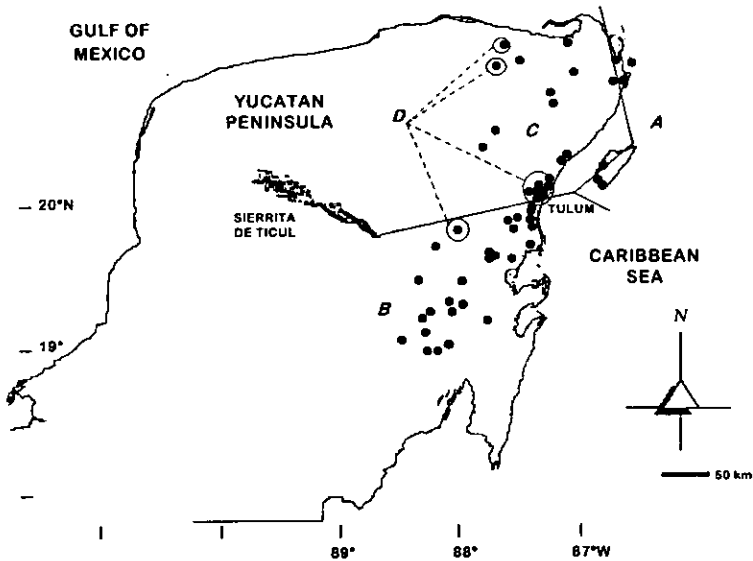


FIG. 1 - Northern Quintana Roo, Mexico. Sampling localities and ichthyogeographic regions: A, islands and adjacent coast; B, southern lakes and cenotes; C, inland north plus island cenotes; D, anchialine freshwater cenotes plus some inland cenotes and caves. See text for further detail.

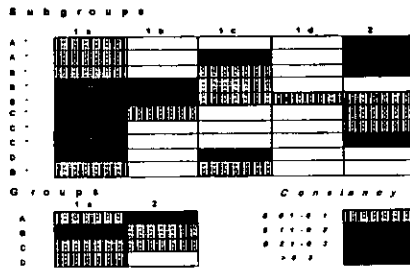


FIG. 2 - Nodal analysis of ichthyogeographic regions (rows) vs. fish assemblages (columns) in northern Quintana Roo, Mexico, by major clusters (below) and subclusters (above). Regions and fish assemblages are described in text and in Fig. 1.

BRIEF ARTICLE

## Distribution of tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Perciformes: Cichlidae), and water body characteristics in Quintana Roo, Mexico

Juan Jacobo Schmitter-Soto<sup>1</sup> and Clara I. Caro<sup>2</sup>

<sup>1</sup> El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), A.P. 424, MX-77000 Chetumal, Q.R., Mexico, fax (983) 20447; jschmit@xaway.ciqro.conacyt.mx.

<sup>2</sup> Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi, A.P. 0334174, Bogotá, Colombia, fax (571) 4177418; sasinch@coll.telecom.com.co.

(Recibido 10-IX-1996 Corregido 5-II-1997 Aceptado 15-IV-1997)

**Abstract:** Based on field collection in freshwater bodies (1992 to 1996) in the Mexican State of Quintana Roo, Yucatan Peninsula, as well as on official reports from the former Mexican Ministry of Fisheries, this work documents the distribution of tilapia in the state, and its relative abundance as a function of water body area. Introductions of tilapia in Quintana Roo began in 1974; these were mainly extensive cultures (direct releases) until 1982, when floating cages began to be used. The fish were collected with throw, seine, and hand nets, plastic bags or hook and line, as the local conditions allowed; each fishing gear provided a separate abundance estimate for a given site. Water body area was calculated from maps (1:50 000) by clipping the lake area in homogeneously thick paper and weighing it to the nearest 0.1 mg. Temperature, conductivity and dissolved oxygen, as well as the number of native fish species, were recorded, but these variables showed no relationship to tilapia abundance or distribution; however, tilapia was not found in the wild at water conductivities above 5500  $\mu\text{mho}/\text{cm}$ . Escape from floating cages, perhaps caused by crocodiles or water level elevations, was found in 50% of the intensive culture sites visited. Moreover, tilapia (*Oreochromis mossambicus* and hybrids, probably with *O. niloticus*) was captured in four sites where it had not been officially introduced, two of these may be natural invasions from nearby lakes during wetter cycles, the others (lakes Cobá and Makaxoc) probably are unofficial introductions. Tilapia was not frequent throughout Quintana Roo (4.2% of 237 water bodies visited), but it was dominant (>20% of the total number of individuals) in most localities where it appeared, including lake Chichancanab, habitat of an endemic *Cyprinodon* species flock. The correlation between the logarithm of water body area and tilapia relative abundance was significantly negative, possibly meaning that smaller sites were more vulnerable to tilapia proliferation.

**Key words:** Cichlidae, *Oreochromis mossambicus*, introduced species, environmental impact, Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico.

The introduction of exotic fishes frequently has an impact on the native fish populations. The harm caused by allochthonous species is well documented in Mexico and elsewhere (Contreras-Balderas and Escalante-Cavazos 1984, Williams *et al.* 1989, McKaye *et al.* 1995). The tilapia or African mojarra is the allochthonous fish most widely used and dispersed in tropical areas (Welcomme 1988). This note presents the official and unofficial

distribution of tilapia in natural environments of Quintana Roo (Caribbean versant of Yucatan Peninsula, Mexico), with data on the relationship of its relative abundance to lake area.

According to the official information (Anonymous 1981, 1987, 1991), tilapia has been cultivated in at least 12 natural water bodies (Fig. 1, Table 1); not included in that count are imprecise localities (*e.g.*,

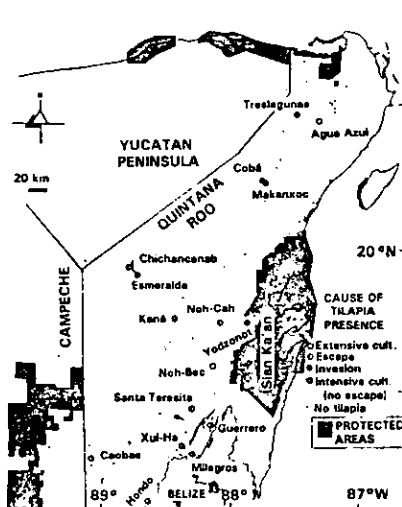


Fig. 1. Distribution and origin of tilapia (*Oreochromis mossambicus* and hybrids) in Quintana Roo until 1996; also shown are all visited localities (Schmitter-Soto 1997), as well as the protected areas in the region. "Invasion" includes also unofficial introductions; "Intensive culture (no escape)" includes unspecified type of culture. See table 1.

"Municipality of O.P. Blanco"), which are likely to include multiple sites. Direct release took place between 1974 and 1984; from 1982 it has been more usual to keep the tilapia in floating cages. Until 1985 there were no data on the species utilized; the official reports mentioned only "*Oreochromis* spp.". *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) was raised in 1988 in the Hondo River; from then till 1991 the officially introduced tilapia has been *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852). Initial stock sizes ranged from 9000 to 32 500 individuals per site. The culture started in the northern third of the state; it spread later to the center and south, and now it is restricted to the southern zone. Production of tilapia in Quintana Roo was only 9.5 tons in 1990, less than 0.1% of the total tilapia catch for Mexico.

The official data were compared to the tilapia records obtained during the ichthyological

sampling of 237 lakes, streams, marshes and cenotes (sinkholes) all over the state, from 1992 to 1996 (Schmitter-Soto 1997). The area of each water body (only the permanent basin, excluding the adjacent seasonal inundation zone) was taken from hydrological maps (Anonymous 1984-1985, scale 1:50 000), weighing (SARTORIUS BASIC, mod. 160P,  $\pm 0.1$  mg) the area cut in uniformly thick paper: a square representing 1 km<sup>2</sup> weighed 37.7 mg.

The fish were collected with throw nets (diameter 3 m, 1 cm between adjacent knots), seine nets (area 15x2 m; 1 cm between adjacent knots), hand nets (area 40x30 cm; 1 mm mesh), plastic bags (while snorkeling) or mosquito hook and line, as the local conditions allowed. Abundance relative to the total number of fishes was calculated separately for each fishing gear: for a given site there were thus one or more different abundance estimates, according to the number of methods used. All specimens were deposited at the fish collection of ECOSUR (ECO-CH 923, 926, 1036, 1290, 1463, 1482, 1541, 1542, 1591, 1641, 1666, 2187, 2194, 2223, 2230, 2264, 2515).

In six out of the 12 official culture sites tilapia (*O. mossambicus* and hybrids, probably with *O. niloticus*) was actually captured or observed (Table 1). Two out of the six localities had experienced extensive culture, but presence of wild tilapia in the other four must be due to destruction of the floating cages by diverse natural agents, such as crocodiles or water level elevations. Thus, there was escape into the environment in 50% of eight intensive culture sites visited (Table 1).

Moreover, the sampling found tilapia in other four localities, where it had not been officially introduced: lakes Cobá, Makanxoc and Esmeralda, and cenote Yodzonot, the latter located in the limit of a protected area, Sian Ka'an Biosphere Reserve (Table 1, Fig. 1). It may be that in wetter cycles lake Esmeralda communicates with Chichancanab, and that the waters of lake Noh-Cah reach cenote Yodzonot, so these invasions may have been natural. On the contrary, lakes Cobá and Makanxoc belong in an endorheic basin with no connection to the

TABLE 1  
Distribution, abundance, and origin of tilapia (*Oreochromis mossambicus* and hybrids) in Quintana Roo.

Locality (fishing gear)	Year(s) introduced	Origin of tilapia <sup>a</sup>	Estimated lake area (km <sup>2</sup> )	Tilapia relative abundance (%)	Native fish fauna <sup>b</sup>
Lake Agua Azul	1974,1988	E,I			
Lake Noh-Cah	1982,1988	I*			
Lake Noh-Bec (hand net)	1984	E,I	2.16	14.3	1,4,6,8,10,11
Hondo River	1988	?			
Lake Milagros	1988	I			
Lake Caobas	1988	I			
Lake Kaná	1988	I			
Lake Chichancanab (hand net)	1988	I*	5.01	20.9	1,2,3
(throw net)				17.2	
(seine net)				11.2	
(plastic bag)				10.3	
Lake Treslagunas (hook and line)	1988	I*	0.10	100 ?	?
L. Sta. Teresita	1988	I*			
Lake Guerrero	1988	?			
Lake Xul-Ha	1990	I			
Lake Esmeralda (seine net)	-	inv	1.30	33.3	2,3
Cenote Yodzonot (hook and line)	-	inv	0.01	100 ?	5,7,9,11
Lake Cobá (throw net)	?	intr	0.35	89.5	4,9
(hand net)				45.8	
Lake Makaanxoc (throw net)	?	intr	0.29	4.3	4,9

<sup>a</sup> Origin of tilapia: E, extensive culture; I, intensive culture (cages); I\*, intensive culture with escape; inv, presumed invasion; intr, presumed unofficial introduction.

<sup>b</sup> Native species: 1, *Arynanax aeneus*; 2, five endemic *Cyprinodon*; 3, *Gambusia sexradiata*; 4, *G. yucatanica*; 5, *Poecilia mexicana*; 6, *P. orri*; 7, *Cichlasoma friedrichsthalii*; 8, *C. synspilum*; 9, *C. urophthalmus*; 10, *Petenia splendida*; 11, *Thorichthys meeki*.

Estimated lake area, relative abundance of tilapia (calculated separately for each fishing gear), and native fish fauna are given only for sites where tilapia was caught in the wild; other data come from official reports (Anonymous 1981, 1987, 1991); imprecise or artificial localities were omitted. In Noh-Cah and Santa Teresita, tilapia was only observed; in Noh-Bec and Yodzonot, tilapia was not caught with gear other than the one stated.

official introduction sites; the presence of tilapia here is probably due to unofficial liberations.

Although tilapia is not very frequent in Quintana Roo (ten out of 237 localities, 4.2%), its relative abundance reached values higher than 20% in five out of the eight places where it was captured (Table 1). If biomass were used instead of number of individuals, dominance would be even more notorious, especially in lake Chichancanab, where the native *Cyprinodon*-endemic to the

lake- and *Gambusia sexradiata* have much smaller adult sizes.

Tilapia was captured between 24 and 33°C (temperature), 1400-5500 mmho/cm (conductivity) and 2.8-7.8 mg/l (dissolved oxygen). There was no significant relationship between these variables and tilapia abundance; however, tilapia was not found in the wild in localities such as lake Guerrero, where conductivity rises above 5500 mmho/cm. There was also no relationship between number of native species and tilapia abundance (Table 1).

Excluding the imprecise datum of cenote Yodzonot (100% tilapia abundance estimated with hook and line, zero with other methods), a negative correlation was detected ( $F=8.45$ , 9 d.f.,  $p<0.05$ ,  $r^2=51.4\%$ ) between estimated relative abundance of tilapia and the logarithm of the area of the water bodies where it occurred (Fig. 2). (In fact, the use of hook and line was expected to underestimate tilapia abundance, because its detritivory makes it very difficult to bait; if the datum of cenote Yodzonot were included in the regression,  $F$  would rise to 15.27, with  $p<0.01$  and  $r^2=62.91\%$ . The biases of the other four catch methods may be estimated from the results in Chichancanab: Table 1.) This means that smaller water bodies are possibly more vulnerable to tilapia proliferation.

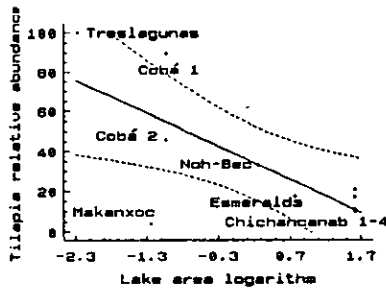


Fig. 2. Estimated relative abundance of tilapia as a function of the logarithm of the area of the water bodies where it occurred. Dashed lines represent the 95% confidence limits. Numbers beside lake names refer to fishing gear (from top to bottom, the four data points of Chichancanab): 1, throw net; 2, hand net; 3, plastic bag; 4, seine net. See table 1.

Lake Makanxoc falls below the 95% confidence band (Fig. 2). It may be speculated that it did not receive a direct unofficial tilapia introduction, but a recent invasion from nearby lake Cobá (Fig. 1).

The karstic origin of water bodies in the Peninsula of Yucatan induces low productivity and high alkalinity and hardness. Olvera (1997) stressed, on the introduction of the allochthonous species in Quintana Roo, "the null capacity of cenotes to be utilized for pisciculture, because of their limited

extension and the small size of their eufotic zone". The presence of endangered species (the *Cyprinodon* flock of Chichancanab) or alternative protein sources (*Petenia splendida* at Noh-Bec, among others) should also be considered before further introductions, intentional or not, are committed.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

S.I. Salazar-Vallejo, M. Sánchez-Crespo, R. Campos-Verduzco, A. de Jesús-Navarrete and anonymous referees revised previous versions of the manuscript. Funding was provided by CONACYT through grants 1829-N9211 (to JJSS) and 3376-N9309 (to CIC). The former Mexican Ministry of Fisheries issued fishing permits No. 1004 and 2682.

#### REFERENCES

- Anonymous. 1981. Diagnóstico pesquero de Quintana Roo. Dir. Gral. Plan. Informát. Estadíst., Mexico City. 30 p.
- Anonymous. 1984-1985. Cartas de aguas su-perficiales: Dzúché: Cobá; Ignacio Zaragoza; Laguna Kaná. Escala 1:50 000. Inst. Nac. Estadíst., Geogr. Informát., Mexico City.
- Anonymous. 1987. Acuicultura intensiva rural 1988. Deleg. Fed. Pesca Quintana Roo, Chetumal, Mexico. 41 p.
- Anonymous. 1991. Evaluación Anual del Departamento de Acuicultura. Deleg. Fed. Pesca Quintana Roo, Chetumal, Mexico. 15 p.
- Contreras-Balderas, S. & M.A. Escalante-Cavazos. 1984. Distribution and known impacts of exotic fishes in Mexico, p. 102-130. In W.R. Courtenay Jr. & J.R. Stauffer Jr. (eds.), Distribution, Biology, and Management of Exotic Fishes. Johns Hopkins Univ., Baltimore.
- McKaye, K.R., J.D. Ryan, J.R. Stauffer Jr., L.J. López Pérez, G.I. Vega & E.P. van den Berghe. 1995. African Tilapia in Lake Nicaragua: Ecosystem in transition. *BioScience* 45:406-411.
- Olvera, M. 1997. La Piscicultura en Quintana Roo. Una alternativa para su desarrollo, p. 99-106. In C.I. Caro (ed.), Memorias del I Seminario de Acuicultura para el Estado de Quintana Roo. Centr. Invest. Quintana Roo, Chetumal, Mexico. (In press.)
- Schmitter-Soto, J.I. 1997. *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo Guías Científicas ECOSUR. ECOSUR, San Crótoped de Las Casas, Mexico. (Inpress.)*

Welcomme, R.L. 1988. International introductions of inland aquatic species. FAO Fish. Tech. Pap. 294:1-318.

Williams, J.E., J.E. Johnson, D.A. Hendrickson, S. Contreras-Balderas, J.D. Williams, M. Navarro-Mendoza, D.E. McAllister & D.E. Deacon. 1989. Fishes of North America endangered, threatened or of special concern. 1989. Fisheries 14:2-20.



## DISCUSIÓN

Este estudio refuta la hipótesis de un origen puramente dispersionista de los peces de la península de Yucatán. Si bien hay un empobrecimiento de la ictiofauna de sur a norte (SCHMITTER-SOTO & GAMBOA-PÉREZ 1996, Fig. 4; p. 44 de esta tesis), atribuible a la distancia al centro de origen, esa tendencia se ve revertida al norte de Tulum por la presencia de especies endémicas (HUBBS 1936, 1938; MILLER 1955, 1983; MILLER & HUMPHRIES 1981; HUMPHRIES 1984; NAVARRO-MENDOZA & VALDÉS-CASILLAS 1990; SCHMITTER-SOTO 1998; CONTRERAS-BALDERAS & SCHMITTER-SOTO *in praep.*). Más importante aún, el cambio en composición y diversidad desde la base de la península hacia su punta no es gradual, sino brusco. El límite, la línea Tulum-Sierrita de Ticul, queda marcado no sólo por el cambio faunístico (SCHMITTER-SOTO, *accept.*), sino por la presencia de taxones hermanos separados entre sí por dicha barrera (GREENFIELD 1985; M. PTACEK, com. pers. 1995; SCHMITTER-SOTO 1998).

Resulta evidente, a partir de las referencias mencionadas en el párrafo anterior, que mucho antes de esta tesis existían ya numerosos elementos en contra de la hipótesis de dispersión pura. La aportación real del presente trabajo no es confirmar la hipótesis alternativa presentada en la introducción (p. 19), sino plantear una hipótesis más compleja, con detalles más finos, con base en los patrones percibidos. Esta nueva hipótesis se discute a continuación.

Las evidencias ictiogeográficas disponibles son las siguientes:

1. El análisis morfométrico multifactorial de *Astyanax* en la península de Yucatán (SCHMITTER-SOTO 1998), con base en 324 ejemplares de 21 localidades, identificó, pese a una gran variabilidad, a la mayoría de las poblaciones como *A. aeneus* (una especie ampliamente distribuida en Centroamérica Nuclear). Las poblaciones de los cenotes del norte de Yucatán y de cenotes de agua dulce cercanos a Tulum son *A. altior*. Los peces de la meseta de Zohlaguna y la laguna X-Hohomil, así como de los cenotes anquihalinos (con influencia subterránea de agua marina) de Tulum, ocuparon una posición intermedia entre las poblaciones de *A. aeneus* en la parte baja de las cuencas de los ríos Hondo y Champotón y *A. altior*, lo que sugiere una clina o introgresión; sin embargo, ambas formas coexisten por lo menos en un cenote cerca de Celestún (*ibíd.*, Fig. 1; p. 27). Algunas poblaciones de *A. aeneus*, particularmente la de Laguna Caobas, exhiben peculiaridades morfológicas significativas. Además del cenote *ca.* Celestún, *A. aeneus* aparece de manera disyunta en Leona Vicario, noreste de la península.

2. El estudio sobre la distribución de la ictiofauna continental de Quintana Roo, con base en registros de museo y 167 localidades muestreadas, permitió, por medio de análisis de agrupamiento, distinguir asociaciones de peces, las cuales se examinaron por separado para el sur y el norte del estado. En contraste con el sur de Quintana Roo, donde la distribución de peces puede explicarse en términos ecológicos porque las asociaciones ícticas corresponden a un triple gradiente de temperatura, salinidad y distancia al mar (SCHMITTER-SOTO & GAMBOA-PÉREZ 1996, Fig. 1; p. 39), en el norte de Quintana Roo las asociaciones principales (separadas una de la otra por la línea Tulum-Ticul) no encuentran explicación ecológica evidente (SCHMITTER-SOTO, *accept.*, Fig. 1; p. 57).

3. Los datos filogenéticos disponibles señalan a la mencionada línea Tulum-Sierrita de Ticul como límite entre las especies hermanas *Poecilia petenensis* y *P. velifera* (MILLER 1983), así como entre las subespecies *Gambusia yucatanensis australis* y *G.y. yucatanensis* (GREENFIELD 1985). Habrá que incluir en la lista también a *Astyanax aeneus* y *A. altior*, si se demuestra que son hermanos (SCHMITTER-SOTO 1998); algunas posibles sinapomorfias, como el número de branquiespinas y radios dorsales, así parecen sugerirlo (obs. pers.), pero sería preciso revisar todo el complejo *fasciatus*. Sin embargo, no existen todavía filogenias completas de estos géneros. M. PTACEK (com. pers. 1995) estableció la monofilia del par *P. petenensis/velifera* y lo consideró el grupo hermano de *P. latipinna* (*cf. infra*), pero su trabajo está aún en proceso; los estudios cladísticos sobre *Gambusia* (RAUCHENBERGER 1988; LYDEARD *et al.* 1995) no tomaron en cuenta a las subespecies, y consideraron toda la península de Yucatán como una sola área de endemismo; VALDÉZ MORENO (1997) encontró autapomorfias osteológicas para *A. mexicanus*, pero su cladograma no quedó resuelto para las poblaciones de *A. aeneus* en el sur de México, y no incluyó representantes de la península.

4. Otros taxones endémicos de Yucatán tienen a su grupo hermano en Florida: *Fundulus persimilis* (Yucatán) con *F. similis* (Florida a Tamaulipas); *F. grandissimus* (Yucatán) con *F. grandis* (Florida a Veracruz). Hay otros pares similares: *Garmanella pulchra* (Yucatán a Belice) y *Jordanella floridae* (Florida); el clado *Poecilia petenensis/velifera* (Tabasco a Yucatán y Belice) y *P. latipinna* (Florida y Carolina a Veracruz); *Floridichthys polyommus* (Yucatán) y *F. carpio* (Florida); *Cyprinodon artifrons* (Yucatán) y *C. variegatus* (Florida, costa del Golfo de México) (DUGGINS *et al.* 1983; MILLER 1955, 1983; PARENTI 1981). Las cinco especies de *Cyprinodon* de la laguna de Chichancanab forman un grupo monofilético derivado de la forma costera *C. artifrons* (HUMPHRIES 1981; STRECKER *et al.* 1996); *Ogilbia pearsei* se originó probablemente de *O. cayorum*, que habita en grietas entre el coral (STEVENS-SUAREZ 1975; WILKENS 1982); *Ophisternon infernale*, el otro pez cavernícola, es quizá

hermano de *O. aenigmaticum* (PARZEFALL & WILKENS 1972; ROSEN & GREENWOOD 1976), propio de lagunas y humedales. Estos trazos se ilustran, junto con el trazo norte-sur a través de la línea Tulum-Sierrita de Ticul, en la Fig. 1. No se representa la relación con Cuba, pues se considera que la limnofauna cubana se derivó de la yucateca y no a la inversa (DANIELOPOL 1990): *G. yucatanana*, por ejemplo, es el grupo hermano de las *Gambusia* antillanas (RAUCHENBERGER 1988; LYDEARD *et al.* 1995).

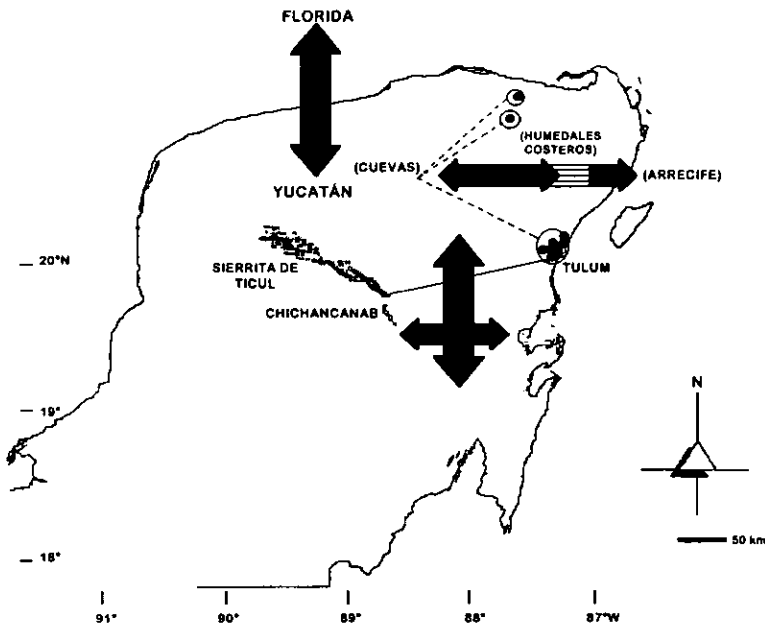


Figura 1. Principales hipótesis de origen por vicariancia de la ictiofauna en la península de Yucatán: (1) Yucatán-Florida (probablemente no a través del Golfo de México, sino a lo largo de su costa, por cambios en la distribución de los manglares); (2) arrecifes (p.ej., *Ogilbia pearsei*) y humedales costeros (p.ej., *Ophistemon infernale* en cuevas, *Cyprinodon* en la laguna de Chichancanab) - cuevas y lagunas interiores (por cambios eustáticos); (3) norte-sur (por un evento vicariante sobre la línea Tulum-Sierrita de Ticul). No se representa la relación con Cuba; ver texto.

5. La composición íctica de la península (SCHMITTER-SOTO 1997) indica un predominio de especies neotropicales: 44%, por 2% neárticas, 8% endémicas y 2% introducidas. Otra porción sustancial de la ictiofauna, 44%, son invasores marinos. El

porcentaje de especies primarias disminuye levemente de sur a norte (SCHMITTER-SOTO & GAMBOA-PÉREZ 1996).

A partir de estas evidencias se propone la siguiente hipótesis:

El patrón de variación de *Astyanax* refleja al menos dos invasiones. La primera debió ocurrir hace no más de unos 8000 años, porque la transición Pleistoceno-Holoceno fue un periodo sumamente seco; embalses tales como Chichancanab y Cobá no contenían agua (HODELL *et al.*, 1995; WHITMORE *et al.*, 1996), y lo mismo ocurrió probablemente con la mayoría de las localidades de *A. altior*. Esta primera invasión del norte-noroeste de Yucatán produjo a *A. altior*; su área de distribución (no las localidades específicas) coincide en general con la de los peces ciegos *Ogilbia pearsei* y *Ophisternon infernale*: hay poblaciones en el norte-noroeste del estado de Yucatán, de Celestún a Ría Lagartos, y en el centro de Quintana Roo, sobre la línea Tulum-Sierrita de Ticul (SCHMITTER-SOTO 1998, Fig. 1, p. 27). Su límite tierra adentro tiende a seguir la antigua costa del Plioceno (WILKENS 1982) o, aproximadamente, la franja de altitud mínima de 10 a 20 m (Fig. 2). Durante otra sequía, estas poblaciones deben haber experimentado diversos grados de aislamiento respecto del stock original en Centroamérica Nuclear, lo que debe haber provocado especiación alopátrica.

La segunda invasión puso de nuevo en contacto a *A. altior* con su especie hermana, *A. aeneus* (posiblemente idéntica al ancestro de ambas, si *A. altior* se originó como poblaciones aisladas relativamente pequeñas). Ambas especies entraron en amplia introgresión en Quintana Roo (sobre la línea Tulum-Ticul y en la meseta de Zohlaguna); en Yucatán (cenote 15.5 km al E de Celestún) fue posible que coexistieran, tal vez porque la invasión fue más tardía o porque los tamaños poblacionales de *A. altior* eran allí menores y permitieron una mayor diferenciación por deriva génica: en el cenote Noc Ac, por ejemplo, se calcula hoy una población de 300 organismos (obs. pers.). Ambas invasiones ocurrieron desde el sur de Quintana Roo, a lo largo de la costa del Caribe, durante una transgresión que haya elevado el nivel del mar algo más de 20 m (BACK 1985); se descarta la alternativa de que hayan atravesado la península o la costa campechana, dada la antigüedad de esos terrenos y la ausencia actual de estas especies allí.

Las poblaciones menos diferenciadas de *A. aeneus* en Yucatán son las mejor comunicadas con el resto de la distribución de la especie en el norte de Centroamérica y sur de México. En su ámbito, la baja cuenca del río Hondo, las transgresiones y regresiones han ocurrido incluso en tiempos históricos: la actividad eustático-tectónica ha sido más intensa que en otras partes de la península (LAUER & SEELE 1984), lo que pudo haber permitido repetidas invasiones locales del stock

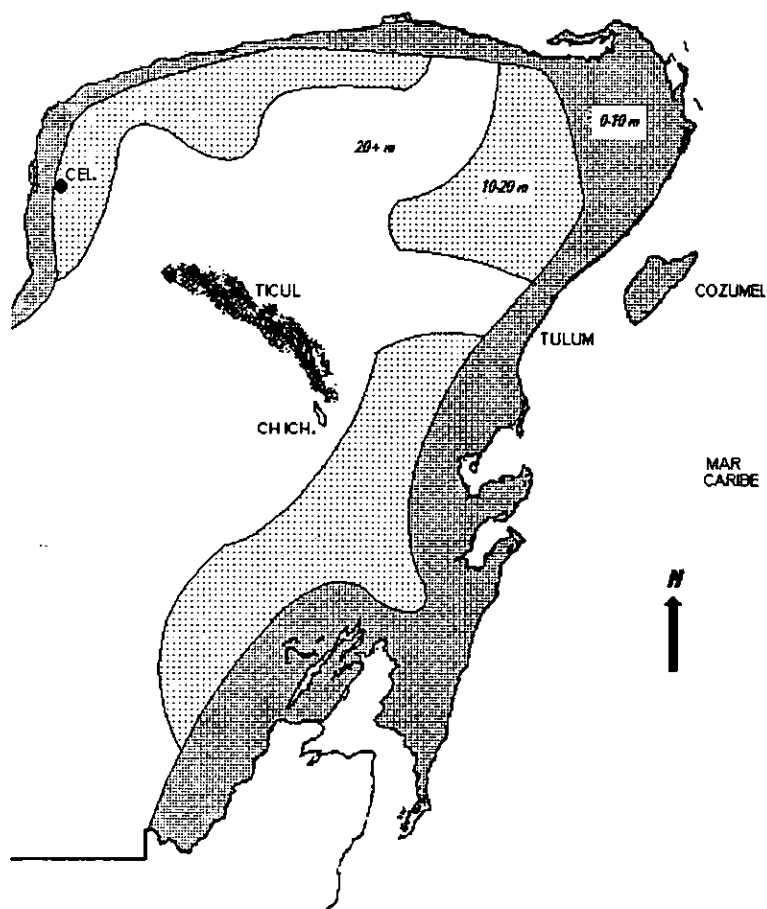


Figura 2. Mapa de altitudes mínimas de la península de Yucatán (simplificado de IGUNAM 1990). Se muestra la posición del cenote al E de Celestún (CEL.), la Sierra de Ticul, la laguna de Chichancanab (CHICH.) y los farallones de Tulum.

centroamericano-nuclear de *A. aeneus*. Las poblaciones periféricas al bajo río Hondo, como Laguna Caobas, pudieron haber sido refugios de agua dulce mientras el sur de Quintana Roo era un mar somero. El patrón cladístico esperado bajo este escenario sería una politomía, con cada población periférica diferenciada por alguna autapomorfia. Aunque no se trata de verdaderas autapomorfias, puesto que el traslape de los caracteres es considerable, el cladograma obtenido a partir de los datos de LOZANO-VILANO & CONTRERAS-BALDERAS (1990) y SCHMITTER-SOTO (1998, Tabla 1; p. 31) es, efectivamente, politómico (Fig. 3), y muestra a las poblaciones de *A. aeneus* en Centroamérica Nuclear como el grupo hermano de las poblaciones peninsulares.



Figura 3. Cladograma de áreas de la península de Yucatán basado en morfología externa de *Astyanax*. Abreviaturas: Ame, *A. mexicanus*; Aae, *A. aeneus*, poblaciones de Centroamérica Nuclear (datos de LOZANO-VILANO & CONTRERAS-BALDERAS 1990); Aal, *A. altior*. Las áreas 1-5 corresponden a poblaciones peninsulares de *A. aeneus* (ver SCHMITTER-SOTO 1998; p. 30). Hipótesis sobre apomorfias (entre paréntesis, el estado plesiomórfico): 1, 10-11 radios dorsales (9-10); 2, 12-14 branquiespinas (9-12); 3, perfil recto o cóncavo (convexo); 4, longitud del hocico generalmente menor de 217 % LC (generalmente mayor de 213); 5, altura máxima generalmente mayor de 376 % LP (generalmente menor de 380); 6, 22-28 radios anales (19-23); 7, longitud cefálica generalmente mayor de 295 % LP (generalmente menor de 293); 8, generalmente 22-25 radios anales (generalmente 25-28); 9, diámetro ocular generalmente menor de 302 % LC (generalmente mayor de 283).

Las poblaciones del noreste, en los alrededores de Leona Vicario, no son *A. altior*, sino *A. aeneus*; asimismo, ambas especies coexisten por lo menos en un cenote 15.5 km al E de Celestún (*ibid.*, Fig. 1; p. 27). Posiblemente estas poblaciones de *A. aeneus* fueron fundadas recientemente por peces en dispersión costera durante épocas húmedas; todas ellas se encuentran en terrenos inundables, muchos de ellos conectados a la costa de manera intermitente aún hoy (LÓPEZ RAMOS 1975; WILSON 1980).

La multicitada línea Tulum-Ticul es una evidente frontera zoogeográfica. No sólo es límite entre taxones hermanos: la mayoría de los peces del sur de Quintana Roo encuentran allí su distribución septentrional extrema, y otros muestran allí un cambio en su dominancia, como "*Cichlasoma*" *urophthalmus*, que releva en ese sentido a "*C.*" *synspilum* (SCHMITTER-SOTO, *accept.*). Entre la Sierrita y Tulum se extiende una zona de altitudes mínimas superiores a 20 m (Fig. 2), reflejadas en los farallones (altitudes máximas) de Tulum, las únicas eolianitas importantes en la parte continental de Quintana Roo, depositadas en el Holoceno (WARD *et al.* 1985). La Sierrita misma data del Cenozoico temprano (*ibid.*), de modo que siempre ha sido una barrera; pero la línea Tulum-Ticul, actualmente un límite de cuencas, la frontera entre un área de dolinas y otra de cenotes (WEST 1964), debe haber funcionado como una barrera intermitente, dependiente del nivel del mar y la conectividad superficial de los cuerpos de agua.

WILKENS (1982) planteó la hipótesis de que el norte de Yucatán fue alguna vez una isla. La Sierrita de Ticul, formada por dos bordes paralelos separados por un valle estrecho, se ha considerado tanto producto de una falla geológica como posible resto de una costa miocénica (LÓPEZ RAMOS 1975; WILSON 1980); además, el norte de Quintana Roo se levantó antes que los terrenos adyacentes (REDDELL 1981). Esto habría restringido la dispersión de peces primarios (*Rhamdia* y *Astyanax*) hasta épocas recientes, interpretando así la falta de evolución regresiva mostrada por estas especies en la península, siendo que en otras zonas ambos peces presentan poblaciones ciegas y sin pigmento (fenómeno ya observado por HUBBS 1936, que podría empero ser explicado más bien por exclusión competitiva frente a los peces cavernícolas estrictos: H. WILKENS, *com. pers.* 1996).

Esa insularidad justificaría también la relativa pobreza del área, pues si bien algunos peces secundarios toleran salinidades marinas, generalmente no lo hacen durante periodos largos, y prefieren no atravesar brazos de mar; de ahí que la mayoría de las especies secundarias de Quintana Roo no se encuentren ni siquiera en Cozumel o Isla Mujeres, islas que no estuvieron conectadas con la tierra firme durante el Cenozoico (DMA 1988). Sin embargo, se trata de una hipótesis sin apoyo geológico o fisiográfico e innecesaria, puesto que el aislamiento puede haberse debido, como hoy, a falta de vías superficiales dulceacuícolas de dispersión.

La relativamente baja diversidad del extremo sur de Florida fue explicada por GUNDERSON & LOFTUS (1993) con base no sólo en la juventud geológica de la zona, sino también en la baja diversidad de hábitats. Es claro que este último factor, ecológico, tiene algún peso en Yucatán. Sin embargo, una de las zonas de mayor juventud geológica de la península, los humedales asociados a la bahía de Chetumal (LAUER & SEELE 1984), es también una de las más diversas (aunque ciertamente no

tanto como Belice, que tiene áreas mucho más antiguas: cf. GREENFIELD & THOMERSON 1997).

H. WILKENS (com. pers. 1995) sugirió que el principal fenómeno vicariante en Yucatán ha sido la regresión marina, que dejó poblaciones aisladas en los cenotes y lagunas continentales (cf. Fig.1). Éste es el caso de *Ogilbia pearsei*. Este pez hipógeo de la familia Bythitidae, vivíparo, tiene por especie hermana a *O. cayorum*, pez arrecifal caribeño que habita en grietas entre el coral. Se cree que el antecesor de *O. pearsei* se especializó en penetrar a cuevas y cenotes anquihalinos durante el Plioceno, y que algunas poblaciones quedaron aisladas cuando el mar retrocedió, a fines de ese periodo (STEVENS-SUAREZ 1975; WILKENS 1982). Los cambios eustáticos de esa época se han invocado como causa de la presencia de *Gambusia puncticulata*, *Cyprinodon variegatus* y otros peces del continente en Cuba (BURGESS & FRANZ 1989), cuya limnofauna en gran parte ha derivado de la yucateca (DANIELOPOL 1990). STOCK (1982) consideró que las regresiones han causado aislamientos, casi siempre catastróficos, de comunidades de aguas someras o intermareales, a los cuales sobrevivieron los organismos de vida intersticial y carentes de etapas pelágicas.

Es distinto el caso de *Ophisternon infernale*, pez hipógeo de estirpe dulceaçuícola, probablemente derivado de *O. aenigmaticum* (ROSEN & GREENWOOD 1976). Su asociación con *Ogilbia pearsei* sugiere que ambos colonizaron cuevas costeras pliocénicas (WILKENS 1982), aunque uno desde el arrecife y otro desde las marismas. Ambas vías encuentran paralelo entre los crustáceos cavernícolas, aunque en este grupo el origen a partir de ancestros marinos es más usual (LIFFE 1992).

En cuanto a la formación de cinco especies de *Cyprinodon* en la laguna de Chichancanab, todas ellas derivadas de la forma costera *C. artifrons*, es explicable por fragmentación de la población ancestral en subpoblaciones con base en diferencias en los sitios y modos de alimentación o en las épocas reproductivas: un caso de especiación simpátrida (HUMPHRIES 1981). Una hipótesis alternativa supone que Chichancanab debió convertirse en una serie de lagos aislados pequeños durante una sequía lo suficientemente larga para permitir eventos de especiación. Quienes apoyan esta teoría alopátrida señalan que tal estiaje pudo ser una causa del declive de la antigua civilización maya (HODELL *et al.* 1995). Todo este proceso, cabe subrayar, es sumamente reciente, pues la cuenca de Chichancanab estuvo seca hace apenas unos 6000 años (WHITMORE *et al.* 1996); la llegada de *Cyprinodon* a la laguna debe haber coincidido con una fuerte transgresión marina (probablemente la misma que permitió una de las invasiones descritas líneas arriba).

Bajo este esquema, la predicción para *Astyanax* sería que las poblaciones más alejadas del mar estarían más diferenciadas. Este patrón se cumple, por ejemplo, entre las poblaciones de Zohlaguna y las del bajo río Hondo; no así entre las de la línea Tulum-Sierrita de Ticul (por ejemplo, las formas de los cenotes de Tulum), ni las del norte de Quintana Roo. El efecto del retroceso marino es innegable, pero debe



combinarse con el aislamiento del norte de la península. Entre los copépodos cenotícolas ha ocurrido especiación entre poblaciones muy cercanas, probablemente aisladas entre sí por lentes subterráneos de agua marina (FIERS *et al.* 1996).

La relación con Florida se basa exclusivamente en peces propios de ciénagas salobres o salinas. Más que una comunicación a través de Cuba (donde, con alguna excepción, no existen estas especies), es probable que se hayan dispersado a lo largo de la vertiente del golfo de México y las poblaciones intermedias se hayan extinguido, sobreviviendo sólo en las puntas de Florida y Yucatán, tal vez refugios durante las glaciaciones del Pleistoceno (SHERROD & McMILLAN 1985). En favor de esta hipótesis está el hecho de que los ciprinodóntidos de Florida y Yucatán tienen parientes cercanos en el centro y norte de México (PARENTI 1981).

La única manera de probar una hipótesis histórica es por congruencia en los resultados obtenidos por métodos diferentes (MYERS & GILLER 1988). Con PERFIT & WILLIAMS (1989), opino que en biogeografía la especulación es válida, mientras se esté consciente de los límites de la evidencia. A pesar del carácter altamente especulativo de esta discusión, las hipótesis que en ella se esbozan explican no sólo la evidencia obtenida durante este estudio, sino los patrones filogenéticos de otros peces, bajo la delimitación establecida por el conocimiento geológico.

Por último, los objetivos secundarios de la tesis, cumplidos en el libro y la nota sobre tilapia, pueden parecer ajenos al tema principal, pero tienen la intención de aportar elementos básicos para proseguir el estudio de la ictiogeografía de la región: enlistar y reseñar la ictiofauna que constituye nuestro objeto de estudio, y subrayar el posible impacto de los peces introducidos sobre dicho objeto de estudio.

## CONCLUSIONES

Hubo al menos dos invasiones del norte de Yucatán. Entre ambas, la comunicación estuvo interrumpida sobre la línea que corre de la Sierrita de Ticul a los farallones de Tulum.

La tendencia general a la regresión del mar dejó poblaciones aisladas sobre la antigua costa del Plioceno. Este proceso se combinó con el aislamiento del norte de Yucatán para dar el actual patrón de distribución de muchas especies y formas.

El sur de Quintana Roo, mucho mejor comunicado que el norte, tiene una ictiofauna más diversa, cuya distribución es enteramente explicable en términos ecológicos.

La introducción de tilapia, como en otras regiones, es una amenaza real, particularmente en cuerpos de agua pequeños.

## COMENTARIOS SOBRE LA INVESTIGACIÓN FUTURA

La capacidad de dispersión de *Astyanax* a través de zonas mesohalinas es crucial. Se plantea realizar experimentos sobre la capacidad de eclosión de los huevecillos de esta especie bajo diferentes condiciones de salinidad.

La revisión del complejo de formas asignadas hasta hace poco a *Astyanax fasciatus* es una labor titánica, pero indispensable para inscribir las historias regionales en un panorama continental. Un primer paso sería la descripción cariotípica de las formas del sur de México.

Mientras se revisa dicho complejo, el análisis de las formas de *Astyanax* aquí presentado podría revisarse a la luz de otro tipo de datos, especialmente moleculares. Eventualmente se podría correlacionar distancias genéticas con edades de cuerpos de agua.

Sería interesante comparar los resultados de los análisis fenéticos de distribución aquí presentados, basados en presencia/ausencia, con estudios separados para cada arte de pesca, de manera que se introduzcan datos de abundancia para poder utilizar medidas de afinidad más ponderadas (aunque limitadas al ámbito de acción del arte de pesca). Estos datos de abundancia irían desde semicuantitativos (v. gr., estimaciones a partir de tiempo de esfuerzo durante captura por anzuelo en cenotes) hasta mediciones precisas de la densidad (mediante trampas de área conocida). Un análisis similar podría incorporar la areografía (DEL CASTILLO 1988), considerando las áreas ocupadas por cada especie como polígonos delimitados por los cuerpos de agua situados en la periferia de su distribución local. Se puede intentar también un análisis de parsimonia biogeográfica (ROSEN 1988), previa discriminación de los trazos generalizados presentes y determinación de las áreas de endemismo (MORRONE & CRISCI 1995).

Aunque los patrones de distribución de *R. guatemalensis*, "*C.*" *urophthalmus* y *G. yucatanana* son probablemente menos confiables que los de *Astyanax*, por su mayor capacidad de dispersión (por adaptaciones al medio hipógeo y por eurihalinidad, respectivamente), su variación morfológica en la península llevó a la descripción de varias subespecies (HUBBS 1936, 1938; GREENFIELD 1985). Su variación geográfica podría ser objeto de un análisis como el presentado para *Astyanax*.

Los resultados del inventario íctico en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an y sus alrededores deben compararse cuidadosamente con los de NAVARRO-MENDOZA (1988; RAMO & BUSTO 1992), para detectar cambios en la distribución y abundancia durante los últimos años, atribuibles a impacto ambiental.

LITERATURA (no citada en los artículos)

- ALVARADO INDUNI, G. 1994. *Historia natural antigua: los intercambios biológicos interamericanos*. Edit. Tecnológica de Costa Rica, Cartago.
- ÁLVAREZ DEL VILLAR, J. 1977. Relación entre la geomorfología mesoamericana y la distribución actual de los peces. P. 182-192 in I. FERRUSQUÍA-VILLAGRANCA (ed.), *Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica: simposio interdisciplinario sobre paleogeografía mesoamericana*. Bol. Inst. Geol. Univ. Nac. Autón. México 101:1-329.
- BACK, W. 1985. Hydrogeology of the Yucatan. P. 25-40 in J. SWINEHART & D. LOOPE (eds.), *Yucatan 1990. A source book on coastal Quintana Roo, Mexico*. Univ. Nebraska, Lincoln.
- BĂNĂRĂSCU, P. 1995. *Zoogeography of Freshwaters*. Vol. 1. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- BREMER, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Syst. Biol.* 41(4):436-445.
- BRIGGS, J.C. 1994. The genesis of Central America: biology versus geophysics. *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 4:169-172.
- BROOKS, D.R. 1988. Scaling effects in historical biogeography: a new view of space, time, and form. *Syst. Zool.* 37(3):237-244.
- BURGESS, G.H. & R. FRANZ 1989. Zoogeography of the Antillean freshwater fish fauna. P. 263-304 in Ch. A. Woods (ed.), *Biogeography of the West Indies: Past, Present and Future*. Sandhill Crane, Gainesville.
- BUSKIRK, R.E. 1985. Zoogeographic patterns and tectonic history of Jamaica and the northern Caribbean. *J. Biogeogr.* 12:445-461.
- BUTTERLIN, J. & F. BONET 1962. *Las formaciones cenozoicas de la parte mexicana de la península de Yucatán*. Instituto de Geología, UNAM, México.
- CARTER, H.J. 1981. Aspects of the physiological ecology of species of *Gambusia* from Belize, Central America. *Copeia* 1981(3):694-700.
- CONEY, P.J. 1982. Plate tectonic constraints on the biogeography of Middle America and the Caribbean region. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69:432-443.
- 1983. Un modelo tectónico de México y sus relaciones con América del Norte, América del Sur y el Caribe. *Rev. Inst. Mex. Petrol.* 15(1):6-15.
- CONTRERAS-BALDERAS, S. & J.J. SCHMITTER-SOTO *in praep.* *Archocentrus* \*\*\*, nov. sp., (Teleostei: Cichlidae), a new fish from Yucatan Peninsula.
- COVICH, A. & M. STUIVER 1974. Changes in oxygen 18 as a measure of long-term fluctuations in tropical lake levels and molluscan populations. *Limnol. Oceanogr.* 19(4):682-691.

- CRAW, R. 1988. Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. P. 405-435 in A. A. MYERS & P.S. GILLER (eds.), *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, Londres.
- CRACRAFT, J. 1989. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. P. 28-59 in D. OTTE & J.A. ENDLER (eds.), *Speciation and its consequences*. Libr. Congress, Massachusetts.
- CRISCI, J., A. LANTERI & E. ORTIZ J. 1993. Programas de computación en sistemática y biogeografía histórica: revisión crítica y criterios para su selección. P. 207-225 in J. LLORENTE B. & I. LUNA V. (eds.), *Taxonomía Biológica*. UNAM/FCE, México.
- DANIELOPOL, D.L. 1990. The origin of the anchialine cave fauna - the "deep sea" versus the "shallow water" hypothesis tested against the empirical evidence of the Thaumatoocyprididae (Ostracoda). *Bijdr. Dierk.* 60(3/4):137-143.
- DARLINGTON, P.J., Jr. 1957. *Zoogeography*. J. Wiley & Sons, Nueva York.
- Defense Mapping Agency 1988. Caribbean Sea. Mexico-Belize. Ambergris Cay to Isla Cozumel. Carta, escala 1:300 000.
- DEL CASTILLO, M. 1988. Another approach to the world biogeography of the families of inland fishes. *Syst. Zool.* 37(1):34-46.
- DONNELLY, T.W. 1989. History of marine barriers and terrestrial connections: Caribbean paleogeographic inference from pelagic sediment analysis. P. 103-118 in Ch. A. WOODS (ed.), *Biogeography of the West Indies: Past, Present and Future*. Sandhill Crane, Gainesville.
- DUGGINS, C.F., JR., A.A. KARLIN, K.G. RELYEA & R.W. YERGER 1983. Systematics of the genus *Floridichthys*. *Biochem. Syst. Ecol.* 11(3):283-294.
- DURHAM, J.W. 1985. Movement of the Caribbean plate and its importance for biogeography in the Caribbean. *Geology* 13:123-125.
- EMSLIE, S.D. & G.S. MORGAN 1994. A catastrophic death assemblage and paleoclimatic implications of Pliocene seabirds of Florida. *Science* 264:684-685.
- ESCOBAR NAVA, A. 1986. Geografía general del estado de Quintana Roo. 2a ed. Gob. Edo. Q.R., Mérida. 140 pp.
- ESPINOSA O., D. & J. LLORENTE B. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM/CONABIO, México.
- FERRUSQUÍA-VILAFRANCA, I. (ed.) 1977. Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica: simposio interdisciplinario sobre paleogeografía mesoamericana. *Bol. Inst. Geol. Univ. Nac. Autón. México* 101:1-329.

- FIERS, F., J.W. REID, T.H. ILIFFE & E. SUÁREZ-MORALES 1996. New hypogean cyclopoid copepods (Crustacea) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Contr. Zool.* 66(2):65-102.
- GRIMM, E.C., G.L. JACOBSON, JR., W.A. WATTS, B.C.S. HANSEN & K.A. MAASCH 1993. A 50,000-year record of climate oscillations from Florida and its temporal correlation with Heinrich events. *Science* 261:198-200.
- HEDGES, S.B. 1996. Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica* 52(3):466-473.
- , C.A. HASS & L.R. MAXSON 1994. Reply: towards a biogeography of the Caribbean. *Cladistics* 10:43-55.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. Univ. Illinois, Urbana.
- HOOGHIEMSTRA, H. 1997. Tropical rain forest versus savanna: two sides of a precious medal? A comment. P. 31-43 in NWO/Huygenlezingen 1997. Ned. Org. Wetenschap. Onderz., La Haya.
- HUMPHRIES, C.J., P.Y. LADIGES, M. ROOS & M. ZANDEE 1988. Cladistic biogeography. P. 371-404 in A. A. MYERS & P.S. GILLER (eds.), *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, Londres.
- HUMPHRIES, J.M. 1981. The evolution of a species flock in the genus *Cyprinodon* (Pisces: Cyprinodontidae). Ph. D. Thesis, Univ. Michigan, Ann Arbor.
- Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IGUNAM) 1990. Atlas de la República Mexicana. UNAM, México.
- ISLEBE, G.A., H. HOOGHIEMSTRA, M. BRENNER, J.H. CURTIS & D.A. CURTIS 1996. A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *Holocene* 6(3):265-271.
- KOHLMANN C., B. 1993. Algunos aspectos de la taxonomía numérica y sus usos en México. P. 95-116 in J. LLORENTE B. & I. LUNA V. (eds.), *Taxonomía Biológica*. UNAM/FCE, México.
- LEVIN, D.A. 1979. The nature of plant species. *Science* 204:381-384.
- LEYDEN, B.W., M. BRENNER, D.A. HODELL & J.H. CURTIS 1994. Orbital and internal forcing of climate on the Yucatan peninsula for the past ca. 36 ka. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 109:193-210.
- LOFTUS, W.F. 1992. *Lutjanus ambiguus* (Poey), a natural intergeneric hybrid of *Ocyurus chrysurus* (Bloch) and *Lutjanus synagris* (Linnaeus). *Bull. Mar. Sci.* 50:489-500.
- LYDEARD, C., M.C. WOOTEN & A. MEYER 1995. Molecules, morphology, and area cladograms: a cladistic and biogeographic analysis of *Gambusia* (Teleostei: Poeciliidae). *Syst. Biol.* 44(2):221-236.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard Univ., Cambridge.

- MCINTYRE, I.G. 1988. Modern coral reefs of Western Atlantic: new geological perspective. *Am. Assoc. Petrol. Geol. Bull.* 72(11):1360-1369.
- MEFFE, G.K., C.R. CARROLL y 12 colaboradores 1994. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer, Sunderland.
- MILLER, R.R. 1955. An annotated list of the cyprinodontid fishes of the genus *Fundulus*, with the description of *Fundulus persimilis* from Yucatan. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* 568:1-25.
- 1976. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. P. 125-156 in T.B. THORSON (ed.), *Investigations of the Ichthyofauna of Nicaraguan Lakes*. Univ. Nebraska, Lincoln.
- 1986. Composition and derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.* 30:121-153.
- 1991. Peces dulceacuícolas de la península Yucatán. Conferencia magistral durante el XI Congreso Nacional de Zoología, Mérida.
- & S.M. NORRIS 1996. A progress report on the higher classifications of Middle American cichlids. *Abstr. 76 Meet. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.*, Nueva Orleans, p. 219.
- MONTELLANO, M. 1993. Vertebrados fósiles. *Ciencias No. esp.* 7:94-102.
- MORRONE, Juan José: Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva, Museo de La Plata, Paseo del Bosque. 1900 La Plata, Argentina.
- MORRONE, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43(3):438-441.
- & J.V. CRISCI 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26:373-401.
- MURPHY, W.J. & G.E. COLLIER 1996. Phylogenetic relationships within the aplocheiloid fish genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes, Rivulidae): Implications for Caribbean and Central American Biogeography. *Mol. Biol. Evol.* 13(5):642-649.
- MYERS, A.A. & P.S. GILLER 1988. Biogeographic patterns. Introduction. P. 15-21 in A. A. MYERS & P.S. GILLER (eds.), *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, Londres.
- NOLASCO MONTERO, M.L.E. 1986. Sedimentología litoral de los estados de Yucatán y Quintana Roo, México. Tes. Prof., Fac. Ing./UNAM, México.
- PAGE, R.D.M. & C. LYDEARD 1994. Towards a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics* 10:21-41.
- PAPAVERO, Nelson: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, C.P. 7172-CEP 01064, São Paulo, Brasil.
- PARENTI, L.R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 168(4):341-557.

- PARZEFALL, J. & H. WILKENS 1972. Artbildung bei Höhlenfischen. Vergleichende Untersuchungen an zwei amerikanischen Synbranchiden (Pisces, Teleostei). *Z. Morph. Tiere* 73:63-79.
- PERFIT, M.R. & E.E. WILLIAMS 1989. Geological constraints and biological retrodictions in the evolution of the Caribbean Sea and its islands. P. 47-102 in Ch. A. WOODS (ed.), *Biogeography of the West Indies: Past, Present and Future*. Sandhill Crane, Gainesville.
- PINDELL, J. 1994. Evolution of the Gulf of Mexico and the Caribbean. P. 13-39 in S.K. DONOVAN & T.A. JACKSON (eds.), *Caribbean Geology: An Introduction*. Univ. West Indies, Kingston.
- PTACEK, Margaret: Idaho State University, College of Arts and Sciences, Dept. of Biological Sciences, Pocatello, Idaho 83209-8007 E.U.A.
- RAUCHENBERGER, M. 1988. Historical biogeography of poeciliid fishes in the Caribbean. *Syst. Zool.* 37(4):356-365.
- REDELL, J.R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. *Texas Mem. Mus. Bull.* 27:1-327.
- REYNOSO R., V.H. 1993. Principios y conceptos en los sistemas de clasificación biogeográfica de la Tierra. P. 537-566 in J. LLORENTE B. & I. LUNA V. (eds.), *Taxonomía Biológica*. UNAM/FCE, México.
- RIDLEY, M. 1988. The cladistic solution to the species problem. *Biol. Philos.* 3:1-16.
- ROSEN, B.R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography. P. 437-481 in A. A. MYERS & P.S. GILLER (eds.), *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, Londres.
- ROSEN, D.E. 1979. Fishes from the upland and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 126:1-176.
- SAPPER, K. 1977. Geología de la península de Yucatán. P. 19-28 in *Enciclopedia Yucatanense*. Tomo 1. 2a. ed. México.
- SCHOENER, A. 1988. Experimental island biogeography. P. 483-512 in A. A. MYERS & P.S. GILLER (eds.), *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, Londres.
- SHERROD, C.L. & C. McMILLAN 1985. The distributional history and ecology of mangrove vegetation along the northern gulf of Mexico coastal region. *Contrib. Mar. Sci.* 28:129-140.
- STEINICH, B., G. VELÁZQUEZ OLIMÁN, L.E. MARÍN & E. PERRY 1996. Determination of the ground water divide in the karst aquifer of Yucatán, Mexico, combining geochemical and hydrogeological data. *Geofís. Internac.* 35(2):153-159.

- STEVENS SUAREZ, S. 1975. The reproductive biology of *Ogilbia cayorum*, a viviparous brotulid fish. Bull. Mar. Sci. 25(2):143-173.
- STOCK, J.H. 1982. Amsterdam expeditions to the West Indian islands, report 18: stygobiont Crustacea Malacostraca from geologically older and younger Antillean islands: a biogeographic analysis. Bijdr. Dierk. 52(2):191-199.
- STRECKER, U., C.G. MEYER, C. STURMBAUER & H. WILKENS 1996. Genetic divergence and speciation in an extremely young species flock in Mexico formed by the genus *Cyprinodon* (Cyprinodontidae, Teleostei). Mol. Phylogen. Evol. 6(1):143-149.
- SZABO, B.J., W.C. WARD, A.E. WEIDIE & M.J. BRADY 1978. Age and magnitude of the late Pleistocene sea-level rise on the eastern Yucatan Peninsula. Geology 6:713-715.
- TEMPLETON, A.R. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. P. 3-27 in D. OTTE & J.A. ENDLER (eds.), *Speciation and its consequences*. Libr. Congress, Massachusetts.
- WHITMORE, F.C. & R.H. STEWART 1965. Miocene mammals and Central American seaways. Science 148:180-185.
- WILEY, E.O. 1978. The evolutionary species reconsidered. Syst. Zool. 27(1):17-26.
- WILKENS, Horst: Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, Alemania.