



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**TÍTULO DEL PROYECTO DE INVESTIGACIÓN
Biodiversidad de la comunidad de peces vivíparos en el río Tula,
Hidalgo, y desarrollo del comportamiento de audacia del pez
invasor más dominante en el río**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)**

**PRESENTA:
VIANEY PALOMERA HERNÁNDEZ**

**TUTOR(A) PRINCIPAL:
DRA. MORELIA CAMACHO CERVANTES
(INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNAM)**

**COMITÉ TUTOR:
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)**

**DRA. GUILLERMINA ALCARÁZ ZUBELDÍA
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)**

**DR. JAVIER ALCOCER DURAND
(FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM)**

**DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
(INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM)**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, JUNIO, 2022.



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.



**TÍTULO DEL PROYECTO DE INVESTIGACIÓN:
Biodiversidad de la comunidad de peces vivíparos en el río Tula,
Hidalgo, y desarrollo del comportamiento de audacia del pez
invasor más dominante en el río**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)

PRESENTA:
VIANEY PALOMERA HERNÁNDEZ

TUTOR(A) PRINCIPAL:
(GRADO, NOMBRE COMPLETO)
(ENTIDAD DE ADSCRIPCIÓN UNAM O LA QUE CORRESPONDA)

COMITÉ TUTOR:
DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DRA. GUILLERMINA ALCARÁZ ZUBELDÍA
(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DR. JAVIER ALCOCER DURAND
(FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM)

DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS
(INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM)

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX., JUNIO, 2022.

Agradecimientos.

- Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, por darme la oportunidad de poder realizar un proyecto de investigación en su programa de estudios.
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada, para la realización de estudios de maestría con el apoyo No.675430
- A mi Tutora principal la Dra. Morelia Camacho Cervantes, por su guía y apoyo en el desarrollo de mi tesis, y por todos los años de aprendizaje que me han ayudado en mi formación como investigador y que me permitirán seguir creando nuevos proyectos.
- A los integrantes del Jurado de Examen de Grado: Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Dra. Guillermina Alcaráz Zubeldía, Dr. Javier Alcocer Durand, Dr. Roberto Antonio Lindig Cisneros, por su guía y todas sus valiosas aportaciones para poder concluir este proyecto.
- A mis compañeros del laboratorio, por toda su ayuda en campo y laboratorio para poder llevar a cabo este proyecto, así como también por todos sus valiosos comentarios que me ayudaron a mejorar mi tesis. Quiero darle un agradecimiento especial a mi compañero Sebastián por ser el que pasó más tiempo apoyándome en este proyecto, por todas esas charlas y revisiones de mi trabajo que me ayudó a realizar, así como también por gran aporte a mi escrito con el mapa de mis sitios de muestreo.
- A mi familia, por todas sus palabras de aliento y apoyo incondicional, por estar siempre dispuestos a escucharme y ser una gran motivación para que yo alcance mis metas.

ÍNDICE

I. Resumen.....	1
II. Abstract	2
III. Introducción general	3
IV. Justificación	6
V. Objetivo general.....	7
VI. Objetivos particulares	7
Capítulo 1.	8
Diversidad de la comunidad de peces que habitan en las orillas del Río Tula, Hidalgo.	8
1.1 Introducción	9
1.2 Métodos	11
1.2.1 Área de estudio	11
1.2.2 Métodos de muestreo	13
1.3 Análisis estadístico	15
1.4 Resultados	15
1.5 Discusión y conclusiones.....	19
Capítulo 2.	23
Conducta de audacia en la ontogenia del pez invasor más abundante en el río Tula (<i>Poecilia reticulata</i>).	23
2.1 Introducción	24
2.2 Métodos	27
2.3 Análisis estadísticos	31
2.4 Resultados	32
2.5 Discusión y conclusiones.....	34
VII. Discusión general	37
VIII. Conclusiones generales.....	39
IX. Referencias bibliográficas	40

I. Resumen

Los ecosistemas acuáticos se encuentran entre los cuerpos de agua que proporcionan una gran cantidad de servicios ecosistémicos. La fragmentación y contaminación de estos ecosistemas ponen en riesgo la supervivencia de las especies que habitan en ellos y facilita la llegada y establecimiento de especies invasoras. Las especies invasoras son reconocidas como una de las mayores amenazas para estos ecosistemas, ya que son la segunda causa de extinción de peces en el mundo. Por tal motivo, el objetivo de mi tesis fue evaluar la comunidad de peces ribereños en tres localidades del río Tula, donde habitan especies de Goodeidos, familia endémica del centro de México, y donde se reporta la presencia de poecílidos invasores. Hice un muestreo de las especies de peces presentes en la orilla y sus abundancias en tres lugares a lo largo del Río Tula durante tres estaciones diferentes en el año (secas frías, secas calientes y lluvias). Evalué la dominancia de especies invasoras en cada sitio y temporada, y encontré que Mixquiahuala demostró ser el sitio más distintivo en su riqueza y abundancia de especies de peces ribereños. Registré un total de siete especies, de las cuales solo dos eran nativas, y sus abundancias en cada sitio fueron de 1.09% o menos del total de individuos colectados. En todos los sitios y estaciones, los poecílidos predominaron con dominancias superiores al 90% en algunos casos. Aunado a esto, con el objetivo de entender de mejor manera cómo es que una especie logra establecerse y dominar de forma exitosa en este sitio, evalué en el laboratorio el rasgo de conducta de audacia en la ontogenia de la especie invasora más dominante del Río Tula, que fue el poecílido *Poecilia reticulata* (guppy) (ser audaz es una característica que favorece el proceso de invasión, ya que promueve la dispersión y el encuentro de nuevos y/o mejores recursos). Medí el tiempo que tardaba en salir el guppy de un refugio en tres tratamientos diferentes: 1) estando solo, 2) acompañado de un conoespecífico (poecílido guppy), 3) acompañado de un heteroespecífico (goodeido *Skiffia bilineata*). Encontré que el guppy tardaba menos tiempo en salir del refugio cuando estaba solo que cuando estaba con un heteroespecífico, pero no hay diferencia entre estar acompañado de un conoespecífico o de un heteroespecífico. También existe una interacción entre la edad del pez y el tratamiento, ya que conforme va creciendo el guppy empieza a tardar el mismo tiempo en salir que su compañero heteroespecífico *Skiffia bilineata*. Debido a que los peces poecílidos invasores son considerados una especie sociable, altamente plástica y tolerante a la perturbación, esto podría explicar su éxito para sobrevivir y establecerse en el río Tula.

II. Abstract

Aquatic ecosystems are among those that provide the most ecosystem services. The fragmentation and contamination of these ecosystems puts the survival of the species that inhabit them at risk and facilitates the arrival and establishment of invasive species. Invasive species are recognized as one of the greatest threats to aquatic ecosystems, as they are the second cause of fish extinction in the world. I aimed to assess the riverbank fish community of three localities in the Tula River, where Goodeid species inhabit and invasive poecilids are reported present. I surveyed fish in three locations along the river during three different seasons in the year (cold dry, hot dry and rainy). I assessed the dominance of invasive species in each site and season and found Mixquiahuala proved to be the most distinct site in its riverbank fish species richness and abundance. I recorded a total of seven species, of which only two were native, and their abundances in each site were 1.09%, or less, of the total individuals collected. In all sites and seasons, a poeciliid species was the most dominant, with dominances of over 90% in some cases. In addition to this, in order to better understand how a species manages to successfully establish and dominate in this site, I studied in the laboratory the risk-taking behavior in the ontogeny of the most dominant invasive species of the Tula River, which was the poeciliid *Poecilia reticulata* (guppy). Risk-taking behaviour is associated with invasion success, as it enables individuals to disperse and locate new and/or better resources. I recorded the time it took for the guppy to leave a refuge in three different treatments: 1) alone, 2) accompanied by a conspecific (poeciliid guppy), 3) accompanied by an heterospecific (goodeid, *Skiffia bilineata*). I found that the guppy took less time to leave the refuge when it was alone than when it was with a heterospecific, but there is no difference between being accompanied by a conspecific or heterospecific. There is also an interaction between the age of the fish and the treatment, as the guppy grows, it begins to take the same time to come out as its heterospecific partner *Skiffia bilineata*. Because invasive poecilid fishes are considered a sociable, highly plastic, and disturbance-tolerant species, this could further explain their success in surviving and establishing themselves in the Tula River.

III. Introducción general

Los ecosistemas de agua dulce (ríos, lagos, acuíferos) representan un reservorio importante de diversidad biológica, ya que cumplen con funciones ecológicas vitales para proveer a la sociedad de servicios ecosistémicos, tales como energía hidroeléctrica, provisión de agua dulce y alimento (de Groot et al., 2012). Los ríos, además de brindar servicios ecosistémicos, actúan como una conexión entre los paisajes y ecosistemas, regulan las sequías y controlan la calidad del agua (Gastezzi-Arias et al., 2017). Al igual que las islas, son particularmente vulnerables por su alta endemividad y porque las comunidades que contienen están rodeadas de hábitat que no pueden aprovechar (Moyle & Light, 1996). La fragmentación y contaminación de los ríos pone en riesgo la supervivencia de las especies que habitan en ellos y facilita la llegada y establecimiento de especies invasoras, que son una de las principales amenazas a la biodiversidad (Simberloff et al., 2013).

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 (Arim et al., 2006). Los invasores exitosos poseen características en común que les permite formar poblaciones viables una vez que llegan a lugares fuera de su distribución nativa (Ricciardi et al., 2000). Una de estas características es la sociabilidad heteroespecífica, que permite a los invasores sociales pertenecer a grupos grandes cuando no hay muchos conespecíficos disponibles, como en las primeras etapas de invasión (Fig. 1) (Camacho-Cervantes et al., 2014; 2015; 2018).

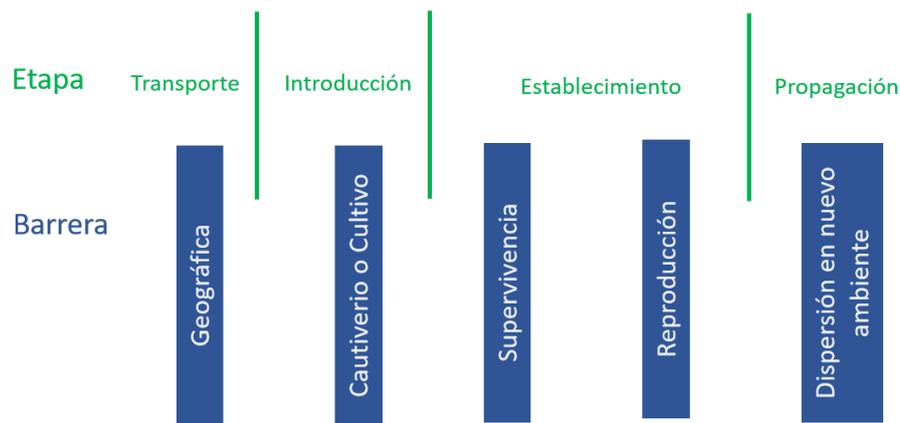


Figura 1. Diagrama ruta de invasión de las especies tomado de (Blackburn et al., 2011).

Entre las invasiones más exitosas están la de los peces tropicales y subtropicales que llegan hasta las zonas templadas, como es 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 & Toledo Beto, 2007). Los peces poecílidos se consideran excelentes colonizadores y son capaces de sobrevivir y poblar exitosamente lugares fuera de su nicho nativo (Magurran, 1999). Un ejemplo son los guppis (*Poecilia reticulata*, Fig. 2), que han tenido una gran facilidad para establecerse en nuevos sitios fuera de su nicho, principalmente por su tolerancia térmica (Magurran, 2005; Deacon et al., 2011).



Figura 2. Pareja de guppis, del lado derecho se puede observar una hembra, y del lado izquierdo un macho.

Los guppies son originarios de Trinidad y son invasores altamente exitosos, actualmente se han establecido en más de 70 países alrededor del mundo incluyendo México. Esta especie es tolerante a diversos factores ambientales, y se sabe que tienden a asociarse con otras especies que comparten condiciones ecológicas similares, posiblemente para superar las desventajas de pertenecer a una población pequeña durante las primeras etapas de la invasión

(Magurran, 2005; Deacon et al., 2011; Camacho-Cervantes et al., 2014). El comportamiento juega un papel fundamental para los invasores durante estas primeras etapas ya que es una herramienta plástica que genera respuestas inmediatas, a diferencia de la fisiología o la morfología que son menos plásticos (Magurran, 1999).

Los guppies son una especie muy sociable, y realizan muchas de sus actividades vitales en grupos (buscar comida, evadir depredadores, etc) ((Magurran, 1999, 2005), una de las características que se considera que beneficia a esta especie en su éxito invasor es su tendencia de asociarse con especies heteroespecíficas con las que comparte características en común como es el caso de las especies de peces de la familia Goodeidae que son nativas de México. Estas asociaciones heteroespecíficas con especies nativas, le permite a los guppies invasores adquirir información del nuevo sitio al que están llegando; por ejemplo, pueden localizar rápidamente sitios de comida, así como también adquirir información sobre la disponibilidad de alimentos (Camacho-Cervantes et al., 2014; 2015).

Al igual que la sociabilidad heteroespecífica, la audacia (que es cuando los individuos son más propensos a explorar, alejarse de lugares seguros y tienden a investigar en entornos novedosos) es un rasgo del comportamiento de las especies invasoras exitosas que les permite aumentar su probabilidad de encontrar recursos y establecerse, así como de expandir su rango de distribución (Sasaki et al., 2018; Damas-Moreira et al., 2018). Si este rasgo del comportamiento de audacia se vuelve más prominente en grupo, los invasores como el guppy que son sociales, podrían aprovechar la presencia de especies nativas para aumentar su potencial invasor (Camacho-Cervantes et al., 2015). Se ha demostrado que algunos rasgos de comportamiento (por ejemplo, exploración, agresión, sociabilidad, audacia) son heredables, pero también pueden ser modificados en gran medida por factores ambientales (van Oers et al., 2004; Dochtermann et al., 2015). Sin embargo, existen pocos estudios sobre el papel que juega la ontogenia en el desarrollo de estos rasgos de comportamiento, y la influencia que tiene el entorno social en el que crece un individuo y desarrolla su experiencia. En el caso de los guppies, se tiene información sobre su habilidad audaz en la etapa adulta, pero no se sabe si este rasgo del comportamiento se presenta desde el nacimiento de los peces, o en qué momento de la ontogenia se desarrolla, ya que siendo un rasgo del comportamiento tan importante para desarrollar actividades vitales, saber si se presenta desde las primeras etapas del desarrollo, podría ayudar a comprender la manera en que los juveniles invasores logran superar esta etapa tan vulnerable del desarrollo para llegar a la edad adulta. Por tal motivo, es pertinente

preguntarnos si en la etapa juvenil, que es de las etapas más vulnerables del desarrollo, la sociabilidad heteroespecífica aumenta la audacia de los peces guppies.

Las especies invasoras son uno de los principales agentes de cambio global y mitigar sus efectos cuesta millones de dólares cada año. En México, Rico-Sánchez et al., (2021) calcularon que las pérdidas ocasionadas por especies invasoras durante el periodo de 1992 a 2019 fue de US\$ 5.33 mil millones (\$MXN 100.84 mil millones), y esa cifra va aumentando a la par que aumenta el número de invasores que se establecen fuera de sus áreas nativas. Las especies invasoras modifican los ecosistemas que invaden y estas modificaciones pueden resultar en pérdida de diversidad biológica y homogenización del paisaje (Arim et al., 2006). Debido a que los servicios ecosistémicos se sustentan en la diversidad biológica, la pérdida de esta resulta en una disminución de la calidad en estos servicios. Por tal motivo, estudiar las interacciones entre especies y con su medio en ecosistemas de agua dulce nos provee de información crucial para diseñar planes de manejo y erradicación de especies invasoras que nos permita conservar la diversidad de ictiofauna mexicana.

IV. Justificación

Los ecosistemas acuáticos soportan una gran variedad de especies, muchas de las cuales se están perdiendo por la perturbación de sus hábitats. Como respuesta de la pérdida de especies ha surgido la necesidad de realizar proyectos de monitoreo de la diversidad de estos ecosistemas para identificar las especies que se encuentran presentes. El propósito de realizar un muestreo de riqueza y abundancia de peces que habitan en la orilla del Río Tula tiene la finalidad de conocer la composición de especies de peces que se encuentran en los remansos del río, y con esa información poder realizar un listado de estas especies, así como también determinar si las especies invasoras han logrado establecerse y dominar en las orillas del río.

Aunado a esto, estudiar las interacciones sociales de la conducta de la especie invasora más dominante del Río Tula, permite entender de mejor manera cómo es que esta especie logró establecerse exitosamente en este río. Entender en qué momento de la ontogenia se desarrolla esta característica conductual que, por lo menos en la edad adulta de las especies, se ha demostrado que puede favorecer su éxito invasor (Santiago-Arellano et al., 2021), podría ayudar a comprender cómo los invasores sobreviven en sus primeras etapas de vida en nuevos

sitios, contrarrestando el pequeño tamaño poblacional de conespecíficos con los que realizan sus actividades vitales, tales como la exploración de nuevos ambientes. Por lo tanto, los resultados de este proyecto proporcionarán información útil en primer lugar sobre la riqueza y abundancia de las especies de peces que viven en la orilla del Río Tula, y en segundo sobre los mecanismos conductuales de sociabilidad durante el desarrollo de los peces invasores que contribuyen a su supervivencia hasta llegar a la etapa adulta.

V. Objetivo general

Determinar la riqueza y abundancia relativa de peces que habitan en la orilla en el Río Tula así como evaluar las interacciones sociales del pez más abundante en el hábitat

VI. Objetivos particulares

- 1) Realizar un listado de peces muestreados en la orilla del Río Tula presentes en tres sitios diferentes.
- 2) Evaluar la riqueza y abundancia relativa de peces que habitan en la orilla en cada sitio de muestreo.
- 3) Determinar si las condiciones sociales y la edad tienen efecto en el comportamiento de audacia del pez más abundante en el Río Tula

Capítulo 1.

**Diversidad de la comunidad de peces que
habitan en las orillas del Río Tula, Hidalgo.**

1.1 Introducción

Los ríos del mundo son clave para proporcionar servicios ecosistémicos que sustentan la agricultura, el comercio y la producción de energía. Están sometidos a estrés ambiental y ecológico principalmente por la influencia de los asentamientos humanos, aumentando en zonas de pobreza al ser extremadamente dependientes de los servicios ecosistémicos asociados al agua y sus nutrientes (Kondolf et al., 2018; Best, 2019). El uso del agua impone numerosas modificaciones a la morfología de los ríos, como la construcción de presas y acequias. El uso del suelo en las cuencas influye en la calidad del agua, ya que la agricultura, la industria, la urbanización y la deforestación representan las principales fuentes de contaminación puntual y difusa; por lo que se afecta el almacenamiento de acuíferos y la calidad del agua (Aguilar Ibarra, 2010). En el Río Tula, Hidalgo, por ejemplo, el 16% de las casas no tiene agua corriente, el 45% debe recolectar agua de puntos fuera de la casa. El agua doméstica se recolecta habitualmente de pozos y manantiales de agua subterránea. Por tal motivo, los servicios ecosistémicos que brindan los ríos y lagos, que van desde áreas de recreación hasta el suministro de agua para riego, son muy importantes tanto para la economía, agricultura, como para la calidad de vida, agua potable (Downs et al., 1999).

Los estresores antropogénicos, como la contaminación, la sobreexplotación o la introducción de especies exóticas, provocan cambios en los ríos afectando su resiliencia (Arnell & Gosling, 2016). Además, algunos de estos factores estresantes actúan de forma sinérgica; de hecho, la fragmentación del hábitat y la contaminación amenazan la supervivencia de las especies que habitan los ríos y facilitan la llegada y el establecimiento de especies exóticas que luego se convierten en invasoras, ya que tienden a ser más resistentes a los ecosistemas perturbados (Simberloff et al., 2013). La presencia de especies invasoras cambia la estructura y composición de las funciones de las comunidades nativas y los ecosistemas, y a menudo se pierden funciones a través de la depredación, la competencia, la transmisión de enfermedades y la degradación del hábitat que ocasionan los invasores (Early et al., 2016). Estos cambios conducen a una interrupción en la productividad y los ciclos de disponibilidad de nutrientes dentro del hábitat, lo que influye en la estructura trófica y la dinámica poblacional (Parker et al., 1999). La introducción y establecimiento de especies invasoras puede tener efectos ecológicos casi inmediatos y consecuencias económicas que se ven incrementadas por la interconexión entre ríos (Arnell y Gosling, 2016).

México tiene una gran diversidad de especies de agua dulce, tiene más de 500 especies en 47 familias, lo que representa el 6% del total de especies conocidas en el planeta; además de presentar altos índices de endemismo, 163 especies (32%) son endémicas (Dudgeon et al., 2006). El centro de México alberga 11 familias, de las cuales la familia Goodeidae es la de mayor endemismo con 36 especies (Dominguez-Dominguez et al., 2006), y más de 30 especies de esta familia se encuentran amenazadas (Fig. 1.1) (IUCN, 2021). El establecimiento y dispersión de especies invasoras, la pérdida de hábitat y ser especies con rangos de tolerancia ecológicamente restringidos o altamente especializados son de los principales factores que ponen en riesgo la permanencia de la familia Goodeidae (De la Vega-Salazar, 2006; Nature et al., 2022).

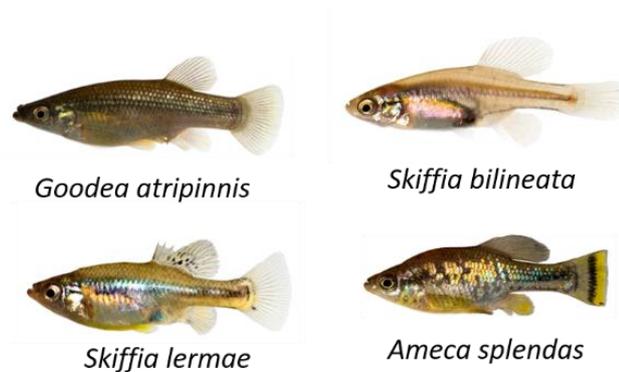


Figura 1.1. Ejemplos de algunas especies con decremento poblacional (IUCN, 2021).

Una de las especies invasoras más exitosas que ha invadido los ríos del centro de México es el guppy (*Poecilia reticulata*), que habría llegado al territorio mexicano en un intento de controlar las larvas de mosquitos (Azevedo-Santos et al., 2017). Esta es una especie con un rango de distribución natural en Trinidad, Guyana, Venezuela y Surinam, que habita principalmente en ríos y estanques poco profundos (Magurran, 2005). Los guppies poseen muchos de los factores fisiológicos, conductuales y de historia de vida asociados con una adaptabilidad extrema (Magurran, 2005). Además, los guppies aprovechan la presencia de goodeidos nativos para asociarse y obtener beneficios de forrajeo (Camacho-Cervantes et al., 2014). Sin embargo, los guppies no son los únicos poecílidos presentes en el centro de México, existen otras especies de poecílidos no nativos. Por ejemplo, en el Río Tula también se encuentran el guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*) y guatopote jarocho (*Poeciliopsis gracilis*) (Gutiérrez-Yurrita et al., 2013), y al igual que los guppies, estas especies producen una gran cantidad de embriones y son altamente plásticos, lo que les permite crecer rápidamente sus poblaciones (Gómez-Márquez et al., 2007). Por otro lado, los goodeidos

nativos se reproducen de manera más lenta y están altamente especializados, por lo que se encuentran en desventaja frente a una invasión de poecílicos (Lyons et al., 2019; Ramírez-García et al., 2020). Los sitios de muestreo de este estudio se localizan en el Río Tula, que se ubica en el centro de México y es considerado un cuerpo de agua perturbado (Casanova et al., 2008). Entre algunas causas de esta perturbación está la presencia de especies invasoras; por tal motivo, el objetivo de este primer capítulo es determinar la riqueza y la abundancia de peces nativos e invasores que habitan en la orilla del Río Tula, así como realizar un listado de las especies de peces que se encuentren presentes en los diferentes sitios de muestreo.

1.2 Métodos

1.2.1 Área de estudio

El Río Tula es un sistema de flujo de agua que se ubica en el centro de México, va desde el estado de México hasta la parte centro-sur del estado de Hidalgo (Fig. 1.2), forma parte de la Región Hidrológica Pánuco y desemboca en el río Moctezuma (Rubio-Franchini et al., 2016). Se caracteriza por tener una cuenca con alta precipitación y escurrimiento, así como una importante evaporación e infiltración, lo que significa que este cuerpo de agua tiene una insuficiencia para su autodepuración natural. Considerando la alta demanda del uso de agua en este río, así como las descargas de aguas residuales provenientes del Valle de México y de los procesos industriales que vierten toneladas de contaminantes al día, se ha causado un gran deterioro en la calidad del agua impidiendo su uso sustentable, y por lo tanto se ha visto reflejado en un daño al ecosistema provocado por un desequilibrio ecológico que, a su vez conlleva daños irreversibles reflejados en la pérdida de calidad de vida y la afectación en el aprovechamiento de los usos del agua (Casanova et al., 2008).

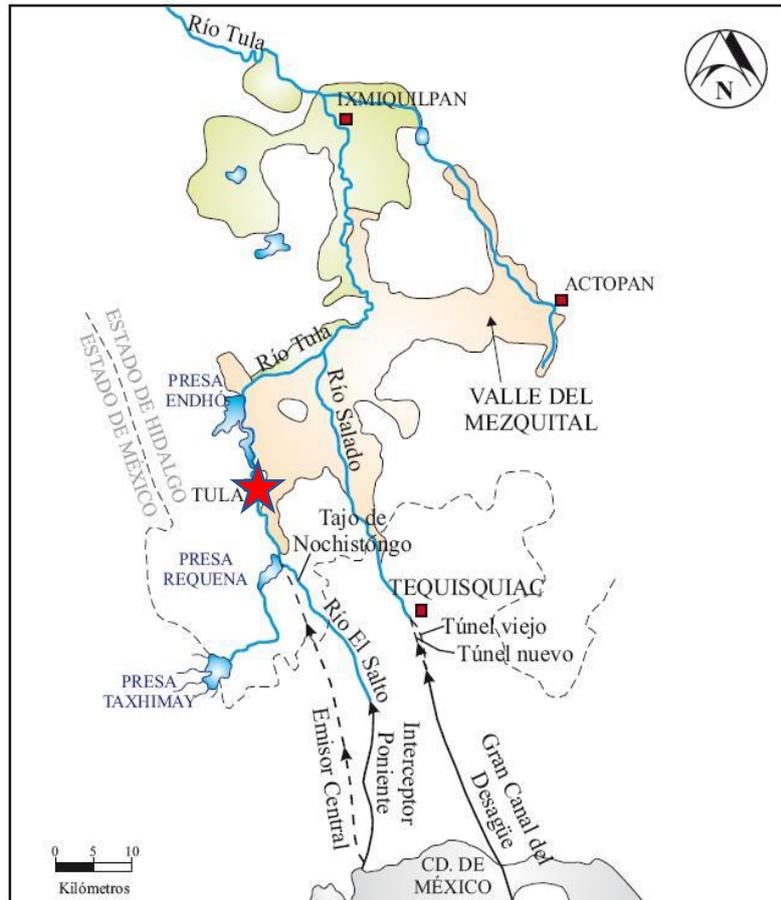


Figura 1.2. Ubicación del Río Tula, Hidalgo mapa tomado de (Lesser-Carrillo et al., 2011).

En este río, se encuentran mis tres sitios de estudio para evaluar la riqueza y abundancia relativa de peces que habitan en la orilla en tres estaciones del año diferentes (cálidas secas, lluviosas y frías secas): 1) Mixquiahuala ($20^{\circ} 30' 25''$ N, $99^{\circ} 14' 44''$ O), que se ubica dentro del perímetro urbano del municipio de Mixquiahuala y es un área de esparcimiento para los lugareños; 2) La Binola ($20^{\circ} 10' 50''$ N, $99^{\circ} 20' 26''$ O) rodeada de campos de cultivo, no considerada área recreativa y utilizada mayoritariamente para la extracción de agua para actividades agrícolas; y 3) Endho ($20^{\circ} 9' 58''$ N, $99^{\circ} 21' 29''$ O), también rodeada de campos de cultivo pero ubicada justo al lado de un nacimiento de agua, sirve como reservorio para abastecer de agua potable a la población que vive alrededor (Fig. 1.3). Seleccionamos nuestros sitios en función de la presencia de remansos, la distancia entre ellas (nuestros tres sitios estaban separados entre sí por al menos 10 km) y su accesibilidad desde las carreteras principales.

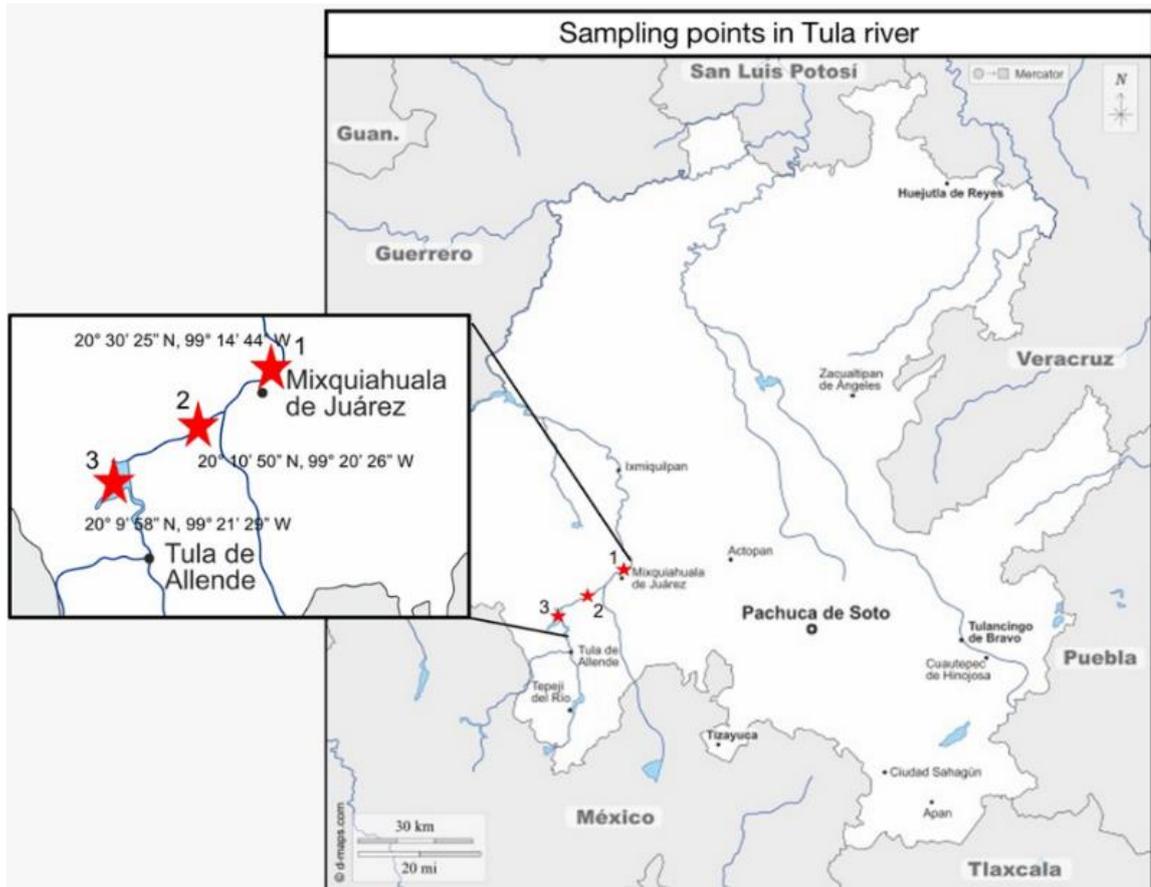


Figura 1.3. Mapa de los sitios de muestreo en el río Tula 1) Mixquiahuala, 2) La Binola, 3) Endhó.

1.2.2 Métodos de muestreo

Los sitios en el Río Tula se visitaron tres veces en 2019, durante la estación cálida seca (abril), la estación lluviosa (julio) y la estación fría seca (noviembre). Se seleccionaron sitios de muestreo particulares dentro de cada sitio en los remansos de los ríos, ya que estos son los hábitats donde se puede encontrar a los peces objeto de estudio. En cada sitio seleccionado, se realizó un muestreo sistemático, estandarizando la recolección por tiempo. Treinta minutos capturando todos los individuos posibles con una red de cuchara (49 x 39 cm, malla de 3 x 4 mm) por un solo pescador (VPH); y seis trampas de pesca de caída colocadas para recolectar peces en cuatro períodos de 15 minutos. En cada evento de muestreo hubo ~30 lanzamientos de redes de cuchara realizados al menos a 3 metros de distancia de donde se colocaron las trampas para peces. Los peces recolectados con ambos métodos se depositaron en baldes transparentes y se registraron las especies y abundancias de cada especie. Todos los peces se mantuvieron fuera del río en un balde con agua del sitio de recolección mientras se

identificaban, se devolvieron al río inmediatamente después de la identificación (Fig. 1.4). Todos los censos de peces se realizaron entre las 10 y las 12 h en un día de lunes a viernes para evitar visitantes recreativos en los sitios de muestreo. Dado que los peces identificados en esta investigación no están amenazados y el sitio no es un área natural protegida, no se necesitó un permiso de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales de México. Todos los peces se trataron siguiendo la Norma Oficial Mexicana NOM-051-ZOO-1995 de trato humanitario a los animales. Los protocolos de colecta e identificación siguieron todos los lineamientos provistos por la Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999 para el uso de vertebrados con fines de investigación.



Muestreo con red de cuchara



**Muestreo con
trampas de caída**



Identificación y conteo de peces

Figura 1.4. Muestreo de riqueza y abundancia de peces en campo.

1.3 Análisis estadístico

Todos los análisis se realizaron utilizando el software estadístico (R Core Team, 2020). Se elaboraron gráficos de rango-abundancia para cada sitio diferenciando cada temporada de muestreo y se calculó para cada curva el índice de dominancia de Berger-Parker - la abundancia proporcional de la especie más abundante (Magurran, 2004). Para evaluar las diferencias entre los sitios de muestreo en el río, se realizó un análisis del índice de disimilitud de Morisita-Horn. Este índice varía de cero a uno, los valores más cercanos a cero indican que los sitios son similares y los valores más cercanos a uno indican que los sitios son diferentes (Magurran, 2004). Después de probar las diferencias entre los sitios, se probaron las diferencias entre las estaciones dentro de cada sitio, utilizando también el análisis del índice de disimilitud de Morisita-Horn. Este análisis se realizó utilizando la función “vegdist”, especificando Morisita-Horn, del paquete “vegan” para el Software R (Oksanen et al., 2020). El siguiente paso fue la elaboración de las gráficas de los resultados del análisis en un dendograma usando la función “hclust” también del paquete “vegan”.

1.4 Resultados

Las comunidades de peces ribereños de los sitios que se muestrearon en el Río Tula estaban compuestas por las especies nativas: Tiro (*Goodea atripinnis*) y carpita amarilla (*Notropis calientis*), y las especies invasoras: Guppy (*Poecilia reticulata*), Guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*), Guatopote jarocho (*Poeciliopsis gracilis*), Topote del Atlántico (*Poecilia mexicana*) y carpa (*Cyprinus sp.*). Sin embargo, no todas las especies se encontraron en todos los sitios (Cuadro 1). La especie más dominante fue una invasora en todos los sitios y estaciones. Endho fue el sitio con menor número de especies presentes, y todas ellas invasoras. La Binola fue el sitio con la comunidad de peces ribereños más balanceada, aun así, el índice de Berger-Parker más bajo encontrado fue de 0.42 durante la estación cálida seca. Mixquiahuala fue el sitio más dominado, en todos los eventos de muestreo el guppy fue la especie más dominante y el índice de Berger-Parker fue superior a 0.91 (Fig. 1.5).

Cuadro 1. Lista de especies presentes en el Río Tula y su porcentaje del total de individuos colectados en el sitio en las tres estaciones.

Especies	Sitios en los que se encontraron los peces y porcentaje del total de peces colectados en las tres estaciones
Nativas	
<i>Goodea atripinnis</i>	La Binola (2 individuos / 0.43%) Mixquiahuala (104 individuos / 1.09%)
<i>Notropis calientis</i>	La Binola (1 individuos / 0.21%)
Invasoras	
<i>Poecilia reticulata</i>	Endho (2 individuos / 0.6%) La Binola (100 individuos / 21.97%) Mixquiahuala (9,018 individuos / 95.08%)
<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>	Endho (203 individuos / 60.96%) La Binola (72 individuos / 15.82%) Mixquiahuala (116 individuos / 1.22%)
<i>Poeciliopsis gracilis</i>	Endho (105 individuos / 31.53%) La Binola (97 individuos / 21.31%) Mixquiahuala (88 individuos / 0.92%)
<i>Poecilia mexicana</i>	Endho (23 individuos / 6.9%) La Binola (169 individuos / 37.14%) Mixquiahuala (157 individuos / 1.65%)
<i>Cyprinus sp.</i>	La Binola (14 individuos / 3.07%) Mixquiahuala (1 individuos / 0.01%)

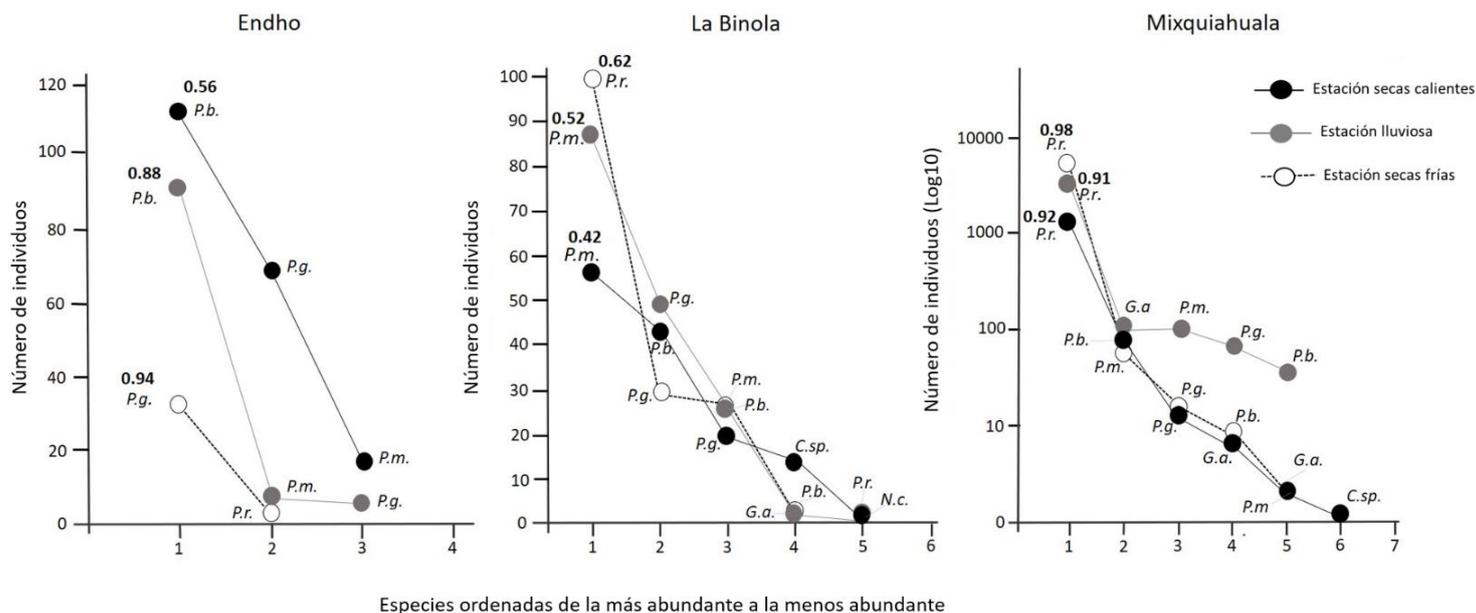


Figura 1.5. Gráfica de Rango-Abundancia para cada sitio y cada estación de muestreo. Cada línea representa la comunidad presente en el muestreo, y cada punto representa una especie.

Los números en negritas muestran el índice de Berger-Parker para la curva, y las iniciales marcan el ID de cada una de las especies encontradas en los sitios: **P.b.** (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*), **P.r.** (*Poecilia reticulata*), **P.g.** (*Poeciliopsis gracilis*), **P.m.** (*Poecilia mexicana*); **C.sp.** (*Ciprinus sp.*), y las especies nativas: **G.a.** (*Goodea atripinnis*), y **N.c.** (*Notropis calientis*).

Mixquiahuala demostró ser el sitio más distinto en su riqueza y abundancia de especies de peces con un índice de Morisita-Horn de 0.8, mientras que Endho y la Binola tuvieron un índice de Morisita-Horn de 0.48 (Fig. 3). En cuanto a las diferencias entre las estaciones muestreadas para cada sitio, para los tres sitios, la estación fría seca fue la más distinta. Sin embargo, para Mixquiahuala los valores de Morisita-Horn fueron muy pequeños (<0.003) como para creer que no hay diferencias entre las temporadas muestreadas (Fig. 1.6).

Diferencia entre sitios

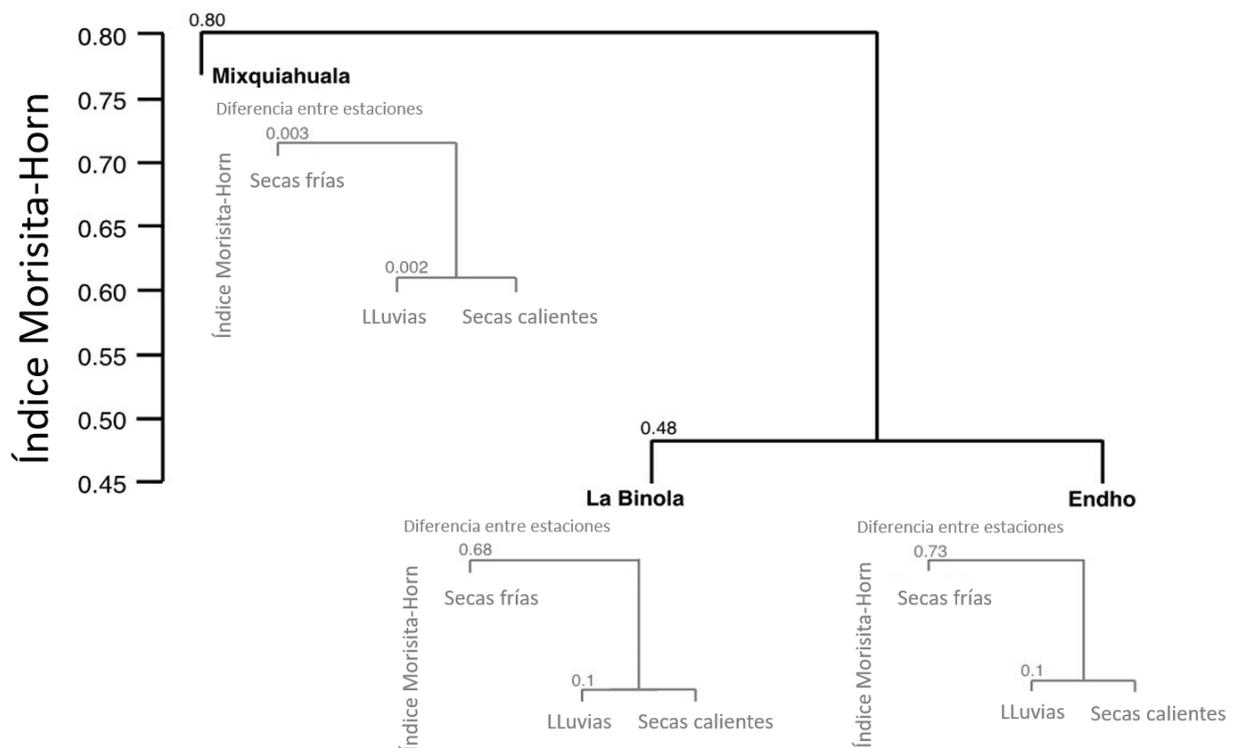


Figura 1.6. Disimilitud entre cada uno de los sitios muestreados y las estaciones muestreadas. Un Índice Morisita-Horn de uno significa que los sitios son completamente diferentes, mientras que cero significa que los sitios son completamente iguales.

1.5 Discusión y conclusiones

Se encontraron siete especies en el río Tula, de las cuales sólo el Tiro y la carpita amarilla eran nativas (Miller et al., 2009). Los guppies, guatopotes jarocho, guatopotes manchados, topotes del Atlántico y las carpas son ampliamente reconocidos como invasores en el centro de México (Miller et al., 2009). En todos los sitios y temporadas la especie más dominante fue un poecílido invasor. Mixquiahuala fue el sitio más diferenciado en su riqueza y abundancia de especies de peces presentes en la orilla del río y no mostró diferencias durante las temporadas de muestreo. La Binola y Endho resultaron similares en su riqueza y abundancia, y ambos mostraron que la estación muestreada con mayor diferencia fue seca-fría. No todas las especies encontradas en el río estuvieron presentes en todos los sitios muestreados, y sus abundancias también resultaron diferentes. Mientras que en Mixquiahuala y La Binola la especie más abundante fue el guppy, en Endho fue el guatopote manchado. Ninguna de las especies nativas estuvo presente en Endho, y La Binola fue el único sitio donde se encontraron las siete especies registradas. *Goodea atripinnis* es la especie de goodeido más extendida y se encuentra en todo el centro de México (Miller et al., 2009), aun así, se encontró en abundancias muy bajas en el río.

La composición de especies encontrada en este estudio coincide con lo reportado hace 9 años por Gutiérrez-Yurrita et al., (2013, Cuadro 2), en el estudio que realizaron reportan a la especie *Poecilia reticulata* como un nuevo registro y ubicada únicamente en la parte media de la cuenca del río Moctezuma (Fig. 1.7). En comparación con los resultados del presente estudio, donde se encontró al guppy en abundancia predominante en el Río Tula, sitio donde ellos la reportan ausente, lo que significa que esta especie ha logrado expandir su territorio en este cuerpo de agua dulce.

Cuadro 2. Listado de especies registradas en la cuenca hidrográfica del Río Moctezuma. Las siglas significan: **Aut**: Autóctona, **Ex**: Exótica, **En**: Endémica. **1**: Amajac, **2**: Estóraz, **3**: Huichihuayán, **4**: Cabecera del Moctezuma, **5**: Moctezuma tramo medio, **6**: Moctezuma tramo bajo, **7**: San Juan, **8**: Tempoal, **9**: Tula. * Indica que esta especie es nuevo registro para la cuenca. Las flechas azules señalan las especies reportadas en este proyecto de tesis, mientras que los rectángulos rojos señalan a la especie *Poecilia reticulata* que es considerada una especie exótica, está marcada con un asterisco lo que significa que es un nuevo registro en la subcuenca tramo medio del río Moctezuma. Tomado de (Gutiérrez-Yurrita et al., 2013).

Familia	Especie	Estatus	Subcuenca
Atherinopsidae	<i>Chirostoma jordani</i> (Woolman, 1894)	Aut	1
Characidae	<i>Astyanax mexicanus</i> (De Filippi, 1853)	Aut	1;2;7;9;4
Catostomidae	<i>Ictiobus labiosus</i> (Meek, 1904)	Aut	5
	<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	Ex	1;9
	→ <i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)	Ex	1;9
Cyprinidae	<i>Dionda ipni</i> (Álvarez y Navarro, 1953)	Aut	1;3
	→ <i>Notropis cf. chihuahua</i> (Woolman, 1982)	Aut	5
	<i>Notropis cf. saladonis</i> (Hubbs y Hubbs, 1958)	Aut	4;8
	<i>Notropis sallei</i> (Günther, 1968)	Aut	2
	<i>Gambusia atrora</i> (Rosen y Baley, 1963)	Aut	1;3;6
	<i>Gambusia marshi</i> (Minckley y Craddock, 1962)	Aut*	6
	<i>Gambusia vittata</i> (Hubbs, 1926)	Aut	6
	→ <i>Heteradria bimaculata</i> (Heckel, 1848)	Aut	4;7;9
	<i>Heterandria jonesii</i> (Günther, 1874)	Aut	1;3;8
	<i>Poecilia Formosa</i> (Girard, 1859)	Aut	6
Poeciliidae	→ <i>Poecilia mexicana</i> (Steindachner, 1863)	Aut	1-9
	→ <i>Poecilia reticulata</i> (Peters, 1860)	Ex *	5
	→ <i>Poeciliopsis gracilis</i> (Heckel, 1848)	Aut	6-9
	<i>Xiphophorus cortezi</i> (Rosen, 1960)	Aut	1;3
	<i>Xiphophorus hellerii</i> (Heckel, 1848)	Ex	1
	<i>Xiphophorus malinche</i> (Rauchen et al., 1990)	Aut	8
	<i>Xiphophorus birchumanni</i> (Lenchner y Radda, 1987)	Aut	1;6;8
	<i>Xiphophorus pymaeus</i> (Hubbs y Turner, 1939)	Aut	3
Goodeidae	→ <i>Goodea gracilis</i> (Hubbs y Turner, 1939)	En	2;4;7;9

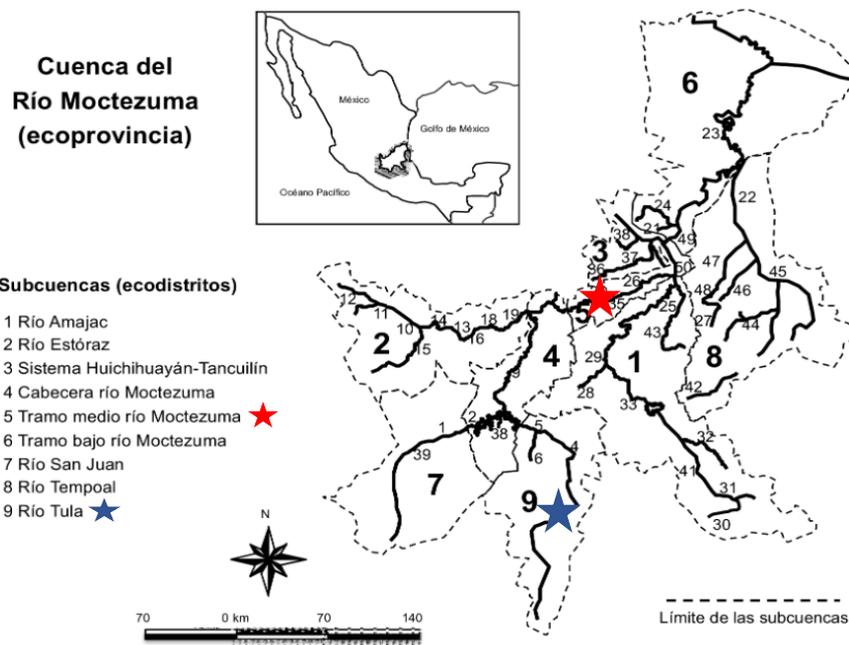


Figura 1.7. Mapa tomado de Gutiérrez-Yurrita et al., (2013), la estrella en color rojo es la zona donde señalan los investigadores presencia del guppy, y la estrella en color azul, es donde señalo en este estudio la presencia del guppy

Debido a que en el presente estudio se consideró como abundancia a todos los peces encontrados en los sitios utilizando dos métodos de muestreo diferentes, existe una posibilidad de que las especies podrían tener una detectabilidad diferente, y esto podría contribuir a la diferencia en su tasa de captura. Aun así, el dominio de las especies invasoras en la comunidad de peces que habitan en la orilla del río en los tres sitios de muestreo es tan alto que incluso si las especies nativas fueran menos detectables, lo más probable es que no se acerquen en abundancia a las especies invasoras.

Es posible que Mixquiahuala fuera el sitio más diferenciado entre los tres ya que la abundancia de guppies es mucho más alta en este sitio que en los otros dos. Lo cual no es sorprendente, dado que los guppies son conocidos por ser invasores exitosos (Magurran, 2005), y son capaces de establecer una población en una amplia gama de condiciones (Gibson & Hirst, 1955; Chervinski, 1984; Chung, 2001), logrando sobrevivir y establecerse en temperaturas cambiantes (Chung, 2001; Reeve et al., 2014) y salinidades (Chervinski, 1984) que son distantes a las de su ambiente nativo.

El pez guppy es una especie muy social y se beneficia de asociaciones con especies nativas (Camacho-Cervantes, Ojanguren & Magurran, 2015) y otros invasores poecílidos (Santiago-Arellano et al., 2021). Si esta fuera una tendencia también para las otras especies encontradas, se plantea la hipótesis de que el guatopote manchado y guatopote jarocho, podrían estar siguiendo una tendencia de fusión invasiva: la mayor probabilidad de que las especies exóticas tengan éxito al establecerse en un ecosistema ya invadido (Simberloff, 2006; Green et al., 2011). Sin embargo, se deben realizar más investigaciones sobre las tendencias sociales del guatopote manchado y guatopote jarocho para respaldar esta afirmación. La plasticidad de estas especies, podría no ser la única explicación, la exclusión competitiva de los poecílidos a los goodeidos también podría estar desempeñando un papel en la superación de los poecílidos. Esto ha sido reportado para otras especies invasoras en diferentes taxones y mecanismos, por ejemplo, la hormiga argentina (*Linepithema humile*) desplaza competitivamente a las hormigas nativas (*Cataglyphis floricola* y *Camponotus pilicornis*) su mayor efecto es afectar la abundancia y distribución de las hormigas nativas (Carpintero y Reyes-López, 2008). En peces, la especie invasora *Coregonus albula* ha tenido fuertes efectos competitivos sobre la especie nativa *Coregonus lavaretus*, la cual la ha desplazado de su nicho original provocando una disminución del 90% en la densidad poblacional de esta especie nativa (Bohn et al., 2008).

En este estudio, los resultados muestran que las especies nativas fueron menos abundantes que las especies invasoras de poecílidos en el Río Tula. También se encontró que la especie *Poecilia reticulata* ha ganado territorio desde su primer registro en la cuenca del río Moctezuma en el 2013. Teniendo en cuenta los múltiples beneficios que las personas reciben de los ecosistemas acuáticos y considerando todos los servicios ecosistémicos proporcionados por estos ecosistemas, también podría justificarse el costo de su protección y restauración (Liquete et al., 2016; Pouso et al., 2018). El río Tula está muy contaminado e invadido por diferentes especies, pero debido a su gran importancia como ecosistema de agua dulce que provee servicios vitales al hombre así como refugio de muchas especies nativas (Gutiérrez-Yurrita et al., 2013) considerar realizar planes de restauración podrían ayudar a la mejora en la calidad de este río. Se podría empezar con proyectos a pequeñas escalas como se ha hecho en otros lugares, por ejemplo en el Norte de California, se restauró un tramo de 70 metros de un pequeño arroyo urbano, mejorando tanto la calidad biológica como la del hábitat en ese cuerpo de agua (Purcell et al., 2002). Intentar realizar proyectos a pequeña escala en el Río Tula, podría ser un primer paso para la recuperación de este sitio.

Capítulo 2.

**Conducta de audacia en la ontogenia del pez
invasor más abundante en el río Tula (*Poecilia
reticulata*).**

2.1 Introducción

La adaptación del comportamiento juega un papel clave en la supervivencia (Krause & Ruxton, 2002), ya que influye en la capacidad competitiva y la propagación de invasión de especies, lo que puede sustentar invasiones exitosas (Holway, 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 para modificarse (Magurran, 1999). Actualmente, algunos estudios se han enfocado en investigar la influencia que tienen los rasgos de comportamiento tanto a nivel poblacional como individual en las especies invasoras, ya que se ha observado que el comportamiento juega un papel importante facilitando el establecimiento de estas especies en ambientes novedosos (Brand et al., 2021). Se ha demostrado que algunos rasgos de comportamiento (por ejemplo, exploración, agresión, sociabilidad, audacia) son heredables, pero también pueden ser modificados en gran medida por factores ambientales (Dochtermann, et al., 2015; van Oers et al., 2004). Sin embargo, existen pocos estudios sobre el papel que juega la ontogenia en el desarrollo de estos rasgos de comportamiento, y la influencia que tiene el entorno social en el que crece un individuo y desarrolla su experiencia.

El efecto de la experiencia en el desarrollo de los individuos puede tener una influencia importante en los rasgos de comportamiento en etapas posteriores de su vida (Lindström, 1999). Por ejemplo, en las primeras etapas del desarrollo, los individuos pueden no tener respuestas de comportamiento innatas o aprendidas sobre la búsqueda de comida sin embargo, empiezan a adquirir experiencia a través de las señales sociales expresadas por los compañeros adultos del grupo, permitiendo a los juveniles aprender a encontrar comida y evaluar el riesgo en un sitio (Leris & Reader, 2016). Los individuos son capaces de discriminar entre subconjuntos de poblaciones, o incluso entre individuos (Krause & Ruxton, 2002); y esta capacidad de discriminar influye en su elección de compañeros de grupo (Ward, 2012).

Para los individuos gregarios, la experiencia grupal es extremadamente importante ya que aumenta su probabilidad de supervivencia (Ward, 2012). Mediante el uso de señales, los grupos sociales permiten procesar más información que la que un solo individuo podría procesar, y esto les permite mejorar sus actividades vitales, tales como, encontrar alimento o evadir a los depredadores (Snijders et al., 2021; Wilson et al., 2021). Esto sugiere que entre mayor tendencia tenga un individuo a formar parte de un grupo, es decir a ser más sociable, es

más adepto al aprendizaje a través de sus compañeros de grupo. Por ejemplo, los guppies son una especie muy social ya que tienen la facilidad de agruparse no solamente en cardúmenes con compañeros conespecíficos, sino también tienen la habilidad de asociarse a cardúmenes heteroespecíficos, y este rasgo de comportamiento les ha permitido contrarrestar los obstáculos en las primeras etapas de invasión, ya que ante una baja disponibilidad de conespecíficos en un nuevo ambiente, esta especie puede optar por unirse a grupos heteroespecíficos (Camacho-Cervantes et al., 2015), y con ello lograr sobrevivir, reproducirse y aumentar su población para poder establecerse.

Además de la sociabilidad, otro rasgo del comportamiento que es clave para las especies invasoras es la audacia (que es cuando las especies son más propensas a explorar, alejarse de lugares seguros y tienden a investigar en entornos novedosos) donde algunos animales son más tímidos y se resisten al riesgo, mientras que otros son más audaces y propensos a las situaciones peligrosas (Sasaki et al., 2018). Por ejemplo, la incapacidad de los individuos más tímidos para ajustar su comportamiento al nivel real de riesgo puede implicar costos importantes, como una mayor exposición a los depredadores, menores oportunidades de alimentación y un mayor gasto energético (Sih et al., 2012). Mientras que un individuo más audaz puede ser más activo y tiende a explorar más, por lo que este rasgo conductual podría determinar si los individuos abandonan su área de distribución nativa para ingresar en nuevos ambientes (Smith & Blumstein, 2010; Chapple et al., 2012), promoviendo el progreso y el éxito de una especie durante las diferentes etapas del proceso de invasión (transporte, introducción, establecimiento y expansión) (Jeschke et al., 2013). Sin embargo, los individuos más audaces 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 una compensación de costo-beneficio que depende de la audacia o timidez del animal y el contexto en que se encuentre (Hulthén et al., 2017; Santicchia et al., 2019).

Las especies invasoras se encuentran muy extendidas en aguas dulces (Strayer, 2010), y la familia Poeciliidae es un ejemplo de esto, muchas especies de esta familia se han identificado como invasoras en muchos continentes (Tricarico et al 2016; Tan et al., 2020), y se les considera una causa de la reducción de la abundancia y riqueza de muchas especies nativas (Tsang y Dudgeon, 2021), entre las especies de poecílicos más exitosas en la invasión están: *Gambusia affinis*, *Gambusia holbrooki*, *Xiphophorus hellerii* y *Poecilia reticulata*

(Pyke, 2008; Deacon et al., 2011), y en esta última especie (*Poecilia reticulata*) es en la que se enfocará este estudio.

El pez guppy (*Poecilia reticulata*) es un pequeño pez de agua dulce que pertenece a la familia Poeciliidae, su rango de distribución nativo comprende Trinidad, Guyana, Venezuela y Surinam. Esta especie se caracteriza por tener fertilización interna, y las hembras producen críos que no requieren cuidado parental lo que determina la mayor parte de su comportamiento en la adultez, como nadar, evadir depredadores, forrajear y formar un cardumen (Magurran, 2005; Xia et al., 2017). El pez guppy tiene preferencia por habitar en zonas poco profundas, y se reporta presente en todos los continentes excepto la Antártida (Deacon et al., 2011). Este pez tiene una gran tolerancia térmica y salina, lo que le ha facilitado establecerse en muchos hábitats fuera de su rango nativo. Es una especie muy sociable ya que sus actividades las desarrolla en grupo, ya sea con los de su misma especie o asociándose con especies con las que comparte características en común como es el caso de la especie *Skiffia bilineata* (tiro de dos rayas), una especie de la familia Goodeidae, nativa del centro de México, y con la que se ha demostrado que tiene una competencia directa debido a sus preferencias de alimentación y de hábitat (Valero et al., 2008), Fig. 2.1).



Figura 2.1. En la parte de arriba se observa una hembra y un macho de la especie *Poecilia reticulata*, y en la parte de abajo, una hembra y un macho de la especie *Skiffia bilineata*

Debido a que las especies invasoras se han vuelto una gran amenaza para los ecosistemas de agua dulce ya que afectan a las especies nativas, provocando su desplazamiento o incluso su declive poblacional (Early et al., 2016), entender su conducta podría ayudar a

generar estrategias para la conservación de las especies nativas. Por tal motivo, el objetivo de este capítulo es saber si el rasgo de comportamiento de audacia del pez más dominante en los sitios de muestreo en el Río Tula (*Poecilia reticulata*), es un rasgo con el que nace esta especie o lo va adquiriendo en su desarrollo, y si este rasgo se ve afectada dependiendo la interacción social en la que se encuentre el pez (solo, acompañado de un conoespecífico o de un heteroespecífico).

2.2 Métodos

Los experimentos se realizaron en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, de abril del 2019 hasta abril del 2021. Los peces guppies utilizados en este experimento se colectaron en el sitio de Mixquiahuala en el río Tula, Hidalgo, y los Goodeidos de la especie *Skiffia bilineata* utilizados como compañeros de observación, se colectaron de la población stock que se mantiene en las pozas al aire libre del Instituto de Ecología, UNAM. Todos los peces se colocaron en stocks de cuarentena (peceras de 40L) tres semanas previas a iniciar los experimentos, con el fin de descartar que los peces tuvieran alguna enfermedad. Todas las peceras se llenaron con agua previamente reposada, para asegurar que no tuviera cloro residual, y se trataron con Pentabiocare®, que es un acondicionador coloidal de alto rendimiento con una alta concentración de Tiamina (vitamina B1). Esta solución tiene la propiedad de ayudar a los peces a resistir mejor las condiciones de estrés. Cada pecera contenía un filtro de espuma activado por una bomba de aire de grava en el fondo, una bomba de agua y plantas de plástico. Los peces se mantuvieron bajo un fotoperiodo 12L:12D. La temperatura diaria del agua osciló entre 19 ° C y 22 ° C. Los peces se alimentaron diariamente con hojuelas comerciales.

Una vez concluida la cuarentena, las peceras stock se monitorearon diariamente para ir separando a los críos de guppies que iban naciendo, los críos que serían focales, se individualizaron en frascos de vidrio transparente (250 ml), los frascos se acomodaron de manera que los peces pudieran verse entre ellos a través del vidrio con hasta seis compañeros diferentes ubicados en los frascos aledaños (Fig. 2.2A), los frascos se rotaban cada dos días para evitar que siempre vieran a los mismos individuos. Cada frasco se etiquetó con un número único y su fecha de nacimiento para realizar un seguimiento de sus identidades y así poder llevar a cabo las observaciones con peces de la misma edad en determinadas semanas al nacer (Fig. 2.2B). Se pusieron a prueba 10 juveniles por semana hasta antes de que alcanzaran su madurez sexual, desde la semana cero (los siete días posteriores al nacimiento) hasta la octava,

en tres tratamientos diferentes: 1) solo, únicamente el focal; 2) conoespecífico, el focal acompañado de un guppy; y 3) heteroespecífico, el focal acompañado de una *Skiffia bilineata*.

La semana de observación de cada pez se asignó al azar el día en que se individualizaron. Los críos que se seleccionaron como compañeros durante la observación de los peces focales se separaron de las madres en tanques de 10 litros que permitieron la interacción entre los peces, se dividieron por especies y se marcaron por cardumen para conocer su edad (Fig. 2.2C). Los peces acompañantes no se individualizaron como los peces focales, debido a que los peces de la especie *Skiffia bilineata*, a diferencia de los guppies, mostraban signos de estrés cuando estaban solos (incluso si podían ver a otros peces). Por esta razón, para estandarizar los dos tratamientos, los compañeros de ambas especies se trataron por igual.

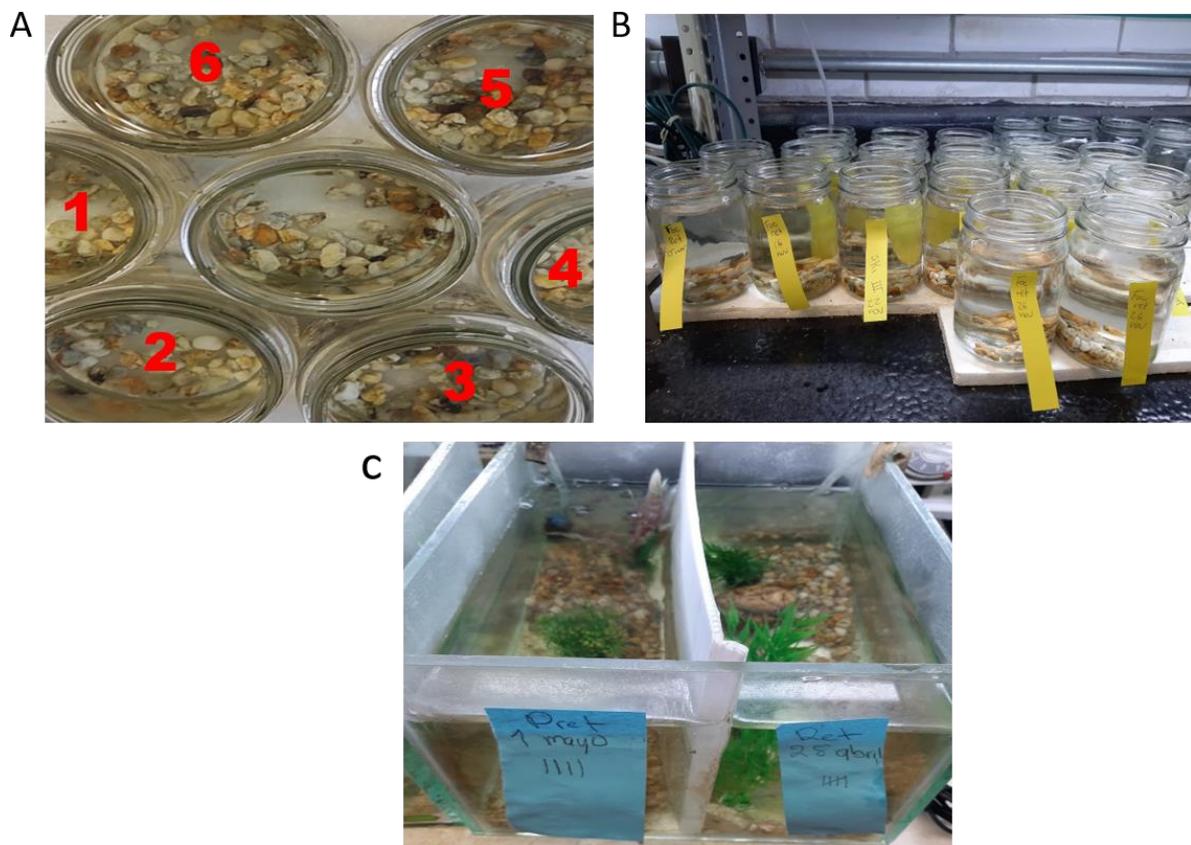


Figura 2.2. A) Formación de los frascos para que los peces logaran ver hasta seis compañeros de los frascos aledaños. B) Frascos de individualización de cada pez focal. C) Peceras para los peces cardumen.

Las observaciones se realizaron en una pecera de 10L (30 x 20 x 15). En un lado de la pecera se simuló un refugio con plantas artificiales de aproximadamente 10 cm de altura, mientras que el otro lado de la pecera estaba vacío (Fig. 2.3). El comportamiento de audacia en los guppies focales se evaluó registrando el tiempo que tardaban en salir del refugio en dirección a la parte vacía de la pecera que es un entorno desconocido. En los tratamientos donde los peces focales estuvieron acompañados por otro pez, se eligieron a los compañeros al azar de los tanques de 10L donde se encontraban peces de la misma semana de nacidos que el focal. Tanto el compañero como el focal se fotografiaron para medir su talla, y posteriormente se descartaron en otra pecera. Ni los peces focales, ni los acompañantes se observaron más de una vez.



Figura 2.3. Pecera para observaciones. Se utilizaron plantas de plástico para simular un refugio, el refugio fue el mismo para todas las observaciones.

Los registros conductuales se llevaron a cabo liberando sutilmente al guppy focal y en su caso al acompañante en la sección de refugio de la pecera donde se localizaban las plantas de plástico, se sumergía el contenedor de transporte de los críos (10 ml) y se mantenía sumergido hasta que los peces salían del contenedor hacia las plantas de refugio del tanque de observación (Fig 2.4).



Figura 2.4. Liberación de los peces en la zona de refugio para su observación.

Las observaciones comenzaban cuando ambos peces abandonaban el contenedor de transporte y nadaban hacia el refugio. La observación de la prueba finalizaba cuando ambos peces abandonaban el refugio o cuando terminaban los diez minutos de observación. La distancia a la que se consideró que los peces habían abandonado el refugio se estandarizó marcando sobre el vidrio de la pecera una línea indicadora al final del refugio seguida de otra línea separada por 1 cm de distancia, que es aproximadamente el tamaño que alcanzan los peces en la semana ocho. Ambas marcas eran invisibles para los peces. Se consideró que los individuos habían abandonado el refugio cuando todo su cuerpo cruzaba la segunda línea marcada. Cuando un compañero estaba presente, también registramos su comportamiento (Fig. 2.5).

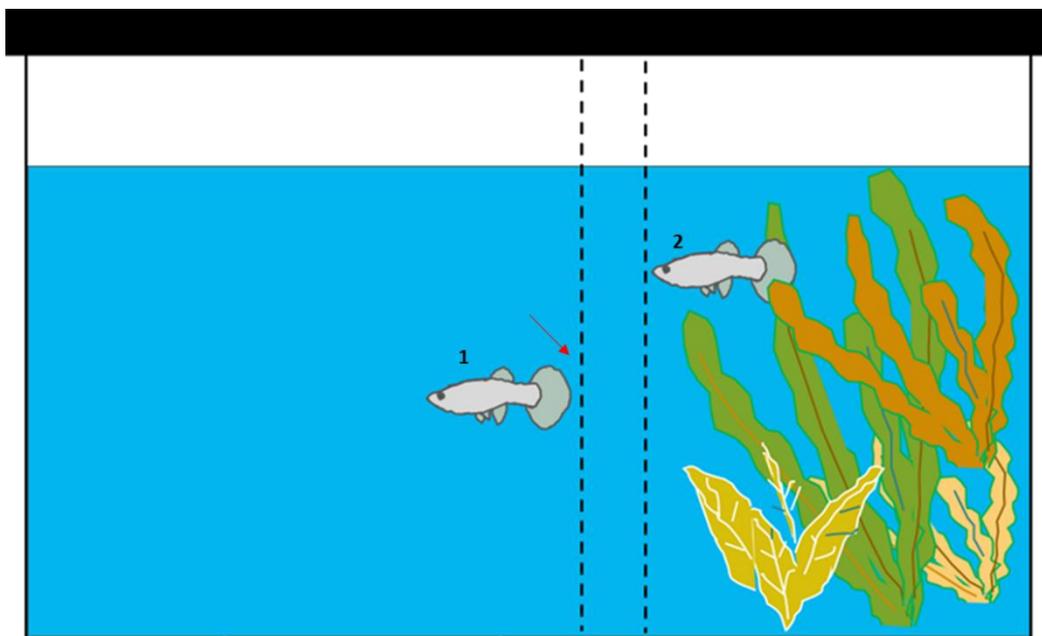


Figura 2.5. Diagrama de una observación conespecífica, la flecha roja señala que el pez 1 pasó todo su cuerpo por la segunda línea por lo que se considera que abandonó el refugio, mientras que el pez 2 aún se encuentra dentro del refugio.

Los guppies focales y los acompañantes se emparejaron por tamaño en todas las observaciones, aun así, se realizaron modelos lineales con los que se probó la diferencia de tamaño entre los focales y los acompañantes (distribuidos normalmente, Shapiro-Wilk: $W = 0.99$, $p = 0.1$) relacionándolos con los tratamientos o con la edad del focal, y no encontramos ninguna diferencia significativa (lm: $t < 0.371$, $p > 0.71$) por lo que eliminamos esta variable del análisis con el fin de aumentar la claridad. Las variables registradas y analizadas fueron: frecuencia de los guppies focales para salir primero del refugio, latencia del guppy focal para salir del refugio (s) y latencia del acompañante para salir del refugio (s). Además, utilizando las latencias de salida de los focales y los acompañantes, calculamos la diferencia entre el momento en que uno pez y el otro abandonaron el refugio restando el tiempo en que el focal abandonó el refugio del momento en que el compañero lo hizo.

2.3 Análisis estadísticos

Se usaron modelos lineales para evaluar el efecto de la edad y las condiciones sociales en la latencia de emergencia de los focales y en la diferencia de tiempo entre la salida del refugio del focal y del compañero. Ambas variables se utilizaron como variables dependientes, y las condiciones sociales y la edad como factores independientes. En la variable latencia de emergencia transformamos los datos a su logaritmo natural para lograr normalidad en los residuos de los modelos, esto no fue necesario para la segunda variable. Se corrió un modelo para todas las combinaciones posibles de los factores independientes (incluyendo ambos y su interacción, ambos sin interacción, uno a la vez y un modelo nulo). El modelo mejor ajustado se seleccionó utilizando el criterio de información de Akaike (AIC). Los valores de AIC seleccionan el modelo más parsimonioso para explicar la variación en los datos (Burnham y Anderson 2002). Todos los análisis estadísticos y figuras se ejecutaron en el programa R (R Core Team 2014).

2.4 Resultados

En la diferencia de tiempo entre la salida del refugio del focal y del acompañante, el modelo más parsimonioso fue el que incluía tanto los factores independientes como la interacción entre ellos (AIC = 2433, Fig. 2.6). En la variable latencia de emergencia, el modelo aditivo fue el más sustentado (AIC = 3487.1), no hubo interacción entre los factores independientes, pero sí un efecto tanto de las condiciones sociales como de la edad (Fig. 2.7).

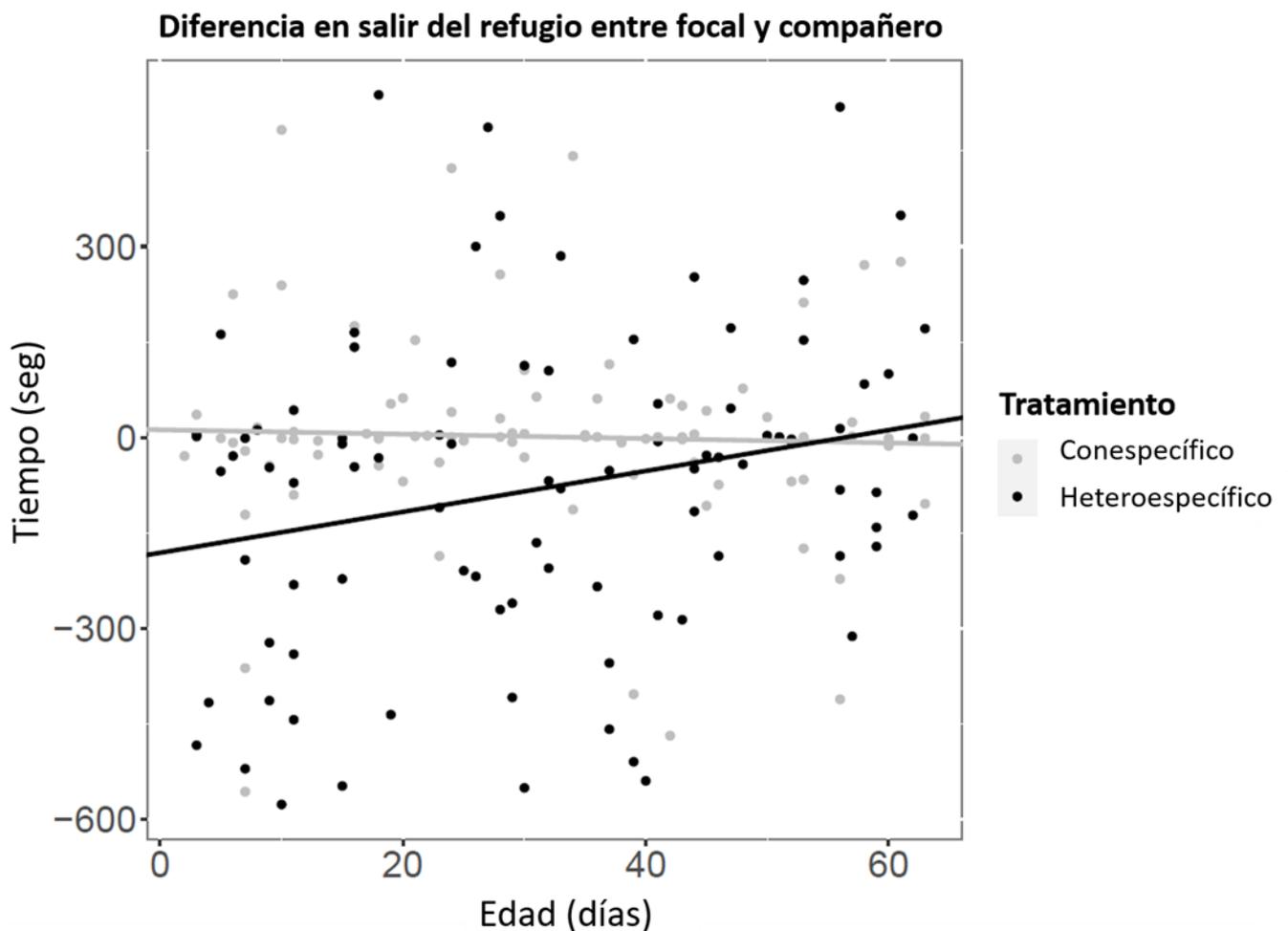


Figura 2.6. Los valores por debajo de cero significan que el focal salió primero del refugio. Los valores por encima de cero significan que el focal salió del refugio después de su compañero. La línea gris corresponde al tratamiento conespecífico, y la línea negra corresponde al tratamiento heteroespecífico.

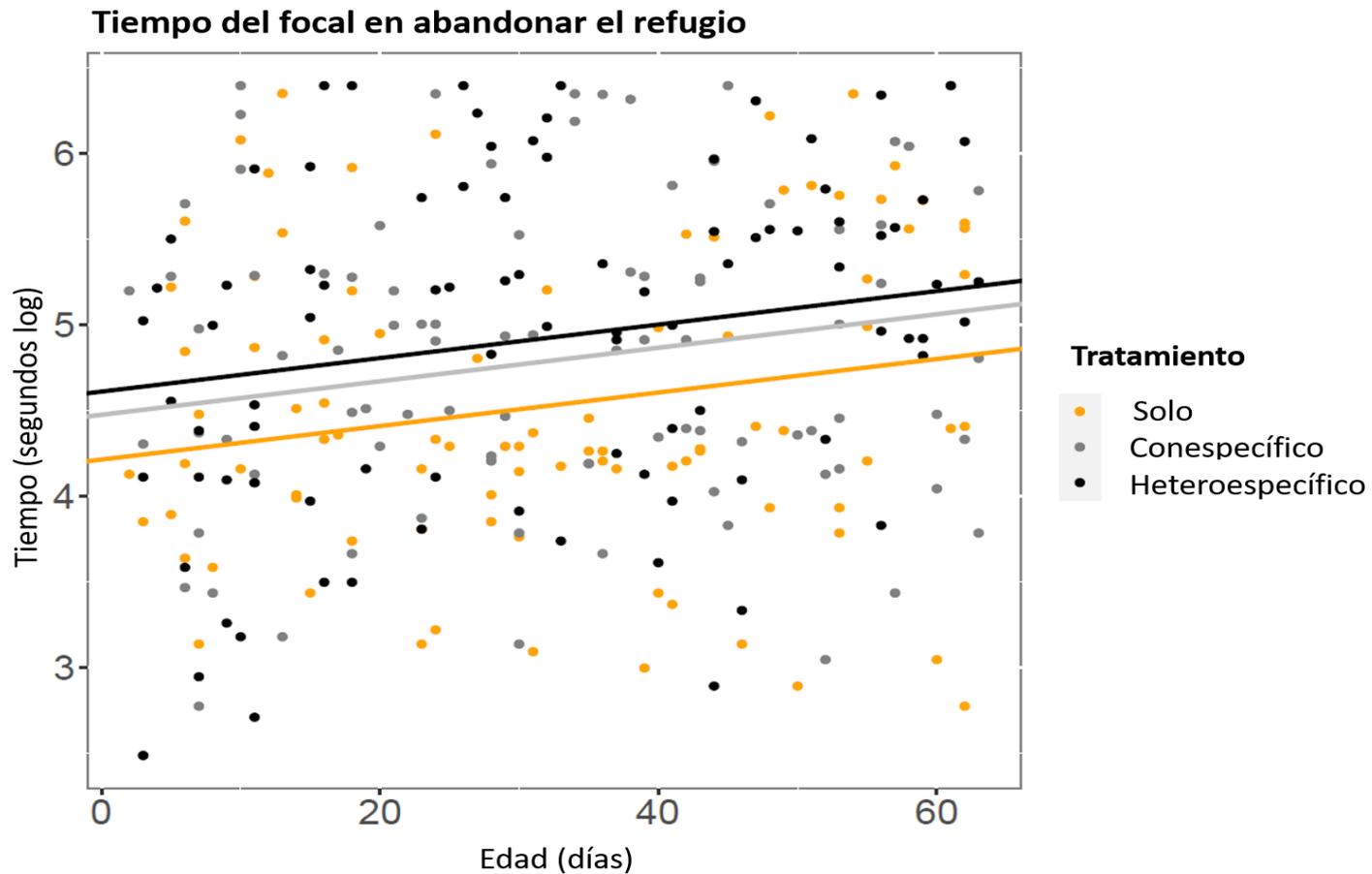


Figura 2.7. El tiempo que les tomó a los guppies focales salir del refugio entre tratamientos fue diferente. Tardaron menos tiempo en salir del refugio cuando estaban solos que acompañados de un heteroespecífico, pero no hubo diferencia entre estar acompañados de un conespecífico o un heteroespecífico. Entre mayor edad tenía el guppy, más tiempo tardaba en salir del refugio. La línea negra corresponde al tratamiento heteroespecífico, la línea gris al tratamiento conespecífico, y la línea naranja al tratamiento sólo.

2.5 Discusión y conclusiones

En este estudio, la edad no tuvo efecto en la diferencia del tiempo en salir del refugio entre el guppy focal y el compañero de observación (ya sea otro guppy o una *Skiffia bilineata*), pero existe una interacción entre la edad y el tratamiento. En el tratamiento donde se encontraba un guppy focal y un guppy como compañero, desde los primeros días de nacimiento se seguían más, salía uno detrás del otro, a diferencia del tratamiento donde se encontraba un guppy focal y una *Skiffia bilineata*, donde en las primeras semanas de edad los guppies focales salían primero que las *Skiffias bilineatas*, pero esto fue cambiando conforme los peces crecieron ya que entre más edad tenían, tanto los guppies focales como las *Skiffias bilineatas* empezaron a salir en momentos similares (las *Skiffias bilineatas* empezaron a seguir más a los guppies). Cuando los peces guppies focales estaban solos tardaron menos tiempo en salir del refugio que cuando estaban acompañados de una *Skiffia bilineata*, pero no hubo diferencia en el tiempo en salir del refugio del guppy focal cuando estaba acompañados de otro guppy o de una *Skiffia bilineata*. En general, a mayor edad del guppy focal, más tiempo empezó a tardar en salir del refugio.

Debido a que la vida de los animales tiene diferentes etapas de desarrollo (juvenil/adulto, o inmadurez sexual/madurez sexual), las interacciones sociales que van viviendo van influyendo en su comportamiento. Cuando los animales son jóvenes colectan por primera vez información sobre su entorno (Fischer et al., 2014), y es cuando son más susceptibles a los cambios ambientales (Gyuris et al., 2012). Por ejemplo, en muchas especies se ha observado que el asociarse para formar cardúmenes es un comportamiento que se empieza a volver importante con la edad, ya que a mayor edad los individuos empiezan a mostrar una mayor tendencia a formar cardúmenes (Magurran, 1986; Morgan, Anderson & Brown, 1994). En el presente estudio, se encontró una interacción entre la edad de los peces y el tratamiento experimental, se observó que cuando los guppies focales estaban acompañados de otro guppy ambos peces se seguían y salían al mismo tiempo del refugio desde los primeros días de nacidos y hasta que crecieron. Por otro lado, cuando los guppies focales estaban acompañados de una *Skiffia bilineata*, en las primeras semanas de nacidos los guppies salían primero que las *Skiffias bilineatas*, pero esto cambió cuando los peces crecieron, ya que a mayor edad tanto los guppies como las *Skiffias bilineatas* empezaron a salir del refugio casi al mismo tiempo, lo que significa que empezaron a seguirse más, esta diferencia entre tratamientos podría deberse a que las *Skiffias bilineatas* empiezan a mostrar mayor importancia por asociarse y formar cardúmenes

conforme van teniendo mayor edad, a diferencia de los guppies que desde que nacen muestran esta tendencia a quererse asociar con sus compañeros de la misma especie.

El comportamiento de un individuo está influenciado por la presencia o ausencia de individuos de su misma especie y de otras especies (Ward, 2012). Los rasgos de comportamiento como la audacia, afectan la forma en que los individuos interactúan con el ambiente que habitan y con los individuos con los que socializan, así como también influye en sus respuestas a los depredadores y en la búsqueda de fuentes de alimento (Reale et al., 2007). Se ha observado que algunos individuos son más audaces y exploran más en etapas tempranas de desarrollo, que después de alcanzar la madurez sexual (Edenbrow & Croft, 2011) y esto se atribuye a que los adultos y los juveniles se encuentran en diferentes etapas de la vida con diferentes estados físicos, mientras que los juveniles primero deben crecer y lidiar con los cambios fisiológicos, los adultos pueden reproducirse inmediatamente y por tal motivo, pueden responder de diferente manera a la misma situación (Gyuris et al., 2012). En el presente estudio se encontró que los guppies focales tardaban menos tiempo en salir cuando estaban solos que cuando estaban acompañados ya sea de otro guppy o de una *Skiffia bilineata*, y esta diferencia de tiempo en salir del refugio fue más visible cuando los peces tenían menos días de nacidos. Este resultado es contrario a lo encontrado en el estudio de Santiago-Arellano et al., (2021) donde los guppies adultos tardaban menos tiempo en salir del refugio cuando estaban acompañados que cuando estaban solos, una posible explicación de esta diferencia de resultados en la misma especie de estudio es que los peces guppies en el estudio de Santiago-Arellano et al., (2021) se encontraban en etapa adulta y en el presente estudio se encontraban en etapa juvenil, y debido a la diferencia en etapas de vida los individuos pueden responder de diferente manera a la misma situación (Gyuris et al., 2012).

Existen muchos estudios sobre los rasgos del comportamiento de las especies invasoras en etapas adultas. Por ejemplo, en la etapa adulta de los peces guppies se sabe que son una especie muy sociable, y que realizan muchas de sus actividades vitales en grupos tales como, buscar alimento o evadir depredadores (Magurran, 1999, 2005). Una de las características del comportamiento en etapas adultas de estas especies considerada como un beneficio para su éxito invasor, es su tendencia de asociarse con especies heteroespecíficas con las que comparte características en común como es el caso de las especies de peces endémicos de México de la familia Goodeidae (Camacho-Cervantes et al., 2014). Estas asociaciones heteroespecíficas con especies nativas, le ha permitido a los guppies en etapas adultas adquirir información del nuevo

sitio al que están llegando por ejemplo, para localizar rápidamente sitios de comida, así como también para adquirir información sobre la disponibilidad de alimentos (Camacho-Cervantes et al., 2015). En contraste, en etapas tempranas del desarrollo no se tiene mucha información sobre la forma en que los rasgos de comportamiento de las especies invasoras se van desarrollando, y considerando que el efecto de la experiencia en el desarrollo de las especies puede tener una influencia importante en los rasgos de comportamiento en etapas posteriores de la vida (Lindström, 1999), se vuelve muy importante realizar estudios para comprender el desarrollo de estos rasgos de comportamiento en las primeras etapas de vida de las especies invasoras, y así poder determinar los períodos críticos en los que se desarrollan estos rasgos de comportamiento (Hultsch & Todt, 2004).

El comportamiento es importante en cada etapa del proceso de invasión por el que pasan las especies antes de lograr establecerse. Por lo tanto, se vuelve crucial comprender los mecanismos que promueven o disminuyen las aptitudes físicas de las especies en cada etapa del proceso de invasión cuando se trata de predecir el éxito o el fracaso de las introducciones no intencionales de especies (Chapple et al., 2012). Realizar estudios sobre los rasgos de comportamiento en la ontogenia de las especies invasoras, como es el caso de este estudio, puede ser de mucha utilidad para comprender como es que estas especies invasoras han logrado superar las diferentes etapas de invasión hasta establecerse en nuevos sitios traspasando las barreras de supervivencia y reproducción (Blackburn et al., 2011), lo que podría aportar información valiosa para realizar planes de manejo de las especies invasoras en los sitios donde se han logrado establecer.

VII. Discusión general

Las introducciones de especies en nuevos sitios debido a las actividades antropogénicas amplían el rango de distribución geográfica de las especies invasoras más allá de su capacidad de dispersión natural (Martínez-Lendeck et al., 2020). Las especies invasoras tienen la capacidad de causar desequilibrios ecológicos en los lugares donde se establecen no solo alterando las interacciones competitivas y reduciendo las poblaciones nativas dentro de una comunidad, sino que también pueden conducir a la homogenización de la vida silvestre y a la extinción de las especies (Mooney & Cleland, 2001; Arim et al., 2006). En el muestreo de riqueza y abundancia de peces en el Río Tula, se identificaron siete especies que habitan en la orilla del río, de las cuales únicamente dos fueron nativas y se encontraron en muy bajas abundancias, mientras que las otras cinco especies fueron invasoras con grandes abundancias y pertenecientes en su mayoría a la familia Poeciliidae. Debido a que las comunidades biológicas se ven afectadas cuando se encuentran en ecosistemas muy fluctuantes o intensamente explotados como es el caso del Río Tula, es de esperarse que haya bajas abundancias en las especies nativas, ya que se genera un cambio ambiental que repercute en la supervivencia de estas especies debido a que son ecológicamente más sensibles, permitiendo que haya un reemplazo gradual por especies con mayor resistencia a los cambios ambientales como es el caso de los poecílidos invasores, lo que podría causar una homogenización de las especies de peces que habitan en la orilla del río, y una posible extinción de las especies nativas.

Las especies invasoras han logrado extender sus rangos de distribución en los ecosistemas de agua dulce (Strayer, 2010), un ejemplo de esta expansión territorial es la familia de peces poecílidos, muchas especies de esta familia se han identificado como invasoras en casi todos los continentes del mundo (Tricarico et al., 2016; Tan et al., 2020). En el presente estudio se encontró que el pez guppy ha ganado territorio desde su primer registro en la cuenca del río Moctezuma en el 2013, ya que fue identificado en las zonas de muestreos de este proyecto donde anteriormente no se tenía su registro (Gutiérrez-Yurrita et al., 2013). Por tal motivo estudiar los factores que favorecen a esta especie en su dispersión y establecimiento se volvió importante en este estudio, ya que fue la especie que resultó ser más dominante en el Río Tula.

Un aspecto poco estudiado pero que se ha demostrado que es crucial en el proceso de invasión de los poecílidos son los rasgos de su comportamiento (exploración, audacia, agresión,

etc), Los rasgos de comportamiento son muy importantes para el proceso de invasión y la audacia es un ejemplo muy claro, ya que ayuda a las especies invasoras en su dispersión en nuevas áreas ya que se considera que las especies audaces tienden a explorar más y por lo tanto son capaces de encontrar más rápido sitios de alimentación y refugio, lo que a su vez podría influir en su éxito invasor (Rehage & Sih, 2004; Sih et al., 2004; Chapple et al., 2012). En los peces guppies, se sabe que en etapas adultas presentan una gran habilidad social con especies heteroespecíficas y que, junto con sus rasgos de comportamiento audaces han logrado colonizar nuevos sitios y cohabitar con las especies nativas para obtener beneficios, al ser esto último una característica que favorece su invasión (Camacho-Cervantes et al., 2014). En este estudio se evaluó el tiempo de salida de un refugio del pez guppy desde el nacimiento y hasta antes de llegar a la madurez sexual. Se observó que los guppies focales utilizados en este estudio presentaron este rasgo de comportamiento audaz desde los primeros días de nacimiento, y fue más evidente cuando estaban solos que cuando estaban acompañados de otro guppy o de una *Skiffia bilineata*. También se observó que la edad influyó en este rasgo de comportamiento audaz ya que se encontró que entre mayor edad tenían los peces guppies focales y las *Skiffias bilineatas* acompañantes, empezaron a seguirse más al salir del refugio. Estos resultados indican que los guppies presentan rasgos de comportamiento de audacia desde las primeras etapas del nacimiento, por lo tanto, este rasgo podría contribuir al éxito de la supervivencia de estos peces en esta etapa tan vulnerable del desarrollo. Sin embargo, ser audaz también conlleva riesgos, por lo que se debe evaluar esto con más detalle antes de concluir qué tanto favorece al proceso de invasión.

Entender cómo los rasgos de comportamiento influyen en el éxito de las invasiones biológicas es necesario para poder elaborar planes eficientes de manejo para el control de estas especies invasoras, incluso podría generar información útil para predecir qué especies y poblaciones tienen el potencial de volverse invasoras y cuáles podrían ser sus impactos en distintos ambientes nuevos (Chapple, Simmonds & Wong, 2012; Wolf & Weissing, 2012; Damas-Moreira et al., 2018). Casi un tercio de la biodiversidad de agua dulce se enfrenta a la extinción, entre otras causas debido a las especies invasoras (IUCN, 2021). Actualmente Seebens et al., (2021) han estimado que del 2005 al 2050 las especies invasoras presentarán un incremento en su establecimiento del 36% a nivel global, por lo que realizar estudios sobre especies invasoras se ha vuelto cada vez más importante para generar información que permita realizar planes de manejo para su control o posible erradicación.

VIII. Conclusiones generales

Las especies invasoras están jugando actualmente un papel importante en el estudio de los sistemas acuáticos, ya que se ha encontrado que reemplazan a las especies nativas con mayor frecuencia, especialmente en hábitats perturbados (Bourret et al., 2008). Las especies de poecílidos son un ejemplo de esto, lo que podría convertirlos en indicadores importantes en la evaluación y estudio de sitios perturbados, permitiendo análisis comparativos en el futuro incluso en diferentes regiones, ya que la familia de los poecílidos se ha establecido en regiones tropicales y subtropicales (Gomes-Silva et al., 2020). El muestreo de riqueza y abundancia de peces que habitan en la orilla del Río Tula en los tres sitios seleccionados aportó información útil de las especies de peces que viven actualmente en la orilla de este río, así como también permitió saber la dominancia de las especies, y con esta información se pudo concluir que los tres sitios de muestreo se encuentran biológicamente perturbadas debido a que las especies invasoras son las más dominantes. Por otro lado, en este trabajo se observó el rasgo de comportamiento de audacia en la ontogenia de los peces guppies cuando se enfrentan a un nuevo ambiente, simulando las etapas de invasión que conducen al establecimiento de las especies y que representa un desafío que todas las especies introducidas deben enfrentar antes de volverse invasoras. Estudiar los rasgos de comportamiento de audacia en la ontogenia de las especies invasoras es muy importante para aportar información en este tema que actualmente está muy poco explorado, y así poder comprender de mejor manera como es que estas especies logran superar las diferentes etapas de invasión hasta su establecimiento fuera de su hábitat nativo.

Esta tesis aporta información por un lado de la riqueza de peces que habitan en la orilla del Río Tula y por el otro de los rasgos de comportamiento de las especies invasoras. Sin embargo, es necesario hacer un estudio más detallado y profundo sobre las características bióticas y abióticas de los sitios que estudié y Río Tula en general, así como realizar una comparación con algún ecosistema con características similares, pero con un mejor estado de conservación, lo que permitirá tener una evaluación más precisa del estado de perturbación actual del Río Tula. Así mismo, sugiero que se continúen las investigaciones sobre los rasgos de comportamiento de los poecílidos que han favorecido sus procesos de invasión. El comportamiento es crucial para sobrevivir en ambientes cambiantes y todavía no se incluye del todo en los planes de manejo de especies invasoras (Labaronnie & Cassini, 2022).

IX. Referencias bibliográficas

- Aguilar Ibarra, A. 2010. *Calidad del agua: un enfoque multidisciplinario*. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Instituto de Investigaciones Económicas Restauración Ecológica y Desarrollo (REDES).
- Arim M, Abades SR, Neill PE, Lima M, Marquet PA. 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:374–378. DOI: 10.1073/pnas.0504272102.
- Arnell NW, Gosling SN. 2016. The impacts of climate change on river flood risk at the global scale. *Climatic Change* 134:387–401.
- Azevedo-Santos VM, Vitule JRS, Pelicice FM, García-Berthou E, Simberloff D. 2017. Nonnative Fish to Control *Aedes* Mosquitoes: A Controversial, Harmful Tool. *BioScience* 67:84–90. DOI: 10.1093/biosci/biw156.
- Bain DJ, Copeland EM, Divers MT, Hecht M, Hopkins KG, Hynicka J, Koryak M, Kostalos M, Brown L, Elliott EM, Fedor J, Gregorich M, Porter B, Smith B, Tracey C, Zak M. 2014. Characterizing a Major Urban Stream Restoration Project: Nine Mile Run (Pittsburgh, Pennsylvania, USA). *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 50:1608–1621. DOI: 10.1111/jawr.12225.
- Best J. 2019. Anthropogenic stresses on the world's big rivers. *Nature Geoscience* 12:7–21.
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarošík V, Wilson JRU, Richardson DM. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26:333–339. DOI: 10.1016/j.tree.2011.03.023.
- Bohn T, Amundsen P-A, Sparrow A. 2008. Competitive exclusion after invasion? *Biological Invasions* 10:359–368. DOI: 10.1007/s10530-007-9135-8.

- Bourret V, Couture P, Campbell PGC, Bernatchez L. 2008. Evolutionary ecotoxicology of wild yellow perch (*Perca flavescens*) populations chronically exposed to a polymetallic gradient. *Aquatic Toxicology* 86:76–90. DOI: 10.1016/j.aquatox.2007.10.003.
- Brand JA, Martin JM, Tan H, Mason RT, Orford JT, Hammer MP, Chapple DG, Wong BBM. 2021. Rapid shifts in behavioural traits during a recent fish invasion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 75:134. DOI: 10.1007/s00265-021-03077-2.
- Camacho-Cervantes M, Garcia CM, Ojanguren AF, Magurran AE. 2014. Exotic invaders gain foraging benefits by shoaling with native fish. *Royal Society Open Science* 1:1–9. DOI: 10.1098/rsos.140101.
- Camacho-Cervantes M, Ojanguren AF, MacGregor-Fors I. 2018. Birds from the burgh: bird diversity and its relation with urban traits in a small town. *Journal of Urban Ecology* 4. DOI: 10.1093/jue/juy011.
- Camacho-Cervantes M, Ojanguren AF, Magurran AE. 2015. Exploratory behaviour and transmission of information between the invasive guppy and native Mexican topminnows. *Animal Behaviour* 106:115–120. DOI: 10.1016/j.anbehav.2015.05.012.
- Carpintero S, Reyes-López J. 2008. The role of competitive dominance in the invasive ability of the Argentine ant (*Linepithema humile*). *Biological Invasions* 10:25–35. DOI: 10.1007/s10530-007-9103-3.
- Casanova RM, Martínez AJG, Sánchez EMO, Ibarra JRV, Sandoval OAA, García FP. 2008. MODELACION DE LA CALIDAD DEL AGUA DEL RÍO TULA, ESTADO DE HIDALGO, MÉXICO. :15.
- Chapple DG, Simmonds SM, Wong BBM. 2012. Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends in Ecology & Evolution* 27:57–64. DOI: 10.1016/j.tree.2011.09.010.

- Chervinski J. 1984. Salinity tolerance of the guppy, *Poecilia reticulata* Peters. *Journal of Fish Biology* 24:449–452.
- Chung K. 2001. Critical thermal maxima and acclimation rate of the tropical guppy *Poecilia reticulata*. *Hydrobiologia* 462:253–257. DOI: 10.1023/A:1013158904036.
- Damas-Moreira I, Oliveira D, Santos JL, Riley JL, Harris DJ, Whiting MJ. 2018. Learning from others: an invasive lizard uses social information from both conspecifics and heterospecifics. *Biology Letters* 14:20180532. DOI: 10.1098/rsbl.2018.0532.
- De la Vega-Salazar M. 2006. Conservation status of Goodeidae family fishes (Cyprinodontiformes) from the Mexican Central Plateau. *Revista de biología tropical* 54:163–177.
- Deacon AE, Ramnarine IW, Magurran AE. 2011. How Reproductive Ecology Contributes to the Spread of a Globally Invasive Fish. *PLoS ONE* 6:e24416. DOI: 10.1371/journal.pone.0024416.
- Dochtermann NA, Schwab T, Sih A. 2015. The contribution of additive genetic variation to personality variation: heritability of personality. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20142201. DOI: 10.1098/rspb.2014.2201.
- Dominguez-Dominguez O, Martinez-Meyer E, Zambrano L, De Leon GP-P. 2006. Using ecological-niche Modeling as a conservation tool for freshwater species: Live-bearing fishes in central Mexico. *CONSERVATION BIOLOGY* 20:1730–1739. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00588.x.
- Downs TJ, Cifuentes-Garcia E, Suffet IM. 1999. Risk screening for exposure to groundwater pollution in a wastewater irrigation district of the Mexico City region. *Environmental Health Perspectives* 107:553–561.

- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata Z-I, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard A-H, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81:163. DOI: 10.1017/S1464793105006950.
- Early R, Bradley BA, Dukes JS, Lawler JJ, Olden JD, Blumenthal DM, Gonzalez P, Grosholz ED, Ibañez I, Miller LP, others. 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature communications* 7:1–9.
- Edenbrow M, Croft DP. 2011. Behavioural types and life history strategies during ontogeny in the mangrove killifish, *Kryptolebias marmoratus*. *Animal Behaviour* 82:731–741. DOI: 10.1016/j.anbehav.2011.07.003.
- Fischer B, van Doorn GS, Dieckmann U, Taborsky B. 2014. The Evolution of Age-Dependent Plasticity. *The American Naturalist* 183:108–125. DOI: 10.1086/674008.
- Gastezzi-Arias P, Alvarado-García V, Pérez-Gómez G. 2017. La importancia de los ríos como corredores interurbanos. 31:7.
- Gibson M, Hirst B. 1955. The effect of salinity and temperature on the pre-adult growth of guppies. *Copeia* 1955:241–243.
- Gomes-Silva G, Pereira BB, Liu K, Chen B, Santos VSV, de Menezes GHT, Pires LP, Santos BMT, Oliveira DM, Machado PHA, de Oliveira Júnior RJ, de Oliveira AMM, Plath M. 2020. Using native and invasive livebearing fishes (Poeciliidae, Teleostei) for the integrated biological assessment of pollution in urban streams. *Science of The Total Environment* 698:134336. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.134336.
- Green PT, O’Dowd DJ, Abbott KL, Jeffery M, Retallick K, Mac Nally R. 2011. Invasional meltdown: Invader–invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology* 92:1758–1768. DOI: 10.1890/11-0050.1.

- de Groot R, Brander L, van der Ploeg S, Costanza R, Bernard F, Braat L, Christie M, Crossman N, Ghermandi A, Hein L, Hussain S, Kumar P, McVittie A, Portela R, Rodriguez LC, ten Brink P, van Beukering P. 2012. Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services* 1:50–61. DOI: 10.1016/j.ecoser.2012.07.005.
- Gutiérrez-Yurrita, Pedro Joaquín, Morales-Ortiz, José Alfredo, Marín-García, Liliana. 2013. Diversidad biológica, distribución y estrategias de conservación de la ictiofauna de la cuenca del río Moctezuma, centro de México. *Limnetica*:215–228. DOI: 10.23818/limn.32.18.
- Gyuris E, Feró O, Barta Z. 2012. Personality traits across ontogeny in firebugs, *Pyrrhocoris apterus*. *Animal Behaviour* 84:103–109. DOI: 10.1016/j.anbehav.2012.04.014.
- Holway DA. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* 80:238–251.
- Hulthén K, Chapman BB, Nilsson PA, Hansson L-A, Skov C, Brodersen J, Vinterstare J, Brönmark C. 2017. A predation cost to bold fish in the wild. *Scientific Reports* 7:1239. DOI: 10.1038/s41598-017-01270-w.
- Hultsch H, Todt D. 2004. Learning to sing. In: *Nature's Music: The Science of Birdsong* (Ed. by P. Marler and H. Slabbekoom), pp. 80-107. San Diego:Elsevier Academic Press.
- IUCN. 2021. (World Conservation Union) IUCN red list categories and criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, United Kingdom, 31 pp.
- Jari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Michael Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGlinn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs, Helene WJari Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Michael

- Friendly, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Dan McGlenn, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, Eduard Szoecs,, Helene Wagner. 2020. *vegan: Community Ecology Package*.
URL: <https://github.com/vegandevs/vegan>.
- Jeschke JM, Keesing F, Ostfeld RS. 2013. Novel Organisms: Comparing Invasive Species, GMOs, and Emerging Pathogens. *AMBIO* 42:541–548. DOI: 10.1007/s13280-013-0387-5.
- Kondolf GM, Schmitt RJ, Carling P, Darby S, Arias M, Bizzi S, Castelletti A, Cochrane TA, Gibson S, Kummu M, others. 2018. Changing sediment budget of the Mekong: Cumulative threats and management strategies for a large river basin. *Science of the total environment* 625:114–134.
- Krause J, Ruxton GD. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press.
- Labaronnie A, Cassini MH. 2022. Determinants of introduction success in alien mammals. *Mammal Research* 67:231–237. DOI: 10.1007/s13364-021-00599-y.
- Leris I, Reader SM. 2016. Age and early social environment influence guppy social learning propensities. *Animal Behaviour* 120:11–19. DOI: 10.1016/j.anbehav.2016.07.012.
- Lesser-Carrillo LE, Lesser-Illades JM, Arellano-Islas S. 2011. Balance hídrico y calidad del agua subterránea en el acuífero del Valle del Mezquital, México central. v.8, núm. 3, pp. 323–336.
- Lindström J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14:343–348. DOI: 10.1016/S0169-5347(99)01639-0.
- Liquete C, Udias A, Conte G, Grizzetti B, Masi F. 2016. Integrated valuation of a nature-based solution for water pollution control. Highlighting hidden benefits. *Ecosystem Services* 22:392–401.

- Lyons J, Piller KR, Artigas-Azas JM, Dominguez-Dominguez O, Gesundheit P, Köck M, Medina-Nava M, Mercado-Silva N, García AR, Findley KM. 2019. Distribution and current conservation status of the Mexican Goodeidae (Actinopterygii, Cyprinodontiformes). *ZooKeys* 885:115–158. DOI: 10.3897/zookeys.885.38152.
- Magurran AE. 1986. The development of shoaling behaviour in the European minnow, *Phoxinus phoxinus*. *Journal of Fish Biology* 29:159–169. DOI: 10.1111/j.1095-8649.1986.tb05007.x.
- Magurran A. 1999. The causes and consequences of geographic variation in antipredator behavior: perspectives from fish populations. *Geographic variation in behavior: Perspectives on evolutionary mechanisms*:139–163.
- Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. United Kingdom: Blackwell Publishing.
- Magurran AE. 2005. *Evolutionary ecology: the Trinidadian guppy*. Oxford University Press on Demand.
- Martínez-Lendech N, Martínez-Falcón AP, Schmitter-Soto JJ, Mejía-Mojica H, Sorani-Dalbón V, Cruz-Ruíz GI, Mercado-Silva N. 2020. Ichthyological Differentiation and Homogenization in the Pánuco Basin, Mexico. *Diversity* 12:187. DOI: 10.3390/d12050187.
- Miller RR, Minckley WL, Norris SM, Gach MH. 2009. *Peces dulceacuícolas de México*. Tlalpan, México, D.F: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Mooney HA, Cleland EE. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:5446–5451. DOI: 10.1073/pnas.091093398.
- Morgan MJ, Anderson JT, Brown JA. 1994. Early development of shoaling behaviour in larval capelin (*mallotus villosus*). *Marine Behaviour and Physiology* 24:197–206. DOI: 10.1080/10236249509378894.

- Moyle PB, Light T. 1996. Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* 78:149–161. DOI: 10.1016/0006-3207(96)00024-9.
- Nature IU for C of, Commission ISS, Nature IU for C of, Commission NRSS. 2022. *IUCN Red List categories and criteria*. IUCN.
- van Oers K, Drent PJ, de Goede P, van Noordwijk AJ. 2004. Realized heritability and repeatability of risk-taking behaviour in relation to avian personalities. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271:65–73. DOI: 10.1098/rspb.2003.2518.
- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M, Kareiva PM, Williamson MH, Von Holle B, Moyle PB, Byers JE, Goldwasser L. 1999. Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders. *Biological Invasions* 1:3–19. DOI: 10.1023/A:1010034312781.
- Pouso S, Ferrini S, Turner RK, Uyarra MC, Borja Á. 2018. Financial inputs for ecosystem service outputs: beach recreation recovery after investments in ecological restoration. *Frontiers in Marine Science* 5:375.
- Purcell AH, Friedrich C, Resh VH. 2002. An Assessment of a Small Urban Stream Restoration Project in Northern California. *Restoration Ecology* 10:685–694. DOI: 10.1046/j.1526-100X.2002.01049.x.
- Pyke GH. 2008. Plague Minnow or Mosquito Fish? A Review of the Biology and Impacts of Introduced *Gambusia* Species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39:171–191. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173451.
- R Core Team,. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

- Ramírez Carrillo E, Macías García C. 2015. Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions. *Biological Invasions* 17:245–256. DOI: 10.1007/s10530-014-0723-0.
- Ramírez-García A, Piller K, Ramírez-Herrejón JP, Medina-Nava M, Hernández-Morales R, Domínguez-Domínguez O. 2020. Reproductive biology of three native livebearer fish species (Actinopterygii: Cyprinodontiformes: Goodeidae) in the Teuchitlán River, Mexico. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 50:1–12. DOI: 10.3750/AIEP/02513.
- Reale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291–318. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x.
- Reeve AJ, Ojanguren AF, Deacon AE, Shimadzu H, Ramnarine IW, Magurran AE. 2014. Interplay of temperature and light influences wild guppy (*Poecilia reticulata*) daily reproductive activity: Abiotic Variability and Guppy Activity. *Biological Journal of the Linnean Society* 111:511–520. DOI: 10.1111/bij.12217.
- Rehage JS, Sih A. 2004. Dispersal Behavior, Boldness, and the Link to Invasiveness: A Comparison of Four *Gambusia* Species. *Biological Invasions* 6:379–391. DOI: 10.1023/B:BINV.0000034618.93140.a5.
- Ricciardi A, Steiner WWM, Mack RN, Simberloff D. 2000. Toward a Global Information System for Invasive Species. *BioScience* 50:239. DOI: 10.1641/0006-3568(2000)050[0239:TAGISF]2.3.CO;2.
- Rico-Sánchez AE, Haubrock PJ, Cuthbert RN, Angulo E, Ballesteros-Mejía L, López-López E, Duboscq-Carra VG, Nuñez MA, Diagne C, Courchamp F. 2021. Economic costs of invasive alien species in Mexico. *NeoBiota* 67:459–483. DOI: 10.3897/neobiota.67.63846.

- Rubio-Franchini I, López-Hernández M, Ramos-Espinosa MG, Rico-Martínez R. 2016. Bioaccumulation of Metals Arsenic, Cadmium, and Lead in Zooplankton and Fishes from the Tula River Watershed, Mexico. *Water, Air, & Soil Pollution* 227:5. DOI: 10.1007/s11270-015-2702-1.
- Sanders NJ, Gotelli NJ, Heller NE, Gordon DM. 2003. Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:2474–2477. DOI: 10.1073/pnas.0437913100.
- Santiago-Arellano A, Palomera-Hernandez V, Camacho-Cervantes M. 2021. Con- and Heterospecific Shoaling Makes Invasive Guppies More Risk Taking. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9:156. DOI: 10.3389/fevo.2021.624245.
- Santicchia F, Romeo C, Ferrari N, Matthysen E, Vanlauwe L, Wauters LA, Martinoli A. 2019. The price of being bold? Relationship between personality and endoparasitic infection in a tree squirrel. *Mammalian Biology* 97:1–8. DOI: 10.1016/j.mambio.2019.04.007.
- Sasaki T, Mann RP, Warren KN, Herbert T, Wilson T, Biro D. 2018. Personality and the collective: bold homing pigeons occupy higher leadership ranks in flocks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373:20170038. DOI: 10.1098/rstb.2017.0038.
- Seebens H, Bacher S, Blackburn TM, Capinha C, Dawson W, Dullinger S, Genovesi P, Hulme PE, Kleunen M, Kühn I, Jeschke JM, Lenzner B, Liebhold AM, Pattison Z, Pergl J, Pyšek P, Winter M, Essl F. 2021. Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050. *Global Change Biology* 27:970–982. DOI: 10.1111/gcb.15333.
- Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE. 2004. Behavioral Syndromes: An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology* 79:241–277. DOI: 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* 15:278–289. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x.
- Simberloff D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* 9:912–919. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00939.x.
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J, Courchamp F, Galil B, García-Berthou E, Pascal M, Pyšek P, Sousa R, Tabacchi E, Vilà M. 2013. *Impacts of biological invasions: What's what and the way forward*. DOI: 10.1016/j.tree.2012.07.013.
- Simon KS, Townsend CR. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater biology* 48:982–994.
- Smith BR, Blumstein DT. 2010. Behavioral types as predictors of survival in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology* 21:919–926. DOI: 10.1093/beheco/arq084.
- Snijders L, Krause S, Tump AN, Breuker M, Ortiz C, Rizzi S, Ramnarine IW, Krause J, Kurvers RHM. 2021. Causal evidence for the adaptive benefits of social foraging in the wild. *Communications Biology* 4:94. DOI: 10.1038/s42003-020-01597-7.
- Strayer DL. 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55:152–174. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x.

- Tan HH, Lim KKP, Liew JH, Low BW, Lim RBH, Kwik JTB, Yeo DCJ. 2020. The non-native freshwater fishes of Singapore: an annotated compilation. *Raffles Bulletin of Zoology* 68:150195. DOI: 10.26107/RBZ-2020-0016.
- Tricarico E, Junqueira AOR, Dudgeon D. 2016. Alien species in aquatic environments: a selective comparison of coastal and inland waters in tropical and temperate latitudes: Alien species in aquatic environments. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 26:872–891. DOI: 10.1002/aqc.2711.
- Trujillo Jiménez P, Toledo Beto H. 2007. Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata* y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Revista de Biología Tropical* 55. DOI: 10.15517/rbt.v55i2.6035.
- Tsang AHF, Dudgeon D. 2021. Do exotic poeciliids affect the distribution or trophic niche of native fishes? Absence of evidence from Hong Kong streams. *Freshwater Biology* 66:1751–1764. DOI: 10.1111/fwb.13789.
- Valero A, Macías Garcia C, Magurran AE. 2008. Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology Letters* 4:149–152.
- Ward AJW. 2012. Social facilitation of exploration in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:223–230.
- Wilson JC, Detmer TM, White D, Wahl DH. 2021. Social influence on anti-predatory behaviors of juvenile bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) are influenced by conspecific experience and shoal composition. *Hydrobiologia* 848:5087–5101. DOI: 10.1007/s10750-021-04694-8.
- Xia J, Cheng M, Cai R, Fu S, Cooke SJ, Elvidge CK. 2017. Ontogenetic changes in chemical alarm cue recognition and fast-start performance in guppies (*Poecilia reticulata*). *Ethology* 123:916–923. DOI: 10.1111/eth.12691.

