



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Comportamiento de exploración en ambientes simples y
complejos que son desconocidos para el pez invasor
guatopote jarocho (*Poeciliopsis gracilis*)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

ESTEBAN ACEVES FONSECA



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. MORELIA CAMACHO CERVANTES
CIUDAD DE MÉXICO, 2020**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno

Aceves
Fonseca
Esteban
55 62 27 85 47
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
311233663

2. Datos del tutor

Dra
Morelia
Camacho
Cervantes

3. Datos del sinodal 1

Dra
Guillermina
Alcaraz
Zubeldia

4. Datos del sinodal 2

Dra
Ek
del Val
de Gortari

5. Datos del sinodal 3

Dra
Palestina
Guevara
Fiore

6. Datos del sinodal 4

MVZ
María de la Luz
Chavacán
Avila

7. Datos del trabajo escrito

Comportamiento de exploración en ambientes simples y complejos que son desconocidos para el pez invasor guatopote jarocho (*Poeciliopsis gracilis*)
60 p
2020

Agradecimientos

A la doctora Morelia Camacho Cervantes, por su confianza, el tiempo que dedicó a guiarme a lo largo del desarrollo de este proyecto y por enseñarme los métodos estadísticos y el uso de software que empleé en este trabajo.

A la bióloga Vianey Palomera Hernández, por la libreta para mis anotaciones, enseñarme el método para trabajar con estos peces y el invaluable apoyo que me brindó para que pudiera realizar este proyecto.

A las sinodales de este trabajo, por el tiempo que tomaron de entre sus responsabilidades para revisar y comentar tan atinadamente este texto.

A mis profesores y profesoras de la Facultad de Ciencias y de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, por todo lo que me han enseñado.

Agradecimientos personales

A mi mamá, Rosa María Fonseca Juárez y a mi papá, Armando Aceves Ramírez. Gracias por su apoyo incondicional durante toda mi vida, las palabras que pueda escribir no bastan para mostrarles cuan agradecido estoy por tenerlos como padres.

A Laura Elibet Beltran Peñaflor, gracias por ser mi compañera, acompañarme a comprar los peces y estar conmigo en todo momento. Lo vamos a lograr.

A mis amigos y amigas de la Facultad de Ciencias, gracias por los años con la mejor compañía y todos los momentos increíbles.

A mis compañeros y compañeras del Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras del ICML, por sus comentarios sobre este trabajo y todo lo que he aprendido con ustedes sobre el manejo de peces y sobre especies invasoras.

A mis compañeros y compañeras de la sala Evolución Vida y Tiempo de Universum. Por la camaradería dentro y fuera del museo, algunas ideas que he reflexionado gracias a ustedes están plasmadas en este texto.

Al personal de la Facultad de Ciencias y el ICML que siguió trabajando durante la contingencia sanitaria actual.

Índice

Resumen.....	4
Introducción	5
Comportamiento	5
Invasiones biológicas	8
Exploración de ambientes desconocidos	12
Invasiones biológicas en ecosistemas de agua dulce	17
Familia Poeciliidae y los peces mexicanos	19
Justificación	22
Objetivo general.....	22
<i>Objetivos particulares</i>	22
Métodos.....	23
<i>Análisis estadístico</i>	29
Resultados	30
<i>Latencia de salida</i>	30
<i>Tiempo en encontrar alimento</i>	33
Discusión.....	36
Conclusión	40
Literatura citada	42
Anexos	54

Resumen

El comportamiento es una propiedad de los seres vivos que ocurre cuando un organismo lleva a cabo alguna actividad. En el caso de los animales, es resultado de interacciones entre sus distintos sistemas (*e.g.*, nervioso, culatorio), hormonas y estímulos ambientales externos. El comportamiento permite a los organismos interactuar con su medio y adaptarse a él. Además, puede observarse, medirse y/o registrarse de cualquier animal vivo. Una manera de medirlo es a través del continuo audacia-timidez, con el cual se identifica a los animales audaces como aquellos que tienden a explorar y aumentar su actividad ante una novedad en el medio.

Estudiar el comportamiento de los animales es muy importante, por ejemplo, conocer cómo se comportan las especies invasoras puede ayudar a elaborar estrategias de prevención y control específicas y eficaces. Las invasiones biológicas son un problema característico del Antropoceno y sus consecuencias negativas pueden llegar a costar miles de dólares. En México, la familia Poeciliidae es la segunda familia de peces con más especies invasoras. En este trabajo se estudió el comportamiento del guatopote jarocho (*Poeciliopsis gracilis*) un pez poecílido que ha sido introducido en ríos de la cuenca del Pacífico de México, donde se le considera una especie invasora. El objetivo de esta tesis fue determinar si los guatopotes jarochos son más audaces al salir hacia un ambiente simple o complejo, y qué sexo es más audaz al momento de enfrentarse a este nuevo ambiente. Se observaron 60 individuos en un acuario con un refugio, compuesto por plantas de plástico en ambos ambientes; para el ambiente complejo se añadieron cuatro plantas de plástico apartadas del refugio y para el ambiente simple nada. En ambos ambientes se registró la latencia de salida y el tiempo que tardaron en encontrar alimento, y se midieron los peces. Los datos se analizaron con un modelo lineal generalizado. Para ambas variables de respuesta se buscó el modelo que mejor explicara la varianza de los datos con el criterio de valor más bajo de AIC. El modelo con distribución binomial negativa fue el que mejor describió la varianza de los datos en ambos casos. Usando esta distribución se probaron todas las posibles combinaciones de variables en el modelo, se comprobó que el tiempo que tardaron los peces en salir del refugio fue influenciado en mayor medida por el sexo y tamaño de los peces y en menor medida por el ambiente. El tiempo que tardaron en encontrar alimento fue influenciado principalmente por el tamaño de los individuos. Las hembras fueron más audaces y conforme aumentan su tamaño disminuye el tiempo en que encuentran alimento. No se descarta que el ambiente pueda ser un factor más influyente en el comportamiento de los peces en la naturaleza, es posible que los ambientes simulados no fueran lo suficientemente distintos entre sí. Futuros estudios podrían medir la audacia de estos peces tomando en cuenta el contexto del que proceden los peces o bien deberían realizarse en ambientes que ya están invadidos con el fin de que los planes para el control y prevención de las invasiones por esta especie estén adecuados a los distintos ambientes que están invadidos o podrían invadir.

Introducción

Comportamiento

El comportamiento es una propiedad de los seres vivos que ocurre cuando un organismo lleva a cabo alguna actividad ya sea voluntaria o involuntaria, en respuesta a estímulos externos o internos (Dugatkin, 2014; Levitis *et al.*, 2009; Scott, 2005). En el caso de los animales, el comportamiento es toda actividad que se puede observar, medir y/o registrar de cualquier animal vivo (Barrows, 2017) y que es el resultado de las interacciones entre sus distintitos sistemas (nervioso¹, respiratorio, circulatorio etc.), hormonas del organismo y estímulos ambientales externos al organismo (Wyatt, 2017).

El comportamiento animal ha sido objeto de estudio e inspiración desde tiempos prehistóricos, muestra de ello son las pinturas rupestres halladas en distintos puntos del planeta que dan testimonio de cómo nuestros antepasados percibían su entorno, pues muestran la actividad de animales que consideraban importantes porque eran peligrosos, se alimentaban de ellos o bien representaban alguna figura sagrada (Breed & Moore, 2016). Distintas civilizaciones han dejado evidencias del comportamiento de los animales que los rodean, tal es el caso de un collar dorado hallado en Creta, Grecia de 4,000 años de antigüedad y que muestra a un par de avispas con una esfera entre sus aparatos bucales como si estuvieran compartiendo alimento; una conducta conocida hoy en día como trofalaxis (Dugatkin, 2014; Masseti, 2000).

La manera en que se observa, registra y estudia el comportamiento ha cambiado a lo largo de la historia; por ejemplo, durante el siglo XIX y parte del siglo XX, se hacían descripciones del

¹ Excluyendo a los integrantes de los niveles de organización Mesozoa y Parazoa, como las esponjas de mar, ya que carecen de sistema nervioso (Fernández Álamo *et al.*, 2007).

comportamiento de animales y se tendía a relacionarlo con emociones humanas. Un ejemplo notable es de Charles Darwin, quien, en su libro de 1872, *Expression of the Emotions in Man and Animals*, postula que los animales y los humanos demuestran sus emociones a través de comportamientos muy parecidos. Además, en el octavo capítulo de su obra de 1859, *On the Origin of the Species*², abordó extensamente el comportamiento desde su perspectiva evolutiva, es decir, propone que las conductas pueden variar y heredarse, por lo que se considera sentó las bases del estudio moderno del comportamiento animal (Darwin, 1859; Jabr, 2010; Thierry, 2010).

Actualmente, las aproximaciones al comportamiento se dan desde la perspectiva ecológica, a través de la ecología del comportamiento (Wyatt, 2017), que integra conceptos sobre evolución, ecología y etología, con el fin de entender y explicar las interacciones que ocurren entre los organismos así como con el entorno, además de indagar en las causas y efectos de estas interacciones a nivel ecológico y evolutivo (Krebs & Davies, 1997). Entender el comportamiento, sus causas y efectos es importante, ya que es a través de esta característica que los animales interactúan con su ambiente y se adaptan a él (Huntingford *et al.*, 2012). En términos evolutivos, el comportamiento permite una amplia gama de respuestas ante situaciones que desafían a los organismos (la presencia de un depredador, llegar a un nuevo ambiente, buscar pareja, etc.). Por lo tanto puede aportar más soluciones que favorezcan la supervivencia de las poblaciones en comparación con caracteres morfológicos, por lo que se considera al comportamiento como un carácter muy flexible e incluso podría ser más importante que los caracteres morfológicos al momento en que los organismos se enfrentan a situaciones desafiantes (Camacho-Cervantes *et al.*, 2015; Magurran, 1999; Sih *et al.*, 2012).

² En el octavo capítulo, *Instinct*, Charles Darwin da a conocer algunas observaciones del comportamiento de varias especies animales y las enmarca dentro de su teoría de la evolución biológica a través de la selección natural.

En el caso particular de las especies invasoras, se ha postulado que esta flexibilidad del comportamiento puede ser un factor que favorece su éxito en los nuevos ambientes (Mooney & Cleland, 2001). Por ejemplo, los sapos de la especie *Rhinella marina*, introducidos en Australia para controlar plagas de cultivos de cañas de azúcar, han elevado su densidad poblacional a tal grado que se cree que debido a la intensa competencia intraespecífica por alimento, han cambiado su hábito alimenticio de nocturno a diurno (Pettit *et al.*, 2020).

Invasiones biológicas

De acuerdo con el Convenio sobre la Diversidad Biológica, las especies invasoras son “aquellas cuya introducción y/o diseminación fuera de su distribución natural, pasada o presente, constituye una amenaza para la diversidad biológica” (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2010a). Una invasión biológica inicia cuando una población o individuo llega a un sitio externo a su distribución natural, a través de vectores no antrópicos (huracanes, corrientes marinas, aves marinas, etc.) o vectores antrópicos (agua de lastre de barcos, ropa, etc.) de manera accidental (*e.g.*, como polizones) o intencional (*e.g.*, como biocontroladores). Una vez establecida, la población prolifera en el nuevo hábitat donde impacta negativamente en el ecosistema, alterando su composición, estructura e incluso el ciclo de los nutrientes, pues sus integrantes actúan como depredadores, competidores o ingenieros del ecosistema sin que otro organismo o proceso regule a su población, por lo que se vuelve una especie invasora (Comité Asesor Nacional Sobre Especies Invasoras, 2010; Green, 2016; Keller & Lodge, 2009; Mack *et al.*, 2000; Morrone & Escalante, 2009; Reynolds *et al.*, 2015; Simberloff, 2013).

Las invasiones biológicas ocurren con mayor frecuencia desde que los humanos emprendieron grandes exploraciones y superaron las barreras biogeográficas que mantenían aisladas a las biotas de cada continente o de ambientes considerados islas, como los ríos (Sala *et al.*, 2000), por lo que se considera que las invasiones biológicas son un problema característico del Antropoceno (Francis & Chadwick, 2012; Mooney & Cleland, 2001). Desde inicios del siglo XXI se reconoce que las invasiones biológicas representan una de las mayores amenazas a la biodiversidad (Glowka *et al.*, 1996; Wittenberg & Cock, 2001), pues se ha estimado que son la segunda causa de extinciones de plantas, anfibios, reptiles, aves y mamíferos a nivel mundial, solo superadas por la pérdida de hábitat (Bellard *et al.*, 2016). Sus impactos negativos también

repercuten gravemente en actividades humanas como la agricultura, silvicultura o la pesca, además de representar riesgos para la salud y bienestar humano, al actuar como vectores de patógenos de humanos³ o de patógenos de organismos que aprovechan los humanos (Shackleton *et al.*, 2019; Wittenberg & Cock, 2001). Incluso pueden causar daños directos a los humanos, como irritaciones, envenenamiento, reacciones alérgicas o traumatismos (Martinou & Roy, 2018). Por ejemplo, cardúmenes de la carpa plateada (*Hypophthalmichthys molitrix*), introducida en la década de 1970 en ríos del sureste de Estados Unidos, son capaces de herir a humanos y dañar embarcaciones pues cuando se sienten amenazadas o son estimuladas por el ruidos de motores pueden saltar a tres metros sobre la superficie y colisionar con personas y sus embarcaciones, incluso se considera que estos encuentros son potencialmente mortales (Souty-Grosset *et al.*, 2018; U.S. Fish & Wildlife Service, 2004). Se ha documentado que cuando las especies invasoras actúan como ingenieros del ecosistema aumentan la exposición de los humanos a ciertos riesgos, por ejemplo, al debilitar troncos cerca de construcciones humanas o directamente al deteriorar infraestructura humana (Keller & Lodge, 2009) como en el caso de la termita *Coptotermes formosanus*, que puede horadar postes de madera y botes de navegación (Messenger & Mullins, 2005; Neill & Arim, 2011), el arbusto *Ulex europaeus*, que eleva el riesgo de incendios en los sitios donde se ha introducido (Global Invasive Species Database, 2020; Neill & Arim, 2011; Rojas-Sandoval & Pasiecznik, 2015) o el cangrejo *Eriocheir sinensis*, que aumenta la erosión del suelo marino y eleva el riesgo de inundaciones debido a su comportamiento excavador (Bentley, 2011; Neill & Arim, 2011; Therriault *et al.*, 2008). Estos impactos negativos y los esfuerzos por controlar, prevenir y/o erradicar a las especies invasoras tienen altos costos monetarios para los gobiernos (Jardine &

³ E.g., mosquitos de los géneros *Aedes*, *Culex* y *Anopheles* son transmisores de distintos arbovirus que causan enfermedades como la chikunguña, dengue o la fiebre del Nilo Occidental. Estos insectos han sido transportados principalmente a través de rutas comerciales y turísticas a regiones donde previamente no existían y se consideran especies invasoras (Romi *et al.*, 2018; Weaver & Reisen, 2010).

Sanchirico, 2018). En 2010, en un informe financiado por organismos gubernamentales de Gran Bretaña, se estimó que el gasto británico al año, derivado de las especies invasoras y sus impactos fue de £ 1,678,434,000 (lo que equivale a \$72,218,516,378 del año 2020) (Inflation Tool, 2020; Williams *et al.*, 2010); dicho presupuesto equivale a poco más de tres veces el costo de construcción del *London Stadium*, edificado para los Juegos Olímpicos de Londres en 2012 (BBC, 2013; G. Berman, 2010; Bushby & Heald, 2012). En 2005 se estimó que los gastos por el mismo problema en Estados Unidos de América era de 120 billones de dólares al año (Pimentel *et al.*, 2005), lo que equivale a casi 10 veces el presupuesto de la Universidad de Harvard de su año fiscal 2005 (A. Berman *et al.*, 2005).

En México, hasta 2019 no existen este tipo de estimaciones; sin embargo, se cuenta con algunas valoraciones muy particulares, como la de la palomilla del nopal (*Cactoblastis cactorum*), que se alimenta específicamente de plantas del género *Opuntia*, como el nopal y la tuna. La campaña implementada por el Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA) y la desaparecida Secretaría de Agricultura Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA)⁴ para controlar a esta especie costó cerca de 5 millones de dólares de 2002 a 2009, además se suman 550 mil pesos invertidos por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) para monitoreo de detección temprana en algunas áreas naturales protegidas, también en 2009 (Comité Asesor Nacional Sobre Especies Invasoras, 2010; Saad Alvarado, 2016; SENASICA, 2019). Otro ejemplo nacional es el de los peces diablo, pertenecientes a la familia Loricariidae, que afecta a la pesquería de tilapias en la presa Infiernillo donde se estimaron pérdidas de alrededor de 10 millones de dólares en 2009 (Comité Asesor

⁴ A finales del 2018 se cambió el nombre de la Secretaría de Agricultura Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) por el de Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER) (DOF: 12/04/2019, s/f; Ley Orgánica de la Administración Pública Federal, 2020)

Nacional Sobre Especies Invasoras, 2010; Saad Alvarado, 2016). A pesar de que este no es un embalse natural, es un claro ejemplo de cómo los efectos negativos de las invasiones biológicas pueden impactar en el medio y la economía de las personas (Mendoza Alfaro *et al.*, 2009).

Atender y prevenir las invasiones biológicas permite reducir o evitar los impactos negativos económicos y sociales y, al mismo tiempo, proteger y continuar el aprovechamiento sustentable del patrimonio natural del país y del planeta (Comité Asesor Nacional Sobre Especies Invasoras, 2010). Para lograr elaborar e implementar planes para prevenir las invasiones biológicas y/o menguar sus impactos es necesario generar información básica que permita entender cómo suceden las invasiones biológicas.

Un aspecto poco estudiado de las especies invasoras es el comportamiento, sin embargo, entender cómo el comportamiento influye en el éxito de las invasiones biológicas es especialmente importante para la elaboración de planes eficientes de control de especies invasoras e incluso puede ser útil para predecir qué especies y poblaciones tienen el potencial de volverse invasoras y cuáles podrían ser sus impactos en distintos nuevos ambientes (Carere & Gherardi, 2013; Chapple *et al.*, 2012; Damas-Moreira *et al.*, 2019; Holway & Suarez, 1999; Wolf & Weissing, 2012).

Entender el comportamiento, así como las interacciones que ocurren entre los organismos y el medio que los rodea, tiene claras conexiones con la conservación (Blumstein & Fernández-Juricic, 2004), más aún cuando se ha reconocido que el comportamiento de los organismos invasores les permite adaptarse a ambientes modificados a consecuencia de actividades antrópicas, como la deforestación, fragmentación del hábitat o el cambio climático (Tuomainen & Candolin, 2011; Wong & Candolin, 2015).

Exploración de ambientes desconocidos

El comportamiento exploratorio animal ocurre en respuesta a novedades en el medio o ante un ambiente desconocido y permite que los organismos obtengan información de su entorno (Wood-Gush & Vestergaard, 1989). Este comportamiento depende de diferentes variables, como condiciones lumínicas, presencia de estímulos atractivos o aversivos (*e.g.*, marcas de olor de depredadores), complejidad estructural del ambiente o nivel de saciedad de los individuos (*e.g.*, ratones en ayunas muestran mayor comportamiento exploratorio que los saciados) (Belzung, 1999). En el caso del guppy (*Poecilia reticulata*), se demostró que estos peces presentan mayor actividad exploratoria cuando se enfrentan a un ambiente estructuralmente complejo (que tiene elementos como plantas de plástico), en comparación con ambientes simples (sin estructuras que aportan complejidad) en condiciones de laboratorio, probablemente porque los peces perciben a las estructuras que aportan complejidad como un refugio (Camacho-Cervantes *et al.*, 2015).

Cada uno de los individuos que conforman una población pueden responder de distinta manera al mismo estímulo en un determinado contexto (Michelangeli *et al.*, 2016; Wolf & Weissing, 2012). Además, se ha observado que cada individuo tiende a mantener el mismo tipo de respuesta ante el mismo estímulo en diferentes momentos, por ejemplo, algunos peces, aves y roedores tienden a mostrar respuestas más agresivas que otros individuos de sus mismas poblaciones y esta respuesta se conserva a lo largo del tiempo, es decir que esta respuesta es constante (Wolf & Weissing, 2012). Estas variaciones individuales y constantes del comportamiento entre los individuos son llamadas “personalidades animales”, en analogía a las personalidades de los humanos y tienen implicaciones directas en la adecuación de los individuos y evolución de las poblaciones (Stamps, 2007; Wolf & Weissing, 2012).

La “personalidad” de un animal está compuesta por distintos caracteres como la agresividad, nivel de actividad, audacia o timidez (Biro & Stamps, 2008; Stamps, 2007; Wolf & Weissing, 2012). Por ejemplo, el continuo timidez y audacia hacen referencia a la propensión de los individuos a tomar riesgos, especialmente ante novedades en el medio (Camacho-Cervantes *et al.*, 2015; Wilson *et al.*, 1994). Cuando se presenta una novedad, los organismos que son ubicados hacia el extremo de la timidez tienden a retirarse y mantenerse vigilantes mientras que los que son ubicados hacia el extremo de la audacia se aproximan, aumentan sus niveles de actividad y muestran comportamiento exploratorio. El comportamiento exploratorio también ocurre al momento en que los individuos se enfrentan a un nuevo ambiente por lo que la disposición de los individuos a explorar un nuevo hábitat se ha considerado una medida de audacia y timidez (Binoy, 2015; Riesch *et al.*, 2009).

La posición en que se ubica a un organismo en el continuo audacia-timidez puede explicar su adecuación ya que se ha correlacionado con el éxito al encontrar pareja, competir con otros individuos, encontrar alimento o adaptarse a cambios en el ambiente, por ejemplo, las poblaciones con individuos ubicados en el extremo de la audacia tienen más probabilidades de dispersarse con mayor éxito (Biro & Stamps, 2008; Rehage & Sih, 2004; Toms *et al.*, 2010). Por ejemplo, un individuo audaz que explora el medio, puede conocer varias fuentes de alimento y cuando la que está aprovechando comienza a agotarse puede pasar a otra fuente, lo que le permite seguir alimentándose, aunque su fuente principal se agote (Inglis *et al.*, 2001). Sin embargo, los individuos ubicados hacia el extremo de la audacia también están expuestos a mayores riesgos, por ejemplo, animales con mayores niveles de actividad pueden ser más exitosos al buscar alimento o pareja, pero son más vulnerables al ataque de depredadores o a ser parasitados por lo que el comportamiento genera un *trade-off* de costo-beneficio que depende de la “personalidad”

del animal y el contexto en que se encuentre (Hulthén *et al.*, 2017; Marentette *et al.*, 2011; Santicchia *et al.*, 2019; Sih, Bell, Johnson, *et al.*, 2004; Smith & Blumstein, 2008).

A los individuos con mayor actividad exploratoria se les asocia con mayor plasticidad en el comportamiento lo que les permite adaptarse a nuevos ambientes y explorar mayores distancias, por estas razones se considera que el comportamiento exploratorio es un factor que puede determinar el éxito de los organismos al colonizar nuevos ambientes (Sih, Bell, & Johnson, 2004). Se considera que las especies invasoras forman poblaciones polimórficas, en las que algunos individuos se encuentran más cercanos a la audacia y otros a la timidez, lo que favorece su éxito como invasores ya que los individuos más audaces tienden a explorar más (Fogarty *et al.*, 2011). Por ejemplo, se sabe que el gorrión europeo, *Passer domesticus*, una especie muy exitosa que ha sido introducida en múltiples países alrededor del mundo, muestra un comportamiento de exploración que permite a los individuos descubrir y usar nuevos recursos en ambientes desconocidos (Liebl & Martin, 2012). Además, para las especies invasoras la audacia en algunos individuos puede significar una mayor probabilidad de asociarse con los humanos y de esta manera aumentar sus posibilidades ser transportados intencionalmente o accidentalmente a nuevos ambientes a través de vectores antrópicos (Sinclair *et al.*, 2020). Al ser el comportamiento un carácter flexible, en algunas especies la audacia puede variar de acuerdo con el sexo (C. Brown *et al.*, 2007; Deacon *et al.*, 2011; Evans *et al.*, 2003; Ingley *et al.*, 2014; Liebl & Martin, 2012; Rehage & Sih, 2004). Por ejemplo, en el caso del gorrión europeo, la tendencia a explorar nuevos recursos y ambientes es mayor en los machos que en las hembras. Los machos del guppy (*Poecilia reticulata*) persiguen a las hembras incluso en presencia de depredadores (Evans *et al.*, 2003), lo que podría beneficiar la selección de machos audaces sobre los tímidos y por lo tanto influir en la adecuación de los individuos silvestres que podrían establecerse y formar una población invasora

(C. Brown *et al.*, 2007). También se ha demostrado que los machos de los poecílidos *Brachyrhaphis roseni* y *Brachyrhaphis terrabensis* son más audaces que las hembras de las mismas especies (Ingleby *et al.*, 2014). En otros casos, cuando las hembras son capaces de almacenar espermatozoides de los machos con quienes han copulado, son las hembras las que muestran mayor actividad y audacia, resultando en mayor probabilidad de establecer una población invasora viable (Deacon *et al.*, 2011; Rehage & Sih, 2004). Así, cuando en una población introducida existen individuos audaces, estos tienen mayor posibilidad de aparearse, así como de conocer y aprovechar recursos, lo que puede contribuir a que se vuelva una especie invasora, ya que no todas las especies introducidas logran establecer poblaciones viables en el tiempo.

La variabilidad de comportamiento entre los individuos está determinada, entre otros factores, por el balance costo-beneficio de cada individuo y puede resultar en distintas tasas de supervivencia distintas para hembras y machos. Por ejemplo, si las hembras son más audaces en una población, serán las hembras quienes tendrán mayor probabilidad de explorar, encontrar alimento y podrán sobrevivir y dispersarse en mayor proporción que los machos. En el caso de las especies invasoras esto podría implicar que el proceso de invasión está mediado por el sexo que más se dispersa (el más audaz) y que por lo tanto tiene más posibilidades de establecer nuevas poblaciones (Li & Kokko, 2019; T. Miller *et al.*, 2011), un evento fundamental en el inicio del proceso invasión biológica y durante la expansión de las poblaciones invasoras. El hecho de que un sexo conduzca la invasión puede tener distintos efectos en el medio invadido, por ejemplo, si son las hembras quienes dirigen la invasión, la población invasora crecerá exponencialmente ya que, potencialmente, habrá más hembras gestantes que machos (Michelangeli *et al.*, 2020). Entender el comportamiento de las especies introducidas y la diferencia de comportamiento entre hembras y machos, resulta útil para predecir el potencial de los organismos para convertirse en

una especie invasora y cómo pueden modificar el medio para así elaborar planes que mitiguen sus efectos negativos o prevengan las invasiones (T. Miller *et al.*, 2011; Rehage & Sih, 2004; Safa, 2015).

Invasiones biológicas en ecosistemas de agua dulce

Las aguas continentales (ríos, lagos y aguas subterráneas) constituyen ecosistemas de lo más diverso en todo el planeta pues se sabe que en ellas habitan representantes de cada reino biológico, incluso virus, por lo que conocer y conservar estos ecosistemas debe ser una prioridad. Los factores que amenazan a estos ecosistemas y por lo tanto a los servicios ecosistémicos que nos brindan se clasifican en 5 grandes categorías de riesgo: sobreexplotación, destrucción o degradación, contaminación, modificación de afluentes e invasión por especies exóticas. Estas categorías están interconectadas y su interacción ha resultado en el declive de poblaciones dulceacuícolas y en consecuencia la reducción del rango de biodiversidad que habita en agua dulce a nivel global (Dudgeon *et al.*, 2006).

A estos cinco factores de riesgo se suma que los ríos y lagos son considerados islas, ya que la gran mayoría de las especies que habitan en los ríos no son capaces de superar las barreras biogeográficas que existen entre estos ecosistemas (vastas áreas de tierra, montañas, agua salada etc.) (Berra, 2001; Hugueny, 1989; Schaefer & Arroyave, 2010) y por esto se consideran especialmente susceptibles a los efectos negativos de las invasiones biológicas (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2010b). Un ejemplo de la fragilidad de los ecosistemas considerados islas es la drástica reducción de la cobertura vegetal y la consecuente erosión del suelo como ocurrió en Isla Guadalupe, México debido al ramoneo excesivo de cabras introducidas como animales de producción alrededor de 1850 y que fueron erradicadas oficialmente en 2017 (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), 2016, 2017; Rico, 1994). Los ecosistemas de agua dulce, por lo tanto, están sujetos a varios factores de riesgo que pueden tener un impacto negativo en su biodiversidad y sus componentes abióticos por lo que el estudio de los factores que los amenazan, como las especies invasoras, es de especial interés.

Las invasiones biológicas pueden alterar la estructura y afectar a la biodiversidad que compone a estos ecosistemas (Emery-Butcher *et al.*, 2020). Por ejemplo, en Colombia un grupo de hipopótamos establecidos a mediados de los años 90 en el Río Magdalena han comenzado a reproducirse sin control y están alterando la composición del fitoplancton, al aportar materia orgánica a las aguas por erosión de los márgenes del río y al defecar directamente en las aguas (Shurin *et al.*, 2020). En un estudio publicado en 2006 realizado en Canadá, se determinó que el segundo factor que más amenaza a peces y moluscos de agua dulce de ese país son las especies invasoras, superado solo por el cambio de hábitat. Se identificó que de las 41 especies en alguna categoría de riesgo, 26 están amenazadas por la presencia de peces invasores como *Lepomis gibbosus* y *Ameiurus nebulosus* (Dextrase & Mandrak, 2006). Otro estudio llevado a cabo en el Río Guadiana, en la Península Ibérica, sugiere que las interacciones entre especies de peces invasoras con nativas son uno de los principales factores que propician el declive de los ensamblajes de peces nativos de ese río (Hermoso *et al.*, 2011). Mientras que en un estudio similar realizado en cuencas de California, se sugirió que la pérdida de biodiversidad de peces de agua dulce en esa región está asociada principalmente a la presencia de especies invasoras, así como a la modificación del hábitat (Light & Marchetti, 2007). Debido a los impactos negativos que especialmente los peces invasores de agua dulce pueden tener en las regiones que invaden, se ha comenzado a considerarlos como uno de los grupos biológicos invasores más problemáticos para los cuerpos de agua dulce y por lo tanto uno de los grupos a los que se debe prestar mayor atención (Cucherousset & Olden, 2011; Moyle & García-Berthou, 2011).

Familia Poeciliidae y los peces mexicanos

Hasta abril de 2019 se reconocieron cerca de 35,000 especies de peces en el planeta, lo que los hace el grupo de vertebrados con mayor número de especies y se estima que 10,000 de estas son especies dulceacuícolas (Fricke *et al.*, 2019; Helfman, 2013; Safina & Duckworth, 2013). En México se han registrado 2,763 especies de peces reconocidas, de las cuales, 505 son dulceacuícolas (Espinosa-Pérez, 2014). Por sus características, este grupo de vertebrados está estrechamente relacionado con los seres humanos pues son consumidos en todo el mundo, otros son usados como bioindicadores de contaminación, se usan como animales de laboratorio para realizar estudios de comportamiento, ecología, evolución o genética, mientras que otros son apreciados por su valor ornamental o como organismos usados en pesca deportiva (Nelson *et al.*, 2016). Esto ha provocado que algunas especies sean extraídas de su hábitat, ya sea intencional o accidentalmente, y sean transportadas a regiones de donde no son originarias, en ocasiones con resultados negativos para el hábitat al que llegan pues se establecen como especies invasoras. En México, la introducción de especies exóticas y la consecuente invasión biológica es una situación común (De la Vega-Salazar & Macías-García, 2005).

Se estima que existen entre 104 y 118 especies de peces invasores en el país (Contreras-Balderas *et al.*, 2008; Contreras-MacBeath *et al.*, 2020; Espinosa-Pérez & Ramírez H., 2015; Gesundheit & Garcia, 2018) clasificadas dentro de 19 familias, siendo Cyprinidae y Poecillidae las más representadas con 22 y 19 especies consideradas invasoras, respectivamente (Espinosa-Pérez & Ramírez H., 2015). Las invasiones exitosas por miembros de ambas familias son uno de los principales factores de riesgo para ciertas especies nativas del país, como las pertenecientes a la familia Goodeidae (De la Vega-Salazar & Macías-García, 2005). Esta familia se compone de ca. 49 especies (Dominguez-Dominguez *et al.*, 2002; Fricke *et al.*, 2019) que se distribuyen de

manera disyunta en el centro de México y sur de Estados Unidos (Berra, 2001). En la Meseta Central de México se encuentran 36 especies endémicas de godeidos, de las cuales, 24 especies se enlistan en la NOM-059-SEMMARNAT-2010 (Anexo 1) bajo alguna categoría de riesgo y se reconocen entre una y tres especies (dependiendo del autor consultado) como posiblemente extintas: *Skiffia francesae*, *Allotoca catarinae* y *Zoogoneticus tequila* (De la Vega-Salazar, 2006). Uno de los principales factores que amenazan a esta familia es la introducción de especies exóticas (De la Vega-Salazar, 2006; De la Vega-Salazar & Macías-García, 2005), por ejemplo, el picote de tequila (*Zoogoneticus tequila*), un godeido endémico de la Meseta Central que habita en pozas del estado de Jalisco, se vio amenazado por la sobrepoblación del guppy (*Poecilia reticulata*), pez invasor de la familia Poeciliidae, pues en 2009 se calculaba que por cada picote de tequila había 6 guppies en las pozas donde habitaban (Magurran, 2009). El picote de tequila se consideró extinto en campo durante un par de años y a partir de 2016 inició un programa de reintroducción que implicó la remoción de todos los individuos invasores, actualmente se considera que la población reintroducida va en aumento (Koeck, 2018).

La familia Poeciliidae es un grupo de aproximadamente 300 especies de peces vivíparos originarios de América, se distribuyen en aguas salobres y dulces desde el Río Mississippi en Norteamérica hasta el sur de Argentina (Lucinda, 2003; National Institute of Water and Atmospheric Research, 2007; Parenti, 1981; Smithsonian Tropical Research Institute, 2015). En México se han registrado 19 especies invasoras pertenecientes a esta familia (Anexo 2) esto la hace la segunda familia con más especies invasoras en el país, superada por la familia Cyprinidae con 22 especies invasoras (Espinosa-Pérez & Ramírez H., 2015). Aunque los peces de esta familia son originarios de América, algunas especies solo existían en una vertiente del continente y debido a actividades humanas han sido transportadas a otras vertientes en el mismo continente. Tal es el

caso de *Poeciliopsis gracilis* (guatopote jarocho), un pez de la familia Poeciliidae (Anexo 3) originario de la Vertiente del Atlántico de Norteamérica y Centroamérica (R. R. Miller, 1966; R. R. Miller *et al.*, 2005), que se comercializa como pez ornamental para acuaristas principiantes y es usado como carnada y alimento para peces más grandes e incluso se ha usado como biocontrolador de mosquitos en El Salvador (Carmona *et al.*, 2018; Chicago Livebearer Society, s/f; Hernandez *et al.*, 2009). Se cree que fue introducido accidentalmente en ríos de la Vertiente del Pacífico y la Vertiente Interior (*e.g.* Morelos, Puebla, Quéretaro, Hidalgo), donde se considera una especie invasora. Su distribución en las vertientes del Pacífico abarca, por lo menos, ríos de Guerrero en México (Amador-del Ángel & Wakida-Kusunoki, 2014; Contreras-MacBeath *et al.*, 2014) hasta, posiblemente, Nicaragua (Espinosa-Pérez & Ramírez H., 2015; Gómez-Márquez *et al.*, 2008; R. R. Miller, 1966; R. R. Miller *et al.*, 2005).

En México existen registros de este pez en la vertiente del Pacífico desde, los años 90 (Contreras-MacBeath & Espinoza, 1996; Mejía-Mojica *et al.*, 2012) y aunque su estado actual en México es incierto, en un estudio publicado en 2012 sobre peces invasores en ríos de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México, se encontró que el guatopote jarocho fue la especie con mayor aumento de abundancia relativa, desde que se registró por primera vez en este sistema de ríos en 1994, en comparación con otras especies invasoras como *Heterandria bimaculata* (Mejía-Mojica *et al.*, 2012). En ríos del sistema hidrológico Chontalcoatla-Amacuzac, que pertenece a la región biogeográfica del Río Balsas, el guatopote jarocho fue la especie más abundante colectada con el 48% del total de peces colectados (peces nativos e invasores) y el 64% del total de los peces invasores de la región (Mejía-Mojica *et al.*, 2015).

Justificación

Los riesgos a los que están expuestos los ríos del país por las invasiones biológicas son inciertos, sin embargo, las consecuencias de las invasiones biológicas están ampliamente documentadas. Por considerar a los ecosistemas de agua dulce como especialmente frágiles e importantes y que conocer el comportamiento de las especies invasoras es un factor determinante al momento de elaborar planes de manejo de especies invasoras, en este trabajo se estudió el comportamiento de exploración, un carácter poco estudiado, en hembras y machos de *P. gracilis*. Se midió el tiempo que ambos géneros tardaron en salir de un refugio y el tiempo que tardaron en encontrar comida dos tipos de ambientes simple y complejo.

Objetivo general

Investigar el comportamiento de exploración de hembras y machos del guatopote jarocho (*P. gracilis*) en ambientes donde hay comida que son simples o complejos y que son desconocidos para los individuos.

Objetivos particulares

- Evaluar la tendencia del guatopote jarocho a salir de un refugio y explorar un ambiente desconocido cuando este es simple o complejo.
- Evaluar si hay diferencias entre el tiempo que tarda un individuo en encontrar alimento en un ambiente simple y un ambiente complejo.
- Evaluar si hay diferencias en el comportamiento exploratorio y en la búsqueda de alimento en función del sexo de los peces.

Métodos

Todos los procedimientos que a continuación se describen están aprobados por el Subcomité de Bioética de la Comisión de Ética Académica y Responsabilidad Científica (CEARC) de la Facultad de Ciencias, UNAM (Folio: T_2019_02_026) y se apegan a los lineamientos de la *Guide for the Care and Use of Laboratory Animals* (National Research Council, 2011).

El guatopote jarocho se vende en el Mercado de Peces de Mixhcuca de la Ciudad de México, en bolsas con agua que contienen un número impreciso de peces y a individuos de otras especies de peces pequeños. A finales de octubre de 2019, se compraron 2 bolsas con peces en este mercado, se transportaron al Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, donde se seleccionó a los organismos de mayor tamaño aparente y se corroboró su correcta identificación taxonómica de acuerdo a la descripción de Miller, 2005. En total se seleccionaron 18 machos y 28 hembras que se pusieron en cuarentena en un acuario de 50cm × 30cm × 26cm (39 L de volumen) al 76% de su capacidad con agua reposada⁵. Se aplicó un tratamiento preventivo con verde malaquita para evitar la proliferación del protozoario *Ichthyophthirius multifiliis* que se establece en la piel y branquias de los peces (Obregón & Andrés, 2005); azul de metileno como antifúngico y antimicrobiano (Pal *et al.*, 2018); sal de acuario como antiparasitario (Mifsud & Rowland, 2008; Sociedad Acuarológica del Plata, 2006) y zeolita para controlar la cantidad de amoníaco en el agua (Ghasemi *et al.*, 2018). El acuario se acondicionó con fondo de grava, plantas de plástico de 20 cm de altura y se le proporcionó oxígeno a través de una cabeza de poder marca *Lomas*® modelos *AquaFlow10F*®.

⁵ Agua del suministro público que se almacena en contenedores con el fin de que se evapore el cloro que contiene, esta agua se almacena en el laboratorio por 5 días, para lograr que se evapore la mayor cantidad posible de cloro.

Se proporcionó alimento comercial balanceado, en presentación de hojuelas, marca *Superflakes*® para peces tropicales a saciedad aparente dos veces al día y se aplicó acondicionador *Pentabiocare*® de acuerdo a las instrucciones del fabricante para reducir el estrés que provocó el transporte y manejo. Todos los peces tuvieron fotoperiodo de 12 horas luz y 12 horas penumbra, de 7:00 a 19:00 horas todos los días, proporcionado por una lámpara led tubular, con recubrimiento opalino, de luz fría y 700 lúmenes, de 60 cm de longitud conectada a un temporizador.

Se observaron 60 individuos (30 hembras y 30 machos) que se mantuvieron en dos acuarios *stock*, ambos se acondicionaron con fondo de grava, plantas de plástico y una manguera con piedra aireadora conectada, a través de una válvula de 5 salidas, a una bomba de aire marca *Elite*® modelo *Maxima*® para más de 113 litros. Las densidades de población no superaron a los 5 individuos por litro.

Los peces se mantuvieron en ayuno de 24 horas previo a las observaciones que se llevaron a cabo entre las 8:00 y las 15:00 horas todos los días, por lo que un día antes se determinaba de cuál de los dos acuarios se seleccionaría a los individuos para su observación al día siguiente. Se proporcionó alimento a los peces del acuario que no serían observados ese día, es decir, solo ayunaban los peces que se observaron en el día. Concluidas las observaciones del día, los peces se transportaron a un acuario *stock* (con las condiciones antes descritas) y se les proporcionó alimento.

Las observaciones se realizaron en un acuario que se instaló en la habitación contigua al cuarto donde se instalaron los acuarios *stock*. Las dimensiones del acuario de observación fueron 50cm × 30cm × 26cm (39 litros de volumen), se llenó al 80% de su capacidad con agua reposada por al menos una semana, fondo de grava y una cabeza de poder marca *Lomas*® modelo *AquaFlow10F*® para oxigenar el agua la cual se retiró antes de cada observación.



Figura 1. Fotografía del ambiente simple simulado. *El ambiente simple solo tenía las plantas que simulaban el refugio y el fondo de grava. El acuario se marcó con un par de líneas paralelas que indicaban el límite del refugio (cerca del refugio) y la línea de salida, una vez que el pez focal superaba con todo su cuerpo la última línea, se consideraba que había abandonado el refugio. La cabeza de poder se retiró previo a cada sesión de observación y se colocó de nuevo tras finalizar las observaciones de cada día.*

El refugio para cada tratamiento se construyó de manera idéntica con 8 plantas de plástico de aproximadamente 20 cm de altura en un extremo del acuario, las plantas que se utilizaron fueron iguales a las que tenían los peces en los acuarios *stock*. El ambiente simple no tenía más que la grava en el fondo del acuario (Fig.1) y el ambiente complejo se construyó agregando 4 plantas de plástico de 15 cm de altura distribuidas en el área fuera del refugio (Fig. 2). En una de las paredes del acuario se marcó, con un plumón indeleble, un par de líneas paralelas perpendiculares respecto al fondo del acuario, una que marcaba el límite del refugio y otra que marcaba la línea de salida (Fig.1). Se simuló un ambiente a la vez y previo a la introducción del pez, se sumergió una hojuela del alimento comercial de 1 cm², de color rojo contrastante con el fondo de grava, en el extremo

opuesto al refugio, en el caso del ambiente complejo alejado de las plantas que formaban aportaban complejidad al ambiente, y en ambos casos se retiró el aireador.



Figura 2. Fotografía del ambiente complejo simulado. *El ambiente complejo constó de plantas de plástico de 30 cm de altura que simularon el refugio, plantas de 15 cm de altura consideradas como un factor de complejidad y fondo de grava. En el ambiente simple no se colocaron las plantas de 15 cm de altura. La hojuela se encontraba en una de las esquinas opuestas al refugio.*

Se seleccionó aleatoriamente un pez a la vez, que se transportó en un recipiente al cuarto de observaciones y se introdujo cuidadosamente en el acuario que era un ambiente desconocido para el pez. Se observaron 15 machos y 15 hembras en el ambiente complejo, así como 15 machos y 15 hembras en el ambiente simple. Se tomaron dos tiempos, el primero fue la latencia de salida, esto es, tiempo que cada individuo tardó en salir del refugio desde que fue introducido en el acuario, se consideró que el pez focal había salido del refugio cuando superaba con todo su cuerpo la línea de salida marcada en el acuario (Fig.1).



Figura 3. Frasco en el que se colocaron los peces para fotografiarlos. *Tras cada observación, los individuos fueron trasladados a un frasco para fotografiarlos en perspectiva aérea.*

El segundo tiempo fue de búsqueda, es decir, el tiempo que cada individuo tardó en encontrar la comida desde que salió del refugio marcado y nadó a 2 cm de la hojuela sumergida al inicio de la observación. Si el pez focal no cruzaba la línea de salida al transcurrir 15 min desde que entraba en el acuario, la observación se daba por finalizada y se observaba otro pez. Si el pez no encontraba alimento antes de los 15 min a partir de que entró en el acuario, solo se registraba el tiempo que tardaba en salir del refugio. Todas las observaciones duraron menos de 15 min.

En cada observación se registró la temperatura del agua del acuario con un termómetro digital marca *Elitech*® modelo *WT-1*®, la hora de inicio y final de la prueba y el sexo de cada pez. Tras registrar estos datos, cada pez fue introducido en un frasco de vidrio con 1/3 de agua. Dicho frasco se colocó sobre una hoja de papel milimétrico y se le tomó una fotografía en perspectiva aérea

(Fig. 3) con una cámara digital marca *Canon*® modelo *PowerShot ELPH 190 IS*®, con el fin de determinar el tamaño de los peces. Se determinó la longitud de boca a inicio de aleta caudal (longitud estándar) de cada individuo usando el software Image J (Rasband, 2018), esta medida fue usada como proxy del tamaño de los peces.

Finalmente, los organismos observados y fotografiados se transfirieron a un acuario stock para evitar confundirlos con los que aún no se observaban. Todos los peces se mantienen en el laboratorio para futuros experimentos.

Análisis estadístico

Para analizar las diferencias entre los tiempos que tardaron los peces en salir del refugio y las diferencias entre los tiempos que tardaron en encontrar alimento, en primer lugar, se evaluó si los tiempos se distribuían de manera normal por medio de un test Shapiro-Wilk. Los datos no cumplieron con el criterio de distribución normal, por lo que la comparación entre tratamientos, sexo y el tamaño de los individuos se realizó a través de un modelo lineal generalizado probando las distribuciones Poisson, Gaussiana, y Binomial Negativa. Se usó la aproximación de selección de modelos con base en el criterio de información de Akaike (AIC). Los valores más bajos de AIC indican cuál modelo es más parsimonioso para explicar la varianza de los datos (Bozdogan, 1987; Burnham *et al.*, 2002). Para las dos variables de respuesta (tiempo en salir del refugio y tiempo en encontrar alimento) se realizaron modelos lineales generalizados con diferentes distribuciones y todas las posibles combinaciones de las variables explicativas. También se utilizó el valor de AIC para la selección del/los modelos. Una diferencia mayor a dos unidades en el valor de ΔAIC ($\Delta AIC > 2$) entre los modelos y el de menor valor indica una diferencia real entre estos (Johnson & Omland, 2004), siendo los valores $\Delta AIC < 2$ un indicador del modelo más explicativo. Los datos obtenidos se organizaron en una base de datos en Excel y se procesaron y analizaron en RStudio (RStudio Team, 2019).

Resultados

Los datos de ambas variables de respuesta fueron analizados con un modelo lineal generalizado para determinar la distribución a la que mejor se ajustaron y usando esta distribución se probaron todos los modelos con las distintas combinaciones posibles de las variables explicativas

Latencia de salida

Para la variable latencia de salida, el análisis del modelo lineal generalizado con distribución Poisson arrojó un valor de AIC ∞ ; con distribución Gaussiana 789.04 y con distribución binomial negativa 653.59. Utilizando esta distribución se probó incluir todas las variables explicativas (sexo, tratamiento y tamaño) y sus posibles combinaciones al modelo para cada variable de respuesta.

El modelo con menor valor de AIC fue el que incluía solo las variables explicativas sexo y tamaño (AIC 653.26). Sin embargo, los modelos que incluían las tres variables explicativas y la interacción entre sexo y tamaño tuvieron un $\Delta AIC < 2$ (Cuadro 1, Anexo 1).

Cuadro 1. Valores de AIC y ΔAIC asociados a cada modelo probado para explicar el tiempo que demoraron los peces en abandonar el refugio. *El modelo más explicativo es el que considera sexo + tamaño. Sin embargo, el modelo que incluye a las 3 variables explicativas tiene un $\Delta AIC < 2$.*

Modelo	AIC	ΔAIC
Sexo + Tamaño	653.26	0
Sexo + Tratamiento + Tamaño	653.67	0.41
Sexo * Tamaño	654.46	1.2
Tamaño	655.78	2.52
Sexo * Tratamiento * Tamaño	656.14	2.88
Sexo * Tratamiento	656.68	3.42
Sexo + Tratamiento	656.77	3.51
Sexo	661.38	8.12
Tratamiento	662.15	8.89

+ = Solo se suman las variables * = Se suman las variables más interacciones

Las variables sexo, tratamiento, tamaño y la interacción entre sexo y tamaño resultaron explicativas para la varianza de los datos, pero no todas las variables arrojaron valores de $p < \alpha$, por se consideran más explicativas las que sí mostraron diferencias significativas en los resultados del modelo correspondiente y menos las que no. El resumen del modelo que incluye las tres variables arrojó que las diferencias puntuales en las variables probadas resultaron en un valor de $\alpha < 0.05$ solo para sexo y tamaño, pero no para tratamiento, mientras que el modelo que incluía la interacción entre sexo y tratamiento no arrojó valores de $p < \alpha$ (Fig. 4). El tiempo que tardaron los peces en salir del refugio fue distinto entre sexos (glm: $Z_{2,60}=2.55$, $p= 0.011$), no mostró diferencias entre los tratamientos simple y complejo (glm: $Z_{2,60}=-1.34$, $p= 0.179$) y sí se vio afectado por el

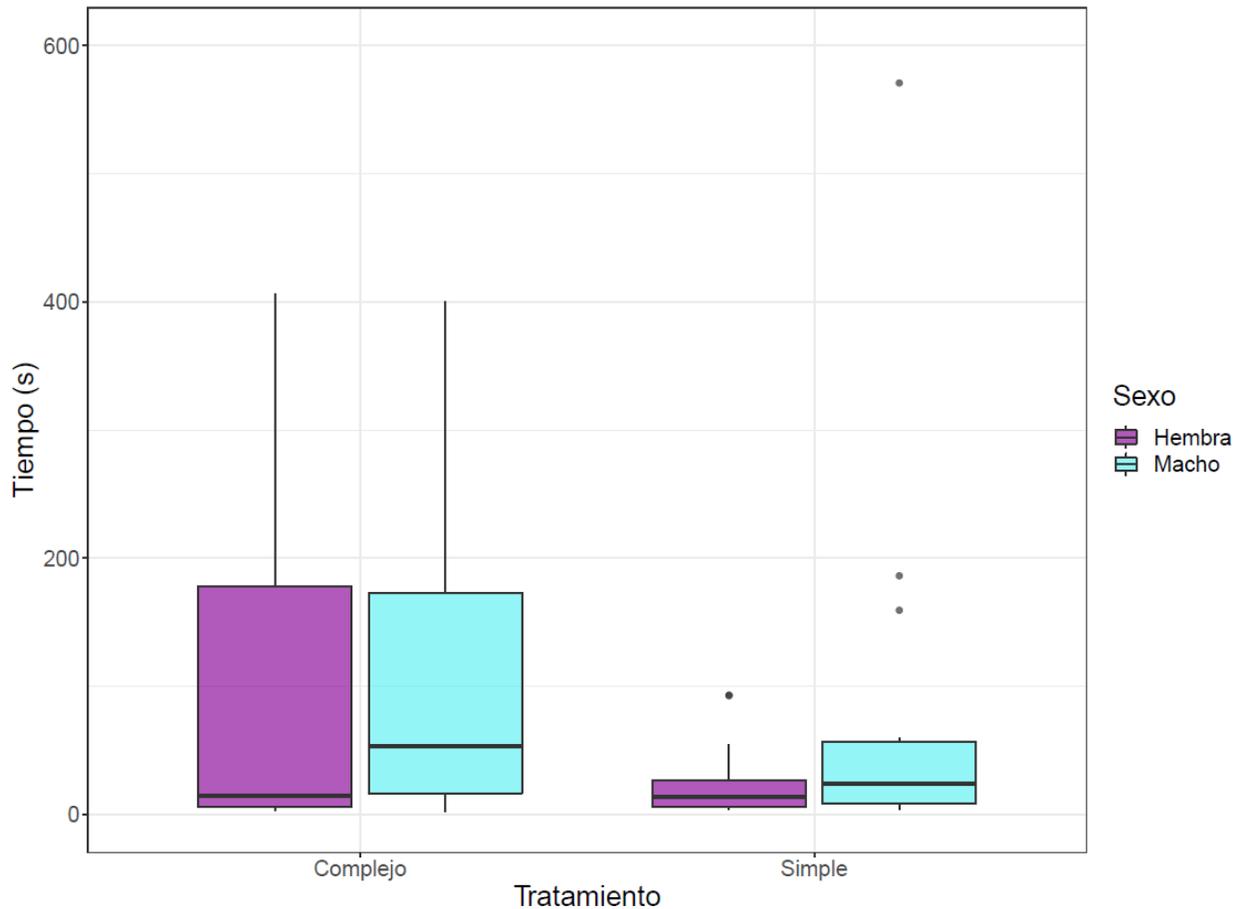


Figura 4. Latencia de salida en los distintos ambientes. El valor de p para esta variable no resultó menor que 0.05, sin embargo, al estar incluida esta variable entre los modelos con menor valor de AIC se considera que algo de la variación de los datos sí es explicada por la diferencia entre los ambientes.

tamaño de los peces (glm: $Z_{2,60}=2.36$, $p= 0.018$) (Ver resultados en Anexo 4). Los machos demoraron más en abandonar el refugio y de manera general los peces de mayor talla también demoraron más en abandonar el refugio (Fig. 5).

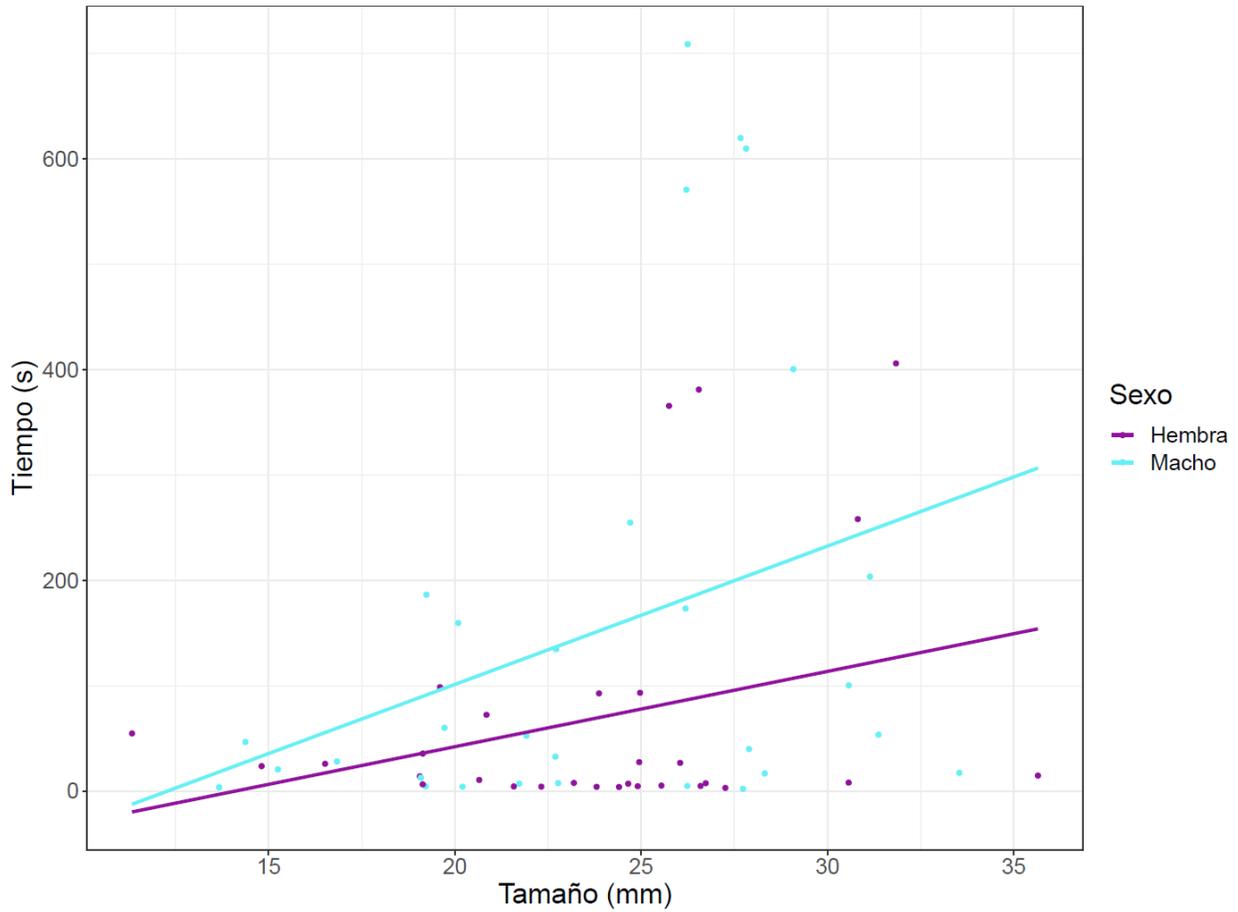


Figura 5. Latencia de salida. *Los individuos de mayor tamaño de ambos sexos tardan más tiempo en salir que los de menor tamaño. Las hembras abandonan el refugio más rápido que los machos.*

Tiempo en encontrar alimento

Para la variable tiempo en encontrar alimento después de salir del refugio, el análisis del modelo lineal generalizado con distribución Poisson arrojó un valor de AIC ∞ ; con distribución Gaussiana 689.02 y con distribución binomial negativa 599.98. Utilizando esta distribución se probó incluir todas las variables explicativas (sexo, tratamiento y tamaño) y sus posibles combinaciones al modelo para cada variable de respuesta.

El modelo con menor valor AIC fue el que sólo incluía tamaño (AIC 591.96). En este caso, los modelos que incluían las tres variables explicativas, sin interacciones, también tuvieron un $\Delta AIC < 2$ (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valores de AIC y ΔAIC asociados a cada modelo probado para explicar el tiempo que tardaron los peces en encontrar alimento tras abandonar el refugio. *El modelo con menor valor AIC fue el que solo incluía el tamaño. Sin embargo, en este caso el modelo con las tres variables explicativas también tiene un $\Delta AIC < 2$.*

Modelo	AIC	ΔAIC
Tamaño	591.96	0
Tratamiento	592.09	0.13
Sexo	592.24	0.28
Tratamiento + tamaño + sexo	592.6	0.64
Sexo + Tamaño	593.54	1.58
Sexo + Tratamiento	593.59	1.63
Sexo * Tamaño	595.04	3.08
Sexo * Tratamiento	595.39	3.43
Tratamiento * Tamaño * sexo	599.98	8.02

+ = solo se suman las variables * = se suman las variables más las interacciones

El resumen del modelo que incluye las tres variables arrojó que el tiempo que tardaron los peces focales en encontrar comida tras salir del refugio no fue distinto entre sexos (glm: $Z_{2,60} = -0.783$, $p = 0.433$) ni entre tratamientos (glm: $Z_{2,60} = -1.829$, $p = 0.067$) (Fig. 6) pero sí es distinto dependiendo del tamaño de los individuos (glm: $Z_{2,60} = -1.975$, $p = 0.048$) de tal manera que los peces más grandes tardan menos en localizar el alimento (Fig. 7).

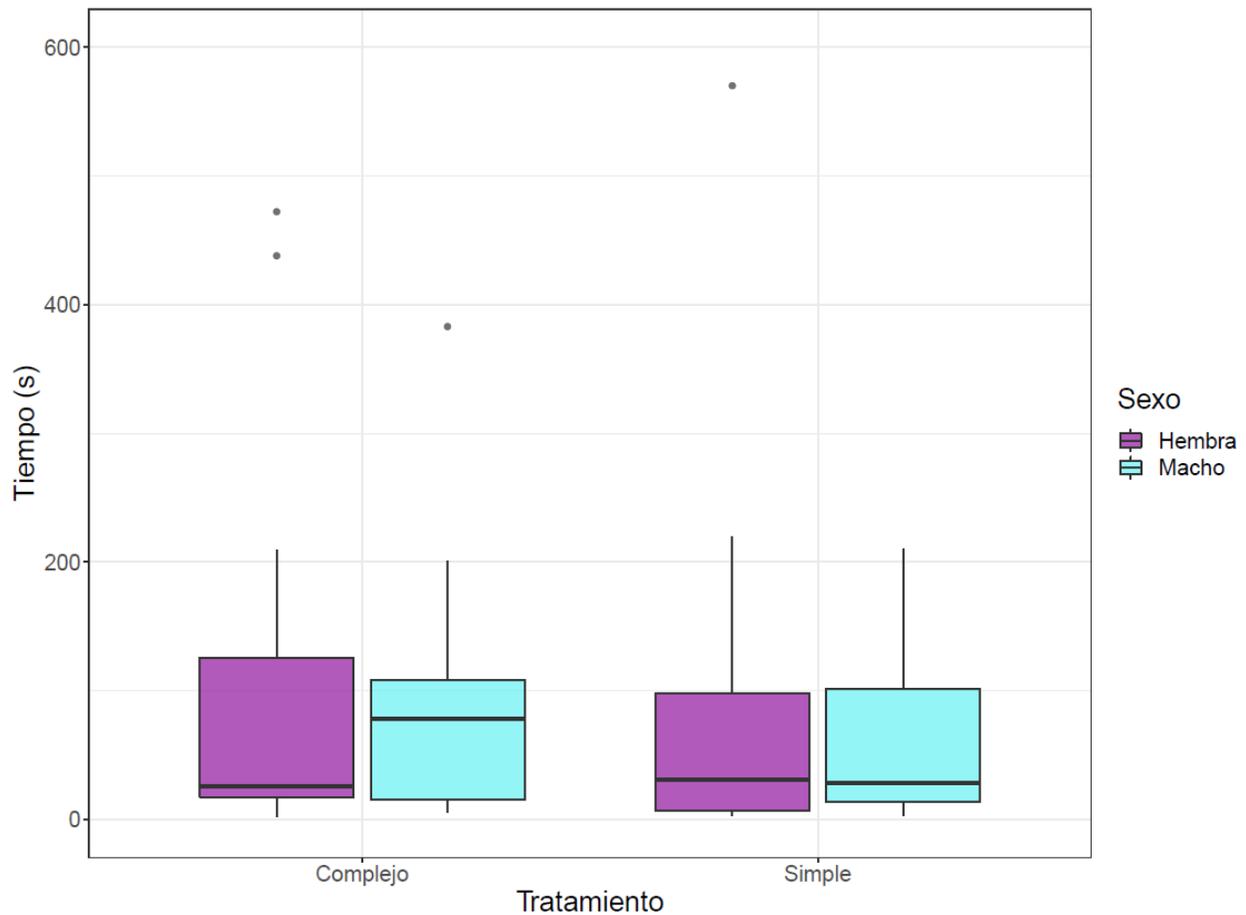


Figura 6. Tiempo de búsqueda. *El tiempo en que los peces encontraron alimento no fue afectado por los tratamientos ni por el sexo.*

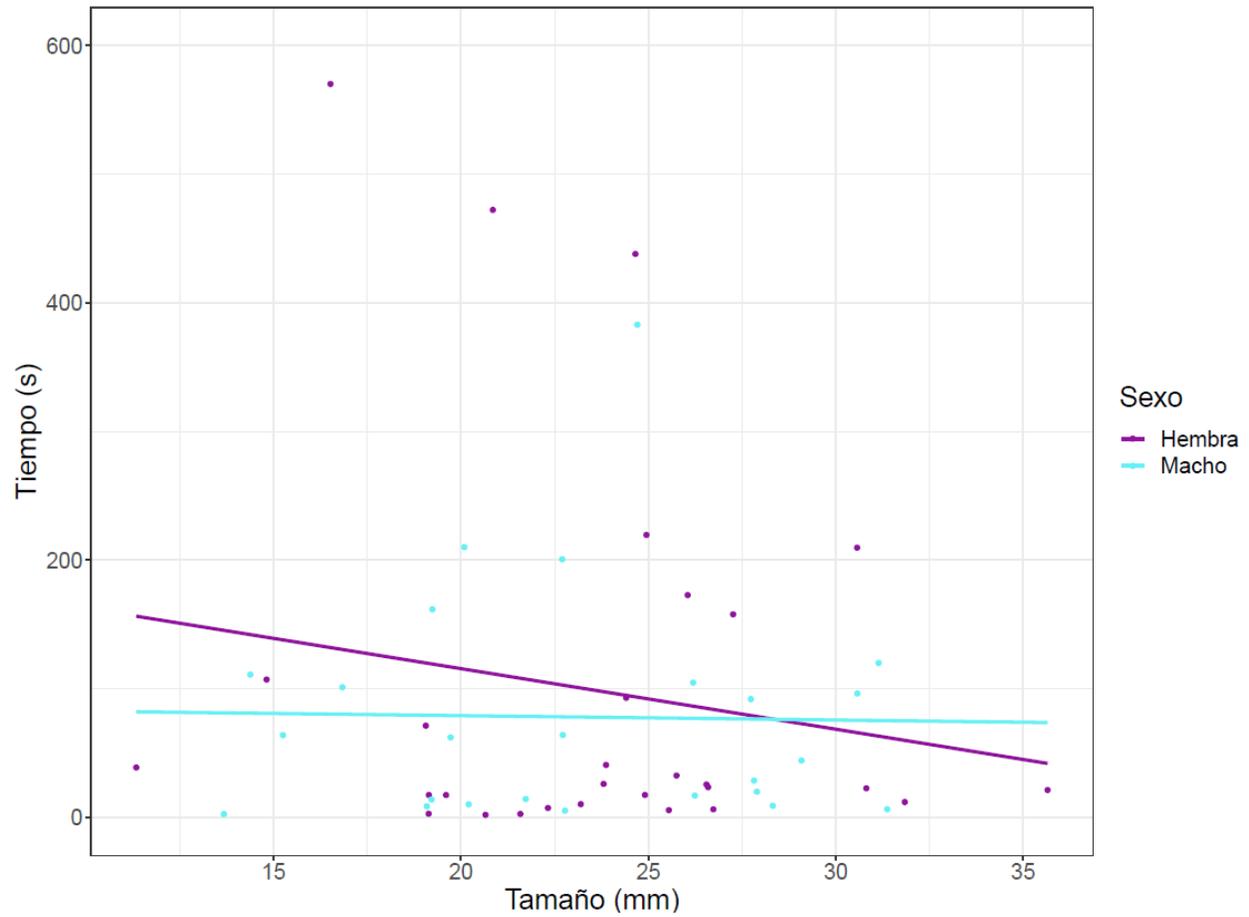


Figura 7. Relación entre tamaño y tiempo de búsqueda de alimento en machos y hembras. *Cuanto más grandes son las hembras, menor es el tiempo en que localizan comida. En el caso de los machos, la talla no influyó en el tiempo en que localizaron el alimento.*

Discusión

El sexo y el tamaño de los peces fueron los factores que más influyeron en el tiempo de salida del refugio y en el tiempo que los peces tardaron en encontrar comida. Contrario a lo que se esperaba, la complejidad del ambiente no resultó la variable más explicativa para el tiempo que tardaron los peces en abandonar el refugio, ni para el tiempo que tardaron en encontrar alimento, sin embargo, al estar incluida entre las variables de los modelos más explicativos se considera que también es determinante para explicar ambas variables de respuesta.

Se observó que las hembras de guatopote jarocho tardaron menos tiempo en abandonar el refugio que los machos; es decir, las hembras son más audaces cuando se enfrentan a un nuevo ambiente. En la literatura es posible encontrar ejemplos tanto de machos más audaces que las hembras, como de hembras más audaces que los machos (Li & Kokko, 2019). En el caso de los peces invasores, de manera similar, existen ejemplos de ambos casos, por lo tanto la audacia al salir de un refugio a un ambiente desconocido parece ser una característica especie específica (Ingleby *et al.*, 2014; Kim, 2014; Marentette *et al.*, 2011).

En este estudio se comprobó que las hembras de guatopote jarocho abandonan un refugio antes que los machos en un ambiente desconocido, por lo que podríamos hipotetizar que las invasiones por esta especie son conducidas por las hembras. Esta característica puede ser importante cuando el guatopote jarocho se introduce por primera vez en un nuevo ambiente; es decir, al inicio del proceso de invasión biológica, pues al ser las hembras las primeras en salir y explorar, podrían dispersarse en mayor medida que los machos (Canestrelli *et al.*, 2016). También puede implicar que las hembras actúen como mejores propágulos que los machos, ya que en la etapa adulta la mayoría de las hembras pasan un porcentaje alto de su vida preñadas, pueden almacenar espermatozoides en algunas regiones del gonoducto (Campuzano-Caballero & Uribe, 2017), presentan superfecundación (Frías-Alvarez *et al.*, 2014) y al ser más audaces pueden establecer

nuevas poblaciones en ambientes donde previamente no existían al explorar nuevos territorios. Las hembras de guppies (*Poecilia reticulata*), que pertenece a la misma familia que el guatopote jarocho y cuya especie es reconocida como una invasora exitosa, también pueden almacenar esperma en sus tractos reproductivos después de cada cópula y se ha demostrado que una sola hembra puede establecer una nueva población que es viable durante, por lo menos, dos años sin problemas de endogamia (Deacon *et al.*, 2011).

Se encontró que los peces más grandes, sin importar el sexo, tardan más tiempo en salir del refugio que los pequeños y que las hembras más grandes tardan menos tiempo en encontrar comida que las pequeñas, mientras que en los machos no hubo diferencias significativas en función del tamaño al encontrar alimento. Al igual que en los resultados de este experimento, algunos estudios correlacionan los tamaños corporales mayores a mayor tiempo para abandonar refugios (Culum Brown & Braithwaite, 2004; Dowling & Godin, 2002). Una posible explicación a esto es que los animales más pequeños tienen mayores tasas metabólicas específicas, es decir que los animales más pequeños tienen mayores requerimientos nutricionales (Eckert *et al.*, 2002) y necesitan encontrar alimento más rápido que los grandes, por lo que podrían estar más motivados a tomar más riesgos y explorar el nuevo ambiente antes que los individuos de mayor talla. Es posible que al ser los individuos pequeños más jóvenes, por falta de experiencia, decidan tomar mayores riesgos (Culum Brown & Braithwaite, 2004), aunque también puede deberse a que cuando los peces son más grandes los depredadores pueden localizarlos más fácilmente (Magnhagen & Borcharding, 2008). Sin embargo, las hembras más grandes encontraron alimento antes que las pequeñas, es decir que la eficiencia de las hembras para encontrar alimento aumenta conforme aumenta la talla de los peces. En otros estudios se ha encontrado que cuando las hembras perciben más riesgos en el ambiente (*e.g.*, marcas de depredadores), las de mayor talla aumentan su audacia

y las pequeñas tienden a mostrar comportamientos tímidos (Darby & McGhee, 2019), es posible que en el presente experimento las hembras hayan percibido mayores riesgos al salir del refugio por encontrarse solas en un nuevo ambiente y con la presencia de un observador, por lo que mostraran mayor audacia, un resultado contradictorio pero que se ha observado en otros estudios (Moscicki & Hurd, 2015). Otra explicación posible en el caso específico de las hembras, es que conforme se acercan a su etapa reproductiva necesitan alimentarse más, lo que les permite tener mayor capacidad reproductora y a la vez su talla aumenta (Barneche *et al.*, 2018; Palumbi, 2004), sin embargo, esto representa una hipótesis contraria a lo que se encontró en este experimento con los individuos de menor tamaño por lo que se requiere más investigación al respecto para llegar a conclusiones generales. Estos resultados también podrían implicar que la audacia y las actividades en que los peces invierten su energía cambian conforme se desarrollan, por ejemplo, los jóvenes son de menor talla y presentan más audacia que los individuos grandes de mayor edad (C. Brown *et al.*, 2007).

En el caso de los machos es posible que su energía esté enfocada en otras actividades como encontrar pareja y reproducirse como se ha demostrado en el pez cebra *Danio rerio* (Ariyomo & Watt, 2012), por lo que encontrar alimento podría no ser una actividad tan prioritaria como en el caso de las hembras en etapa reproductiva.

La complejidad del ambiente resultó ser la variable con menor peso en el tiempo que tomó a los peces salir del refugio o encontrar comida, es posible que en el experimento las diferencias entre el tratamiento de ambiente simple y el complejo no fueran suficientemente distintas para los peces. Hay que tomar en cuenta que el comportamiento animal es complejo y depende de múltiples factores, por ejemplo, se ha encontrado que el comportamiento puede variar dependiendo de si el experimento se llevó a cabo en un laboratorio o en campo (Marentette *et al.*, 2011); así mismo, el

origen del pez influye, por ejemplo, las hembras de poblaciones en el frente de invasión son más audaces que las que se encuentran en áreas ya invadidas (Myles-Gonzalez *et al.*, 2015). De manera similar, si los peces provienen de regiones con mayor o menor índice de depredación se espera de ellos un comportamiento distinto (Harris *et al.*, 2010), incluso diferencias en la calidad del agua de la región en que viven afecta el comportamiento (Cervený *et al.*, 2020). Sin embargo, en estudios sobre la audacia realizados previamente con el guppy (*Poecilia reticulata*), que es un pez muy similar en tallas y requerimientos ecológicos al guatopote jarocho y para quien sí se encontraron diferencias entre salir de un refugio a explorar hábitats simples y complejos (Camacho-Cervantes *et al.*, 2015), los resultados de este experimento pueden simplemente sugerir que este no es un factor tan relevante para el guatopote jarocho cuando se trata de abandonar un refugio en busca de alimento. Estudios como el presente son muy convenientes para evaluar comportamientos en concreto, sin embargo, es importante que se complementen con investigaciones y observaciones directas en campo, donde las condiciones son a las cuales se enfrentan, en efecto, los organismos en vida libre. Estos resultados indican que las características particulares de los individuos de la especie podrían jugar un papel más importante que la complejidad del ambiente, aunque esto último no se puede descartar del todo como un factor. Al ser el comportamiento una característica contexto dependiente de los organismos, este será distinto dependiendo de cada situación y por lo tanto los planes para manejo de invasiones biológicas tendrán que estar adaptados a las condiciones en las que esté ocurriendo la invasión.

Conclusión

Las especies que se introducidas que se vuelven invasoras se han relacionado con comportamientos audaces, pues los organismos con este tipo de comportamientos tienden a tomar más riesgos y dispersarse más, además el hecho de ser más audaces les permite aumentar el contacto con los humanos y así elevar sus posibilidades de ser transportadas por vectores antrópicos (Myles-Gonzalez *et al.*, 2015; Rehage & Sih, 2004; Sinclair *et al.*, 2020). Cuando una población es introducida a un nuevo ambiente se enfrenta a distintas situaciones desafiantes, como temperaturas a las que no está aclimatada, desconoce las fuentes de alimento y otros recursos como agua o sitios de refugio, así como a los posibles depredadores.

En este trabajo se observó cómo se comportan los individuos de la especie *Poeciliopsis gracilis* cuando se enfrentan a un nuevo ambiente, una de las primeras etapas que conducen a la invasión y que representa un desafío que todas las especies introducidas deben enfrentar. Los peces más grandes tardaron más tiempo en salir del refugio, sin embargo, las hembras abandonaron primero el refugio. Por otra parte, las hembras más grandes localizaron el alimento en menos tiempo que las pequeñas. Estas diferencias pueden ser explicadas por las características intrínsecas de cada sexo, las hembras enfocarán su energía en la búsqueda de alimento, lo que les permite mayor eficacia reproductora y un mayor potencial éxito al establecer poblaciones en nuevos ambientes no invadidos, mientras que los machos invertirán su energía en actividades distintas a buscar alimento. Contrario a lo que se esperaba en este estudio, simular distintos ambientes no mostró ser la variable más explicativa para el comportamiento de exploración. Futuros trabajos deberían explorar cómo se comportan los individuos de guatopote jarocho en distintos contextos, por ejemplo, cuando se encuentran con otros invasores y, además, tomar en cuenta las condiciones de las localidades de las que provienen las poblaciones que se observarán. Preferiblemente, estas

características deberían observarse en campo. En una especie es posible encontrar diferentes capacidades de dispersión de acuerdo al sexo de los organismos, de tal manera que los individuos del sexo que más se dispersan (lo más audaces) pueden promover el establecimiento y adaptación de su población en los nuevos ambientes (Trochet *et al.*, 2016), en el caso del guatopote jarocho es posible que las hembras sean el sexo que conduce la invasión.

Literatura citada

- Amador-del Ángel, L. E., & Wakida-Kusunoki, A. (2014). Peces invasores en el sureste de México. En R. Mendoza & P. Koleff (Eds.), *Especies acuáticas invasoras en México* (pp. 425–433). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). <https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/Invasoras/pdf/acuaticas-invasoras-cap25.pdf>
- Ariyomo, T. O., & Watt, P. J. (2012). The effect of variation in boldness and aggressiveness on the reproductive success of zebrafish. *Animal Behaviour*, 83(1), 41–46. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.10.004>
- Barneche, D. R., Robertson, D. R., White, C. R., & Marshall, D. J. (2018). Fish reproductive-energy output increases disproportionately with body size. *Science*, 360(6389), 642–645. <https://doi.org/10.1126/science.aao6868>
- Barrows, E. M. (2017). *Animal Behavior Desk Reference: A Dictionary of Animal Behavior, Ecology, and Evolution* (Third Edition). CRC Press.
- BBC. (2013, julio 19). London 2012: Olympics and Paralympics £528m under budget. *BBC Sport*. <https://www.bbc.com/sport/olympics/20041426>
- Bellard, C., Cassey, P., & Blackburn, T. M. (2016). Alien Species as a Driver of Recent Extinctions. *Biology Letters*, 12(2), 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Belzung, C. (1999). Measuring Rodent Exploratory Behavior. En W. E. Crusio & R. T. Gerlai (Eds.), *Handbook of Molecular-Genetic Techniques for Brain and Behavior Research* (Vol. 13, pp. 738–749). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S0921-0709\(99\)80057-1](https://doi.org/10.1016/S0921-0709(99)80057-1)
- Bentley, M. G. (2011). The Global Spread of the Chinese Mitten Crab *Eriocheir sinensis*. En B. S. Galil, P. F. Clark, & J. T. Carlton (Eds.), *In the Wrong Place—Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts* (pp. 107–127). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0591-3_3
- Berman, A., Rothenberg, J., & Summers, L. (2005). *Financial Report to the Board of Overseers of Harvard College. Fiscal Year 2004-2005*. Harvard. <http://finance.harvard.edu/files/fad/files/2005full.pdf#page=1&zoom=auto,-39,798>
- Berman, G. (2010). *Financing the London 2012 Olympic Games*. House of Commons Library. <https://researchbriefings.parliament.uk/ResearchBriefing/Summary/SN03790#fullreport>
- Berra, T. M. (2001). *Freshwater Fish Distribution*. Academic Press.
- Binoy, V. V. (2015). Comparative analysis of boldness in four species of freshwater teleosts. *Indian Journal of Fisheries*, 62, 128–130.
- Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7), 361–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.04.003>
- Blumstein, D. T., & Fernández-Juricic, E. (2004). The Emergence of Conservation Behavior. *Conservation Biology*, 18(5), 1175–1177. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00587.x>
- Bozdogan, H. (1987). Model Selection and Akaike's Information Criterion (AIC): The General Theory and its Analytical Extensions. *Psychometrika*, 52(3), 345–370. <https://doi.org/10.1007/BF02294361>
- Breed, M. D., & Moore, J. (2016). *Animal Behavior* (Second Edition). Elsevier; Academic Press.
- Brown, C., Jones, F., & Braithwaite, V. A. (2007). Correlation between boldness and body mass in natural populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. *Journal of Fish Biology*, 71(6), 1590–1601. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01627.x>

- Brown, Culum, & Braithwaite, V. A. (2004). Size matters: A test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal Behaviour*, 68(6), 1325–1329. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.04.004>
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (Second Edition). Springer.
- Bushby, H., & Heald, C. (2012, mayo 4). London 2012: Ten facts about the Olympic Stadium. *BBC News*. <https://www.bbc.com/news/uk-17905304>
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A. F., & Magurran, A. E. (2015). Exploratory behaviour and transmission of information between the invasive guppy and native Mexican topminnows. *Animal Behaviour*, 106, 115–120. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.012>
- Campuzano-Caballero, J. C., & Uribe, M. C. (2017). Functional morphology of the gonoduct of the viviparous teleost *Poeciliopsis gracilis* (Heckel, 1848) (Poeciliidae). *Journal of Morphology*, 278(12), 1647–1655. <https://doi.org/10.1002/jmor.20738>
- Canestrelli, D., Bisconti, R., & Carere, C. (2016). Bolder takes all? The behavioral dimension of biogeography. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(1), 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.004>
- Carere, C., & Gherardi, F. (2013). Animal personalities matter for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1), 5–6. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.006>
- Carmona, V., Carmona, T., & Carmona, D. (2018). El papel del pez chimbolo (*Poeciliopsis gracilis* Heckel 1848) en el biocontrol de zancudos y la recuperación de servicios ecosistémicos en los ríos urbanos de El Salvador. *El Salvador Ciencia & Tecnología*, 23, 23–27.
- Cervený, D., Brodin, T., Cisar, P., McCallum, E. S., & Fick, J. (2020). Bioconcentration and behavioral effects of four benzodiazepines and their environmentally relevant mixture in wild fish. *Science of the Total Environment*, 702, 134780. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134780>
- Chapple, D. G., Simmonds, S. M., & Wong, B. B. M. (2012). Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.010>
- Chicago Livebearer Society. (s/f). *Poeciliopsis gracilis* [Livebearer Profiles]. *Featured Fish Archive*. Recuperado el 13 de noviembre de 2019, de <https://www.chicagolivebearer.com/index.php/livebearer-profiles/49-poeciliopsis-gracilis>
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2016). Reserva de la Biosfera Isla Guadalupe. En *Fichas de evaluación ecológica de áreas naturales protegidas del noreste de México* (Primera, pp. 14–29). Comisión Nacional de Áreas Protegidas (CONANP), Fondo Mexicano Para la Conservación de la Naturaleza, A.C. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_score/1.pdf
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2017). *Exitosa restauración ambiental en Isla Guadalupe*. <http://www.gob.mx/conanp/prensa/exitosa-restauracion-ambiental-en-isla-guadalupe>
- Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (2019). *Guatopote jarocho (Poeciliopsis gracilis)*. Guatopote jarocho *Poeciliopsis gracilis*. <http://enciclovida.mx/especies/8007723>
- Comité Asesor Nacional Sobre Especies Invasoras. (2010). *Estrategia nacional sobre especies invasoras en México. Prevención, control y erradicación*. Comisión Nacional Para el

- Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).
- Contreras-Balderas, S., Ruiz-Campos, G., Schmitter-Soto, J. J., Díaz-Pardo, E., Contreras-McBeath, T., Medina-Soto, M., Zambrano-González, L., Varela-Romero, A., Mendoza-Alfaro, R., Ramírez-Martínez, C., Leija-Tristán, M. A., Almada-Villela, P., Hendrickson, D. A., & Lyons, J. (2008). Freshwater fishes and water status in México: A country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, *11*(3), 246–256. <https://doi.org/10.1080/14634980802319986>
- Contreras-MacBeath, T., & Espinoza, H. R. (1996). Some aspects of the reproductive strategy of *Poeciliopsis gracilis* (Osteichthyes: Poeciliidae) in the Cautla River, Morelos, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, *11*(3), 327–338. <https://doi.org/10.1080/02705060.1996.9664455>
- Contreras-MacBeath, T., Gaspar-Dillanes, M. T., Huidobro-Campos, L., & Mejía-Mojica, H. (2014). Peces invasores en el centro de México. En R. Mendoza & P. Koleff (Eds.), *Especies acuáticas invasoras en México* (Primera edición, pp. 413–424). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). <https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/Invasoras/pdf/acuaticas-invasoras-cap24.pdf>
- Contreras-MacBeath, T., Hendrickson, D. A., Arroyave, J., Mercado Silva, N., Köck, M., Domínguez Domínguez, O., Valdés González, A., Espinosa Pérez, H., Gómez Balandra, M. A., Matamoros, W., Schmitter-Soto, J. J., Soto-Galera, E., Rivas González, J. M., Vega-Cendejas, M. E., Ornelas-García, C. P., Norris, S., & Mejía Guerrero, H. O. (2020). *The status and distribution of freshwater fishes in Mexico* (T. Lyons, L. Máiz-Tomé, M. F. Tognelli, A. Daniels, C. Meredith, R. Bullock, & I. J. Harrison, Eds.). IUCN Cambridge, ABQ BioPark. <https://portals.iucn.org/library/node/49039>
- Cucherousset, J., & Olden, J. D. (2011). Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries*, *36*(5), 215–230. <https://doi.org/10.1080/03632415.2011.574578>
- Damas-Moreira, I., Riley, J. L., Harris, D. J., & Whiting, M. J. (2019). Can behaviour explain invasion success? A comparison between sympatric invasive and native lizards. *Animal Behaviour*, *151*, 195–202. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.03.008>
- Darby, N. A., & McGhee, K. E. (2019). Boldness is affected by recent experience with predation cues and body size in mosquitofish. *Behavioural Processes*, *164*, 143–149. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.05.007>
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or preservation of favoured races in the struggle for life* (Sixth Edition). London: John Murray, 1859.
- De la Vega-Salazar, M. (2006). Estado de conservación de los peces de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes) en la mesa central de México. *Revista de Biología Tropical*, *54*(1), 163–177.
- De la Vega-Salazar, M., & Macías-García, C. (2005). Principal factors in the decline of the mexican endemic viviparous fishes (Goodeinae: Goodeidae). En M. C. Uribe Aránzabal & H. Grier (Eds.), *Viviparous fishes* (First Edition). New Life Publications.
- Deacon, A. E., Ramnarine, I. W., & Magurran, A. E. (2011). How Reproductive Ecology Contributes to the Spread of a Globally Invasive Fish. *PLoS ONE*, *6*(9), e24416. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024416>

- Dextrase, A. J., & Mandrak, N. E. (2006). Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biological Invasions*, 8(1), 13–24. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0232-2>
- DOF: 12/04/2019.
https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5557714&fecha=12/04/2019
- Dominguez-Dominguez, O., Nandini, S., & Sarma, S. S. S. (2002). Larval feeding behaviour of the endangered fish golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi*, implications for conservation of an endangered species. *Fisheries Management and Ecology*, 9(5), 285–291. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2400.2002.00309.x>
- Dowling, L. M., & Godin, J.-G. J. (2002). Refuge use in a killifish: Influence of body size and nutritional state. *Canadian Journal of Zoology*, 80(4), 782–788.
<https://doi.org/10.1139/z02-036>
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(02), 163. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Dugatkin, L. A. (2014). *Principles of animal behavior* (Third Edition). W. W. Norton & Company, Inc.
- Eckert, R., French, K., Randall, D., & Burggren, W. (2002). *Fisiología animal: Mecanismos y adaptaciones* (Cuarta edición). McGraw Hill-Interamericana.
- Emery-Butcher, H. E., Beatty, S. J., & Robson, B. J. (2020). The impacts of invasive ecosystem engineers in freshwaters: A review. *Freshwater Biology*, 65(5), 999–1015.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13479>
- Espinosa-Pérez, H. (2014). Biodiversidad de peces en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 450–459. <https://doi.org/10.7550/rmb.32264>
- Espinosa-Pérez, H., & Ramírez H., M. (2015). Exotic and invasive fishes in Mexico. *Check List*, 11(3), 1627. <https://doi.org/10.15560/11.3.1627>
- Evans, J. P., Pilastro, A., & Ramnarine, I. W. (2003). Sperm transfer through forced matings and its evolutionary implications in natural guppy (*Poecilia reticulata*) populations: Sperm Transfer Through Forced Copulations in Guppies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(4), 605–612. <https://doi.org/10.1046/j.0024-4066.2002.00193.x>
- Fernández Álamo, M. A., Rivas, G., Universidad Nacional Autónoma de México, & Facultad de Ciencias. (2007). *Niveles de organización en animales* (Primera Edición). Las Prensas de Ciencias.
- Fogarty, S., Cote, J., & Sih, A. (2011). Social Personality Polymorphism and the Spread of Invasive Species: A Model. *The American Naturalist*, 177(3), 273–287.
<https://doi.org/10.1086/658174>
- Francis, R. A., & Chadwick, M. A. (2012). A handbook of global freshwater invasive species. En R. A. Francis (Ed.), *Invasive alien species in fresh water ecosystems: A brief overview* (First edition, pp. 3–21). Earthscan.
- Frías-Alvarez, P., Macías García, C., Vázquez-Vega, L. F., & Zúñiga-Vega, J. J. (2014). Spatial and temporal variation in superfoetation and related life history traits of two viviparous fishes: *Poeciliopsis gracilis* and *P. infans*. *Naturwissenschaften*, 101(12), 1085–1098.
<https://doi.org/10.1007/s00114-014-1247-2>

- Fricke, R., Eschmeyer, W., & Fong, J. (2019). *CAS - Eschmeyer's catalog of fishes—Species by family*.
<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Gesundheit, P., & Garcia, C. M. (2018). The role of introduced species in the decline of a highly endemic fish fauna in Central Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(6), 1384–1395. <https://doi.org/10.1002/aqc.2927>
- Ghasemi, Z., Sourinejad, I., Kazemian, H., & Rohani, S. (2018). Application of zeolites in aquaculture industry: A review. *Reviews in Aquaculture*, 10(1), 75–95.
<https://doi.org/10.1111/raq.12148>
- Global Invasive Species Database. (2020). *Species profile: Ulex europaeus*. Global Invasive Species Database. <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=69>
- Glowka, L., Burhenne-Guilmin, F., Syngé, H., & International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. (1996). *Guía del Convenio sobre la Diversidad Biológica*. IUCN. <https://portals.iucn.org/library/sites/library/files/documents/EPLP-030-Es.pdf>
- Gómez-Márquez, J. L., Peña-Mendoza, B., Salgado-Ugarte, I. H., Sánchez-Herrera, A. K., & Sastré-Baez, L. (2008). Reproduction of the fish *Poeciliopsis gracilis* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) in Coatetelco, a tropical shallow lake in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 1801–1812.
- Green, A. J. (2016). The importance of waterbirds as an overlooked pathway of invasion for alien species. *Diversity and Distributions*, 22(2), 239–247.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12392>
- Harris, S., Ramnarine, I. W., Smith, H. G., & Pettersson, L. B. (2010). Picking personalities apart: Estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, 119(11), 1711–1718. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18028.x>
- Helfman, G. S. (2013). Fishes, Biodiversity of. En S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of biodiversity* (Second edition, Vol. 3, pp. 456–476). Elsevier, Academic Press.
- Hermoso, V., Clavero, M., Blanco-Garrido, F., & Prenda, J. (2011). Invasive species and habitat degradation in Iberian streams: An analysis of their role in freshwater fish diversity loss. *Ecological Applications*, 21(1), 175–188. <https://doi.org/10.1890/09-2011.1>
- Hernandez, L. H. H., Barrera, T. C., Mejia, J. C., Mejia, G. C., Del Carmen, M., Dosta, M., De Lara Andrade, R., & Sotres, J. A. M. (2009). Effects of the commercial probiotic *Lactobacillus casei* on the growth, protein content of skin mucus and stress resistance of juveniles of the Porthole livebearer *Poeciliopsis gracilis* (Poeciliidae): The probiotic effects on the juvenile *Poeciliopsis gracilis*. *Aquaculture Nutrition*, 16(4), 407–411.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2009.00679.x>
- Holway, D. A., & Suarez, A. V. (1999). Animal behavior: An essential component of invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(8), 328–330. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01636-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01636-5)
- Hugueny, B. (1989). West African rivers as biogeographic islands: Species richness of fish communities. *Oecologia*, 79(2), 236–243. <https://doi.org/10.1007/BF00388483>
- Hulthén, K., Chapman, B. B., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A., Skov, C., Brodersen, J., Vinterstare, J., & Brönmark, C. (2017). A predation cost to bold fish in the wild. *Scientific Reports*, 7(1), 1239. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01270-w>
- Huntingford, F., Jobling, M., & Kadri, S. (Eds.). (2012). *Aquaculture and behavior*. Wiley-Blackwell.

- Inflation Tool. (2020). *Value of 2001 British Pounds today—Inflation calculator*.
<https://www.inflationtool.com/british-pound/2001-to-present-value?amount=1678434>
- Ingle, S. J., Rehm, J., & Johnson, J. B. (2014). Size doesn't matter, sex does: A test for boldness in sister species of Brachyrhaphis fishes. *Ecology and Evolution*, 4361–4369.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1304>
- Inglis, I. R., Langton, S., Forkman, B., & Lazarus, J. (2001). An information primacy model of exploratory and foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 62(3), 543–557.
<https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1780>
- Integrated Taxonomic Information System. (s/f). *Poecilopsis gracilis (Heckel, 1848)*. Poecilopsis gracilis (Heckel, 1848). Recuperado el 11 de mayo de 2020, de
https://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=165917#null
- Jabr, F. (2010). *The evolution of emotion: Charles Darwin's little-known psychology experiment*. Scientific American Blog Network.
<https://blogs.scientificamerican.com/observations/the-evolution-of-emotion-charles-darwins-little-known-psychology-experiment/>
- Jardine, S. L., & Sanchirico, J. N. (2018). Estimating the cost of invasive species control. *Journal of Environmental Economics and Management*, 87, 242–257.
<https://doi.org/10.1016/j.jeem.2017.07.004>
- Johnson, J. B., & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(2), 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Keller, R. P., & Lodge, D. M. (2009). Invasive Species. En G. Likens (Ed.), *Encyclopedia of Inland Waters* (First Edition, pp. 92–99). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00226-X>
- Kim, R. (2014). *Boldness and Exploratory Behavior of the Guppy, Poeciloda reticulata, in Moorea, French Polynesia*. Semantic Scholar.
<https://www.semanticscholar.org/paper/BOLDNESS-AND-EXPLORATORY-BEHAVIOR-OF-THE-GUPPY-%2C-%2C-Kim/661c944a6ab18133ea306bb6e73d109e57f8076b>
- Koeck, M. (2018, abril 13). *Zoogoneticus tequila*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019: E.T169395A1276460*. IUCN Red List of Threatened Species.
<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T169395A1276460.en>
- Krebs, J. R., & Davies, N. B. (Eds.). (1997). *Behavioural ecology: An evolutionary approach* (Fourth edition). Blackwell Science.
- Levitis, D. A., Lidicker, W. Z., & Freund, G. (2009). Behavioural biologists do not agree on what constitutes behaviour. *Animal Behaviour*, 78(1), 103–110.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.03.018>
- Ley Orgánica de la Administración Pública Federal, (2020), Publicada en el Diario Oficial de la Federación el 29 de diciembre de 1976.
http://www.diputados.gob.mx/LeyesBiblio/pdf/153_220120.pdf
- Li, X.-Y., & Kokko, H. (2019). Sex-biased dispersal: A review of the theory. *Biological Reviews*, 94(2), 721–736. <https://doi.org/10.1111/brv.12475>
- Liebl, A. L., & Martin, L. B. (2012). Exploratory behaviour and stressor hyper-responsiveness facilitate range expansion of an introduced songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4375–4381. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1606>

- Light, T., & Marchetti, M. P. (2007). Distinguishing between Invasions and Habitat Changes as Drivers of Diversity Loss among California's Freshwater Fishes. *Conservation Biology*, 21(2), 434–446. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00643.x>
- Lucinda, P. (2003). Family Poeciliidae (Livebearers). En S. Kullander & C. Ferraris (Eds.), *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America* (First Edition, p. 742). EDIPUCRS.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). BIOTIC INVASIONS: CAUSES, EPIDEMIOLOGY, GLOBAL CONSEQUENCES, AND CONTROL. *Ecological Applications*, 10(3), 689–710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Magnhagen, C., & Borcharding, J. (2008). Risk-taking behaviour in foraging perch: Does predation pressure influence age-specific boldness? *Animal Behaviour*, 75(2), 509–517. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.06.007>
- Magurran, A. E. (1999). The causes and consequences of geographic variation in antipredator behavior: Perspectives from fish populations. En S. A. Foster & J. A. Endler (Eds.), *Geographic variation in behavior: Perspectives on evolutionary mechanisms*. Oxford University Press.
- Magurran, A. E. (2009). Threats to Freshwater Fish. *Science*, 325(5945), 1215–1216. <https://doi.org/10.1126/science.1177215>
- Marentette, J. R., Wang, G., Tong, S., Sopinka, N. M., Taves, M. D., Koops, M. A., & Balshine, S. (2011). Laboratory and field evidence of sex-biased movement in the invasive round goby. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(12), 2239–2249. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1233-z>
- Martinou, A., & Roy, H. (2018). Introduction. From local strategy to global frameworks: Effects of invasive alien species on health and wellbeing. En G. Mazza & E. Tricarico (Eds.), *Invasive species and human health* (First edition, pp. xi–xxii). CABI.
- Masetti, M. (2000). Did the study of ethology begin in Crete 4000 years ago? *Ethology Ecology & Evolution*, 12(1), 89–96. <https://doi.org/10.1080/03949370.2000.9728326>
- Mejía-Mojica, H., Contreras-MacBeath, T., & Ruiz-Campos, G. (2015). Relationship between environmental and geographic factors and the distribution of exotic fishes in tributaries of the balsas river basin, Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 98(2), 611–621. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0298-8>
- Mejía-Mojica, H., Rodríguez-Romero, F. D. J., & Díaz-Pardo, E. (2012). Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical*, 60(2). <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.3960>
- Mendoza Alfaro, R., Escalera Gallardo, C., Contreras Balderas, S., Koleff Osorio, P., Ramírez Martínez, C., Álvarez Torres, P., Arroyo Damián, M., & Orbe Mendoza, A. (2009). Invasión de plecos en la presa El Infiernillo, México: Análisis de efectos socioeconómicos (relato de dos invasores). En R. Mendoza Alfaro, Commission for Environmental Cooperation, B. Cudmore, R. Orr, J. Fisher, S. Contreras Balderas, W. Courtenay, P. Koleff Osorio, N. Mandrak, P. Álvarez Torres, M. Arroyo Damián, C. Escalera Gallardo, A. Guevara Snginés, G. Greene, D. Lee, A. Orbe Mendoza, C. Ramírez Martínez, & O. Stabridis Arana, *Directrices trinacionales para la evaluación de riesgos de las especies acuáticas exóticas invasoras: Casos de prueba para el pez cabeza de serpiente (Channidae) y el pleco (Loricariidae) en aguas continentales de América del*

- Norte (pp. 43–50). Comisión para la Cooperación Ambiental. <https://central.bac-lac.gc.ca/.item?id=2379-trinational-risk-a&op=pdf&app=Library>
- Messenger, M. T., & Mullins, A. J. (2005). New flight distance recorded for *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Florida Entomologist*, 88(1), 99–100. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2005\)088\[0099:NFDRFC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2005)088[0099:NFDRFC]2.0.CO;2)
- Michelangeli, M., Chapple, D. G., & Wong, B. B. M. (2016). Are behavioural syndromes sex specific? Personality in a widespread lizard species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(11), 1911–1919. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2197-9>
- Michelangeli, M., Cote, J., Chapple, D. G., Sih, A., Brodin, T., Fogarty, S., Bertram, M. G., Eades, J., & Wong, B. B. M. (2020). Sex-dependent personality in two invasive species of mosquitofish. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02187-3>
- Mifsud, C., & Rowland, S. J. (2008). Use of salt to control ichthyophthiriosis and prevent saprolegniosis in silver perch, *Bidyanus bidyanus*. *Aquaculture Research*, 39(11), 1175–1180. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01981.x>
- Miller, R. R. (1966). Geographical Distribution of Central American Freshwater Fishes. *Copeia*, 1966(4), 773. <https://doi.org/10.2307/1441406>
- Miller, R. R., Minckley, W. L., & Norris, S. M. (2005). *Freshwater fishes of México*. University of Chicago Press.
- Miller, T., Shaw, A. K., Inouye, B. D., & Neubert, M. G. (2011). Sex-Biased Dispersal and the Speed of Two-Sex Invasions. *The American Naturalist*, 177(5), 549–561. <https://doi.org/10.1086/659628>
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5446–5451. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>
- Morrone, J. J., & Escalante, T. (2009). *Diccionario de biogeografía* (Primera edición). Las Prensas de Ciencias.
- Moscicki, M. K., & Hurd, P. L. (2015). Sex, boldness and stress experience affect convict cichlid, *Amatitlania nigrofasciata*, open field behaviour. *Animal Behaviour*, 107, 105–114. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.027>
- Moyle, P., & García-Berthou, E. (2011). Fishes. En D. Simberloff & M. Rejmánek (Eds.), *Encyclopedia of Biological Invasions* (p. 765). University of California Press.
- Myles-Gonzalez, E., Burness, G., Yavno, S., Rooke, A., & Fox, M. G. (2015). To boldly go where no goby has gone before: Boldness, dispersal tendency, and metabolism at the invasion front. *Behavioral Ecology*, 26(4), 1083–1090. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv050>
- National Institute of Water and Atmospheric Research. (2007, febrero 28). *Poeciliidae*. NIWA. <https://www.niwa.co.nz/freshwater-and-estuaries/nzffd/NIWA-fish-atlas/fish-species/poeciliidae>
- National Research Council. (2011). *Guide for the Care and Use of Laboratory Animals* (8th ed.). The National Academies Press. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK54050/>
- Neill, P. E., & Arim, M. (2011). Human Health Link to Invasive Species. En *Encyclopedia of Environmental Health* (pp. 116–123). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52272-6.00528-6>
- Nelson, J. S., Grande, T., & Wilson, M. V. H. (2016). *Fishes of the world* (Fifth edition). John Wiley & Sons.

- Obregón, A., & Andrés, D. (2005). *El Ichthyophthirius Multifiliis y la dosificación para combatirlo*. 6.
- Pal, R., Ansari, M. A., Saibabu, V., Das, S., Fatima, Z., & Hameed, S. (2018, enero 31). *Nonphotodynamic Roles of Methylene Blue: Display of Distinct Antimycobacterial and Anticandidal Mode of Actions* [Research Article]. *Journal of Pathogens; Hindawi*. <https://doi.org/10.1155/2018/3759704>
- Palumbi, S. R. (2004). Why mothers matter. *Nature*, 430(7000), 621–622. <https://doi.org/10.1038/430621a>
- Parenti, L. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum Of Natural History*, 168, 335–557.
- Pettit, L., Ducatez, S., DeVore, J. L., Ward-Fear, G., & Shine, R. (2020). Diurnal activity in cane toads (*Rhinella marina*) is geographically widespread. *Scientific Reports*, 10(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62402-3>
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3), 273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Rainer, F. (s/f). *Poeciliopsis gracilis (Heckel, 1848) Porthole livebearer*. Recuperado el 11 de mayo de 2020, de <https://www.fishbase.se/Summary/SpeciesSummary.php?id=3229&lang=spanish>
- Rasband, W. (2018). *ImageJ 1.52a (1.52a)* [Java 1.8.0_112; Windows 10]. National Institutes of Health. <https://imagej.nih.gov/ij>
- Rehage, J. S., & Sih, A. (2004). Dispersal Behavior, Boldness, and the Link to Invasiveness: A Comparison of Four *Gambusia* Species. *Biological Invasions*, 6(3), 379–391. <https://doi.org/10.1023/B:BINV.0000034618.93140.a5>
- Reynolds, C., Miranda, N. A. F., & Cumming, G. S. (2015). The role of waterbirds in the dispersal of aquatic alien and invasive species. *Diversity and Distributions*, 21(7), 744–754. <https://doi.org/10.1111/ddi.12334>
- Rico, J. (1994). Isla Guadalupe, México: Aspectos ecológicos y florísticos. *Geografía Agrícola*, 20, 55–62.
- Riesch, R., Duwe, V., Herrmann, N., Padur, L., Ramm, A., Scharnweber, K., Schulte, M., Schulz-Mirbach, T., Ziege, M., & Plath, M. (2009). Variation along the shy–bold continuum in extremophile fishes (*Poecilia mexicana*, *Poecilia sulphuraria*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(10), 1515–1526. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0780-z>
- Rodríguez Cazar, D. G. (2008). *Hábitos alimentarios de Poeciliopsis fasciata (Meek, 1904) y Poeciliopsis gracilis (Heckel, 1948) en la porción oaxaqueña de la Reserva de la Biósfera Tehucán-Cuicatlán* [Instituto Politécnico Nacional]. http://literatura.ciidiroaxaca.ipn.mx:8080/xmlui/handle/LITER_CIIDIROAX/73
- Rojas-Sandoval, J., & Pasiecznik, N. (2015). *Ulex europaeus (gorse)*. *Invasive Species Compendium*. <https://www.cabi.org/isc/datasheet/55561#tosummaryOfInvasiveness>
- Romi, R., Boccolini, D., Di Luca, M., Medlock, J., Shaffner, F., Severini, F., & Toma, L. (2018). The invasive mosquitoes of medical importance. En G. Mazza & E. Tricarico (Eds.), *Invasive species and human health* (pp. 76–90). CABI.
- RStudio Team. (2019). *RStudio: Integrated Development for R (1.2.5033)* [Computer software]. RStudio, Inc. <http://www.rstudio.com/>

- Saad Alvarado, L. (2016). *Estudio sobre la viabilidad del desarrollo e implementación de instrumentos económicos para reducir el riesgo de introducciones intencionales de EEI que amenazan la biodiversidad. Informe Final al Global Environment Facility (GEF) en el marco del proyecto 00089333. Aumentar las capacidades nacionales para el manejo de las especies exóticas invasoras (EEI) a través de la implementación de la Estrategia Nacional de EEL, PNUD-CONABIO-SEMARNAT, México.* http://procurement-notices.undp.org/view_file.cfm?doc_id=166259
- Safa, M. (2015). *A Comparison of the Boldness and Exploratory Behaviours of the Native Virile Crayfish, Orconectes virilis* [Thesis]. <https://tspace.library.utoronto.ca/handle/1807/70565>
- Safina, C., & Duckworth, A. (2013). Fish Conservation. En S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of biodiversity* (Second edition, Vol. 3). Elsevier, Academic Press.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Iii, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770–1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Santicchia, F., Romeo, C., Ferrari, N., Matthysen, E., Vanlauwe, L., Wauters, L. A., & Martinoli, A. (2019). The price of being bold? Relationship between personality and endoparasitic infection in a tree squirrel. *Mammalian Biology*, 97, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2019.04.007>
- Schaefer, S. A., & Arroyave, J. (2010). Rivers as islands: Determinants of the distribution of Andean astrolepid catfishes. *Journal of Fish Biology*, 77(10), 2373–2390. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02822.x>
- Scott, G. (2005). *Essential animal behavior* (First Edition). Blackwell Pub.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity. (2010a, abril 1). *¿Qué son las especies exóticas invasoras?* <https://www.cbd.int/invasive/WhatareIAS.shtml>
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity. (2010b, mayo 19). *Invasive Alien Species.* <https://www.cbd.int/island/invasive.shtml>
- SENASICA (Ed.). (2019). *Palomilla del Nopal (Cactoblastias cactorum Berg)*. Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria-Dirección General de SANidad Vegetal-Programa de Vigilancia Epidemiológica Fitosanitaria. CDMX. <https://prod.senasica.gob.mx/SIRVEF/ContenidoPublico/Fichas%20tecnicas/Ficha%20%C3%A9cnica%20de%20Palomilla%20del%20nopal.pdf>
- Shackleton, R. T., Shackleton, C. M., & Kull, C. A. (2019). The role of invasive alien species in shaping local livelihoods and human well-being: A review. *Journal of Environmental Management*, 229, 145–157. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.05.007>
- Shurin, J. B., Aranguren-Riaño, N., Duque Negro, D., Echeverri Lopez, D., Jones, N. T., Laverde-R, O., Neu, A., & Pedroza Ramos, A. (2020). Ecosystem effects of the world's largest invasive animal. *Ecology*, 101, e02991. <https://doi.org/10.1002/ecy.2991>
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 372–378. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009>
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C., & Ziemba, R. E. (2004). Behavioral Syndromes: An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology*, 79(3), 241–277. <https://doi.org/10.1086/422893>

- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes: Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*, *15*(3), 278–289. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x>
- Simberloff, D. (2013). *Invasive species: What everyone needs to know* (First Edition). Oxford University Press.
- Sinclair, J. S., Lockwood, J. L., Hasnain, S., Cassey, P., & Arnott, S. E. (2020). A framework for predicting which non-native individuals and species will enter, survive, and exit human-mediated transport. *Biological Invasions*, *22*(2), 217–231. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02086-7>
- Smith, B. R., & Blumstein, D. T. (2008). Fitness consequences of personality: A meta-analysis. *Behavioral Ecology*, *19*(2), 448–455. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm144>
- Smithsonian Tropical Research Institute. (2015). *Shorefishes of the Eastern Pacific online information system*. Family: POECILIIDAE, Livebearers, Toothcarps. <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/en/thefishes/taxon/924/on>
- Sociedad Acuacrológica del Plata. (2006). El uso de la sal de mesa en acuicultura. *Salud y Cuidados de nuestros peces*. <http://www.sadelplata.org/articulos/indice-enfermedades.html>
- Soto, E. (2014). *Poeciliopsis gracilis*. *Poeciliopsis gracilis*. <http://bdi.conabio.gob.mx/fotoweb/archives/5009-Peces/Animales/Vertebrados/Peces/ESG0070%20Poeciliopsis%20gracilis.jpg.info>
- Souty-Grosset, C., Anastácio, P., Reynolds, J., & Tricarico, E. (2018). Invasive freshwater invertebrates and fishes: Impacts on human health. En G. Mazza & E. Tricarico (Eds.), *Invasive species and human health* (pp. 91–107). CABI.
- Stamps, J. A. (2007). Growth-mortality tradeoffs and ?personality traits? In animals. *Ecology Letters*, *10*(5), 355–363. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x>
- Therriault, T. W., Herborg, L. M., Locke, A., McKindsey, C. W., & Department of Fisheries and Oceans, Ottawa. (2008). *Risk assessment for Chinese mitten crab (Eriocheir sinensis) in Canadian waters* (No. 2008/041; p. 37). DFO, Ottawa, ON(Canada).
- Thierry, B. (2010). Darwin as a student of behavior. *Comptes Rendus Biologies*, *333*(2), 188–196. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2009.12.007>
- Toms, C. N., Echevarria, D. J., & Jouandot, D. J. (2010). A methodological review of personality-related studies in Fish: Focus on the shy-bold axis of behavior. *International Journal of Comparative Psychology*, *23*(1), 1–25.
- Trochet, A., Courtois, E. A., Stevens, V. M., Baguette, M., Chaine, A., Schmeller, D. S., Clobert, J., & Wiens, J. J. (2016). Evolution of Sex-Biased Dispersal. *The Quarterly Review of Biology*, *91*(3), 297–320. <https://doi.org/10.1086/688097>
- Tuomainen, U., & Candolin, U. (2011). Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews*, *86*(3), 640–657. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00164.x>
- U.S. Fish & Wildlife Service. (2004). *Asian Carp—Aquatic Invasive Species. Issues, Program Accomplishments, and Program Needs*. U.S. Fish & Wildlife Service. <http://asiancarp.us/PrintableHandouts.html>
- Weaver, S. C., & Reisen, W. K. (2010). Present and future arboviral threats. *Antiviral Research*, *85*(2), 328–345. <https://doi.org/10.1016/j.antiviral.2009.10.008>
- Williams, F., Eschen, R., Harris, A., Djeddour, D., Pratt, C., Shaw, R. S., Varia, S., Lamontagne-Godwin, J., Thomas, S. E., & Murphy, S. T. (2010). *The Economic Cost of Invasive Non-*

- Native Species on Great Britain* (CABI Project No. VM10066). CABI Europe.
https://www.researchgate.net/profile/Rene_Eschen/publication/298559361_The_Economic_Cost_of_Invasive_Non-Native_Species_on_Great_Britain/links/5be57658299bf1124fc56842/The-Economic-Cost-of-Invasive-Non-Native-Species-on-Great-Britain.pdf
- Wilson, D., Clark, A. B., Coleman, K., & Dearstyne, T. (1994). Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(11), 442–446.
[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90134-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90134-1)
- Wittenberg, R., & Cock, M. J. W. (Eds.). (2001). *Invasive alien species: A toolkit of best prevention and management practices*. CABI.
<https://doi.org/10.1079/9780851995694.0000>
- Wolf, M., & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: Consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(8), 452–461.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001>
- Wong, B. B. M., & Candolin, U. (2015). Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology*, 26(3), 665–673. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru183>
- Wood-Gush, D., & Vestergaard, K. (1989). Exploratory behavior and the welfare of intensively kept animals. *Journal of Agricultural Ethics*, 2(2), 161–169.
<https://doi.org/10.1007/BF01826929>
- Wyatt, T. D. (2017). *Animal behaviour: A very short introduction* (First edition). Oxford University Press.

Anexos

Anexo 1. Especies endémicas de la familia Goodeidae contempladas en la NOM-059-Semarnat-2010.

Nombre científico	Nombre común	Categoría
<i>Allodontichtys hubisi</i>	Mexcalpique de Tuxpan	En peligro de extinción
<i>Allodontichys polylepis</i>	Mexcalpique de escama	En peligro de extinción
<i>Allodontichtys tamazulae</i>	Mexcalpique de Tamazula	En peligro de extinción
<i>Allotoca catarinae</i>	Tiro catarina	En peligro de extinción
<i>Allotoca diazi</i>	Chorumo	En peligro de extinción
<i>Allotoca dugesii</i>	Tiro	En peligro de extinción
<i>Allotoca goslinei</i>	Tiro rayado	En peligro de extinción
<i>Allotoca regalis</i>	Tiro rayado	En peligro de extinción
<i>Ameca splendens</i>	Mexcalpique mariposa	En peligro de extinción
<i>Ataeniobius toweri</i>	Mexcalpique cola azul	En peligro de extinción
<i>Characodon audax</i>	Mexcalpique del Toboso	En peligro de extinción
<i>Characodon lateralis</i>	Mexcalpique arcoiris	En peligro de extinción
<i>Girardinichthys viviparus</i>	Mexcalpique	En peligro de extinción
<i>Hubbsina turneri</i>	Mexcalpique michoacano / cherehuita	En peligro de extinción
<i>Ilyodon furcidens</i>	Mexcalpique de Armería	Amenazada
<i>Skiffia bilineata</i>	Tiro rayado	En peligro de extinción
<i>Skiffia francesae</i>	Tiro dorado	Extinta
<i>Skiffia lermae</i>	Tiro	Amenazada
<i>Skiffia multipunctata</i>	Tiro manchado	Amenazada
<i>Xenophorus captivus</i>	Mexcalpique viejo	Protegida
<i>Xenotoca eiseni</i>	Mexcalpique cola roja / carpín mexicano de cola roja	Protegida
<i>Xenotoca melanosoma</i>	Mexcalpique negro	Protegida
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	Picote	Amenazada
<i>Zoogoneticus tequila</i>	Picote tequila	Protegida

Anexo 2. Especies invasoras de la familia Poeciliidae en México.

Modificado de Espinosa Perez y Ramírez H., (2015).

Nombre científico	Nombre común	Causa de introducción
<i>Gambusia affinis</i>	Guayacón mosquito Pez mosquito	Uso comercial
<i>Gambusia hurtadoi</i>	Western Mosquitofish Guayacón de Hacienda de Dolores	Accidental
<i>Gambusia panuco</i>	Crescent Gambusia Guayacón del Pánuco	Desconocido
<i>Gambusia regani</i>	Pánuco Gambusia Forlón Gambusia	Accidental
<i>Gambusia senilis</i>	Guayacón del Forlón Guayacón del Bravo	Desconocido
<i>Gambusia speciosa</i>	Blotched Gambusia Guayacón de Nuevo León	Desconocido
<i>Poecilia butleri</i>	Tex-Mex Gambusia Topote del Pacífico	Desconocido
<i>Poecilia latipinna</i>	Pacific Molly Topote velo negro	Ornamental
<i>Poecilia latipunctata</i>	Sailfin Molly Topote del Tamesí	Ornamental
<i>Poecilia mexicana</i>	Tamesi Molly Topote del Atlántico	Accidental
<i>Poecilia reticulata</i>	Shortfin Molly Guppy	Desconocido
<i>Poeciliopsis gracilis</i>	Guatopote jarocho Pez chimbolo	Accidental
<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	Porthole Livebearer Guatopote manchado	Desconocido
<i>Xiphophorus couchianus</i>	Spottail Killifish Espada de Monterrey	Accidental
<i>Xiphophorus gordonii</i>	Monterrey Platyfish Espada de Cuatro Ciénegas	Accidental
<i>Xiphophorus hellerii</i>	Cuatro Cienegas Platyfish Cola de espada	Ornamental
<i>Xiphophorus meyeri</i>	Green Swordtail Espada de Múzquiz	Desconocido
<i>Xiphophorus maculatus</i>	Marbled Swordtail Espada del sureste	Ornamental
<i>Xiphophorus variatus</i>	Southern Platyfish Espada de Valles	Ornamental
	Variable Platyfish	

Anexo 3. Ficha técnica de *Poeciliopsis gracilis* (guatopote jarocho).

Nombre Común: guatopote jarocho, pez chimbolo, porthole livebearer.

Nombre Científico:

Poeciliopsis gracilis (Heckel, 1848)

Del griego, *poikilos*= de varios colores + griego, *opsis*= apariencia y latín, *gracilis*= esbelto.

Sinónimos: *Xiphophorus gracilis*, *Gambusia heckeli*.

Superclase: Actinopterygii.

Clase: Teleosti.

Orden: Cyprinodontiformes.

Familia: Poeciliidae.

Pez originario de la vertiente sur del Golfo de México, se caracteriza por una serie de puntos negros a lo largo de sus costados. Se cree que fue introducido accidentalmente en cuencas del Pacífico y el Centro en México, actualmente podría encontrarse en cuencas del Pacífico en Nicaragua. Nadan en cardúmenes en aguas de no más de 0.6 m de profundidad, de corrientes lentas, en estanques de inundación, pozas de arroyos o riberas de ríos bajos, de aguas lodosas o transparentes con sustratos arcillosos, lodosos, de grava o rocosos, con poca vegetación, asociados con algas de los géneros *Myriophyllum* y *Potamogeton*, ocasionalmente con lirios acuáticos. (Carmona *et al.*, 2018; Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), 2019; Integrated Taxonomic Information System, s/f; Rainer, s/f). La mayor longitud estándar registrada es de 73 mm (R. R. Miller *et al.*, 2005). Los peces observados en este trabajo midieron entre 11 y 35 mm de longitud estándar. La principal diferencia entre machos y hembras es que los primeros presentan un gonopodio (Fig. A1). Su pico de reproducción ocurre durante las épocas lluviosas y las hembras pueden dar a luz hasta 18 crías en vida libre (Contreras-MacBeath & Espinoza, 1996; Gómez-Márquez *et al.*, 2008). Se alimentan de detritus, plantas y animales pequeños como ácaros, insectos y crustáceos (Rodríguez Cázár, 2008) .



Figura A1. Macho de guatopote jarocho. En los machos, la aleta anal se ha modificado de tal manera que funciona como órgano reproductor llamado gonopodio. Tomado de Soto, 2014.

Anexo 4. Resumen de glm.

4.1 Cuadros de resumen de glm para el tiempo que los peces tardaron en salir del refugio. Código de significancia: p<0.0001 '***' p< 0.001 '**' p<0.01 '*' p<0.05 '.'

Cuadro 1A. Resumen del modelo que considera sexo * tratamiento * tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	1.66598	1.79902	0.926	0.3544
Sexom	0.78481	3.40281	0.231	0.8176
Tratamiento simple	1.94936	2.38936	0.816	0.4146
Tamaño	0.11333	0.06821	1.661	0.0966 .
Sexom:Tratamiento simple	-3.58469	3.95670	-0.906	0.3649
Sexom:Tamaño	-0.01060	0.12742	-0.083	0.9337
Tratamiento simple:tamaño	-0.12897	0.09802	-1.316	0.1883
Sexom:tratamiento simple:tamaño	0.19903	0.15678	1.269	0.2043

Cuadro 2A. Resumen del modelo que considera sexo + tratamiento + tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	2.22563	1.00302	2.219	0.0265 *
Sexom	0.84898	0.33274	2.551	0.0107 *
Tratamiento simple	-0.50639	0.37681	-1.344	0.1790
Tamaño	0.08611	0.03647	2.361	0.0182 *

Cuadro 3A. Sexo + Tratamiento.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	4.4967	0.2969	15.147	< 2e-16 ***
Sexom	0.9965	0.3430	2.905	0.00367 **
Tratamiento simple	-0.9395	0.3430	-2.739	0.00616 **

Cuadro 4A. Resumen del modelo que considera sexo * tratamiento.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	4.7138	0.3383	13.935	< 2e-16 ***
Sexom	0.5031	0.4781	1.052	0.29273
Tratamiento simple	-1.4373	0.4804	-2.992	0.00277 **
Sexom:Tratamiento simple	0.9911	0.6778	1.462	0.14363

Cuadro 5A. Resumen del modelo que considera sexo + tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	1.4479	0.8134	1.780	0.075060 .
Sexom	0.7384	0.3358	2.199	0.027896 *
Tamaño	0.1113	0.0325	3.426	0.000613 ***

Cuadro 6A. Resumen del modelo que considera sexo * tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	1.92268	1.14104	1.685	0.0920 .
Sexom	-0.68269	1.58283	-0.431	0.6662
Tamaño	0.09120	0.04665	1.955	0.0506 .
Sexom:Tamaño	0.05919	0.06475	0.914	0.3606

Cuadro 7A. Resumen del modelo que considera sexo.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	4.2338	0.2522	16.790	<2e-16 ***
Sexom	0.7847	0.3562	2.203	0.0276 *

Cuadro 8A. Resumen del modelo que considera tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	1.65441	0.81581	2.028	0.042565 *
Tamaño	0.12090	0.03338	3.622	0.000292 ***

Cuadro 9A. Resumen del modelo que considera tratamiento.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	4.9966	0.2528	19.767	<2e-16 ***
Tratamiento simple	-0.7166	0.3578	-2.003	0.0452 *

4.2 Cuadros de resumen de glm para el tiempo que los peces tardaron en encontrar alimento.
Código de significancia: p<0.0001 ‘**’ p<0.001 ‘***’ p<0.01 ‘**’ p<0.05 ‘.’**

Cuadro 10A. Resumen del modelo que considera sexo * tratamiento * tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	6.43987	1.72026	3.744	0.000181 ***
Sexom	0.80368	3.43860	0.234	0.815200
Tratamiento simple	-0.12649	2.29424	-0.055	0.956031
Tamaño	-0.07096	0.06573	-1.080	0.280361
Sexom:Tratamiento simple	-1.52698	4.07397	-0.375	0.707798
Sexom:Tamaño	-0.03045	0.12790	-0.238	0.811835
Tratamiento simple:tamaño	-0.01619	0.09525	-0.170	0.865052
Sexom:tratamiento simple:tamaño	0.04150	0.16508	0.251	0.801491

Cuadro 11A. Resumen del modelo que considera sexo + tratamiento + tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	6.70963	1.03215	6.501	8e-11 ***
Sexom	-0.24657	0.32583	-0.757	0.4492
Tratamiento simple	-0.72220	0.38841	-1.859	0.0630 .
Tamaño	-0.07702	0.03765	-2.046	0.0408 *

Cuadro 12A. Resumen del modelo que considera sexo + tratamiento.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	4.7158	0.2771	17.019	<2e-16 ***
Sexom	-0.2379	0.3328	-0.715	0.475
Tratamiento simple	-0.2683	0.3319	-0.808	0.419

Cuadro 13A. Resumen del modelo que considera sexo * tratamiento.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	4.64804	0.31399	14.803	<2e-16 ***
Sexom	-0.09132	0.47106	-0.194	0.846
Tratamiento simple	-0.13261	0.45201	-0.293	0.769
Sexom:Tratamiento simple	-0.29339	0.66475	-0.441	0.659

Cuadro 14A. Resumen del modelo que considera sexo + tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	5.25848	0.79326	6.629	3.38e-11 ***
Sexom	-0.21670	0.33322	-0.650	0.515
Tamaño	-0.02920	0.03187	-0.916	0.360

Cuadro 15A. Resumen del modelo que considera sexo * tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	5.80218	1.06523	5.447	5.13e-08 ***
Sexom	-1.37947	1.53121	-0.901	0.368
Tamaño	-0.05224	0.04365	-1.197	0.231
Sexom:Tamaño	0.04943	0.06365	0.777	0.437

Cuadro 16A. Resumen del modelo que considera sexo.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	4.5862	0.2272	20.188	<2e-16 ***
Sexom	-0.2284	0.3340	-0.684	0.494

Cuadro 17A. Resumen del modelo que considera tamaño.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	5.18643	0.76859	6.748	1.5e-11 ***
Tamaño	-0.03016	0.03189	-0.946	0.344

Cuadro 18A. Resumen del modelo que considera tratamiento.

	Estimado	Error Estándar	Valor de Z	Pr (> z)
Intercepto	4.6085	0.2352	19.595	<2e-16 ***
Tratamiento	-0.2600	0.3328	-0.781	0.435
simple:tamaño				