



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de la convivencia generacional, ontogénica e inmediata del  
pez goodeido nativo *Girardinichthys multiradiatus* con el pez  
poecílido invasor *Pseudoxiphophorus bimaculatus* en condiciones de  
temperatura distintas en el comportamiento de forrajeo

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

VIANEY PALOMERA HERNÁNDEZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. MORELIA CAMACHO CERVANTES



Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018



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.

# INDICE GENERAL

INTRODUCCIÓN .....	2
1. Cambio climático.....	2
2.-Comportamiento.....	3
2.1 Aprendizaje social.....	3
2.2 Experiencia en el desarrollo .....	4
2.3 Interacción en grupos.....	5
3.- Nicho ecológico .....	6
4.-Ecosistemas de agua dulce en peligro.....	6
5.- Invasión.....	7
5.1 Poecílidos, especies exitosas en la invasión .....	8
5.2 <i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i> .....	9
6.- Goodeidos, especies mexicanas amenazadas .....	10
6.1 <i>Girardinichthys multiradiatus</i> .....	11
7.- Justificación.....	15
8.- Objetivo general .....	16
8.1 Objetivos particulares .....	16
9.- Métodos .....	17
9.1 Área de estudio.....	17
9.2 Colecta de los individuos.....	19
9.3 Experimento .....	22
9.4 Análisis estadísticos.....	26
10.- Resultados.....	27
10.1 Convivencia durante el desarrollo .....	29
10.2 Forrajeo.....	31
10.3 Agresión .....	34
10.3.1 Enfrentamientos .....	34
10.3.2 Contacto.....	37
10.3.3 Persecución.....	39
10.3.4 Mordidas.....	42
11.- Discusión .....	44
12.- Conclusión .....	49
13. - Bibliografía.....	51

# INTRODUCCIÓN

## 1. Cambio climático

El cambio climático se reconoce como un hecho a partir de la década de 1980 (Ali et al. 2018). Este cambio se atribuye principalmente a las actividades humanas tales como la deforestación y alto consumo de combustibles fósiles. Por ejemplo, el petróleo y el carbón que emiten dióxido de carbono (Ali et al. 2018). De hecho, este último es considerado como el gas de efecto invernadero que más ha contribuido al calentamiento global (Ali et al. 2018).

Una de las principales amenazas a la biodiversidad, la estructura y función de los ecosistemas es el cambio climático (McCarthy et al. 2001). El cambio climático influye sobre los factores abióticos de las comunidades tanto terrestres como marinas, tales como precipitación, desecación, viento y temperatura, lo cual puede repercutir de manera directa en la distribución de las especies (Miller et al. 2009). Estos factores pueden producir también cambios fisiológicos y en el desarrollo de los individuos que influyen en su desempeño de interacción a nivel de comunidad y población (Harley et al. 2006). Por lo tanto, el cambio climático es una gran influencia en la ecología de las poblaciones y comunidades de los individuos, y estos efectos combinados podrían resultar en respuestas emergentes, como son los cambios en la función del ecosistema, en la estructura de la comunidad, y en general en la productividad de los sistemas (Harley et al. 2006).

## **2.-Comportamiento**

El comportamiento juega un papel clave en la mejora de la supervivencia (Krause y Ruxton 2002), y junto con la adaptación influye en la capacidad competitiva y la propagación de invasión de especies, lo que puede sustentar invasiones exitosas (Holway y Suarez 1999). Los rasgos de comportamiento son más flexibles, incluso reversibles y, por lo tanto, más fáciles de ajustar a las nuevas condiciones ambientales que, por ejemplo, los rasgos morfológicos o de historias de vida, que requieren más tiempo y tienden a ser permanentes (Magurran 1999). Además, incluso si las adaptaciones morfológicas se dan a tiempo, estas pueden ser ineficaces si no van acompañadas del comportamiento adecuado (Magurran 1999).

### **2.1 Aprendizaje social**

El aprendizaje social, facilitado por observación o interacción con otros individuos, se extiende en todo el reino animal (Heyes 1994, Laidre y Kraft 2015), incluyendo; insectos, cefalópodos, peces, reptiles, anfibios, mamíferos y aves (Heyes 1994). El aprendizaje se presenta en numerosos contextos, tales como aprender sobre depredadores, compañeros, sitios de anidación, técnicas de alimentación, preferencias y ubicaciones de alimentos, rutas de agrupación y viaje, y señales comunicativas (Danchin et al. 2004, Laidre and Kraft 2015, Whiten et al. 2016). Si la información es confiable y útil, el aprendizaje social permite a los animales adaptarse de manera rápida a los entornos cambiantes (Leris y Reader 2016).

Se considera que existe una continua interacción entre los genes y el medio, en donde el ambiente y el aprendizaje pueden tener un gran impacto sobre la conducta de los individuos (Bateson 1998). Aprender una conducta se puede dar de distintas maneras; por ejemplo, experimentando o copiando a otros, seleccionando las acciones que resulten en un beneficio en un dado ambiente o a lo largo de la historia evolutiva, habiendo bases genéticas para dicha conducta (Bateson 1998).

## **2.2 Experiencia en el desarrollo**

Los animales tienden a forjar sus preferencias a través de la experiencia y en relación con las condiciones que los rodean (Bateson 1998). Muchas preferencias surgen cuando un organismo es joven, durante períodos conocidos como “sensibles”; por lo tanto, en muchas especies los organismos jóvenes suelen tener predisposiciones y restricciones internas sobre lo que pueden aprender y cuándo pueden aprenderlo (Bateson 1998). Estas limitantes en la conducta se deben a diversas causas, como cambios en el medio y modificaciones en la fisiología del organismo conforme va madurando o conforme cambia la época del año. Se considera que un individuo ha llegado a la maduración conductual, cuando transita de etapas juveniles al estado adulto (Bateson 1998).

La experiencia en grupo en muchas especies de vertebrados es particularmente importante durante las etapas de vida “sensibles” (West et al. 2003, Hesse y Thunken 2014). Las habilidades sociales se basan en el aprendizaje experimental, es decir, interacciones previas con otros individuos conespecíficos (Brown y Laland 2003, Arnold y Taborsky 2010). Si durante el desarrollo hacia la etapa adulta un individuo no tiene estas interacciones se puede volver significativamente más agresivo y menos dispuesto a socializar con otros o a formar parte de un grupo (Hesse y Thunken 2014). Así mismo, la falta de interacciones sociales durante el desarrollo también puede evitar la adquisición de las conductas necesarias para el apareamiento (Barbosa et al. 2013).

## **2.3 Interacción en grupos**

Los animales que viven en grupos son capaces de discriminar entre individuos de su especie (conespecíficos) y los de otra especie (heteroespecíficos) (Ward et al. 2009). Aunque generalmente las agrupaciones en la naturaleza están compuestas por individuos de la misma especie, los patrones de organización social en muchos taxones de animales sugieren que los individuos no siempre se sienten igualmente atraídos por todos sus conespecíficos (Morse 1970). En estos casos, los animales son capaces de discriminar entre subconjuntos de poblaciones, o incluso entre individuos (Krause y Ruxton 2002); y esta habilidad de discriminar media su elección de compañeros de grupo (Ward et al. 2009). Los individuos que se agrupan entre especies, lo hacen con el objetivo de mejorar los beneficios de su agrupación; por ejemplo, reducir aún más el riesgo de depredación per-cápita (Chivers et al. 1995, Griffiths et al. 2004) y mejorar el rendimiento de forrajeo (Ward y Hart 2005, Webster y Laland 2012). Debido a esto, se han encontrado asociaciones entre individuos de diferentes especies en taxones diferentes, conocidas como asociaciones heteroespecíficas, también llamadas interespecíficas, poliespecíficas o mixtas (Morse 1970). Estas asociaciones son las que se conocen por tener dos o más especies que se agrupan al mismo tiempo y en el mismo espacio (Morse 1970). Las asociaciones heteroespecíficas se pueden dar entre individuos que pertenecen a especies relacionadas hasta individuos que pertenecen a especies de diferentes órdenes. Así, las asociaciones heteroespecíficas se encuentran en una amplia gama de taxones (Stensland et al. 2003), incluidos peces (Sazima et al. 2007), primates (Stensland et al. 2003) y aves (Powell 1989, Campobello et al. 2012).

### **3.- Nicho ecológico**

Un nicho ecológico se describe como un conjunto de condiciones bióticas y abióticas en las que una especie es capaz de persistir y mantener tamaños de población estables (Holt 2009). La temperatura juega un papel fundamental en un nicho, ya que puede afectar a los individuos en múltiples niveles: enzimáticos, fisiológicos, bioquímicos, entre otros (Fry 1971), y por lo tanto, tiene una gran influencia en el desarrollo de los individuos (Sims et al. 2006). A consecuencia del calentamiento global, los intervalos de temperatura sobre la tierra se han modificado y para poder conservar su nicho ante los cambios climáticos, las especies deben modificar sus rangos geográficos en busca de su régimen climático ancestral (Wiens y Graham 2005). En general esta modificación de rangos geográficos se da a través del movimiento hacia los polos y hacia elevaciones más bajas, de esta manera las especies logran igualar las características ambientales de su nicho de origen (Wiens y Graham 2005). Las especies que no logran adaptarse a los cambios climáticos pueden estar en riesgo de extinción, debido a que las generaciones descendientes siguen patrones evolutivos manteniendo características ligadas al nicho ecológico. Por lo tanto, si las condiciones actuales cambian, las especies podrían ya no estar adaptadas a las nuevas condiciones. Por esta razón, se ha asociado al conservadurismo de nicho con una de las causas de grandes extinciones masivas en la historia (Huey y Ward 2005).

### **4.-Ecosistemas de agua dulce en peligro**

Los ecosistemas de agua dulce están entre los más alterados del mundo (García-Berthou et al. 2015). Al igual que las islas, éstos son particularmente vulnerables por su alta endemividad y porque las comunidades que viven en ellos están aisladas de los sistemas que los rodean y no pueden aprovechar recursos fuera de los ríos o lagos (Moyle y Light 1996). Los cambios y perturbaciones en la calidad del agua ponen en riesgo la supervivencia y condición de las comunidades que habitan en ellos (Vorosmarty et al. 2010). Los ríos representan un reservorio

importante de diversidad biológica y cumplen con funciones ecológicas vitales para proveer a la sociedad de servicios ecosistémicos, tales como, energía hidroeléctrica, tomas de agua y alimento (de Groot et al. 2012). México alberga en su territorio el 6% de las especies de peces de agua dulce del mundo, o el 60% de las especies de América del Norte; es decir, 506 especies pertenecientes a 47 familias (De La Vega-Salazar et al. 2003).

## **5.- Invasión**

Las especies invasoras son una de las mayores amenazas a la biodiversidad (Lodge 1993, Wilcove et al. 1998, Ehrenfeld 2010) y servicios ecosistémicos (Vitousek et al. 1997, Arim et al. 2006, Pejchar y Mooney 2009). Una especie invasora se define como aquella que es capaz de establecer poblaciones viables fuera de su rango nativo y que logra proliferar, extenderse y persistir (Elton 1958, Mack et al. 2000). El establecimiento y el crecimiento poblacional de especies invasoras daña las comunidades nativas y las funciones del ecosistema (Sanders et al. 2003), y estas especies son responsables de los cambios en la estructura y la composición de las comunidades ecológicas, a través de la depredación, la competencia, transmisión de enfermedades y degradación del hábitat (Simon y Townsend 2003, Arim et al. 2006). Estos cambios conducen a una interrupción en la productividad y ciclos de disponibilidad de nutrientes dentro del hábitat, que influyen en la estructura trófica y la dinámica de la población (Parker et al. 1999). Todos los cambios que las especies invasoras causan en los lugares donde se establecen pueden en última instancia conducir a la pérdida de especies nativas y la homogeneización de la vida silvestre (Vitousek et al. 1997, Arim et al. 2006). Según Clavero y Garcia-Berthou (2005) las especies invasoras son la principal causa de extinción de especies de aves y la segunda principal causa de la extinción de peces y mamíferos.

## 5.1 Poecílidos, especies exitosas en la invasión

Los hábitats de agua dulce, se han sometido a una gran cantidad de invasiones biológicas que han causado efectos negativos para las faunas locales. Algunas causas de estas invasiones han sido de manera intencional. Por ejemplo, la introducción de especies depredadoras como la lobina o la carpa para la pesca deportiva (Contreras-MacBeath et al. 2014). Algunas otras invasiones se han causado de manera accidental como producto de las actividades acuiculturales. Por ejemplo, las derivadas de la introducción de mojarra del norte (*Herichthys cyanoguttatus*), guatopote jarocho (*Poeciliopsis gracilis*) y el guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*), (Contreras-MacBeath et al. 1998). Entre las invasiones más exitosas, están la de los peces tropicales y subtropicales que llegan hasta las zonas templadas, como en el caso de los peces poecílidos. Estos peces tienen una amplia distribución geográfica, se localizan desde el noreste de los Estados Unidos hasta el sur del Río de la Plata en la parte norte de Argentina, con gran diversificación taxonómica en América Central y México (Trujillo-Jiménez y Toledo Beto 2007). Se consideran excelentes colonizadores y son capaces de sobrevivir y poblar exitosamente lugares fuera de su nicho nativo (Magurran 2009). Algunos ejemplos son el guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*) y los guppis (*Poecilia reticulata*), que han tenido una gran facilidad para invadir debido a su amplio rango de hábitats y principalmente por su tolerancia térmica (Magurran 2005, Deacon et al. 2011, Carrillo y Macías-García 2015). Algunos estudios señalan que los poecílidos también ejercen acoso sexual hacia las especies nativas, un ejemplo es el cortejo e intento de cópula de los guppis machos hacia las hembras goodeidos *Skiffia bilineata* (Valero et al. 2008). Esto ha conducido a la pérdida de oportunidades de alimentación (Magurran y Seghers 1994) para los individuos nativos, aumento en el riesgo de depredación (Pocklington y Dill 1995) y gasto de energía. Por lo tanto, además del estrés antropogénico debido a la introducción de especies, el acoso a hembras por parte de los machos exóticos

podría generar una carga adicional en cuanto a peligro de extinción en poblaciones de peces endémicos mexicanos (Valero et al. 2008).

## **5.2 *Pseudoxiphophorus bimaculatus***

El guatopote manchado es un pez perteneciente a la familia de los poecílidos. Estos peces habitan naturalmente en aguas cálidas a una altitud por debajo de los 1430 masl (Fig. 1). Se ubican principalmente en la Vertiente del Atlántico, en las partes medias y bajas de arroyos desde el río Misantla, Ver., al sur hasta el río Prinzapolka, Nicaragua (Miller et al. 2009). Tienen preferencia por zonas con corrientes de movimiento lento, en las orillas de los cuerpos de agua, principalmente a menos de un metro de profundidad (Carrillo y Macías-García 2015). Los guatopotes manchados presentan dimorfismo sexual, y el principal carácter que distingue a los machos de las hembras es la modificación de los radios de la aleta anal, que en los machos forma el gonopodio (Gómez-Márquez et al. 1999, Valero et al. 2008).

La talla entre los sexos es diferente ya que las hembras alcanzan dimensiones más grandes (69 mm de longitud) que los machos (60 mm de longitud) (Gómez-Márquez et al. 1999). Tienen un ciclo reproductivo continuo, presentando su mayor abundancia en verano (Gómez-Márquez et al. 1999). Es una especie carnívora, ya que se alimenta principalmente de insectos que se encuentran en la superficie, teniendo una predilección por dípteros y coleópteros (Trujillo-Jiménez y Toledo Beto 2007).

## 6.- Goodeidos, especies mexicanas amenazadas

Estudios previos han señalado que la introducción de peces exóticos en el Centro de México ha provocado que las poblaciones de especies nativas declinen (Alcaraz et al. 2015). Uno de los grupos más representativos entre los peces nativos es el que conforman las 45 especies endémicas de la subfamilia Goodeinae (Froese y Pauly 2013). De estas 45 especies, 17 se consideran ya en peligro de extinción (IUCN 2013).

La amenaza que los poecílidos exóticos provocan a los goodeidos, se debe principalmente a las semejanzas que existen entre ellos en cuanto a tamaño y uso del hábitat (Valero et al. 2008). Uno de los ejemplos más catastróficos es el del pez zoogui (*Zoogoneticus tequila*) que se encuentra ya extinto en campo. El último reporte de este pez se dio en el 2009, y entonces se le consideraba como al borde de la extinción debido a que la última poza donde fue registrado medía solo cuatro metros de ancho y había seis guppis por cada zoogui en ella (Magurran 2009). De forma similar, el guatopote manchado se estableció en el Lago de Zempoala, Edo de Morelos, desde hace alrededor de 12 años y ahí cohabita con el goodeido nativo y endémico de México mexcalpique (*Girardinichthys multiradiatus*), que se considera una especie amenazada (IUCN 2017, Carrillo y Macías-García 2015).

La familia Goodeinae tiene una dieta variada que abarca alimentos tanto de origen animal (copépodos, diaptómidos) como de origen vegetal (algas). Incluye todos los tipos de consumidores: carnívoros (*Allophorus*), herbívoros (*Ameca*) y omnívoros (*Xenotoca*). Por lo tanto, estas especies no se restringen a forrajear únicamente en el fondo (Salgado et al. 2007). Debido a estas características cabe destacar el traslape considerable en cuanto a su dieta con el poecílido invasor guatopote manchado y las grandes similitudes ecológicas que existen entre estas dos especies (Carrillo y Macías-García 2015) (Cuadro 1).

### **6.1 *Girardinichthys multiradiatus***

El Mexcalpique es un pez dulceacuícola que pertenece a la familia de los Goodeidae. Es endémico de la meseta central de México, particularmente de la cuenca del Río Lerma. Habita en aguas frías a una altitud desde los 2200 hasta los 2800 masl (Fig. 1), principalmente en las orillas de los lagos y arroyos a no más de un metro de profundidad (Carrillo y Macías-García 2015). Se refugia principalmente entre la densa capa de vegetación acuática que se presenta en estos lugares. Es un organismo vivíparo de talla mediana (30-50 mm de largo). Por lo regular las hembras alcanzan mayor talla que los machos (Gómez et al. 2010), y tienen un marcado dimorfismo sexual en el que el macho presenta una aleta anal modificada que funciona como un órgano que facilita la fecundación interna (Macías-García 1994). Su actividad reproductiva se mantiene constante durante todo el año (Macías-García y Saborío 2004, Gómez et al. 2010), presentando mayor abundancia en verano (Salgado et al. 2007).

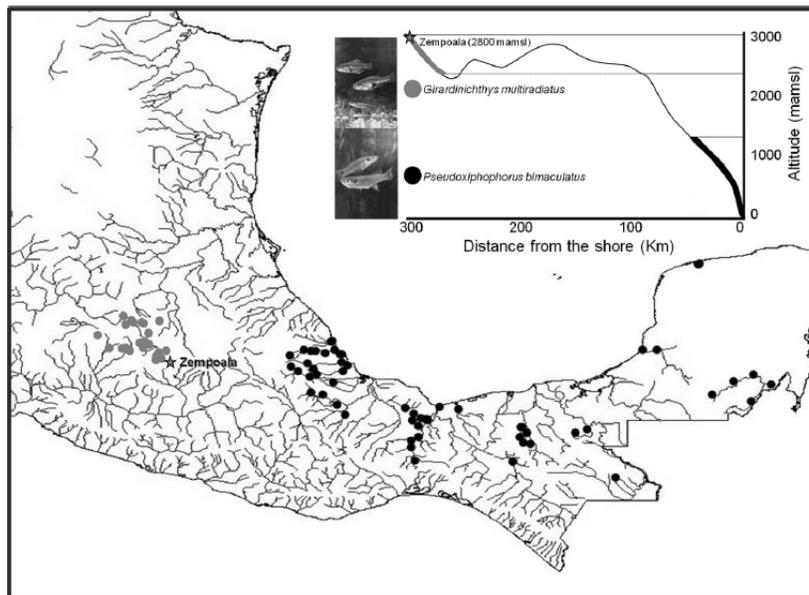


Figura 1. Ubicación de las dos especies de estudio. El mexcalpique (círculos grises) se encuentra exclusivamente en las tierras altas del centro de México (recuadro: perfil altitudinal del centro de México desde el sur de Veracruz hasta el sur del cinturón volcánico transmexicano), mientras que a una altitud más baja a unos 1300 m se encuentra el guatopote manchado (círculos negros), (Carrillo y Macías-García 2015).

**Cuadro 1. Resumen de las características principales de la especie nativa *G. multiradiatus* y la especie invasora *P. bimaculatus*.**

Características	<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	Referencias
<u>Ecológicas</u>			
Amplia distribución geográfica		X	(Trujillo-Jiménez and Toledo Beto 2007)
Habitación zonas poco profundas (orillas de lagos y ríos)	X	X	(Carrillo and Macías-García 2015)
Abundante fuera de su rango nativo		X	(Magurran 2009)
Viven en ecosistemas de aguas cálidas.		X	(Carrillo and Macías-García 2015)
Viven en ecosistemas de aguas frías	X		(Carrillo and Macías-García 2015)
Excelentes colonizadores		X	(Trujillo-Jiménez and Toledo Beto 2007) (Magurran 2009)
<u>Reproductivas</u>			
Dimorfismo sexual (modificación aleta anal en machos)	X	X	(Macías-García 1994) (Gómez et al. 2010)
Presencia de gonopodio en machos		X	(Valero et al. 2008)
Mayor longitud en hembras que en machos	X	X	(Gómez-Márquez et al. 1999, Gómez et al. 2010)
Ciclo reproductivo continuo	X	X	(Gómez-Márquez et al. 1999, Macías-García and Saborío 2004, Gómez et al. 2010)
<u>Alimenticias</u>			
Forrajeo en grupo	X	X	(Griffiths 1997, Bleakley et al. 2007)

<b>Forrajeo en el fondo</b>	X		<b>(Salgado et al. 2007)</b>
<b>Forrajeo en la superficie</b>	X	X	<b>(Salgado et al. 2007, Trujillo-Jiménez and Toledo Beto 2007)</b>
<b>Consumidores carnívoros</b>	X	X	<b>(Salgado et al. 2007, Trujillo-Jiménez and Toledo Beto 2007)</b>
<b>Consumidores herbívoros</b>	X		<b>(Salgado et al. 2007)</b>

## 7.- Justificación

Comparando la abundancia de los juveniles de *G. multiradiatus* y *P. bimaculatus* en el Lago de Zempoala, Morelos, se encontró que el mexcalpique solo tiene dos picos reproductivos y únicamente es abundante en invierno cuando el guatopote manchado es escaso. Mientras que, en el Lago de Tonatiahua, Morelos, (donde el guatopote manchado no se ha introducido) el patrón es diferente, en invierno hay menos abundancia, pero se mantiene estable, lo que señala el impacto negativo de la especie invasora en la Laguna de Zempoala (Carrillo and Macías-García 2015). Esto sugiere que el mexcalpique ha tenido que desarrollar estrategias para poder coexistir con el guatopote manchado. Por tal motivo, en este estudio se pretende determinar el papel que juega la convivencia temprana del guatopote manchado con el pez nativo mexcalpique en las conductas agresivas y de forrajeo bajo un rango térmico.

Tener información sobre las interacciones entre especies nativas e invasoras es una herramienta útil cuando se diseñan estrategias para mitigar y prevenir los resultados negativos de especies invasoras (Sakai et al. 2001, Alcaraz et al. 2005). El estudio de estas interacciones en combinación con el entendimiento de cómo afecta el cambio climático a las poblaciones puede resultar en conocimiento que mejore la eficiencia de futuros planes de manejo. Con base en esto, y debido a la reconocida amenaza que los poecílidos ponen sobre las poblaciones de goodeidos, mi tesis estará enfocada en las interacciones y comportamiento durante el forrajeo entre el invasor *Pseudoxiphophorus bimaculatus* con el goodeido nativo *Girardinichthys multiradiatus* en condiciones de temperatura distintas.

## **8.- Objetivo general**

Evaluar el efecto en el comportamiento de forrajeo de la convivencia generacional, ontogénica e inmediata de una especie nativa con una especie invasora en condiciones de temperatura distintas.

### **8.1 Objetivos particulares**

- 1) Evaluar si los individuos que descienden de una población nativa que está establecida con una especie invasora, se comportan de manera distinta que aquellos que provienen de una población nativa que no ha convivido nunca con el invasor.
- 2) Determinar si el crecer con la especie invasora guatopote manchado modifica los patrones conductuales de agresión y forrajeo de las poblaciones nativas de los goodeidos.
- 3) Analizar el efecto de la temperatura sobre las respuestas conductuales de agresión y forrajeo en los peces nativos.
- 4) Determinar si las respuestas agresivas y de forrajeo difieren dependiendo el sexo de los goodeidos.
- 5) Comparar las diferencias de las respuestas de agresión y forrajeo de cada goodeido focal cuando está con un conespecífico, y cuando está con un heteroespecífico.

## 9.- Métodos

### 9.1 Área de estudio

El Parque Nacional Lagunas de Zempoala, pertenece al municipio de Huitzilac, Morelos y a los municipios de Ocuilán y Arteaga del Estado de México (Bonilla Barbosa y Viana Lases 1997), y está situado en la Faja Transvolcánica mexicana. Dentro de este parque se localizan nuestras dos poblaciones nativas de estudio, una en el lago de Zempoala y otra en el lago de Tonatiahua. El primero presenta una superficie inundada que va de 10.56 hectáreas en la época de estiaje a 1234 hectáreas en la época de lluvias, con 401.73 a 508 m de largo máximo en dirección norte-noreste y sur-suroeste, con un ancho máximo de 403.58 m y un ancho promedio de 207.9 m, con escasa circulación de la masa de agua (Tricart 1985, Arredondo y Aguilar 1987). Este lago se encuentra localizado entre las coordenadas 19°03'00" latitud norte y 99°18'42" longitud oeste a una altitud de 2800 m al pie del cerro Zempoala. Es una cuenca endorreica con drenaje de tipo torrencial que solo lleva agua en la temporada de lluvias y es alimentado permanentemente por el arroyo "Las Trancas" (Rodríguez et al. 2010). El Lago de Tonatiahua, por su parte, está situado entre las coordenadas 19°03'19" latitud norte y a los 99°19'00" longitud oeste, a una altura de 2810 m snm y presenta agua durante todo el año. Tiene una superficie de 53.40 m<sup>2</sup> en el estiaje y de 61.21 m<sup>2</sup> en la época de lluvias. Su ancho máximo es de 231.25 m y el mínimo de 44.70, con 312.80 m a 342 m de largo máximo en dirección oeste-este (García-Rodríguez et al. 2003).



**Figura 2.** Ubicación Parque Nacional Lagunas de Zempoala (Rodríguez et al. 2010).

## 9.2 Colecta de los individuos

### Fase 1 (Esquema 1):

En octubre del 2011 se llevó a cabo la salida a campo, donde se colectaron 20 poecílicos adultos de guatopote manchado y 20 hembras preñadas de mexcalpique: 10 de la laguna de Zempoala y 10 de la laguna de Tonatiahua. Los individuos se capturaron utilizando redes manuales y se colocaron en botes de plástico separados por población y especie. Los botes fueron previamente preparados con agua reposada y medicada con tetraciclina para eliminar enfermedades causadas por bacterias, gotas de *stress-coat* para reducir el estrés de los peces y zeolita para capturar el amonio. Los botes se marcaron con un plumón para evitar confundir la localidad de los peces y se colocaron en una hielera para evitar daño durante el transporte.

Los peces fueron trasladados al laboratorio de Conducta Animal en el Instituto de Ecología UNAM, donde la temperatura ambiente oscila entre los 22°C y 24°C. Se colocaron por población y por especie en distintas peceras que tenían una capacidad de 40 litros cada una. Para trasladar a las hembras de mexcalpique y a los adultos de guatopote manchado de los botes de transporte a las peceras *stock*, primero se les aclimató dejándolos en su bote de transporte con la tapa abierta dentro de la pecera durante 15 minutos. Posteriormente se fue dejando entrar agua de la pecera en el bote para igualar la temperatura, 15 minutos después se soltaron los peces en el agua, y el agua restante de los botes se desechó. Cada población se mantuvo dividida por pecera y los peces fueron medicados por tres días seguidos para eliminar por completo las bacterias. Se alimentaron dos veces al día (por la mañana y por la tarde) con hojuelas. Las hembras se revisaron diariamente para separarlas en maternidades en su misma pecera cuando se encontraban a punto de parir. Los críos se separaron de la madre al mes de haber nacido, y se distribuyeron en peceras que tenían una capacidad de 40L. Las peceras fueron previamente divididas a la mitad de forma

vertical por medio de una pared de policarbonato blanco corrugado, quedando así, en cada lado de la división de la pecera en un espacio de 20L con un filtro y plantas artificiales, cada uno de los siguientes crecimientos:

- **Crecimiento conespecífico (Fig. 2):** se utilizaron 10 peceras con división vertical, repartidas en 5 peceras para Tonatiahua y 5 peceras para Zempoala. En cada mitad de las peceras se introdujeron 3 críos de *G. multiradiatus* de la misma población, teniendo al final un total de 10 réplicas del tratamiento para la población de Zempoala y 10 réplicas del tratamiento para la población de Tonatiahua.
- **Crecimiento heteroespecífico (Fig. 3):** se utilizaron 10 peceras con división vertical, repartidas en 5 peceras para Tonatiahua y 5 peceras para Zempoala. En cada mitad de las peceras se introdujeron dos críos de la especie de *G. multiradiatus* de la misma población y un individuo de la especie *H. bimaculata*, pero en este tratamiento se agregó una división más a cada mitad de las peceras. Esta división era horizontal, movable y de plástico duro transparente, lo que permitía tener separado al adulto de *P. bimaculatus* de los críos de *G. multiradiatus*, teniendo así dos críos de *G. multiradiatus* de un lado de la división movable y un adulto de *P. bimaculatus* del otro lado de la división movable. Esta división movable se retiraba a la hora que los individuos se alimentaban, pero el flujo de agua entre un compartimiento y el otro era continuo. En total se hicieron 10 réplicas del tratamiento para la población de Zempoala y 10 réplicas para la población de Tonatiahua.

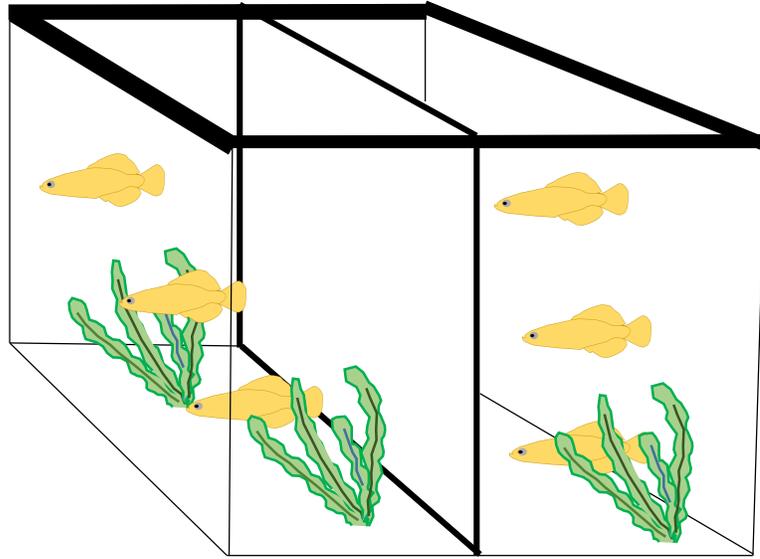


Figura 2.- Esquema que muestra la distribución de los peces en cada crecimiento conespecífico.

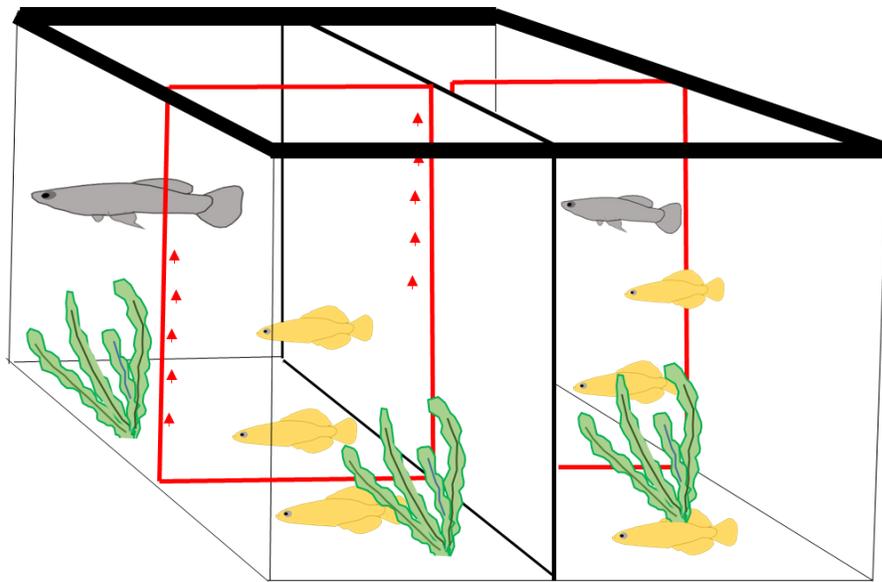


Figura 3.- Esquema que muestra la distribución de los peces en cada tratamiento heteroespecífico. Las flechas rojas representan la dirección de movimiento de la división transparente que se retiraba a la hora del forrajeo.

### 9.3 Experimento

#### Fase 2 (Esquema 2):

Cuando los peces alcanzaron la edad adulta, se trasladaron a una cámara ambiental (Fig. 4), en donde se colocaron de manera independiente en peceras con capacidad de 2L. Se etiquetaron de forma individual tomando en cuenta la población, el sexo y el crecimiento de cada uno. Cuando todos los individuos quedaron etiquetados, se dejaron aclimatar a temperatura ambiente (23°C) por 24 horas. Pasado el tiempo de aclimatación, se iniciaron las observaciones focales por individuo tomando en cuenta las siguientes condiciones:

Población origen (todos los mexcalpique se observaron con otros mexcalpique de su misma población):

- Población del Lago de Tonatiahua
- Población del Lago de Zempoala

Especie:

- Conespecífico. –se colocaron a dos *G. multiradiatus* de la misma población a interactuar en la misma pecera (uno focal y uno estímulo).
- Heteroespecífico. – se colocaron a un *G. multiradiatus* (focal) y a un *P. bimaculatus* (estímulo) a interactuar en la misma pecera

Sexo:

- Sexo opuesto: si el individuo focal era hembra, se ponía a interactuar con un individuo estímulo macho y viceversa.
- Mismo sexo: si el individuo focal era macho, se ponía a interactuar con otro individuo estímulo que fuera macho. Lo mismo para los individuos focales hembras.

Temperatura: todas las observaciones se realizaron bajo un rango térmico de 7 temperaturas: 26°C, 24°C, 22°C, 20°C, 18°C, 16°C y 14°C.

Los registros se realizaron por 10 minutos para cada individuo, frente a las siguientes variables de respuesta:

Alimenticias (2 variables):

- latencia de forrajeo (tiempo que el individuo tardó en empezar a comer).
- duración de forrajeo (tiempo total que el individuo pasó comiendo).

Agresivas (6 variables):

- frecuencia de contacto (veces que el individuo tocó a otro con la cola o con todo el cuerpo durante los 10 min. de observación).
- frecuencia de persecución (veces que el individuo persiguió a otro durante los 10 min. de observación).
- duración de persecución (tiempo que un individuo pasó persiguiendo a otro).
- frecuencia de mordida (veces que el individuo mordió durante los 10 min. de observación)
- frecuencia de enfrentamiento (número de veces que dos individuos pelearon durante los 10 min. de observación)
- duración de enfrentamiento (tiempo que dos individuos pasaron pelando).

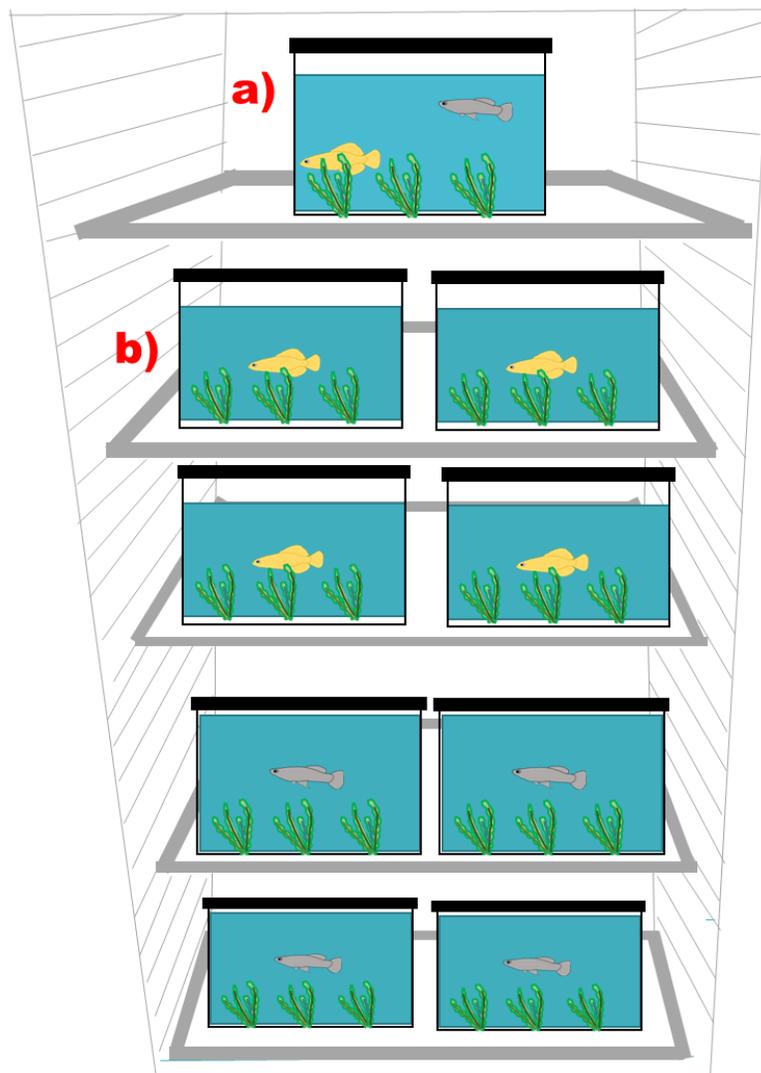
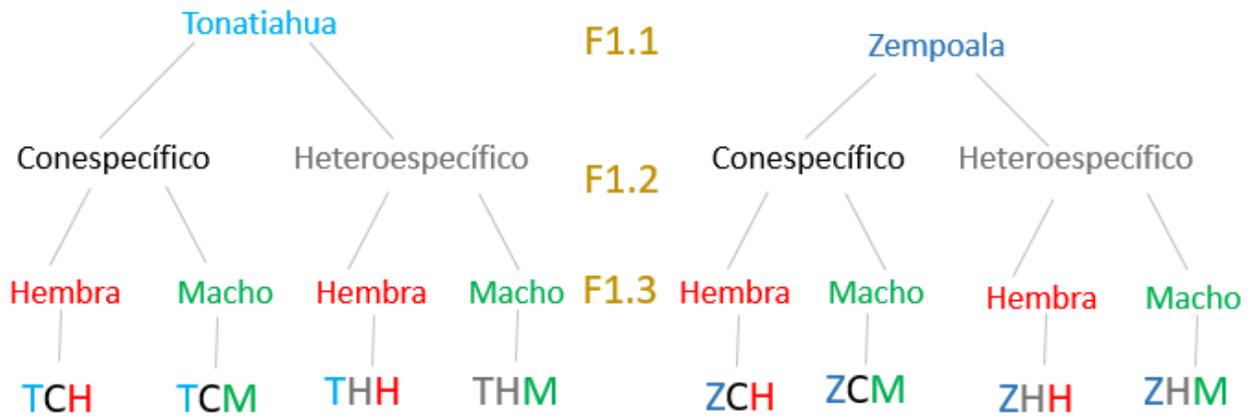


Figura 4. Esquema que muestra la distribución de los peces en la cámara ambiental, **a)** pecera de observaciones, **b)** peceras de aclimatación individual.

**Esquema 1. Diagrama que muestra el desarrollo de la metodología en la fase 1 (crecimiento de los peces).**



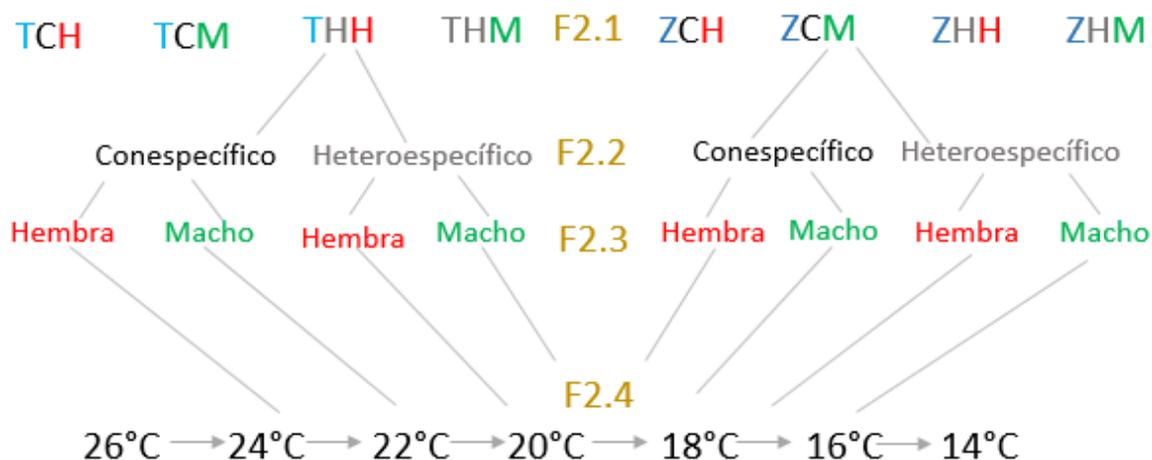
**F1.1** Se colectaron hembras preñadas de *G. multiradiatus* en dos lagos: Lago de Tonatiahua y Lago de Zempoala. En este segundo lago, además de colectar hembras preñadas, se colectaron adultos de *P. bimaculatus*. Cuando los peces llegaron al laboratorio, se colocaron en diferentes peceras separados por población y especie. Las hembras que estaban a punto de parir, se separaron en maternidades, y al mes de nacidos, los críos se separaron de la madre y se dividieron en dos tipos de crecimiento (conespecífico y heteroespecífico).

**F1.2** Para el crecimiento conespecífico se introdujeron 3 críos de *G. multiradiatus* de la misma población en cada mitad de pecera.

Para el crecimiento heteroespecífico se introdujeron 2 críos de la especie de *G. multiradiatus* de la misma población y 1 adulto de la especie *H. bimaculata*, en cada mitad de pecera, pero en este tratamiento se agregó una división móvil que solo se retiraba a la hora que los individuos se alimentaban.

**F1.3** Cuando los peces alcanzaron la edad adulta, se trasladaron a una cámara ambiental, y se colocaron de manera individual en peceras pequeñas, las cuales se etiquetaron tomando en cuenta: población, sexo y crecimiento al que pertenecían.

**Esquema 2. Diagrama que muestra el desarrollo de la metodología en la fase 2 (observaciones en la cámara ambiental)**



**F2.1** Después de etiquetar a los individuos, estos se dejaron aclimatar en la cámara ambiental por 24 horas a temperatura ambiente (24°C), y pasado este tiempo se inició con las observaciones.

**F2.2** A cada individuo se le realizaron 2 tipos de observaciones: conespecíficas, donde se pusieron a interactuar a dos *G. multiradiatus* de la misma población, asignando uno como el focal, y las observaciones heteroespecíficas, donde se pusieron a interactuar a un *G. multiradiatus* (individuo focal) con un *P. bimaculatus*.

**F2.3** Cada tipo de observación (conespecífica, heteroespecífica) se realizó tomando en cuenta el sexo del individuo focal, por lo que cada uno se probó con los de su mismo sexo y con los del sexo opuesto.

**F2.4** Todas las observaciones se realizaron bajo un rango térmico que iba de los 26°C a los 14°C.

Las 8 variables de respuesta que se utilizaron fueron: contacto, frecuencia de persecución, duración de persecución, frecuencia de mordida, frecuencia de enfrentamiento, duración de enfrentamiento, latencia de forrajeo, duración de forrajeo.

NOTA: Para fines prácticos y que el esquema fuera más claro, solo se ejemplificó una etiqueta de cada población (THH y ZCM), pero el procedimiento se realizó de la misma manera en todas las etiquetas que muestra el esquema.

#### **9.4 Análisis estadísticos**

Los diferentes comportamientos observados en los peces y su relación con los distintos tratamientos experimentales, fueron analizados utilizando modelos lineales de efectos mixtos (lme, por sus siglas en inglés), con distribución binomial negativa. La selección de los modelos se realizó con base en los criterios de Akaike (AIC) y de información Bayesiana (BIC). Finalmente, los modelos seleccionados fueron probados utilizando la prueba de Wald para evaluar la significancia de sus parámetros. El análisis se realizó utilizando el lenguaje estadístico R y el paquete lme4 (R 2018).

#### **10.- Resultados**

Las diferencias en los comportamientos observados están explicadas principalmente por el sexo de los individuos y temperatura a la que se realizó la observación. Los modelos seleccionados se muestran en el Cuadro 1.

**Cuadro 1: Modelos binomiales negativos mixtos seleccionados para cada comportamiento observado. Los parámetros significativos en el modelo fueron probados con la prueba de Wald.**

Comportamiento	Tratamiento	Estimado	Error Std.	Anova	Chisq	Pr(>Chisq)
Contacto (eventos)	sexoM	0.47	0.15	III	9.26	0.0023
	osbservaciónM	-0.06	0.13	III	0.2	0.6533
	cardumenHet	-0.17	0.08	III	3.9	0.0484
	sexoM:osbservaciónM	0.38	0.17	III	5.06	0.0245
Persecución (eventos)	sexoM	8.4	2.84			
	temperatura	0.41	0.11	III	8.73	0.0031
	sexoM:temperatura	-0.31	0.12	III	13.46	0.0002
Persecución (seg.)	sexoM	0.89	0.36	II	6.28	0.0122
	temperatura	0.17	0.05	II	12.56	0.0004
Mordida (eventos)	sexoM	0.93	0.15	II	37.65	0
	cardumenHet	-0.45	0.09	II	25.04	0
	temperatura	0.06	0.01	II	25.2	0
Enfrentamiento (eventos)	sexoM	1.83	0.46	II	16.18	0.0001
	temperatura	0.13	0.04	II	11.09	0.0009
Enfrentamiento (seg.)	poblaciónZempoala	2.91	0.65			
	sexoM	4.06	0.63	III	19.93	0
	temperatura	0.13	0.04	III	41.41	0
	poblaciónZempoala:sexoM	-3.37	0.75	III	8.66	0.0033
Forrajeo (latencia)	poblaciónZempoala	-0.2	0.08	II	6.7	0.0096
	temperatura	-0.04	0.01	II	20.75	0
Forrajeo (seg.)	poblaciónZempoala	-0.16	0.06	II	8.48	0.0036
	sexoM	0.23	0.06	II	16.16	0.0001
	temperatura	0.05	0.01	II	52.46	0

## **10.1 Convivencia durante el desarrollo**

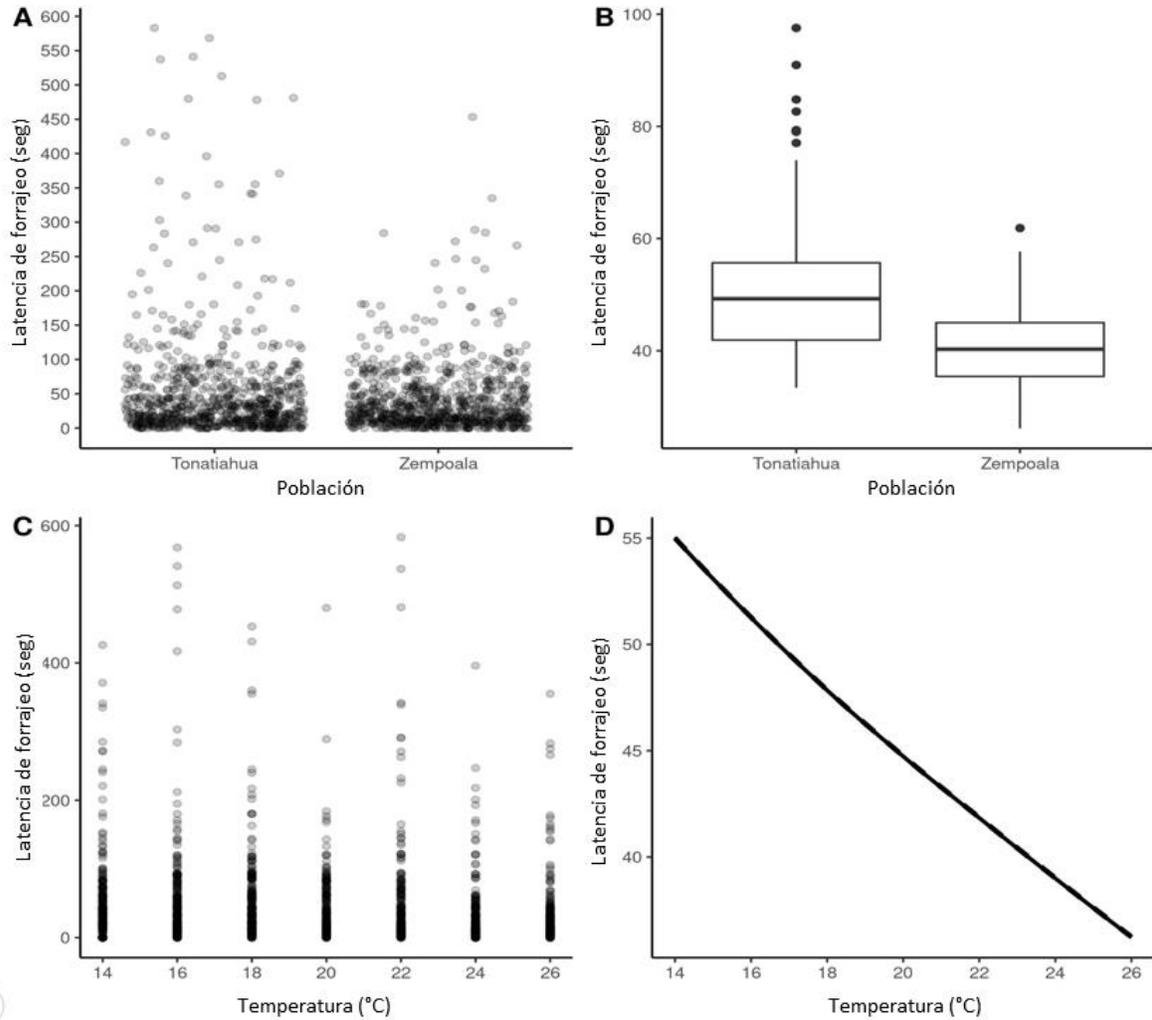
Los juveniles de Zempoala y Tonatiahua que crecieron conviviendo con conespecíficos llegaron en su mayoría a la madurez (27 de 30 y 20 de 30, respectivamente). Así mismo, los juveniles de Zempoala que crecieron conviviendo con invasores también llegaron en su mayoría a la madurez (15 de 20); por el contrario, ningún juvenil de Tonatiahua que creció conviviendo con el invasor alcanzó la madurez (Cuadro 2)

**Cuadro 2. Proporción de los individuos que alcanzaron la madurez sobre el total de individuos de cada tratamiento. Se muestra que el menor número de individuos en alcanzar la madurez se presentó en el tratamiento heteroespecífico de la población de Tonatiahua.**

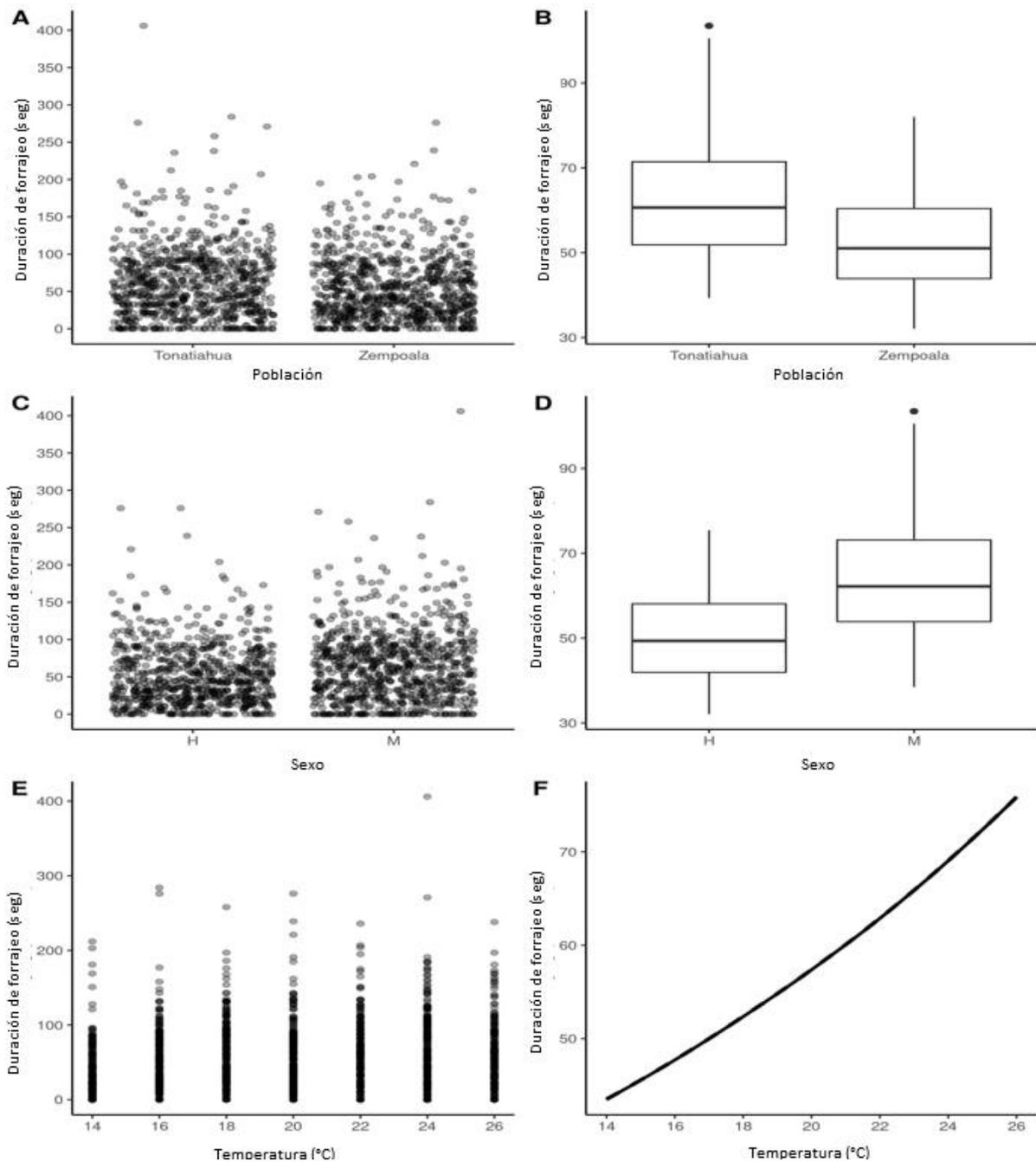
Tipo de crecimiento	No. de peces que alcanzaron la madurez en Zempoala/Total de individuos	No. de peces que alcanzaron la madurez en Tonatiahua/Total de individuos
Conespecífico	27/30	28/30
Heteroespecífico	15/20	0/20

## 10.2 Forrajeo

El comportamiento de forrajeo tanto en latencia como en duración fue mayor en peces de Tonatiahua en comparación con los de Zempoala (Tabla 1; Figura 1: A-B y Figura 2: A-B, respectivamente). Además, el aumento en la temperatura disminuyó la latencia de forrajeo, pero incrementó la duración del mismo (Tabla 1; Figura 1: C-D y Figura 2: E-F, respectivamente). Finalmente, los machos tomaron más tiempo para forrajear que las hembras (Figura 2: C-D).



**Figura 1:** Latencia de Forrajeo (max = 600 seg). Paneles A y B muestran la comparación entre el origen poblacional de los individuos. El panel C muestra la relación de la latencia de forrajeo de ambas poblaciones con la temperatura (°C). El panel D muestra el modelo que mejor describe la latencia de forrajeo y la temperatura, las líneas punteadas representan el intervalo de confianza (95%).

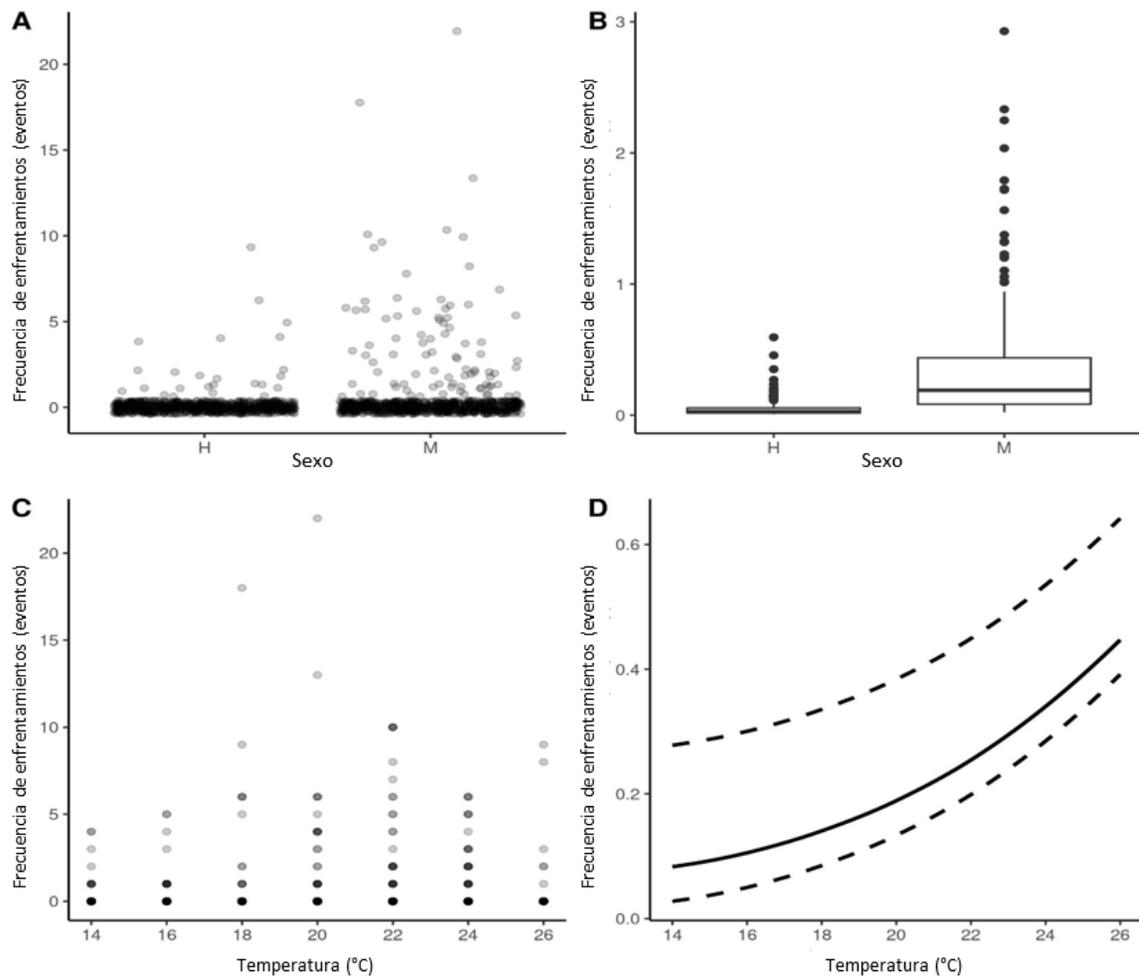


**Figura 2:** Duración de forrajeo (max = 600 seg). Los paneles A y B muestran la comparación entre el origen poblacional de los individuos. Los paneles C y D muestran la comparación entre sexos. El panel E muestra la relación de la duración de forrajeo de hembras y machos de ambas poblaciones, con la temperatura (°C). El panel F muestra el modelo que mejor describe la relación entre duración de forrajeo y temperatura, las líneas punteadas representan el intervalo de confianza (95%).

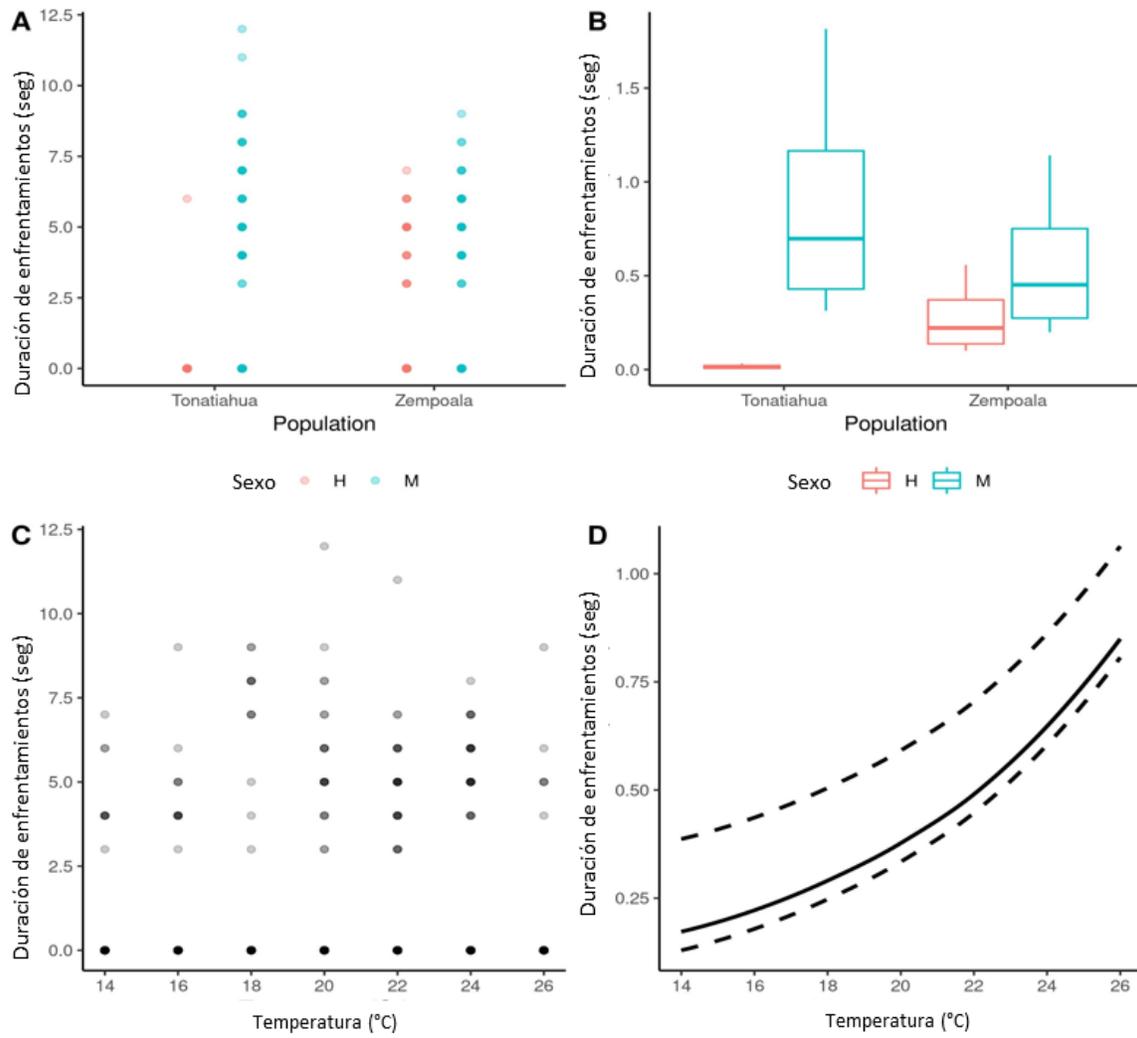
## **10.3 Agresión**

### **10.3.1 Enfrentamientos**

La frecuencia y duración de los enfrentamientos fue mayor en machos (Tabla 1; Figura 3: A-B y Figura 4: A-B, respectivamente). La duración del comportamiento fue diferente entre poblaciones (Figura 4: A-B). La duración de los enfrentamientos de las hembras de Tonatiagua fue menor que la de los machos. Además, las hembras de Zempoala dedicaron más tiempo a los enfrentamientos que las hembras de Tonatiagua. En general la temperatura afectó de manera significativa los enfrentamientos en los peces tanto en frecuencia como en duración, y los picos del comportamiento fueron entre los 22°C y 24°C (Figura 3: C-D y Figura 4: C-D).



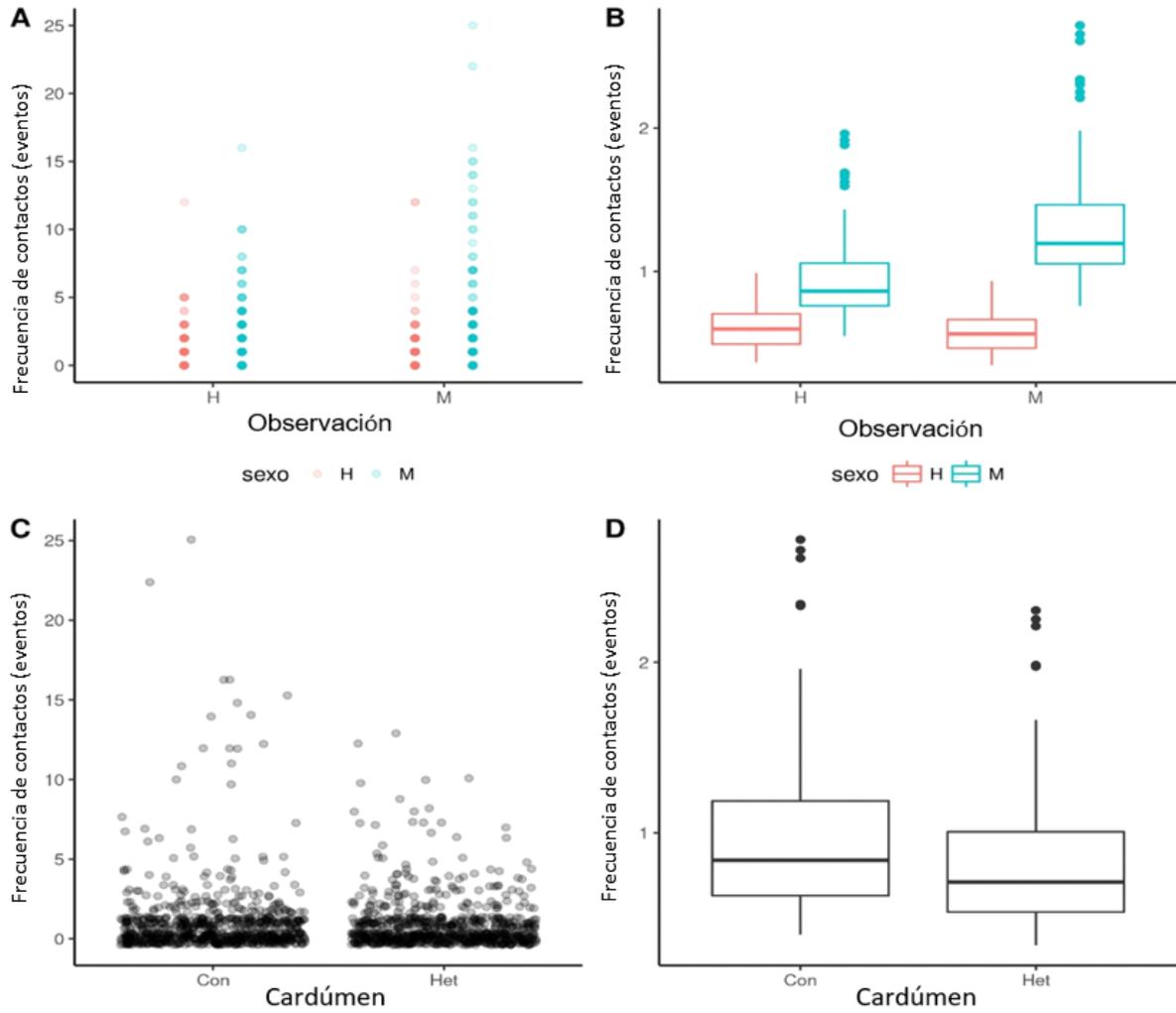
**Figura 3:** Frecuencia de enfrentamientos durante los diez minutos de la observación. El panel A y B muestran la comparación entre sexos. El panel C muestra la relación de la frecuencia de forrajeo en ambas poblaciones con la temperatura. El panel D muestra el modelo que mejor describe la relación entre frecuencia de forrajeo y la temperatura, las líneas discontinuas representan el intervalo de confianza (95%).



**Figura 4:** Duración de enfrentamientos (max. 600 seg). Los paneles A y B muestran la comparación entre el origen poblacional y el sexo de los individuos. El panel C muestra la relación de la duración de los enfrentamientos de ambas poblaciones con la temperatura (°C). El panel D muestra el modelo que mejor describe la relación entre la duración de los enfrentamientos y la temperatura, las líneas discontinuas muestran el intervalo de confianza (95%).

### **10.3.2 Contacto**

El comportamiento de contacto fue mayor en machos, cuando el focal tenía un compañero del mismo sexo (Tabla 1; Figura 5: A-B). Además, tuvieron mayor contacto cuando su compañero era conespecífico que cuando era heteroespecífico (Tabla 1; Figura 5: C-D).

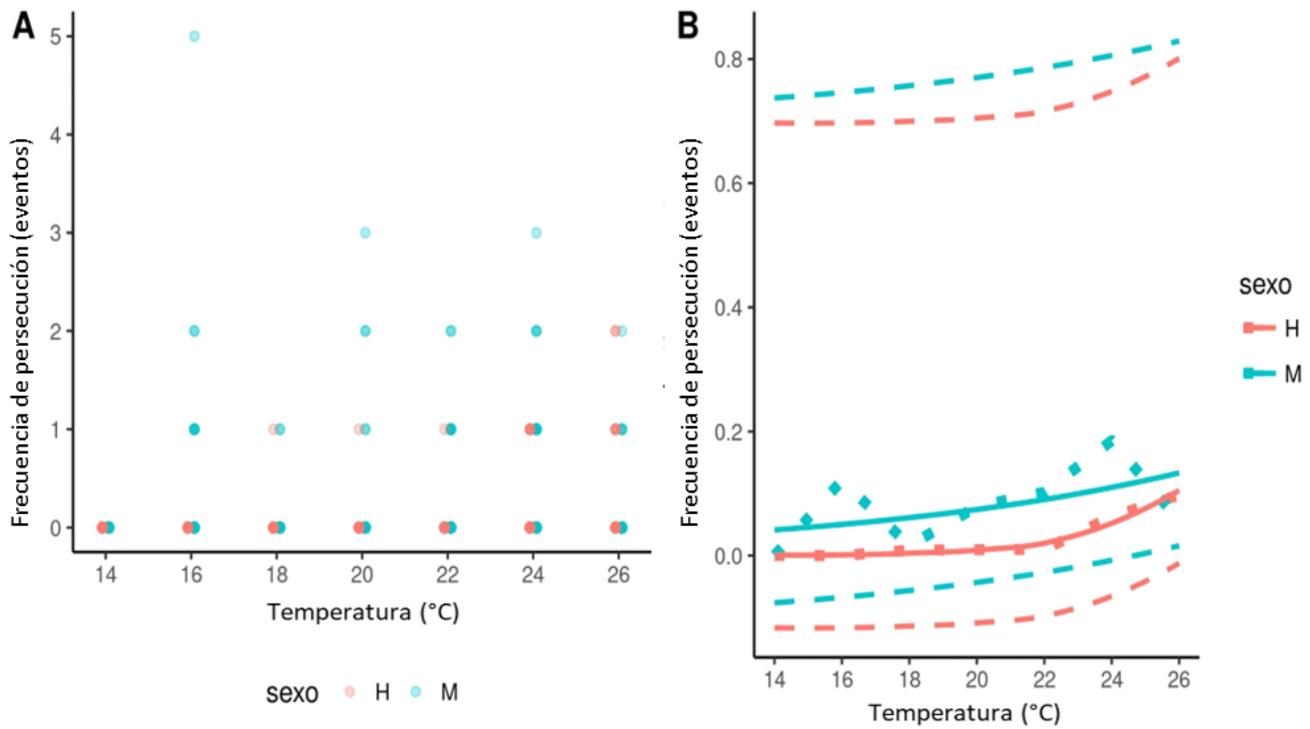


**Figura 5:** Eventos de contacto durante los diez minutos de observación. Los paneles A y B muestran la comparación entre el origen poblacional y el sexo de los individuos. El panel C y D muestran la relación entre el tipo de interacción (conespecífico, heteroespecífico) y los eventos de contacto.

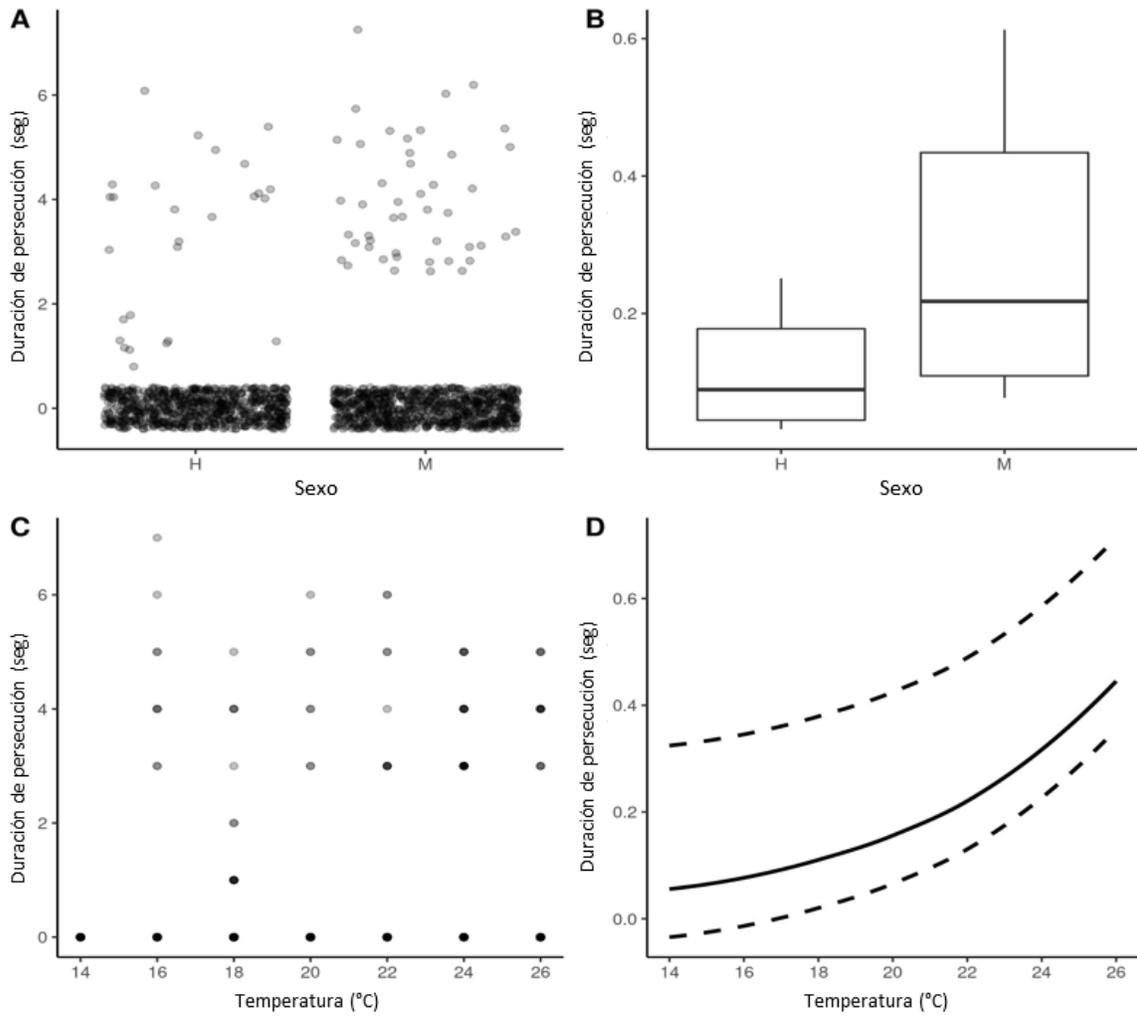
### **10.3.3 Persecución**

El comportamiento de persecución fue mayor a temperaturas altas, tanto en frecuencia como en duración (Tabla 1; Figura 6: A-B y figura 7: C-D, respectivamente).

Además, los machos muestran mayor frecuencia de persecuciones que las hembras (Figura 6: A-B), hubo un aumento de la duración de las persecuciones en relación con las temperaturas más altas (Figura 7: C-D). En general las persecuciones en los machos duraron más que en las hembras (Tabla 1; Figura 6: A-B).



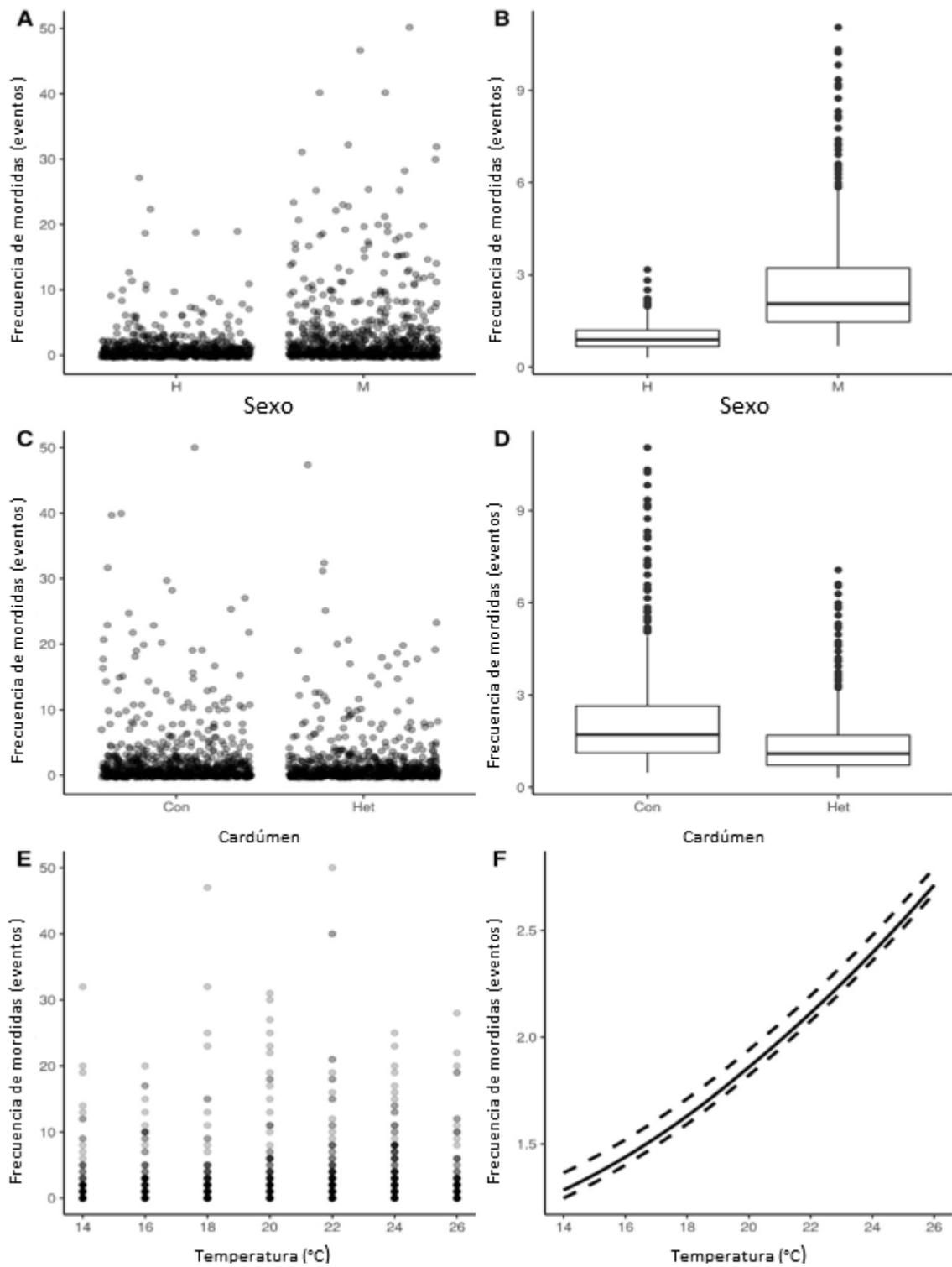
**Figura 6:** Los eventos de persecución durante los 10 minutos de observación. El panel A muestra la relación de los eventos de forrajeo de hembras y machos de ambas poblaciones con la temperatura. El panel B muestra el modelo que mejor describe la relación entre frecuencia de persecuciones y la temperatura, las líneas discontinuas representan el intervalo de confianza.



**Figura 7:** Duración de las persecuciones durante los 10 minutos de observación. Los paneles A y B muestran la comparación entre hembras y machos. El panel C muestra la relación de la duración de forrajeo con la temperatura. El panel D muestra el modelo que mejor describe la relación entre la duración de las persecuciones y la temperatura, las líneas discontinuas muestran el intervalo de confianza (95%).

#### **10.3.4 Mordidas**

Las mordidas fueron mayores en machos que en hembras, cuando los peces estaban acompañados por un conespecífico (Tabla 1; Figura 8: A-B y C-D, respectivamente). Además, los eventos de mordidas aumentaron con la temperatura, alcanzando su punto máximo entre 20 y 24°C (Tabla 1; Figura 8: E-F).



**Figura 8:** Eventos de mordidas durante los diez minutos de observación. El panel A y B muestran la comparación entre sexos. El panel C y D muestran la relación entre el tipo de interacción (conespecífico, heteroespecífico) y la frecuencia de mordidas. El panel E muestra la relación de la frecuencia de mordidas de ambas poblaciones con la temperatura (°C). El panel F muestra el modelo que mejor describe la relación entre la frecuencia de mordidas y la temperatura, las líneas discontinuas muestran el intervalo de confianza (95%)

## 11.- Discusión

Los resultados sugieren que existe un efecto de la presencia de los poecílicos invasores en el hábitat de los goodeidos nativos, produciendo cambios en su abundancia, y en algunas de sus actividades vitales como es el forrajeo. Aunado a esto, los cambios en la temperatura también sugieren que existe un efecto, que produce modificaciones en la actividad de los goodeidos.

En la convivencia durante el desarrollo de los juveniles de Tonatiahua con el poecílico invasor, ninguno de los individuos alcanzó la madurez. El aumento en la temperatura favoreció el desempeño en el forrajeo de la población de Tonatiahua a diferencia de la población de Zempoala. En los eventos agresivos (mordidas, contactos, persecución, y enfrentamientos), al aumentar la temperatura aumentó la frecuencia de agresiones en ambos sexos. Con respecto al sexo, los machos de la población de Tonatiahua pasaron más tiempo en enfrentamientos, a diferencia de los machos de Zempoala. Lo opuesto ocurrió con las hembras, donde las de Tonatiahua invirtieron menos tiempo en los enfrentamientos a diferencia de las hembras de Zempoala. Sin embargo, en general, los machos fueron más agresivos que las hembras, sobre todo en presencia de un conespecífico de su mismo sexo.

La dificultad de distinguir entre correlaciones y causas del declive de una población ha sido ampliamente debatida a lo largo del tiempo (Clavero y Garcia-Berthou 2005, Roy et al. 2012). Debido a la gran cantidad de mecanismos que actúan sobre un mismo sistema, es difícil determinar el vínculo causal de una disminución o extinción en el hábitat de cualquier especie (Roy et al. 2012). Actualmente existen estudios que proporcionan evidencia de que las especies invasoras son uno de los mecanismos que ejercen un impacto significativo en las especies nativas, y en algunos casos contribuyen al declive e incluso la extinción de poblaciones (Zambrano et al. 2010, Vila et al. 2011, Roy et al. 2012). En el estudio que Roy et al. (2012) llevaron a cabo en comunidades de mariquitas en

Europa, sus resultados demuestran que las especies invasoras son responsables del declive de especies nativas, ya que, de ocho especies de mariquitas europeas estudiadas, encontraron que siete mostraron disminuciones sustanciales atribuibles a la llegada de la mariquita asiática invasora *Harmonia axyridis*. De hecho, la mariquita nativa de dos puntos (*Adalia bipunctata*), fue de las más afectadas, ya que su abundancia disminuyó en un 30% en Bélgica y un 44% en Gran Bretaña. Así mismo Zambrano et al. (2010) encontraron que debido a la introducción de las especies exóticas carpa común (*Cyprinus carpio*) y tilapia (*Oreochromis niloticus*) en el lago de Xochimilco, la población de la especie nativa ajolote (*Ambystoma mexicanum*) se encuentra en declive, debido al traslape de nicho con ambas especies, y a la depredación de huevos por parte de la carpa. Mis resultados sugieren que en los casos donde los individuos no tienen experiencia previa con invasores, su maduración se vuelve más difícil e incluso no llegan a ella. El mayor declive poblacional se dio en las etapas tempranas de desarrollo de los peces nativos cuando crecieron en convivencia con un invasor. De hecho, ningún juvenil sin experiencia previa con el invasor logró llegar a la madurez. Es por esto que en los tratamientos subsiguientes no se probó el crecimiento heteroespecífico en la población de Tonatiahua. Fue notable la diferencia de mortalidad con la población de Zempoala, donde los peces nativos sí lograron llegar a la madurez cuando crecieron conviviendo con heteroespecíficos. Estos resultados pueden deberse a que los peces de Zempoala, al tener experiencia previa con el invasor (que es mucho más agresivo), podrían transmitir algún tipo de información a las siguientes generaciones.

Forrajear es una actividad vital para la adecuación de los individuos. Aquellos que se ven obligados a compartir sitios de forrajeo con invasores podrían estar en desventaja, ya que generalmente los invasores son competidores más fuertes a través de la agresión o por desplazamiento de nicho (Rhymer y Simberloff 1996). Debido a que las invasiones suelen darse con la llegada de grupos reducidos al nuevo hábitat, las especies muy sociales podrían verse en dificultad

para establecer poblaciones viables debido a que llevan a cabo la mayoría de sus actividades vitales en grupo (Laland y Williams 1997, Cote et al. 2011). Una manera en la que podrían evitar las desventajas de pertenecer en una población pequeña es incrementando su tamaño de grupo con especies nativas.

En el caso de los poecílicos, se sabe que tienden a asociarse con otras especies que comparten condiciones ecológicas similares para superar las desventajas numéricas iniciales y tener éxito en la invasión (Camacho-Cervantes et al. 2014, Camacho-Cervantes et al. 2018). Además, se ha demostrado que estas asociaciones pueden dar como resultado beneficios en el forrajeo, tales como encontrar más rápido el alimento o ser capaces de pasar mayor tiempo comiendo (Camacho-Cervantes et al. 2014). Sin embargo, no es del todo claro como la convivencia con poecílicos invasores afecta a las especies nativas de goodeido.

La habilidad social de los poecílicos puede conferirles una ventaja al establecerse en nuevos hábitats (Camacho-Cervantes et al. 2018). Sin embargo, la introducción de poecílicos en los ambientes nativos de la familia Goodeidae trae consigo efectos negativos directos sobre las especies locales; por ejemplo, la introducción de nuevos parásitos o trastornos sexuales (Gozlan et al. 2010). Las características sociales de los poecílicos, aunadas a las desventajas que sufren las especies nativas debido a la convivencia con estos individuos, pueden facilitar el establecimiento de poblaciones invasoras viables y el reemplazo eventual de las especies nativas (Laland y Williams 1997, Reader et al. 2003, Camacho-Cervantes et al. 2014).

Las especies invasoras están estableciéndose cada vez en más sitios debido a la actividad humana, principalmente debido a la creciente movilidad global de personas y mercancías (di Castri 1989, Mack et al. 2000). Esta actividad humana que favorece el movimiento y establecimiento de especies en el mundo está relacionada con el cambio climático, que a su vez está ocasionando un aumento

en los rangos de temperatura sobre la tierra (Harley et al. 2006, Xie et al. 2018). Se cree que las características de las especies invasoras que las hacen exitosas en ambientes donde no habían estado antes las vuelven todavía más competitivas en escenarios de cambio climático (Bellard et al. 2013, Bellard et al. 2015). Así, el calentamiento global ha afectado a las comunidades naturales a través de impactos directos en la diversidad y abundancia de especies nativas, e indirectos debido a un mayor dominio de las especies introducidas (Sorte et al. 2010).

La variabilidad en la temperatura afecta el momento de los eventos clave en el ciclo de vida, a través de los impactos mediados por las tasas de desarrollo y las respuestas conductuales (Pörtner 2010, Ottosen et al. 2018). Algunos peces son capaces de detectar y responder a la variación de la temperatura, y tienden a elegir hábitats térmicos que maximizan su rango de crecimiento (Magnuson et al. 1979). Similar a lo que encontraron Carrillo y Macías-García (2015), mis resultados muestran que el aumento en la temperatura disminuyó significativamente la latencia de forrajeo, e incrementó la duración del mismo, dando como resultado un mejor desempeño para alimentarse. Tonatiahua fue la población que tuvo un mejor desempeño de forrajeo, a diferencia de la población de Zempoala (Cuadro 1; Fig. 1: A-B y C-D, Fig.2: A-B y E-F). Esto podría deberse a que los peces de la población de Zempoala han vivido bajo mayor presión por invasión, por tal motivo podría ser que, al cohabitar con el invasor, invierten menos tiempo en actividades vitales como el forrajeo, ya que tienen que gastar más tiempo en comportamientos antidepredatorios.

Como se ha visto en diferentes taxones, el aumento de la temperatura propicia un aumento en la agresividad de los individuos; algunos ejemplos incluyen peces (Brandao et al. 2018), insectos (Pruitt et al. 2011) y reptiles (Clay y Gifford 2016). Por ejemplo, Clay y Gifford (2016) en su experimento de laboratorio, encontraron que la variación en la temperatura influyó en la interacción agresiva entre dos

especies de salamandras que habitan el Bosque Nacional Pisgah en Carolina del Norte (*Plethodon cylindraceus* y *Plethodon montanus*), en donde ambas especies aumentaron los actos agresivos a temperaturas crecientes. También el patrón de variación en la agresión a través de las temperaturas de prueba difirió entre las especies, siendo el congénere de tierras bajas, *P. cylindraceus*, más agresivo que el endémico de montaña, *P. montanus*. De manera similar en la araña *Anelosimus studiosus* se observó que a temperaturas más cálidas esta mostró un incremento en sus niveles de actividad, acortando la latencia de ataques hacia múltiples presas (Pruitt et al. 2011). Mis resultados concuerdan con los estudios antes citados, ya que la agresión en los goodeidos aumenta cuando la temperatura aumenta (Cuadro 1; Fig. 5: C-D, Fig. 6: E-F, Fig. 7 y 8: C-D).

En general, se sabe que los machos tienden a ser más agresivos que las hembras (de Bruin et al. 2018). Mis resultados demuestran que los machos son más agresivos que las hembras, pero que esto está sujeto a la presencia de otros machos y que la diferencia se acentúa cuando el otro macho es un conoespecífico. Los resultados para la variable contacto fueron los únicos que arrojaron una interacción entre el comportamiento de los sexos y el origen de los individuos. Los machos de Zempoala mostraron menos eventos de contacto que los machos de Tonatiahua, mientras que las hembras de Zempoala mostraron más eventos de contacto que las hembras de Tonatiahua. Esto puede deberse a la biología de del mexcalpique, ya que estudios previos han demostrado que estos peces tienden a gastar más energía peleando con otros de su mismo sexo y especie que, por ejemplo, cortejando a las hembras (Macías-García 1994).

## 12.- Conclusión

El cambio climático ha afectado a los peces nativos a todos los niveles de organización debido a las alteraciones de temperatura que están sucediendo en los cuerpos de agua del planeta. La actividad de los organismos vivos en el mundo está fuertemente ligada a la temperatura del ambiente. El caso de los peces de agua dulce no es distinto, y su comportamiento y eficiencia de forrajeo se han visto afectados debido al aumento de la temperatura. Este aumento en la temperatura podría también estar causando una sinergia con el establecimiento de especies invasoras que desequilibran las comunidades nativas. Así, el estudio de la interacción entre calentamiento global y convivencia con especies invasoras resulta de interés para entender los mecanismos a través de los cuales están cambiando las comunidades y cómo las especies nativas se ven afectadas debido al efecto de ambos fenómenos.

El resultado más concluyente de mi tesis fue que ningún juvenil de la población de Tonatiahua, cuyas madres no contaban con experiencia previa con el poecílido invasor guatopote manchado, logró llegar a la madurez. A diferencia de los juveniles de la población de Zempoala, donde sí lograron alcanzar la madurez. Lo que sugiere que las madres de los goodeidos de la población de Zempoala podrían estar pasando a los críos alguna herramienta para sobrevivir en convivencia con invasores.

El cambio climático pone a prueba las capacidades de las especies nativas ante estas modificaciones en su ambiente, haciéndoles difícil sobrevivir, permitiendo que las especies invasoras tomen los nichos vacíos, o comprometan a las especies nativas teniendo que competir contra ellos (Mainka y Howard 2010). Muchas especies dependen de las interacciones sociales para alimentarse, evitar depredadores o cuidar a sus crías, y un aumento en el riesgo de depredación o de competencia conduce a una disminución en la atención prestada a la selección de

alimentos, lo que resulta en un aumento en la frecuencia de errores y de esta manera disminuye la adecuación. La convivencia con especies invasoras, en muchas ocasiones representa para las especies nativas un aumento de riesgo. Mis resultados muestran que los goodeidos de la población de Tonatiahua tuvieron un mejor desempeño de forrajeo, ya que, a diferencia de los peces de la población de Zempoala, en su ambiente natural no tienen la competencia directa del poecílido invasor.

El forrajeo es una conducta que en mi estudio demostró ser sensible a los cambios de temperatura y convivencia. Esto sugiere que se podría utilizar como un indicador en el diseño de estrategias para la conservación de especies nativas. Este indicador en combinación con el entendimiento de cómo favorece el cambio climático a las especies invasoras, puede resultar en el conocimiento que mejore la eficiencia de futuros planes de manejo.

### 13. - Bibliografía

- Alcaraz, C., A. Vila-Gispert, and E. Garcia-Berthou. 2005. Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. *Diversity and Distributions* **11**:289-298.
- Alcaraz, G., X. Lopez-Portela, and C. Robles-Mendoza. 2015. Response of a native endangered axolotl, *Ambystoma mexicanum* (Amphibia), to exotic fish predator. *Hydrobiologia* **753**:73-80.
- Ali, J. R., A. E. Deacon, K. Mahabir, I. W. Ramnarine, and A. E. Magurran. 2018. Heterospecific shoaling in an invasive poeciliid: shared history does not affect shoal cohesion. *Animal Behaviour* **138**:1-8.
- Arim, M., S. R. Abades, P. E. Neill, M. Lima, and P. A. Marquet. 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**:374-378.
- Arnold, C., and B. Taborsky. 2010. Social experience in early ontogeny has lasting effects on social skills in cooperatively breeding cichlids. *Animal Behaviour* **79**:621-630.
- Arredondo, F., and C. Aguilar. 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas de los lagos mexicanos con especial énfasis en su ictiofauna. *Contribuciones en hidrobiología. Mem. Reun. "Alejandro Villalobos"*. México: Inst. Biol., UNAM:92-133.
- Barbosa, M., A. F. Ojanguren, and A. E. Magurran. 2013. Courtship Display Persists Despite Early Social Deprivation. *Ethology* **119**:496-502.
- Bateson, P. 1998. Genes, environment, and the development of behaviour. *The limits of reductionism in biology* **213**:160.
- Bellard, C., C. Leclerc, and F. Courchamp. 2015. Combined impacts of global changes on biodiversity across the USA. *Scientific Reports* **5**.
- Bellard, C., W. Thuiller, B. Leroy, P. Genovesi, M. Bakkenes, and F. Courchamp. 2013. Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology* **19**:3740-3748.
- Bleakley, B. H., D. J. Parker, and E. D. Brodie, III. 2007. Nonadditive effects of group membership can lead to additive group phenotypes for anti-predator behaviour of guppies, *Poecilia reticulata*. *Journal of Evolutionary Biology* **20**:1375-1384.
- Bonilla Barbosa, J., and J. Viana Lases. 1997. Listados florísticos de México: 14. Parque Nacional Lagunas de Zempoala. Mexico City: Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología 31p.-. ISBN **1093724625**.
- Brandao, M. L., G. Colognesi, M. C. Bolognesi, R. S. Costa-Ferreira, T. B. Carvalho, and E. Gonçalves-de-Freitas. 2018. Water temperature affects aggressive interactions in a Neotropical cichlid fish. *Neotropical Ichthyology* **16**.
- Brown, C., and K. N. Laland. 2003. Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries* **4**:280-288.
- Camacho-Cervantes, M., A. F. Ojanguren, A. E. Deacon, I. W. Ramnarine, and A. E. Magurran. 2014. Association tendency and preference for heterospecifics in an invasive species. *Behaviour* **151**:769-780.
- Camacho-Cervantes, M., A. F. Ojanguren, O. Domínguez-Domínguez, and A. E. Magurran. 2018. Sociability between invasive guppies and native topminnows. *Plos One* **13**:e0192539.
- Campobello, D., M. Sara, and J. F. Hare. 2012. Under my wing: lesser kestrels and jackdaws derive reciprocal benefits in mixed-species colonies. *Behavioral Ecology* **23**:425-433.
- Carrillo, E. R., and C. Macías-García. 2015. Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions. *Biological Invasions* **17**:245-256.

- Chivers, D. P., G. E. Brown, and R. J. F. Smith. 1995. Familiarity and shoal cohesion in fathead minnows (*Pimephales promelas*): implications for antipredator behaviour. *Canadian Journal of Zoology* **73**:955-960.
- Clavero, M., and E. Garcia-Berthou. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:110-110.
- Clay, T. A., and M. E. Gifford. 2016. Thermal Sensitivity of Aggression in Two Terrestrial Salamanders, *Plethodon cylindraceus* and *P. montanus*. *Ethology* **122**:127-133.
- Contreras-MacBeath, T., M. T. Gaspar-Dillanes, L. Huidobro-Campos, and H. Mejía-Mojica. 2014. Peces invasores en el centro de México. *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México:413-424.
- Contreras-MacBeath, T., H. Mejia Mojica, and R. Carrillo Wilson. 1998. Negative impact on the aquatic ecosystems of the state of Morelos, Mexico from introduced aquarium and other commercial fish. *Aquarium Sciences and Conservation* **2**.
- Cote, J., S. Fogarty, T. Brodin, K. Weinersmith, and A. Sih. 2011. Personality-dependent dispersal in the invasive mosquitofish: group composition matters. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **278**:1670-1678.
- Danchin, E., L. A. Giraldeau, T. J. Valone, and R. H. Wagner. 2004. Public information: From nosy neighbors to cultural evolution. *Science* **305**:487-491.
- de Bruin, P. R., A. Ganswindt, P. Laver, and A. le Roux. 2018. Friendly foxes: the relationship between steroid hormones and social behaviour in a monogamous African canid. *Journal of Zoology* **306**:110-118.
- de Groot, R., L. Brander, S. van der Ploeg, R. Costanza, F. Bernard, L. Braat, M. Christie, N. Crossman, A. Ghermandi, L. Hein, S. Hussain, P. Kumar, A. McVittie, R. Portela, L. C. Rodriguez, P. ten Brink, and P. van Beukeringh. 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services* **1**:50-61.
- De La Vega-Salazar, M. Y., E. Avila-Luna, and C. Macias-Garcia. 2003. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation* **12**:2043-2056.
- Deacon, A. E., I. W. Ramnarine, and A. E. Magurran. 2011. How Reproductive Ecology Contributes to the Spread of a Globally Invasive Fish. *Plos One* **6**.
- di Castri, F. 1989. History of biological invasions with special emphasis on the Old World. *Scope* **37**.
- Ehrenfeld, J. G. 2010. Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 41 **41**:59-80.
- Elton, C. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen & Co. Ltd.
- Froese, R., and D. Pauly. 2013. FishBase. Page World Wide Web electronic publication.
- Fry, F. E. J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. Page 559 *in* W. S. Hoar and D. J. Randall, editors. *Fish Physiology VI Environmental Relations and Behaviour*. Academic Press Inc.
- García-Berthou, E., D. Almeida, L. Benejam, K. Magellan, M.-J. Bae, F. Casals, and R. Merciai. 2015. Impacto ecológico de los peces continentales introducidos en la península ibérica.
- García-Rodríguez, J., F. I. Molina-Astudillo, H. Q. Cástelan, and R. T. Albarrán. 2003. Especies del fitoplancton presentes en el lago Tonatiahua, Morelos, México. *Acta Universitaria* **13**:53-66.
- Gómez-Márquez, J. L., J. L. Guzmán-Santiago, and A. Olvera-Soto. 1999. Reproducción y crecimiento de *Heterandria bimaculata* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) en la Laguna " El Rodeo", Morelos, México. *Revista de Biología Tropical* **47**:581-592.
- Gómez, A. C., A. d. C. R. Varela, and H. Vázquez-López. 2010. Madurez sexual y reproducción de *Girardinichthys multiradiatus* (MEEK, 1904) en un embalse del poblado de San Martín, Querétaro, México. *Biocyt: Biología, Ciencia y Tecnología* **3**:94-106.

- Gozlan, R. E., J. R. Britton, I. Cowx, and G. H. Copp. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* **76**:751-786.
- Griffiths, S. W. 1997. Preferences for familiar fish do not vary with predation risk in the European minnow. *Journal of Fish Biology* **51**:489-495.
- Griffiths, S. W., S. Brockmark, J. Höjesjö, and J. I. Johnsson. 2004. Coping with divided attention: the advantage of familiarity. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B. Biological Sciences* **271**:695 - 699.
- Harley, C. D., A. Randall Hughes, K. M. Hultgren, B. G. Miner, C. J. Sorte, C. S. Thornber, L. F. Rodriguez, L. Tomanek, and S. L. Williams. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* **9**:228-241.
- Hesse, S., and T. Thunken. 2014. Growth and social behavior in a cichlid fish are affected by social rearing environment and kinship. *Naturwissenschaften* **101**:273-283.
- Heyes, C. M. 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **69**:207-231.
- Holt, R. D. 2009. Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**:19659-19665.
- Holway, D. A., and A. V. Suarez. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:328-330.
- Huey, R. B., and P. D. Ward. 2005. Hypoxia, global warming, and terrestrial Late Permian extinctions. *Science* **308**:398-401.
- IUCN. 2013. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2.
- Krause, J., and G. D. Ruxton. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press, 198 Madison Avenue, New York, NY, 10016, USA.
- Laidre, M. E., and T. S. Kraft. 2015. William Hoppitt and Kevin N. Laland: *Social Learning: An Introduction to Mechanisms, Methods, and Models*. *International Journal of Primatology* **36**:1060-1064.
- Laland, K. N., and K. Williams. 1997. Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour* **53**:1161-1169.
- Leris, I., and S. M. Reader. 2016. Age and early social environment influence guppy social learning propensities. *Animal Behaviour* **120**:11-19.
- Lodge, D. M. 1993. *Species invasions and deletions: community effects and responses to climate and habitat change*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Macías-García, C. 1994. Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Copeia*:919-925.
- Macías-García, C., and E. Saborío. 2004. Sperm competition in a viviparous fish. *Environmental Biology of Fishes* **70**:211-217.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**:689-710.
- Magnuson, J. J., L. B. Crowder, and P. A. Medvick. 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist* **19**:331-343.
- Magurran, A. 1999. *The Causes and Consequences of Geographic Variation in Antipredator Behavior: Perspectives from Fish Populations*. In J. A. E. Susan A. Foster, editor. *Geographic Variation in Behavior Perspectives on Evolutionary Mechanisms*. Oxford University Press, Oxford.
- Magurran, A. E. 2005. *Evolutionary Ecology: The Trinidadian Guppy*. Oxford University Press, Oxford.
- Magurran, A. E. 2009. Threats to Freshwater Fish. *Science (New York, N.Y.)* **325**:1215-1216.

- Magurran, A. E., and B. H. Seghers. 1994. Sexual conflict as a consequence of ecology: evidence from guppy, *Poecilia reticulata*, populations in Trinidad. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **255**:31-36.
- Mainka, S. A., and G. W. Howard. 2010. Climate change and invasive species: double jeopardy. *Integrative Zoology* **5**:102-111.
- McCarthy, J. J., O. F. Canziani, N. A. Leary, D. J. Dokken, and K. S. White. 2001. *Climate change 2001: impacts, adaptation, and vulnerability: contribution of Working Group II to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Miller, L. P., C. D. Harley, and M. W. Denny. 2009. The role of temperature and desiccation stress in limiting the local-scale distribution of the owl limpet, *Lottia gigantea*. *Functional Ecology* **23**:756-767.
- Morse, D. H. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. *Ecological Monographs* **40**:119-&.
- Moyle, P. B., and T. Light. 1996. Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* **78**:149-161.
- Ottosen, K. M., P. Steingrund, E. Magnussen, and M. R. Payne. 2018. Distribution and timing of spawning Faroe Plateau cod in relation to warming spring temperatures. *Fisheries Research* **198**:14-23.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, J. E. Byers, and L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* **1**.
- Pejchar, L., and H. A. Mooney. 2009. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:497-504.
- Pocklington, R., and L. M. Dill. 1995. Predation on females or males: who pays for bright male traits? *Animal Behaviour* **49**:1122-1124.
- Pörtner, H.-O. 2010. Oxygen- and capacity-limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate-related stressor effects in marine ecosystems. *Journal of Experimental Biology* **213**:881-893.
- Powell, G. V. N. 1989. On the possible contribution of mixed species flocks to species richness in neotropical avifaunas. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **24**:387-393.
- Pruitt, J. N., K. W. Demes, and D. R. Dittrich-Reed. 2011. Temperature Mediates Shifts in Individual Aggressiveness, Activity Level, and Social Behavior in a Spider. *Ethology* **117**:318-325.
- Reader, S. M., J. R. Kendal, and K. N. Laland. 2003. Social learning of foraging sites and escape routes in wild Trinidadian guppies. *Animal Behaviour* **66**:729-739.
- Rhymer, J. M., and D. Simberloff. 1996. Extinction by hybridization and introgression. Pages 83-109 *in* D. G. Fautin, editor. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Annual Reviews Inc. {a}, P.O. Box 10139, 4139 El Camino Way, Palo Alto, California 94306, USA.
- Rodríguez, J. G., F. I. M. Astudillo, M. D. Vargas, and H. Q. Castelán. 2010. Componentes fitoplanctónicos y zoobentónicos en el lago Zempoala, Morelos, México. *Acta Universitaria* **20**:23-30.
- Roy, H. E., T. Adriaens, N. J. B. Isaac, M. Kenis, T. Onkelinx, G. San Martin, P. M. J. Brown, L. Hautier, R. Poland, D. B. Roy, R. Comont, R. Eschen, R. Frost, R. Zindel, J. Van Vlaenderen, O. Nedved, H. P. Ravn, J. C. Gregoire, J. C. de Biseau, and D. Maes. 2012. Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. *Diversity and Distributions* **18**:717-725.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson, and S. G.

- Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**:305-332.
- Salgado, N. A. N., M. L. R. Bustamante, G. Contreras-Rivero, and G. E. Fernández. 2007. Alimentación de *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces Goodeidae) en el embalse La Goleta, Estado de México. *CIENCIA ergo-sum* **14**:63-68.
- Sanders, N. J., N. J. Gotelli, N. E. Heller, and D. M. Gordon. 2003. Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**:2474-2477.
- Sazima, C., J. P. Krajewski, R. M. Bonaldo, and I. Sazima. 2007. Nuclear-follower foraging associations of reef fishes and other animals at an oceanic archipelago. *Environmental Biology of Fishes* **80**:351-361.
- Simon, K. S., and C. R. Townsend. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* **48**:982-994.
- Sims, D. A., H. Y. Luo, S. Hastings, W. C. Oechel, A. F. Rahman, and J. A. Gamon. 2006. Parallel adjustments in vegetation greenness and ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in response to drought in a Southern California chaparral ecosystem. *Remote Sensing of Environment* **103**:289-303.
- Sorte, C. J. B., S. L. Williams, and R. A. Zerebecki. 2010. Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology* **91**:2198-2204.
- Stensland, E., A. Angerbjorn, and P. Berggren. 2003. Mixed species groups in mammals. *Mammal Review* **33**:205-223.
- Tricart, J. 1985. Pro-lagos: Los lagos del eje neovolcánico de México.
- Trujillo-Jiménez, P., and H. Toledo Beto. 2007. Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata* y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Revista de Biología Tropical* **55**:603-615.
- Valero, A., C. Macías Garcia, and A. E. Magurran. 2008. Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology Letters* **4**:149-152.
- Vila, M., J. L. Espinar, M. Hejda, P. E. Hulme, V. Jarosik, J. L. Maron, J. Pergl, U. Schaffner, Y. Sun, and P. Pysek. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* **14**:702-708.
- Vitousek, P. M., C. M. Dantonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks. 1997. Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* **21**:1-16.
- Vorosmarty, C. J., P. B. McIntyre, M. O. Gessner, D. Dudgeon, A. Prusevich, P. Green, S. Glidden, S. E. Bunn, C. A. Sullivan, C. R. Liermann, and P. M. Davies. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* **467**:555-561.
- Ward, A. J. W., and P. J. B. Hart. 2005. Foraging benefits of shoaling with familiars may be exploited by outsiders. *Animal Behaviour* **69**:329-335.
- Ward, A. J. W., M. M. Webster, A. E. Magurran, S. Currie, and J. Krause. 2009. Species and population differences in social recognition between fishes: a role for ecology? *Behavioral Ecology* **20**:511-516.
- Webster, M. M., and K. N. Laland. 2012. Social information, conformity and the opportunity costs paid by foraging fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66**:797-809.
- West, M. J., A. P. King, and D. J. White. 2003. The case for developmental ecology *Animal Behaviour* **66**:617-622
- Whiten, A., C. A. Caldwell, and A. Mesoudi. 2016. Cultural diffusion in humans and other animals. *Current Opinion in Psychology* **8**:15-21.

- Wiens, J. J., and C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. Pages 519-539 Annual Review of Ecology Evolution and Systematics. Annual Reviews, Palo Alto.
- Wilcove, D. S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Phillips, and E. Losos. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* **48**:607-615.
- Xie, Y. C., Y. Zhang, H. Lan, L. S. Mao, S. Zeng, and Y. L. Chen. 2018. Investigating long-term trends of climate change and their spatial variations caused by regional and local environments through data mining. *Journal of Geographical Sciences* **28**:802-818.
- Zambrano, L., E. Valiente, and M. J. Vander Zanden. 2010. Food web overlap among native axolotl (*Ambystoma mexicanum*) and two exotic fishes: carp (*Cyprinus carpio*) and tilapia (*Oreochromis niloticus*) in Xochimilco, Mexico City. *Biological Invasions* **12**:3061-3069.