



Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza
Carrera de Biología

Sociabilidad en hembras de guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*) con los poecílicos: guatopote jarocho (*Poecilopsis gracilis*), guppy (*Poecilia reticulata*) y el nativo tiro rayado (*Skiffia bilineata*) en cardúmenes de diferente tamaño y composición.

T E S I S

Que para obtener el título de

B I Ó L O G A

Presenta

MARÍA ISABEL SALAZAR RUEDA

Jurado de examen:

Directora: Dra. Morelia Camacho Cervantes

Asesor: Dr. José Luis Gómez Márquez

Asesora: Dra. Verónica Mitsui Saito Quezada

Sinodal: Biól. José Luis Guzmán Santiago

Sinodal: M. en C. Juan Carlos Peña Becerril

Cd. Mx. Septiembre, 2023





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.

Agradecimientos institucionales

A la máxima casa de estudios la Universidad Nacional Autónoma de México

A la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología

Al Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras

Al proyecto PAPIIT IA201722

Agradecimientos y dedicatorias personales

A **Martha Rueda** y **Mario Salazar**, mis papás, por hacer cada momento más divertido, por enseñarme que nada es imposible siendo un gran ejemplo de perseverancia y una pieza indispensable para que haya podido llegar hasta aquí.

A **Mario Salazar** y **Ricardo Sagrero**, mis hermanos y mis sobrinos **Ian** y **Neithan**, he aprendido tanto de ustedes y han hecho que este camino esté lleno de risas y mucho amor.

A **Nelson Rodríguez**, por tu compañía, amor y todo lo que he aprendido contigo en todo este proceso.

A mi **familia** por ser las personas increíbles que son y siempre estar para hacer todo más divertido, lleno de amor y comida deliciosa.

A mis amigos **Helena Gallegos**, **Miguel Casariego**, **Ingrid Archundia**, **Junen Jiménez**, **Óscar Ángeles** y **Víctor Carrasco** quienes hicieron que la carrera fuera más divertida y son el mejor equipo de trabajo que alguien pudiera tener.

A la **Dra. Morelia Camacho** por permitirme ser parte del LEEI, por toda su paciencia, apoyo y por hacer que este camino estuviera lleno de risas, aprendizajes y trabajo. Por ser un ejemplo de que los sueños sí se pueden hacer realidad.

A mis **compañeros** del Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras (LEEI) de quienes aprendí mucho y me recibieron con los brazos abiertos.

Al **Biól. Sebastián Gómez** por todo su apoyo, las experiencias y los proyectos en conjunto que vienen.

A el **Dr. José Luis Gómez**, por su paciencia, por ser un gran profesor y por todas sus enseñanzas en mi formación académica.

A la **Dra. Mutsui Saito**, por ser siempre tan amable, por todos sus comentarios y apoyo para llegar hasta aquí.

Al **Biól. José Luis Guzmán**, por ser un gran profesor en mi formación académica, por sus comentarios y enseñanzas.

Al **M en C. Juan Becerril**, por ser parte de mi formación académica y hacerme ver lo increíble que es la ecología, por toda su paciencia y aprendizajes.

A la pandilla del mal, **Cosi**, **Mostazo**, **Fastidio** y **Bolillo**, mis gatos, son lo mejor que tengo en la vida.

On the first part of the journey

I was looking at all the life

There were plants and birds and rocks and things

There was sand and hills and rings...

Índice

Resumen	7
Introducción	8
Cuerpos de agua dulce en riesgo.....	8
Poecílidos invasores	9
Biodiversidad de peces en la mesa central de México	10
Goodeidos	13
Marco Teórico	15
Comportamiento y sociabilidad en peces.....	15
El proceso de invasión	16
Planteamiento del problema	19
Justificación	19
Pregunta de investigación	20
Hipótesis	20
Objetivos	20
Objetivo general.....	20
Objetivos particulares.....	20
Material y método	21
Especies de estudio	21
Guatopote manchado.....	21
Guatopote jarocho	22
Guppy.....	24
Tiro rayado.....	25
Diseño de estudio.....	26

Variables	28
Tratamientos	28
Tiempo de asociación por azar	32
Análisis estadísticos.....	32
<i>Resultados.....</i>	<i>34</i>
<i>Discusión</i>	<i>39</i>
<i>Conclusiones.....</i>	<i>43</i>
<i>Referencias.....</i>	<i>44</i>

Resumen

Las especies invasoras son una de las principales amenazas a la biodiversidad. El comportamiento es de los primeros rasgos que se adecuan a los entornos cambiantes. Los animales forman grupos para ganar las ventajas de ser parte una población más grande, ventajas como encontrar alimento más rápido o poder dedicar más tiempo a comer. Las poblaciones fundadoras de una invasión suelen ser pequeñas, por lo que los individuos conespecíficos para asociarse pueden ser escasos. La sociabilidad con individuos heteroespecíficos puede favorecer en las etapas iniciales de la invasión a las especies invasoras cuando hay pocos conespecíficos presentes. El guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*) es nativo de Centroamérica y del Sur de México, pero no es nativo en la mesa central del país, donde representa una amenaza para las especies nativas. Las especies invasoras suelen interactuar negativamente con las especies nativas, estas interacciones en ocasiones pueden parecer inicialmente benéficas, pero a largo plazo sólo lo son para los invasores. En el presente trabajo estudié la sociabilidad en hembras de guatopote manchado en grupos de diferente tamaño y composición. El guatopote manchado se asoció de forma similar con los diferentes cardúmenes presentados, sugiriendo que la composición y tamaño de estos no es relevante al momento de asociarse, sin embargo, la talla de los individuos focales sí lo es, los guatopotes manchados de mayor talla pasan más tiempo asociados que los de menor talla. De esta manera, la sociabilidad de esta especie podría ser un rasgo que mejore su éxito de invasión en las etapas iniciales, cuando los congéneres son escasos.

Introducción

Cuerpos de agua dulce en riesgo

Los cuerpos de agua dulce ocupan un poco menos del 1% de la superficie del planeta, poseen una gran diversidad y son el hábitat de más de una cuarta parte de los vertebrados descritos, sin embargo, han sido impactados fuertemente por la contaminación, explotación e introducción de especies (Creel *et al.*, 2017). La introducción de especies puede entenderse como el movimiento de una especie (o cualquiera de sus partes) a un área nueva fuera de su distribución original, aunque esta se mantenga dentro de los límites nacionales de su rango original (Mendoza y Koleff, 2014; Simberloff, 2013). Asimismo, los términos: no indígena, no nativo, alien y exótico han sido utilizados para referirse a las especies que están fuera de su rango de distribución original debido a actividades humanas (Lodge *et al.*, 2006). Estas actividades pueden ser deliberadas o inadvertidas como: la pesca deportiva, el uso ornamental de especies, la introducción de especies como agentes de biocontrol, la liberación de acuarios (Lodge *et al.*, 2006; Lockwood *et al.*, 2013), el transporte comercial, como puede ser a través del agua lastre de las embarcaciones (Ruíz *et al.*, 2000) así como el uso de vías fluviales que conectan diferentes cuerpos de agua para posteriormente llegar a ríos o canales (Vitule *et al.*, 2009).

Las islas y aguas continentales tienen una mayor tasa de declinación de la biodiversidad en comparación con los ambientes terrestres y marinos. También, son los sistemas más afectados por la presencia de especies exóticas. La vulnerabilidad de estos cuerpos de agua está relacionada con el aislamiento geográfico y las altas tasas de endemismos (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014).

La introducción de especies exóticas se ha asociado a la extinción de más de la mitad de la fauna acuática a nivel mundial, incluidos los peces nativos de Norteamérica (Mendoza y Koleff, 2014). En el centro de México han sido introducidos peces exóticos como cíclidos (mojarra del norte, la tilapia del Nilo, tilapia de pecho rojo, entre otros) y poecílicos (entre los más comunes el

pez mosquito, guppy y cola de espada) con fines como el consumo humano, la pesca deportiva y como animales de ornamento (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014).

Poecílidos invasores

La familia Poeciliidae está ampliamente distribuida, es dominante en cuerpos de agua dulce y salobres en Centroamérica e India Occidental. En el continente americano, pueden encontrarse desde el Este de Estados Unidos hasta el Noreste de Argentina. El origen de esta familia se encuentra en las regiones más cálidas del Norte y Centro de América, así como de las partes septentrionales, centro orientales y mediterráneas de Sudamérica (Evans *et al.*, 2011). La composición de esta familia es de 27 géneros y 275 especies (Fricke *et al.*, 2023).

Las especies de la familia Poeciliidae presentan dimorfismo sexual, los machos poseen un gonopodio y tienen colores brillantes, aunque las hembras suelen ser de mayor tamaño, los poecílidos son peces pequeños de 30 a 70 mm de Longitud Patrón (LP) (Miller *et al.*, 2009). La reproducción de esta familia se lleva a cabo mediante la fecundación interna a través del gonopodio, que es un órgano derivado de la transformación de algunos radios de la aleta anal. Asimismo, las hembras son capaces de conservar el esperma de los machos y asegurar la viabilidad de este durante un largo tiempo, esto a través de una estructura conocida como espermateca. Las especies de esta familia pueden ser lecitotróficas (en el estado embrionario obtienen su alimento de las reservas del vitelo) así como matrotólicas (aparte del vitelo, existe una relación entre la madre y los embriones asociada a la nutrición, intercambio gaseoso y de desechos). En ambas condiciones, estas hembras pueden o no ser superfetantes, lo que les permite gestar embriones en diferentes estadios de desarrollo. Además, se ha registrado que algunos poecílidos exóticos se han hibridado con otros congéneros nativos. (Snelson, 1989; Reznick *et al.*, 2007; Pollux *et al.*, 2009; Olivera-Tlahuel, 2017).

Los géneros *Gambusia*, *Xiphophorus* y *Poecilia* se caracterizan por contener a las especies de agua dulce más invasoras, debido a su alta tolerancia a cambios ambientales, reproducción precoz y su introducción como biocontrol o peces de ornato (Mendoza-Alfaro, 2018). Con base a lo reportado sobre algunas especies de poecílicos presentes en la mesa central de México (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014; González *et al.*, 2014), se realizó la siguiente tabla (Tabla 1).

Tabla 1. Poecílicos invasores presentes en la mesa central de México

Especie	Origen	Causa	Presente en el Sistema de Información Sobre Especies Invasoras (2012)
<i>Poeciliopsis gracilis</i>	Golfo de México	Accidental	Sí
<i>Heterandria bimaculata</i> (<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i>)	Golfo de México	Accidental	Sí
<i>Poecilia reticulata</i>	Antillas	Ornato	Sí
<i>Xiphophorus variatus</i>	Golfo de México	Ornato	Sí
<i>Xiphophorus hellerii</i>	Golfo de México	Ornato	Sí

La presencia de especies invasoras como lo son los poecílicos anteriormente mencionados representan un gran problema en las zonas de alto nivel de endemismo como lo es la mesa central de México, la cual posee una gran biodiversidad, misma que se encuentra gravemente amenazada por la pérdida de hábitat así como por los efectos de la coexistencia entre especies invasoras y nativas.

Biodiversidad de peces en la mesa central de México

El Altiplano mexicano es una zona de transición entre las provincias biogeográficas americanas Neártica y Neotropical. Esta zona representa una tercera parte del territorio nacional y es

considerada una de las regiones más importantes del mundo para la conservación de peces de agua dulce (Domínguez-Domínguez y Pérez Ponce de León, 2007; Contreras-Macbeath *et al.*, 2014). En la parte sur del Altiplano se encuentra el Eje Volcánico Transversal, el cual dio origen a un gran número de cuencas y cuerpos de agua exorreicos y endorreicos que forman un sistema hidrológico complejo el cual posee una diversidad única de peces (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007, 2009).

La ictiofauna mexicana representa el 9.8% de las especies conocidas a nivel mundial y se compone de aproximadamente 2 763 especies marinas y dulceacuícolas (Espinosa-Pérez, 2014). En México, con un área de distribución menor a 1 000 km², se distribuyen 208 especies dulceacuícolas. La mitad de estas especies son endémicas y la otra mitad se encuentran en peligro de extinción (Torres-Orozco y Pérez-Hernández, 2011). La Figura 1 muestra la diversidad de familias de peces mexicana de acuerdo con lo que reportan Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León (2007) y Miller *et al.* (2009).

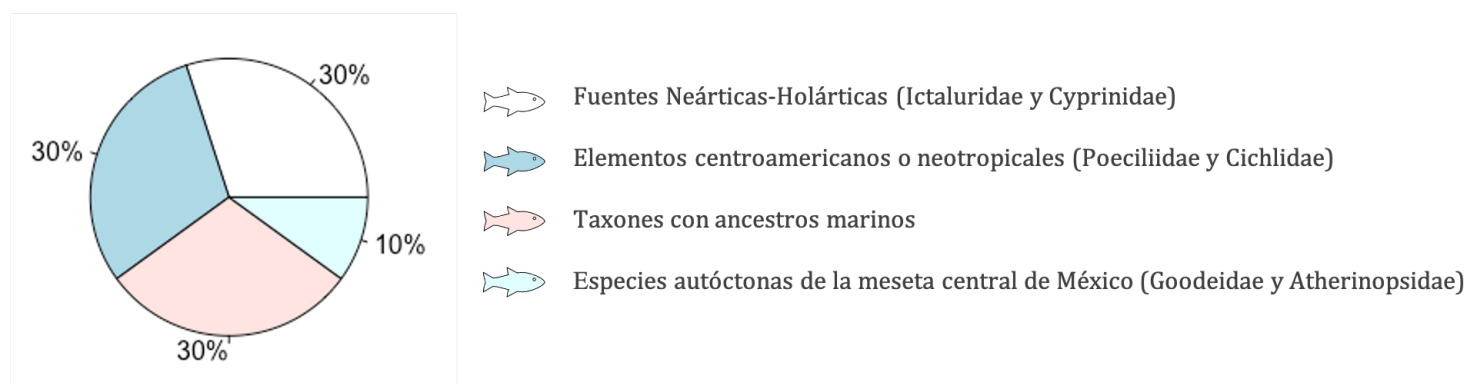


Figura 1. Composición de la diversidad de peces en México y entre paréntesis las familias presentes en la mesa central

La ictiofauna en la mesa central de México que tiene fuentes Neárticas-Holárticas son la familia Ictaluridae o de los bagres de agua dulce que se compone de 7 géneros y 51 especies. El género *Prietella* es endémico de México y es uno de los tres géneros de bagres ciegos (Miller *et al.*, 2009; Fricke, *et al.*, 2023). Y la familia Cypinidae que se compone de 156 géneros y 1782 especies, en México se han registrado alrededor de 90 especies, de las cuales la mitad son endémicas (Miller *et al.*, 2009; Fricke, *et al.*, 2023). Mientras que aquellas familias que poseen elementos centroamericanos o neotropicales son las familia Poeciliidae o de los guayacones, espadas, topotes, molis y gupis compuesta por 27 géneros y 275 especies . En México se han reportado 14 géneros y 105 especies, asimismo los géneros con mayor número de especies dentro del país son *Xiphophorus* con 25 especies, *Gambusia* con 24 especies y *Poeciliopsis* con 22 especies (Miller *et al.*, 2009; Hernández-López *et al.*, 2022; Fricke *et al.*, 2023). Asimismo, la familia Cichlidae o de las mojaras de “agua dulce” se encuentra compuesta por 253 géneros y 1740 especies. Se han clasificado de forma secundaria como dulceacuícolas, ya que, hay algunas especies que pueden tolerar ciertos niveles de salinidad o encontrarse en ambientes totalmente marinos. En México así como en otras partes del mundo algunas especies de gran talla como las pertenecientes a los géneros *Tilapia* y *Oreochromis* tienen gran importancia comercial y alimenticia (Miller *et al.*, 2009; Beltrán-Álvarez *et al.*, 2010; Fricke *et al.*, 2023).

Finalmente las familias que son autóctonas de la mesa central del país, la familia Atherinopsidae o de los charales y pejerreyes que se compone de 13 géneros y 109 especies, esta familia es de importancia pesquera, misma que se ha visto afectada por la sobreexplotación y las interacciones con especies exóticas (Miller *et al.*, 2009; Fricke *et al.*, 2023). La familia Goodeidae o de los mexcalpiques, tiros o pintos, compuesta de 18 géneros y 47 especies cuya distribución se limita al altiplano mexicano, principalmente en el río Lerma el cual se ha visto gravemente afectado por la contaminación y sobreexplotación, en este sistema se albergan 16 especies de goodeidos y

tiene una tasa de 66% de endemismos a nivel global (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007; Miller *et al.*, 2009; Fricke *et al.*, 2023).

Goodeidos

La familia Goodeidae puede encontrarse en diversos hábitats como: humedales, manantiales fríos y calientes, grandes ríos, lagos, canales e incluso hábitats artificiales, normalmente entre los 1000 y 2300 msnm. Estos peces suelen preferir aguas someras y de corriente lenta a excepción de algunas especies fusiformes que se encuentran en grandes ríos (Miller *et al.*, 2009). Las especies de esta familia se encuentran en diferentes categorías de peligro desde “Preocupación menor” “En peligro” hasta “En peligro crítico” y “Extinto” (IUCN, 2023). Asimismo, esta familia se divide en dos subfamilias: Empetrichthynae y Goodeinae, la subfamilia Empetrichthynae se compone de 2 géneros y 4 especies que pueden encontrarse en la región del Valle de la muerte y de Nevada en Estados Unidos (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007). La subfamilia Goodeinae está representada por 17 géneros y 43 especies, que se encuentran en los estados de Durango, Zacatecas, Nayarit, San Luis Potosí, Jalisco, Colima, Guanajuato, Aguascalientes, Querétaro, Hidalgo, Tlaxcala, Estado de México, Morelos, Michoacán, Puebla, Guerrero y Ciudad de México. En la parte Norte en las cuencas de los ríos Agua Navala y San Pedro-Mezquital, al sur en el Río Balsas y en las partes altas de la vertiente Atlántica de las cuencas de los ríos Salado y Pánuco (Fig. 2) (Gómez-Márquez *et al.*, 2013; Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008; Miranda *et al.*, 2008).

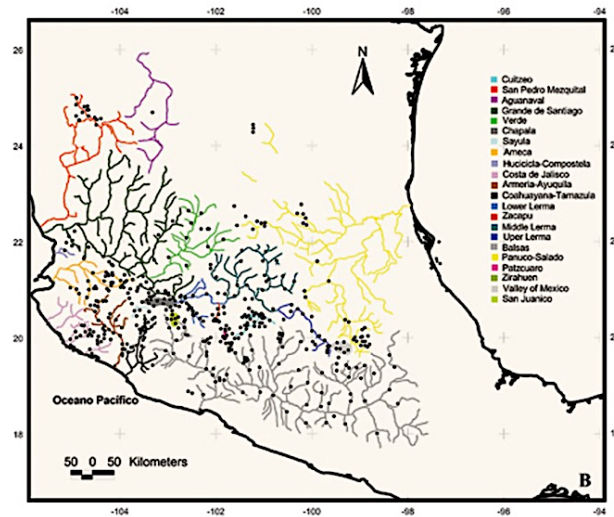


Figura 2. Distribución de goodeidos. Los puntos negros son al menos la colecta de uno de estos desde 1930. Tomado de Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007.

Una de las características más relevantes de los goodeidos son todos los procesos lo que involucran su reproducción, los machos hacen movimientos y danzas de cortejo previos a la fecundación, la cual se lleva a cabo de forma interna a través de una estructura llamada andropodio o espermatopodio (modificación de la aleta anal con forma de lóbulo copulatorio), que junto con el estrecho contacto, garantizan una fertilización exitosa. Asimismo, la matrotrofia a través de la trofotenia (extensión del intestino) son características de los goodeidos que les confiere ventajas de supervivencia, pero no así con el número de descendientes (Kingston, 1978; Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007).

Marco Teórico

Comportamiento y sociabilidad en peces

El comportamiento animal permite la comunicación entre individuos, mediante cambios reconocibles que generan patrones de conducta como respuesta. Estas respuestas pueden ser movimientos del cuerpo o partes del mismo, expresiones faciales, posturas, sonidos, cambios de colocación, entre otros (Mathur, 2010). La sociabilidad forma parte del comportamiento animal y se entiende como la atracción entre individuos para asociarse (Cote *et al.*, 2012). La formación de agrupaciones es muy frecuente en los peces, alrededor de 10 000 especies (al menos en algún punto de su vida) forman cardúmenes. Estas coligaciones han existido desde hace al menos 55 millones de años de acuerdo con la evidencia fósil (Mizumoto *et al.*, 2019).

La formación de cardúmenes tiene beneficios como reducir la depredación, incrementar la eficiencia del forrajeo, encontrar pareja y reducir costos energéticos de movimiento. Estos beneficios son clave para la adecuación de las especies (Ward *et al.*, 2002; Camacho-Cervantes *et al.*, 2015). Sin embargo, la selección natural influye en el tamaño y forma de los cardúmenes, ya que, las asociaciones implican costos como alta competencia, mayor susceptibilidad a enfermedades y atracción de depredadores (Sumpter, 2010; Cote *et al.*, 2012).

Las asociaciones se pueden llevar a cabo entre individuos que son de la misma especie (conespecíficos) o entre individuos de otras especies (heteroespecíficos). Un individuo decide si permanecerá sólo o se unirá a un grupo en función de la transferencia de información, de forma que el individuo que transmite la información debe mandar una señal que destaque para el individuo receptor (esto puede ser combinando diferentes tipos de señales: visuales, químicas, acústicas, entre otras) y con ello se genera una respuesta de atracción o repulsión (Helfman *et al.*, 2009).

El proceso de invasión

Las especies tienen la capacidad de invadir o colonizar nuevos hábitats a lo largo de su historia; sin embargo, las introducciones por acciones humanas no preceden la escala geológica. Estas introducciones rebasan grandes barreras geográficas, pero no siempre pueden asegurar el establecimiento de las especies. Por otra parte, cuando aquellas especies introducidas logran establecerse la tasa natural de invasión es sobrepasada (Mendoza y Koleff, 2014). Las especies introducidas pueden convertirse en especies invasoras, que son aquellas que alcanzan un tamaño poblacional con la capacidad de desplazar o eliminar a otras especies dentro de un hábitat o ecosistema, alterando así su estructura, composición y funcionalidad (Mendoza y Koleff, 2014).

Las especies invasoras, después de la pérdida de hábitat, son el segundo factor de presión más importante en la reducción de poblaciones y extinción de especies nativas a nivel mundial (Fausch et al., 2001; Mendoza y Koleff, 2014). Asimismo, las invasiones generan pérdidas económicas. Por ejemplo, en los ecosistemas de agua dulce las invasiones de peces tienen un costo anual de aproximadamente \$1 billón de dólares a nivel mundial (Haubrock *et al.*, 2022).

El proceso de invasión es dinámico ya que el éxito o fracaso de una especie introducida se encuentra en función de variables que dependen de cada ecosistema. Existen algunas características que pueden poseer las especies introducidas así como los sitios a los que llegan, por ejemplo, para las introducciones de peces en California son: 1) tener un historial de establecimientos exitosos fuera de su hábitat de origen; 2) los individuos poseen características que les ayuden a enfrentar las diferentes etapas de la invasión; 3) las especies llegan a un ambiente similar al hábitat de origen; 4) el sitio nuevo posee una alta riqueza de especies incluidas otras especies invasoras y 5) tienen una introducción continua de más de 100 individuos (Moyle y Marchetti, 2006).

El proceso de invasión puede explicarse en tres fases: la primera de ellas, la introducción, donde las especies son trasladadas de su población de origen a un lugar nuevo, si sobreviven podría

entrar a la segunda fase, el establecimiento, en la que podría propagarse y con ello entrar a la última fase, la integración, que puede ser a ecosistemas previamente alterados o en cualquier hábitat (Figura 3).

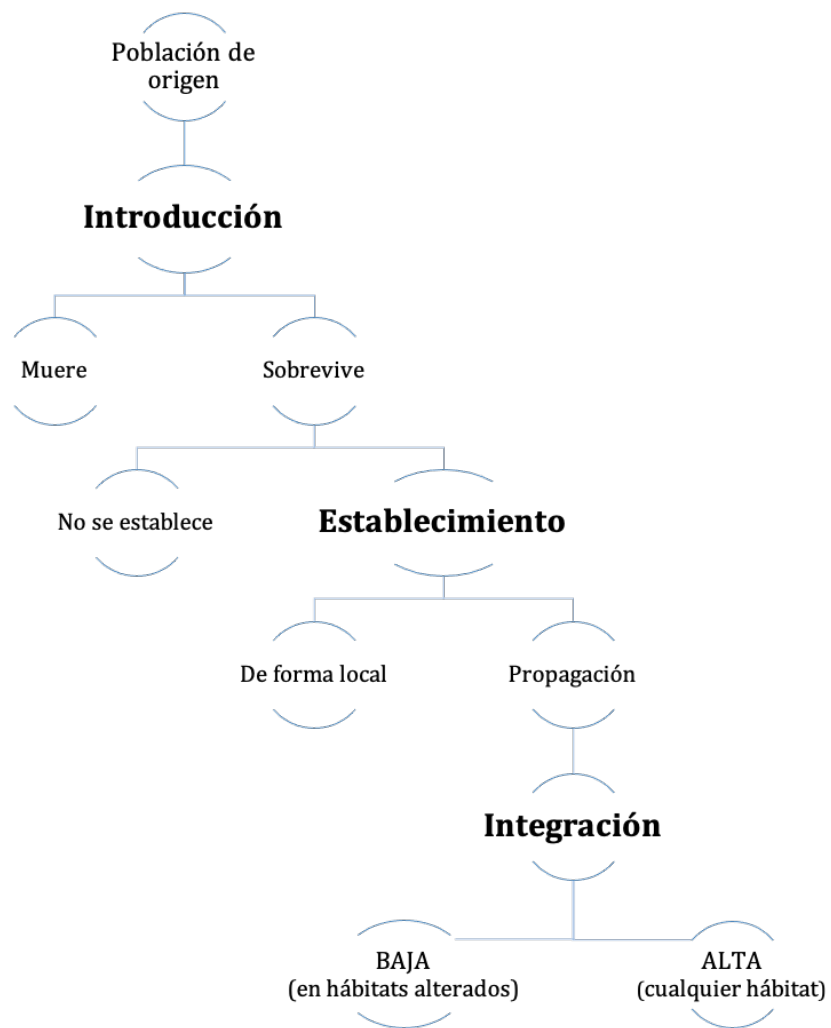


Figura 3. Pasos del proceso de invasión: Introducción, Establecimiento e Integración. Traducido y modificado de Moyle y Marchetti, 2006.

Por otra parte, algunas especies invasoras como el guppy, el carpín sin madre (*Leucaspius delineatus*) y la trucha de manantial (*Salvelinus fontinalis*) han utilizado la sociabilidad con individuos heteroespecíficos probablemente para obtener los beneficios de pertenecer a un cardumen (Camacho-Cervantes *et al.*, 2023) así como transferir la información aprendida a otros conoespecíficos (Laland y Reader, 1999). Además los guppies pueden responder a señales emitidas sin importar si provienen de conoespecíficos o no (Camacho-Cervantes *et al.*, 2014, 2015) como por ejemplo para salir de un refugio, los guppies pueden asociarse con heteroespecíficos y así explorar un ambiente nuevo con mayor facilidad (Santiago-Arellano *et al.*, 2021).

Estos aprendizajes pueden contribuir a que las invasiones sean exitosas y en conjunto con la plasticidad que presentan las especies invasoras logran colocar a las especies nativas en un punto vulnerable donde la competencia por recursos junto con otras problemáticas ambientales impacta gravemente en las poblaciones como en el caso del picote tequila (*Zoogoneticus tequila*) que se encuentra extinto en la naturaleza, pero se conservan algunos ejemplares en cautiverio (Arbuatti *et al.*, 2011).

Planteamiento del problema

Algunas especies invasoras de la familia Poeciliidae se encuentran presentes en México y han afectado las actividades de especies nativas. La convivencia de peces invasores con endémicos representa un riesgo a la supervivencia de las poblaciones nativas debido a la competencia (Palomera, 2018). La sociabilidad es una herramienta que las especies utilizan a su favor y en algunos casos como el del guppy (*Poecilia reticulata*), es clave para incrementar el tamaño de los cardúmenes. Asimismo, esta herramienta se puede potencializar gracias a las tácticas de reproducción y con ello, obtener los mismos beneficios que las especies nativas (Camacho-Cervantes *et al.*, 2014).

Justificación

Las interacciones entre especies nativas e invasoras junto con otros factores de cambio global, como son el cambio climático y la fragmentación de hábitat, están poniendo en riesgo la diversidad ictiológica de la mesa central de México. De entre las especies reconocidas como invasoras, el guppy es la más estudiada; sin embargo, no es la única con el potencial de amenazar a las especies nativas. La sociabilidad ha sido estudiada en guppies hembras ya que estas son más sociables que los machos (Magurran, 2005), no obstante, comprender y estudiar si las hembras de guatopote manchado, quien es considerada una especie invasora en el centro del país, tiene los mismos mecanismos y estrategias que favorecen su proceso de invasión, como la tendencia a asociarse a cierto tipo de cardúmenes, es relevante para el diseño apropiado de estrategias de manejo, erradicación o control de especies invasoras con el objeto de la conservación de especies nativas.

Pregunta de investigación

¿Las hembras de guatopote manchado son igual de sociables con sus conespecíficos que con heteroespecíficos?

Hipótesis

Las hembras de guatopote manchado preferirán asociarse a cardúmenes grandes conespecíficos antes que a aquellos que son mixtos y mucho antes que aquellos que son pequeños.

Objetivos

Objetivo general

Analizar la tendencia de hembras de guatopote manchado a asociarse con cardúmenes de diferente tamaño y composición

Objetivos particulares

- Evaluar la tendencia del guatopote manchado a asociarse con cardúmenes grandes o pequeños
- Conocer si existe una tendencia al asociarse a cardúmenes grandes cuando estos se componen de conespecíficos o es de composición mixta

Material y método

Especies de estudio

Guatopote manchado

El guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus* = *Heterandria bimaculatus*, Heckel, 1848) es originario de México, Nicaragua, Guatemala, Belice y Honduras (Lyons, 2019). En México se distribuye en los ríos Misantla, Blanco, Papaloapan, Coatzacoalcos y Sarabia (Gaspar-Dillanes, 1987), sin embargo, es considerado una especie invasora en la mesa central de México (Paulo-Maya y Ramírez-Encizo, 1997; Mejía-Mojica *et al.*, 2012; Gómez-Maldonado *et al.*, 2023).

La dieta del guatopote manchado se basa casi en su totalidad de insectos terrestres, acuáticos, peces y una pequeña parte de restos vegetales y semillas, sin embargo, puede modificar con facilidad su alimentación conforme a las condiciones del medio como la calidad del agua, cambios en la red trófica y disponibilidad de alimentos. Esta especie suele preferir aguas lénticas, someras y transparentes, aunque también puede tolerar medios contaminados (Gómez-Maldonado *et al.*, 2023). Se tiene registro de que este poecílido puede llegar a medir hasta 80 mm LP siendo las hembras de mayor tamaño que los machos (Fig. 4) (Miller *et al.*, 2009). En cuerpos de agua productivos se ha registrado que las hembras tienen un crecimiento alométrico positivo y los machos un crecimiento alométrico negativo (Brindis, 2019). Asimismo, la fertilidad de las hembras se ha asociado con el peso (Brindis, 2019), mientras que la talla está relacionada con el número de crías (Gómez-Márquez *et al.*, 1999). Este poecílido es portador de parásitos *Centrocestus spp* y del céstodo *Bothiocephalus acheilognathi* que utilizan a los peces nativos como hospederos (Mendoza-Alfaro, 2018; Carbajal-Becerra *et al.*, 2020).

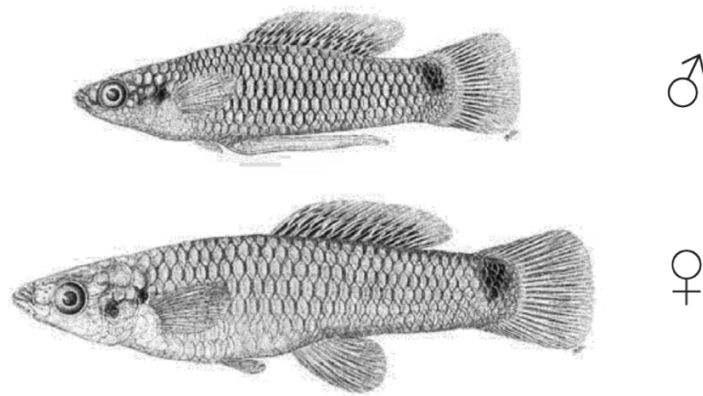


Figura 4. Guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*). Modificado de Miller *et al.*, 2005.

La vía de introducción principal de este poecílido es como forraje de especies piscívoras. De igual modo, aunque esta especie no es superfetante, la iteroparidad, la reproducción precoz y el largo periodo de reproducción pueden ser herramientas claves para su establecimiento en áreas nuevas. La presencia de este invasor puede repercutir en la funcionalidad de los ecosistemas, siendo más susceptibles aquellos con alto grado de endemismos, como lo es la mesa central de México (Gómez-Márquez *et al.*, 1999; Ramírez-García *et al.*, 2017; Brindis, 2019; Carbajal-Becerra *et al.*, 2020; Gómez, 2022). En las lagunas de Zempoala, el guatopote manchado junto con los cambios en la temperatura han desplazado el periodo de reproducción, el forrajeo, la abundancia y el desarrollo del nativo mexcalpique de Zempoala (*Girardinichthys multiradiatus*) (Ramírez-Carrillo y Macías-García, 2015; Palomera, 2018), asimismo, el picote tequila (*Zoogoneticus tequila*) se ha extinto en la naturaleza, debido a las problemáticas ambientales así como por la convivencia con este poecílido invasor (Suárez-Rodríguez *et al.*, 2023)

Guatopote jarocho

El guatopote jarocho (*Poeciliopsis gracilis*) (Fig 5.) es originario de Centroamérica y del Sur de México. Dentro del país se distribuye en las vertientes del Pacífico (en el río Verde en Oaxaca hasta

el río Choluteca en Nicaragua y Honduras) y del Atlántico (en el río Coatzacoalcos hasta Honduras), sin embargo, esta especie es considerada invasora en la mesa central de México. (Contreras-MacBeath y Ramírez, 1996; Mendoza-Alfaro, 2018).

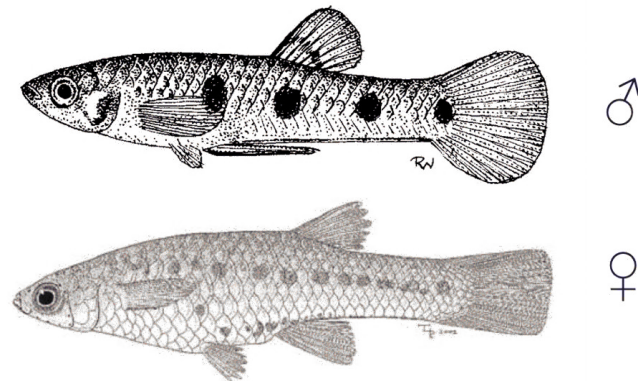


Figura 5. Guatopote jarocho (*Poeciliopsis gracilis*). Modificado de Miller *et al.*, 2005.

La dieta de este poecílido consiste principalmente en diatomeas y materiales vegetales del sedimento. Tiene preferencia por aguas someras y de corriente lenta. Se ha registrado que pueden medir hasta 73 mm LP (Miller *et al.*, 2009; Mendoza-Alfaro, 2018). En cuerpos de agua productivos, se ha visto que hembras y machos de esta especie tiene un crecimiento alométrico positivo que tiene a la isometría (Muñoz, 2020). Las hembras son superfetantes y se ha visto que cuando tienen libertad de elegir a los machos para reproducirse, tiene un mayor número de embriones que aquellas que no pueden elegir (García, 2015).

En México esta especie tiene una gran demanda como forraje de especies piscícolas debido a su bajo costo económico, sin embargo, son pocos los estudios sobre el impacto que tiene con especies nativas, así como en nuevos hábitats (Gómez-Márquez *et al.*, 2008). En el río Balsas, el guatopote jarocho coexiste con los poecílidos: *Poecilia reticulata*, *Poecilia sphenops*, *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, *Xiphophorus helleri* y el endémico *Poeciliopsis balsas* (Contreras-MacBeath y Ramírez, 1996).

Cuando esta especie se encuentra en un ambiente nuevo, las hembras son más audaces para salir de un refugio que los machos. Las hembras de mayor tamaño son más eficientes para encontrar alimento que hembras de menor tamaño y que los machos. Esto podría sugerir que las hembras son las que podrían liderar los procesos de invasión (Aceves-Fonseca *et al.* 2022).

Guppy

El guppy (*Poecilia reticulata*) (Fig. 6) es originario de Sudamérica y de las islas del Caribe (Brasil, Barbados, Trinidad y Tobago, Venezuela y las Guayanas). En México y de forma global es catalogado como una especie con alto grado de invasión (CONABIO, 2014).

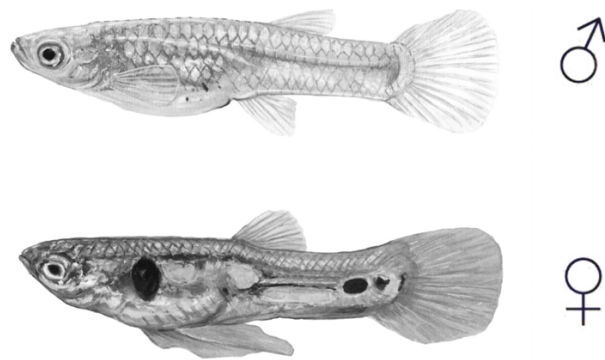


Figura 6. Guppy (*Poecilia reticulata*). Ilustraciones de Emerson Balderas, 2023.

La dieta de esta especie se compone principalmente de zooplancton, insectos y detritos, aunque es considerada una especie omnívora (Magurran, 2005). También altamente tolerante a cambios en las condiciones ambientales, por ejemplo, pueden encontrarse en aguas claras así como en aquellas con alta turbidez (Rodríguez, 1997). Se ha registrado que esta especie puede alcanzar hasta los 50 mm LP (CONABIO, 2014; Mendoza-Alfaro, 2018), además de presentar dimorfismo sexual, las hembras son de un color grisáceo claro y pueden alcanzar un tamaño 4-6 cm LP. Los machos presentan manchas amarillas, naranjas y negras, no suelen medir más de 4 cm LP.

El guppy es una especie muy común en los acuarios ornamentales, los cuales son una de sus principales vías de introducción a los ecosistemas acuáticos (Mendoza-Alfaro, 2018). Es una especie sociable, su presencia ha sido asociada a la disminución de peces nativos como *Crenichtys baileyi* en el Suroeste de Estados Unidos. Asimismo, se ha registrado que es portador de tremátodos y helmintos como *Bothiocephalus acheilognathi* y el digéneo *Centrocestus formosanus* (Rixon *et al.*, 2005; Mendoza-Alfaro, 2018). La sociabilidad de este poecílido ha sido clave para establecerse en áreas nuevas, como lo es la mesa central de México. Los guppies son más audaces cuando están acompañados, sin importar la especie con la que se encuentren, estas asociaciones le permiten adquirir información, incrementar su audacia y con ellos favorecer su establecimiento (Camacho-Cervantes *et al.*, 2018; Santiago-Arellano, *et al.*, 2021).

Tiro rayado

El tiro rayado (*Skiffia bilineata*) es un goodeido endémico de la cuenca del río Lerma (Díaz-Pardo *et al.*, 1993) el cual se distribuye en los estados de Guanajuato (río Turbio, Cueramaro) y Michoacán (manantial El Pajonal, Huiramba) y Queréndaro (Díaz-Pardo, 2002). Esta especie puede medir hasta 42 mm LP (Miller *et al.*, 2009) y presenta dimorfismo sexual (Fig. 7). Las hembras poseen dos bandas oscuras, las cuales se encuentran desde el opérculo hasta la base de la aleta caudal, por debajo de estas bandas, suele aparecer una mancha gestacional. Los machos poseen una banda longitudinal que es interrumpida por 5-6 franjas transversales; las aletas son usualmente transparentes, aunque en algunos machos, la aleta dorsal puede ser de color negro (Kingston 1978; Díaz-Pardo, 2002).

Los tiros rayados tienen una tolerancia intermedia a cambios en su hábitat. Éste se ha visto impactado gravemente por las actividades agrícolas, industriales y domésticas que han llevado a esta especie a la categoría de peligro de extinción de acuerdo a la NOM-059-ECOL-2010 (DOF, 2010). Asimismo, factores de cambio global podrían ser altamente perjudiciales para esta especie.

Se ha visto que al exponer al tiro rayado y al guppy a diferentes temperaturas, los goodeidos modifican el tiempo de uso de refugio, mientras que los guppies no, debido a su alta tolerancia. Igualmente cuando el tiro rayado se encuentra en compañía del guppy y del guatopote manchado tiene un forrajeo menos eficiente a diferencia de cuando se encuentra acompañado de conespecíficos (Camacho-Cervantes *et al.*, 2019; Gómez-Maldonado y Camacho-Cervantes, 2022).

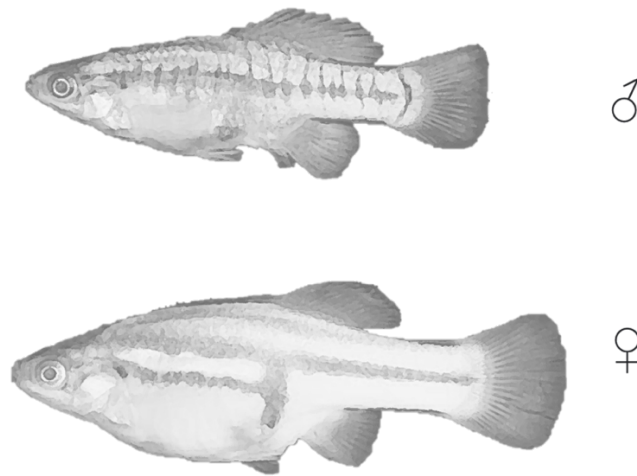


Figura 7. Tiro rayado (*Skiffia bilineata*). Modificado de Miller *et al.*, 2005.

Diseño de estudio

El experimento se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecología de Especies Invasoras (LEEI) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL), que pertenecen al campus de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) durante los meses de julio, agosto y septiembre del año 2019. En el mes de julio del 2019 se colectaron los individuos de guatapote manchado, guppies y guatopote jarocho fueron colectados con ayuda de una red de cuchara (49 x 39 cm y malla de 3 x 4 mm) por un solo pescador durante 30 minutos y con seis trampas de pesca de caída en cuatro períodos de 15 minutos, esto en en el río Tula en la localidad de Mixquiahuala, Hidalgo (20°13'27" N y 99°14'21" O). No se tomaron parámetros físico-químicos del sitio, sin embargo, se tiene registro

de altos niveles de contaminación y presencia de metales pesados en el río Tula (Flores-Magdaleno *et al.*, 2011; Guédron *et al.*, 2014). Los tiros rayados fueron colectados con ayuda de una red de cuchara (49 x 39 cm y malla de 3 x 4 mm) en el Instituto de Ecología de la UNAM (19°19'18" N y 99°11'32.4" O) de una poza al aire libre. Después de la colecta, fueron transportados al LEEI en botes de plásticos llenos a la mitad con agua del sitio de colecta, una pieza de zeolite y gotas de Pentacare® para evitar el estrés.

Todos los peces en el laboratorio tuvieron un fotoperiodo de 12 horas de luz de las 7:00 a las 19:00 horas y 12 horas de obscuridad de las 19:00 a las 7:00 del día siguiente. Cada pecera, a su vez contuvo un filtro Aquajet58L® conectado a una bomba de aire ELITE800® manteniendo la aireación y oxigenación de forma constante, grava de sílice y plantas artificiales de ornato. La temperatura del acuario se mantuvo entre 19 y 22 °C de acuerdo a la infraestructura con la que contaba en laboratorio. Los peces fueron alimentados *ad libitum* dos veces al día con hojuelas comerciales Super Flakes Biomaa® una hora antes de cada observación y nuevamente al finalizar las observaciones, durante todos los días que duró el experimento, siguiendo las instrucciones del proveedor con la cantidad suficiente de alimento que sea consumido en no más de 5 minutos.

El establecimiento de las peceras en el laboratorio se llevó a cabo de la siguiente manera: para evitar el sesgo por comportamiento sexual de las hembras, en el montaje de las peceras stock se incluyeron machos con una proporción de 2 machos por cada 3 hembras (2:3), pero sólo las hembras fueron utilizadas para las pruebas de sociabilidad. Esta proporción también se utilizó en las peceras con las hembras de los cardúmenes.

- Los guatopotes manchados focales estuvieron en cuatro peceras stock de 40 L con un máximo de 20 hembras en cada una.
- Los guatopotes manchados de los cardúmenes estuvieron en peceras stock de 40 L con un máximo de 20 hembras en cada una. Fueron elegidas azarosamente con la finalidad de evitar pseudorreplicación (Hurlbert, 1984).

- Los guatopotes jarochos estuvieron en una pecera stock de 100L con un máximo de 70 individuos.
- Los tiros rayados estuvieron tres peceras stock de 20 L cada una con un máximo de 12 individuos cada una.
- Los guppies estuvieron en peceras stock de 40L con un máximo de 35 individuos cada una

Variables

Tiempo de asociación. Es el tiempo total en el que se mantuvo el pez focal en el área de asociación (por lo menos a un cuerpo de distancia del cilindro que contenía al cardúmen estímulo).

Duración de las visitas. El tiempo que duró cada visita que hizo el pez focal al cardúmen estímulo.

Tratamientos

Se observaron 65 peces focales, teniendo así 13 réplicas de cada uno de los tratamientos con la siguiente composición:

1. Cardumen pequeño de dos conespecíficos
2. Cardumen grande de cuatro conespecíficos
3. Cardumen grande de dos conespecíficos y dos guppies
4. Cardumen grande de dos conespecíficos y dos guatopotes jarochos
5. Cardumen grande de dos conespecíficos y dos tiros rayados

La metodología ocupada en este experimento fue la misma que ha sido utilizada con el invasor guppy, quien se asocia con otras especies invasoras así como nativas (Camacho-Cervantes *et al.*, 2014 y Camacho-Cervantes *et al.*, 2018). Los peces focales así como aquellos que componían el cardumen se seleccionaron de tamaños similares (de 3 y 4.5 cm aproximadamente). A través de las fotografías se establecieron las diferencias de talla.

Las observaciones se llevaron a cabo entre las 9:00 y 15:00 horas en una pecera de 40 L (51.1x30x26 cm) acondicionada con imágenes de vegetación en tres caras de la pecera y una de

grava al fondo, con aireación y filtración constante. Esta pecera contenía tres cilindros plásticos de 8 cm de diámetro, y 24 cm de altura, perforados para permitir el flujo de agua (Figura 8).

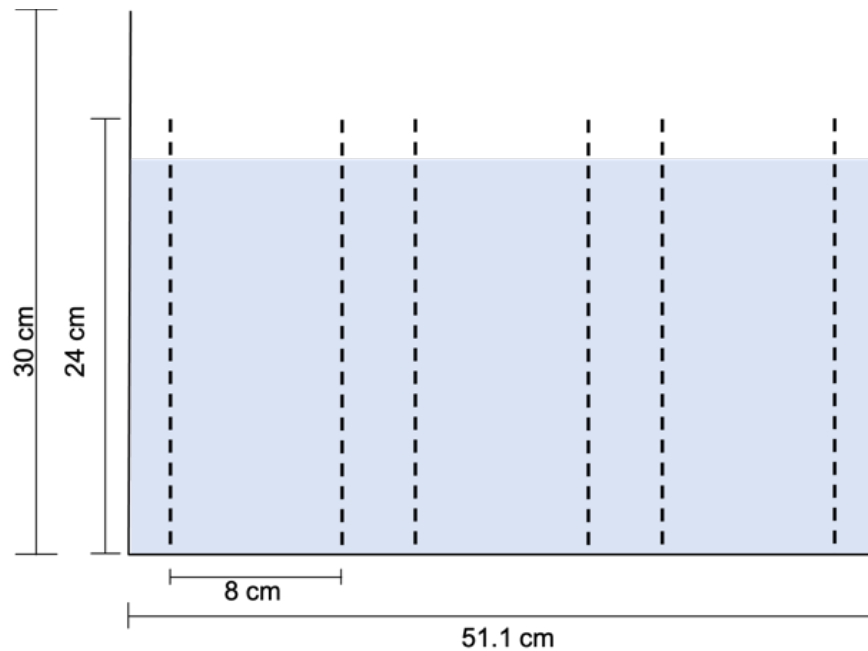


Figura 8. Diagrama de la pecera de observación.

El cilindro del centro fue utilizado para colocar al pez focal, permitir su aclimatación (hasta no mostrar signos de estrés) y posteriormente fue retirado, se utilizaron aleatoriamente los cilindros de los extremos para contener al cardumen, uno de los cilindros permaneció vacío para asegurar que la asociación fue al cardumen presentado y no al cilindro. Las observaciones se llevaron a cabo a un metro de distancia de la pecera, manteniendo silencio y sin realizar movimientos bruscos o innecesarios, el tiempo de observación inició cuando el cilindro que contiene al pez focal fue cuidadosamente retirado (Figura 9).

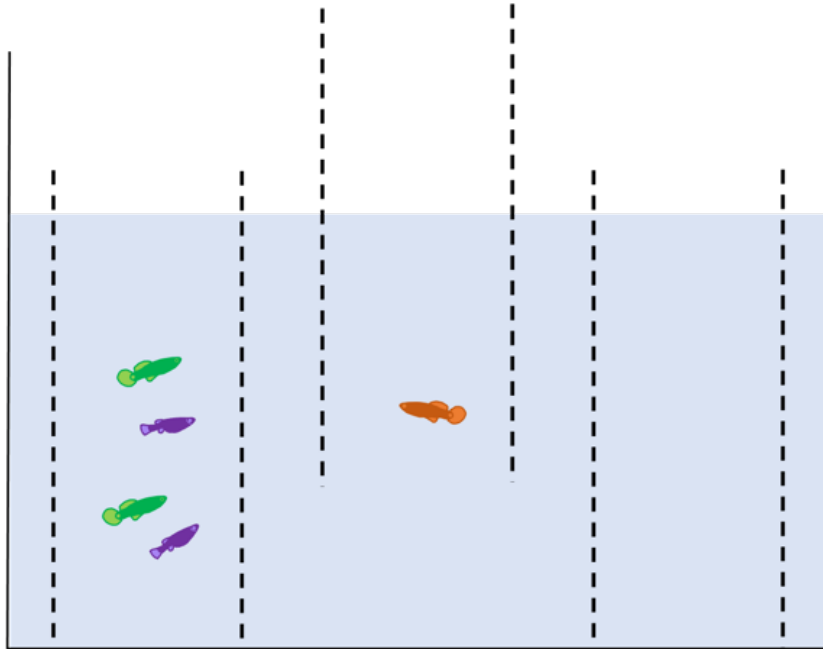


Figura 9. Pez focal (naranja) y un cardumen mixto de dos conespecíficos y dos heteroespecíficos en el cilindro de la izquierda.

Se consideró que el pez focal está asociado cuando éste se encontró al menos a un cuerpo de distancia (aproximadamente 3 cm) del cilindro que contenía al cardumen presentado (Figura 10). Se llevaron a cabo observaciones de 10 minutos (600 segundos) y se registró tanto el tiempo de asociación como el tiempo de las visitas del pez focal al cardumen con ayuda del programa de computadora Jwatcher®.

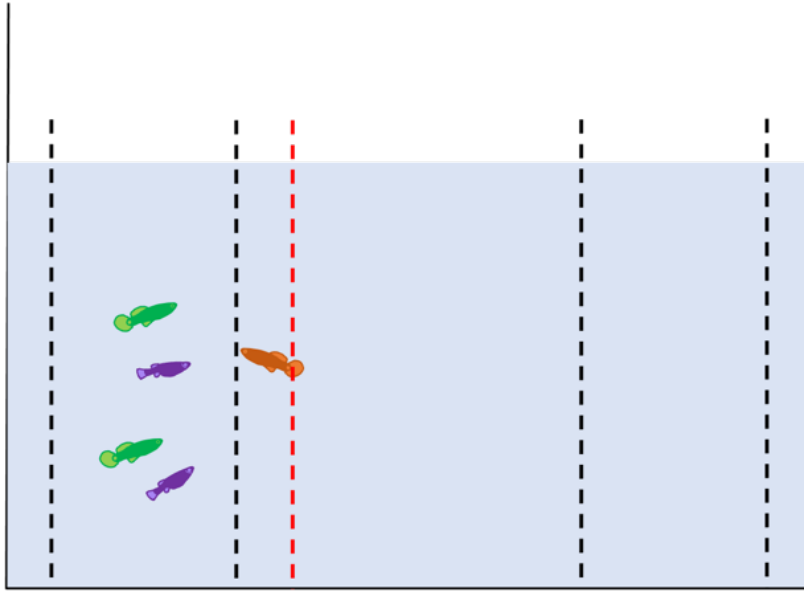


Figura 10. Asociación de un pez focal al cardumen. La línea roja representa el área de asociación.

La pecera de observación se mantuvo en oxigenación y filtración constante entre tratamientos y cuando no fue utilizada. Una vez transcurridas cada una de las observaciones, los peces focales y los cardúmenes fueron fotografiados para la posterior medición (LP) con el programa de computadora ImageJ® para conocer si el tamaño de los peces puede relacionarse con su sociabilidad.

Este experimento se realizó con medidas independientes, es decir, a cada pez focal se le presentó de forma azarosa sólo uno de los diferentes tratamientos, una vez terminada la prueba y después de haber sido fotografiados, los peces focales fueron descartados en una pecera previamente etiquetada para evitar su repetición. Después de cada observación, el agua de la pecera fue cambiada en su totalidad para que junto con la presentación azarosa de los tratamientos, los peces focales sólo fueran estimulados por el cardumen presentado.

Tiempo de asociación por azar

Se calculó el tiempo que los peces podrían estar explorando azarosamente el espacio junto al cardumen con la finalidad de establecer si los guatopotes manchados se asocian a otros peces más de lo que se esperaría por azar con la siguiente fórmula (Camacho-Cervantes *et al.*, 2014):

$$\frac{as}{at-ab} = \text{Proporción} * 600 \text{ segundos}$$

Donde:

as: área de asociación de 103.6780 cm². Esta área corresponde a una circunferencia de 3 cm (aproximadamente 1 cuerpo de distancia) alrededor del cilindro que contenía al cardumen estímulo.

at: área total de la pecera de 1533 cm²

ab: área del cilindro que contenía al cardumen de 50.26 cm²

Encontrando que:

$$\frac{103.6780 \text{ cm}^2}{1533 \text{ cm}^2 - 50.26 \text{ cm}^2} = \text{Proporción} * 600 \text{ segundos}$$

$$0.0699 * 600 \text{ segundos} = 42 \text{ segundos (tiempo esperado de asociación por azar)}$$

Análisis estadísticos

Se probó la normalidad de los datos para el tiempo de asociación así como para la duración de las visitas con una prueba de Shapiro-Wilk (S-W). Para saber si el guatopote manchado es una especie sociable, es decir, que se asocia más de lo esperado por azar, se realizó una prueba U de Mann-Whitney para comparar el tiempo de asociación en cada tratamiento contra el tiempo de asociación esperado por azar. Asimismo, los datos de ambas variables no fueron normales por lo que se realizaron pruebas para otras distribuciones como los son: binomial negativa, Poisson y gamma, encontrando con la prueba no paramétrica de Kolmogorov Smirnov (K-S) una distribución gamma

para la variable tiempo de asociación, mientras que, para la duración de las vistas no fue así. Sin embargo, a través de el criterio de información de Akaike o AIC (por sus siglas en inglés Akaike Information Criterion) se encontró que la distribución Gamma es a la que mejor se ajustan los datos.

Posteriormente se probó si hubo una diferencia para el tiempo de asociación y duración de las visitas entre los tratamientos con un Modelo Lineal Generalizado o GLM (por sus siglas en inglés Generalized Linear Model), indicando una distribución gamma. Adicionalmente, se evaluó si había una posible relación entre el tamaño de los peces focales (LP) y el tiempo de asociación y la duración de las visistas. Todos los análisis se llevaron a cabo con el software R, utilizando las paqueterías “MASS”, “nlme”, “mvtnorm” y “multcomp” para el análisis de los datos, así como “tidyverse”, “ggplot2” y “gridExtra” para la elaboración de gráficas (R Core Team, 2020).

Resultados

El tiempo de asociación de los guatopotes manchados no fue normal (S-W: $W=0.917$, $p<0.001$), pero, los datos poseen una media (126.143 seg) que fue mayor que la mediana (108.086 seg), lo que sugiere asimetría positiva y de acuerdo con la prueba K-S siguen una distribución gamma la cual ha sido utilizada ampliamente en biología (K-S: $D=0.081$, $p=0.789$). Los peces focales pasaron entre 88 y 152 segundos asociados a las diferentes condiciones sociales, superando los 42 segundos esperados si nadaran azarosamente cerca del cardumen. Los resultados se reportaron también en porcentaje para hacer más claro el tiempo que pasaron asociados (Tabla 2).

Tabla 2. Tiempo y porcentaje de tiempo que los guatopotes manchados pasaron asociados a un cuerpo de distancia del cilindro que contenía cada uno de los tratamientos durante 13 repeticiones (600 seg, 126 ± 74 seg). Con una prueba no paramétrica de Mann-Whitney U ($gl=12$) se probó que el tiempo de asociación fue mayor a lo esperado por azar (42 seg).

D.E. : Desviación estándar

Tipo de cardumen	Tiempo asociación (segundos, $\bar{X} \pm$ D.E.)	Porcentaje asociación	Tiempo de asociación azaroso (segundos)	Porcentaje asociación azarosa	V- Estadística	Valor-P
Pequeño conespecíficos	88 ± 56	14.6 %	42	7%	83	0.006
Grande conespecífico	152 ± 82	25.3 %	42	7%	91	<0.001
Grande guppy	124 ± 57	20.6 %	42	7%	91	0.001
Grande guatopote jarocho	129 ± 45	21.5 %	42	7%	91	<0.001
Grande tiro rayado	137 ± 108	22.8 %	42	7%	88	0.001

Por otra parte, el tiempo de asociación entre los tratamientos no fue diferente, sin embargo, es posible que al acercarse a la significancia (GGLM: $t_{12,65}=-1.904$, $p=0.062$) el guatopote manchado pudiera pasar menos tiempo con el cardumen pequeño conespecífico (Figura 11).

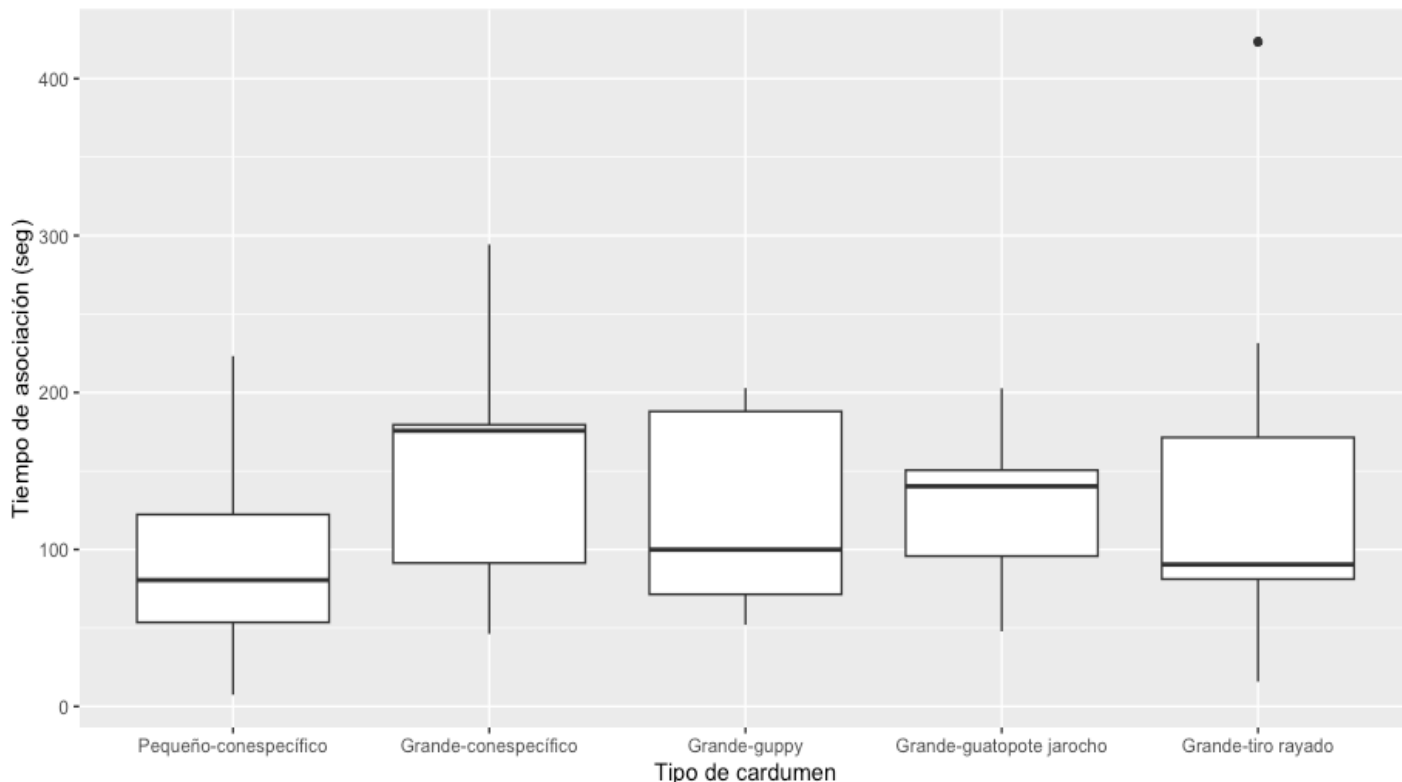


Figura 11. Tiempo de asociación de los focales a cada tratamiento.

El tamaño de los peces focales (LP) sí tuvo un efecto en el tiempo de asociación, así, los peces más grandes pasan más tiempo asociados que aquellos que son de menor tamaño (GGLM: $t_{12,65}=-3.012$, $p=0.004$; Figura 12). La LP de los peces ocupados en este experimento fue la siguiente: los guatopotes manchados focales 35.4 ± 5.4 mm, los guatopotes manchados en cardúmenes conespecíficos y heteroespecíficos 34.6 ± 5.3 mm, los guppies 34.2 ± 3.9 mm, los guatopotes jarochos 32.5 ± 3.5 mm y los tiros rayados 35.3 ± 2.9 mm.

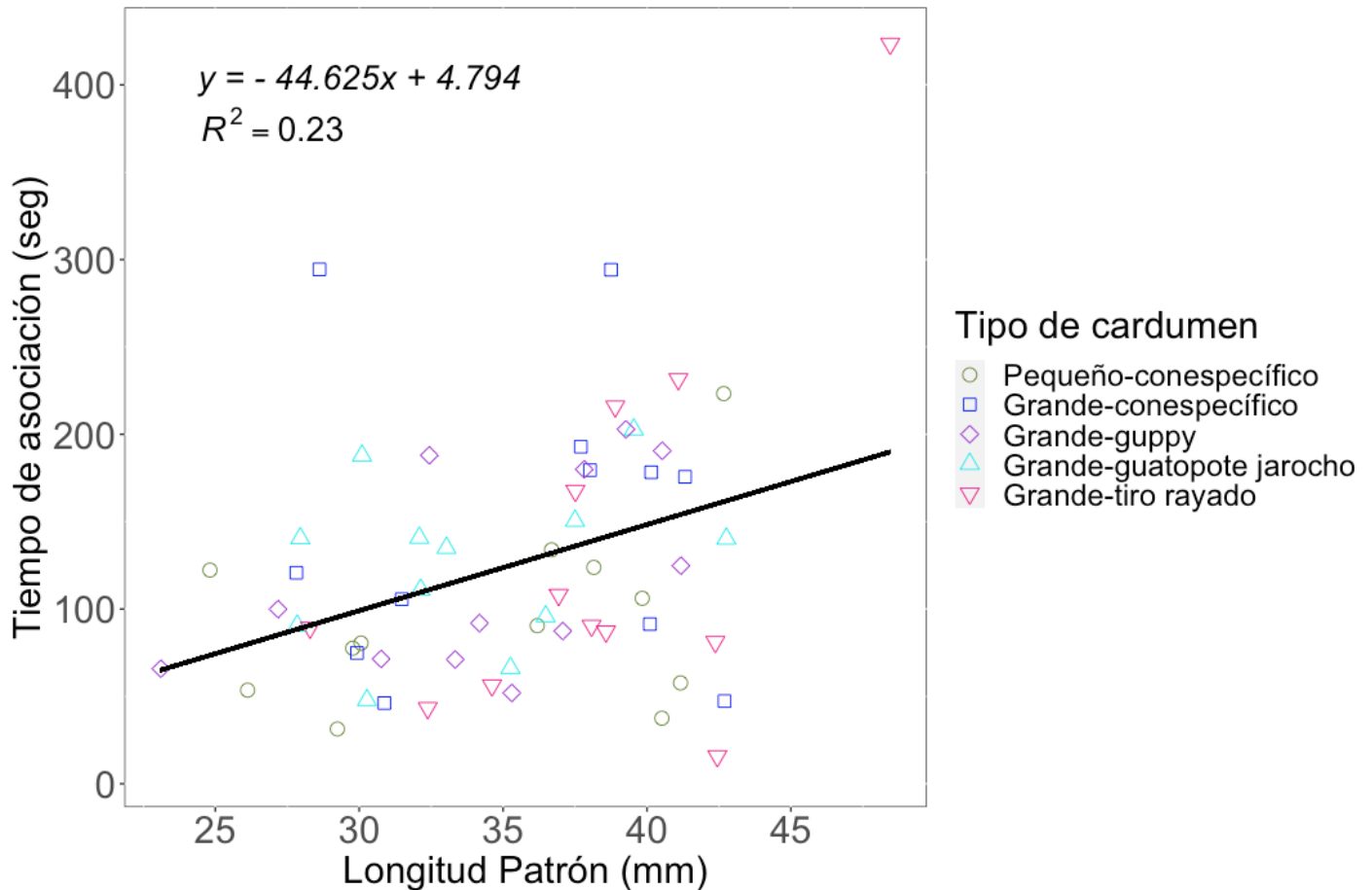


Figura 12. Tiempo de asociación de los peces focales de acuerdo a su tamaño (LP).

La duración de las visitas no tuvo un comportamiento normal (S-W: $W = 0.563$, $p < 0.001$) por la naturaleza de los datos, por lo que se calculó la mediana de la duración de estas visitas. De igual manera que para la variable anterior, la media (8.792 seg) fue mayor a la mediana (5.976 seg) lo que sugiere asimetría positiva, por lo que se realizó la prueba K-S para conocer si la distribución es gamma, sin embargo no lo fue (K-S: $D = 0.277$, $p < 0.001$). Posteriormente se hizo una selección de modelos con base en el Criterio de Información de Acaike considerando las distribuciones normal (370.6), Poisson (no información) binomial negativa (342.2) y gamma (333.7), siendo esta última la que mejor se ajustan los datos.

La duración de las visitas de los peces focales fue de 2 a 51 segundos, con una mediana de 8.8 segundos. Al igual que el tiempo de asociación, esta variable no fue diferente entre tratamientos (Figura 13) (GGLM: $t_{12,65} < -1.569$, $p > 0.122$).

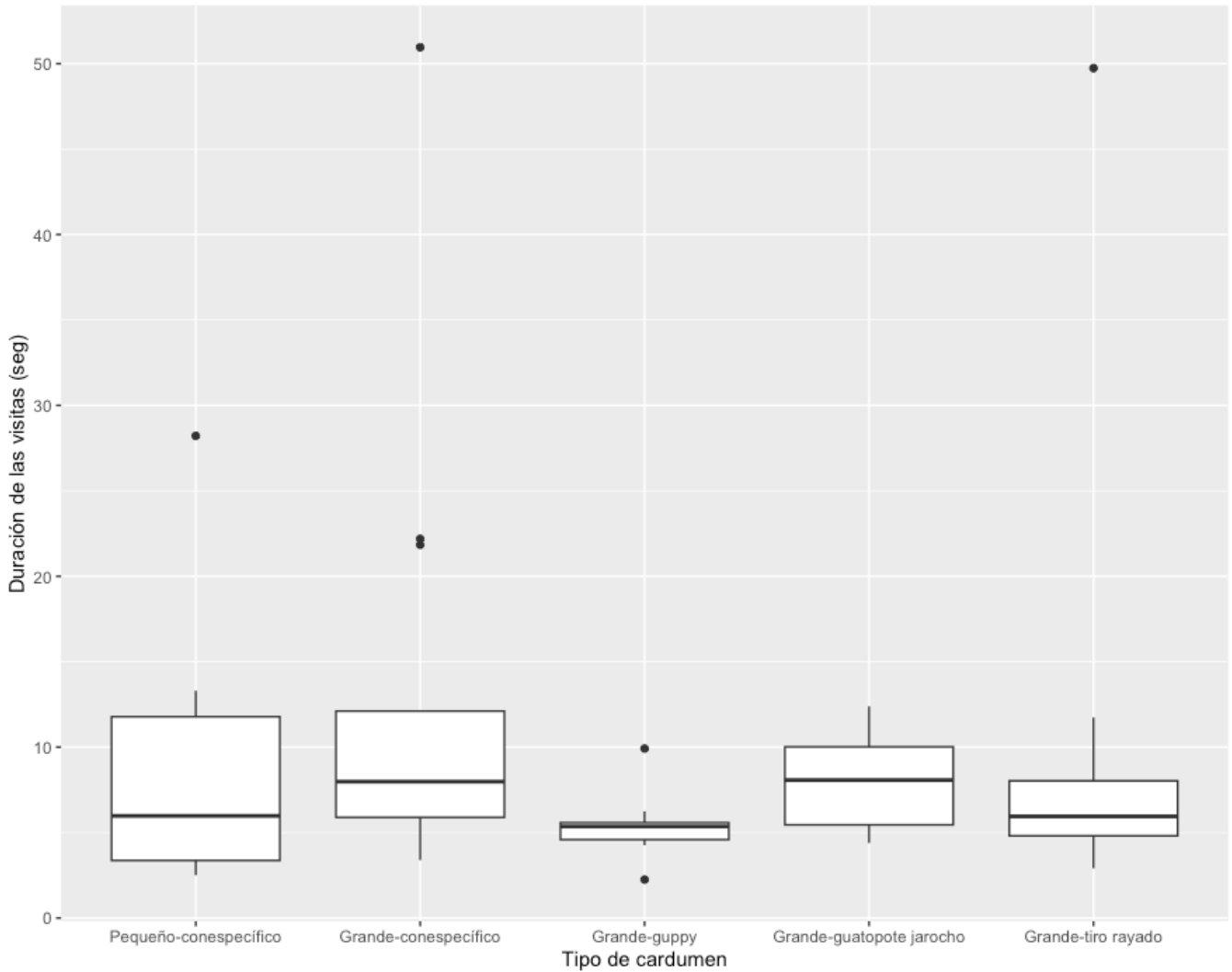


Figura 13. Mediana de la duración de las visitas de los peces focales a los diferentes tipos de cardúmenes

De igual forma que para el tiempo de asociación, el tamaño de los peces focales también influyó la duración de las visitas donde los peces más grandes hacen visitas por mayor tiempo que aquellos que son más pequeños (GGLM: $t_{12,65} = -2.537$, $p = 0.014$) (Fig. 14).

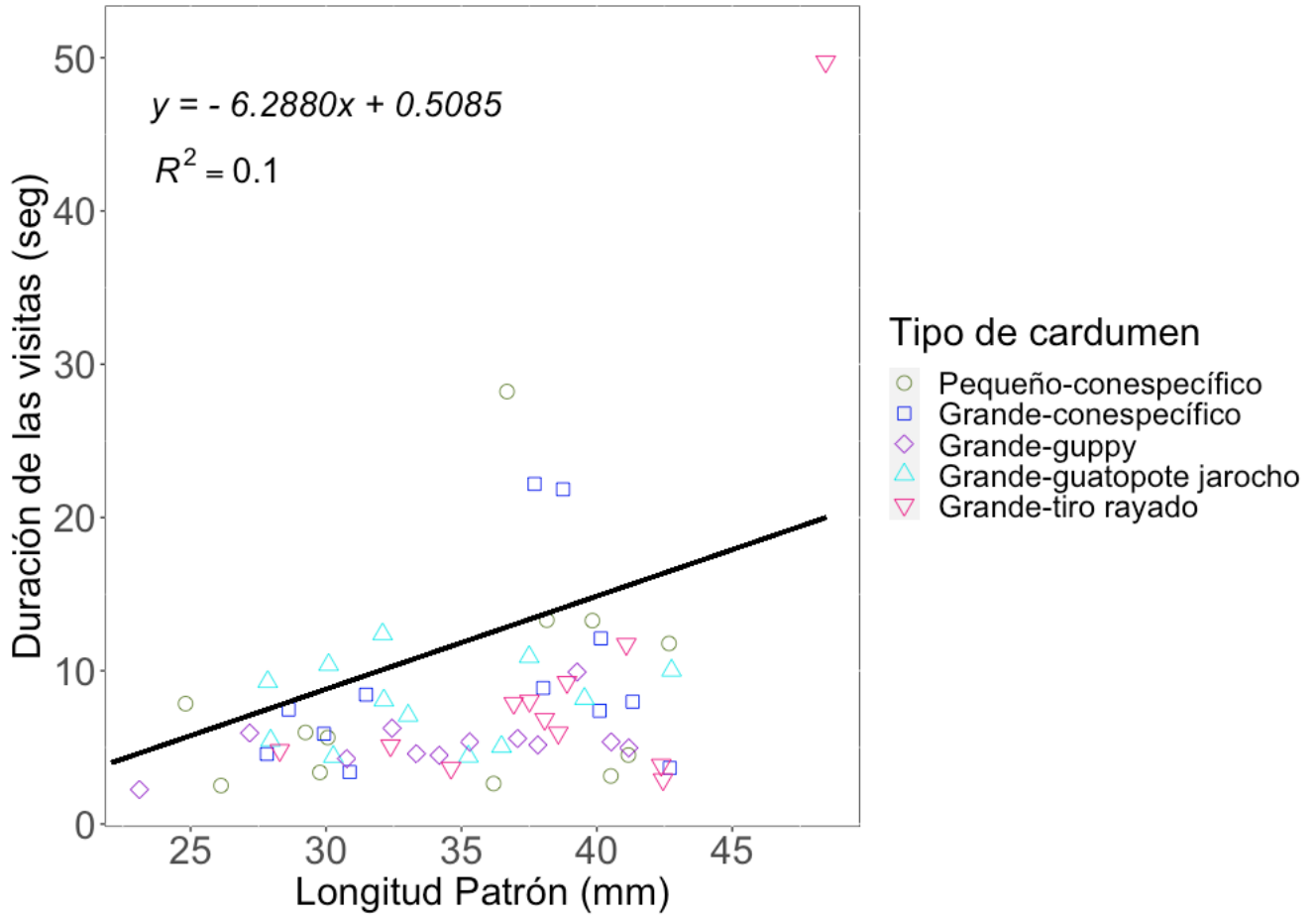


Figura 14. Duración de las visitas de los peces focales y su relación con el tamaño (LP).

Discusión

El guatopote manchado es una especie sociable que cuando tiene oportunidad se asocia con otros individuos e interactúa con estos, ya sea nadando al mismo nivel en la columna de agua o moviéndose junto con ellos, independientemente si estos individuos son conespecíficos o heteroespecíficos.

El tiempo de asociación fue similar entre tratamientos, lo que sugiere que los cardúmenes son atractivos para esta especie sin importar la conformación del mismo. Por otro lado, la atracción por el cardumen pequeño de conespecíficos podría ser menor en comparación a los cardúmenes grandes, esto puede explicar la cercanía a la significancia para este tratamiento. Sin embargo, para realizar una afirmación de este tipo sería necesario hacer un estudio específico para probarlo.

En este trabajo los guatopotes manchados mostraron no tener una preferencia por individuos conespecíficos o heteroespecíficos, esto puede deberse a que los cardúmenes presentados eran mixtos (incluyendo conespecíficos y heteroespecíficos), asimismo esta podría ser la razón por la cual los guatopotes manchados decidieron asociarse. Éste comportamiento también se presenta en los guppies, quienes interactúan más con otras especies cuando hay otros guppies presentes (Swaney *et al.*, 2001; Chapman *et al.*, 2008). La inclusión de conespecíficos en los cardúmenes es una forma de ser más cercanos con la realidad, ya que en el río Tula los guatopotes manchados conviven con el guatopote jarocho, el guppy y algunas especies nativas como el tiro (*Goodea atripinis*) y la carpita amarilla (*Notropis calientis*) (Palomera-Hernández, 2022).

En las primeras fases de la invasión es común que no haya un gran número de conespecíficos y esto puede hacer que los individuos enfrenten los efectos Allee, que se refieren a cómo es que el tamaño de una población puede afectar su tasa de crecimiento o supervivencia dificultando el encuentro con una pareja, defensa contra depredadores y actividades de forrajeo (Taylor y Hasting, 2005), asimismo los efectos Allee pueden repercutir en la dinámica entre presas y depredadores, cuando no hay suficientes individuos para llevar a cabo las estrategias de evasión de depredadores

los individuos son más susceptibles a ser capturados. Las especies invasoras al asociarse a grupos heteroespecíficos logran adquirir información con la que pueden realizar actividades vitales y con ello amortiguar de mejor manera las consecuencias de los efectos Allee (Camacho-Cervantes *et al.*, 2023). Todo esto les brinda herramientas que pueden ayudar a que su establecimiento en un lugar nuevo sea exitoso (Damas-Moreira *et al.*, 2018; Hernández-Brito *et al.*, 2021; Santiago-Arellano *et al.*, 2021).

El tiempo que invirtió el guatopote manchado en asociarse fue mayor que lo esperado por azar, sugiriendo que este pez busca las oportunidades de asociarse al estar en un lugar nuevo, sin importar la composición del cardumen, esto podría ser una de las herramientas a su favor para adquirir información nueva que contribuya a su éxito como especie invasora, sin embargo, la decisión de asociarse, puede conllevar riesgos como la adquisición de parásitos, que ya ha sido reportada anteriormente para esta especie con 30 especies diferentes de parásitos (Gómez, 2022).

Existen otras especies de peces que se asocian también con especies nativas como la trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*) y el carpín sin madre (*Leucaspius delineatus*) (Beyer *et al.*, 2010; Wallerius *et al.*, 2017). También el guppy que es una de las especies invasoras más exitosas, es una especie sociable que prefiere asociarse a heteroespecíficos antes que permanecer sólo (Camacho-Cervantes *et al.*, 2014, 2018).

Los guatopotes manchados de talla mayor pasan más tiempo asociados y la duración de sus visitas es mayor que la de los individuos que son de menor tamaño. Este resultado es distinto a lo encontrado en otros peces, por ejemplo en los guppies los individuos de talla menor son considerados más audaces y más activos que los que son de tallas más grandes (Lukas *et al.*, 2021). En el caso de los guatopotes jarochos se ha encontrado que los individuos de talla menor son más audaces, saliendo más rápido de un refugio que los individuos de talla mayor (Aceves-Fonseca *et al.*, 2022).

La tendencia de los guatopotes manchados de menor talla a pasar menos tiempo asociados podría ser explicada por las tasas metabólicas, es posible que estos individuos dediquen más tiempo a explorar en búsqueda de comida debido a los altos requerimientos de energía (Brown y Braithwaite, 2004), sin embargo, esto debe ser probado para esta especie. En el caso del poecílido invasor más exitoso, el pez mosquito (*Gambusia holbrooki*) se ha visto que el tamaño corporal afecta la sociabilidad misma que se va modificando así como los requisitos reproductivos y la competencia en las diferentes etapas de la vida (Culumber, 2022). Así, los individuos de mayor talla pueden pasar más tiempo asociados con otros debido a que su tamaño los hace más visibles a los depredadores a diferencia de los individuos de tallas menores (Magnhagen y Borcharding, 2008).

Además, las tasas de mortalidad pueden encontrarse más influenciadas por condiciones ambientales y el tamaño de los individuos que, por el sexo, como en el caso del guatopote dorado (*Poeciliopsis baenschii*), donde la mortalidad depende del tamaño de los individuos y el sitio de estudio (Zúñiga-Vega *et al.*, 2012). También, algunos semioquímicos (como las feromonas sexuales, feromonas de alarma y kairomonas, entre otras) son clave para la decisión de asociarse o no a un cardumen, se ha registrado en guppies que en áreas de poca depredación los individuos se asocian en menor proporción con sus parientes a diferencia de lugares en donde la depredación es alta y los guppies emparentados permanecen juntos más de lo que se esperaría por azar (Ward *et al.*, 2014; Wisenden, 2002). En este experimento, los guatopotes manchados fueron aislados por más de dos semanas para evitar familiaridad (Griffiths y Magurran, 1997), por lo que el tiempo de asociación y la duración de las visitas hechas no podrían deberse a la familiaridad.

Para algunas especies como la tilapia del Nilo (*Oreochromis niloticus*) el reconocimiento de otros conespecíficos cuando no hay señales químicas previas en el agua puede estar influenciada por una señal general para el reconocimiento individual o una señal de jerarquía, incluso si puede ser una combinación de ambas, por lo que es difícil determinar con exactitud el motivo que podría tener para asociarse (Ward *et al.*, 2014). De igual forma la decisión de asociarse de los guatopotes

manchados podría estar influida por una jerarquización o las señales emitidas por conespecíficos y/o heteroespecíficos presentes en el cardumen estímulo.

Las asociaciones con heteroespecíficos son de utilidad para adquirir información y permiten modificar el comportamiento de forma inmediata y con ello amortiguar, por ejemplo, las adversidades de llegar a un área nueva (Camacho-Cervantes *et al.*, 2023). Asimismo, en el caso del guppy es posible que estas asociaciones se lleven a cabo de forma temporal en lo que la población de conespecíficos incrementa, para posteriormente abandonar un cardumen heteroespecífico y moverse a un cardumen conespecífico. Esta especie tiene una alta preferencia sobre conespecíficos (Camacho-Cervantes *et al.*, 2018) pues tiene la capacidad de reconocer a los congéneres de forma individual o cuando se encuentran en grupo (Ward *et al.*, 2009). Sin embargo, conocer si las asociaciones del guatopote manchado como de otras especies invasoras se ven influenciadas por la jerarquización conespecífica y/o heteroespecífica sería de gran utilidad para comprender cómo son los escenarios que favorecen el proceso de invasión.

La sociabilidad debe ser reconocida como una herramienta de alta utilidad que ayuda al proceso de invasión. Asociarse con otras especies incrementa la eficiencia del forrajeo, la dispersión a áreas nuevas, incrementa la supervivencia y potencialmente es una amenaza para las especies nativas (Thorlacius y Brodin, 2018; Brodin *et al.*, 2019; Brand *et al.*, 2021). La sociabilidad del guatopote manchado puede ayudarle a sobrevivir en las primeras etapas del proceso de invasión, además que muchos ecosistemas de agua dulce se encuentran invadidos por otros poecílicos. Así, el estudio de las interacciones entre estas especies puede hacer más claro el mecanismo de invasión de los guatopotes manchados.

Conclusiones

1. El guatopote manchado es una especie sociable, ya que se asoció a los cardúmenes presentados más de lo que se esperaría por azar.
2. Es posible que el guatopote manchado tenga una tendencia por asociarse a cardúmenes grandes, aunque en este estudio no fue significativo.
3. La composición de los cardúmenes no fue de importancia para las asociaciones del guatopote manchado.
4. El tiempo de asociación del guatopote manchado a los cardúmenes se encontró influenciado por el tamaño (LP) del pez focal. Peces más grande se asocian durante más tiempo que aquellos de menor tamaño.
5. La duración de las visitas del guatopote manchado a los cardúmenes se encontró en función al tamaño (LP) del pez focal. Peces más grandes hacen visitas más largas que aquellos que son de menor tamaño.
6. La sociabilidad es una herramienta que puede favorecer el proceso de invasión, por lo que estudiar este tipo de comportamiento es de importancia para el manejo, control y/o extracción de especies invasoras.

Referencias

- Aceves-Fonseca, E., Santiago-Arellano, A., y Camacho-Cervantes, M. (2022). Sex, size and habitat complexity effects on emergence latency and latency to locate food of the invasive porthole livebearer (*Poeciliopsis gracilis*). *Plos one*, 17(6), e0269384.
- Arbuatti, A., Trentini, R., Bernabò, N., y Lucidi, P. (2011). Contribution to the biology of the endangered mexican fish, *Zoogoneticus tequila*, and suggestions for its indoor management. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation*, 4(5), 670-683.
- Beltrán-Álvarez, R., Sánchez-Palacios, J., Valdez, G.L. y Ortega-Salas, A. A. (2010). Edad y crecimiento de la mojarra *Oreochromis aureus* (Pisces: Cichlidae) en la Presa Sanalona, Sinaloa, México. *Revista de Biología Tropical*, 58(1), 325-338. Retrieved August 16, 2023, from http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442010000100024&lng=en&tlng=es.
- Beyer, K., Gozlan, R.E., y Copp GH. (2010). Social network properties within a fish assemblage invaded by non-native sunbleak *Leucaspius delineatus*. *Ecological Modelling* 221, 2118–2122. doi:10.1016/j.ecolmodel.2010.06.002.
- Brand, J.A., Martin, J. M., Tan, H. Mason, R.T., Orford, J.T., Hammer, M. P., Chapple, D.G. y Wong, B.B.M. (2021). Rapid shifts in behavioural traits during a recent fish invasion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75, 1-12. doi:10.1007/s00265-021-03077-2.
- Brindis, V. C., (2019). Ciclo reproductivo e influencia de los factores ambientales en *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Heckel, 1848). Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México. 70 p.
- Brodin, T., Fogarty, S., Sih, A. y Cote, J. (2019). Personality-dependent survival of the invasive mosquitofish: being social can be deadly. *Aquatic Invasions* 14(3): 465–477. doi:10.3391/ai.2019.14.3.06.
- Brown, C. y Braithwaite, V. (2004). Size matters: a test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyraphis episcopi*. *Animal Behaviour* 68:1325–1329.
- Camacho-Cervantes, M., Garcia, C. M., Ojanguren, A. F. y Magurran, A. E. (2014). Exotic invaders gain foraging benefits by shoaling with native fish. *Royal Society Open Science*, 1(3), 140101. doi:10.1098/rsos.140101
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A. F. y Magurran, A. E. (2015). Exploratory behaviour and transmission of information between the invasive guppy and native Mexican topminnows. *Animal Behaviour*, 106, 115-120p. doi:10.1016/j.anbehav.2015.05.012
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A. F., Dominguez-Dominguez, O. y Magurran, A. E. (2018). Sociability between invasive guppies and native topminnows. *PloS one*, 13(2), e0192539. doi:10.1371/journal.pone.0192539
- Camacho-Cervantes, M., Palomera-Hernandez, V. y García, C. M. (2019). Foraging behaviour of a native topminnow when shoaling with invaders. *Aquatic Invasions*, 14(3). (in press)

- Camacho-Cervantes, M., Keller, R.P. y Vilà, M. (2023) Could non-native species boost their chances of invasion success by socializing with natives? *Philosophical Transactions Royal Society*. B378:20220106. doi:10.1098/rstb.2022.0106
- Carbajal-Becerra, O., Olvera-Rodríguez, K. J., Mariscal de Souza, G., Durán-Rodríguez, O. Y., Ramírez-García, A. y 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, e190080. doi:10.1590/1982-0224-2019-0080
- Chapman, B.B., Ward, A. J. W., Krause, J. (2008). Schooling and learning: early social environment predicts social learning ability in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour* 76:923–929. Doi:10.1016/j.anbehav.2008.03.022.
- CONABIO. (2014). *Poecilia reticulata*. Ponderación de Invasividad de Especies Exóticas en México (SIEI). LI007_Anexo_11_Ficha_Poecilia_reticulata.http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/LI007_Anexo_11_Ficha_Poecilia_reticulata.pdf. Consultado el 25 de agosto 2022.
- Contreras-MacBeath, T. M. T., y Ramírez, E. R. (1996). Some Aspects of the Reproductive Strategy of *Poeciliopsis gracilis* (Osteichthyes: Poeciliidae) in the Cuautla River, Morelos, Mexico. *Freshwater Ecology*, 11 (9), 327-337.
- Contreras-MacBeath, T. M. T., Gaspar-Dillanes, L., Huidobro-Campos y H. Mejía-Mojica. (2014). Peces invasores en el centro de México, en R. Mendoza y P. Koleff (coords.), Especies acuáticas invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 413-424p.
- Cote, J., Fogarty, S. y Sih, A. (2012). Individual sociability and choosiness between shoal types. *Animal Behaviour*, 83(6), 1469-1476p. doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.019
- Creel, J. E. B., Pineda, F. O., Blanco, M. O. L., Thaler, C. L., Herron, C., Castañeda, D. V., Yañez, A. H. y Froylan Hernández Ruiz. (2017). Agua dulce, conservación de la biodiversidad, protección de los servicios ambientales y restauración ecológica en México. *The Nature Conservancy*. doi.net/10.13140/RG.2.2.10282.31685
- Culumber, Z. W. (2022). Variation in behavioral traits across a broad latitudinal gradient in a livebearing fish. *Evolutionary Ecology*, 36(1), 75-91. doi.org/10.1007/s10682-021-10146-5
- Damas-Moreira, I., Oliveira, D., Santos, J.L., Riley, J.L., Harris, D.J., Whiting, M.J. (2018). Learning from others: an invasive lizard uses social information from both conspecifics and heterospecifics. *Biology Letters* 14:20180532. doi.org/10.1098/rsbl.2018.0532.
- Díaz-Pardo, E., Godínez-Rodríguez, M. A., López-López, E. y Soto-Galera, E. (1993). Ecología de los peces de la cuenca del río Lerma, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas., Méx.*, 39, 103-127.
- Díaz-Pardo, E. (2002). *Skiffia bilineata*. En Peces en riesgo de la Mesa Central de México. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W039. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- DOF. (2010). NOM-059-SEMARNAT-2010. Norma Oficial Mexicana. Protección Ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010.

- Domínguez-Domínguez, O. y Pérez-Ponce de León, G. (2007). Los goodeidos, peces endémicos del centro de México. *Biodiversitas*, 75, 12-15p.
- Domínguez-Domínguez, O., Zambrano, L., Escalera-Vázquez, L. H., Pérez-Rodríguez, R. y Pérez-Ponce de León, G. (2008). Cambio en la distribución de goodeidos (Osteichthyes: Cyprinodontiformes: Goodeidae) en cuencas hidrológicas del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79(002). doi.org/10.22201/ib.20078706e.2008.002.551
- Domínguez-Domínguez, O. y Pérez-Ponce de León, G. (2009). ¿La mesa central de México es una provincia biogeográfica? Análisis descriptivo basado en componentes bióticos dulceacuícolas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80 (003). doi.org/10.22201/ib.20078706e.2009.003.178
- Drake, J. M., y Lodge, D. M. (2004). Global hot spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1539), 575-580.
- Dukes, J. S. y Mooney, H. A. (2004). Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77(3). doi.org/10.4067/S0716-078X2004000300003
- Elliott, P. (2022). ¿Cómo identificar a los guppies machos y hembras?. <https://es.wikihow.com/identificar-a-los-guppies-machos-y-hembras> . Consultado el 13 de junio 2022
- Evans, J. P., Pilastro, A. y Schlupp, I. (Eds.). (2011). *Ecology and evolution of poeciliid fishes*. University of Chicago Press.
- Espinosa-Pérez, H. (2014). Biodiversidad de peces en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(Supl. ene), S450-S459p. doi.org/10.7550/rmb.32264
- Fausch, K. D., Taniguchi, Y., Nakano, S., Grossman, G. D. y Townsend, C. R. (2001). Flood disturbance regimes influence rainbow trout invasion success among five holarctic regions. *Ecological applications*, 11(5), 1438-1455p. doi.org/10.1890/10510761(2001)011[1438:FDRIRT]2.0.CO;2
- Flores-Magdaleno, H., Mancilla-Villa, O. R., Mejía-Saenz, E., Olmedo-Bolaños, M. C. y Bautista-Olivas, A. L. (2011). Heavy metals in agricultural soils and irrigation wastewater of Mixquiahuala, Hidalgo, Mexico. *African journal of agricultural research*, 6(24), 5505-5511.
- Fricke, R., Eschmeyer, W.N. y Fong, J.D. (2023). *Catalog of fishes: genera, species, references. Species by family/subfamily*. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/speciesByFamily.asp>). California Academy of Sciences, San Francisco, CA, USA. Versión electrónica consultada el 01 de mayo de 2023.
- García, A.P. Q., (2015). Elección femenina de pareja, superfecundación y esfuerzo reproductor en *Poeciliopsis gracilis* . Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 59 p.
- Gaspar-Dillanes, M.T. (1987). Nuevo registro de Heterandria (*Pseudoxiphophorus*) bimaculata (Heckel, 1848) en la vertiente del Pacífico Mexicano. (Pisces: Poeciliidae). *Anales del Instituto de Biología*. UNAM, Ser. Zool. (2),933-938.
- Gómez, M.S., (2022). Ecología del pez invasor de agua dulce guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*), su distribución actual y potencial en latinoamérica. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 55 p.

- Gómez-Maldonado, S., y Camacho-Cervantes, M. (2022). Effect of a temperature gradient on the behaviour of an endangered Mexican topminnow and an invasive freshwater fish. *Scientific Reports*, 12(1), 1-9.
- Gómez-Maldonado, S., Calleros, A., Salazar-Rueda, I. y Camacho-Cervantes, M. (2023). The invasive twospot livebearer's biology, its current and potential global distribution. *Journal of Fish Biology*. doi: 10.1111/jfb.15483
- Gómez-Márquez, J.L., Guzmán-Santiago, J.L., y 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), 581-592p.
- Gómez-Márquez, Peña-Mendoza, B., H. Salgado-Hugarte, I., K. Sánchez-Herrera, A., y Sartré-Baez, L. (2008). Reproduction of the fish *Poeciliopsis gracilis* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) in Coatetelco, a tropical shallow lake in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(4), 1801-1812p. doi.org/10.15517/rbt.v56i4.5760
- Gómez-Márquez, J. L., Peña-Mendoza, B., & Guzmán-Santiago, J. L. (2013). Occurrence of the fish *Girardinichthys viviparus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) in an urban lake at Mexico City. *Cuadernos de Investigación UNED*, 5(1), 89-95.
- González, A.I., Barrios, Y., Born-Schmidt, G. y Koleff, P. (2014). El sistema de información sobre especies invasoras, en R. Mendoza y P. Koleff (coords.), *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 95-112.
- Griffiths, S. W. y Magurran, A. E. (1997). Familiarity in schooling fish: how long does it take to acquire?. *Animal Behaviour*, 53(5), 945-949. doi.org/10.1006/anbe.1996.0315
- Guédron, S., Duwig, C., Prado, B. L., Point, D., Flores, M. G. y Siebe, C. (2014). (Methyl) mercury, arsenic, and lead contamination of the world's largest wastewater irrigation system: the Mezquital Valley (Hidalgo State Mexico). *Water, Air, & Soil Pollution*, 225, 1-19.
- Haubrock, P. J., Bernery, C., Cuthbert, R.N., Liu, C., Kourantidou, M., Leroy, B., Turbelin, A.J., Kramer, A.M., Verbrugge, L.N.H., Diagne, C., Courchamp, F., y Gozlan, R.E., (2022). Knowledge gaps in economic costs of invasive alien fish worldwide. *Science of The Total Environment*. 803:149875. doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149875.
- Helfman, G. S., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bowen, B. W. (2009). *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*. John Wiley & Sons.
- Hernández-Brito, D., Carrete, M., Blanco, G., Romero-Vidal, P., Senar, J.C., Mori, E., White, T.H., Luna, Á. y Tella, J.L. (2021). The role of Monk Parakeets as nest-site facilitators in their native and invaded areas. *Biology* 10, 683. doi.org/10.3390/biology10070683.
- Hernández-López, M., Lango-Reynoso, F., Castañeda-Chávez, M. R., Montoya-Mendoza, J., Castellanos-Onorio, O., Diaz-González, M. y Martínez-Cárdenas, L. (2022). State of the art of poeciliid fish (Pisces: Poeciliidae) in México. *Agroproductividad*, 15(11). doi.org/10.32854/agrop.v15i11.2355.
- Hurlbert, S.H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54:187-211. doi.org/10.2307/1942661.

- IUCN. (2023). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2022-2. Recuperado el 28 de mayo de 2023 de <https://www.iucnredlist.org/search/list?taxonomies=101089&searchType=species>
- Kingston, D. I. (1978). *Skiffia francesae*, a new species of goodeid fish from Western Mexico. *Copeia*, 1978, 503–508. doi.org/10.2307/1443618
- Laland, K. N. y Reader, S. M. (1999). Foraging innovation in the guppy. *Animal Behaviour*, 57, 331–340. doi.org/10.1006/anbe.1998.0967
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., y Marchetti, M. P. (2013). *Invasion ecology*. Wiley-Blackwell: USA. 456p.
- Lodge, D. M., Williams, S., MacIsaac, H. J., Hayes, K. R., Leung, B., Reichard, S., Richard, N., Mack, P.B., Moyle, M.S., Smith, M., Andow, D.A., James, T.C. y McMichael, A. (2006). Biological invasions: recommendations for US policy and management. *Ecological applications*, 16(6), 2035-2054. doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2035:BIRFUP]2.0.CO;2
- Lukas, J., Kalinkat, G., Miesen, F.W., Landgraf, T., Krause, J. y Bierbach, D. (2021). Consistent behavioral syndrome across seasons in an invasive freshwater fish. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:583670. doi.org/10.3389/fevo.2020.583670.
- Lyons, T.J. (2019). *Pseudoxiphophorus bimaculatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T191736A2001438. doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T191736A2001438.en. Consultado el 3 de Septiembre 2021.
- Magnhagen, C. y Borcherding, J. (2008). Risk-taking behaviour in foraging perch: does predation pressure influence age-specific boldness? *Animal Behaviour* 75:509–517. doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.06.007.
- Magurran, A.E. (2005). *Evolutionary Ecology: The Trinidadian guppy*. Oxford University Press. 337p.
- Mathur, R. (2010). *Animal Behaviour*. Rastogi Publications. India, 672p.
- Mejía-Mojíca, H., Rodríguez-Romero, F. D. J. y Díaz-Pardo, E. (2012). Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical*, 60, 669–681. doi.org/10.15517/RBT.V60I2.3960
- 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. Recuperado de: https://www.biodiversidad.gob.mx/especies/Invasoras/gef/pdf/1.2-10-guia_identificacion.pdf
- Mendoza, R., Luna, S. y Aguilera, C. (2015) Risk assessment of the ornamental fish trade in Mexico: analysis of freshwater species and effectiveness of the FISK (Fish Invasiveness Screening Kit). *Biological Invasions* 17, 3491–3502p. doi.org/10.1007/s10530-015-0973-5
- Mendoza, R., y Koleff, P. (2014). Introducción de especies exóticas acuáticas en México y en el mundo. En: R. Mendoza y P. Koleff (coords.). *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 17-41.
- Miller, R. R., W. L. Minckley, y S. M. Norris, (2009). *Peces dulceacuícolas de México*. CONABIO, SIMAC, ECOSUR, DFC, México D.F. 559p.

- Miller, R.R., Minckley, L.W. y Norris, M.S. (2005). Freshwater fishes of México. Chicago, United States of America: The University of Chicago Press, 490 p.
- Miranda, R., Galicia, D., Pulido-Flores, G., & Monks, S. (2008). First record of *Girardinichthys viviparus* in Lake Tecocomulco, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 73, 317-322. doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01929.x
- Mizumoto, N., Miyata, S. y Pratt, S. C. (2019). Inferring collective behaviour from a fossilized fish shoal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286 (1903), 20190891. doi.org/10.1098/rspb.2019.0891
- Moyle, P.B. y Marchetti, M.P. Predicting Invasion Success: Freshwater Fishes in California as a Model, *Biological Science*, 56, Issue 6, June 2006, Pages 515–524. doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[515:PISFFI]2.0.CO;2
- Muñoz, R.A.V, (2020). Edad y crecimiento de *Poeciliopsis gracilis* en el bordo de Amate Amarillo, Morelos. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México. 95 p
- Olivera-Tlahuel, C. (2017). La reacción entre la superfecundación, placentación, retención de esperma y tamaño del embrión en peces vivíparos de la familia Poeciliidae. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 145p.
- Palomera, H. V. (2018). Efecto de la convivencia generacional, ontogénica e inmediata del pez goodeido nativo *Girardinichthys multiradiatus* con el pez poecílido invasor *Pseudoxiphophorus bimaculatus* en condiciones de temperatura distintas en el comportamiento de forrajeo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 54 p
- Palomera-Hernández, V. (2022). Biodiversidad de la comunidad de peces vivíparos en el Río Tula, Hidalgo, y desarrollo del comportamiento de audacia del pez invasor más dominante en el río. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. México. 52 p
- Paulo-Maya, J. y Ramírez-Enciso, A. (1997). Spatio-temporal distribution of the ichthyofauna of the rio Cutzamala, Michoacan, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 45:845–853.
- Pollux, B. J. A., Pires, M. N., Banet, A. I., y Reznick, D. N. (2009). Evolution of placentas in the fish family Poeciliidae: an empirical study of macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 271.
- Ramírez-Carrillo, E. y Macías-García, 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., Ramírez-Herrejón, J. P., Medina-Nava, M., Hernández-Morales, R. y Domínguez-Domínguez, O. (2017). Reproductive biology of the invasive species *Pseudoxiphophorus bimaculatus* and *Poecilia sphenops* in the Teuchitlán River, México. *Journal of Applied Ichthyology*, 34, 81–90p. doi.org/10.1111/jai.13543
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rixon, C. A. M., Duggan, I. C., Bergeron, N. M. N., Ricciardi, A. y Macisaac, H. J. (2005). Invasion risks posed by the aquarium trade and live fish markets on the Laurentian Great Lakes. *Biodiversity and Conservation*, 14(6), 1365-1381p. doi.org/10.1007/s10531-004-9663-9

- Reznick, D., Meredith, R. y Collette, B. B. (2007). Independent evolution of complex life history adaptations in two families of fishes, live-bearing halfbeaks (Zenarchopteridae, Beloniformes) and Poeciliidae (Cyprinodontiformes). *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(11), 2570-2583.
- Rodríguez, C. M. (1997). Phylogenetic analysis of the tribe *Poeciliini* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia*, 663-679.
- Ruiz, G. M., Fofonoff, P. W., Carlton, J. T., Wonham, M. J. y Hines, A. H. (2000). Invasion of coastal marine communities in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Annual review of ecology and systematics*, 31(1), 481-531.
- Santiago-Arellano, A., Palomera-Hernandez, V., y Camacho-Cervantes, M. (2021). Con-and heterospecific shoaling makes invasive guppies more risk taking. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 624245. doi.org/10.3389/fevo.2021.624245
- Simberloff, D. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward (Second Edition). Academic Press. 357-368p. doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00251-3.
- Snelson, F. F. Jr (1989). Social and environmental control of life history traits in poeciliid fishes. In Meffe, G. K. y Snelson, F. F. Jr (Eds.), *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)* (pp. 149–161). Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.
- Sumpter, D. J. T. (2010). *Collective Animal Behavior*. Princeton University Press.
- Suárez-Rodríguez, M., del-Val, E., Domínguez-Domínguez, O., Ojanguren, A. F. y Camacho-Cervantes, M. (2023). Population growth and behavioural interactions of a critically endangered fish with co-occurring native and exotic species. *Freshwater Biology*, 68(4), 698-710.
- Swaney, W., Kendal, J., Capon, H., Brown, C., Laland, K. N. (2001). Familiarity facilitates social learning of foraging behaviour in the guppy. *Animal Behaviour*, 62(3), 591-598. doi.org/10.1006/anbe.2001.1788.
- Taylor, C. M. y Hastings, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters* 8 : 895-908. doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00787.x
- Thorlacius, M., Brodin, T. (2018). Investigating large-scale invasion patterns using-small scale invasion successions phenotypic differentiation of the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) at invasion fronts. *Limnology and Oceanography* 63:702–713. doi.org/10.1002/lno.10661.
- Torres-Orozco, R. E. y Pérez-Hernández, M. A. (2011). Los peces de México: una riqueza amenazada. *Revista Digital Universitaria*, 12(1), 1-15.
- Trujillo-Jiménez, P., y Toledo Beto, H. (2007). Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata* y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Revista de Biología Tropical*, 55, 603-615p.
- Vitule, J. R. S., Freire, C. A. y Simberloff, D. (2009). Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and fisheries*, 10(1), 98-108. doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00312.x
- Wallerius, M.L., Naslund, J., Koeck, B., Johnsson, J.I. (2017). Interspecific association of brown trout (*Salmo trutta*) with non-native brook trout (*Salvelinus fontinalis*) at the fry stage. *Ethology*, 123, 933–941. doi.org/10.1111/eth.12692.

- Ward, A. J. W., Axford, S. y Krause, J. (2002). Mixed-Species Shoaling in Fish: The Sensory Mechanisms and Costs of Shoal Choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52(3), 182-187p.
- Ward, A. J. W., Webster, M. M., Magurran, A. E., Currie, S., y Krause, J. (2009). Species and population differences in social recognition between fishes: a role for ecology?. *Behavioral Ecology*, 20(3), 511-516.
- Ward, A. J. W. (2014). Intraspecific Social Recognition in Fishes via Chemical Cues. En Sorensen, P. W. y Wisenden, B.D. (Eds.), *Fish Pheromones and Related Cues* (113-130). John Wiley & Sons, Inc. doi:10.1002/9781118794739
- Wisenden, D.B. (2002). Chemical Cues That Indicate Risk of Predation En Sorensen, P. W. y Wisenden, B.D. (Eds.), *Fish Pheromones and Related Cues* (131-148). John Wiley & Sons, Inc. doi:10.1002/9781118794739