



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Ecología del pez invasor de agua dulce guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*), su distribución actual y potencial en Latinoamérica

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Biólogo

PRESENTA:

SEBASTIÁN GÓMEZ MALDONADO

TUTORA

DRA. MORELIA CAMACHO CERVANTES



Cd. Mx. 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.

## Hoja de Datos del Jurado

### 1) Datos del Alumno

Gómez

Maldonado

Sebastián

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

### 2) Datos del Tutor

Dra.

Morelia

Camacho

Cervantes

### 3) Datos del Presidente

Dr.

José Jaime

Zúñiga

Vega

### 4) Datos del Sinodal 1

Dr.

Guillermina

Alcaraz

Zubeldia

5) Datos del sinodal 2

Dr.

Francisco Alonso

Solís

Marín

6) Datos del Vocal

M. en C.

Xavier Gilberto

Valencia

Díaz

7) Datos del trabajo escrito

Ecología del pez invasor de agua dulce guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*), su distribución actual y potencial en Latinoamérica.

# 55 paginas

2022

## AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer a la Dra. Morelia Camacho Cervantes por su excelente supervisión a lo largo de mi desarrollo como Biólogo de la Facultad de Ciencias, UNAM, por todas las enseñanzas que me brindó durante casi cuatro años que estuve bajo su tutela en el Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Me desarrollé como persona y como biólogo a su lado. Siempre me acerqué a ella con nuevas preguntas y dudas y a cada una de ellas les dio respuesta. La doctora me guió durante todos estos años para formarme en la academia y enseñó las aventuras que me esperan por vivir en este mundo de la ciencia.

No puede haber terminado esta tesis sin apoyo, ayuda y colaboración de la Biol. Isabel Salazar Rueda, colega y amiga que siempre tendré presente. Y del L.C.A. Adrián Calleros por su invaluable aportación y enseñanza en el desarrollo de parte de esta tesis.

Agradezco de todo corazón a dos compañeras, colegas y actualmente amigas que me acompañaron en este camino desde el inicio: la Biol. Vianey Hernández Palomares y a la Biol. Abigail Santiago Arellano por todos sus comentarios que fueron de gran ayuda y de todas las discusiones que tuvimos sobre este tema.

Asimismo, aprovecho para agradecer y reconocer que el Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras no solo me abrió las puertas ante el mundo de la ciencia sino me acogió incluso antes de la Licenciatura, durante y sé que siempre contare con él para mi futuro. Son, verdaderamente, un ejemplo a seguir todos y cada uno de los integrantes del laboratorio. Me gustaría hacer una mención especial a Hugo Camacho por la orientación, que permitió ser un mejor jugador en el equipo.

Agradezco a mi familia y hermanos por estar a mi lado siempre desde el principio de esta aventura para convertirme en Biólogo, por soportarme y aguantar todas mis quejas y desvelos. Por escucharme y brindarme consejos cada que los necesitaba, pero principalmente a mi hermana gemela Cristina Gómez Maldonado por ser mi mayor inspiración día a día, a mi hermana Alejandra González Maldonado por apoyarme y guiarme durante mi desarrollo

y a mi hermano Diego Gómez Maldonado por siempre estar para mí.

Agradezco a mis padres por darme la oportunidad y la visión de siempre luchar y seguir mis sueños, por cuidarme e impulsarme en ser mejor día a día. Gracias, Madre por cuidar de mí y estar presente en todos los momentos de estrés y desvelo y sobre todo por celebrar conmigo cada victoria que he conseguido y sé que seguirás para todas las que vienen.

## RESUMEN

Las especies invasoras representan una amenaza para la biodiversidad, modifican la dinámica de los ecosistemas y homogenizan los paisajes. La familia Poeciliidae es reconocida como una familia invasora exitosa, poseen muchos de los rasgos asociados con el éxito de la invasión. El poecílido más investigado es el pez guppy (*Poecilia reticulata*), que también es uno de los invasores más exitosos de esta familia. Sin embargo, hay otros poecílicos poco estudiados que también son reconocidos como una amenaza para los peces nativos. El guatopote manchado (*Pseudoxiphohorus bimaculatus*) es una especie ya reconocida como invasora, pero poco se ha publicado sobre su contexto de invasión y los mecanismos a través de los cuales representa una amenaza para las especies nativas. El guatopote manchado es originario de América Central, la península de Yucatán y el sureste de México. El objetivo de esta tesis es revisar el conocimiento actual sobre el guatopote manchado, mapear su distribución actual y su distribución potencial en América. Se encontró que el guatopote manchado ahora solo está presente en México y América Central, ampliamente fuera de su área de distribución nativa, pero en las condiciones climáticas actuales también podrían colonizar fácilmente América del Sur. Con base en estos hallazgos y en investigaciones previas realizadas con otros poecílicos invasores, la Amazonia brasileña es el área bajo mayor amenaza, ya que también es un *hotspot* de biodiversidad.

## ABSTRACT

Invasive species represent a threat to biodiversity, they modify ecosystems' dynamics and homogenise landscapes. The family Poeciliidae is recognised as a successful invasive taxon that possess many of the traits that are associated with invasion success. The most researched poecilid is the guppy fish (*Poecilia reticulata*), which is also one of the most successful invaders among them. However, there are other less studied poecilids recognised as a threat for native fishes. The twospot livebearer (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*) is a species already recognised as invasive, but little is published on its invasion context and the mechanisms through which it poses a threat to native species. The twospot livebearer is originally from Central America, the Yucatan Peninsula, and Southeastern Mexico. The aim of this study is to review the current knowledge on the twospot livebearer, map its current distribution, and its potential distribution in the Americas. We found twospot livebearers are now only present in Mexico and Central America, widely outside of its native range, but under current climate conditions, they could easily colonise South America as well. Based on these findings, and previous research carried out in other invasive poeciliids, the Brazilian Amazonia is the area under the highest threat as it is also a biodiversity hotspot.



## ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS.....	3
RESUMEN .....	5
ABSTRACT .....	6
1. Introducción .....	8
1.1 Especies invasoras.....	8
1.2 Ecosistemas acuáticos.....	9
1.3 Familia Poeciliidae, invasores exitosos .....	10
1.4 Familia Goodeidae, especies nativas de México .....	11
2. Justificación .....	13
3. Objetivo general .....	14
3.1 Objetivos particulares .....	14
4. Métodos .....	14
4.1 Revisión de la literatura .....	14
4.2 Distribución actual .....	15
4.3 Distribución potencial en América.....	15
5. Resultados .....	16
5.1 Revisión de la literatura .....	16
5.1.1 Ecología .....	18
5.1.2 Parasitología.....	19
5.1.3 Biología reproductiva .....	29
5.1.4 Etología.....	30
5.1.5 Biogeografía, Sistemática y Taxonomía.....	30
5.1.6 Distribución .....	31
5.2 Distribución potencial en América.....	33
6. Discusión .....	34
7. Conclusión .....	39
8. Referencias.....	40

## **1. Introducción**

### **1.1 Especies invasoras**

Las especies exóticas habitan en áreas fuera de su rango de distribución nativo como resultado de introducciones accidentales o después de ser trasladadas intencionalmente para cumplir un propósito específico (Pyšek et al., 2020). En algunas ocasiones se ha utilizado el término traslocado para referirse a estas especies, este término puede ser ambiguo pues hace referencia a que son desplazadas dentro de su área de distribución (March Mifsut et al., 2007). Las especies exóticas adquieren el título de invasoras una vez que logran establecerse y formar poblaciones viables en su nuevo hábitat. Las especies invasoras son consideradas entre las mayores amenazas, asociadas con las extinciones y los impactos ambientales negativos (Bellard et al., 2016; Simberloff et al., 2013; Vilà et al., 2011). Debido a esto, el entendimiento de las interacciones ecológicas que presentan, la descripción e identificación de estas especies se vuelve crucial para prevenir sus efectos negativos, especialmente desde que a partir de 1970 el número de especies invasoras ha aumentado en un aproximado del 70% por país y continúa aumentando cada año (IPBES, 2016).

En los últimos 30 años, las investigaciones sobre invasiones biológicas han tenido un aumento considerable. La comprensión correcta en el área comenzó a tener mal entendimientos conceptuales debido a que los investigadores enfocados en diferentes taxones y ambientes adoptaron diversos modelos para describir el proceso de invasión. Lo anterior, dio como resultado una confusión de conceptos, términos y definiciones. Blackburn y colaboradores (2011), realizaron una integración de las características clave que este proceso debe abordar para generar un solo modelo de invasión.

El proceso de invasión propuesto se divide en cuatro etapas (transporte, introducción, establecimiento y dispersión), en cada una de estas existe una barrera (geográfica, de cultivo, de supervivencia, de reproducción, de dispersión y ambiental) que deben superarse para poder pasar a la siguiente etapa. Dentro de cada una de las etapas y barreras las especies o poblaciones son nombradas con un término, que depende del proceso de invasión en el que

se encuentren. El término dispersión, hace alusión al cambio y expansión del rango de distribución natural de una especie. Se denomina a un organismo como *alien* cuando se encuentra en cualquiera de las etapas de introducción, establecimiento y/o dispersión, “introducido” cuando ha logrado pasar la etapa de introducción y se encuentra en la etapa de establecimiento, “establecido” cuando se encuentra en la etapa de establecimiento y logra vencer la barrera de dispersión y finalmente “invasor” cuando vence completamente la etapa de dispersión y domina la barrera ambiental. Asimismo, estos autores proponen los métodos de manejo adecuados para cada una de las diferentes etapas de invasión, siendo éstas la prevención, erradicación, contención y mitigación, respectivamente (Blackburn et al., 2011).

## **1.2 Ecosistemas acuáticos**

Los ecosistemas acuáticos epicontinentales como ríos y lagos son importantes reservorios de diversidad biológica y, como tal, estos cuerpos de agua brindan paquetes de servicios ecosistémicos, como el suministro de agua dulce, la generación de energía hidroeléctrica, los suministros de alimentos, etc. (de Groot et al., 2012). Estos cuerpos de agua conforman el 0.01% del agua mundial y apenas el 0.8% de la superficie terrestre (Gleick, 1996). En esta porción de agua habitan por lo menos 100 000 especies acuáticas (Lundberg et al., 2000) lo que corresponde a casi el 6% de toda la vida terrestre (Gibert & Deharveng, 2002).

El cuidado y protección de la biodiversidad de los ecosistemas de agua dulce son de los desafíos más grandes, ya que su conservación depende también de la red de drenaje río arriba, la tierra circundante de estos ecosistemas, y para la fauna acuática migratoria, los cauces río abajo (Dudgeon et al., 2006). Los ecosistemas de agua dulce enfrentan una disminución en su biodiversidad superior a la de los ecosistemas terrestres (Albert et al., 2021). Dentro de las mayores amenazas que enfrenta la biodiversidad de agua dulce, se encuentran la sobreexplotación, contaminación del agua, modificación del flujo, destrucción o degradación del hábitat, y la invasión de especies no nativas (Dudgeon et al., 2006).

Las especies no nativas alteran los servicios y funciones de los ecosistemas acuáticos (Capps et al., 2015; Espino et al., 2020; Flood et al., 2020; T. J. Lyons et al., 2020), principalmente al modificar los ciclos de nutrientes, las redes tróficas y la dinámica de las poblaciones nativas, así como las interacciones ecológicas como es la competencia, parasitismo, depredación, mutualismo, entre otros (Dueñas et al., 2018; Flood et al., 2020; Gallardo et al., 2016). Debido a la alta presencia de especies, los ecosistemas de agua dulce son particularmente vulnerables y son los ecosistemas más perturbados del mundo (García-Berthou et al., 2014). Las comunidades que viven en ellos están aisladas de los sistemas circundantes y no pueden utilizar otros recursos fuera de su propio sistema (Moyle & Light, 1996). De hecho, las especies invasoras son la segunda causa de extinción mundial de peces (Clavero & García-Berthou, 2005). La extinción de especies nativas es a menudo el peor resultado final de la invasión; sin embargo, podría haber varios efectos negativos antes de llegar a ese punto (Simberloff et al., 2013). Por ejemplo, la pérdida y degradación del hábitat son efectos ocasionados por las especies invasoras que afectan a los peces y moluscos de agua dulce en Canadá (Dextrase & Mandrak, 2006). Asimismo, en la cuenca del río Guadiana, suroeste de la Península Ibérica, la abundancia de especies invasoras ocasionó una disminución en la densidad poblacional de las especies nativas presentes (Hermoso et al., 2011).

### **1.3 Familia Poeciliidae, invasores exitosos**

La familia Poeciliidae está compuesta por 27 géneros y 275 especies (Fricke et al., 2018). *Gambusia*, *Xiphophorus* y *Poecilia* son reconocidos como los géneros de especies de agua dulce más exitosos en el proceso de invasión (Mendoza Alfaro, 2018). El pez mosquito (*Gambusia affinis*, *G. holbrooki*), es el poecílido más invasor de esta familia y está incluido en la lista de las 100 peores especies invasoras del mundo (Simberloff & Rejmanek, 2019). Esta especie fue introducida como biocontrol contra los mosquitos que transmiten enfermedades, y aunque al principio demostró ser un grandioso elemento, con el tiempo el crecimiento de sus poblaciones se descontroló convirtiéndolo en una plaga para los ecosistemas en los que se introdujo (Hurlbert et al., 1972; Krumholz, 1948).

Aun así, generalmente se cree que muchas otras especies de poecílidos poseen muchos de los rasgos que están asociados con el éxito de la invasión, como es la alta fecundidad, la gran tolerancia ambiental, la alta plasticidad e incluso una tendencia a la sociabilidad heteroespecífica que les permite obtener beneficios de las especies nativas (Camacho-Cervantes et al., 2014; Chervinski, 1984; Magurran, 2005, 2009; Reeve et al., 2014). El guppy en particular posee varios de los caracteres necesarios para tener una adaptabilidad extrema. Por ejemplo, se ha probado que tienen una alta variabilidad genética que le permite evadir los efectos del *bottleneck* (cuello de botella) cuando invaden un nuevo hábitat (Lindholm et al., 2005). También, este organismo tiene la capacidad de almacenar esperma; es decir, que una sola hembra puede fundar una población viable (Deacon et al., 2011); este rasgo lo poseen también otras especies de poecílidos, como *Xiphophorus maculatus* y *Heterandria formosa* (Guzmán-Bárceñas & Uribe, 2019; Potter & Kramer, 2000). Asimismo, se ha observado que el guppy adquiere beneficios del aprendizaje social al interactuar con otros peces y así mejorar su habilidad de depredación al momento de invasión (Kelley et al., 2003).

En México, el guppy ha sido señalado como parcialmente culpable de la extinción en campo de al menos una especie endémica nativa, *Zoogoneticus tequila* (Gesundheit & Macías Garcia, 2018; Magurran, 2009). Sin embargo, el guppy no es el único poecílido no nativo presente en el centro de México. Esta región posee muchas especies endémicas, incluida algunas de la familia Goodeidae, cuya disminución en su población se ha relacionado con las invasiones de parte de los poecílidos (Gesundheit & Macías Garcia, 2018).

#### **1.4 Familia Goodeidae, especies nativas de México**

México tiene registradas actualmente 505 especies de peces de agua dulce, de las cuales aproximadamente 160 (32%) son endémicas de nuestro país (Espinosa-Pérez, 2014). La familia Goodeidae es endémica de la Meseta Central Mexicana, y está compuesta por aproximadamente 19 géneros y 47 especies y se subdivide en dos subfamilias

(Empetrichthynae y Goodainae) (Domínguez Domínguez & Pérez Ponce de León, 2007). La subfamilia Goodainae (Cyprinodontidae) contiene 40 especies endémicas del Altiplano de México y es considerada el grupo de peces de agua dulce con más endemismos (Domínguez Domínguez & Pérez Ponce de León, 2007).

La característica principal de los peces de la subfamilia Goodainae es que son vivíparos; es decir, son animales que desarrollan sus embriones dentro de la hembra, presentan dimorfismo sexual y su dieta es mayoritariamente omnívora (De la Vega-Salazar, 2006). Dentro de esta subfamilia, las causas principales atribuidas al declive de su población, son las especies invasoras, seguida de la degradación del hábitat (Gesundheit & Macías García, 2018). De acuerdo con la International Union for Conservation of Nature's, (IUCN), la mayoría de las especies de la familia Goodainae se encuentran en peligro de extinción. Dentro de este grupo, una especie está declarada extinta (*Characodon garmani*), dos extintas en campo (*Allotoca goslinei* y *Skiffia francesae*) y 27 más están en Peligro Crítico o En Peligro (J. Lyons et al., 2019).

El guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*) (Fig. 1), es una especie nativa del Sur de México, Nicaragua, Guatemala, Belice y Honduras (T. J. Lyons, 2019) y también ha sido reconocido como invasor para algunas regiones de México (Gaspar-Dillanes, 1987; Paulo-Maya & Ramirez-Enciso, 1997). El guatopote manchado se ha encontrado en constante interacción con especies de la familia Goodeidae (observación personal de MCC). Esta familia es probablemente la de mayor riesgo en las áreas de México donde el guatopote manchado está presente fuera de su área de distribución nativa. Existen estudios que reportan la competencia del guatopote manchado con el godeido, pez de Zempoala (*Girardinichthys multiradiatus*) en el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, Estado de México (Ramírez Carrillo & Macías García, 2015). También, el grupo de investigación del Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM ha llevado a cabo colectas del guatopote manchado en el Río Tula, Hidalgo donde también han encontrado una especie de la familia Goodeidae (*Goodea atripinnis*) (observación personal de MCC, datos no publicados).

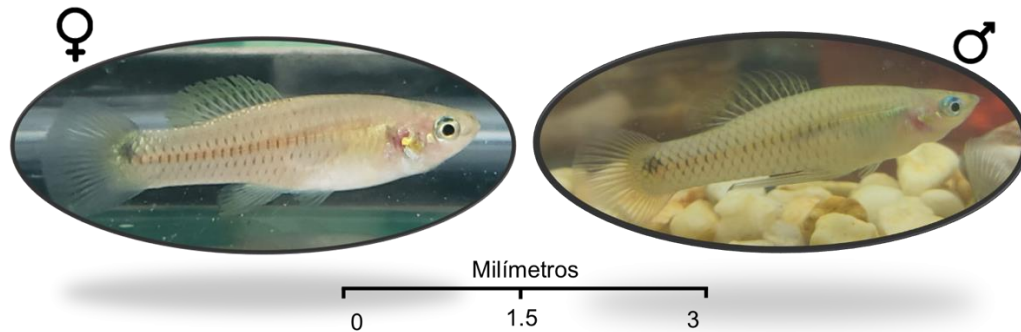


Figura 1. Guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*) (tomadas por Sebastián Gómez Maldonado).

## 2. Justificación

Algunas especies de poecílidos representan una amenaza en la Meseta Central Mexicana, entre otras cosas, porque algunos de sus nichos, dieta y comportamiento de alimentación son similares a los de los godeidos y, por lo tanto, podrían competir en la mayoría de las áreas compartidas (Camacho-Cervantes et al., 2018; Gesundheit & Macías Garcia, 2018). Sin embargo, esto solo se conoce con certeza para el guppy, mientras que se sabe muy poco sobre otras especies invasoras de poecílidos. El guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*, Heckel 1848 - anteriormente conocido como *Heterandria bimaculata* (Agorreta et al., 2013), es nativa del Sur de México, Nicaragua, Guatemala, Belice y Honduras (T. J. Lyons, 2019) y también ha sido reconocido como invasor para algunas regiones de México (Gaspar-Dillanes, 1987; Paulo-Maya & Ramirez-Enciso, 1997). De hecho, se cree que esta especie es más agresiva que los guppies invasores en México, por lo que podría representar una mayor amenaza para las poblaciones nativas (Camacho-Cervantes et al., 2019); sin embargo, aún se conoce muy poco sobre esta especie en su contexto de invasión y las formas en las que podría representar una amenaza. Teniendo en cuenta que el guppy es una de las especies invasoras más exitosas de la familia Poeciliidae, revisar lo que sabemos sobre otra especie de poecílido que al menos está registrada como invasora, podría contribuir a conocer si tiene un potencial de invasión similar y los consecuentes efectos negativos sobre la fauna nativa.

### **3. Objetivo general**

Revisar el conocimiento actual sobre el guatopote manchado, como nativo e invasor y conocer su distribución potencial en América.

#### **3.1 Objetivos particulares**

- 1) Revisar la literatura existente sobre el guatopote manchado como invasor y como nativo.
- 2) Mapear la distribución actual del guatopote manchado de acuerdo con toda la bibliografía generada hasta la fecha.
- 3) Mapear la distribución potencial en América del guatopote manchado.
- 4) Discutir el potencial del pez invasor, guatopote manchado, como una amenaza para las especies nativas.

### **4. Métodos**

#### **4.1 Revisión de la literatura**

Se recopilaron artículos científicos, tesis e informes científicos en inglés y español que se centraran en el guatopote manchado de las páginas de búsqueda Web of Science, Google Scholar, primo de UAEM, BiDi-UAM y BiDi-UNAM. El pez invasor *Pseudoxiphophorus bimaculatus* se le denomina en la literatura científica en inglés como twospot livebearer o killifish spottail y en español como guatopote manchado, por lo que la revisión bibliográfica se realizó usando las siguientes palabras clave: "Twospot livebearer", "Pseudoxiphophorus bimaculatus", "Heterandria bimaculata", "Killifish spottail" y "Guatopote manchado". Cuando los resultados de las tesis se publicaron como artículos científicos, solo se usó el artículo científico y se descartó las tesis. Se decidió incluir capítulos de libros y tesis, y no solo artículos científicos, ya que esta información sigue siendo útil para los planes de manejo (Martin et al., 2012). Se clasificaron las publicaciones encontradas por año de publicación,



tema y principales hallazgos. Los temas fueron a) ecología, b) parasitología, c) biología reproductiva, d) etología, e) distribución, f) biogeografía, sistemática y taxonomía.

## **4.2 Distribución actual**

Se recopiló la distribución actual del guatopote manchado por país y región utilizando todos los registros de los estudios publicados, incluido un informe científico que solo se usó para este propósito (Trujillo-Jiménez, 2002), más los registrados en iNaturalist (un repositorio de registros de presencia de especies desarrollado y administrado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), Global Biodiversity Information Facility (GBIF, una base de datos global que integra datos de biodiversidad existentes en una base de datos unificada) y las bases de datos de la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Con todas estas coordenadas de puntos, se creó un conjunto de datos de ocurrencia y se trazó el mapa usando R 4.1.3 (R Core Team, 2022).

## **4.3 Distribución potencial en América**

Se utilizó el conjunto de datos de ocurrencia de la distribución actual, datos de puntos proporcionados por GBIF y una base de datos global que integra datos de biodiversidad existentes en una base de datos unificada. Se fusionaron las bases de datos y se usaron como los datos de ocurrencia para el modelo de distribución potencial. Se descargaron datos climáticos históricos (1970-2000) y 19 variables bioclimáticas con una resolución de 30 segundos de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017) y se recortaron todos los rásteres en América; es decir, se recortó la matriz de celdas (píxeles) que abarca el continente americano. Se promediaron los valores mensuales para obtener los valores medios anuales de la temperatura mínima, media máxima y para la radiación solar. Se usó la biblioteca raster (Hijmans, 2020) para manipular datos raster; la biblioteca *Simple Features for R* ('sf') (Pebesma, 2018), para datos vectoriales; la biblioteca *Species Distribution Modeling* ('dismo') (Hijmans et al., 2017) y la biblioteca *Thematic Maps* ('tmap') (Tennekes, 2018) para la creación del mapa y la biblioteca ggplot2 (Villanueva et al., 2016) para graficar los datos. Primero se usó la función Maxent del paquete dismo para ejecutar un modelo de

distribución usando las 19 variables bioclimáticas y los valores medios anuales para las variables climáticas. Se seleccionaron las variables que más contribuyeron al modelo basando en los valores más altos de AUC, el cual es una medida de correlación de rango, para evitar el sobreajuste (Phillips et al., 2006). Lo anterior se hizo haciendo uso de R 4.0.4 (R Core Team, 2022).

## **5. Resultados**

### **5.1 Revisión de la literatura**

Se encontraron 52 estudios publicados centrados en el guatopote manchado. De los cuales, 37 fueron artículos, ocho tesis y siete capítulos de libros. Aproximadamente la mitad de ellos estaban en inglés (31) mientras que los demás (21) estaban en español. El primer estudio se publicó en 1937 y se centró únicamente en su biología reproductiva (Turner, 1937). Durante los siguientes 50 años, sólo se publicaron cuatro estudios, uno en 1963, otro en 1974 y los dos últimos en 1987 (Gaspar-Dillanes, 1987; Lozano Vilano & Contreras Balderas, 1987; R. Miller, 1974; Rosen & Bailey, 1963). El guatopote manchado fue reconocido en la literatura científica como una especie exótica por primera vez en 1987 (Gaspar-Dillanes, 1987) y no fue categorizado como invasor sino hasta 1997 (Paulo-Maya & Ramirez-Enciso, 1997) (Fig. 2). De las investigaciones realizadas enfocadas en esta especie se encontraron 16 estudios sobre parasitología, 16 sobre ecología, 11 sobre distribución, seis sobre biología reproductiva, dos sobre etología, uno sobre biogeografía, uno sobre taxonomía y uno sobre sistemática (Fig. 3). En las siguientes secciones, se detallarán los hallazgos particulares de cada tema.

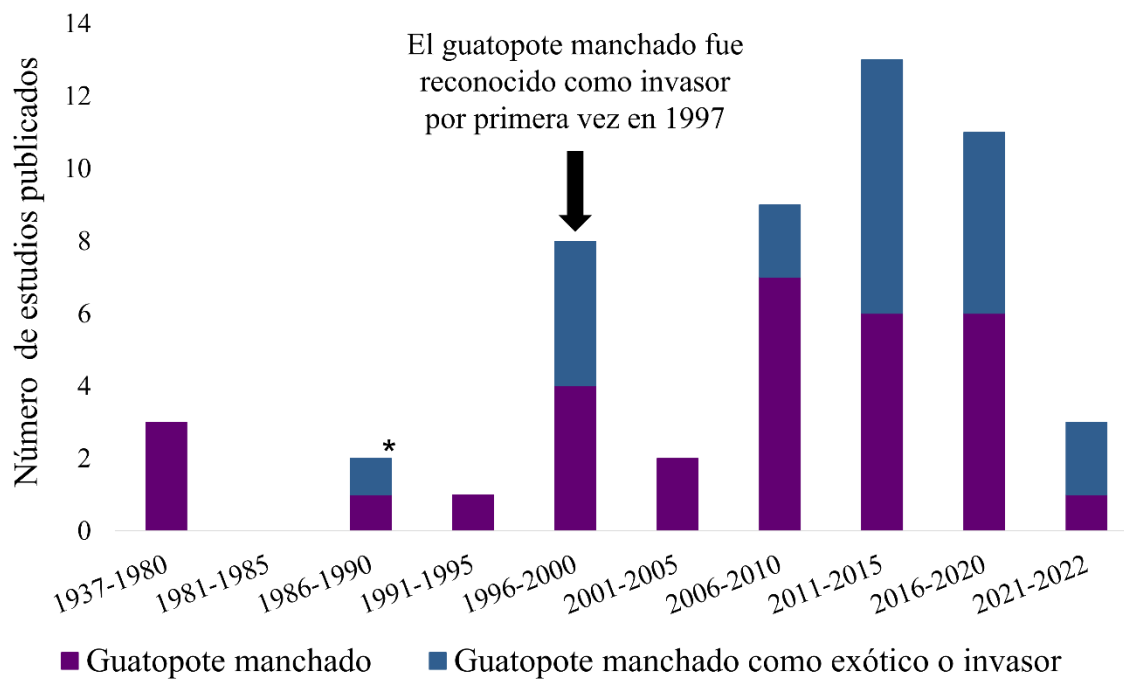


Figura 2. Número de artículos publicados desde 1937 hasta 2022 centrados en el guatopote manchado. El \* indica el período de tiempo en que fue reconocida como especie exótica en 1987.

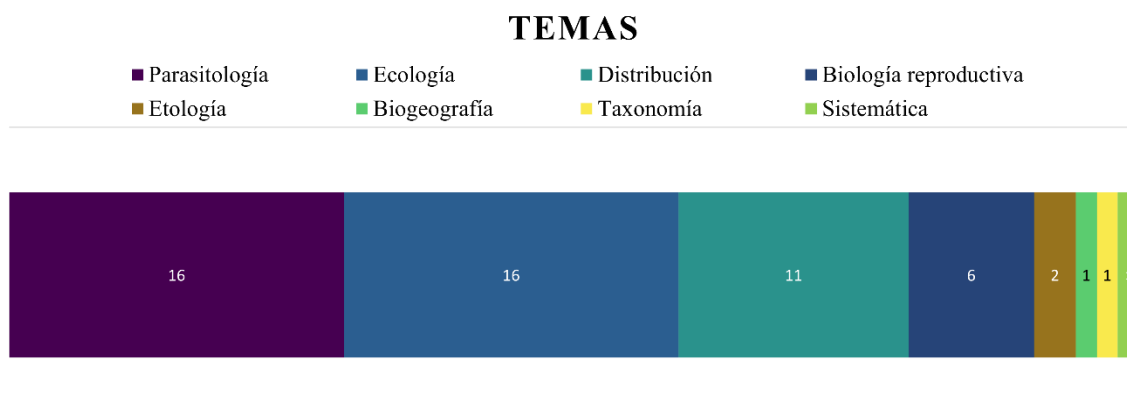


Figura 3. Clasificación de los estudios encontrados por tema, dos estudios se etiquetaron en dos categorías. Uno se clasificó en distribución y parasitología y el otro en ecología y sistemática.

### 5.1.1 Ecología

Se encontraron 16 estudios publicados sobre este tema, diez de ellos lo reconocen como una especie invasora. La primera investigación ecológica publicada que se centró en esta especie fue la de Rosen & Bailey en 1963, la cual menciona que el guatopote manchado prefiere aguas poco profundas y cálidas. El guatopote manchado puede alcanzar una longitud estándar de 66.31 mm (Mar-Silva et al., 2021). Tiene la capacidad de cambiar su dieta de acuerdo con las alteraciones en la estructura del hábitat, calidad del agua e integridad biótica; se le reconoce como omnívoro y en algunas regiones en su mayoría carnívoro-insectívoro. Los insectos terrestres de los órdenes Diptera, Coleoptera, Hymenoptera y Hemiptera, por decir algunos, son parte de su dieta preferente de este pez; también consume algas de los géneros *Achnanthes*, *Nitzschia* y *Terpsinoe*; detritus; partes de pescados como escamas, carne y vértebras; algunos gasterópodos como *Melanoides tuberculata* y *Pomocoea bridgesii* y algunos insectos acuáticos de los órdenes Coleoptera, Diptera, Ephemeroptera y Lepidoptera, por mencionar algunos (Carbajal-Becerra et al., 2020; Guzmán Santiago & Olvera Soto, 1996; Mar-Silva et al., 2021; Mata Salcedo, 2007; Trujillo-Jiménez & Toledo Beto, 2007). No existen diferencias en las dietas de ambos sexos, estacionalidad o tamaño individual, pero se ha reportado que las hembras consumen más alimento de origen vegetal que los machos (Trujillo-Jiménez, 1998). El guatopote manchado se ha introducido inadvertidamente fuera de su área de distribución nativa como consecuencia de las actividades de acuicultura y su alto nivel comercial (como alimento vivo para peces más grandes) (Contreras-MacBeath et al., 1998; Mata Salcedo, 2007; Mejía-Mojica et al., 2012). Dadas sus preferencias dietéticas, se ha informado que se ha utilizado como biocontrol para la eliminación de *Aedes aegypti*, un mosquito invasor que trasmite enfermedades (Marten et al., 2022).

El guatopote manchado se asocia con cardúmenes de tamaño pequeño en fondos fangosos poco profundos y vegetación en descomposición (Torres-Castro et al., 2009). El guatopote manchado comparte hábitat con especies de las familias Poeciliidae, Centrarchidae, Goodeidae, Atherinidae y Cyprinidae (Ávila, 2000). Es un pez que se desplaza en varios niveles dentro de su nicho ecológico, pues cambia sus estrategias de alimentación para la búsqueda de recursos y es un pez que tolera condiciones muy

cambiantes en su hábitat, como la contaminación (Mata Salcedo, 2007). Se ha encontrado a niveles de hasta 700 metros sobre el nivel del mar (Paulo-Maya & Ramirez-Enciso, 1997), prefiere aguas con un nivel de agua bajo y generalmente cálidas (Paulo-Maya & Ramirez-Enciso, 1997; Rosen & Bailey, 1963) y también áreas de menor altitud pero con sustratos arenosos, rocosos y fangosos así como con alta conductividad, poco oxígeno disuelto y un pH que tiende a la neutralidad (Paulo-Maya & Ramirez-Enciso, 1997; Trujillo-Jiménez et al., 2010). Además, los juveniles tienen preferencia por aguas claras y con buena oxigenación (Ramírez-García et al., 2018).

### **5.1.2 Parasitología**

Se localizaron 15 estudios en parasitología sobre esta especie, pero únicamente en una tesis doctoral el guatopote manchado es considerado como especie invasora, debido a su dominancia en cuerpos de agua del Estado de México, los cuales están fuera de su rango de distribución nativa (Rivas González, 2013). Treinta diferentes parásitos han sido reportados para el guatopote manchado (Tabla 1). Los parásitos del phylum Nematoda son los más abundantes en el guatopote manchado, seguidos por el phylum Platyhelminthes y por último el phylum Acanthocephala. El parásito más reportado en este pez es *Spinitectus mexicanus* (Caspeta-Mandujano, 2000; Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2011, 2014, 2016) y la mayoría de los parásitos han sido encontrados en las aletas, las branquias, el intestino, la cavidad bucal, la piel y las escamas. El sitio más estudiado de la parasitología del guatopote manchado es en el estado de Veracruz principalmente en áreas a la redonda del río La Antigua. También ha sido estudiado en otros estados como en Chiapas (Salgado-Maldonado et al., 2011), Michoacán (García-Vásquez et al., 2017), Oaxaca (Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005) y Puebla (Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020).

Tabla 1. Lista de parásitos, localidad y parte en donde se encontraron del guatopote manchado. \* P: Phylum, F: Familia, C: Clase G: Género, E: Especie. \*\* Salgado-Maldonado et al. 2014 indicó que la piel, las escamas, las aletas, la cavidad bucal, las branquias y el tracto digestivo eran lugares donde buscaron parásitos, sin embargo, no especificaron exactamente dónde encontraron cada parásito.

Sitio de colecta	Encontrado en	Parásito *	Referencia
Cuenca del Río Papaloapan - Lago de Catemaco, Estado de Veracruz, México		P: Acanthocephala C: Eoacanthocephala F: Neoechinorhynchidae G: <i>Octospiniferoides</i> E: <i>O. chandleri</i>	(Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado et al., 1992)
Los tuxtlas, Estado de Veracruz, México - Arroyo La Basura - Arroyo La Palma - Arroyo La Máquina  Cuenca superior del río La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Rancho Tizapán - Río San Miguel - Estanque Agua Bendita - Teocelo  Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Apazapan - Arroyo Jalcomulco  Río Lacantún, Estado de Chiapas, México - El Remolino	Intestino (lúmen) Intestino Mesenterio Piel** Escamas** Aletas ** Cavidad bucal** Branquias **	P: Nematoda C: Nematoda F: Cystidicolidae G: <i>Spinitectus</i> E: <i>E. mexicanus</i>	(Caspeta-Mandujano, 2000; Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2011, 2014, 2016)
Cuenca del Río Papaloapan - Arroyo San Juan Evangelista, Estado de Oaxaca, México  Cuenca del Río Bajo La	Mesenterio Intestino	P: Nematode C: Secernentea F: Anisakidae G: <i>Contracaecum</i> E: <i>Contracaecum sp. (larva)</i>	(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado,

Antigua, Estado de Veracruz, México - Puente Nacional - Antigua Presa			Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)
Cuenca del Río Papaloapan - Arroyo Balzapote, Estado de Veracruz, México  Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Apazapan  Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México - Puente Nacional	Intestino (lúmen)	P: Nematode C: Chromadorea F: Rhabdochonidae G: <i>Rhabdochona</i> E: <i>Rhabdochona sp.</i>	(Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)
Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Apazapan - - Arroyo Jalcomulco	Intestino	P: Nematoda C: Chromadorea F: Rhabdochonidae G: <i>Rhabdochona</i> E: <i>Rhabdochona sp. (larva)</i>	(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado et al., 2016)
Cuenca superior La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Xico - Estanque de Agua Bendita  Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Apazapan - Río los pescados - Arroyo Jalcomulco	Vesícula biliar Hígado	P: Nematode C: Adenophorea F: Trichuridae G: <i>Freitascapillaria</i> E: <i>F. moraveci</i>	(Caspeta-Mandujano et al., 2009; Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2016)
Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México - Río los pescados  Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Apazapan	Piel** Escamas** Aletas ** Cavidad bucal** Branquias ** Tracto digestivo**	P: Nematode C: Chromadorea F: Kathlaniidae G: <i>Falcaustra</i> E: <i>Falcaustra sp.</i>	(Salgado-Maldonado et al., 2014)

<p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Estanque Agua Bendita</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> </ul> <p>Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Antigua Presa</li> </ul>	<p>Piel** Escamas** Aletas ** Cavidad bucal** Branquias ** Tracto digestivo** Mesenterios</p>	<p>P: Nematode C: Adenophorea F: Dioctophymatidae G: <i>Eustrongylides</i> E: <i>Eustrongylides sp.</i> (larva)</p>	<p>(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2014)</p>
<p>Cuenca del Río Papaloapan, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Balzapote</li> </ul> <p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Río los pescados</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> </ul>	<p>Branquias Piel** Escamas** Aletas ** Cavidad bucal** Tracto digestivo**</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Heterophyidae G: <i>Ascocotyle</i> E: <i>A. tenuicollis</i></p>	<p>(Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado et al., 2014)</p>
<p>Cuenca del Río Papaloapan, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Balzapote</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> </ul>	<p>Intestino (Lumen) Mesenterio</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Heterophyidae G: <i>Ascocotyle</i> E: <i>A. nana</i></p>	<p>(Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado et al., 2016)</p>
<p>Cuenca del Río Papaloapan</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Balzapote, Estado de Veracruz, México</li> <li>- Arroyo La Basura, Estado de Veracruz, México</li> <li>- Arroyo San Juan</li> </ul>	<p>Branquias Piel** Escamas** Aletas ** Cavidad bucal** Tracto digestivo** Filamentos</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Heterophyidae G: <i>Centrocestus</i> E: <i>C. formosanus</i></p>	<p>(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco,</p>



<p>Evangelista, Estado de Oaxaca, México</p> <p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Río los pescados</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> <li>- El Carrizal</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> </ul> <p>Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Puente Nacional</li> <li>- Antigua Presa</li> </ul>	<p>branquiales</p>		<p>Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2014, 2016)</p>
<p>Cuenca del Río Papaloapan</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Balzapote, Estado de Veracruz, México</li> <li>- Río Frio, Estado de Veracruz, México</li> </ul>	<p>Branquias</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Ancyrocephalinae</p>	<p>(Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar, Cabañas-Carranza, et al., 2005)</p>
<p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Río Pixquiac</li> <li>- Baxtla</li> <li>- Teocelo</li> <li>- Arroyo Xico</li> <li>- Estanque de Agua Bendita</li> </ul> <p>Cuenca del Río Media La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- El Carrizal</li> <li>- Río los pescados</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> </ul> <p>Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Puente Nacional</li> </ul>	<p>Aletas</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Gyrodactylidae G: <i>Gyrodactylus</i> E: <i>Gyrodactylus sp.</i></p>	<p>(Guzmán Guarneros, 2018; Rubio-Godoy et al., 2010; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)</p>

- Antigua Presa			
Cuenca superior La Antigua, Estado de Veracruz, México <ul style="list-style-type: none"> <li>- Río Pixquiac</li> <li>- Baxtla</li> <li>- Teocelo</li> <li>- Arroyo Xico</li> <li>- Estanque de Agua Bendita</li> </ul>	Aletas	P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Gyrodactylidae G: <i>Gyrodactylus</i> E: <i>G. xalapensis</i>	(Guzmán Guarneros, 2018; Rubio-Godoy et al., 2010; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)
Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México <ul style="list-style-type: none"> <li>- El Carrizal</li> <li>- Río los pescados</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> <li>- Arroyo Apazapan</li> </ul>			
Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México <ul style="list-style-type: none"> <li>- Puente Nacional</li> <li>- Antigua Presa</li> </ul>			
Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Rancho Tizapán</li> <li>- Arroyo San Miguel (Avestruces)</li> <li>- Estanque Agua Bendita</li> <li>- Cascada de Texolo</li> <li>- Río los pescados</li> <li>- Río Pixquiac</li> <li>- Baxtla</li> <li>- Teocelo</li> <li>- Río Tilapa</li> <li>- Arroyo Cocaxtla</li> </ul>	Intestino Intestino Piel** Escamas** Aletas ** Cavidad bucal** Branquias ** Tracto digestivo**	P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Allocreadiidae G: <i>Paracreptotrema</i> S: <i>P. heterandriae</i>	(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2012, 2014, 2016)
Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> </ul>			
Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de	Vejigas urinarias	P: Platyhelminthes C: Trematoda	(Guzmán Guarneros, 2018; Razo-

<p>Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Rancho Tizapán</li> <li>- Río San Miguel</li> <li>- Estanque Agua Bendita</li> <li>- Río Huitzilapan</li> <li>- Cascada de Texolo</li> <li>- Baxtla</li> <li>- Teocelo</li> <li>- Arroyo Xico</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> </ul>	<p>Piel**</p> <p>Escamas**</p> <p>Aletas **</p> <p>Cavidad bucal**</p> <p>Branquias **</p> <p>Tracto digestivo**</p>	<p>F: Gorgoderidae</p> <p>G: <i>Phyllodistomum</i></p> <p>E: <i>P. inecoli</i></p>	<p>Mendivil et al., 2013; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2014, 2016)</p>
<p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Estanque Agua Bendita</li> <li>- Río los pescados</li> <li>- Baxtla</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- El Carrizal</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> <li>- Arroyo Apazapan</li> </ul> <p>Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Antigua Presa</li> </ul>	<p>Piel**</p> <p>Escamas**</p> <p>Aletas **</p> <p>Cavidad bucal**</p> <p>Branquias **</p> <p>Tracto digestivo**</p> <p>Mesenterios</p> <p>Músculo</p> <p>Vejiga natatoria</p>	<p>P: Platyhelminthes</p> <p>C: Trematoda</p> <p>F: Diplostomidae</p> <p>G: <i>Posthodiplostomum</i></p> <p>E: <i>E. minimum</i></p>	<p>(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2014)</p>
<p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Rancho Tizapán</li> <li>- Estanque Agua Bendita</li> <li>- Cascada de Texolo</li> <li>- Río los pescados</li> <li>- Baxtla</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La</p>	<p>Piel</p> <p>Escamas**</p> <p>Aletas **</p> <p>Cavidad bucal**</p> <p>Branquias **</p> <p>Tracto digestivo**</p> <p>Superficie corporal</p>	<p>P: Platyhelminthes</p> <p>C: Trematoda</p> <p>F: Diplostomidae</p> <p>G: <i>Uvulifer</i></p> <p>E: <i>U. ambloplitis</i></p>	<p>(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2014)</p>

<p>Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- El Carrizal</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> <li>- Arroyo Apazapan</li> </ul>			
<p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Rancho Tizapán</li> <li>- Río San Miguel</li> <li>- Estanque Agua Bendita</li> <li>- Río Huitzilapan</li> <li>- Cascada de Texolo</li> <li>- Río Pixquiac</li> <li>- Baxtla</li> <li>- Teocelo</li> </ul>	<p>Piel Branquias Escamas** Aletas ** Cavidad bucal** Tracto digestivo** Cavidad branquial Filamentos branquiales</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Dactylogyridae G: <i>Urocleidoides</i> E: <i>U. vaginoclaustrum</i></p>	<p>(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado et al., 2014, 2016)</p>
<p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> <li>- El Carrizal</li> <li>- Río los pescados</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> </ul>			
<p>Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Puente Nacional</li> <li>- Antigua Presa</li> </ul>			
<p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Río Pixquiac</li> <li>- Baxtla</li> <li>- Teocelo</li> <li>- Estanque Agua Bendita</li> <li>- Arroyo Xico</li> </ul>	<p>Branquias Láminas branquiales Cavidad branquial Filamentos branquiales</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Dactylogyridae G: <i>Urocleidoides</i> E: <i>U. vaginoclaustroides</i></p>	<p>(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)</p>
<p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- El Carrizal</li> <li>- Río los pescados</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> </ul>			

<ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> </ul> <p>Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Puente Nacional</li> <li>- Antigua Presa</li> </ul>			
<p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Rancho Tizapán</li> <li>- Estanque Agua Bendita</li> <li>- Río Huitzilapan</li> <li>- Cascada de Texolo</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Arroyo Apazapan</li> </ul>	<p>Aletas Superficie corporal</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Gyrodactylidae G: <i>Gyrodactylus</i> E: <i>G. bullatarudis</i></p>	<p>(Salgado-Maldonado et al., 2014)</p>
<p>Cuenca superior del Río La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Río Pixquiac</li> <li>- Baxtla</li> <li>- Teocelo</li> <li>- Arroyo Xico</li> <li>- Estanque de Agua Bendita</li> </ul> <p>Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- El Carrizal</li> <li>- Río los pescados</li> <li>- Arroyo Jalcomulco</li> </ul> <p>Cuenca del Río Bajo La Antigua, Estado de Veracruz, México</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- Puente Nacional</li> <li>- Antigua Presa</li> </ul> <p>Río Bobos, Estado de Veracruz, México</p> <p>Río Tecolutla, Estado de</p>	<p>Aletas</p>	<p>P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Gyrodactylidae G: <i>Gyrodactylus</i> E: <i>G. takoke</i></p>	<p>(García-Vásquez et al., 2015; Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)</p>

Puebla, México			
Río Bobos, Estado de Veracruz, México	Aletas	P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Gyrodactylidae G: <i>Gyrodactylus</i> E: <i>G. xtachuna</i>	(García-Vásquez et al., 2015)
Río Lerma, Araro, Estado de Michoacán, México		P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Gyrodactylidae G: <i>Gyrodactylus</i> E: <i>G. cichlidarum</i>	(García-Vásquez et al., 2017)
Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - El Carrizal	Aletas	P: Platyhelminthes C: Monogenea F: Gyrodactylidae G: <i>Gyrodactylus</i> E: <i>G. jarocho</i>	(Guzmán Guarneros, 2018)
Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Jalcomulco - Arroyo Apazapan	Mesenterios	P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Clinostomidae G: <i>Clinostomum</i> E: <i>C. marginatum</i>	(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)
Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Jalcomulco	Intestino Mucosa Intestinal	P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Echinochasmidae G: <i>Echinochasmus</i> E: <i>E. leopoldinale</i>	(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)
Cuenca superior de Río La Antigua, Estado de Veracruz, México - Baxtla	Intestino Mucosa Intestinal	P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Heterophyidae G: <i>Ascocotyle</i> E: <i>A. megalcephala</i>	(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020)
Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Jalcomulco - Arroyo Apazapan			
Cuenca del Río Medio La Antigua, Estado de Veracruz, México - Arroyo Apazapan	Branquias Filamentos branquiales	P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Heterophyidae G: <i>Ascocotyle</i> E: <i>A. macrostoma</i>	(Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy,

			García-Vásquez, et al., 2020)
Río Lacantún, Chiapas, México - Río El Remolino	Intestino	P: Platyhelminthes C: Trematoda F: Haploporidae G: <i>Saccocoelioide</i> E: <i>Saccocoelioide spp.</i>	(Salgado-Maldonado et al., 2011)
Bonanza, Acapetahua, Estado de Chiapas, México			
Río Palenque, Estado de Chiapas, México			

### 5.1.3 Biología reproductiva

Se encontró una tesis de licenciatura y cinco artículos enfocados en este tema. El guatopote manchado presenta una mancha negra en el pedúnculo que es un distintivo de la especie para machos y hembras (Fig. 1). Esta especie presenta dimorfismo sexual, tiene una modificación de los radios de la aleta anal, que forman el gonopodio en los machos (Gómez-Márquez et al., 1999) (Fig. 1). Además, con la edad, las hembras se vuelven más grandes que los machos (Basolo, 2002).

El guatopote manchado es una especie no superfetante, con iteroparidad que presenta viviparidad lecitotrófica; es decir, que los embriones en desarrollo se nutren exclusivamente del vitelo almacenado en cada ovocito maduro. Cada hembra puede producir 31 embriones en promedio (Ramírez-García et al., 2020) y tiene un intervalo entre cada parto de 35 a 40 días durante mayo, junio y julio (Ramírez-García et al., 2018; Turner, 1937; Velázquez Brindis, 2019). El ciclo reproductivo de esta especie es principalmente de marzo a mayo y de julio a octubre, pero las hembras son capaces de reproducirse durante todo el año (Avila Morales, 2018; Gómez-Márquez et al., 1999). La fertilidad de esta especie está asociada a la longitud estándar (las hembras más grandes y pesadas tienen más embriones). Se sabe que la longitud estándar de esta especie para ser sexualmente madura es de 27 mm para las hembras y de 22 mm para los machos (Gómez-Márquez et al., 1999; Velázquez Brindis, 2019). Se ha visto que en ausencia de depredadores y a bajas temperaturas la proporción de sexos es equilibrada, tienen crecimiento lento, madurez tardía y hembras de mayor tamaño

en comparación con sitios en los que coexisten con otros peces que representan una amenaza (Gómez-Márquez et al., 1999; Olinger et al., 2016).

#### **5.1.4 Etología**

Se encontró un artículo que se centra en la etología del guatopote manchado e informa que las hembras de esta especie tienen la capacidad de distinguir y discriminar entre machos conoespecíficos y heteroespecíficos. El estudio muestra que el guatopote manchado pasa más tiempo asociado con sus congéneres (Basolo, 2002).

#### **5.1.5 Biogeografía, Sistemática y Taxonomía**

Se encontró un artículo sobre cada tema. El artículo referente a la biogeografía de la especie indica diferentes relaciones filogenéticas entre las especies reconocidas del género *Pseudoxiphophorus* y afirma que *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (la especie más cosmopolita) pertenece a un grupo polifilético con las ocho especies del género *Pseudoxiphophorus* (Agorreta et al., 2013). El guatopote manchado pertenece al género *Pseudoxiphophorus*, el cual conforma un grupo monofilético con los géneros *Belonesox*, *Gambusia* o *Xiphophorus* (Agorreta et al., 2013; Hrbek et al., 2007). Anteriormente, el género *Pseudoxiphophorus* (conformado por especies Mesoamericanas) y el género *Heterandria* (conformado por *Heterandria formosa*) se usaban como sinónimos debido a sus similitudes morfológicas (Rosen, 1979; Rosen & Bailey, 1963). Sin embargo, estudios moleculares actuales confirman que estos dos grupos no comparten un ancestro común, denominando a *Heterandria formosa* como un pariente distante (Agorreta et al., 2013; Hrbek et al., 2007; Morales-Cazan & Albert, 2012).

Los resultados encontrados por Agorreta et al. (2013), sugieren que la distribución geográfica del género *Pseudoxiphophorus* abarca amplias regiones de la vertiente atlántica de Mesoamérica, desde México hasta Nicaragua. El género *Pseudoxiphophorus* probablemente se encontraba en el centro de México, donde se dispersó aún más siguiendo



un eje norte-sur hasta Nicaragua. *Pseudoxiphophorus jonesii* es considerada el grupo hermano de todos los demás linajes de *Pseudoxiphophorus*, y esta división inicial puede estar asociada a la extensión de la Meseta Neovolcánica Mexicana en el sitio Punta del Morro. El género *Pseudoxiphophorus* se separó posteriormente en dos grupos principales, uno que comprende los linajes que ocurren en el sur de México y Guatemala-Belice, y otro con los linajes que se extendieron más hacia el sur hasta Honduras y Nicaragua (Agorreta et al., 2013).

En cuanto a la taxonomía, se realizó un estudio comparativo entre dos especies concluyendo que existen diferencias entre *Pseudoxiphophorus bimaculatus* y *Heterandria jonesi* en la forma de los gonopodios, suspensores de gonopodios, coloraciones y proporciones corporales (R. Miller, 1974).

### **5.1.6 Distribución**

Se encontraron cuatro artículos, tres páginas web, tres capítulos de libros, un informe científico y una tesis doctoral que especificaba los sitios de recolección u observación para el guatopote manchado. El guatopote manchado ha sido reportado como nativo en Nicaragua (T. J. Lyons, 2019; Macossay-Cortez et al., 2011; R. R. Miller et al., 2009; Ortíz, 2008), Guatemala (T. J. Lyons, 2019; Ortíz, 2008), Belice (iNaturalist CONABIO, 2022; T. J. Lyons, 2019) y Honduras (T. J. Lyons, 2019) y se ha encontrado también en México, pero su distribución como invasora o nativa cambia entre estados, de acuerdo a la densidad poblacional que los diferentes autores registraron principalmente. El guatopote manchado ha sido catalogado como nativo en los estados mexicanos de Oaxaca (Gaspar-Dillanes, 1987; iNaturalist CONABIO, 2022; T. J. Lyons, 2019), Chiapas (iNaturalist CONABIO, 2022; Lozano Vilano & Contreras Balderas, 1987; T. J. Lyons, 2019; Macossay-Cortez et al., 2011; Ramírez et al., 2022), Tabasco (T. J. Lyons, 2019; Macossay-Cortez et al., 2011) y en la Península de Yucatán (iNaturalist CONABIO, 2022; López-López et al., 2009; T. J. Lyons, 2019; Macossay-Cortez et al., 2011; Ortíz, 2008; SchmitterSoto & GamboaPerez, 1996; Torres-Castro et al., 2009). En los estados mexicanos de Veracruz y Puebla se ha descrito como nativo (Espinosa-Pérez, 2014; Gaspar-Dillanes, 1987; iNaturalist CONABIO, 2022; T.

J. Lyons, 2019; Macossay-Cortez et al., 2011; R. R. Miller et al., 2009; Ortíz, 2008; Rosen & Bailey, 1963), sin embargo, hay dos estudios que lo clasifican como invasor para ambos estados (Ávila, 2000; Contreras-MacBeath et al., 2014). En la mayoría de los estados del norte y centro de México se clasifica como invasor (Ávila, 2000; Carbajal-Becerra et al., 2020; Contreras-MacBeath et al., 1998, 2014; Espinosa-Pérez, 2014; Gaspar-Dillanes, 1987; GBIF.org, 2021; iNaturalist CONABIO, 2022; Mejía-Mojica et al., 2012; Paulo-Maya & Ramirez-Enciso, 1997; Ramírez-García et al., 2018; Rivas González, 2013; Trujillo-Jiménez, 2002; Trujillo-Jiménez et al., 2010). El guatopote manchado no se reporta presente en ningún estudio publicado para el estado de Hidalgo, México; pero el equipo de investigación del Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM ha recolectado individuos allí y lo reconocen como especie invasora (Fig. 4).

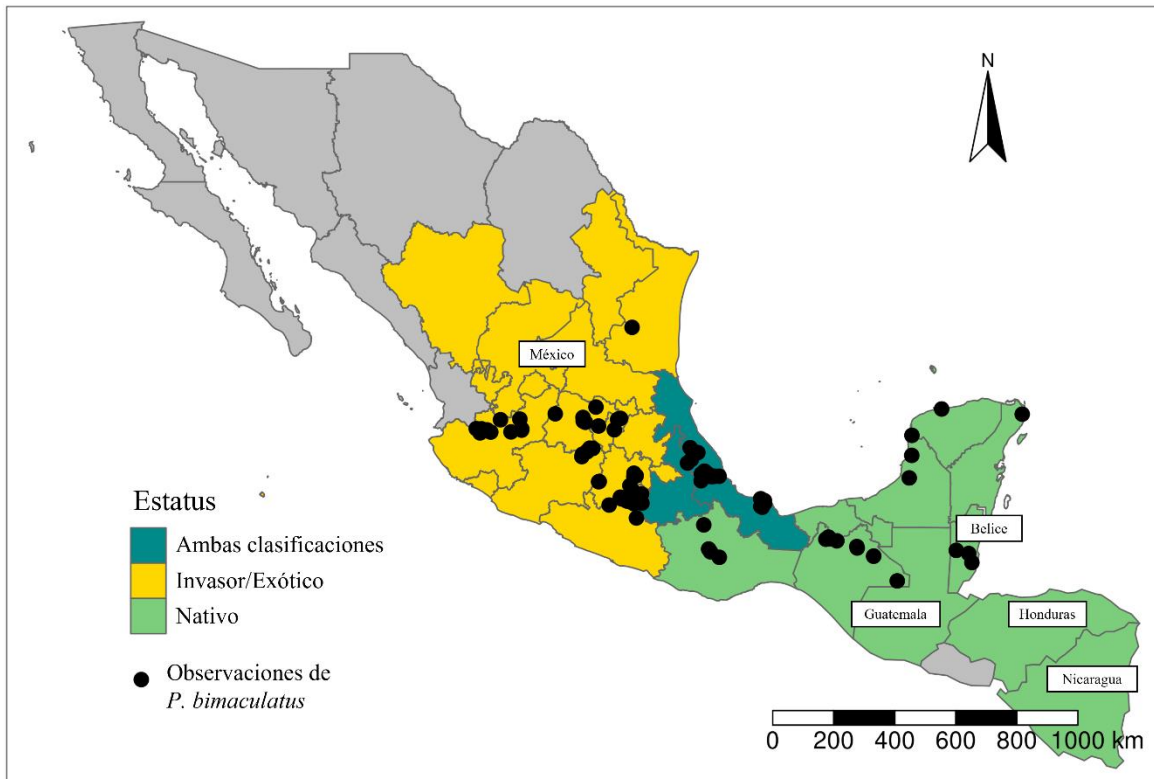


Figura 4. Distribución del guatopote manchado en el territorio de los Estados Unidos Mexicanos. Reportado como invasor/exótico, amarillo; reportado como nativo, verde y reportado con ambas clasificaciones, verde oscuro.

## **5.2 Distribución potencial en América**

Con base en los datos de ocurrencia, se proyectó el modelo MaxEnt con 500 iteraciones, con un valor AUC promedio de 0.931. Las variables utilizadas en el modelo final fueron temperatura, precipitación del trimestre más húmedo, estacionalidad de la precipitación, radiación media anual y precipitación del mes más seco. La estacionalidad de la temperatura contribuyó en el 66.8% del modelo, la precipitación del trimestre más húmedo en el 13%, la estacionalidad de la precipitación en el 9.6%, la radiación media anual en el 6.8% y la precipitación del mes más seco en el 3.8%.

Según el modelo, el guatopote manchado podría terminar de invadir el resto de Mesoamérica y se podría encontrar en la Caatinga y el Cerrado brasileños, la puna centroandina y los bosques secos montañosos bolivianos, la parte sur de la península de Florida y los humedales cubanos, incluidos los humedales y bosques secos; así como en el mosaico de pino de las Bahamas (Fig. 5).

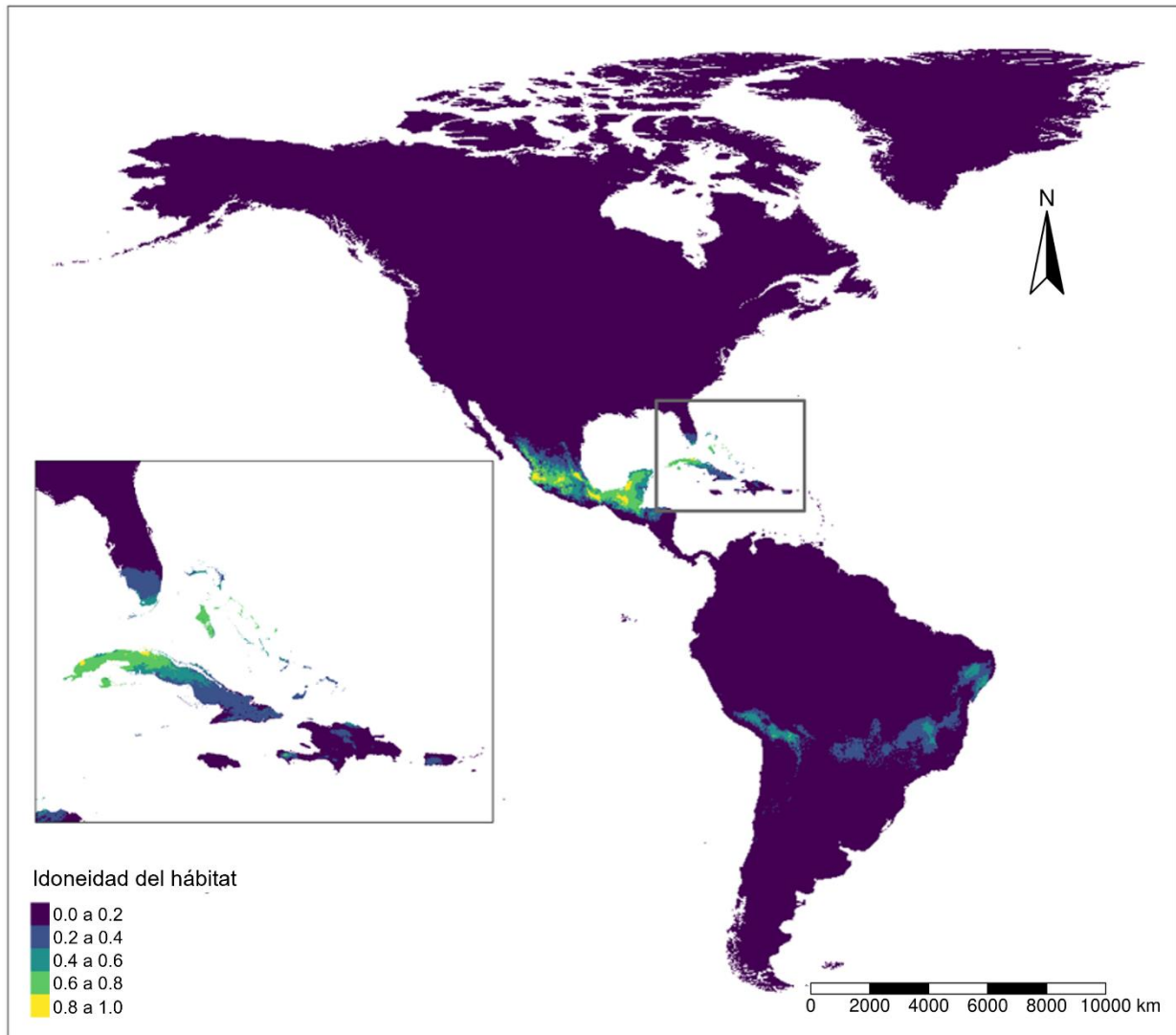


Figura 5. Mapa de la distribución potencial del guatopote manchado en América.

## 6. Discusión

El guatopote manchado es originario de algunos países de Centroamérica y Sur de México, pero en los últimos 24 años su rango de distribución se ha incrementado, convirtiéndose en una especie invasora en el Centro y Norte del territorio mexicano (Fig. 4). La mayoría de los estudios del guatopote manchado están enfocados en los estados del sur de México, principalmente en las áreas circundantes al estado de Veracruz. La mayoría de los estudios en los que se clasifica a esta especie como invasora son a lo largo del río Balsas y el río La

Antigua (Ávila, 2000; Caspeta-Mandujano et al., 2009; Contreras-MacBeath et al., 2014; Guzmán Guarneros, 2018; Salgado-Maldonado, Caspeta-Mandujano, Mendoza-Franco, Rubio-Godoy, García-Vásquez, et al., 2020; Salgado-Maldonado et al., 2014, 2016). Hay algunos estudios sobre este pez en la parte norte de México y los estados que rodean el centro de México (Carbajal-Becerra et al., 2020; Contreras-MacBeath et al., 2014; Espinosa-Pérez, 2014; Gaspar-Dillanes, 1987; iNaturalist CONABIO, 2022; Mejía-Mojica et al., 2012; Ramírez-García et al., 2018; Rivas González, 2013; Trujillo-Jiménez et al., 2010). Aunque se ha encontrado y estudiado en países vecinos, no existen estudios de su presencia en otros países de Centro América, como Ecuador, el cual es el país más cercano a su área de distribución nativa en Centro América. Sin embargo, el modelo de distribución potencial sugiere que el guatopote manchado podría establecerse fácilmente en áreas importantes de América del Sur (Fig 5).

La parasitología y ecología del guatopote manchado son los aspectos más estudiados en esta especie (Fig 3). Los estudios etológicos y ecológicos en las áreas donde no es nativa son muy limitados. A pesar de que se han realizado muchos estudios sobre su ecología, no existen investigaciones donde se centran en cómo las interacciones heteroespecíficas podrían o no facilitar su proceso de invasión. Un estudio reciente encontró que una especie de la misma familia, el guppy (*Poecilia reticulata*), es más audaz cuando se enfrenta a otros invasores poecílidos, incluido el guatopote manchado (Santiago-Arellano et al., 2021). El guppy se ha distribuido a lo largo de todo el mundo (Deacon et al., 2011) y se sabe que puede utilizar interacciones heteroespecíficas como una herramienta para promover el éxito de su invasión, por ejemplo al mejorar su eficiencia de forrajeo debido a una transferencia de información entre el guppy y las especies heteroespecíficas con las que forma un cardumen (Camacho-Cervantes et al., 2014, 2015).

Se sabe que, por motivos de salud pública, como con las enfermedades provocadas por el virus Zika o el dengue, se han utilizado peces para tratar de reducir la población de los mosquitos que provocan estas enfermedades; estos peces fueron principalmente el pez mosquito (*Gambusia affinis*) y el guppy (Azevedo-Santos et al., 2017). El pez mosquito, se

ha introducido colectivamente en más de 40 países (Clavero & García-Berthou, 2005; Jourdan et al., 2021; Welcomme, 1988) y el guppy, se ha introducido en unos 30 países de América, África, Asia y Australia (Deacon et al., 2011). La introducción de estos dos poecílicos no nativos en cuerpos de agua para el control de mosquitos, han traído consigo consecuencias negativas. Por ejemplo, la reducción de poblaciones de especies nativas después de la competencia (Gamradt & Kats, 1996; Goodsell & Kats, 1999; Margaritora et al., 2001) y la reducción de la abundancia y riqueza de invertebrados (Geyer et al., 2016; Preston et al., 2017, 2018), anfibios (Cabrera-Guzmán et al., 2017; Reynolds, 2009) y peces pequeños (Pyke, 2008; Rowe et al., 2007).

El guatopote manchado tiene un alto valor comercial y debido a las actividades pesqueras, se ha movido de su distribución nativa (Contreras-MacBeath et al., 1998; Mata Salcedo, 2007; Mejía-Mojica et al., 2012). El guatopote manchado también se ha usado como agente de control biológico de mosquitos en Honduras (Marten et al., 2022). Honduras es parte de su área de distribución nativa; por lo que no es una mala práctica, sin embargo, es importante recalcar que usarlo fuera de su rango nativo para el mismo propósito lo sería. Tanto el pez mosquito como el guppy tenían áreas de distribución nativas restringidas; y aun así fueron capaces de superar las barreras geográficas con la ayuda de los humanos. El pez mosquito y el guppy están ampliamente distribuidos tanto longitudinal como latitudinalmente, la adaptabilidad de estos poecílicos para colonizar hábitats con diferentes rangos de temperatura y contaminación ha sido la mejor estrategia para convertirse en invasores exitosos (Deacon et al., 2011; Jourdan et al., 2021). Se ha reportado que el guatopote manchado tiene una alta tolerancia al agua contaminada (Mata Salcedo, 2007), lo que podría ser una de sus mejores adaptaciones para su expansión geográfica y asentamiento en nuevos ecosistemas. La distribución del guatopote manchado ha llegado a zonas donde el acceso al agua dulce es limitado, como en el caso de la Isla Cozumel (Ortíz, 2008), mostrando que la translocación de este pez por el hombre es evidente. Es importante señalar que la población del guatopote manchado se expande día a día y podría incluso competir con otras poblaciones invasoras como las del pez mosquito y el guppy.

El tamaño que puede alcanzar el guatopote manchado a lo largo de su vida (66.31 mm) (Mar-Silva et al., 2021) y la capacidad de habitar en varios nichos dentro del ecosistema le otorga ventajas para tener un impacto en más de un nivel dentro del ecosistema (Mejía-Mojica et al., 2012). También, se ha demostrado que este pez tiene una amplia gama de parásitos, siendo de mayor preocupación los parásitos generalistas que posee (Salgado-Maldonado et al., 2014). Los parásitos generalistas representan una gran amenaza para las especies nativas, así que si un pez de esta especie es traslocado o movido conteniendo parásitos exóticos podría fungir como vector y las especies nativas que convivan con ellos en el nuevo hábitat podrían ser futuros huéspedes de estos parásitos. Además, eso también puede causar riesgo a peces de interés económico. Esto ha sucedido ya con el parásito *Gyrodactylus cichlidarum*, conocido por producir una mortalidad significativa de tilapias de cultivo (García-Vásquez et al., 2017).

Los poecílidos son conocidos por usar rasgos de comportamiento en su beneficio, como juntarse con heteroespecíficos para adquirir información o volverse más audaces (Camacho-Cervantes et al., 2014, 2015; Santiago-Arellano et al., 2021; Sievers et al., 2012). Estas interacciones podrían conducir a varios efectos negativos para los nativos, por ejemplo, entre los guppies y los godeidos nativos, la sociabilidad resultó en un aumento en la eficiencia de búsqueda de alimento y la reducción de la aptitud física por el acoso de los guppies (Camacho-Cervantes et al., 2019; Valero et al., 2008). En el caso del guatopote manchado, un efecto potencial en los nativos podría ser la hibridación entre ellos, lo que podría reducir la eficiencia de la reproducción al desperdiciar gametos de especies nativas, particularmente preocupante cuando las poblaciones nativas son vulnerables (Cucherousset & Olden, 2011). Se sugiere que se lleven a cabo más investigaciones sobre las interacciones entre el guatopote manchado y las especies nativas que podría encontrar fuera de su área de distribución nativa para comprender mejor los mecanismos a través de los cuales podrían mejorar sus posibilidades de éxito en la invasión y los efectos que podrían traer a los entornos en los que invaden.

La adaptabilidad del guatopote manchado para colonizar hábitats con diferentes rangos de temperatura y contaminación podría ser la mejor estrategia para convertirse en un invasor exitoso en un amplio rango geográfico. Se ubicaron los lugares que cuentan con las características donde esta especie podría establecerse y, por lo tanto, que podría invadir. Se encontró que este pez poecílido invasor podría colonizar fácilmente América del Sur y la mayoría de las regiones del Caribe (Fig. 5). Es crucial señalar que el lugar donde podría representar la mayor amenaza es en la Amazonia brasileña, el cual es uno de los *hotspots* de biodiversidad global y representa la mayor biodiversidad de especies de agua dulce de la Tierra (Myers et al., 2000; Olson & Dinerstein, 2002; Tisseuil et al., 2013). Se modeló solo el continente americano, pero dado que otras especies de poecílicos cruzaron las barreras que representan los océanos (Deacon et al., 2011; Jourdan et al., 2021), no se puede descartar que este pez acabe en otros continentes.

El calentamiento global representa una ventaja para las especies invasoras (Hallstan, 2020; Mainka & Howard, 2010; Sorte et al., 2010). En consecuencia, el cambio climático junto con las invasiones biológicas plantea una amenaza para el mantenimiento de la biodiversidad (Pejchar & Mooney, 2009). Los peces de agua dulce de las regiones templadas, dominadas por especies con preferencia por las aguas frías, son vulnerables a los efectos del calentamiento de la temperatura y si le sumamos una invasión de un organismo cuya tolerancia a las altas temperaturas es mayor, provocaría un desplazamiento de nicho térmico de las especies nativas. Una prueba del desplazamiento de nicho térmico es el trabajo realizado por Ramírez Carrillo y Macías García en 2015 en las lagunas de Zempoala en México, donde observaron un desplazamiento de nicho por una especie nativa de godeido debido a la convivencia con el guatopote manchado, quien se beneficia de las temperaturas más cálidas (Ramírez Carrillo & Macías García, 2015). Se han informado efectos similares en otros estudios donde se examinaron los efectos de la temperatura sobre las interacciones competitivas entre el pez mosquito invasor (*Gambusia spp.*) y una carpa dental endémica (*Aphanius iberus*) (Carmona-Catot et al., 2013). Por lo tanto, el calentamiento global puede afectar a través de impactos directos sobre la diversidad y abundancia de especies nativas, así como efectos indirectos debido al beneficio que les puede otorgar a las especies exóticas invasoras que son originarias de ecosistemas tropicales (Sorte et al., 2010).



## **7. Conclusión**

El guatopote manchado es una especie capaz de invadir ecosistemas acuáticos diversos, incluso los que están muy afectados por las actividades humanas. Esta especie invasora parece tomar ventaja de los posibles cambios ambientales y humanos para establecer exitosamente una población viable. Asimismo, se puede concluir que este pez posee las características necesarias para ser una especie invasora altamente exitosa pues tiene una alta capacidad reproductiva a lo largo del año, una alta tolerancia a los contaminantes; y demuestra ser un posible vector, a parásitos que representen una amenaza a la comunidad nativa y a la economía del hombre. Falta mucho conocimiento básico particular de la especie para poder comprender la magnitud del impacto que puede causar al ecosistema en el que se establece como invasor, pero con base en los estudios de especies invasoras de la misma familia el escenario no es alentador.

Además de las interacciones heteroespecíficas con los nativos, se sugiere que es importante estudiar más a fondo los aspectos biológicos, ecológicos y de comportamiento durante el desarrollo de vida del guatopote manchado; es decir las crías y los juveniles, porque en estas etapas es común la transmisión de algún tipo de información (Galef & Laland, 2005) que podría ser clave para su establecimiento exitoso en un área novedosa junto con problemas de calentamiento global. Aun hacen faltan esfuerzos de investigación sobre el manejo adecuado de las poblaciones fuera de su área de distribución nativa. El guatopote manchado es una especie invasora relativamente reciente por lo que aún no se desarrolla un método eficiente de control. De acuerdo con la Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), la propuesta más adecuada es promover la difusión, educación y concientización a la sociedad en general sobre todos los aspectos biológicos de esta especie invasora, así como sus alcances negativos, pues sería una estrategia adecuada para frenar su expansión en áreas donde no pertenece.

## 8. Referencias

- Agorreta, A., Domínguez-Domínguez, O., Reina, R. G., Miranda, R., Bermingham, E., & Doadrio, I. (2013). Phylogenetic relationships and biogeography of *Pseudoxiphophorus* (Teleostei: Poeciliidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(1), 80–90.
- Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O., & Ripple, W. J. (2021). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50(1), 85–94. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>
- Avila Morales, O. G. (2018). Dinámica poblacional de tres especies no nativas: *Poecilia sphenops* Valenciennes, 1846, *Pseudoxiphophorus bimaculatus* Heckel, 1848, y *Xiphophorus hellerii* (Heckel, 1848), en el río Teuchitlán, Jalisco, México. Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Ávila, R. B. E. (2000). Composición actual de la ictiofauna del Lago de Xochimilco. Disertación doctoral. ENEP Iztacala, UNAM.
- Azevedo-Santos, V. M., Vitule, J. R. S., Pelicice, F. M., García-Berthou, E., & Simberloff, D. (2017). Nonnative fish to control *Aedes* mosquitoes: a controversial, harmful tool. *BioScience*, 67(1), 84–90. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw156>
- Basolo, A. L. (2002). Female discrimination against sworded males in a poeciliid fish. *Animal Behaviour*, 63(3), 463–468.
- Bellard, C., Cassey, P., & Blackburn, T. M. (2016). Alien species as a driver of recent extinctions. *Biology Letters*, 12(2), 20150623. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0623>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Cabrera-Guzmán, E., Díaz-Paniagua, C., & Gomez-Mestre, I. (2017). Competitive and predatory interactions between invasive mosquitofish and native larval newts. *Biological Invasions*,

19(5), 1449–1460.

- Camacho-Cervantes, M., Garcia, C. M., Ojanguren, A. F., & Magurran, A. E. (2014). Exotic invaders gain foraging benefits by shoaling with native fish. *Royal Society Open Science*, 1(3), 140101. <https://doi.org/10.1098/rsos.140101>
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A. F., Domínguez-Domínguez, O., & Magurran, A. E. (2018). Sociability between invasive guppies and native topminnows. *Plos One*, 13(2), e0192539. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192539>
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A. F., & Magurran, A. E. (2015). Exploratory behaviour and transmission of information between the invasive guppy and native Mexican topminnows. *Animal Behaviour*, 106, 115–120. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.012>
- Camacho-Cervantes, M., Palomera-Hernandez, V., & García, C. M. (2019). Foraging behaviour of a native topminnow when shoaling with invaders. *Aquatic Invasions*, 14(3), 490–501.
- Capps, K. A., Atkinson, C. L., & Rugenski, A. T. (2015). Implications of species addition and decline for nutrient dynamics in fresh waters. *Freshwater Science*, 34(2), 485–496. <https://doi.org/10.1086/681095>
- Carbajal-Becerra, O., Olvera-Rodríguez, K. J., Souza, G. M. de, Durán-Rodríguez, O. Y., Ramírez-García, A., & Ramírez-Herrejón, J. P. (2020). Trophic strategies of the invasive twospot livebearer (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*, Teleostei: Poeciliidae) in a gradient of environmental quality in central Mexico. *Neotropical Ichthyology*, 18(2), e190080. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2019-0080>
- Carmona-Catot, G., Magellan, K., & García-Berthou, E. (2013). Temperature-specific competition between invasive mosquitofish and an endangered Cyprinodontid fish. *PLoS ONE*, 8(1), e54734. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054734>
- Caspeta-Mandujano, J. M. (2000). *Spinitectus mexicanus* n. Sp. (Nematoda:Cystidicolidae) from the intestine of freshwater fish *Heterandria bimaculata* in Mexico. *Journal of Parasitology*, 86(1), 83–88.

- Caspeta-Mandujano, J. M., Salgado-Maldonado, G., & Vázquez, G. (2009). A new Capillariid (Nematoda) parasitizing *Heterandria bimaculata* (Heckel, 1848) (Poeciliidae) in Mexico. *Journal of Parasitology*, 95(2), 392–395. <https://doi.org/10.1645/GE-1502.1>
- Chervinski, J. (1984). Salinity tolerance of the guppy, *Poecilia reticulata* Peters. *Journal of Fish Biology*, 24(4), 449–452. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1984.tb04815.x>
- Clavero, M., & García-Berthou, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(3), 110–110. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003>
- Contreras-MacBeath, T., Gaspar-Dillanes, M. T., Huidobro-Campos, L., & Mejía-Mojica, H. (2014). Peces invasores en el centro de México. *Especies Acuáticas Invasoras En México*, 413–424.
- Contreras-MacBeath, T., Mojica, H. M., & Wilson, R. C. (1998). Negative impact on the aquatic ecosystems of the state of Morelos, Mexico from introduced aquarium and other commercial fish. *Aquarium Sciences and Conservation*, 2(2), 67–78.
- Cucherousset, J., & Olden, J. D. (2011). Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries*, 36(5), 215–230. <https://doi.org/10.1080/03632415.2011.574578>
- de Groot, R., Brander, L., Braat, L., Christie, M., Crossman, N., Ghermandi, A., Hein, L., Hussain, S., Kumar, P., McVittie, A., Portela, R., Rodriguez, L. C., & van Beukering, P. (2012). Global estimates of the value of ecosystems and their services in monetary units. *Ecosystem Services*, 12.
- De la Vega-Salazar, M. Y. (2006). Conservation status of Goodeidae family fishes (Cyprinodontiformes) from the Mexican Central Plateau. *Revista de Biología Tropical*, 54(1), 163–177.
- Deacon, A. E., Ramnarine, I. W., & Magurran, A. E. (2011). How reproductive ecology contributes to the spread of a globally invasive fish. *PLoS ONE*, 6(9), e24416. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024416>

- Dextrase, A. J., & Mandrak, N. E. (2006). Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biological Invasions*, 8(1), 13–24. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0232-2>
- Domínguez Domínguez, O., & Pérez Ponce de León, G. (2007). Los goodeidos, peces endémicos del Centro de México. *CONABIO*, 75, 12–15.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(02), 163. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Dueñas, M.-A., Ruffhead, H. J., Wakefield, N. H., Roberts, P. D., Hemming, D. J., & Diaz-Soltero, H. (2018). The role played by invasive species in interactions with endangered and threatened species in the United States: A systematic review. *Biodiversity and Conservation*, 27(12), 3171–3183. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1595-x>
- Espino, F., Otero-Ferrer, F. J., Bosch, N. E., Coca, J., Haroun, R., & Tuya, F. (2020). Widespread demographic explosion of a non-indigenous hydrozoan on an oceanic island. *Scientia Marina*, 84(2), 111–118. <https://doi.org/10.3989/scimar.04949.09A>
- Espinosa-Pérez, H. (2014). Biodiversidad de peces en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 450–459.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Flood, P. J., Duran, A., Barton, M., Mercado-Molina, A. E., & Trexler, J. C. (2020). Invasion impacts on functions and services of aquatic ecosystems. *Hydrobiologia*, 847(7), 1571–1586. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04211-3>
- Fricke, R., Eschmeyer, W., & Van der Laan, R. (2018). Catalog of fishes: genera, species, references. *California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA*.

- Galef, B. G., & Laland, K. N. (2005). Social learning in animals: empirical studies and theoretical models. *Bioscience*, 55(6), 489–499.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22(1), 151–163.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13004>
- Gamradt, S. C., & Kats, L. B. (1996). Effect of introduced crayfish and mosquitofish on California Newts. *Conservation Biology*, 10(4), 1155–1162. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10041155.x>
- García-Berthou, E., Almeida, D., Benejam, L., Magellan, K., Bae, F., Casals, F., & Casals, R. (2014). Ecological impact of inland fish introduced to the Iberian Peninsula. *Ecosistemas*, 24(1), 36–42. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-1.07>
- García-Vásquez, A., Razo-Mendivil, U., & Rubio-Godoy, M. (2015). Morphological and molecular description of eight new species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 (Platyhelminthes: Monogenea) from poeciliid fishes, collected in their natural distribution range in the Gulf of Mexico slope, Mexico. *Parasitology Research*, 114(9), 3337–3355.  
<https://doi.org/10.1007/s00436-015-4559-z>
- García-Vásquez, A., Razo-Mendivil, U., & Rubio-Godoy, M. (2017). Triple trouble? Invasive poeciliid fishes carry the introduced tilapia pathogen *Gyrodactylus cichlidarum* in the Mexican highlands. *Veterinary Parasitology*, 235, 37–40.
- Gaspar-Dillanes, M. (1987). Nuevo registro de *Heterandria (Pseudoxiphophorus) bimaculata* (Heckel, 1848) en la vertiente del Pacífico mexicano (Pisces: Poeciliidae).
- GBIF.org. (2021). *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Heckel, 1848). *Global Biodiversity Information Facility*. <https://www.gbif.org/es/species/4284403>
- Gesundheit, P., & Macías García, C. (2018). The role of introduced species in the decline of a highly endemic fish fauna in Central Mexico. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(6), 1384–1395. <https://doi.org/10.1002/aqc.2927>

- Geyer, R. L., Smith, G. R., & Rettig, J. E. (2016). Effects of roundup formulations, nutrient addition, and western mosquitofish (*Gambusia affinis*) on aquatic communities. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(12), 11729–11739.
- Gibert, J., & Deharveng, L. (2002). Subterranean ecosystems: a truncated functional biodiversity. *BioScience*, 52(6), 473. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0473:SEATFB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0473:SEATFB]2.0.CO;2)
- Gleick, P. H. (1996). Water resources. *Encyclopedia of Climate, Weather*, 817–823.
- Gómez-Márquez, J. L., Guzmán-Santiago, J. L., & Olvera-Soto, A. (1999). Reproducción y crecimiento de *Heterandria bimaculata* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) en la Laguna "El Rodeo", Morelos, México. *Revista de Biología Tropical*, 47(3), 581–592.
- Goodsell, J. A., & Kats, L. B. (1999). Effect of introduced mosquitofish on pacific treefrogs and the role of alternative prey. *Conservation Biology*, 13(4), 921–924. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.98237.x>
- Guzmán Guarneros, A. (2018). Comunidades de helmintos parásitos en un gradiente altitudinal en poblaciones de *Pseudoxiphophorus bimaculatus* en la cuenca del Río la Antigua, Veracruz, México. Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guzmán Santiago, J. L., & Olvera Soto, J. A. (1996). Contribución al estudio de la biología del pez ornamental “guppy” (*Heterandria bimaculata*) y su relación con algunos parámetros físicos, químicos y biológicos en la laguna El Rodeo, Edo. De Morelos. Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guzmán-Bárceñas, M. G., & Uribe, M. C. (2019). Superfetation in the viviparous fish *Heterandria formosa* (Poeciliidae). *Journal of Morphology*, 280(5), 756–770. <https://doi.org/10.1002/jmor.20982>
- Hallstan, S. (2020). Global warming opens the door for invasive macrophytes in Swedish lakes and streams.
- Hermoso, V., Clavero, M., Blanco-Garrido, F., & Prenda, J. (2011). Invasive species and habitat

- degradation in Iberian streams: an analysis of their role in freshwater fish diversity loss. *Ecological Applications*, 21(1), 175–188. <https://doi.org/10.1890/09-2011.1>
- Hijmans, R. J. (2020). Geographic Data Analysis and Modeling [R package raster version 3.4-5].
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., & Hijmans, M. R. J. (2017). Species distribution modeling, package ‘dismo.’ *Circles*, 9(1), 1–68.
- Hrbek, T., Seckinger, J., & Meyer, A. (2007). A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3), 986–998.
- Hurlbert, S. H., Zedler, J., & Fairbanks, D. (1972). Ecosystem alteration by mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation. *Science*, 175(4022), 639–641.
- iNaturalist CONABIO. (2022). Guatopote Manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*). <https://www.naturalista.mx/taxa/786371-Pseudoxiphophorus-bimaculatus>
- IPBES. (2016). The methodological assessment report on scenarios and models of biodiversity and ecosystem services. S. Ferrier, K. N. Ninan, P. Leadley, R. Alkemade, L. A. Acosta, H. R. Akçakaya, L. Brotons, W. W. L. Cheung, V. Christensen, K. A. Harhash, J. Kabubo-Mariara, C. Lundquist, M. Obersteiner, H. M. Pereira, G. Peterson, R. Pichs-Madruga, N. Ravindranath, C. Rondinini and B. A. Wintle (eds.). *Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*, 348. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3235428>
- Jourdan, J., Riesch, R., & Cunze, S. (2021). Off to new shores: climate niche expansion in invasive mosquitofish (*Gambusia spp.*). *Ecology and Evolution*, 11(24), 18369–18400. <https://doi.org/10.1002/ece3.8427>
- Kelley, J. L., Evans, J. P., Ramnarine, I. W., & Magurran, A. E. (2003). Back to school: can antipredator behaviour in guppies be enhanced through social learning? *Animal Behaviour*, 65(4), 655–662.
- Krumholz, L. A. (1948). Reproduction in the western mosquitofish, *Gambusia affinis* (Baird & Girard), and its use in mosquito control. *Ecological Monographs*, 18(1), 1–43.



- Lindholm, A. K., Breden, F., Alexander, H. J., CHAN, W.-K., Thakurta, S. G., & Brooks, R. (2005). Invasion success and genetic diversity of introduced populations of guppies *Poecilia reticulata* in Australia. *Molecular Ecology*, *14*(12), 3671–3682.
- López-López, E., Elías Sedeño-Díaz, J., Romero, F. L., & Trujillo-Jiménez, P. (2009). Spatial and seasonal distribution patterns of fish assemblages in the Río Champotón, southeastern Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *19*(2), 127–142.  
<https://doi.org/10.1007/s11160-008-9093-y>
- Lozano Vilano, M. de L., & Contreras Balderas, S. (1987). Lista zoogeográfica y ecológica de la ictiofauna continental de Chiapas, México. *The Southwestern Naturalists*, *32*(2), 223–236.
- Lundberg, J. G., Kottelat, M., Smith, G. R., Stiassny, M. L. J., & Gill, A. C. (2000). So many fishes, so little time: an overview of recent ichthyological discovery in continental waters. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *87*(1), 26. <https://doi.org/10.2307/2666207>
- Lyons, J., Piller, K. R., Artigas-Azas, J. M., Dominguez-Dominguez, O., Gesundheit, P., Köck, M., Medina-Nava, M., Mercado-Silva, N., García, A. R., & Findley, K. M. (2019). Distribution and current conservation status of the Mexican Goodeidae (Actinopterygii, Cyprinodontiformes). *ZooKeys*, *885*, 115–158. <https://doi.org/10.3897/zookeys.885.38152>
- Lyons, T. J. (2019). *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (e. T191736A2001438). *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org>
- Lyons, T. J., Tuckett, Q. M., Durland Donahou, A., & Hill, J. E. (2020). Risk screen of lionfishes, *Pterois*, *Dendrochirus*, and *Parapterois*, for southeastern United States coastal waters of the Gulf of Mexico and Atlantic Ocean. *Biological Invasions*, *22*(5), 1573–1583.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-020-02203-x>
- Macossay-Cortez, A., Sanchez, A. J., Florido, R., Huidobro, L., & Montalvo-Urgel, H. (2011). Historical and environmental distribution of Ichthyofauna in the tropical wetland of pantanos de centla, southern Gulf of Mexico. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, *41*(3).
- Magurran, A. E. (2005). Evolutionary ecology: the Trinidadian guppy. *Oxford University Press*.

[https://books.google.com.mx/books?id=8uXcIb\\_E6TMC](https://books.google.com.mx/books?id=8uXcIb_E6TMC)

- Magurran, A. E. (2009). Threats to freshwater fish. *Science*, 325(5945), 1215–1216.
- Mainka, S. A., & Howard, G. W. (2010). Climate change and invasive species: double jeopardy. *Integrative Zoology*, 5(2), 102–111. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2010.00193.x>
- March Mifsut, I., Martínez Jiménez, M., & others. (2007). Especies invasoras de alto impacto a la biodiversidad: Prioridades en México. *Instituto Mexicano de Tecnología del Agua*.
- Margaritora, F. G., Ferrara, O., & Vagaggini, D. (2001). Predatory impact of the mosquitofish (*Gambusia holbrooki* Girard) on zooplanktonic populations in a pond at Tenuta di Castelporziano (Rome, Central Italy). *Journal of Limnology*, 60(2), 189–193. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2001.1.189>
- Mar-Silva, V., Medina-Nava, M., Herrerías-Diego, Y., Ramírez-Herrejón, J. P., & Domínguez-Domínguez, O. (2021). Trophic biology of the twospot livebearer, *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, an invasive fish in Teuchitlán River, central Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92(0), 923533. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2021.92.3533>
- Marten, G. G., Caballero, X., Larios, A., & Bendaña, H. (2022). Proof of concept for eliminating *Aedes aegypti* production by means of integrated control including turtles, copepods, tilapia, larvicides, and community participation in Monte Verde, Honduras. *Acta Tropica*, 227, 106269. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2021.106269>
- Martin, T. G., Burgman, M. A., Fidler, F., Kuhnert, P. M., Low-Choy, S., McBride, M., & Mengersen, K. (2012). Eliciting expert knowledge in conservation science: elicitation of expert knowledge. *Conservation Biology*, 26(1), 29–38. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01806.x>
- Mata Salcedo, G. (2007). Estudio biológico de *Heterandria bimaculata* (Pisces: Poeciliidae) con fines forrajeros en estanques con aguas tratadas. Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mejía-Mojica, H., de Jesús Rodríguez-Romero, F., & Díaz-Pardo, E. (2012). Recurrencia histórica

- de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 669–681.
- Mendoza Alfaro, R. (2018). Guía visual para la identificación de especies y catálogo ilustrado para la identificación y uso de las especies de peces invasoras de la región hidrológica de Amacuzac.
- Miller, R. (1974). Mexican species of the genus *Heterandria*, subgenus *Pseudoxiphophorus* (Pisces:Poeciliidae). *Transactions Of The San Diego Society Of Natural History*, 17.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., Soto, S., Jacobotr, J., & others. (2009). Peces dulceacuícolas de México.
- Morales-Cazan, A., & Albert, J. S. (2012). Monophyly of Heterandriini (Teleostei: Poeciliidae) revisited: a critical review of the data. *Neotropical Ichthyology*, 10(1), 19–44.
- Moyle, P. B., & Light, T. (1996). Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, 78(1–2), 149–161. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00024-9](https://doi.org/10.1016/0006-3207(96)00024-9)
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Olinger, C. T., Peoples, B. K., & Frimpong, E. A. (2016). Reproductive life history of *Heterandria bimaculata* (Heckel, 1848) (Poeciliinae: Poeciliidae) in the Honduran interior highlands: Trait variation along an elevational gradient. *Neotropical Ichthyology*, 14.
- Olson, D. M., & Dinerstein, E. (2002). The global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89(2), 199. <https://doi.org/10.2307/3298564>
- Ortíz, L. M. M. (2008). Capítulo 15. Biodiversidad acuática de la isla de Cozumel. In *Peces Dulceacuícolas* (pp. 257–264). Universidad de Quintana Roo.
- Paulo-Maya, J., & Ramirez-Enciso, A. (1997). Spatio-temporal distribution of the ichthyofauna of the rio Cutzamala, Michoacan, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 45(2), 845–853.

- Pebesma, E. (2018). Simple features for R: standardized support for spatial vector data. *The R Journal*, 10(1), 439. <https://doi.org/10.32614/RJ-2018-009>
- Pejchar, L., & Mooney, H. A. (2009). Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(9), 497–504. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.03.016>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259.
- Potter, H., & Kramer, C. R. (2000). Ultrastructural observations on sperm storage in the ovary of the platyfish, *Xiphophorus maculatus* (Teleostei: Poeciliidae): the role of the duct epithelium. *Journal of Morphology*, 245(2), 110–129. [https://doi.org/10.1002/1097-4687\(200008\)245:2<110::AID-JMOR3>3.0.CO;2-#](https://doi.org/10.1002/1097-4687(200008)245:2<110::AID-JMOR3>3.0.CO;2-#)
- Preston, D. L., Hedman, H. D., Esfahani, E. R., Pena, E. M., Boland, C. E., Lunde, K. B., & Johnson, P. T. (2017). Responses of a wetland ecosystem to the controlled introduction of invasive fish. *Freshwater Biology*, 62(4), 767–778.
- Preston, D. L., Hedman, H. D., & Johnson, P. T. (2018). Nutrient availability and invasive fish jointly drive community dynamics in an experimental aquatic system. *Ecosphere*, 9(3), e02153.
- Pyke, G. H. (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.
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., ... Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, brv.12627. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- R Core Team. (2022). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*. <https://www.R-project.org/>

- Ramírez, C., Barba, R., Caspeta, J. M., Córdova, F., Espinosa, H., Larre, S., Mendoza-Franco, E. F., Mercado-Silva, N., Moreno, E., Naranjo-García, E., Rosales-Quintero, N., Salgado-Maldonado, G., Villalobos, J. L., Vital, X. G., & Álvarez, F. (2022). Biota acuática de la cuenca media del río Lacantún, Chiapas y la importancia del monitoreo de largo plazo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93(0), 934844. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.4844>
- Ramírez Carrillo, E., & Macías Garcia, C. (2015). Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions. *Biological Invasions*, 17(1), 245–256.
- Ramírez-García, A., Piller, K. R., Ramírez-Herejón, J. P., 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), 1–12.
- Ramírez-García, A., Ramírez-Herrejón, J., Medina-Nava, M., Hernández-Morales, R., & Domínguez-Domínguez, O. (2018). Reproductive biology of the invasive species *Pseudoxiphophorus bimaculatus* and *Poecilia sphenops* in the Teuchitlán River, México. *Journal of Applied Ichthyology*, 34(1), 81–90.
- Razo-Mendivil, U., Perez-Ponce de Leon, G., & Rubio-Godoy, M. (2013). Integrative taxonomy identifies a new species of *Phyllodistomum* (Digenea: Gorgoderidae) from the twospot livebearer, *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae), in Central Veracruz, Mexico. *Parasitology Research*, 112(12), 4137–4150.
- Reeve, A. J., Ojanguren, A. F., Deacon, A. E., Shimadzu, H., Ramnarine, I. W., & Magurran, A. E. (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(3), 511–520. <https://doi.org/10.1111/bij.12217>
- Reynolds, S. J. (2009). Impact of the introduced poeciliid *Gambusia holbrooki* on amphibians in

- southwestern Australia. *Copeia*, 2009(2), 296–302.
- Rivas González, J. M. (2013). Análisis ecológico de la ictiofauna del río Tilostoc, Estado de México basado en las asociaciones de peces. Doctorado en ciencias agropecuarias y recursos naturales. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Rosen, D. E. (1979). Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bulletin of the AMNH*; v. 162, article 5.
- Rosen, D. E., & Bailey, R. M. (1963). The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes): their structure, zoogeography, and systematics. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 126(1).
- Rowe, D., Smith, J., & Baker, C. (2007). Agonistic interactions between *Gambusia affinis* and *Galaxias maculatus*: implications for whitebait fisheries in New Zealand rivers. *Journal of Applied Ichthyology*, 23(6), 668–674.
- Rubio-Godoy, M., Paladini, G., Garcia-Vasquez, A., Shinn, A. P., & others. (2010). *Gyrodactylus jarocho* sp. Nov. And *Gyrodactylus xalapensis* sp. Nov. (Platyhelminthes: Monogenea) from Mexican poeciliids (Teleostei: Cyprinodontiformes), with comments on the known gyrodactylid fauna infecting poeciliid fish. *Zootaxa*, 2509(1), 1–29.
- Salgado-Maldonado, G., Aguilar-Aguilar, R., Cabañas-Carranza, G., Soto-Galera, E., & Mendoza-Palmero, C. (2005). Helminth parasites in freshwater fish from the Papaloapan river basin, Mexico. *Parasitology Research*, 96(2), 69–89.
- Salgado-Maldonado, G., Caspeta-Mandujano, J. M., Mendoza-Franco, E. F., Rubio-Godoy, M., García-Vásquez, A., Mercado-Silva, N., Guzmán-Valdivieso, I., & Matamoros, W. A. (2020). Competition from sea to mountain: interactions and aggregation in low-diversity monogenean and endohelminth communities in twospot livebearer *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Teleostei: Poeciliidae) populations in a neotropical river. *Ecology and Evolution*, 10(17), 9115–9131.
- Salgado-Maldonado, G., Caspeta-Mandujano, J. M., Mendoza-Franco, E. F., Rubio-Godoy, M.,

- García-Vázquez, A., Mercado-Silva, N., Guzmán-Valdivieso, I., & Matamoros, W. (2020). Data from monogenean and endohelminth communities in twospot livebearer *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Teleostei: Poeciliidae) populations in a neotropical river. *Data in Brief*, 32, 106180.
- Salgado-Maldonado, G., Caspeta-Mandujano, J. M., Moravec, F., Soto-Galera, E., Rodiles-Hernández, R., Cabañas-Carranza, G., & Montoya-Mendoza, J. (2011). Helminth parasites of freshwater fish in Chiapas, Mexico. *Parasitology Research*, 108(1), 31–59.
- Salgado-Maldonado, G., Caspeta-Mandujano, J. M., & Vázquez, G. (2012). A new allocreadiid (Trematoda) species from freshwater fish *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae) in southeastern Mexico. *Journal of Parasitology*, 98(2), 404–407.
- Salgado-Maldonado, G., Jimenez-Garcia, M. I., & Leon-Régagnon, V. (1992). Presence of *Octospiniferoides chandleri* Bullock, 1957 in *Heterandria bimaculata* from Catemaco, Veracruz and considerations about the acanthocephalans of fresh water fishes of México. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 87, 239–240.
- Salgado-Maldonado, G., Novelo-Turcotte, M. T., Caspeta-Mandujano, J. M., Vazquez-Hurtado, G., Quiroz-Martínez, B., Mercado-Silva, N., & Favila, M. (2016). Host specificity and the structure of helminth parasite communities of fishes in a Neotropical River in Mexico. *Parasite*, 23.
- Salgado-Maldonado, G., Novelo-Turcotte, M. T., Vazquez, G., Caspeta-Mandujano, J. M., Quiroz-Martinez, B., & Favila, M. (2014). The communities of helminth parasites of *Heterandria bimaculata* (Teleostei: Poeciliidae) from the upper Río La Antigua basin, east-central Mexico show a predictable structure. *Parasitology*, 141(7), 970–980.
- 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, 624245. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.624245>
- SchmitterSoto, J., & GamboaPerez, H. (1996). Composition and distribution of continental fishes in

- southern Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 44(1), 199–212.
- Sievers, C., Willing, E.-M., Hoffmann, M., Dreyer, C., Ramnarine, I., & Magurran, A. (2012). Reasons for the invasive success of a guppy (*Poecilia reticulata*) population in Trinidad. *PLoS ONE*, 7(5), e38404. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038404>
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., 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. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff, D., & Rejmanek, M. (Eds.). (2019). 100 of the World's Worst Invasive Alien Species: a selection from the Global Invasive Species Database. In *Encyclopedia of Biological Invasions* (pp. 715–716). University of California Press. <https://doi.org/10.1525/9780520948433-159>
- Sorte, C. J., Williams, S. L., & Zerebecki, R. A. (2010). Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology*, 91(8), 2198–2204.
- Tennekes, M. (2018). tmap: thematic maps in R. *Journal of Statistical Software*, 84(6). <https://doi.org/10.18637/jss.v084.i06>
- Tisseuil, C., Cornu, J.-F., Beauchard, O., Brosse, S., Darwall, W., Holland, R., Hugueny, B., Tedesco, P. A., & Oberdorff, T. (2013). Global diversity patterns and cross-taxa convergence in freshwater systems. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 365–376. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12018>
- Torres-Castro, I. L., Vega-Cendejas, M. E., Schmitter-Soto, J. J., Palacio-Aponte, G., & Rodiles-Hernández, R. (2009). Ictiofauna de sistemas cárstico-palustres con impacto antrópico: Los petenes de Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, 57(1–2), 141–157.
- Trujillo-Jiménez, P. (1998). Dinámica Trófica de la Ictiofauna del río Amacuzac, Morelos. Maestría en Ciencias (Biología). Universidad Nacional Autónoma de México.



- Trujillo-Jiménez, P. (2002). Informe final de Proyecto S150 Biodiversidad acuática del río Amacuzac, Morelos, México. Universidad Autónoma del Estado de Morelos Centro de Investigaciones Biológicas.
- Trujillo-Jiménez, P., López-López, E., Díaz-Pardo, E., & Camargo, J. A. (2010). Patterns in the distribution of fish assemblages in Río Amacuzac, Mexico: Influence of abiotic factors and biotic factors. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 20(4), 457–469.
- 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(2), 603–615.
- Turner, C. (1937). Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. *The Biological Bulletin*, 72(2), 145–164.
- Valero, A., Macías Garcia, C., & Magurran, A. E. (2008). Heterospecific harassment of native endangered fishes by invasive guppies in Mexico. *Biology Letters*, 4(2), 149–152. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0604>
- Velázquez Brindis, C. (2019). Ciclo Reproductivo e Influencia de los Factores Ambientales en *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Heckel, 1848). Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities, and ecosystems: ecological impacts of invasive alien plants. *Ecology Letters*, 14(7), 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Villanueva, R., Chen, Z., & Wickham, H. (2016). ggplot2: elegant graphics for data analysis using the grammar of graphics. Springer-Verlag, New York, NY.
- Welcomme, R. L. (1988). International introductions of inland aquatic species (Vol. 294). *Food & Agriculture Org.*