



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**

FACULTAD DE BIOLOGÍA



PROGRAMA INSTITUCIONAL DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
OPCIÓN: (CONSERVACIÓN Y MANEJO DE RECURSOS NATURALES)

**EL PAPEL ESPACIO-TEMPORAL DE LA ICTIOFAUNA NO NATIVA EN
EL ENSAMBLAJE DE PECES DEL RÍO TEUCHITLÁN, JALISCO**

TESIS QUE PRESENTA

M. en C. VALENTIN MAR SILVA

PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

DIRECTOR DE TESIS: D. en C. YVONNE HERRERÍAS DIEGO

CODIRECTOR DE TESIS: D. en C. MARTINA MEDINA NAVA

**LABORATORIO DE BIOLOGÍA ACUÁTICA Y LABORATORIO DE FAUNA
SILVESTRE, FACULTAD DE BIOLOGÍA, UMSNH**

Morelia, Michoacán, diciembre 2020

Dedicatoria

A mis padres, Teresina y Don Vale, porque sin ellos no existiría.

A mis hermanos, Luis y Adán, porque sin ellos no sería el mismo.

A mi esposa, Yvys, porque su amor me hace mejor.

A mi hijo, Matteo, porque eres mi fuerza.

Para Tina, Adán y Fernando, me hacen falta...

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para realizar mis estudios de doctorado no. 509825. Este trabajo obtuvo financiamiento de Chester Zoo, the Mohammed Bin Zayed Species Conservation Fund, la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), L'association Beauval Nature Pour la Conservation et la Recherche, Haus des Meeres Aqua Terra Zoo, Poecilia Scandinavia, European Union of Aquarium Curators, Wilhelma Zoological-Botanical Garden and Ostrava Zoo.

A la División de Estudios de Posgrado of Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por el soporte financiero para la revisión de idioma de los manuscritos sometidos.

A los miembros del Laboratorio de Biología Acuática de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH); al M. en C. Rubén Hernández Morales, Sesangari Galván, Oscar Gabriel Ávila Morales, Arely Ramírez García, Alejandro Chavez, Xóchitl Manríquez, Marcos Noe Zacarias, Pedro de Jesús Martínez Morales, Kathia Gabriela, Fabiola Meza, José Francisco Evaristo Moreno, Isabela Hernández, Flor Vera, Liliana Pacheco, Milca Reyes, por su asistencia en el trabajo de campo y laboratorio.

Al Dr. Norman Mercado Silva por su apoyo en la preparación de isotopos estables, aún quedan pendientes terminar esos trabajos.

Al M. en C. Rubén Hernández por su invaluable ayuda en la comprensión del sistema lotico de Teuchitlán, sus consejos y las risas compartidas.

Al Dr. Javier Ponce Saveedra por su apoyo y comentarios vertidos a las versiones preliminares del manuscrito de ensamblaje.

A los miembros de mi comité doctoral:

Al Dr. Luis Mendoza Cuenca por su enriquecedora aportación al trabajo de tesis, por sus consejos y por su apoyo en la revisión de los manuscritos.

Al Dr. Juan Pablo Ramírez Herrejón por sus consejos, su atención y su dedicación en convertirme en un mejor profesional. Su guía desde el inicio de mi carrera ha sido invaluable para mi formación profesional. Por su gran amistad.

Al Dr. Omar Domínguez Domínguez, su guía me ha permitido mejorar. Sus consejos han sido invaluable para mí, y si hoy tengo potencial para seguir en la carrera académica se debe a su gran capacidad como formador de recursos humanos. Gracias Omar, espero seguir aprendiendo de todo lo mucho que sabes.

A la Dra. Yvonne Herrerías Diego, por confiar en mí y permitir mi desarrollo. Porque su apoyo y su consejo trascendía lo académico y me brindo siempre su amistad y respeto, sin mencionar su gran respaldo económico. Sin su guía y acompañamiento no podría haber terminado este trabajo, su entusiasmo para la ciencia siempre me motiva a continuar.

A la Dra. Martina Medina Nava por ser mi madre académica, por acompañarme en todo mi proceso, por tenerme paciencia y por ayudarme a ser mejor. Espero que algún día se pueda sentir orgullosa del biólogo que formó. Gracias por todo, no me alcanzan las palabras.

A mi familia.

A mi esposa Ivette que es mi gran amiga, confidente, compañera, consejera, banquera, psicóloga, médico y un largo etc. Gracias por estar allí, por que tú eres el motivo por el que sigo peleando cuando ya no tengo ni fuerza.

A mi hijito Matteo, gracias por llegar a llenar mi vida pequeño gigante, eres lo mejor que me ha pasado.

A mi hermano Luis, gracias por ser mi compañero en campo, laboratorio y vida. Sin su apoyo yo solo no podría. A mi hermano Adán, gracias por su apoyo fundamental para mantenerme en el camino.

Gracias a mis papás Teresina y Don Vale sin ellos no habría nada, gracias porque todavía hoy solo soy su niño.

Índice

| | |
|---|-----|
| 1.1- Resumen | 1 |
| 1.2- Abstract | 3 |
| 2.1-Introducción | 5 |
| 2.2.-Perspectiva biológica de la ictiofauna del río Teuchitlán | 6 |
| 2.3.-Las especies no nativas. | 8 |
| 2.4.-Estructura de la comunidad y ecología trófica de peces. | 10 |
| 2.5.- Justificación | 11 |
| 2.6.1- Pregunta general..... | 12 |
| 2.6.2- Preguntas particulares: | 12 |
| 2.7.1.- Hipótesis | 12 |
| 2.8.1.- Objetivo general..... | 12 |
| 2.8.2.- Objetivos particulares | 13 |
| 3.-Capítulo 1 “Spatial and temporal variation of fish assemblage structure in a Neotropical Mexican River” | 14 |
| 4.-Capítulo 2 “Trophic biology of the twospot livebearer (<i>Pseudoxiphophorus bimaculatus</i> Heckel 1848) an invasive fish in Teuchitlán River, central Mexico” | 53 |
| 5.1.- Discusión general | 97 |
| 5.2.- Condiciones de perturbación humana en el Río Teuchitlán y posibles efectos de las especies no nativas..... | 97 |
| 5.3.- Biología trófica de <i>P. bimaculatus</i> y su posible efecto sobre la ictiofauna nativa. | 99 |
| 5.4.- Recomendaciones de conservación y manejo. | 101 |
| 6.- Conclusiones generales | 103 |
| 7.-Referencias | 105 |
| 8.1.- Anexo 1. Nota de investigación publicada en la revista “Hidrobiológica”..... | 112 |
| 8.2.- Anexo 2. Artículo de divulgación publicado en la revista C+Tec | 116 |
| 8.3.- Anexo 3. Artículo de divulgación enviado a la revista “ <i>Revista Digital Ciencia UAQRO</i> ” | 124 |
| 8.4.- Anexo 4. Lista ilustrada de los artículos alimenticios encontrados en el contenido estomacal de las especies de peces del Río Teuchitlán | 136 |

1.1- Resumen

La cuenca del río Ameca, en el estado de Jalisco, ha registrado una reducción mayor al 60% de la diversidad de peces y un incremento en el número de especies introducidas, con seis. En el río Teuchitlán, ubicado en la parte alta de esta cuenca, el número de especies de peces disminuyó de 18 a tan solo siete, y de estas, tres son introducidas. Se considera que la pérdida de especies de peces dulceacuícolas es un fenómeno multifactorial, pero se señala que la introducción de ictiofauna no nativa es una de las principales causas del declive de las especies nativas a nivel global. A pesar de esto, el efecto de las especies ícticas no nativas en la dinámica del ensamblaje se desconoce y por lo tanto no se ha estimado el impacto real que presentan sobre la fauna nativa bajo las condiciones presentes. El objetivo del presente trabajo fue determinar el papel que desempeñan las especies no nativas en la estructura del ensamblaje íctico y la estrategia trófica de la especie invasora *Pseudoxiphophorus bimaculatus* en sitios ambientalmente diferentes del río Teuchitlán. Se determinaron cinco sitios de muestreo a lo largo del río, en cada uno se obtuvieron las características ambientales. Para la obtención del material biológico se utilizó una red de tipo chinchorro de 6 m de largo, 2.29 m de largo, y con una luz de malla de 0.5 cm, además se empleó un equipo de electropesca de mochila. Los peces fueron fijados en formol y preservados en alcohol. Los materiales y métodos fueron divididos en dos de acuerdo con los capítulos: 1) Para la estructura comunitaria los peces fueron separados por especie, contados y pesados. Se evaluó el índice de valor de importancia, curvas de rango de abundancia, la diversidad verdadera de orden 0 (riqueza específica), diversidad verdadera de orden 1 (especies abundantes) y diversidad verdadera de orden 2 (especies dominantes). Para el análisis estadístico se emplearon análisis multivariados exploratorios (análisis de componentes principales) de correlación no paramétrica de Spearman, pruebas de ANOVA, así como escalamiento multidimensional (MDS) para explorar la relación entre la abundancia y las características ambientales. 2) Para establecer la biología trófica de *P. bimaculatus*, de manera individual se obtuvo la longitud patrón y peso de cada organismo, se analizaron los contenidos estomacales de un total de 631 individuos, los cuales se disectaron y se les extrajo el tracto digestivo, realizando el análisis cuantitativo y cualitativo. Se determinó su posición trófica (PT), amplitud de nicho (Índice de Levin), y la importancia relativa (IIR). Se utilizó el índice de Horn para evaluar el traslape de dieta. Para el análisis estadístico se emplearon pruebas de ANOVA y se aplicó un análisis de PERMANOVA con la finalidad de explorar diferencias de la dieta de *P. bimaculatus*.

Los resultados de la estructura del ensamblaje mostraron para el río Teuchitlán una composición de 10 especies de peces (seis no nativas), donde el pecilido no nativo *P. bimaculatus* fue dominante, y la abundancia y biomasa de especies no nativas excedió el 50% en todos los sitios y estaciones. La diversidad y la abundancia de peces nativos fueron mayores en los sitios río arriba, que presentaron mayor cantidad de oxígeno disuelto y menor cantidad de nitratos. Los resultados de la dieta de *P. bimaculatus* indica que esta especie consume principalmente insectos terrestres, pero presentaron una tendencia herbívora en algunos sitios. Se presentó un comportamiento trófico generalista en la época húmeda y un comportamiento especializado en la época seca, ocupando diferentes niveles tróficos y presentando un ancho trófico variable. Esta estrategia de alimentación flexible permite a *P. bimaculatus* explotar recursos de diferentes niveles tróficos. El alto consumo (% RII > 50) de insectos terrestres podría indicar que *P. bimaculatus* puede transportar energía alóctona al río. Las conclusiones principales del trabajo son: 1) La ictiofauna nativa del río Teuchitlán ha sido reemplazada por especies no nativas. Sin embargo, esta disminución de las especies de peces nativas parece deberse no solo a la interacción con especies no nativas, sino también a los múltiples impactos humanos en el sistema lótico. 2) Además, el alto potencial invasor de *P. bimaculatus* representa un riesgo para los ecosistemas de agua dulce del centro de México, una región que ha sido reconocida como un hotspot para la conservación de peces de agua dulce.

Palabras clave: Conservación biológica, ecología trófica, especies no nativas, invasiones biológicas, impactos humanos.

1.2- Abstract

The Ameca river basin, in Jalisco, Mexico, has registered a drastic reduction in fish diversity and an increase in the number of introduced species. In the Teuchitlán River, located in the upper part of this basin, the number of fish species decreased from 18 to only seven, and of these, three are introduced. The local extinction of freshwater fish species is a multifactorial phenomenon, but it is pointed out that the introduction of non-native ichthyofauna is one of the main causes of the decline of native fishes in the site. Despite this, the effect of non-native fish species on assemblage dynamics is unknown and therefore the real impact they present on native fauna under the present conditions has not been estimated. The objective of the study was to determine the role played by non-native species in the structure of the fish assemblage and the trophic strategy of the invasive species *Pseudoxiphophorus bimaculatus* in environmentally different sites of the Teuchitlán River. Five sampling sites were determined along the river, in each one the environmental characteristics were obtained. To obtain the biological material, a 6 m long seine net with a mesh size of 0.5 cm was used, in addition a backpack electrofishing equipment was used. The fish were fixed in formalin and preserved in alcohol. The materials and methods were divided into two according to the chapters: 1) For the assemblage structure the fish were separated by species, counted and weighed. The Importance Value Index, abundance range curves, true diversity of order 0 (specific richness), true diversity of order 1 (abundant species) and true diversity of order 2 (dominant species) were evaluated. An exploratory multivariate analyzes (Principal Component Analysis) of Spearman's non-parametric correlation, ANOVA tests were performed for statistical analysis, as well as multidimensional scaling (MDS) were used to explore the relationship between abundance and environmental characteristics. 2) To establish the trophic biology of *P. bimaculatus*, the standard length and weight of each organism was obtained individually, the stomach contents of a total of 631 individuals were analyzed which were dissected and the digestive tract was extracted, performing the quantitative analysis and qualitative. Their Trophic Position (PT), Niche width (Levin's Index), and Relative Importance (IIR) were determined. The Horn index was used to evaluate diet overlap. For the statistical analysis, ANOVA tests were used and a PERMANOVA analysis was applied to explore differences in the diet of *P. bimaculatus*.

The results of the assemblage structure for the Teuchitlán river showed a composition of 10 species of fish (six non-native), where the non-native poeciliid *P. bimaculatus* was dominant, and the

abundance and biomass of non-native species exceeded 50% in all sites and stations. The diversity and abundance of native fish were greater in the upstream sites, which presented the highest amount of dissolved oxygen and the least amount of nitrates. The results of the diet of *P. bimaculatus* indicate that this species consumes mainly terrestrial insects, but showed an herbivorous tendency in some places. There was a generalist trophic behavior in the wet season and a specialized behavior in the dry season, occupying different trophic levels and presenting a variable trophic width. This flexible feeding strategy allows *P. bimaculatus* to exploit resources of different trophic levels. The high consumption (% RII > 50) of terrestrial insects could indicate that *P. bimaculatus* can transport non-native energy to the river. The main conclusions of the work are: 1) The native ichthyofauna of the Teuchitlán River has been replaced by non-native species. However, this decline in native fish species seems to be due not only to interaction with non-native species, but also to multiple human impacts on the lotic system 2) Furthermore, the high invasive potential of *P. bimaculatus* represents a risk for the freshwater ecosystems of central Mexico, a region that has been recognized as a hotspot for the conservation of freshwater fish.

Keywords: Biological conservation, biological invasions, human impacts, non-native species, trophic ecology.

2.1-Introducción

La cuenca del río Ameca, en el centro de México, es de importancia biológica debido a que se ha identificado como un centro de endemismo para la ictiofauna (Miller y Smith, 1986), esta región alberga un alto número de especies endémicas, con aproximadamente 70% de sus especies no compartidas con otros cuerpos de agua del centro de México (Lyons et al., 1998; Domínguez-Domínguez, 2008a). En el río Teuchitlán, ubicado en la porción alta de la cuenca del Ameca, se han descrito por lo menos cuatro especies de peces cuya distribución está restringida solo a este río y manantiales aledaños.

Sin embargo, en la actualidad se ha reducido el número de especies presentes en el río Teuchitlán (López López y Paulo-Maya, 2001). La biodiversidad de peces se encuentra en riesgo principalmente por la pérdida de hábitat, el uso de los recursos acuáticos para satisfacer las necesidades de la población, la contaminación y la introducción de especies no nativas de peces (de la Vega-Salazar *et al.*, 2003a; Dzul-Caamal *et al.*, 2013).

La introducción de especies no nativas y el impacto que tienen en ecosistemas acuáticos es un fenómeno biológico que merece atención prioritaria (Gozlan, *et al.*, 2010), a nivel mundial se reconoce que es una importante causa de pérdida de biodiversidad, ocasiona daños económicos e incluso puede representar un riesgo para la salud pública (Vitousek *et al.*, 1996; Daszak, 2000; Mack *et al.*, 2000; van der Veer y Nentwig, 2014.). Por los efectos que tienen sobre la estructura biológica de los ecosistemas, se ha determinado que son uno de los principales conductores del cambio en los sistemas naturales acuáticos (Strayer, 2010).

A pesar de lo anterior, en el río Teuchitlán no se ha evaluado el papel que las especies no nativas de peces juegan en la estructura comunitaria o trófica. Las especies no nativas de Teuchitlán son principalmente pecilidos (*Poecilia sphenops*, *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, *Xiphophorus*

hellerii, *Xiphophorus maculatus*) y tilapia (*Oreochromis aureus*). La tilapia en otros sistemas presenta hábitos alimentarios vegetarianos, mientras que los pecílidos incluyen insectos en su dieta (Jiménez-Badillo y Nepita-Villanueva, 2000; Trujillo-Jiménez y Toledo-Beto, 2007; Ramírez-Herrejón, 2013), por lo tanto, poseen diferentes hábitos alimentarios, pero en general se caracterizan por una tendencia de omnívoria.

La evaluación de la estructura comunitaria es importante para el fortalecimiento de estrategias de conservación de las especies nativas, y con la finalidad de plantear medidas eficientes de manejo de las especies introducidas. Por otro lado, la evaluación de la ecología trófica de las especies no nativas es vital para entender el potencial impacto de estas en la función comunitaria. A pesar de esto, en las condiciones del río Teuchitlán se desconoce cuál es el papel de las especies no nativas en la dinámica comunitaria.

2.2.-Perspectiva biológica de la ictiofauna del río Teuchitlán

La cuenca del río Ameca es de los centros de endemismos de peces dulceacuícolas más importantes del país (Miller y Smith, 1986). En el río Teuchitlán, ubicado dentro de la porción alta de la cuenca del Ameca, se tiene reporte histórico de cuatro especies microendémicas de peces: *Ameca splendens*, *Skiffia francesae* y *Zoogoneticus tequila* de la familia Goodeidae y un miembro de la familia Cyprinidae *Notropis amecae*. Sin embargo, en la actualidad tres de ellas (*S. francesae*, *Z. tequila* y *N. amecae*) no se encuentran en el cuerpo de agua y posiblemente estén extintas en el medio natural, pero con poblaciones en cautiverio (De la Vega-Salazar *et al.*, 2003b; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008a). De las 18 especies de las que se tiene reporte para la zona solo es posible encontrar siete, tres de ellas introducidas (López-López y Paulo-Maya, 2001; Dzul-Caamal *et al.*, 2013).

La actividad económica principal de la región es la agroindustria, cuyos impactos son la fragmentación de los ecosistemas, efecto negativo en el suelo, agua y ambiente, así como provocar la pérdida de diversidad (SEMADET, 2014). A pesar de que la principal actividad no es forestal, se reporta una tasa de deforestación alta y sostenida. Esto se debe a que en la región se presenta una modificación de la vegetación nativa para cultivos, con aproximadamente el 50% de la extensión del municipio de Teuchitlán destinado a la agricultura, principalmente de caña de azúcar (SEMADET, 2014)

Por lo tanto, los aspectos que se consideran como determinantes en la problemática ambiental y pérdida de biodiversidad son la contaminación de los cuerpos de agua por las descargas de agua sin tratar derivada de los ingenios azucareros, así como la construcción del reservorio de la Vega que impide el desplazamiento de las especies entre los sistemas acuáticos (SEMADET Jalisco, 2014), además de la introducción de ictiofauna no nativa como la tilapia azul (*Oreochromis aureus*) (Dzul-Caamal *et al.*, 2013). Esto último es relevante pues se señala que la introducción de las especies no nativas es una de las principales causas de la parcial desaparición de la ictiofauna endémica en Teuchitlán (Webb y Miller, 1998; López López y Paulo-Maya, 2001, Domínguez-Domínguez, 2008b). Sin embargo, no se ha realizado una evaluación de las especies no nativas y su papel en la estructura de la comunidad íctica, o la función que presentan en la red trófica, así como tampoco se conoce el tipo de interacción que presentan con las especies nativas (De la Vega-Salazar, 2003a).

Al explorar la causa de la extinción de las dos especies de godeidos endémicos (*S. francesae* y *Z. tequila*), de la Vega-Salazar *et al.* (2003a) concluyen que la principal causa del decline de las poblaciones es la eutrofización y la fragmentación de hábitats; argumentando que la introducción de especies representa un riesgo menor para la comunidad íctica. Su evaluación radicó en un

análisis comparativo de las condiciones fisicoquímicas del agua y del hábitat en sitios donde se encuentran la especie cercanamente relacionada *Zoogoneticus quitzeoensis*, de esta forma la degradación de hábitat representa el mayor riesgo para las especies nativas, debido a que restringe la distribución a sitios con mejores características de hábitat (mayor oxígeno, transparencia, menor contaminación etc.) y por tanto enfrenta a las poblaciones con fenómenos estocásticos que pueden ocasionar la extinción de la (Vega-Salazar *et al.*, 2003a).

En condiciones de semicautiverio Escalera-Vázquez (2006) encontró que, en condiciones limitantes de alimento, la especie no nativa *Poecilia mexicana* presenta mayor supervivencia y crecimiento que las especies nativas *Ameca splendens*, *Goodea atripinnis* y *Zoogoneticus tequila* de Teuchitlán. Además, se observó traslape de dieta entre las especies. Su conclusión es que la especie no nativa puede desplazar competitivamente a las nativas en condiciones limitantes de recursos tróficos. Sin embargo, es necesario evaluar la estructura comunitaria y trófica en las condiciones naturales para poder conocer el efecto real de las especies no nativas.

2.3.-Las especies no nativas.

La problemática de las especies no nativas es una de las principales preocupaciones ambientales de interés público (Gozlan *et al.*, 2010). A nivel mundial la introducción de especies ícticas dulceacuícolas no nativas es debida a las actividades humanas, y la principal causa es la acuicultura comercial (Welcomme, 1988; Bartley y Subasinghe, 1996; Gozlan *et al.*, 2010). Pero también se ha documentado otras causas como el acuarismo, la pesca deportiva, mejora de las pesquerías (Gozlan *et al.*, 2010) e incluso han sido introducidos por prácticas religiosas/cultural, por ejemplo a manera de rituales conocidos como ofrendas (Corona-Santiago, 2013).

El efecto negativo de la introducción de especies sobre los ecosistemas y sobre las comunidades de peces son diversos y se presentan en diferentes escalas (Mack, *et al.*, 2000). Se ha documentado que pueden depredar otras especies de peces (Brown y Moyle, 1991; McIntosh y Townsend, 1995; Kitchell *et al.*, 1997; Shurin, 2001; Balirwa *et al.*, 2003; McDowall, 2006; Weyl y Lewis, 2006; Bampfylde y Lewis, 2007; Yonekura *et al.*, 2007), generar competencia por los recursos alimenticios con los organismos nativos (Gurevitch *et al.*, 1992; Fausch, 1998; Potapov y Lewis, 2004; Simon *et al.*, 2004; Caiola y Sostoa, 2005; McDowall, 2006; Zimmerman y Vondracek, 2006; Blanchet *et al.*, 2007; van der Veer y Nentwing, 2014), hibridar con poblaciones nativas de especies cercanamente emparentadas (Pullan y Smith, 1987; Scribner *et al.*, 2001; Allendorf *et al.*, 2004; Costedoat *et al.*, 2004, Costedoat *et al.*, 2005; Hanfling *et al.*, 2005; D'Amato *et al.*, 2007), modificar el hábitat en el que se naturalizan (Moyle, 1986; Brown y Moyle, 1991, 1997; Kitchell *et al.*, 1997; Tejerina-Garro *et al.*, 2005; McDowall, 2006) o introducir patógenos en poblaciones silvestres (Bartley y Subasinghe, 1996; Blanc, 1997, 2001; Daszak, 2000; Gaughan, 2002; Gozlan *et al.*, 2005, Gozlan *et al.*, 2006).

Las especies de peces no nativas pueden presentar características ecológicas generalistas que facilitan su establecimiento (Bartley y Subasinghe, 1996; Gozlan *et al.*, 2010), tienen una alta eficiencia reproductiva, caracterizada por una alta fertilidad y sobrevivencia de las crías. Así mismo, poseen alta plasticidad trófica, lo que les permite obtener recursos alimenticios de una manera eficiente (Gido y Franssen, 2007; Gozlan *et al.*, 2010). El establecimiento de una población introducida permite considerar a una especie como no nativa naturalizada (Gozlan *et al.*, 2010), pero solo se consideran como no nativas invasoras a aquellas que ocasionan daños a la comunidad nativa, pérdidas económicas o riesgo en la salud pública (IUCN, 2000; Riley, 2005; Gozlan *et al.*, 2010; DOF, 2016)

Sin embargo, no en todos los casos constituyen una amenaza, y en algunos lugares no se ha encontrado evidencia de relación negativa entre estas y las comunidades nativas (Britton *et al.*, 2007). Por lo que, su efecto en los sistemas invadidos no es completamente predecible (Gozlan *et al.*, 2010), depende de la combinación con factores bióticos/abióticos y las actividades humanas (Simon *et al.*, 2004; Ramírez-Herrejón *et al.*, 2013).

La evaluación de los efectos que las especies de peces no nativas sobre la fauna nativa se realiza mayormente en experimentos de mesocosmos (Shurin, 2001; Caiola y Sostoa, 2005; Escalera-Vázquez, 2006; Zimmerman y Vondracek, 2006), condiciones de laboratorio (McIntosh y Townsend, 1995) o modelos matemáticos, biológicos o bioenergéticos (Kitchell *et al.*, 1997; Fausch, 1998; Potapov y Lewis, 2004; Bampfylde y Lewis, 2007), mientras que los estudios en cuerpos de agua naturales son escasos (Ribeiro y Leunda, 2012) Por tanto, evaluar el papel que juegan las especies no nativas de peces en el río Teuchitlán, un sistema lotico tropical natural, puede ayudar a la comprensión de los impactos reales de las especies no nativas y de esta forma poder planificar estrategias de manejo y conservación de la fauna nativa y la naturalizada.

2.4.-Estructura de la comunidad y ecología trófica de peces.

En el río Teuchitlán no existen reportes respecto a la estructura comunitaria de peces, su ictiofauna ha sido ampliamente estudiada con fines taxonómicos para describir especies (por ejemplo, Miller y Smith, 1986; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008b; Pérez-Rodríguez *et al.*, 2009). Esta ausencia de trabajos se debe a que en el río no se explotan las especies de manera comercial y solamente se reporta la pesca deportiva, a diferencia de la presa de la Vega, donde hay pesquerías se dirigen principalmente a la tilapia (SEMADET Jalisco, 2014).

Por otro lado, la estimación del gremio y nivel trófico nos permite inferir el uso de los recursos por las especies ícticas (Bearhop *et al.*, 2004). En ríos tropicales se ha encontrado que las redes tróficas están ampliamente interconectadas (Jepsen y Winemiller, 2002; Layman *et al.*, 2005), esto debido a que los peces hacen uso de diversas fuentes energéticas y por lo tanto la complejidad trófica es muy alta (Davis *et al.*, 2012). Se ha propuesto para arroyos tropicales que las especies no nativas se insertan en un nivel trófico inferior al ocupado originalmente por la fauna nativa, normalmente las especies no nativas de peces son omnívoras y la amplitud de dieta que presentan no restringe el uso de los recursos disponibles (Gido y Franssen, 2007).

2.5.- Justificación

El papel que las especies no nativas juegan en ecosistemas nativos es un fenómeno biológico de interés (Bartley y Subasinghe, 1996; Daszak, 2000; IUCN. 2000; Gozlan *et al.*, 2010). El riesgo para la fauna silvestre derivado de la introducción de especies ha sido probado bajo diferentes condiciones y escalas ambientales, por lo tanto, es de vital importancia para la conservación y manejo entender el papel de las especies introducidas en los sistemas naturales como Teuchitlán.

A pesar del riesgo potencial de las especies no nativas, por ejemplo, la tilapia (*Oreochromis* spp.), pecilidos (*Xiphophorus hellerii*, *Xiphophorus maculatus*, *Pseudoxiphophorus bimaculata*), entre otros, no se ha evaluado el efecto que las especies introducidas tienen sobre los peces en el río Teuchitlán y por lo tanto es necesario realizar estudios para conocer su impacto sobre la estructura trófica y comunitaria. Esto es indispensable para planes de manejo, pues una vez establecida una especie no nativa su remoción no siempre es viable, por la función que representa en el sistema, el esfuerzo necesario o el alto costo.

Debido a la alarmante reducción mayor al 60% de la diversidad de peces en los manantiales y río Teuchitlán es necesario desarrollar estrategias de conservación. El estudio de la dinámica estructural y funcional de la comunidad ofrece una medida de las interacciones biológicas y biótico-ambientales. Estas medidas serán útiles para fortalecer las acciones de preservación de la fauna nativa del río, así como realizar el manejo de las especies no nativas introducidas.

2.6.1- Pregunta general

¿Cuál es el papel que desempeña la ictiofauna no nativa en la estructura del ensamblaje de peces y cuál es la estrategia trófica de la especie invasora *P. bimaculatus*, de manera temporal bajo las condiciones ambientales actuales?

2.6.2- Preguntas particulares:

1. ¿Cómo se caracteriza temporalmente el ensamblaje de peces en composición, diversidad y dominancia a lo largo del gradiente ambiental longitudinal del río Teuchitlán y como se relaciona con las características del hábitat?
2. ¿Cuál es la variación temporal de los hábitos alimentarios de la especie invasora *P. bimaculatus* y como se relacionan con las características del río Teuchitlán?

2.7.1.- Hipótesis

La ictiofauna no nativa en el Río Teuchitlán es dominante espacial y temporalmente en la estructura del ensamblaje de peces en términos de abundancia (densidad y biomasa), bajo las condiciones de perturbación humana presentes.

Además, espacial y temporalmente la especie invasora *P. bimaculatus* presenta una variación espacial y temporal en la estrategia trófica que desarrolla en el río Teuchitlán, que le permite aprovechar alimento de diferentes niveles tróficos y bajo diferentes condiciones de hábitat.

2.8.1.- Objetivo general

Determinar el papel que desempeñan las especies de peces no nativas en la estructura del ensamblaje íctico y la estrategia trófica de la especie invasora *P. bimaculatus*, de manera temporal en sitios ambientalmente diferentes del Río Teuchitlán.

2.8.2.- Objetivos particulares

1. Caracterizar temporalmente el ensamblaje de peces a lo largo de un gradiente ambiental longitudinal (i.e. Manantial, cauce y desembocadura) en el Río Teuchitlán.
2. Explorar la relación entre los parámetros fisicoquímicos locales del agua y los cambios en los conjuntos de peces a lo largo del río Teuchitlán.
3. Determinar el gremio trófico, amplitud de dieta, omnivoría, nivel trófico y estrategia trófica de la especie invasora *P. bimaculatus*, de manera temporal a lo largo del gradiente ambiental longitudinal en el Río Teuchitlán.
4. Analizar la variación temporal, espacial y ontogenética de la dieta de la especie invasora *P. bimaculatus* en el Río Teuchitlán.

3.-**Capítulo 1** “Spatial and temporal variation of fish assemblage structure in a Neotropical Mexican River”

Manuscrito enviado a la “Revista Mexicana de Biodiversidad”

Mar et al.-Fish assemblage structure in a Neotropical River.

Spatial and temporal variation of fish assemblage structure in a Neotropical Mexican River

Variación espacial y temporal de la estructura del ensamblaje de peces en un río

Neotropical mexicano

Valentin Mar-Silva^{1, 2, a}

Yvonne Herreras-Diego^{2, 3, b *}

Martina Medina-Nava^{2, c}

Juan Pablo Ramírez-Herrejón^{4, d}

Luis Mendoza-Cuenca^{2, 3, e}

Ruben Hernandez-Morales^{2, f}

Omar Domínguez-Domínguez^{2, 3, g}

¹Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San

Nicolás de Hidalgo, C.P. 58030 Morelia, Michoacán, México. maresilva@live.com^a

<https://orcid.org/0000-0003-2590-341X>

²Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, C.P. 58030 Morelia,

Michoacán, México *yonnediego@gmail.com <https://orcid.org/0000-0001-5037-8878>^b,

mnva0424@gmail.com^c, lfmendoza@umich.mx^e, quercusbios@hotmail.com^f,

goodeido@yahoo.com.mx^g.

³Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica para la Conservación de Recursos

Genéticos, Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, UNAM, C.P. 58190

Morelia, Michoacán, México

⁴CONACYT-Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro, C.P. 76230

Santiago de Querétaro, Querétaro, México. (JPRH) ramirezherrejon@gmail.com^d

Abstract

The introduction of non-native fish into the Teuchitlán River, in west-central Mexico, was suggested as a key factor behind the change in the fish assemblage, and even in the extinction of endemic species. The characterization of the fish assemblage and the relationship between fish abundance and the anthropogenic conditions were evaluated over a period of two years. Fish assemblage structure, species replacement, and dominance were examined along a longitudinal environmental gradient. Physical and chemical parameters of the water were recorded. The relationship between fish abundance and abiotic factors was inferred from multivariate analysis. The results showed that the non-native poeciliid *Pseudoxiphophorus bimaculatus* was dominant, and the abundance and biomass of non-native species exceeded 50% in all sites and seasons. Species diversity and native fish abundance were greater in upstream sites, which presented higher dissolved oxygen and lower nitrates. The native ichthyofauna of the Teuchitlán River has been replaced by non-native species. This decline of the native fish species seems to be due not only to the interaction with non-native species but also to the multiple human impacts on the lotic system.

Keywords BIODIVERSITY CONSERVATION; BIOTIC HOMOGENIZATION; HUMAN IMPACT; NATIVE ICHTHYOFAUNA.

Resumen

En el río Teuchitlán, Centro Oeste de México, se sugirió la introducción de peces no nativos como factor clave en el cambio del ensamblaje de peces e incluso en la extinción de especies endémicas. Durante dos años se caracterizó el ensamblaje de peces y la relación de la abundancia íctica con las condiciones antropogénicas. Se evaluó la estructura del ensamblaje de peces, el recambio y la dominancia a lo largo del gradiente ambiental longitudinal. Se registraron los parámetros físicos y químicos del agua. La relación de la abundancia de los peces con las características abióticas se infirió con análisis multivariado. El poecilido no-nativo *Pseudoxiphophorus bimaculatus* fue dominante, la abundancia y biomasa de las especies no-nativas fue mayor a 50% en todos los sitios y temporadas. La diversidad y la abundancia de las especies nativas fue mayor en los sitios de manantial con mayor contenido de oxígeno y menor concentración de nitratos. La ictiofauna nativa del río Teuchitlán ha sido reemplazada por especies no nativas. Sin embargo, la disminución de las especies de peces nativas parece deberse no solo a la interacción con las especies no nativas, sino como resultado de los múltiples impactos humanos sobre el sistema de lótico.

Palabras clave CONSERVACIÓN DE BIODIVERSIDAD; HOMOGENIZACIÓN BIÓTICA; ICTIOFAUNA NATIVA; IMPACTOS HUMANOS.

Introduction

The highest global biodiversity of fish occurs in the Neotropics, which comprises the region from central Mexico to the southern limits of South America, where more than 5000 species are found (Reis et al., 2003). The unsustainable application of environmental policies in Latin American countries and the consequent negative human impacts on the native biota and habitat imperils the conservation of freshwater fish (Pelicice et al., 2017). Anthropogenic effects such as species invasions, habitat degradation, deforestation, pollution, climate change, fragmentation, and overfishing are now reaching a planetary scale (Dudgeon et al., 2006; Collen et al., 2013). Human pressure on freshwater ecosystems thus represents the main negative impact on inland aquatic biota (Arthington et al., 2016).

The Teuchitlán River, in the headwaters of the Ameca River basin in central Mexico, is of considerable biological importance due to its four endemic freshwater fish species (Miller & Smith, 1986; Domínguez-Domínguez et al., 2006). The establishment of non-native species since, at least, 1977 is considered a key factor in the loss of the fish biodiversity at the Teuchitlán River (Webb & Miller, 1998; López-López & Paulo-Maya, 2001; De La Vega-Salazar et al., 2003b; Domínguez-Domínguez et al., 2008; Dzul-Caamal et al., 2013). These introductions include the aquatic weeds *Eichornnia crassipes* and *Pistia stratiotes* (SEMADET Jalisco, 2014), aquatic snails of the genera *Pomacea* and *Melanooides* and the fish species *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758), *Lepomis macrochirus* (Rafinesque, 1819), *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864), *Poecilia sphenops* (Valenciennes, 1846), *Xiphophorus hellerii* (Heckel, 1848), *Xiphophorus maculatus* (Günther, 1866), *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Heckel, 1848) and *Chapalichthys encaustus* (Jordan & Snyder, 1899) (López-López & Paulo-Maya, 2001; Ramírez-García et al., 2017; Mar-Silva et al., 2019). However, the contribution of non-native species to the fish assemblage is unknown.

The upper portion of the Ameca River basin has a long history of human perturbation due to land-use change for agricultural purposes (De La Mora-Orozco et al., 2013). Moreover, six decades of modification of the Teuchitlán River by human activities has had a negative effect on the fauna in the area. This includes the interruption of the natural watercourse due to the construction of the “La Vega” Dam in the 1950s, one of the strongest human impacts on the river (De La Mora-Orozco et al., 2014); alterations of the river banks to prevent flooding and for recreational purposes, the construction of bridges and netting to control aquatic weeds (Herrerías-Diego et al., 2019). Consequently, the riverbed has changed and undergone an increased accumulation of sediment with reduced riverbank interaction with the riparian system, and the river presents disruption of its habitat structure (Herrerías-Diego et al., 2019). Although there is no industrial activity near the river, pollution from the unregulated application of fertilizers and agrochemicals in the surrounding areas affects the aquatic environment via the indirect and direct discharge of contaminants into water bodies (Favari-Perozzi et al., 2003). In addition, unplanned human population growth leads to higher pollution along the length of the river, which is exacerbated by the lack of successful application of environmental policies (SEMADET Jalisco, 2014).

As a result of the above, and due to the interaction with non-native fish species and processes of human disturbance, the fish species assemblage at Teuchitlán River has changed over time (López-López & Paulo-Maya, 2001; Dzul-Caamal et al., 2013). In the early 1960s, 12 native fish species and no exotic species were reported, and the river was described as highly polluted and strongly used for human consumption and irrigation (Miller, Fitzsimons, 1971). In 1976, 12 native fish species and two non-native species (*Cyprinus carpio* and *Xiphophorus maculatus*) were located in the river (Kingston, 1978). A subsequent survey in 1977 showed that the native fishes were reduced drastically in number, possibly through competition with

introduced species, and that the riverbank was strongly modified with a continued presence of heavy pollution (Kingston, 1978). By the early 1990s, the same 12 native species were still found, but the number of exotic species had increased to six. By 1996, the numbers had declined to four native and three non-native species (López-López & Paulo-Maya, 2001; Dzul-Caamal et al., 2013).

The Teuchitlán endemic species *Notropis amecae* (Chernoff, Miller, 1986), *Skiffia francesae* (Kingston, 1978) and *Zoogoneticus tequila* (Webb, Miller, 1998) are not currently found in the Teuchitlán River (De La Vega-Salazar et al., 2003a; Domínguez-Domínguez et al., 2008; IUCN, 2017). The native species *Chirostoma jordani* (Woolman, 1894), *Poeciliopsis infans* (Woolman, 1894) and *Xenotoca melanosoma* (Fitzsimons, 1972) have not been found in the headwaters of the basin for the past 20 years (Lopez-Lopez & Paulo-Maya, 2001), and could, therefore, be locally extinct.

This study aimed to characterize the spatial and temporal fish assemblages along a longitudinal environmental gradient and to explore the relationship between the local physicochemical water parameters and changes in the fish assemblages along the Teuchitlán River. Considering the critical status of fish conservation in the river, this research is fundamental for future management plans.

Material and Methods

Study Area. The Teuchitlán River is an exorheic system at the headwaters of the Ameca River basin, in Jalisco State in west-central Mexico (Fig. 1). The Teuchitlán River is a first-order river of 1.5 km in length from its source at the springs of El Rincon to its mouth at La Vega Reservoir (López-López et al., 2004) with an average width of 15.9 m. According to the Köppen climate classification, modified by García (1988), the climate in the region is subtropical, classified as

semi-warm (A)Ca (the warmest of the wet-temperate climates). The town of Teuchitlán has a human population of ~3500 and is located along one bank of the river (INEGI, 2017).

Habitat characterization. Visual characterization of the river was performed during a prospective field trip for the identification of geomorphic units. Two main habitats were determined: springs (Sp), located in the upstream area, and river channel (Rv), located at the middle and end of the lotic system, near the mouth of the river at La Vega Reservoir.

Five sampling sites were chosen along the river: two of them in the springs habitat (sites SpA and SpB) and three in the river channel (sites RvC, RvD and RvE). In the visual characterization, human impacts on the physical river environment were found to be diverse and caused mainly by the partial concreting of the riverbank in the river channel and springs habitats. The springs at the river source are used for swimming and the river downstream of the springs is used for cattle watering. Cover of floating vegetation in the form of the non-native *Pistia stratiotes* is presented among the first section of the river channel. The stream receives discharges of untreated domestic sewage along its length, although this is more evident downstream (Medina-Nava *et al.*, 2016). (Fig. 1). Accordingly, these sites were selected to reflect differences in the river gradient and these different human impacts.

The substrate of the riverbed was characterized in reference to Bunte & Abt (2001), collecting particles in a traverse from bank-to-bank in order to cover the entire site. The first particle reached by hand was measured at its longest dimension with calipers (PRETUL® model 21454, precision 0.01 mm). One hundred particles were measured per site. Physical and chemical parameters of the water were recorded prior to fish sampling and evaluated following the criteria of the American Public Health Association, American Water Works Association, and the Water Environment Federation (Rice *et al.*, 1995). These parameters included temperature (°C), transparency (cm), pH, conductivity ($\mu\text{S}/\text{cm}$), dissolved oxygen (mg L^{-1}), turbidity (NTU),

nitrites (mg L^{-1}), nitrates (mg L^{-1}), sulfates (mg L^{-1}), chlorides (mg L^{-1}), and total dissolved solids (mg L^{-1}).

Fish sampling. Fish samples were collected bimonthly from January 2015 to November 2016. All samples were taken between 10.00 and 16.00 h. Three seasons were determined according to climatic variations (Jiménez-Román, 1994). The wet season extended from July to October, which presented the highest average precipitation at 260 mm. The dry season was sub-divided into the warm dry season from February to June (max. temp. $25.3\text{ }^{\circ}\text{C}$) and the cold dry season from November to January (min. temp. $16.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ in January) (Jiménez-Román, 1994; De La Mora-Orozco et al., 2014).

Fish were collected using a seine net (4.5 m in length, 2.3 m in height and with a mesh size of 1.35 mm) and by electrofishing (DC-backpack electrofisher model ABP-3, ETS Electrofishing Systems LLC, average power 200 watts, peak voltage $\sim 250\text{ V}$, peak current ~ 10 amps, pulse energy capability of 30 joules, 12 V acid battery, 18 amps). Through prospective sampling, we determined that both fishing methods provided a representative sample of the fish assemblage, capturing individuals from 9.35 mm to 160.38 mm in standard length; i.e., within the range of the maximum known standard length of the target fish species (Miller *et al.*, 2009). Their combined use is recommended for wadeable tropical streams and rivers (Rabeni et al., 2009). According to the assessment of sampling effort (Herrerías-Diego et al., 2019), seine netting was conducted twice in each sampling episode and was deployed to cover an area of approximately 8.86 m^2 . Electrofishing (effective area of the pulse $\sim 0.78\text{ m}^2$) was conducted in an upstream direction, by slowly moving from one bank to the other in a zig-zag pattern. The backpack electrofishing covered a fishing area of $\sim 30.86\text{ m}^2$ per site. A separation of 250 m between fish gear was defined at each site to avoid overlapping of net sets and electrofishing.

The captured fish were transported alive to the field station and maintained in aerated tanks for data collection. All field sampling techniques performed and laboratory fish handling protocols followed in this study were reviewed and approved by the Mexican Ministry of Environmental and Natural Resources (SEMARNAT-SGPA/DGVS/001774). The fish specimens were anesthetized using tricaine mesylate (MS-222), according to the Official Mexican Norm NOM-051-ZOO-1995 and NOM-033-SAG/ZOO-2014 for humane treatment in the transportation of animals.

Specimens were identified using the keys of Miller et al., (2009) and for the genus *Oreochromis*, the keys of Arredondo & Guzmán (1986). The specimens were separated according to species and capture method; counted, measured to the nearest 0.1 mm (standard length) with a digital caliper (MITUTOYO SERIES 505-637-50 precision 0.01 mm), and weighed with an electronic balance (OHAUS Scout® Pro model SP402 precision 0.01 g). The fish were released at the sites from where they had been collected. A small number of specimens died with overdoses of tricaine mesylate and were deposited in the ichthyological collection of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Data analysis. To evaluate differences among sites and seasons, multi-factorial analyses of variance (ANOVA) were used for parameters of habitat, fish abundance (individuals/m²), biomass (g/m²) and diversity. The data were log-transformed (x+1) in order to comply with the assumptions of normality (Kolmogorov Smirnov) (Zar, 1999) and heteroscedasticity (Sokal & Rohlf, 1995) and assessed prior to the analysis of variance. The Tukey-Kramer honest significant difference (HSD) post hoc test (Zar, 1999) was used when the ANOVA showed significant differences. Analyses were performed using JMP 6 software (SAS Institute, 1995).

Rank abundance plots for fish density and biomass were used to compare the abundance of species with their spatial and seasonal variation. The relative abundance and

biomass values of each species were log₁₀ transformed and ordered from most to least abundant (Feisinger, 2001). The number of species (richness) in the rank abundance was used to compare the composition of the assemblages and their spatio-temporal variation with a multi-factor analysis of variance (ANOVA), as described above. The diversity of assemblages was estimated using the “true diversity index” corrections proposed by Jost (2006). The non-parametric estimator Chao1 was used to represent the diversity of order 0 (species richness). The diversity of order 1 (abundant species) was estimated with the exponential of the Shannon index (${}^1D = \text{Exp}(H')$), in which $H' = -\sum_{i=1}^S p_i \times \ln(p_i)$, s = number of species and p_i = proportion of species i). The diversity of order 2 (dominant species) was estimated with the inverse of the Simpson index (${}^2D = 1/D$; where $D = \sum p_i^2$, in which p_i is the proportion of species i). The results were reported as the effective number of species (Hill, 1973; Magurran, 1988). The true beta diversity was calculated to estimate the variation in diversity among assemblages (Whitaker, 1960; Baselga, 2010; Gregorius, 2016). As proposed by Jost (2007), the gamma component of the diversity was converted to “true diversity” and divided by the diversity of order 1 (${}^1D_\beta = {}^1D_\gamma / {}^1D_\alpha$).

Multidimensional Scaling (MDS) was used to explore the relationship of fish species abundance with the physicochemical water variables (Gower, 1966). We used principal component analysis (PCA) and correlation analysis to select the habitat characterization variables relevant for the spatio-temporal variation. Species with density and biomass of less than 1% were excluded from the MDS, since rare species have a low influence on the statistical analysis and can instead be presented as extreme values in the ordination analysis (Gauch, 1982). The procedure was performed in R software using the Stats package v 3.6.2 (R core team, 2013).

Results

Habitat characterization. Six physicochemical water parameters differed spatially ($p < 0.01$): dissolved oxygen, sulfates, total dissolved solids, conductivity, depth and transparency.

Dissolved oxygen presented a longitudinal gradient being higher in the spring site SpA (6.2 ± 0.1 g L) and decreased significantly downstream, reaching a minimum in the sites near La Vega dam reservoir (1.9 ± 1.6 g L). Sulfates and conductivity presented a longitudinal gradient and were lower in SpA ($\text{SO}_4 = 0.2 \pm 0.2$ mg L⁻¹), SpB ($\text{SO}_4 = 1.8 \pm 2.3$ mg L⁻¹, $\text{Cond} = 1.8 \pm 1.02$ $\mu\text{S/cm}$) and RvC ($\text{SO}_4 = 1.8 \pm 1.02$ mg L⁻¹, $\text{Cond} = 185.4 \pm 12.7$ $\mu\text{S/cm}$), while the sites with the highest values were RvD ($\text{SO}_4 = 10.4 \pm 1.9$ mg L⁻¹, $\text{Cond} = 266.5 \pm 2.1$ $\mu\text{S/cm}$) and RvE ($\text{SO}_4 = 9.8 \pm 1.7$ mg L⁻¹, $\text{Cond} = 307 \pm 108.9$ $\mu\text{S/cm}$). The deepest site (101.8 ± 3.2 cm) was SpA, which also presented the greatest transparency (101.8 ± 3.2 cm). The shallowest site was RvE (33 ± 7.07 cm) (Fig. 2).

The riverbed substrate mainly consisted of particles of small size (mean diameter < 0.062 mm) in the sites SpB, RvC, RvD and RvE, dominated by clay and silt. The mean particle diameter only exceeded > 1 mm in SpA, because little rocks and boulders were present at this site. The water flow rate was 0.1-0.5 m/s.

Structure of fish assemblages. A total of 15,675 specimens were obtained, gathering a total weight of 18,648 g. Four families, nine genera, and ten species were identified (Fig. 3). The families with the greatest number of species were Goodeidae (4) and Poeciliidae (4).

The species with the overall greatest abundance were the non-native poecilids *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (59.78%), *Poecilia sphenops* (13.61%) and *Xiphophorus hellerii* (12.8). Together, these non-native species represented 86.19% of the fish abundance. The highest biomass was found for the non-natives *Oreochromis aureus* (37.34%), *P. bimaculatus* (26.76%), and *P. sphenops* (14.92%), which accounted for 78.98% of the overall fish biomass.

Species density presented spatial ($p < 0.0001$) and seasonal ($p = 0.04$) differences. The site with the highest fish density was RvD (2.69 ± 0.25 ind/m²), while the lowest was observed in

SpA (1.38 ± 0.25 ind/m²). The highest density was recorded during the warm dry season (2.65 ± 0.19 ind/m²). Species showed significant differences in density ($p < 0.0001$), with the non-native *P. bimaculatus* presenting the highest density (12.51 ± 0.35 ind/m²) and found to be the most abundant in all sites.

Fish biomass differed significantly among sites ($p = 0.0002$), but no seasonal differences were observed ($p = 0.65$). The highest biomass was obtained at RvE (3.09 ± 0.45 g/m²), at this site, the non-native *O. aureus* presented the highest biomass (20.55 ± 1.64 g/m²) at this site. Overall biomass differed among species ($p < 0.0001$); the highest biomass presented by the non-native *P. bimaculatus* (5.64 ± 0.64 g/m²).

The rank abundance plots (rank-density and rank-biomass) did not show differences in richness among climatic seasons ($p = 0.99$), but differed spatially ($p = 0.002$). The species assemblage varied with season, but did not differ significantly in terms of the relative abundance of species ($p < 0.0001$). According to the rank-density plots, the non-native *P. bimaculatus* was dominant in all sites (Fig. 4). In the rank biomass plots, the non-native *P. bimaculatus* was dominant in SpA, SpB, RvC and RvD, while the non-native *O. aureus* was dominant in RvE (Fig. 4).

The highest species richness ($q = 8$) was found in SpA and SpB during the cold dry season of both 2015 and 2016. During the warm dry season of 2016, the highest species richness ($q = 8$) was observed in RvD. Site SpA also presented 8 species during the warm dry season of both 2015 and 2016. While species richness reached eight, the first-order true diversity value indicated that the number of effective species fluctuated between two and five (Fig. 5). The number of effective assemblages was close to one (${}^1D_{\beta\text{average}} = 1.17$ effective assemblages) in all seasons. The maximum value (${}^1D_{\beta} = 1.21$ effective assemblages) was found during the cold dry

season of 2015 and the wet season of both 2015 and 2016. The minimum (${}^1D_{\beta} = 1.02$ effective assemblages) value occurred during the warm dry season of 2015.

Relationship of the fish assemblage to habitat characteristics. The results of MDS analysis showed a spatial tendency for fish density, we did not find temporal tendency of the data. We found three zones according to dissolved oxygen, chlorides, total hardness, nitrites, nitrates, sulfates, conductivity and transparency differentiation. The SpA site was a group that differed from the rest of the river by dissolved oxygen, transparency and native fish abundance. The sites SpB and RvC conformed a second group, and the third group was sites RvD and RvE. The sites RvD and RvE during wet and dry season of 2015 were in the second group (Fig. 6). The relationship between fish species, absolute density and habitat characteristics was significant (Monte Carlo test $p = 0.03$). The relative distribution of fish species among the sites showed the contrast between the springs (sites SpA, the sites SpB and RvC) and the river mouth (sites RvD and RvE), with the higher density of the non-natives *P. sphenops* and *Oreochromis aureus* in RvE, and the higher density of the native species *G. atripinnis*, and *Z. purhepechus* in SpA (Fig. 6).

Discussion

The Teuchitlán River can be considered a model site where it can be evaluated the influence of anthropogenic disturbance on the dynamics of fish assemblages due to the co-occurrence of high native fish diversity (characterized by a high number of endemic species), the environmental degradation and the introduction of non-native species. We found that non-native fish species were the abundant-dominant species at Teuchitlán River and represented more than 50% of the fish assemblage in all sites. This abundance of non-native species and the extirpation of native ichthyofauna reflect the high degree of human impact on the Teuchitlán River over the past 60 years or more, leading to the current semi-replacement of native species. In the present

study, we found 10 species, four native and six introduced, and can, therefore, corroborate the negative tendency in native species abundance and the increase in non-native richness since the last survey conducted by López-López & Paulo-Maya (2001).

Our results show that the non-native poecilid *P. bimaculatus* is the most abundant species of the Teuchitlán River fish assemblage (Fig. 4). This species had not been reported previously at this site (Miller & Fitzsimons, 1971; Kingston, 1978; Webb & Miller, 1998; López-López & Paulo-Maya, 2001) and is, thus, considered a recent introduction. Previous studies have reported that *P. bimaculatus* presents high trophic plasticity (Trujillo-Jiménez & Toledo-Beto 2007), highly adaptable reproductive traits (Olinger et al., 2016) and tolerance to environmental degradation (Mercado-Silva et al., 2002). We found a high abundance and biomass of *P. bimaculatus* in all of the sites (Fig. 4), even under different conditions of environmental variables and habitat characteristics. For example, in the SpA site the characteristics being higher in oxygen, lower in dissolved solid and nitrogenous compound, and in the RvE site at the river mouth contrasting conditions of lower oxygen and more nitrogenous and dissolved compounds. This denotes a high tolerance of the species to the human perturbation that is evident in the river.

The specific effects of non-native species on the native assemblage at the Teuchitlán River system are unknown, but decreased abundance of native goodeids has been associated with high abundance of exotic poecilid species (Kingston, 1978), including a negative relationship between *P. bimaculatus* abundance and the native *G. atripinnis* in other central Mexican freshwater systems (Ramírez-Carrillo & Macías-García, 2015). Kingston (1978) and Webb and Miller (1998) stated that *Xiphophorus maculatus* was a severe threat to native fishes at the Teuchitlán River system due to the possibility of competition for food resources and reported the species as abundant, although it was not reported in the study conducted by López-López & Paulo-Maya (2001); in the present study was captured at low numbers.

The diversity of results showed an effect of non-native species over the assemblage structure (Fig. 5) since the effective species number was close to two and one, indicating that the assemblage tends to be moving to a monospecific stage dominated by *P. bimaculatus*, mainly in the RvC, RvD and RvE river sites (Fig. 5). The beta diversity analysis indicated that the number of effective communities is close to one, and therefore the species turnover is low, indicating a trend among the assemblages toward biotic homogenization (Scott & Helfman, 2001; Olden & Poff, 2003; Olden et al., 2004; Lawson & Johnston, 2015) with the exotics *P. bimaculatus* and *P. sphenops* widely distributed among sites.

We found a relationship between fish species abundance and the physicochemical water variables with a spatial tendency of river zonation (Fig. 6). The upstream spring sites showed a short water residence period, which prevent the accumulation of hydrolyzable organic material and dilute the concentration of ionized compounds decreasing oxidation rates and fostering optimum concentrations of dissolved oxygen (Guerrero-Naranjo, 2017). However, in the downstream sites (Fig. 2), the nitrates and total dissolved solids were higher as a result of accumulation from upstream and the release of untreated domestic sewage producing a concentration of hydrolysable organic matter and increased sulfates, conductivity and dissolved solids, as well as a decrease in oxygen content (Guerrero-Naranjo, 2017). Moreover, the concentration of nitrites and nitrates was high at the end of river (NO_2^- up to $17.1 \pm 21.8 \text{ mg L}^{-1}$, NO_3^- up to $1.9 \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$). Concentrations of nitrogenous compounds in pristine lotic systems have been reported at $0.001 \text{ mg L}^{-1} \text{ NO}_2$ and $0.015 \text{ mg L}^{-1} \text{ NO}_3$ (Allan & Castillo, 2007) and the magnification of these compounds in freshwater systems has been reported as a result of anthropogenic sources such as sewage and agricultural fertilizers (Weigelhofer et al., 2018). Therefore, the decline of water quality, including the enrichment of nitrogenous compounds in a downstream gradient, is caused mainly by the human impact on the river.

According to the nitrogenous compound we found, a nitrates concentration in all sites is acceptable for human health and aquatic life criteria (<10 mg/L). However, the dissolved oxygen in the river mouth sites could be lower than the acceptable by the water quality criteria (<3 mg/L per day). As a result of this, the Teuchitlán River is a system with a variable water quality, i. e. with water parameters from acceptable to low polluted in a downstream gradient (APHA, 2018). We found that the importance of the Teuchitlán River native fishes decreased downstream, probably reflecting the response of the fish assemblage to this environmental perturbation. Some of the native fish species are sensitive to habitat degradation (Mercado-Silva et al., 2002) and these species could be stressed in environments with poor quality habitat conditions. This could be related to the reduction in the fish populations (Kingston, 1978; Soto-Galera et al., 1999). The native goodeidae family presented variation on its tolerance to pollutants such as nitrogenous compounds (De La Vega-Salazar, 2006). *Goodea atripinnis* is a relatively tolerant species in the Teuchitlán River that can withstand nitrite levels up to 0.24 mg L⁻¹, while *Skiffia multipunctata* (Pellegrin, 1901), a species related to the extinct *Skiffia francesae*, suffers physiological damage at a concentration of 0.001 mg L⁻¹ (Rueda-Jasso et al., 2017). The concentration of nitrites in the Teuchitlán River is considered high (Tejera-Vera et al., 2007) and, in some sites, the level (up to 17.1±21.8 mg L⁻¹) exceeds the tolerance of native species. Accordingly, the native species such as *I. dugesii*, *Z. purhepechus*, and *A. splendens* presented higher abundance in the spring sites, which have lower concentrations of nitrogenous pollutants, total dissolved solids and more dissolved oxygen. However, non-native species were dominant in the fish assemblages at all of the river sites (up to 50% of the total assemblage), regardless of local habitat characteristics (Fig. 6), and *O. aureus* presented high abundance and biomass downstream in the presence of high concentrations of nitrites, nitrates and sulfates (Fig. 2). Some non-native fish species such as *O. aureus* showed a mechanism of tolerance to nitrogenous

compound toxicity (Palachek & Tomasso, 1984) and higher tolerance to other environmental stressors enabling them to survive better than the native fish (Karatayev et al., 2009; Leuven et al., 2011). The process of human impact in the river, seen as the degradation of water quality, can therefore partially explain the reduction in the native sensitive fish populations and, possibly, plays an important role in the change of fish assemblage, acting to limit native species abundance and distribution.

Our findings support the fact that the native ichthyofauna at Teuchitlán River has largely been replaced by non-native species. However, this decline of the native ichthyofauna seems to be due not only to the interaction with the non-native species, but also to a combination of other factors, such as environmental degradation, a phenomenon that occurs in other basins of central Mexico (e.g. Ramirez-Herrejón et al., 2015). This represents a fundamental contribution to our understanding of the role of non-native freshwater fish species in the community dynamics of lotic ecosystems in a region that has had few studies on aquatic fauna (Simberloff, 2014) and gives direction to future management plans and conservation efforts in neotropical freshwater systems.

Acknowledgments

The first author thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the doctoral fellowship no. 509825. This work was funded by Chester Zoo, the Mohammed Bin Zayed Species Conservation Fund, L'association Beauval Nature Pour la Conservation et la Recherche, the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Haus des Meeres and Poecilia Scandinavia. We also thank to the División de Estudios de Posgrado of Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo for financial support for the English editing services. The authors thank Javier Ponce for valuable comments on the manuscript. To Luis Martín Mar Silva, Oscar Gabriel Ávila Morales, Arely

Ramírez García, Miguel Aurelio Piñón Flores, Alejandro Chávez García, Ricardo Raúl Chávez Jiménez, and Pedro de Jesús Martínez Morales for assistance in fish collection and Guillermo Alejandro Guerrero Naranjo for sampling and laboratory analysis of the habitat parameters.

References

Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology. The structure and function of running waters*. Dordrecht, Netherlands: Springer.

Arredondo, J. L., & Guzmán, M. A. (1986). Situación taxonómica actual de la tribu tilapinni (Pisces: Cichlidae); con énfasis en las especies introducidas en México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 2, 555-572.

Arthington, A. H., Dulvy, N. K., Gladstone, W., & Winfield, I. J. (2016). Fish conservation in freshwater and marine realms: status, threats and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26, 838-857. <https://doi.org/10.1002/aqc.2712>

Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>

Brower, J. E., Zar, J. H. (1997). *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. Dubuque, Iowa: W.C. Brown Publishers.

Bunte, K., & Abt, S. R. (2001). *Sampling Surface and Subsurface Particle-Size Distributions in Wadable Gravel- and Cobble-Bed Streams for Analyses in Sediment Transport. Hydraulics, and Streambed Monitoring*. Fort Collins, Colorado: United States Department of Agriculture, Forest Service.

Byers, J. E. (2002). Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, 97, 449-458. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970316.x>

Collen, B., Whitton, F., Dyer, E. E., Baillie, J. E., Cumberlidge, N., Darwall, W. R., Pollock, C., Richman, N. I., Soulsby, A., & Böhm, M. (2014). Global freshwater species congruence. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 40-51. <https://doi.org/10.1111/geb.12096>

- Cruz-Agüero, G. (1994). *ANACOM sistema para el Análisis de Comunidades*. La Paz, Baja California Sur: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional.
- De La Mora-Orozco, C., Flores-López, H. E., & Durán-Chávez, A. A. (2013). *Calidad del agua del embalse de la presa La Vega y su impacto en las tierras agrícolas bajo riego*. México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.
- De La Mora-Orozco, C., Flores-López, H. E., Ariel-Ruiz-Corral, J., Chávez-Durán, A. A., & Figueroa-Montaño, A. (2014). Impacto del cambio climático en las tendencias de la evaporación en la presa La Vega, Teuchitlán, Jalisco, México. *Revista Mexicana De Ciencias Agrícolas, spe10*, 1993-2005.
- De La Vega-Salazar, M. Y., Ávila-Luna, E. G., & Macías-García, C. (2003a). Threatened fishes of the world: *Zoogoneticus tequila* Webb & Miller 1998 (Goodeidae). *Environmental Biology of Fishes*, 68, 14-14. <https://doi.org/10.1023/A:1026040727808>
- De La Vega-Salazar, M. Y., Ávila-Luna, E., & Macías-García, C. (2003b). Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity & Conservation*, 12, 2043-56. <https://doi.org/10.1023/A:1024155731112>
- De La Vega-Salazar, M. Y. (2006). Estado de conservación de los peces de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes) en la mesa central de México. *Revista de Biología Tropical*, 54, 163-177. <https://doi.org/10.15517/RBT.V54I1.13989>
- Domínguez-Domínguez, O., Doadrio, I., & Pérez-Ponce de León, G. (2006). Historical biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: A preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis. *Journal of Biogeography*, 33, 1437-1447. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01526.x>
- Domínguez-Domínguez, O., Pérez-Rodríguez, R., & Doadrio, I. (2008). Morphological and genetic comparative analyses of populations of *Zoogoneticus quitzeoensis* (Cyprinodontiformes):

Goodeidae) from Central Mexico, with description of a new species. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79, 373-383

Dzul-Caamal, R., Olivares-Rubio, H. F., Medina-Segura, C. G., & Vega-López, A. (2013). Endangered Mexican fish under special protection: Diagnosis of habitat fragmentation, protection, and future-a review. In M. E. Lucas-Borja (Ed.), *Endangered species: habitat, protection and ecological significance* (pp. 109-130). New York: Nova Science Publishers.

Espinosa-Pérez, H., & Ramírez, M. (2015) Exotic and invasive fishes in Mexico. *Check List.*, 11, 1-13. <https://doi.org/10.15560/11.3.1627>

Favari-Perozzi, L., López López, E., & Madrigal-Ortiz, M. (2003). The effect of water from de la Vega reservoir on lipoperoxidation and acetylcholinesterase levels in liver and muscle of *Xiphophorus helleri*. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 19, 145-155.

Feisinger, P. (2001). *Designing field studies for biodiversity conservation*. Washington D. C.: Island Press.

García, E. (1988). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen*. México: Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.

Gauch, H. G. (1982). *Multivariate analysis in assemblage ecology*. New York: Cambridge University Press.

Guerrero-Naranjo, G. A. (2017). *Physicochemical and microbiological characterization of the upper section of the Teuchitlán River basin, Jalisco, Mexico*. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo. Morelia Mich.

Gregorius, H. R. (2016). Effective numbers in the partitioning of biological diversity. *Journal of Theoretical Biology*, 409, 133-1347. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2016.08.037>

Herrerías-Diego, Y., Domínguez-Domínguez, O., Medina-Nava, M., Ávila, O., & Mar-Silva, V. (2019). Comparación de la composición y abundancia de la comunidad Íctica del río Teuchitlán,

Jalisco, México empleando tres artes de pesca. In C. P. Ornelas-García, F. A. Álvarez & A. Wegier (Eds.), *Antropización: primer análisis integral* (p. 265-282). Ciudad de México: IBUNAM-CONACYT.

Hill, M.O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54, 427-432. <https://doi.org/10.2307/1934352>

IUCN (2017). The IUCN Red List of Threatened Species. The International Union for Conservation of Nature. Recuperado el 28 de diciembre, 2017 de: <https://www.iucnredlist.org/>

Jiménez-Román, A. (1994). Estudio Comparativo de la Precipitación y el Escurrimiento en la Cuenca del Río Ameca, México. *Revista Geográfica*, 119, 59-79.

<http://www.jstor.org/stable/40992684>

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–374. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>

Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427-2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>

Karatayev, A., Burlakova, L., Padilla, D., Mastitsky, S., & Olenin, S. (2009). Invaders are not a random selection of species. *Biological Invasions*, 11, 2009–2019. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9498-0>

Kingston, D. I. (1978). *Skiffia francesae*, a new species of goodeid fish from Western Mexico. *Copeia*, 1978, 503-508. <https://doi.org/10.2307/1443618>

Krebs, C. J. (1989). *Ecological methodology*. New York: Harper Collins.

Lawson, K. M., & Johnston, C. E. (2015). The role of flow dependency and water availability in fish assemblage homogenization in tributaries of the Chattahoochee River, Alabama. *Ecology of Freshwater Fishes*, 25, 631-641. <https://doi.org/10.1111/eff.12241>

Leuven, R. S. E. W., Hendriks, A. J., Huijbregts, M. A. J., Lenders, H. J. R., Matthews, J., & Van der Velde, G. (2011). Differences in sensitivity of native and exotic fish species to changes in river temperature. *Current Zoology*, *57*, 852–862. <https://doi.org/10.1093/czoolo/57.6.852>

López-López, E., & Paulo-Maya, J. (2001) Changes in the fish assemblages in the upper río Ameca, México. *Journal of Freshwater Ecology*, *16*, 179-187.

<https://doi.org/10.1080/02705060.2001.9663803>

López-López, E., Paulo-Maya, J., Carvajal, A. L., Ortiz-Ordóñez, E., Uría-Galicia, E., & Mendoza-Reynosa, E. (2004). Populations of the Butterfly Goodeid (*Ameca splendens*) in the Upper Rio Ameca Basin, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, *19*, 575-580. Available from:

<https://doi.org/10.1080/02705060.2004.9664737>

Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princeton University Press.

Mar-Silva, V., Mar-Silva, L. M. Herrerías-Diego, Y. Medina-Nava M. & Domínguez-Domínguez, O. (2019). Translocación de *Chapalichthys encaustus* (Actinopterygii: Goodeidae) en el río Teuchitlán, Jalisco Mexico. *Hidrobiológica*, *29*, 45-47.

Mercado-Silva, N., Lyons, J. D., Salgado-Maldonado, G., & Medina-Nava, M. (2002). Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of central Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *12*, 179–191. <https://doi.org/10.1023/A:1025099711746>

Miller, R. R., & Fitzsimons, J. M. (1971). *Ameca splendens*, a new genus and species of goodeid fish from western Mexico, with remarks on the classification of the Goodeidae. *Copeia*, *1971*, 1-13. <https://doi.org/10.2307/1441593>

Miller, R. R., & Smith, L. M. (1986). Origin and geography of the fishes of central Mexico. In C. R. Hocutt, E. O. Wiley (Eds.), *Zoogeography of North American Freshwater Fishes* (p. 487-517). New York: John Wiley & Sons.

Miller, R. R., Minckley, W. L., & Norris, S. M. (2009). *Freshwater fishes of Mexico*. Chicago: University of Chicago Press.

Olden, J. D., & Poff, N. L. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, *162*, 442-460. <https://doi.org/10.1086/378212>

Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, *19*, 18-24. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>

Olinger, C., Peoples, T. 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*, e150050. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20150050>

Palachek, R. M., & Tomasso, J. R. (1984). Toxicity of Nitrite to Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*), Tilapia (*Tilapia aurea*), and Largemouth Bass (*Micropterus salmoides*): Evidence for a Nitrite Exclusion Mechanism. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *41*, 1739–1744. <https://doi.org/10.1139/f84-214>

Pelicice, F. M., Azevedo-Santos, V. M., Vitule, J. R. S., Orsi, M. L., Lima-Junior, D. P., Magalhães, A. L. B., Pompeu, P. S., Petrere, M., & Agostinho, A. A. (2017). Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries*, *18*, 1119–1133. <https://doi.org/10.1111/faf.12228>

Rabeni, C. F., Lyons, J., Mercado-Silva, N., & Peterson, J. T. (2009). Warmwater fish in wadeable streams. In S. A. Bonar, W. A. Hubert, & D. W. Willis (Eds). *Standard methods for sampling North American freshwater fishes* (p. 43-56). Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.

- Ramírez-Carrillo, E., & Macías-García, C. (2015). Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions. *Biological Invasions*, 17, 245-256. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0723-0>
- Reis, R. E., Kullander, S. O., & Ferraris Jr, C. J. (2003). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS.
- Rice, E.W., Baird, R. B., Eaton, A. D., & Clesceri, L. S. (1995). *Standard methods for examination of water and wastewater*. Washington, D. C.: American Public Health Association, American Water Works Association, Water Environment Federation.
- Rueda-Jasso, R. A., De los Santos-Bailón, A., & Campos-Mendoza, A. (2017). Nitrite toxicity in juvenile Goodeinae fishes *Skiffia multipunctata* (Pellegrin, 1901) and *Goodea atripinnis* (Jordan, 1880). *Journal of Applied Ichthyology*, 33, 300-305. <https://doi.org/10.1111/jai.13292>
- Scott, M. C., & Helfman, G. S. (2001). Native invasions, homogenization, and the mismeasure of integrity of fish assemblages. *Fisheries*, 26, 6-15. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2001\)026<0006:NIHATM>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2001)026<0006:NIHATM>2.0.CO;2)
- SEMADET Jalisco. (2014). *Programa de conservación y manejo presa de la Vega*. Jalisco: Secretaria de Medio Ambiente y Desarrollo Territorial del Estado de Jalisco.
- Simberloff, D. (2014). Prefacio. In R. Mendoza-Alfaro, P. Koleff-Osorio (Eds.), *Especies acuáticas invasoras en Mexico* (pp. 7-9). México: Comisión Nacional para el uso y conocimiento de la Biodiversidad.
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1995). *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Third edition*. New York: W.H. Freeman.
- Soto-Galera, E., Paulo-Maya, J., López-López, E., & Serna-Hernández, J.A. (1999). Change in fish fauna as indication of aquatic ecosystem condition in Río Grande de Morelia-Lago de

Cuitzeo basin, Mexico. *Environmental Management*, 24, 133-140.

<https://doi.org/10.1007/s002679900221>

Tejera-Vera, R., López-López, E., & Sedeño-Díaz, J. E. (2007). Biomarkers and bioindicators of the health condition of *Ameca splendens* and *Goodea atripinnis* (Pisces: Goodeidae) in the Ameca River, Mexico. *Environment International*, 33, 521-531.

<https://doi.org/10.1016/j.envint.2006.11.018>

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, 603-15.

Webb, S. A., & Miller, R. R. (1998). *Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca drainage of Mexico, and a rediagnosis of the genus. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 725, 1-23.

Weigelhofer, G., Hein, T., & Bondar-Kunze, E. (2018). Phosphorus and Nitrogen Dynamics in Riverine Systems: Human Impacts and Management Options. In S. Schmutz, & J. Sendzimir (Eds.), *Riverine Ecosystem Management. Aquatic Ecology Series, vol 8* (pp. 187-202). Cham, Switzerland: Springer,

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.

Figure 1. a. Geographic location of the Teuchitlán River in central Mexico and **b.** study sites:

Figure 2. Habitat parameters of the study sites in the Teuchitlán River. Sites were sampled in the cold dry, warm dry and wet seasons of 2015 and 2016. Habitat parameters are (DO) dissolved oxygen, (Cl) chlorides, (T Hardness) total hardness, (Cond) conductivity, (TDS) total dissolved solids, (Turb) turbidity, (Transp) transparency and (Temp) temperature. Superscripts a, b and c denote the results of the Tukey-Kramer HSD test; the same superscript indicates no significant difference. Sampling sites from river source to river mouth: SpA, SpB, RvC, RvD and RvE.

Figure 3. Fish species recorded in the Teuchitlán River, ordered in reference to Nelson's classification (2016). The origin is indicated as native (Nat) or non-native (N-N). Abundance (AB) is expressed as the number of individuals, and biomass (BI) is expressed in grams.

Figure 4. Abundance rank plots for **a.** fish density and **b.** fish biomass for the species collected in five sites at the Teuchitlan River. *Asp* = *Ameca splendens*, *Gat* = *Goodea atripinnis*, *Idu* = *Ictalurus dugesii*, *Oau* = *Oreochromis aureus*, *Pbi* = *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, *Psp* = *Poecilia sphenops*, *Xhe* = *Xiphophorus hellerii*, *Zpu* = *Zoogoneticus purhepechus*. Study site acronyms are as in Fig. 1.

Figure 5. Fish true diversity of order 0 (q, specific richness), order 1 (1D , abundant species) and order 2 (2D , dominant species) in each study site, presented for **a.** fish density and **b.** fish biomass. Columns show mean values \pm SD. Letters A, B and C denote the results of the Tukey-Kramer HSD test; different letters indicate significant differences $p < 0.05$.

Figure 6. Results of MDS ordination analysis for fish density. *Asp* = *Ameca splendens*, *Gat* = *Goodea atripinnis*, *Oau* = *Oreochromis aureus*, *Pbi* = *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, *Psp* = *Poecilia sphenops*, *Xhe* = *Xiphophorus hellerii*, *Zpu* = *Zoogoneticus purhepechus*. Sampling sites from river source to river mouth: A, B, C, D and E. Seasons are expressed as c= Cold dry, w= Warm dry and d=Dry season.

Fig. 1.

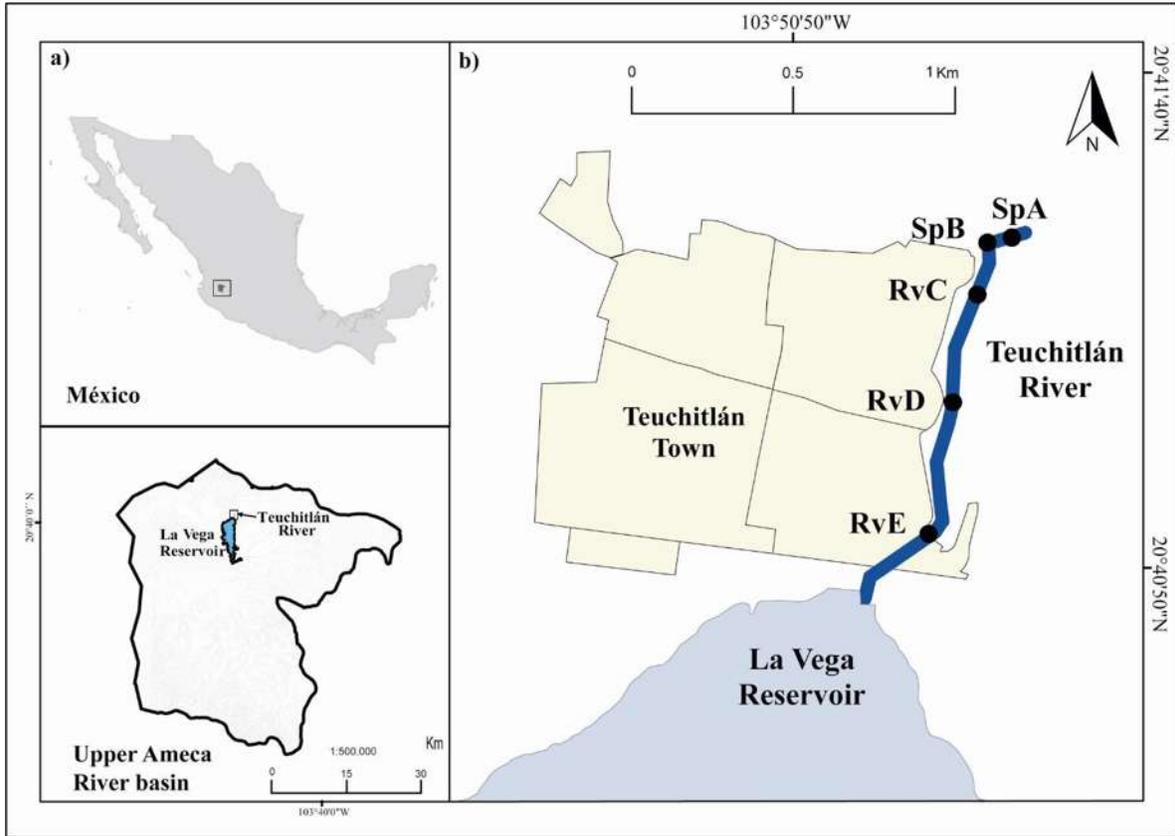
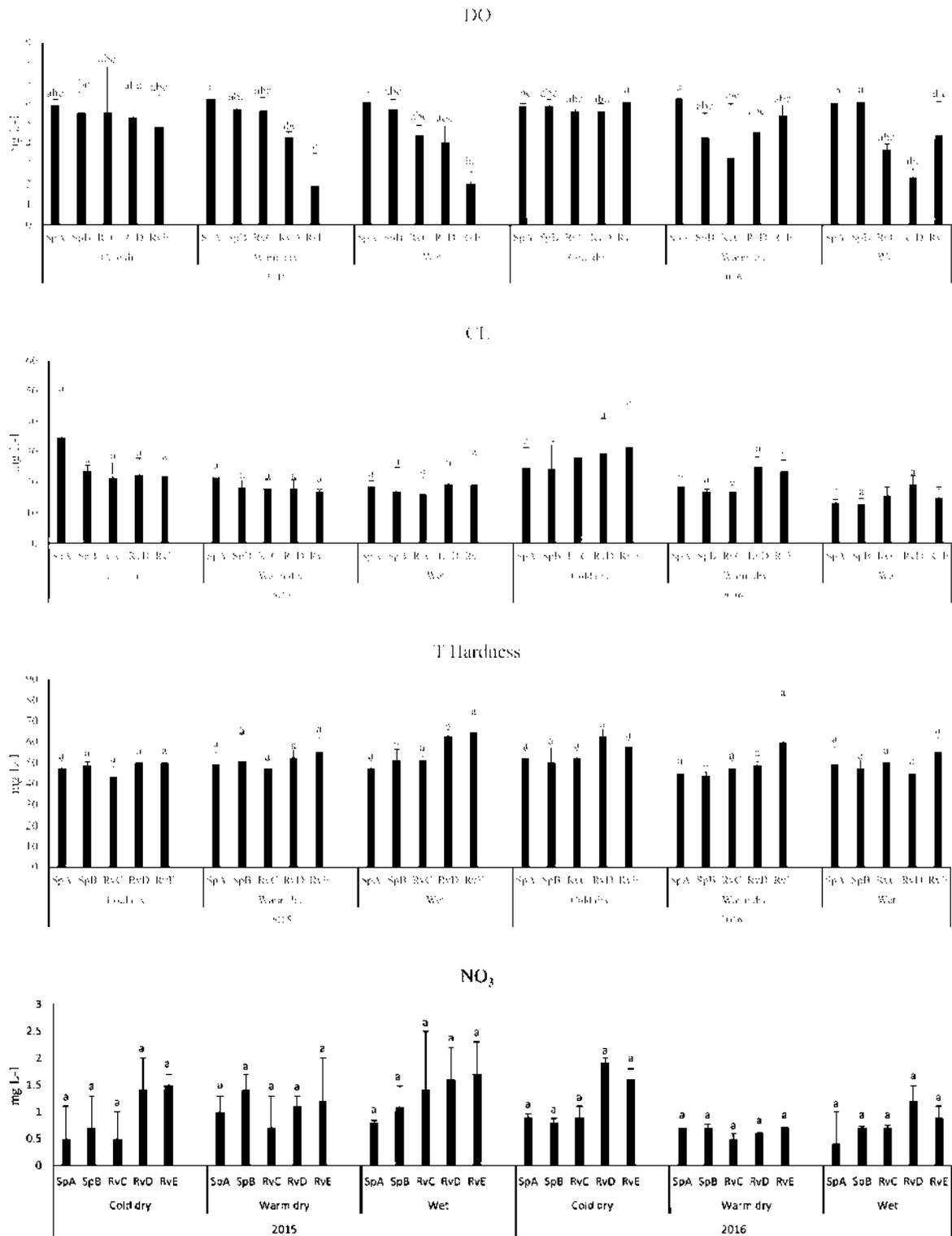
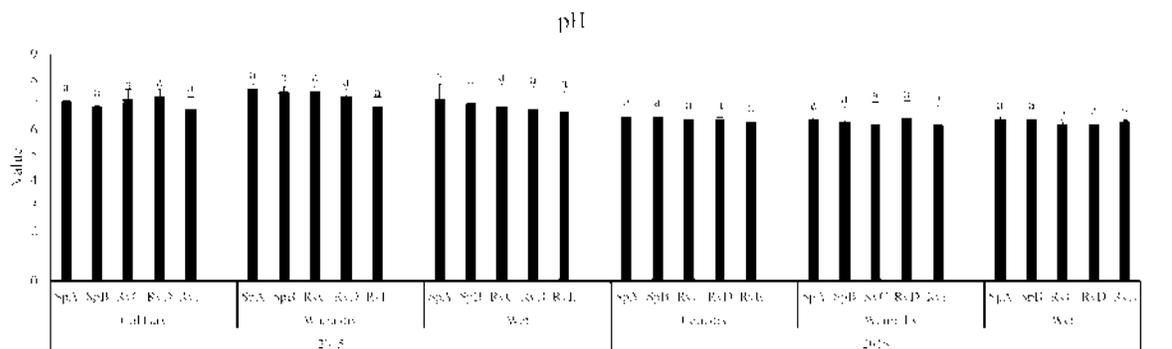
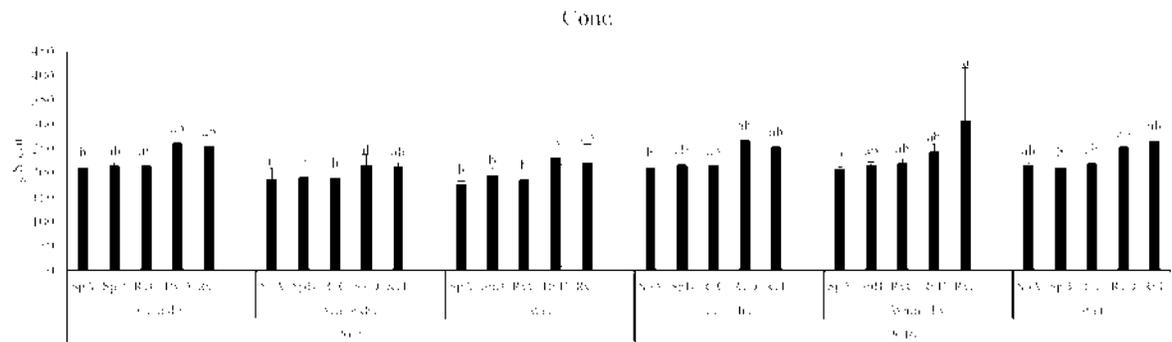
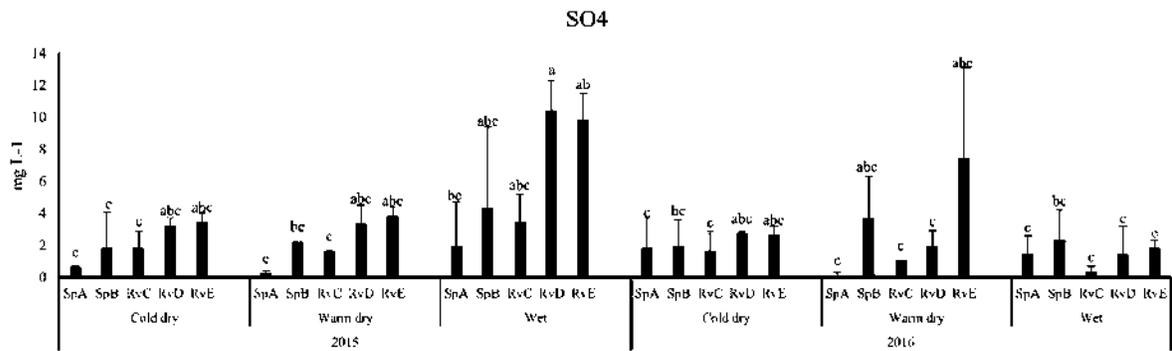
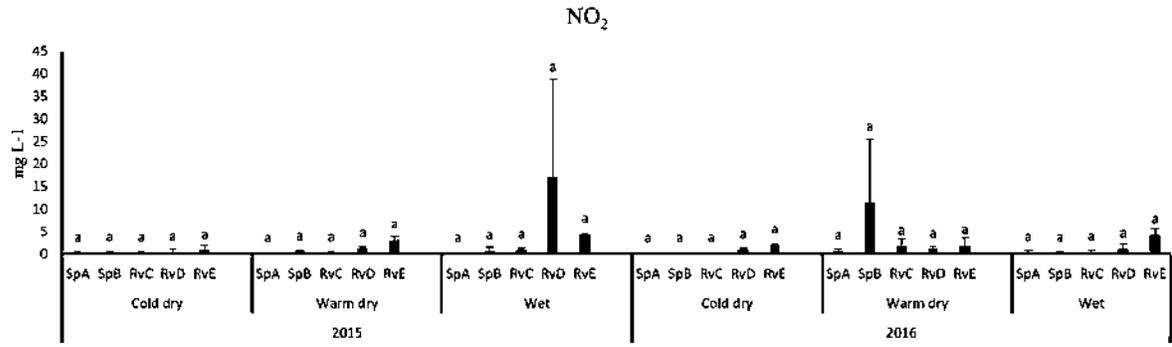
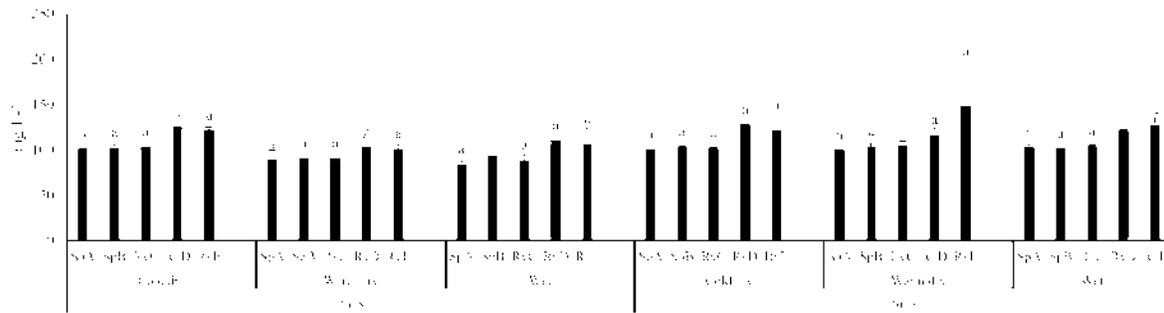


Fig. 2.

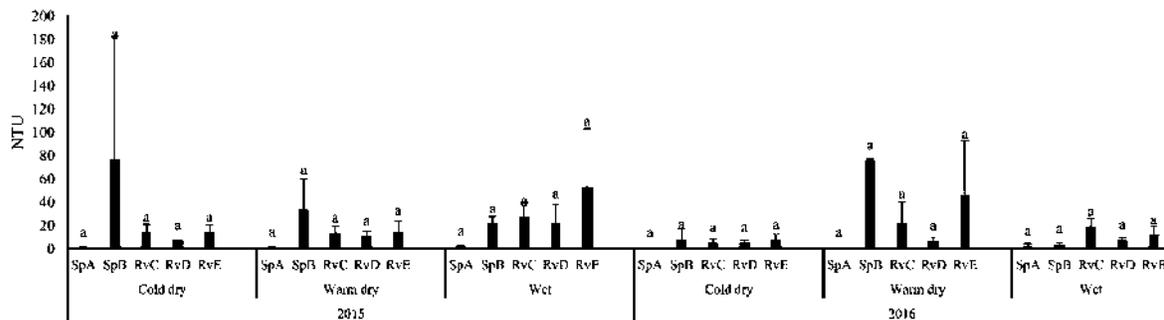




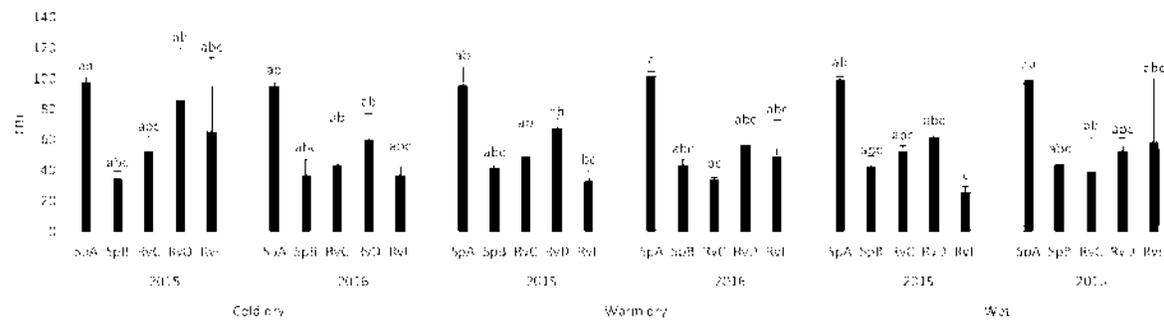
TDS



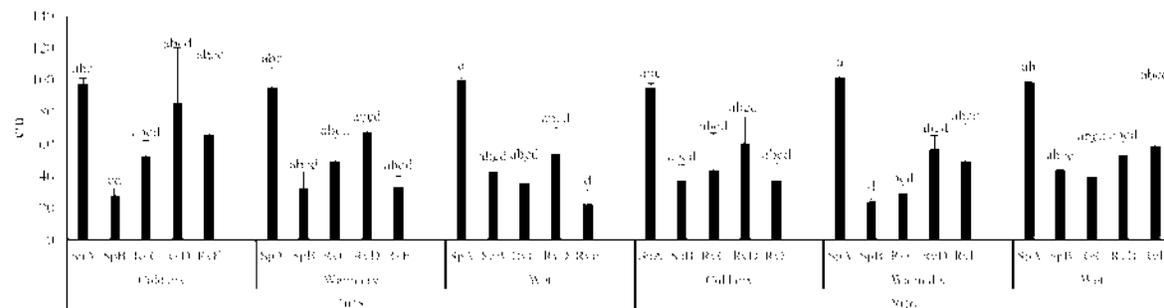
Turb



Depth



Trans



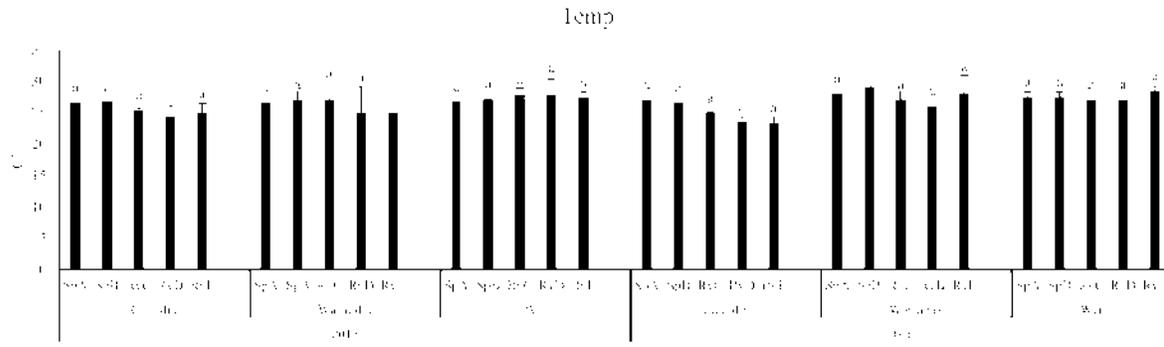


Fig. 3.

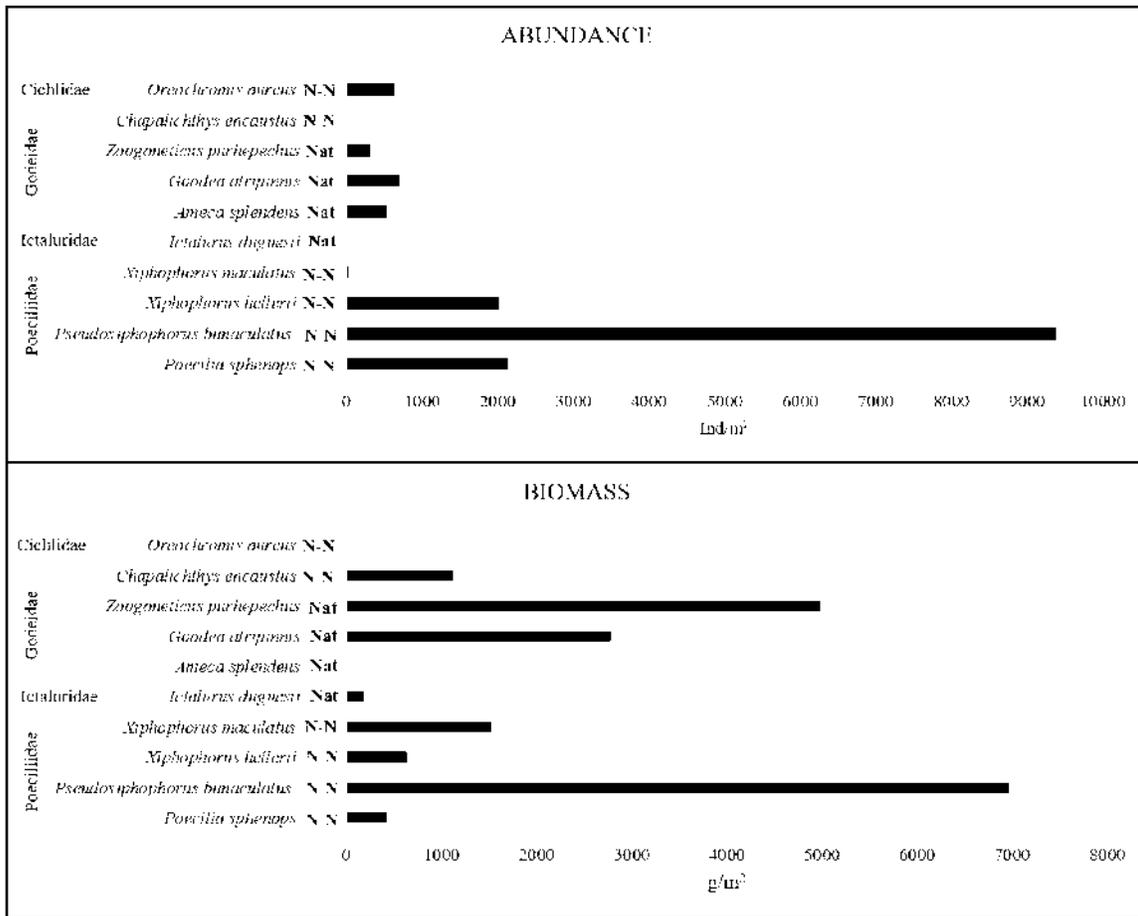


Fig. 4.

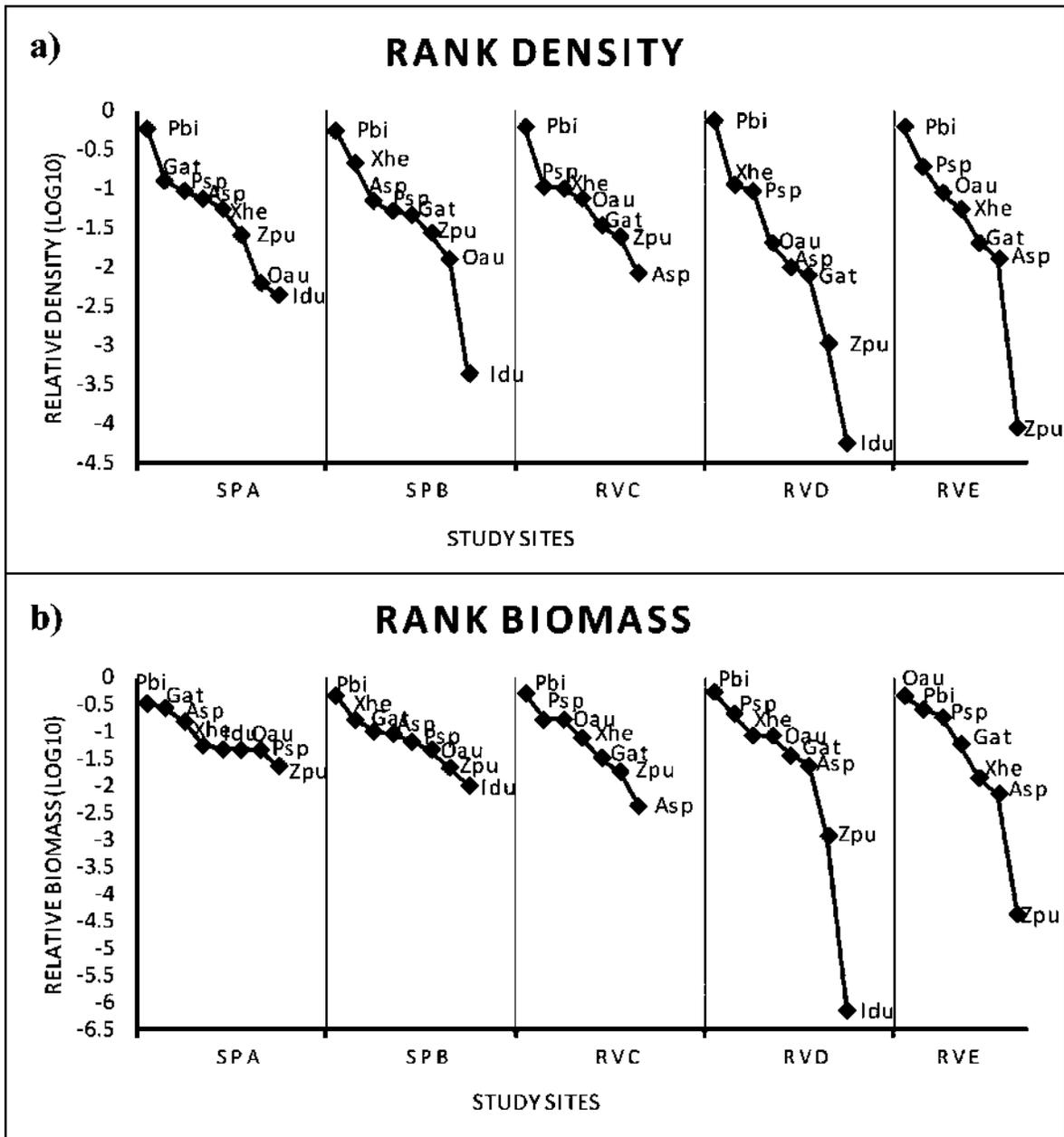


Fig. 5

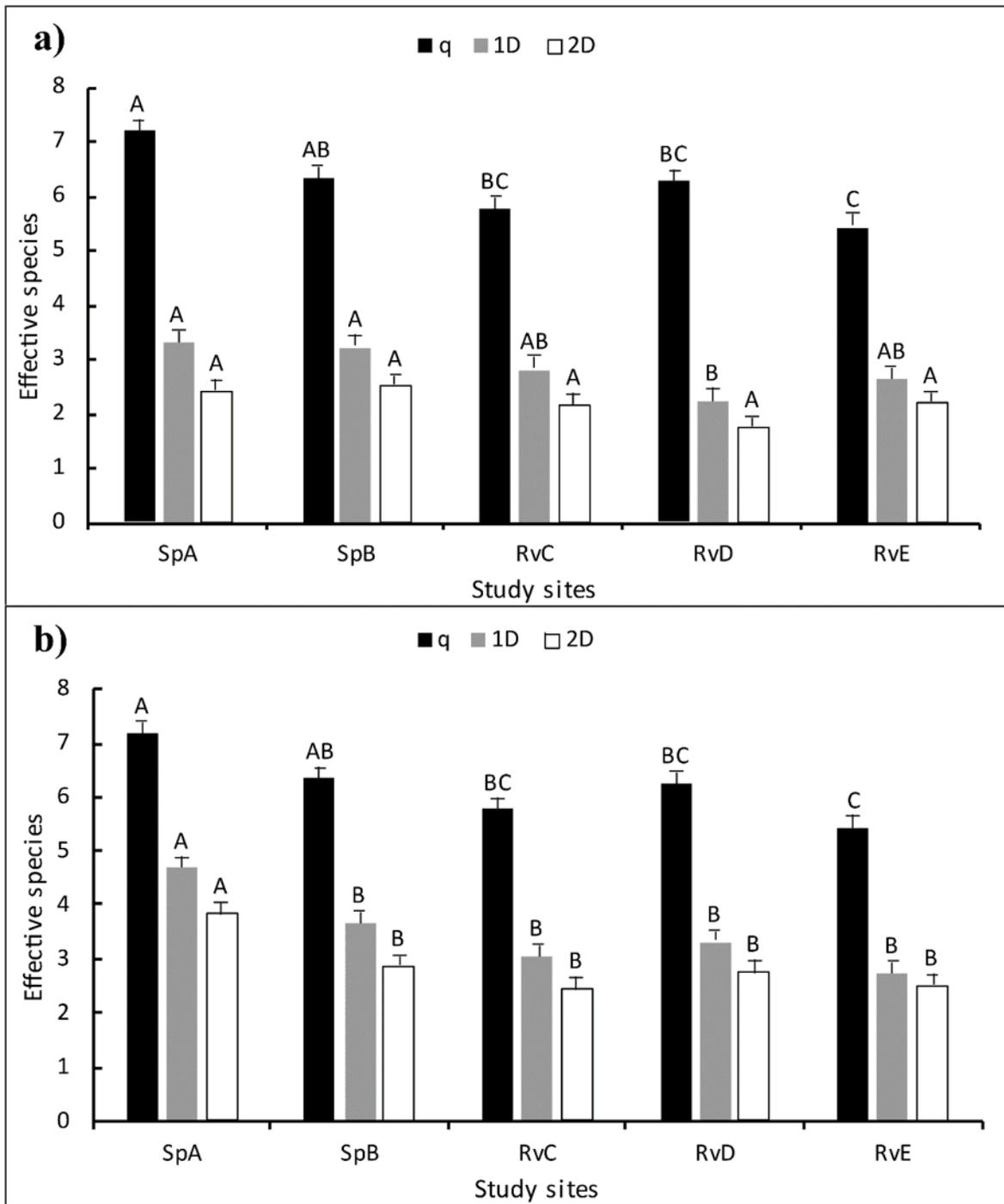
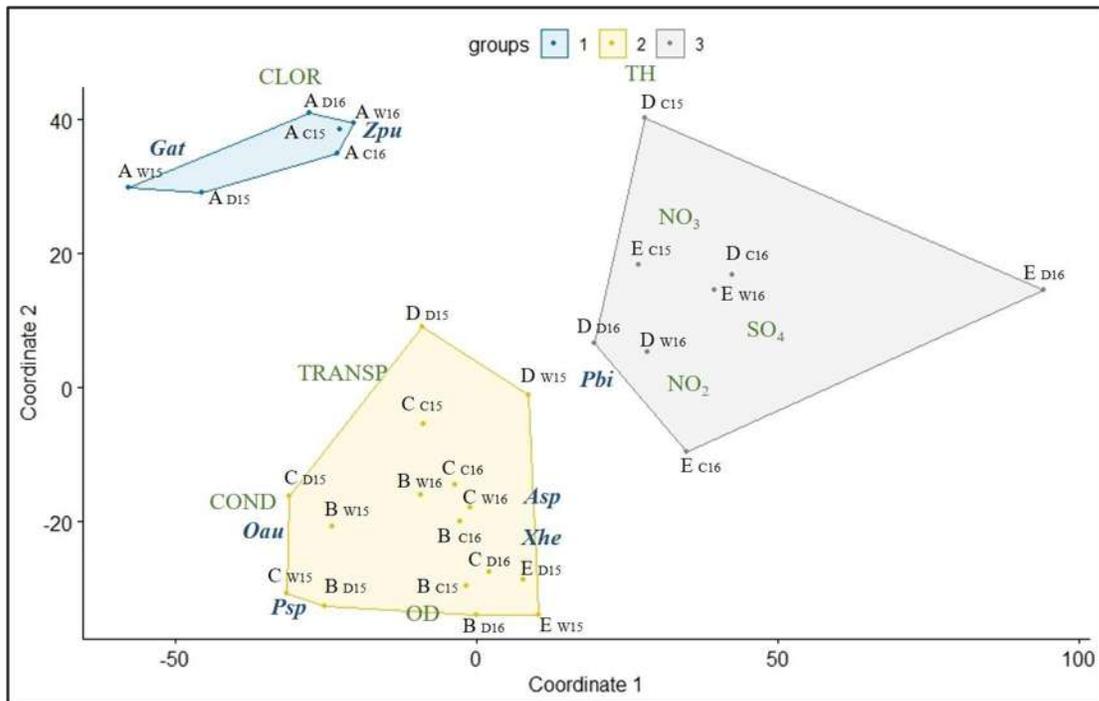


Fig. 6



4.-**Capítulo 2** “Trophic biology of the twospot livebearer (*Pseudoxiphophorus bimaculatus* Heckel 1848) an invasive fish in Teuchitlán River, central Mexico”

Manuscrito aceptado para su publicación por la “Revista Mexicana de Biodiversidad.”



Revista Mexicana de Biodiversidad
Universidad Nacional Autónoma de México

Valentin Mar-Silva
Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo

Cd. Universitaria, a 19 de octubre de 2020.

Estimado Maestro Mar:

Después de revisar la versión corregida de su trabajo ID-3533: "Trophic biology of the twospot livebearer (*Pseudoxiphophorus bimaculatus* Heckel 1848) an invasive fish in Teuchitlán River, central Mexico", en coautoría con Martina Medina-Nava, Yvonne Herrerías-Diego, Juan P. Ramírez-Herrejón y Omar Domínguez-Domínguez, le informo que ha sido aceptado para su publicación en nuestra revista y aparecerá próximamente, bajo nuestro sistema de publicación continua.

Con el fin de garantizar la adecuada reproducción de las figuras en la impresión final, es necesario que envíe las figuras en formato **Tiff**, a **300 dpi**, a nuestra Ed. Técnica, la maestra Ma. Antonieta Arizmendi Espinosa (aarizmen@ib.unam.mx).

En cuanto tengamos listas las pruebas de galeras se las haremos llegar para una última revisión. Le reitero nuestra invitación a enviar fotografías relacionadas con su trabajo para la selección de imágenes que aparecerán en la portada correspondiente.

Sin más por el momento, reciba saludos cordiales

Atentamente,

Dr. Fernando Álvarez
Editor responsable

Editor responsable: Fernando Álvarez. Revista Mexicana de Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM.
Apartado Postal 70-153, 04510. México, D.F., Tel. 55 5622 9164
fvarez@ib.unam.mx; <http://www.ib.unam.mx>

Mar et al.- Feeding of an invasive fish in a Mexican River.

Trophic biology of the twospot livebearer (*Pseudoxiphophorus bimaculatus* Heckel 1848) an invasive fish in Teuchitlán River, central Mexico

Biología trófica del Guatapote Manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus* Heckel 1848) un pez invasor en el Río Teuchitlán, centro de México

Valentin Mar-Silva^{1, 2, a}

Martina Medina-Nava^{2, b *}

Yvonne Herreras-Diego^{2, 3, c}

Juan P. Ramírez-Herrejón^{4, d}

Omar Domínguez-Domínguez^{2, 3, e}

¹Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, C.P. 58030 Morelia, Michoacán, México. maresilva@live.com^a
<https://orcid.org/0000-0003-2590-341X>

²Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, C.P. 58030 Morelia, Michoacán, México yonnediego@gmail.com <https://orcid.org/0000-0001-5037-8878>^b, *mnva0424@gmail.com^c, goodeido@yahoo.com.mx^e.

³Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica para la Conservación de Recursos Genéticos, Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, UNAM, C.P. 58190 Morelia, Michoacán, México

⁴CONACYT-Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro, C.P. 76230 Santiago de Querétaro, Querétaro, México. ramirezherrejon@gmail.com^d

Abstract

The Teuchitlán River in Mexico is a hotspot of fish diversity, with three endemic species. *Pseudoxiphophorus bimaculatus* has been introduced into the river, but its trophic impact on the system is unknown. We determined the importance of each food item in the diet of *P. bimaculatus* with a relative importance index, their feeding behavior using an omnivorous index, the trophic position with the TrophLab program, and the niche breadth using the standardized Levin index. We performed PERMANOVA analyses to compare diet between size classes, sites and seasons. We analyzed 631 *P. bimaculatus* individuals. The species consumed mainly terrestrial insects, but presented an herbivorous trend in some sites. A generalist trophic behavior was presented in the wet season and a specialist behavior in the dry season occupying different trophic levels and presenting variable trophic width. This flexible feeding strategy enables *P. bimaculatus* to exploit resources from different trophic levels. The high consumption (%RII>50) of terrestrial insects could indicate that *P. bimaculatus* may transport allochthonous energy into the river. Furthermore, the high invasive potential of the species represents a risk for the freshwater ecosystems of central Mexico, a region that has been recognized as a hotspot for freshwater fish conservation.

Keywords BIODIVERSITY; EXOTIC ICHTHYOFAUNA; FOOD HABITS; HUMAN DISTURBANCE.

Resumen

El Río Teuchitlán se considera un hotspot de diversidad de peces con tres especies endémicas. *Pseudoxiphophorus bimaculatus* fue introducido en el sistema fluvial, aunque se desconoce su impacto trófico en el río Teuchitlán. Determinamos la importancia de cada artículo alimenticio con el índice de importancia relativa, el comportamiento trófico usando el índice de omnivoría, la posición trófica usando el programa TrophLab y la amplitud de nicho trófico de la especie usando el índice estandarizado de Levín. Realizamos análisis de PERMANOVA para comparar la dieta entre clases de talla, sitios y estaciones. Analizamos 631 contenidos estomacales de *P. bimaculatus*. La especie consume principalmente insectos terrestres, pero con tendencia a la herbivoría en algunos sitios, se presentó un comportamiento trófico generalista en la estación húmeda y especialista en la estación seca, ocupando diferentes niveles tróficos y mostrando amplitud de nicho trófico variable. Esta estrategia de alimentación flexible permite a *P. bimaculatus* explotar recursos de diferentes niveles tróficos. El alto consumo (%RII > 50) de insectos terrestres podría indicar que *P. bimaculatus* puede transportar energía alóctona al río. Además, el alto potencial invasivo de la especie es un grave riesgo para los ecosistemas de agua dulce del centro de México, una región que ha sido reconocida como un hotspot muy importante para la conservación de peces de agua dulce.

Palabras clave BIODIVERSIDAD; DISTURBIOS HUMANOS; HÁBITOS ALIMENTARIOS; ICTIOFAUNA EXÓTICA.

Introduction

Poeciliids have been widely introduced in multiple aquatic ecosystems through their popularity as ornamental species (García-Vásquez et al., 2017) in addition to their use in biological control programs against mosquitoes (Pyke, 2008). For these reasons, they are considered the most abundant and widely distributed exotic freshwater fish. Additionally, Poeciliids are successful invaders (Pyke, 2008), an attribute mainly credited to their high fecundity, tolerance of habitat degradation and diet flexibility (Magurran, 2009).

The twospot livebearer *Pseudoxiphophorus bimaculatus* (Heckel, 1848) is a widespread poeciliid fish species with a natural distribution ranging from the Misantla River (State of Veracruz) in Mexico to the Prianzapolka River in Nicaragua, on the Atlantic slope (Miller et al., 2009). The trophic biology of the species in its native range indicates that it is a fish with herbivorous feeding behavior (Vega-Cendejas et al., 1997; Miller et al., 2009), but with a tendency towards carnivorous-insectivorous feeding behavior outside its natural distribution (Mercado-Silva et al., 2002; Trujillo-Jiménez & Toledo-Beto, 2007) exhibiting a predominance of aquatic insect larvae in the gut contents (Trujillo-Jiménez & Toledo-Beto, 2007). The twospot livebearer has been translocated into several basins of Central Mexico, such as those of the Balsas River (Mejía-Mojica et al., 2012) and the Lerma-Chapala River (Ramírez-Herrejón et al., 2012), and has recently been reported in the Teuchitlán River, a hot spot of fish diversity in the headwaters of the Ameca River (Domínguez-Domínguez et al., 2008; Ramírez-García et al., 2017).

The Teuchitlán River is a highly anthropized lotic system that has undergone more than 60 years of human intervention (De la Mora-Orozco et al., 2014). The anthropogenic disturbances include modifications of the riverbanks, replacing them with concrete,

uncontrolled domestic wastewater discharges, changes in the river bottom substrate, water-diversion for irrigation and livestock production and the construction of a dam for the la Vega reservoir, disrupting the continuity to the Ameca River (Webb & Miller, 1998). In the Teuchitlán River, there is an historic fish richness of 15 native and 6 exotic species (López-López & Paulo-Maya, 2001). The butterfly goodeid *Ameca splendens*, and three microendemic fishes are species documented as present in the site and the only ones that currently survive in this area: the Ameca shiner *Notropis amecae* and golden skiffia *Skiffia francesae*, both of which are now extinct in the wild, and the tequila splitfin *Zoogoneticus tequila*, which was reintroduced to the area and brought back to the wild in 2018 (Webb & Miller, 1998; López-López & Paulo Maya, 2001; De la Vega-Salazar et al., 2006; Domínguez-Domínguez et al., 2018; IUCN, 2020). Nowadays, only five native and six exotic species are found in the Teuchitlán River (Herrerias-Diego et al., 2019).

A key factor proposed in the local extinction of native fish in Teuchitlán River is the competition for food resources, particularly related to a high abundance of the introduced Poeciliids (Kingston, 1978; Webb & Miller, 1998). The introduction of Poeciliids is among the most harmful threats to native freshwater fishes in the Teuchitlán River (Magurran, 2009) and the recently introduced *P. bimaculatus* may be no exception, since it has been reported to be a successful competitor against native Goodeidae fishes in other water systems (Ramírez-Carrillo & Macías-García, 2014). However, there are no data regarding the trophic biology of *P. bimaculatus* in the site and, consequently, the impact of the species on the Teuchitlán River food web and native species remains poorly understood.

The present study therefore characterizes the trophic biology of the invasive *P. bimaculatus* in the Teuchitlán River, in order to: 1) determine its trophic guild, diet breadth,

omnivory, trophic level and trophic strategy, and 2) analyze its temporal, spatial and ontogenetic variation in a highly anthropized lotic system. We also discuss the possible role of *P. bimaculatus* in the transport of allochthonous energy into the Teuchitlán river system as well as its invasive potential.

Materials and methods

Study area. The Teuchitlán River is located in west-central Mexico, at the headwaters of the Ameca River basin (20°41'N-20°40'N, 103°50'W-103°50'W) (Fig. 1a). The lotic system has a length of 1.5 km from the origin to its termination in the “La Vega” dam (López-López et al., 2004).

In order to reflect different human impacts along the River, five different points were chosen as collection sites (see Ramírez-García et al., 2017): “Rincón Spring” SpA, “Abrevadero spring” SpB, “Upper part of River” RvC, “Middle part of River” RvD and “End of the River” RvE (Fig. 1b, 1c).

Fish sampling. We collected samples during the day (10:00-16:00 hrs), twice per month over one annual cycle (January 2016 to January 2017), using a seine net (4.5 m in length, 2.3 m in height and mesh size 1.35 mm) and an electrofishing method (backpack DC electrofishing model ABP-3, ETS Electrofishing Systems LLC). We determined two seasons according to weather variations (Jiménez-Román, 1994): a dry season (January to June 2016) and a wet season (July to November 2016).

The captured fish were sacrificed by overdosing with the anesthetic tricaine mesylate (MS-222) according to the Official Mexican Norms NOM-051-ZOO-1995 and NOM-033-SAG/ZOO-2014, then labeled and fixed in 10% formaldehyde and transferred to 70% alcohol, following the criteria of Fournie et al. (2000).

Trophic analysis. We used an exploratory analysis of prey accumulation using the Mao Tau index (Appendix 1) to determine the minimum number of individual required to characterize the feeding habits of *P. bimaculatus* (Colwell et al., 2004). We selected a minimum sample of 25 individuals and a maximum of 36 individuals per size class, site and season since the curve became asymptotic at 25 individual gut contents analyzed. We determined two size classes using a preliminary analysis of Sturges rule to obtain size class, and also, we used a principal component analysis on diet data and obtained the principal preys. The ANOVA test was performed on the principal preys to test differences among Sturges size classes and we could only detect differences among two size class which correspond to size at first maturity for the species in the Teuchitlán River (Ramirez-García et al., 2017): juvenile fish (0-33.41 mm) and adult fish (>33.42).

We obtained the weight (g) and standard length (mm) and removed the digestive tract of each fish. We measured the length of the intestine (mm) and the weight of the gut contents (mg). We perform the gut content analysis using the stomach content of *P. bimaculatus* because of Trujillo-Jimenez & Toledo-Beto (2007) described the presence of a well-defined stomach in *P. bimaculatus*, as a saclike expansion of the digestive tube between the esophagus and the short intestine, which represented the first third portion of the intestine longitude. The gastric repletion was determined by following Borghetti et al. (1994). We used fish with a gastric repletion $\geq 50\%$ in the trophic analysis. We evaluated the gut contents with a modification of the quadrant method (Hynes, 1950). We identified the components of the gut contents to the lowest taxonomic level possible, using the keys of Merrit & Cummins (1996) for insects, and those of Pennak (1978) and Thorp & Covich (2001) for zooplankton and other invertebrates. The insect parts for which identification was impossible due to high digestive degradation were catalogued as unidentified insect parts (UIP). We classified all

unidentifiable gut content as detritus and this was excluded from the trophic analysis, along with gut samples that only had detritus in the gut content.

We evaluated the contribution of each food item to the diet of *P. bimaculatus* using a modified version of the relative importance index (RII) (Yañez-Arancibia et al., 1976): $RII = FO * PA / 100$, where FO is the frequency of occurrence and PA is the percentage of area occupied by a particular prey in the gut content. We calculated PA using a quadrated microscope slide (1.9 mm x 1.9 mm) and the area was determined using a microscope camera (amscope MD-35) with the software AmScope 3.7. This method has proved useful for fish with small components in the diet (e.g. microscopic algae, millimetric zooplankton, and small insect larvae) or when the gut content is difficult to separate and quantify (e.g. detritus or plant remains) (Vega-Cendejas, 1990, Canto-Maza & Vega-Cendejas, 2008; Ramírez-Herrejón et al., 2013). The RII was expressed as a percentage (Cortés, 1997).

We used the standardized Levins' index (BI) to calculate a measure of niche breadth with the formula $B_A = \frac{B-1}{n-1}$ where $B =$ Levins' niche breadth ($B = \frac{1}{\sum p_j^2}$) and $n =$ number of possible preys. The BI takes values between 0 and 1; fish are considered specialist when the BI value is lower than 0.60, and generalist when it is higher than 0.60 (Krebs, 1989). We used the omnivore index (OI) to estimate the variation in the trophic levels of the prey consumed by the species (Christensen & Pauly, 1992) with the formula $OI = \sum_j^n (TL_j - TL)^2 * DC_{ij}$, where n is the number of groups in the system, TL_j is the trophic level of prey j , TL is the average trophic level of the preys, and DC_{ij} is the fraction of prey (j) in the average diet of predator (i). Values equal to zero indicate that the species has only preys on one trophic level, large OI values indicates a variable trophic position of the species preys.

We estimated the trophic level (TL) with the TrophLab program (Pauly et al., 2000) using the equation $TROPH_i = 1 + \sum_{j=1}^G DC \times TROPH_j$, where DC represents the fraction of the prey j in the diet of species i , and $TROPH_j$ is the trophic position of species j . G is the number of species' i preys. We used Horn's index (Krebs, 1989) to evaluate intraspecific diet overlap using the formula $Ro = \frac{\sum (P_{ij} + P_{ik}) \log (P_{ij} + P_{ik}) - \sum p_{ij} \log P_{ij} - \sum p_{ik} \log P_{ik}}{2 \log 2}$, where Ro represents the Horn's overlap index among specie j and specie k ; P_{ij} , P_{ik} = proportion of the resource i with respect to the total of resources shared by both species ($i = 1, 2, 3, \dots, n$). The value of Horn's index can vary from 0 when feeding resources are not shared, to 1.0 when maximum diet overlap occurs. Values higher than 0.6 are considered to represent a significant overlap due to the limited resource availability (Zaret & Rand, 1971; Wallace, 1981).

We used the Costello trophic diagram to graphically determine the importance of components in the diet of the species and to identify the feeding strategy of the species (Costello, 1990). The abundance of the prey in the gut content (%PA) was placed in the axis of the ordinates and the frequency of appearance (%FO) in the axis of the abscissa. Four quadrants were determined, delimited by 50% of area and frequency of appearance. The prey items located in the upper right quadrant were considered as preferential (with a frequency of occurrence and percentage of area > 50%). Meanwhile, we considered accidental prey items those located in the lower left quadrant (with a frequency of occurrence and percentage of area < 50%)

Temporal, spatial and ontogenetic comparative diet analysis. In order to determine differences in the diet per site, season and size, we conducted multivariate one-way PERMANOVAs using the prey consumption data (mm²) in PRIMER-E version 7 (Plymouth

Marine Laboratory, UK) with the PERMANOVA+ package (Anderson et al., 2008). We used PERMANOVA design to detect overall differences in the diet among site, season, and size, and we performed ANOVA analysis in the factor to was significant for the PERMANOVA. We conducted multi-factor analyses of variance (ANOVA) using the R Stats Package (R Core Team, 2013) in order to assess differences in prey consumption per season, site and size class. We performed a posterior analysis to explore the distribution of the residuals and ensure no violation of normality and independence. We used a post hoc Tukey-Kramer honest significant difference test (Zar, 1999) when the ANOVA showed significant differences.

Results

Overall diet composition. We analyzed the gut contents of 631 *P. bimaculatus* individuals of a standard length of between 11.74 and 66.31 mm. From these, 298 were sampled in the wet season and 333 in the dry season. Fifty-six percent (355) of the digestive tracts analyzed had gut repletion of between 75 and 100%. Eighteen percent contained detritus only, with a higher number (83) occurring in the wet season, compared to 29 in the dry season. Detritus-only gut content occurred at a high frequency in SpA (27), RvE (25) and RvD (16). The site with the lowest number of detritus-only gut contents was the RvC: one in the dry season and seven in the wet season.

We classified the diet composition into ten prey categories (Table 1). Terrestrial insects showed the highest RII value (49.8-98.3) throughout the sites, size classes and seasons. However, fish parts presented a high RII value (55.91) for adult fishes in the RvE site (Table 2). Diet differed among seasons (PERMANOVA: pseudo-F = 13.3, $df = 1$, $p=0.004$) and sites (PERMANOVA: pseudo-F = 6.2, $df = 4$, $p=0.005$), although not ontogenically (PERMANOVA: pseudo-F = 0.9, $df = 1$, $p=0.44$). We found spatial and

temporal differences in the consumption of plant remains (ANOVA: $f=8.5639$, $P<0.001$, $df=9$), fish parts (ANOVA: $f=2.5409$, $P=0.0388$, $df=9$) and terrestrial insects (ANOVA: $f=4.4135$, $P=0.0016$, $df=9$) (Fig. 2d, 2e and 2f), temporal differences for plant remains, fish parts and unidentified insect parts (preferential food item by Costello graphics, Fig. 3), and differences in the ingestion of plant remains and fish parts. In the wet season, the highest consumption of plant remains was found at site SpB, while the highest consumption of fish parts was in site RvE (ANOVA: $f=8.5$, $P<0.0001$, $df=1$, Figs. 2a and 2b). Terrestrial insects were consumed to a greater extent in sites SpB, RvC and RvD in both seasons, but the lowest ingestion of this component was found in sites SpA and RvE in the wet season (ANOVA: $f=4.4135$, $P=0.0016$, $df=9$, Fig. 2c).

Niche breadth, trophic level, omnivory behavior, diet overlap and feeding strategy. Niche breadth per size class, season and site was variable ($B_{i\text{ mean}} = 0.22 \pm 0.18$, $B_{i\text{ minimum}} = 0.007$ - $B_{i\text{ maximum}} = 0.66$, see table 3), this indicates that the twospot livebearer has a specialist trophic niche breadth, with the lowest value presented in the dry season ($B_{i\text{ mean}} = 0.14 \pm 0.13$) and a tendency towards a generalist trophic niche breadth in the wet season with the highest value ($B_{i\text{ mean}} = 0.31 \pm 0.19$). The adults of the RvE site in the wet season presented the highest niche breadth value ($B_i=0.66$) (Table 3).

Trophic level was variable across class size, site and season (Trophic level $_{\text{minimum}} = 2.68 \pm 0.33$ -Trophic level $_{\text{maximum}} = 3.78 \pm 0.64$). The lowest value was found for juveniles of site SpA, while the highest value was found for adults in site RvE, both in the wet season (Table 3).

The omnivorous index was also variable ($OI_{\text{mean}} = 0.42 \pm 0.43$, $OI_{\text{minimum}} = 0.004$ - $OI_{\text{maximum}} = 1.31$, see table 3) and mostly indicated low levels of omnivorous behavior, with the

lowest value in the dry season ($OI_{\text{mean}} = 0.16 \pm 0.2$) compared to the wet season ($OI_{\text{mean}} = 0.68 \pm 0.44$). The highest values of the omnivorous index were for juveniles ($OI=1.31$) and adults ($OI=1.2$) of site SpA and juveniles ($OI=1.16$) of site RvE in the wet season (Table 3).

Diet overlap between size classes was high (0.97), but the overlap presents spatial and temporal differences. The size classes of site RvE did not overlap, in terms of trophic resources, with SpA, SpB, RvC and RvD across seasons (values from 0 to 0.58). In the wet season, classes I and II of the SpA site did not present diet overlap (0.19 to 0.55). The main trophic resource in the diet overlap was unidentified insect parts (UIP).

The Costello diagrams showed a temporal difference in the feeding strategy of the twospot livebearer (Fig 3). In the dry season, the preferred prey are terrestrial insects, while the rest of the prey items are accidental (Fig 3b). In the wet season, no such preferential item was found (Fig 3a).

Discussion

Trophic biology of P. bimaculatus in the Teuchitlán River. According to the information presented here, the invasive species *P. bimaculatus* presents a dynamic trophic strategy and flexible feeding behavior in the Teuchitlán River. The species is mainly a carnivorous-insectivorous fish, mostly consuming terrestrial insects (Table 2); however, we found behavior that was generalist in the wet season and specialist in the dry season, as well as an herbivorous trend in some sites, occupying different trophic levels and variable trophic width (Table 3, Figure 2 and 3). This variable feeding strategy enables *P. bimaculatus* to exploit resources from different trophic levels, such as plants and algae in producers and other fishes in secondary consumers.

These findings are congruent with the trophic biology data of the species throughout its native and non-native distribution; although Vega-Cendejas et al. (1997) and Miller et al.

(2009) state that *P. bimaculatus* is herbivorous in its native range, Trujillo-Jiménez & Toledo-Beto (2007) found that the twospot livebearer is a carnivorous-insectivorous fish that feeds mainly on terrestrial insects within its non-native distribution. The morphology of structures related to trophic acquisition, such as the teeth, mouth, a well-defined stomach and short digestive tract, indicates that the twospot livebearer is a carnivorous fish, as has been reported in invaded areas (Trujillo-Jiménez & Toledo-Beto, 2007). These data, far from being contrasting, provide evidence that the twospot livebearer can present flexible feeding habits, as we found for the Teuchitlán River according to trophic width, trophic level and omnivory, which are similar to the flexible feeding behavior presented by other related species (Schaefer et al., 1994; Ramírez-Herrejon et al., 2013).

Ontogenic variation of P. bimaculatus trophic biology. We did not find differences in diet among size classes (PERMANOVA pseudo-F = 0.9, $df = 1$, $p=0.44$). Dietary shifts are expected as a function of increased body size (King, 2005), and are common in many fish species (Feyrer et al., 2003; Davis et al., 2012). However, the invasive *P. bimaculatus* in the Teuchitlán River exhibits an ontogenetic overlap in diet, which is indicative of shared food items (Horn's index=0.97) (Copp, 1992; McCormick, 1998). This could be explained by the niche overlap hypothesis, which explains that a high availability of prey reduces competition and allows coexistence between different species (Pianka, 1974). This theory could explain the ontogenetic diet overlap and coexistences at the same site on the river, since the ontogenic stages of a species have been proposed as different ecological units (Stoner & Livingstone, 1984; Davis et al., 2012).

Spatial variation of the P. bimaculatus trophic biology. Our results from the relative importance index (Table 2) and the PERMANOVA of diet variation indicate the presence of spatial variation in resource consumption. The ANOVA result indicates that consumption of

terrestrial insects is statistically high in sites with the presence of riparian vegetation. This vegetation has a major role in the transfer of allochthonous energy to the river system (Tabacchi et al., 1998), since it provides habitat for insects that may eventually fall into the water, increasing the availability of this food supply for the fishes (Wipfli & Baxter, 2010). This trend of *P. bimaculatus* was observed in the RvC site, where we found the highest ingestion of terrestrial insects (Fig. 2c) that is congruent with the presence of well-established riparian vegetation (Fig. 1).

According to the ANOVA results, the twospot livebearer presented the highest ingestion of plant remains in the SpA. In spring-fed stream systems, the periphyton is fundamental to the web trophic dynamic (Battin et al., 2003), and the deposition of vegetal detritus from the adjacent vegetation, as well as detritus of algal origin, could represent food resources (Garman, 1992; Pound et al., 2011). The sites SpA and SpB are dominated by rocky bottom substrate, and both present concrete banks and high periphyton productivity (pers. obs), which could explain the high rate of algae consumption. In the case of the high rate of plant remains, we suggest that these two sites are characterized by a low abundance of macroinvertebrates and zooplankton (Escalante-Jimenez, unpublished data), and SpB is used for watering cattle, increase the input of vegetal matter via animal defecation. The low abundance of animal prey items and increased input of vegetal material could be causes for the high consumption of primary producers in these sites (Figs. 1c and 2d). In terms of exploiting the available resources, this represents flexibility in *P. bimaculatus* feeding.

Temporal variation of the P. bimaculatus trophic biology. The results of the trophic indices (Table 3), trophic strategy (Fig. 3), and diet overlap (Horn's index) suggest temporal differences in the diet of *P. bimaculatus*. The Teuchitlán micro-basin is one of the driest sites in the Ameca basin, and a severe difference in rainfall occurs between the dry and wet season

(Jimenez-Roman, 1994). We found that a change occurs in the feeding strategy between the wet and dry seasons. During the dry season, terrestrial insects are preferred, while in the wet season the consumption tends to be of primary producers and unidentified insects. The preference for terrestrial insects during the dry season could be the result of the temporal availability of this food. In other streams, systems are reported that terrestrial productivity is high during the summer with a consequent high availability of terrestrial insects (Nakano & Murakami, 2001). However, the consumption of plant remains in the wet season could be a result of the temporal transport of this material through the drainage system into the river via flood events (Wantzen et al., 2008). This is also supported by the increased quantity of unidentified terrestrial insects in the diet, which could also be the result of the transport of dead and partially degraded insects by rainwater (Wantzen & Junk, 2000). Rivers are known to suffer temporal changes due their variations in flood and drought (Hill & Boston, 1991). As a result, their associated biotic communities also vary seasonally (Angradi. 1997; Bae et al., 2016) and the availability of food for fishes in river systems show high spatial and temporal variation (Angermeier, 1982, 1985).

Temporal shifts in diet have been reported for other introduced species in different freshwater systems as a response to environmental differences in the availability of food resources (Maitipe & De Silva, 1985). Our results regarding the temporal switch in feeding strategy (Fig. 3) are consistent with other fish species (Zaret & Rand, 1971; Rayner et al., 2009) and for other vertebrates (Wilson, 1971), where the temporal shift is reported as a function of an increased abundance of food items in the wet season.

Thus, the temporal change of *P. bimaculatus* diet may reflect the seasonal variation of food resources; however, the abundance of food resources was not measured in the present study.

Further studies should focus on the seasonal change of food resources in order to explore the effect of resource variability on the diet of *P. bimaculatus*.

We used a multivariate analysis (PERMANOVA) to test overall diet differences among the sites, seasons, and ontogenetic factors, but to evaluate specific differences in the use of particular resources we used multi-factor analysis (ANOVA). Our approach intends to derivate from community comprehensive analysis (overall diet, PERMANOVA), which provides a general overview of the diet variation, to the particular exploration of resource use (multi-factor ANOVA prey consumption) among the factors. A practical example of this in the application for our data is that the PERMANOVA analysis enables us to demonstrate a spatial and temporal variation of the diet of *P. bimaculatus* in Teuchitlán River, but multi-factor ANOVA allows to detect the specific variation of the plants remains, fish parts and terrestrial insects among sites/seasons. The use of both ANOVA and PERMANOVA is useful to better elucidate the biological effects in biological invasions (Gloria & Osborne, 2009), and therefore our study shows the utility of both PERMANOVA and ANOVA in trophic studies with a community approach to understand the complex biological information.

Possible role of P. bimaculatus in the transport of allochthonous energy into the Teuchitlán river system. The results of the relative importance index indicate a high consumption (%RII>50) of terrestrial insects, which was the main food item in the diet of *P. bimaculatus*. This could indicate that *P. bimaculatus* may function as a vehicle of allochthonous energy into the Teuchitlán river system. Terrestrial insects are abundant items in freshwater stream habitats with different levels of human perturbation (Nakano et al., 1999; Carbajal-Becerra et al., 2020) and, as explained above, the riparian vegetation seems to be key in the transfer of terrestrial insects to water making them available for fish ingestion (Wipfli & Baxter,

2010). In other water bodies, human perturbation can affect the terrestrial-aquatic energy flux increasing the allochthonous input by terrestrial insects (Vital-Rodríguez et al., 2017). However, study of the energetic flux is necessary to corroborate this terrestrial-aquatic trophic linkage and to evaluate the role of *P. bimaculatus* in the transfer of energy into the aquatic system.

Invasive potential of P. bimaculatus. A key factor proposed in the local extinction of native fish in Teuchitlán River is the competition for food resources (Kingston, 1978; Webb & Miller, 1998). However, the main problem to evaluate the potential trophic impact of *P. bimaculatus* is the lack of specific information about the trophic role of the native species and how the Teuchitlán trophic web is structured. The endemic *Ameoca splendens* is possibly an herbivorous fish due to their long and convoluted intestine and the lack of stomach (Miller & Fitzimon, 1971). Because of that, trophic overlap of *P. bimaculatus* and *A. splendens* are expected low. However, in laboratory conditions, the interactions of poeciliids and native species have shown a disadvantage of the natives in low food availability (Escalera-Vazquez et al., 2016). Meanwhile, the natives *Zoogoneticus tequila* and *Zoogoneticus purhepechus* show a short intestine, similar to their relative *Zoogoneticus quitzoensis*, which are a carnivorous fish with preference for aquatic insects preys (Acuña-Lara et al., 2006). Our results showed that *P. bimaculatus* are carnivorous and thus trophic competition between the native and the invasive carnivores are possibly, more detailed study must be done in order to test this interaction. However, our study poses a baseline to further understanding of the Teuchitlán River trophic web, with the addition of the Teuchitlán River fish species trophic data to our results we could determine the trophic impact of *P. bimaculatus* in the site.

The poeciliid *P. bimaculatus* is a species with a native distribution in rivers of the Atlantic slope of Central America (Miller et al., 2009), but has also been widely introduced by human

action into several other drainages (Mejía-Mojica et al., 2012; Ramírez-Herrejón et al., 2012; Ramírez-García et al., 2017). The introduction of the twospot livebearer in Teuchitlán River is relatively recent (<15 years), it was not reported until 1996 (López-López & Paulo Maya 2001; Dzul-Caamal et al., 2012) and not recorded as fieldwork conducted in the area in 2008 (ODD per. obs). However, this fish species has become successfully established all along the river and is the dominant species, representing more than 50% of the fish assemblage (Herrerías-Diego et al., 2019). Studies of reproductive biology have shown that the invasive twospot livebearer in Teuchitlán is iteroparous, the dominating sex ratio being female (1.9:1, female:male), and presents early reproduction and high fecundity. This indicates the high effectiveness of the fish in terms of resource exploitation (Gómez-Márquez et al., 2016; Ramirez-García et al., 2017).

The flexible behavior in the trophic strategies of *P bimaculatus* presented here is indicative of a successful invasive species. Variation in the trophic biology throughout sites has been described as characteristic of an adaptive response of non-native fish species to environmental prey availability (Jepsen & Winemiller, 2002; Davis et al., 2012). Seasonally trophic flexible behavior seems to be a key factor in the abundance-dominance of the species in the Teuchitlán River (Herrerías-Diego et al., 2019), helping the twospot livebearer to tolerate anthropogenic perturbation of the water body, such as processes of habitat modification or eutrophication (Ruehl & DeWitt, 2005). The twospot livebearer is a euryphagous species, which confers an advantage in terms of avoiding seasonal food limitation and has been related to increased abundance of invasive species (Weliange & Amarasinghe, 2003). This life trait of some species of the Poeciliid fish family enables individuals to tolerate fluctuations in prey availability in their environment (Pollux & Reznick, 2011) and has been proposed as a key factor in their invasive success (Arthington,

1991; De Carvalho et al., 2019). In summary, the twospot livebearer shows flexibility in its trophic biology; it can occupy different trophic levels, modify its trophic width, change its trophic guild, modify its omnivorous behavior, and utilize allochthonous and autochthonous trophic sources.

These results, as well as other biological traits such as continuous reproduction, a high proportion of female individuals (Ramírez-García et al., 2017), parental care associated with viviparity (Gross & Shine, 1981) and high tolerance to environmental degradation (Mercado-Silva et al., 2002) are consistent with successful invasive species (Sakai et al., 2001) since this success is related to their establishment, spread and abundance (Marchetti et al., 2004; Hayes & Barry, 2008; Ricciardi, 2013; Ricciardi et al., 2013). Moreover, in the present study, we found ontogenetic trophic overlap of *P. bimaculatus* and, considering the iteroparous reproductive biology of the species in the site (Ramírez-García et al., 2017), a clear generational overlap over time, facilitating the potential for spread and colonization (Bateman et al., 2015) and giving rise to the apparently rapid and successful establishment of *P. bimaculatus* in the Teuchitlán River (Herrerias-Diego et al., 2019).

It is clear that *P. bimaculatus* should be considered a species with high invasive potential and a serious risk for the freshwater ecosystems of central Mexico (Carbajal-Becerra et al., 2020), a region that has been recognized as a very important hotspot for freshwater fish conservation (Miller, 1986; Domínguez-Domínguez et al., 2006), with endemism of up to 70% (Lyons et al., 1998) and a dramatic decrease in native fish populations (De la Vega-Salazar, 2006; Domínguez-Domínguez et al., 2008). The introduction of this species into water bodies of the area is therefore to be avoided, and more attention must be paid to the stocking process of fish species of commercial value and the release of exotic fishes for mosquito control or ornamental purposes. Education programs to

prevent the introduction of this and other species to areas of importance for the conservation of freshwater diversity must be conducted, with management plans developed and control of established populations carried out.

Acknowledgments

The first author wants to thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for doctoral fellowship no. 509825. This work was funded by the Chester Zoo, the Mohammed Bin Zayed Species Conservation Fund, the Mexican Commission for the Knowledge and Use of Biodiversity (CONABIO), L'association Beauval Nature Pour la Conservation et la Recherche, Haus des Meeres Aqua Terra Zoo, Poecilia Scandinavia, European Union of Aquarium Curators, Wilhelma Zoological-Botanical Garden and Ostrava Zoo. He also thanks the División de Estudios de Posgrado of Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo for financial support for the English editing services. Thanks to the members of the Laboratorio de Biología Acuática of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH); Rubén Hernández Morales, Luis Martín Mar Silva, Oscar Gabriel Ávila Morales, Arely Ramírez García and Pedro de Jesus Martínez Morales for assistance with the field work.

References

- Anderson, M. J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R. (2008). *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*. Plymouth, United Kingdom: PRIMER-E Ltd.
- Angermeier, P. L. (1982). Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. *Environmental Biology of Fishes*, *7*, 251-264. <https://doi.org/10.1007/BF00002500>
- Angermeier, P. L. (1985). Spatio-Temporal Patterns of Foraging Success for Fishes in an Illinois Stream. *The American Midland Naturalist*, *114*, 342-359. <https://doi.org/10.2307/2425609>

Angradi, T. R. (1997). Hydrologic context and macroinvertebrate community response to floods in an Appalachian headwater stream. *The American Midland Naturalist*, 138, 371-386. <https://doi.org/10.2307/2426829>

Bateman, A. W., Neubert, M. G., Krkošek, M., & Lewis, M. A. (2015). Generational spreading speed and the dynamics of population range expansion. *The American Naturalist*, 186, 362-375. <https://doi.org/10.1086/682276>

Arthington, A. H. (1991). Ecological and genetic impacts of introduced and translocated freshwater fishes in Australia. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 48, 33-43. <https://doi.org/10.1139/f91-302>

Bae, M. J., Chun, J. H., Chon, T. S., & Park, Y. S. (2016). Spatio-temporal variability in benthic macroinvertebrate communities in headwater streams in South Korea. *Water*, 8, 99. <https://doi.org/10.3390/w8030099>

Battin, T. J., Kaplan, L. A., Newbold J. D. & Hansen C. M. E. (2003). Contributions of microbial biofilms to ecosystem processes in stream mesocosms. *Nature*, 426, 439-442. <https://doi.org/10.1038/nature02152>

Borghetti, J. R., Nogueira, V. S. G., Borghetti, N. R. B., & Canzi, C. (1994). The fish ladder at the Itaipu Binational hydroelectric complex on the Paraná River, Brazil. *Regulated Rivers: Research & Management*, 9, 127-130. <https://doi.org/10.1002/rrr.3450090206>

Canto-Maza, W. G., & Vega-Cendejas, M. E. (2008). Hábitos alimenticios del pez *Lagodon rhomboides* (Perciformes: Sparidae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical*, 56 (4), 1837-1846.

Carbajal-Becerra, O., Olvera-Rodríguez, K. J., Mariscal de Souza, G., 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>

Christensen, V., & Pauly, D. (1992). ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling*, 61(3), 169-185. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)

Colwell, R. K., Mao, C. X., & Chang, J. (2004). Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85, 2717–2727. <https://doi.org/10.1890/03-0557>

Copp, G. H. (1992). Comparative microhabitat use of cyprinid larvae and juveniles in a lotic floodplain channel. In: W. Wieser, F. Schiemer, A. Goldschmidt & K. Kotrschal. (Eds) *Environmental biology of European cyprinids* (pp. 181-194). Dordrecht, Netherlands: Springer Science + Business Media.

Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, 726-738. <https://doi.org/10.1139/f96-316>

Costello, M. J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*, 36, 261-263. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05601.x>

Davis, A. M., Blanchette, M. L., Pusey, B. J., Jardine, T. D., & Pearson, R. G. (2012). Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river. *Freshwater Biology*, 57, 2156–2172. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02858.x>

De Carvalho, D. R., Flecker, A. S., Alves, C. B. M., Sparks, J. P., & Pompeu, P. S. (2019). Trophic responses to aquatic pollution of native and exotic livebearer fishes. *Science of The Total Environment*, 681, 503-515. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.092>

De La Mora-Orozco, C., Flores-López, H. E., Ruiz-Corral, A. J., Chávez-Durán, A. A., & Figueroa-Montaño, A. (2014). Impacto del cambio climático en las tendencias de la evaporación en la presa La Vega, Teuchitlán, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 10, 1993-2005.

De La Vega-Salazar. M. Y. (2006). Conservation status of Goodeidae family fishes (Cyprinodontiformes) from the Mexican Central Plateau. *Revista de biología tropical*, 54, 163-177.

Domínguez-Domínguez, O., Doadrio, I. & Pérez-Ponce de León, G. (2006). Historical biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis. *Journal of Biogeography*, 33, 1437-1447. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01526.x>

Domínguez-Domínguez, O., Zambrano, L., Escalera-Vázquez, L. H., Pérez-Rodríguez, R., & 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(2), 501-512.

Domínguez, O. D., Morales-Hernández, R., Medina-Nava, M., Herrerías-Diego, Tafolla-Venegas, D., Escalante-Jiménez, A. L., Escalera-Vázquez L. H. & García, G. (2018). Progress in the reintroduction program of the tequila splitfin in the springs of Teuchitlán, Jalisco, Mexico. In: P. S. Soorae (Ed) *Global Reintroduction Perspectives: 2018. Case studies from around the globe* (pp. 38-42). UAE: IUCN/SSC Reintroduction Specialist Group & Environment Agency-Abu Dhabi.

- Dzul-Caamal, R., Olivares-Rubio, H. F., Medina-Segura, C. G., & Vega-López, A. (2012). Endangered Mexican fish under special protection: Diagnosis of habitat fragmentation, protection, and future - a review. In M. E. Lucas-Borja (Ed), *Endangered species: Habitat, protection and ecological significance* (pp. 109–130). New York: Nova Science Publishers.
- Escalera-Vázquez, L. H., Domínguez-Domínguez, O., Hinojosa-Garro, D., & Zambrano, L. (2016). Changes in diet, growth and survivorship of the native Tequila Splitfin *Zoogoneticus tequila* in co-occurrence with the non-native Shortfin Molly *Poecilia mexicana*. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 188, 341-351. <https://doi.org/10.1127/fal/2016/0932>
- Feyrer, F., Herbold, B., Matern, S. A., & Moyle, P. B. (2003). Dietary shifts in a stressed fish assemblage: consequences of a bivalve invasion in the San Francisco Estuary. *Environmental Biology of Fishes*, 67(3), 277-288. <https://doi.org/10.1023/A:1025839132274>
- Fournie, J. W., Krol, R. M., & Hawkins, W. E. (2000). Fixation of fish tissues. In G. K. Ostrander (Ed) *The laboratory fish* (pp. 569-578). Academic Press.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2017.01.014>
- Garman, G. C. (1992). Fate and Potential Significance of Postspawning Anadromous Fish Carcasses in an Atlantic Coastal River. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121, 390–394. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1992\)121<0390:fapsop>2.3.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0390:fapsop>2.3.co;2)
- Gómez-Márquez, J. L., Peña-Mendoza, B., & Guzmán-Santiago, J. (2016). Reproductive biology of *Poecilia sphenops* Valenciennes, 1946 (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) at the

Emiliano Zapata Reservoir in Morelos. México. *Neotropical Ichthyology*, 14(2), 1–9.

<https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140127>

Gross, M. R., & Shine, R. (1981). Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. *Evolution*, 35, 775-793. <https://doi.org/10.2307/2408247>

Hayes, K. R., & Barry, S. C. (2008). Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological invasions*, 10, 483-506. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9146-5>

Herrerías-Diego, Y., Domínguez-Domínguez, O., Medina-Nava, M., Ávila, O., & Mar-Silva, V. (2019). Comparación de la composición y abundancia de la comunidad Íctica del río Teuchitlán, Jalisco, México empleando tres artes de pesca. In C. P. Ornelas-García, F. A. Álvarez & A. Wegier (Eds), *Antropización: primer análisis integral* (pp. 265-282). Ciudad de México, IBUNAM-CONACYT.

Hill, W. R., & Boston, H. L. (1991). Community development alters photosynthesis-irradiance relations in stream periphyton. *Limnology and Oceanography*, 36, 1375-1389.

<https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.7.1375>

Hynes, H. B. N. (1950). The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *The Journal of Animal Ecology*, 36-58.

IUCN (2020) The IUCN Red List of Threatened Species. Accessed 2020 February 18.

Available from: <https://www.iucnredlist.org/>

Jepsen, D. B., & Winemiller K. O. (2002). Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos*, 96, 46–55. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960105.x>

Jiménez-Román, A. (1994). Estudio Comparativo de la Precipitación y el Escurrimiento en la Cuenca del Río Ameca, México. *Revista Geográfica*, 119, 59-79.

<http://www.jstor.org/stable/40992684>

- King, A. J. (2005). Ontogenetic dietary shifts of fishes in an Australian floodplain river. *Marine and Freshwater Research*, 56(2), 215-225. <https://doi.org/10.1071/MF04117>
- Kingston, D. I. (1978). *Skiffia francesae*, a new species of goodeid fish from Western Mexico. *Copeia*, 1978, 503-508. <https://doi.org/10.2307/1443618>
- Krebs, C. J. (1989). *Ecological Methodology*. New York: Harper and Row.
- Lara, J. O. A., Nava, M. M., & Rojas, T. Z. (2006). Hábitos alimentarios de dos especies de peces vivíparos de la Mintzita. Cuenca Lerma-Chapala Michoacán, México. *Biológicas*, 8, 47-60.
- López-López, E., & Paulo-Maya, P. (2001). Changes in the fish assemblages in the upper río Ameca, México. *Journal of Freshwater Ecology*, 16, 179-187. <https://doi.org/10.1080/02705060.2001.9663803>
- López-López, E., Paulo-Maya, J., Carvajal, A. L., Ortiz-Ordóñez, E., Uría-Galicia, E., & Mendoza-Reynosa, E. (2004). Populations of the Butterfly Goodeid (*Ameca splendens*) in the Upper Rio Ameca Basin, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, 19, 575-580. <https://doi.org/10.1080/02705060.2004.9664737>
- Lyons, J., González-Hernández, G., Soto-Galera, E., & Guzmán-Arroyo, M. (1998). Decline of Freshwater Fishes and Fisheries in Selected Drainages of West-Central Mexico. *Fisheries*, 23, 10–18. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1998\)023<0010:doffaf>2.0.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1998)023<0010:doffaf>2.0.co;2)
- Maitipe, P. & De Silva. S.S. (1985). Switches between zoophagy, phytophagy and detritivory of *Sarotherodon mossambicus* (Peters) populations in twelve man-made Sri Lankan lakes. *Journal of Fish Biology*, 26, 83–95. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb04240.x>
- McCormick, M. I. (1998). Ontogeny of diet shifts by a microcarnivorous fish, *Cheilodactylus spectabilis*: relationship between feeding mechanics, microhabitat selection and growth. *Marine Biology*, 132, 9-20. <https://doi.org/10.1007/s002270050367>

Magurran A. E. (2009) Threats to freshwater fish. *Science*, 325, 1215-1216.
<https://doi.org/10.1126/science.1177215>

Marchetti, M. P., Moyle, P. B., & Levine, R. (2004). Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater biology*, 49, 646-661. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01202.x>

Mejía-Mojica, H., Rodríguez-Romero, F. D. J., & Díaz-Pardo, E. (2012). Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical*, 60, 669-681. <https://doi.org/10.15517/RBT.V60I2.3960>

Mercado-Silva, N., Lyons, J. D., Salgado-Maldonado, G., & Medina Nava, M. (2002). Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of central Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12, 179–191.
<https://doi.org/10.1023/A:1025099711746>

Merritt, R. W., & Cummins, K. W. (1996). *An introduction to the aquatic insects of North America* (3rd ed.). Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt.

Miller, R. R. (1986). Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 30, 121-153.

Miller, R. R., & Fitzsimons, J. M. (1971). *Ameca splendens*, a New Genus and Species of Goodeid Fish from Western México, with Remarks on the Classification of the Goodeidae. *Copeia*, 1, 1-13. <https://doi.org/10.2307/1441593>

Miller, R. R., Minckley, W. L., & Norris, S. M. (2009). *Freshwater fishes of Mexico*. Chicago: University of Chicago Press.

Nakano, S., Miyasaka, H., & Kuhara, N. (1999). Terrestrial–aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology*, 80, 2435-2441.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2435:TALRAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2435:TALRAI]2.0.CO;2)

- Nakano, S., & Murakami, M. (2001). Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 166-170. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.1.166>
- Pauly, D., Froese, R., Sala, P., Palomares, M. L., Christensen, V., & Rius, J. (2000). *Trophlab Manual*. Manila: ICLARM.
- Pennak, W. (1978). *Fresh Water Invertebrates of the United States*. USA: John Willey and Sons.
- Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71, 2141-2145. <https://doi.org/10.1073/pnas.71.5.2141>
- Pollux, B. J., & Reznick, D. N. (2011). Matrotrophy limits a female's ability to adaptively adjust offspring size and fecundity in fluctuating environments. *Functional Ecology* 25, 747-756. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01831.x>
- Pound, K. L., Nowlin, W. H., Huffman, D. G., & Bonner, T. H. (2011). Trophic ecology of a nonnative population of suckermouth catfish (*Hypostomus plecostomus*) in a central Texas spring-fed stream. *Environmental Biology of Fishes*, 90, 277-285. <https://doi.org/10.1007/s10641-010-9741-7>
- 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. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173451>
- R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Carrillo, E., & Macías-García, C. (2014). Limited options for native goodeid fish simultaneously confronted to climate change and biological invasions. *Biological Invasions*, 17, 245–256. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0723-0>

Ramírez-García, A., Ramírez-Herrejón, J. P., Medina-Nava, M., Hernández-Morales, R., 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, 81–90. <https://doi.org/10.1111/jai.13543>

Ramírez-Herrejón, J. P., Mercado-Silva, N., Medina-Nava, M., & Domínguez-Domínguez, O. (2012). Validación de dos índices biológicos de integridad (IBI) en la subcuenca del río Angulo en el centro de México. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1669-1686. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i4.2160>

Ramírez-Herrejón, J. P., Castañeda-Sam, L. S., Moncayo-Estrada, R., Caraveo-Patiño, J., & Balart, E. F. (2013). Trophic ecology of the exotic Lerma livebearer *Poeciliopsis infans* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) in the Lago de Pátzcuaro, Central Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1289-1300. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v61i3.11957>

Rayner, T. S., Pusey, B. J., & Pearson, R. G. (2009). Spatio-temporal dynamics of fish feeding in the lower Mulgrave River, north-eastern Queensland: the influence of seasonal flooding, instream productivity and invertebrate abundance. *Marine and Freshwater Research*, 60, 97-111. <https://doi.org/10.1071/MF08055>

Ricciardi, A. (2013). Invasive Species. In: R. Leemans (Ed) *Ecological Systems*. New York, New York: Springer.

Ricciardi, A., Hoopes, M. F., Marchetti, M. P., & Lockwood, J. L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological monographs*, 83, 263-282. <https://doi.org/10.1890/13-0183.1>

Ruehl, C. B., & DeWitt, T. J. (2005). Trophic plasticity and fine-grained resource variation in populations of western mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Evolutionary Ecology Research*, 7, 801-19.

Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N. & Weller, S. G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics*, 32, 305-332. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>

Schaefer, J., Heulett, S., & Farrell, T. (1994). Interactions between two poeciliid fishes (*Gambusia holbrooki* and *Heterandria formosa*) and their prey in a Florida marsh. *Copeia*, 2, 516-520. <https://doi.org/10.2307/1447002>

Stoner, A. W., & Livingston, R. J. (1984). Ontogenetic patterns in diet and feeding morphology in sympatric sparid fishes from seagrass meadows. *Copeia*, 174-187. <https://doi.org/10.2307/1445050>

Tabacchi, E., Correll, D. L., Hauer, R., Pinay, G., Planty-Tabacchi, A. M., & Wissmar, R. C. (1998). Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater biology*, 40, 497-516. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00381.x>

Thorp, H. J. & Covich, P. A. (2001). *Ecology and classification of North American Freshwater invertebrates*. Academic Press.

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, 603-615. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442007000200021&lng=en&nrm=iso

Vega-Cendejas, M. E. (1990). Interacción trófica entre dos bagres *Arius melanopus* (Agassiz, 1829) y *Arius felix* (Linnaeus, 1776) en las costas de Celestún Yucatán, México. *Anuario del Instituto de Ciencias Del Mar y Limnología*, 15, 185-194.

Vega-Cendejas, M.E., Hernández de S. M.J., & Cruz, A.G. (1997). *Los peces de la reserva de Celestún*. Pronatura Península de Yucatán, A. C. The Nature Conservancy. CINVESTAV- Unidad Mérida. Yucatán, México.

Vital-Rodríguez, B. E., Ramírez-Herrejón, J. P., Moncayo-Estrada, R., Caraveo-Patiño, J., & Domínguez-Domínguez, O. (2017). Feeding strategy of silverside species in eutrophic Lake Pátzcuaro, Mexico. *Journal of applied ichthyology*, 33, 93-101. <https://doi.org/10.1111/jai.13248>

Wainwright, P. C., & Richard, B. A. (1995). Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44, 97-113. <https://doi.org/10.1007/BF00005909>

Wallace, R. K. (1981). An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 110, 72-76. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1981\)110<72:AAODI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1981)110<72:AAODI>2.0.CO;2)

Wantzen, K. M., & Junk, W. J. (2000). The importance of stream-wetland-systems for biodiversity: a tropical perspective. In B. Gopal, W. J. Junk & J. A. Davies (Eds) *Biodiversity in Wetlands: assessment, function and conservation* (pp. 11-34). Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.

Wantzen, K. M., Yule, C. M., Mathooko, J. M., & Pringle, C. M. (2008). Organic matter processing in tropical streams. In D. Dungeon (Ed) *Tropical stream ecology* (pp. 43-64). Academic Press.

Webb, S. A., & Miller, R. R. (1998). *Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca drainage of Mexico, and a rediagnosis of the genus. *Occasional Papers of the Museum of Zoology the University of Michigan*, 725, 1-23.

Weliange, W. S., & Amarasinghe, U. S. (2003). Seasonality in dietary shifts in size-structured freshwater fish assemblages in three reservoirs of Sri Lanka. *Environmental Biology of Fishes*, 68, 269-282. <https://doi.org/10.1023/A:1027384114802>

Wilson, D. E. (1971). Food habits of *Micronycteris hirsuta* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalia*, 35, 107-110. <https://doi.org/10.1515/mamm.1971.35.1.107>

Wipfli, M. S., & Baxter, C. V. (2010). Linking ecosystems, food webs, and fish production: subsidies in salmonid watersheds. *Fisheries*, 35, 373-387. <https://doi.org/10.1577/1548-8446-35.8.373>

Yáñez-Arancibia, A., Curriel-Gómez, J., & de Yáñez, V. L. (1976). Prospección biológica y ecológica del bagre marino *Galeichthys caeruleus* (Gunther), en el sistema lagunar costero de Guerrero, México (Pises: Arridae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México*, 3, 125–180.

Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis*. New Jersey: Prentice Hall.

Zaret, T. M., & Rand, A. S. (1971). Competition in Tropical Stream Fishes: Support for the Competitive Exclusion Principle. *Ecology*, 52, 336–342. <https://doi.org/10.2307/1934593>

Table 1. Food items of *Pseudoxiphophorus bimaculatus* in the Teuchitlán River.

| Label | Food item | Identified biological groups |
|-------|---------------------------|--|
| DET | Detritus | |
| PR | Plant remains | |
| ALG | Algae | Diatoms, genera: <i>Achnanthes</i> , <i>Nitzschia</i> , <i>Terpsinoe</i> |
| ARA | Aranae | Spiders |
| FP | Fish parts | Scales, flesh, and vertebrae. |
| GA | Gastropoda | Exotic snails <i>Melanoides tuberculata</i> and <i>Pomacea bridgesii</i> |
| ZOO | Zooplankton | Calanoids copepods, cladocerans, ostracods |
| UIP | Unidentified insect parts | |
| AI | Aquatic insects | Orders: Coleoptera, Diptera, Ephemeroptera, Lepidoptera, Odonata, Trichoptera. Families: Chironomidae, Dytiscidae, Isotomidae. Stratiomyidae, Tipulidae. |
| TI | Terrestrial insects | Orders: Diptera, Coleoptera, Hymenoptera, Hemiptera, Thysanoptera. Families: Vespidae, Staphylinidae. Genus: The exotic crazy ant <i>Anoplolepis</i> sp. |

Table 2. Index of relative importance (%RII) of each prey item of *Pseudoxiphophorus bimaculatus* per size class and site in the Teuchitlán River.

| | | PR | ALG | ARA | FP | GA | ZOO | UIP | AI | TI | |
|-----|------------|-----|--------------|-------|--------------|--------------|------|-------|--------------|-------|--------------|
| SpA | Wet | C-1 | 48.79 | 0.51 | 0.52 | 4.98 | 0 | 0.13 | 35.5 | 5.87 | 3.7 |
| | | C-2 | 18.51 | 0 | 0 | 17.31 | 0 | 0 | 51.97 | 0.72 | 11.49 |
| | <u>Dry</u> | C-1 | 17.14 | 0.004 | 2.36 | 0.07 | 0 | 0.002 | 0.07 | 1.5 | 78.86 |
| | | C-2 | 9.67 | 0 | 2.76 | 4.61 | 0 | 0 | 0 | 5.53 | 77.43 |
| SpB | Wet | C-1 | 18.34 | 0 | 0 | 3.79 | 0 | 0.006 | 27.21 | 0 | 50.66 |
| | | C-2 | 35.67 | 0 | 0 | 0.23 | 0 | 0.23 | 0 | 5.96 | 57.92 |
| | <u>Dry</u> | C-1 | 0.79 | 0 | 0.42 | 0.87 | 0.37 | 0.25 | 0.22 | 0.91 | 96.15 |
| | | C-2 | 0.16 | 0 | 0.14 | 2.98 | 0.46 | 0 | 0 | 1.18 | 95.08 |
| RvC | Wet | C-1 | 0 | 0 | 0.83 | 0 | 0.03 | 0 | 13.35 | 3.77 | 82.02 |
| | | C-2 | 0.01 | 0 | 0.56 | 3.86 | 0 | 0 | 7.99 | 8.46 | 79.11 |
| | <u>Dry</u> | C-1 | 0.31 | 0 | 2.92 | 0 | 0.07 | 0 | 0 | 30.43 | 66.27 |
| | | C-2 | 0 | 0 | 0.07 | 0 | 0 | 0 | 0 | 25.34 | 74.59 |
| RvD | Wet | C-1 | 0.4 | 0 | 0 | 19.95 | 0.47 | 0 | 29.38 | 0 | 49.8 |
| | | C-2 | 0 | 0 | 1.93 | 0.9 | 0 | 0 | 7.26 | 0 | 89.91 |
| | <u>Dry</u> | C-1 | 3.62 | 0 | 3.71 | 0 | 1.89 | 0.02 | 5.79 | 1.98 | 82.98 |
| | | C-2 | 6.87 | 0 | 0.15 | 1.06 | 5.87 | 0 | 16.88 | 0.009 | 69.15 |
| RvE | Wet | C-1 | 1.18 | 0 | 0.35 | 35.81 | 0 | 0 | 61.75 | 0 | 0.9 |
| | | C-2 | 12.12 | 0 | 0 | 55.91 | 0 | 0 | 31.98 | 0 | 0 |
| | <u>Dry</u> | C-1 | 1.7 | 0 | 34.48 | 0.22 | 0.1 | 0.32 | 28.47 | 9.7 | 25 |
| | | C-2 | 0.02 | 0 | 0.79 | 0.1 | 0 | 0 | 0.07 | 0.72 | 98.3 |

Values in bold show the highest RII. PR=Plant remains, ALG=Algae, ARA=Aranae,
FP=Fish parts, GA=Gastropoda, ZOO=Zooplankton, UIP=Unidentified insect parts, AI
=Aquatic insects, TI =Terrestrial insects.

Table 3. Niche breadth, omnivore index and trophic level of *Pseudoxiphophorus bimaculatus* by size class and sites in the Teuchitlán River.

| | Wet | | Dry | |
|------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | SpA | | | |
| | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> |
| Diet breadth | 0.24 | 0.47 | 0.08 | 0.16 |
| Omnivory index | 1.31 | 1.20 | 0.24 | 0.14 |
| Trophic position | 2.68±0.33 | 3.2±0.46 | 2.98±0.36 | 3.15±0.41 |
| | SpB | | | |
| | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> |
| Diet breadth | 0.43 | 0.29 | 0.01 | 0.02 |
| Omnivory index | 0.74 | 0.49 | 0.02 | 0.007 |
| Trophic position | 3.03±0.39 | 2.83±0.35 | 3.19±0.4 | 3.24±0.42 |
| | RvC | | | |
| | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> |
| Diet breadth | 0.11 | 0.11 | 0.22 | 0.31 |
| Omnivory index | 0.24 | 0.15 | 0.02 | 0.01 |
| Trophic position | 3.2±0.4 | 3.25±0.42 | 3.2±0.4 | 3.2±0.4 |
| | RvD | | | |
| | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> |
| Diet breadth | 0.42 | 0.08 | 0.07 | 0.16 |
| Omnivory index | 0.55 | 0.13 | 0.16 | 0.40 |
| Trophic position | 3.45±0.5 | 3.2±0.4 | 3.17±0.4 | 3.15±0.41 |
| | RvE | | | |
| | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> | <i>P. bi 1</i> | <i>P. bi 2</i> |

| | | | | |
|------------------|-----------|------------------|----------|---------|
| Diet breadth | 0.24 | 0.66 | 0.38 | 0.007 |
| Omnivory index | 1.16 | 0.80 | 0.58 | 0.004 |
| Trophic position | 3.64±0.57 | 3.78±0.64 | 3.18±0.4 | 3.2±0.4 |

Values in bold are the highest values. *P. bi 1*=*P. bimaculatus* juvenile fish (0-33.41 mm), *P. bi 2*= *P. bimaculatus* adult fish (>33.42).

Figure 1. a) Geographic location of the Teuchitlán River. b) Location of study sites in the lotic system. c) Physical characterization and main prey in the study sites.

Figure 2. Spatio-temporal (a, b, and c), spatial (d, e, and f) and temporal (g, h, and i) variation of prey consumption (mm^2) by *Pseudoxiphophorus bimaculatus* in the Teuchitlán River. Bold upper-case letters A, B, C in the bars refer to among site-season, among sites and among season differences by ANOVA results, respectively (Tukey–Kramer honest significant difference [HSD] post hoc test, $p < 0.05$)

Figure 3.-Costello graphics representing trophic strategy based on plotting the relationship between the abundance of the prey in the gut content (%PA) and the frequency of appearance (%FO). PR=Plant remains, ALG=Algae, ARA=Aranae, FP=Fish parts, GA=Gastropoda, ZOO=Zooplankton, UIP=Unidentified insect parts, AI =Aquatic insects, TI =Terrestrial insects.

Appendix 1. Food item accumulation curve using the Mao Tau index. Bars represent the standard error.

Fig. 1

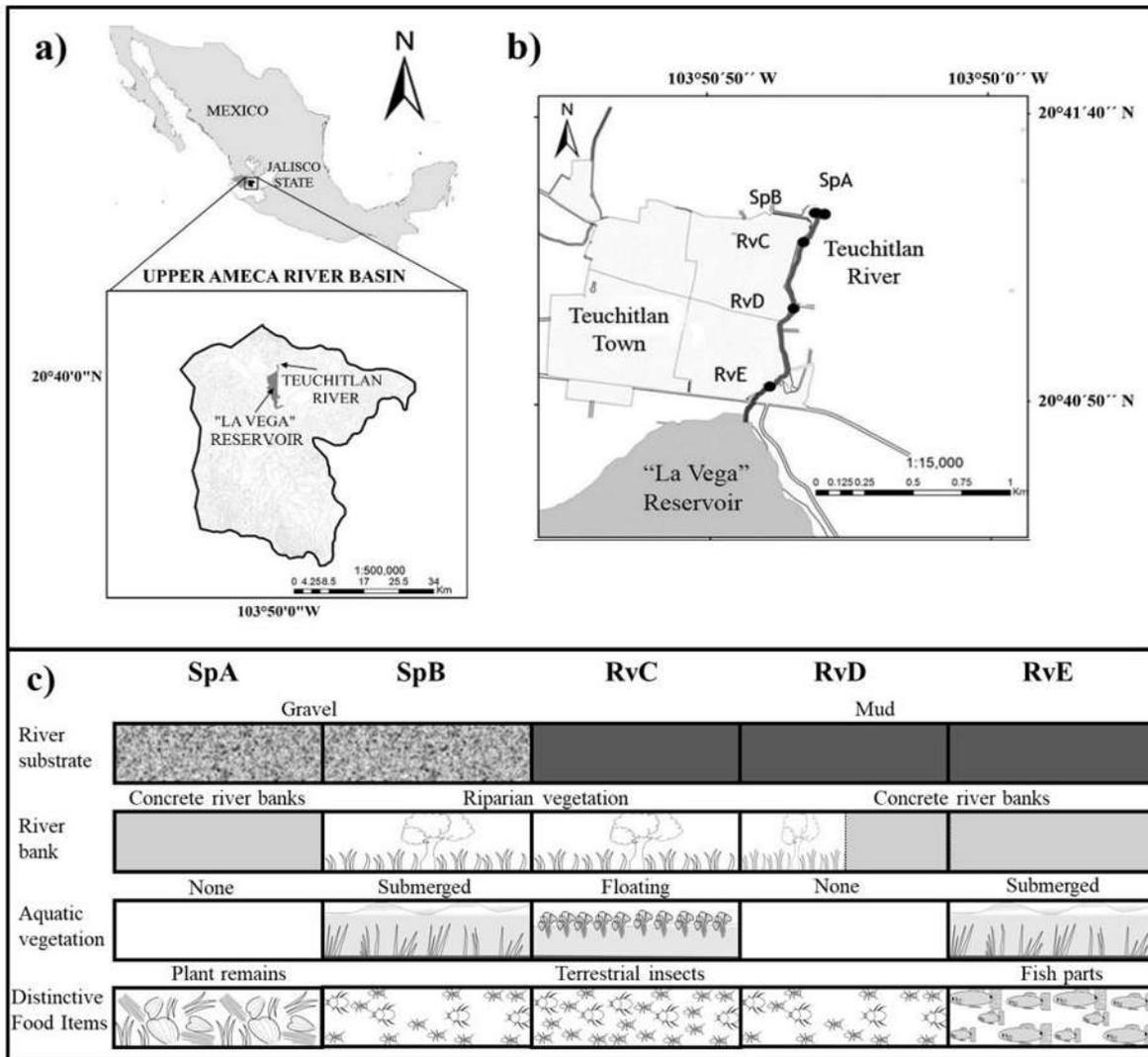


Fig. 2

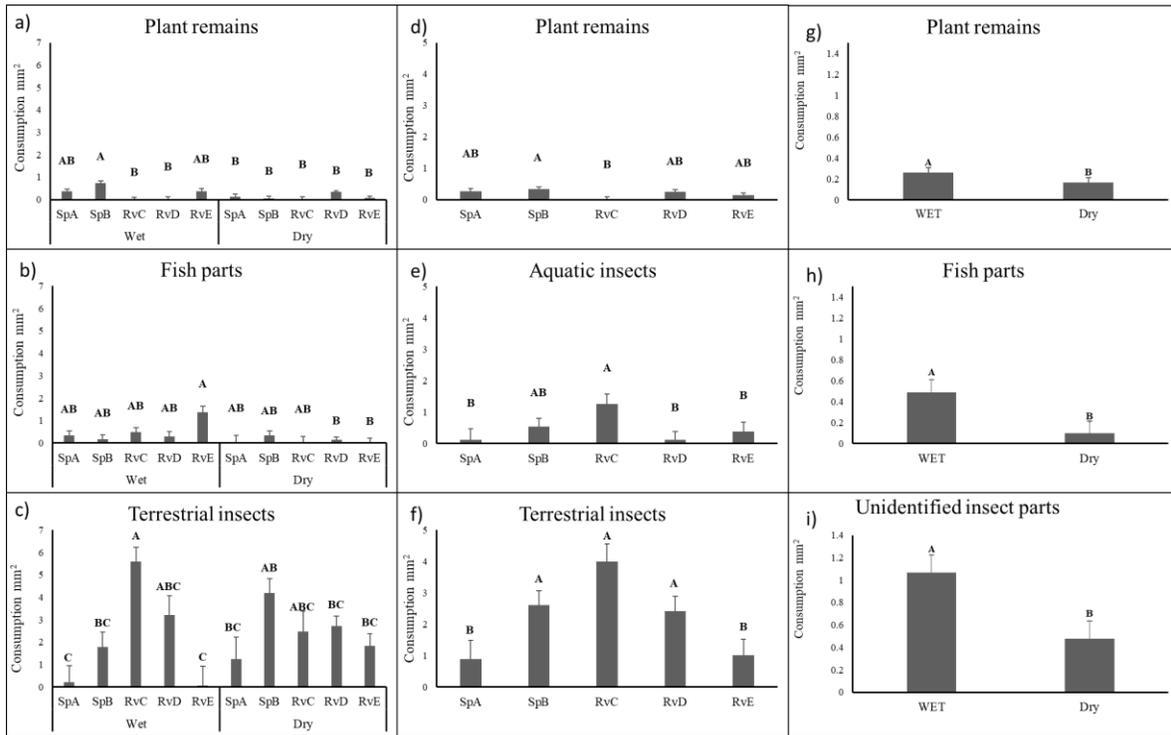
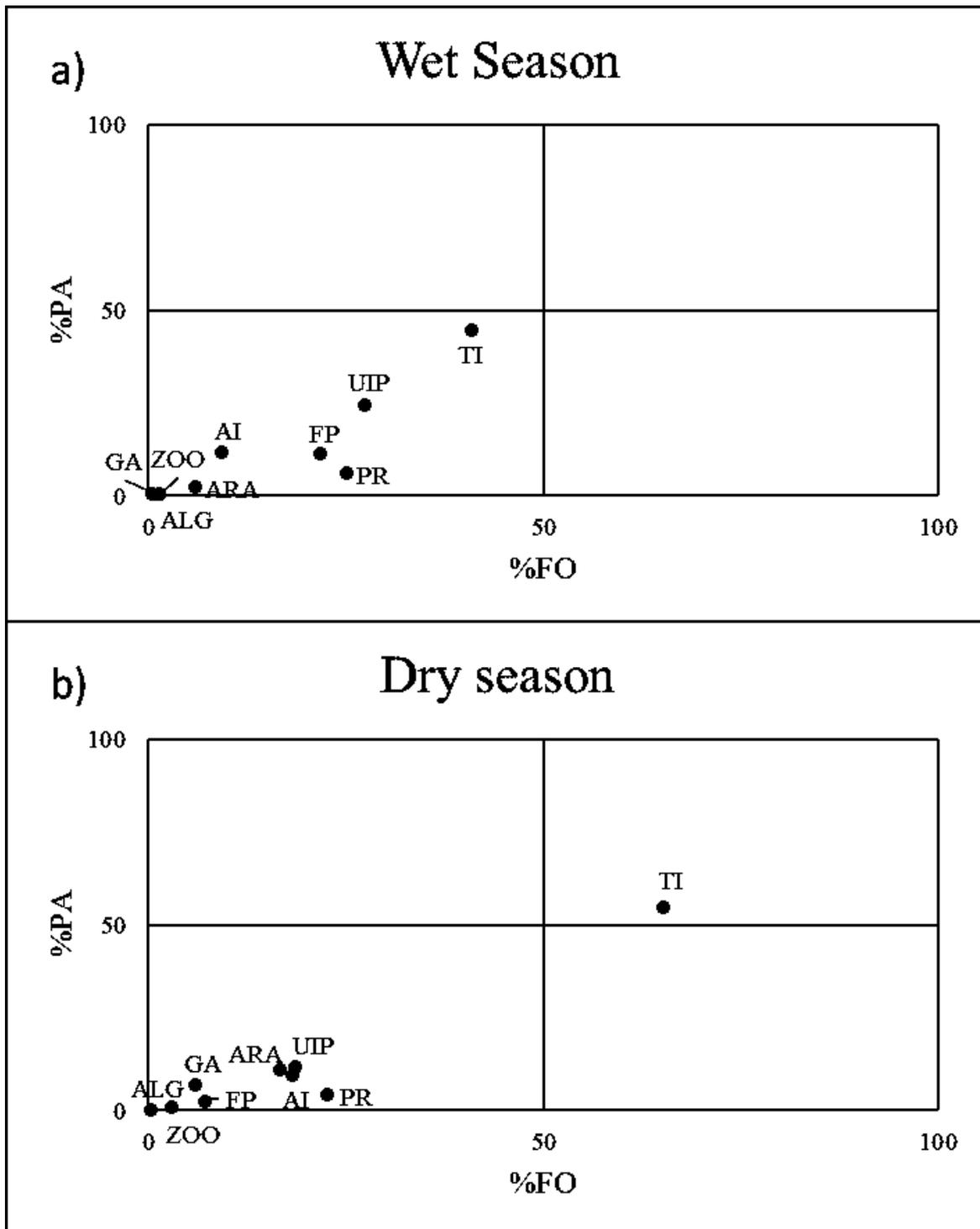
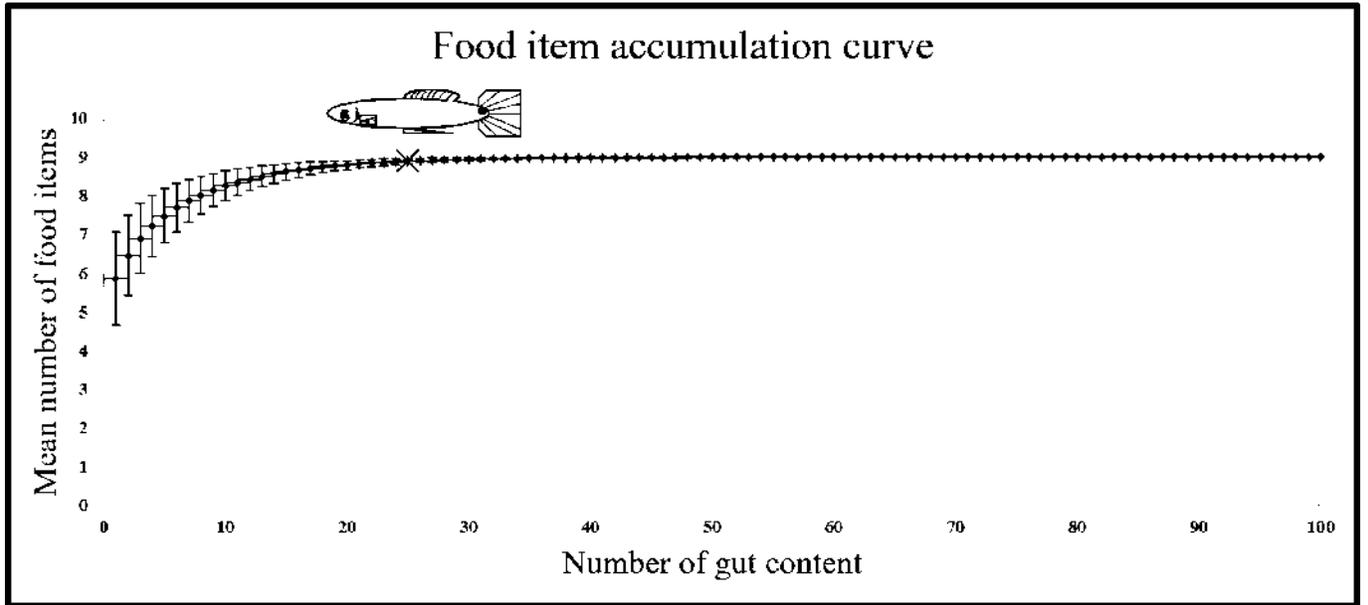


Fig. 3



Appendix 1



5.1.- Discusión general

Debido a la alta diversidad y endemismo de la fauna de peces de agua dulce, combinada con el impacto negativo que han tenido en los ecosistemas acuáticos las ciudades densamente pobladas con recursos hídricos limitados, el centro de México se considera un punto crítico para la conservación de peces, lo que requiere una acción de conservación urgente (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008a; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008b; Lira-Noriega *et al.*, 2015). A pesar de esta importancia, en las cuencas hidrográficas del centro de México se han presentado múltiples casos de introducción de especies de peces de agua dulce no nativas, principalmente especies de importancia económica como la carpa, la tilapia y el pez diablo (Zambrano *et al.*, 2006; Zambrano *et al.*, 2011; Ramírez-Herrejón *et al.*, 2015), esto como resultado de prácticas y políticas inadecuadas de acuicultura (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014; Espinosa-Pérez y Ramírez, 2015), pero también especies de pecílidos o ciprínidos como resultado de liberaciones accidentales o para el control de mosquitos (Contreras-MacBeath *et al.*, 2014).

5.2.- Condiciones de perturbación humana en el Río Teuchitlán y posibles efectos de las especies no nativas.

La “Antropización” es un término que hace referencia a la modificación del medio natural por la acción humana, que puede tener múltiples efectos tanto directos como secundarios (Álvarez *et al.*, 2019). De esta forma, la parte alta de la cuenca del río Ameca tiene una larga historia de perturbación humana, debido al cambio de uso de la tierra para fines agrícolas (Mora-Orozco *et al.*, 2013). La agricultura es la principal actividad económica de la región, principalmente caña de azúcar, maíz y trigo (Mora-Orozco *et al.*, 2013). Si bien no hay actividad industrial cerca del río, la contaminación por la aplicación no regulada de fertilizantes y agroquímicos afecta el medio acuático a través de la descarga indirecta y

directa de contaminantes en los cuerpos de agua (Favari *et al.*, 2003). La construcción de la presa La Vega en la década de 1950 representó la alteración más abrupta del ecosistema (Mora-Orozco *et al.*, 2014), pero el impacto humano no se ha detenido y las alteraciones posteriores al río incluyen la modificación de las riberas para evitar inundaciones y con fines recreativos y la construcción de puentes y redes para el control de malezas acuáticas (Medina-Nava *et al.*, 2016). Es posible que la modificación del río promovió que el ecosistema lótico comenzara a presentar características de hábitat típicas de un sistema ambientalmente homogéneo, similar a los ríos impactados por las actividades humanas en todo el mundo (Ding *et al.*, 2017; Wu *et al.*, 2016). Por estas variadas y consistentes perturbaciones humanas el río Teuchitlán se ha conducido a un estado de ecosistema en condición de estrés, lo cual ocasiona que sea susceptible de presentar invasiones biológicas, esto es debido a que las especies no nativas se ven favorecidas por la perturbación (Strayer, 2010), por su capacidad de tolerar diferentes condiciones y hacer uso generalista de recursos.

Los resultados presentados indican que la perturbación humana puede ser un aspecto clave en la distribución de las especies de peces nativas y que posiblemente este favoreciendo el establecimiento de las especies no nativas. Esto puede deberse a la sensibilidad de las especies nativas por el cambio en las condiciones ambientales, mientras que las especies no nativas presentan mecanismos de tolerancia que les permiten sobrevivir a condiciones adversas (Karatayev *et al.*, 2009; Leuven *et al.*, 2011), por ejemplo, la tolerancia a la toxicidad de compuestos nitrogenados (Palachek y Tomasso, 1984).

Nuestros resultados de diversidad beta indican una tendencia de homogeneidad de los ensamblajes, debido a que se estima que en el Río Teuchitlán el número de ensamblajes efectivo es cercano a uno (${}^1D_{\beta\text{average}} = 1.17$). Aunque esto se evaluó de manera precisa en el Río Teuchitlán, debido al potencial invasor de las especies encontradas, así como a

observaciones de campo en diferentes cuerpos de agua aledaños, este fenómeno de homogenización biótica podría estar sucediendo en una escala mayor. Se propone que la homogeneización biótica (HB) es el resultado de interacción entre el proceso de invasión y extirpación de la fauna, derivado de procesos de antropización (Rahel, 2002; Martínez-Lendeche *et al.*, 2020), fenómeno que no es reciente en el río Teuchitlán (Webb y Miller, 1998). Aunque las especies de pecílidos no nativos presentes en el río son parte de la ictiofauna nativa de México, se encuentran fuera de su rango de distribución nativa, la cual es en la vertiente Atlántica del país (Miller *et al.*, 2005). Aunado a esto la tilapia es una especie importada de otro continente, África (Esselman *et al.*, 2013). En el centro de México se ha incrementado la presencia de estas especies de tilapias y pecílidos en diferentes cuerpos de agua (Zambrano *et al.*, 2011; Ramírez-Herrejón *et al.*, 2015; Carbajal-Becerra *et al.*, 2020), de esta forma las especies presentes han incrementado su rango de distribución y la consecuencia de esto sobre la biodiversidad nativa no ha sido explorada. México es un país que se caracteriza por su alta diversidad beta (Arita, 1993; Rodríguez *et al.*, 2003; Rodríguez y Vázquez, 2003; Aguilar-Aguilar y Salgado-Maldonado, 2006, Domínguez- Domínguez *et al.*, 2008a), por lo que fenómenos como la homogenización biótica, cuyo impacto directo es el aumento de especies ampliamente distribuidas y consecuentemente la disminución de la diversidad beta, son una amenaza para la biodiversidad y diversidad de hábitats.

5.3.- Biología trófica de *P. bimaculatus* y su posible efecto sobre la ictiofauna nativa.

La especie *P. bimaculatus* es un nuevo registro para el cuerpo de agua, debido a que no había sido recolectada en esfuerzos anteriores a 1996 (López-López y Paulo Maya 2003). A pesar del relativamente corto tiempo de su introducción en el sitio, que es menor de 25 años, los resultados presentados indican que actualmente es la especie dominante en términos de densidad y biomasa.

Por lo tanto, es posible que esta especie no nativa presente un alto impacto en el río Teuchitlán, manantiales, arroyos adyacentes y en la presa “La Vega”, principalmente por: a) Por su amplitud trófica, que permite adquirir alimentos de diferentes tipos tróficos (Trujillo-Jiménez y Toledo-Beto 2007), b) por la estrategia reproductiva que realiza, caracterizada por su alta fecundidad, una producción no interrumpida de crías y una alta proporción de hembras (Ramírez-García *et al.* 2017) y c) su tolerancia a la degradación ambiental (Lyons *et al.* 1995; Lyons *et al.* 2000; Mercado-Silva *et al.* 2002). Debido a que *P. bimaculatus* tiene un tamaño similar, la misma posición en la columna de agua y un comportamiento de alimentación flexible que puede llegar a ser similar al de la especie nativa *Z. purhepechus* (Mercado-Silva *et al.* 2002), es posible una superposición de nicho en el río Teuchitlán. En laboratorio se ha observado que la interacción entre la especie nativa *Z. tequila* y poecílido introducido *Poecilia mexicana* bajo condiciones de alimento limitado puede conducir a consecuencias negativas, como menor sobrevivencia de la especie nativa (Escalera-Vazquez *et al.*, 2016) por lo que la competencia exclusiva de las especies nativas por los poecílicos es una posibilidad.

Los resultados de la dieta de *P. bimaculatus* indican que esta especie puede, al parecer, pertenecer a un gremio único en el río, debido a que no se tiene registro que ninguna de las especies presentes se alimente de insectos terrestres. Se considera que las especies no nativas *Poecilia mexicana*, *Xiphophorus hellerii*, *Xiphophorus maculatus*, y las nativas *Ameba splendens* y *Goodea atripinnis* son detritívoras, mientras que el bagre nativo *Ictalurus dugesii* es posiblemente un carnívoro-ictiofago (Miller *et al.*, 2005) y que la especie nativa *Zoogoneticus purhepechus* es posiblemente un carnívoro-insectívoro con preferencia por presas acuáticas, como su especie hermana *Zoogoneticus quitzeoensis* (Acuña-Lara *et al.*, 2006). Los resultados obtenidos nos permitirán, al determinar e integrar los datos de dieta del

resto de las especies, poder estimar el impacto de *P. bimaculatus* sobre la red trófica del Río Teuchitlán.

5.4.- Recomendaciones de conservación y manejo.

El territorio mexicano se ha caracterizado por la importante biodiversidad en peces de agua dulce que presenta, pues del total de sus especies registradas más del 50% se estima que son endémicas (Contreras-Balderas *et al.*, 2008). El centro de México es una de las regiones con mayor cantidad de endemismos (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008) de Norteamérica. Pero en fechas recientes se ha documentado una reducción en el número de especies nativas y un incremento de las especies exóticas en diferentes cuencas (Dzul-Caamal *et al.*, 2013).

Si bien la introducción de especies es indeseable en términos ambientales, y en algunos casos económicos, es inevitable que suceda bajo las dinámicas actuales de actividades humanas a escala global. Así mismo la modificación que las poblaciones humanas realizan de manera paralela a la introducción puede crear las condiciones idóneas para el establecimiento de especies generalistas (Daszak, 2000; Gozlan *et al.*, 2010) y perjudicar el desempeño de especies menos tolerantes. Por lo que, es fundamental en el río Teuchitlán considerar hábitats con características ambientales diferentes, desde el gradiente ambiental de menor a mayor degradación de la calidad del agua presente, para poder explorar si las especies no nativas tienen una relación negativa con las especies nativas sin importar los parámetros físicos o de hábitat. Tanto en condiciones naturales de variabilidad ambiental, como en aquellas de origen antrópico (como la modificación del cauce o la construcción de represas).

En el río Teuchitlán se encontró una menor dominancia de las especies no nativas en la parte alta del río, en esta parte del río, caracterizada por manantiales y flujo constante de

agua, el corto periodo de residencia del agua permite la dilución de contaminantes y por lo tanto que las condiciones de perturbación humana sobre la calidad de agua sean menores (Guerrero-Naranjo, 2017). Estos sitios deben ser prioritarios para la conservación, de la misma manera, en estos es posible llevar a cabo un manejo de las especies no nativas que podría incluir métodos de extracción. Sin embargo, derivado de nuestros resultados del ensamblaje íctico del río Teuchitlán podemos concluir que, debido a las condiciones ambientales con la presencia del gradiente longitudinal, parece poco probable que las especies nativas puedan recuperar sus poblaciones sin realizar acciones integrales de recuperación del sistema lótico, incluso si se consigue una extracción total de las especies no nativas.

6.- Conclusiones generales

- 1) Las especies no nativas fueron dominantes en el ensamblaje de peces en todos los sitios del río (hasta el 50% del ensamblaje). Las especies nativas presentaron su mayor abundancia en la parte alta del río. Por lo que la ictiofauna nativa del río Teuchitlán ha sido reemplazada por especies no nativas, independientemente de las características del hábitat.

- 1) Las especies nativas como *I. dugesii*, *Z. purhepechus* y *A. splendens* presentaron mayor abundancia en los sitios de manantiales, que tienen menores concentraciones de contaminantes nitrogenados, sólidos totales disueltos y más oxígeno disuelto. Mientras que especies no nativas como *O. aureus* presentó alta abundancia y biomasa río abajo, en presencia de altas concentraciones de nitritos, nitratos y sulfatos. Por lo tanto, el proceso de impacto humano en el río, visto como la degradación de la calidad del agua, puede explicar parcialmente la reducción de las poblaciones de peces nativos sensibles y, posiblemente, juega un papel importante en el cambio de ensamblaje de peces, actuando para limitar la distribución de las especies nativas y su abundancia. Por lo que la disminución de las especies de peces nativas parece deberse no solo a la interacción con especies no nativas, sino también a los múltiples impactos humanos en el sistema lótico.

- 3) En el río Teuchitlán la especie invasora *P. bimaculatus* muestra flexibilidad en su estrategia trófica; puede ocupar diferentes niveles tróficos, modificar su amplitud trófica, presentar variación en su gremio trófico, modificar su comportamiento omnívoro y utilizar fuentes tróficas alóctonas y autóctonas. Este comportamiento flexible de las estrategias tróficas de *P. bimaculatus* es indicativo de una especie invasora exitosa, además la variación estacional de la estrategia trófica parece ser un

factor clave en la abundancia-dominancia de la especie en el río Teuchitlán, que permite a *P. bimaculatus* tolerar perturbaciones antrópicas del cuerpo de agua, como procesos de modificación del hábitat o eutrofización.

- 4) Es claro que *P. bimaculatus* debe ser considerada una especie con alto potencial invasor y un serio riesgo para los ecosistemas de agua dulce del centro de México. Por lo tanto, se debe evitar la introducción de esta especie en los cuerpos de agua de la zona y se debe prestar más atención al proceso de repoblación de especies de peces de valor comercial y la liberación de peces exóticos para el control de mosquitos o con fines ornamentales. Se deben realizar programas de educación para prevenir la introducción de esta y otras especies en áreas de importancia para la conservación de la diversidad de agua dulce, con planes de manejo desarrollados y control de poblaciones establecidas. Además, el alto potencial invasor de *P. bimaculatus* representa un riesgo para los ecosistemas de agua dulce del centro de México, una región que ha sido reconocida como un hotspot para la conservación de peces de agua dulce.

7.-Referencias

- Allendorf, F. W., R. F. Leary, N. P. Hitt, K. L. Knudsen, L. L. Lundquist y P. Spruell. 2004. **Intercrosses and the US Endangered Species Act: should hybridized populations be included as Westslope cutthroat trout?** *Conservation Biology* **18**, 1203–1213.
- Almeida, D., A. Almodóvar, G. G. Nicola, B. Elvira y G. D. Grossman. 2012. **Trophic plasticity of invasive juvenile largemouth bass *Micropterus salmoides* in Iberian streams.** *Fisheries Research*, *113* (1): 153-158.
- Álvarez, F., Ornelas-García, C. P., Wegier, A. 2019. **Antropización un término viejo con un nuevo significado.** En Ornelas-García, C. P., Álvarez, F. A. y Wegier, A. (Eds.), *Antropización: primer análisis integral*, ibunam, conacyt. pp. 125-148.
- Anderson C. y G. Cabana. 2007. **Estimating the trophic position of aquatic consumers in river food webs using stable nitrogen isotopes.** *Journal of the North American Benthological Society*, *26*(2):273-285.
- Bampfylde, C. J. y M. A. Lewis. 2007. **Biological control through intraguild predation: case studies in pest control, invasive species and range expansion.** *Bulletin of Mathematical Biology* *69*, 1031–1066.
- Balirwa, J. S., C. A. Chapman, L. J. Chapman, I. G. Cowx, K. Geheb, L. Kaufman, R. H. Lowe- McConnell, O. Seehausen, J. H. Wanink, R. L. Welcomme y F. Witte. 2003. **Biodiversity and fishery sustainability in the Lake Victoria Basin: an unexpected marriage?** *Bioscience* **53**, 703–715.
- Barbour, M.T., J. Gerritsen, B. Zinder y J. Stribling. 1999. **Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish.** U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D.C., USA.
- Bartley, D. M. y R. P. Subasinghe. 1996. **Historical aspects of international movement of living aquatic species.** *Revue Scientifique Et Technique De L Office International Des Epizooties* **15**, 387–400.
- Bearhop S., C. E. Adams, S. Waldron, R. A. Fuller y H. Macleod. 2004. **Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis.** *Journal of Animal Ecology* *73*: 1007–1012
- Blanc, G. 1997. **Introduced pathogens in European aquatic ecosystems: theoretical aspects and realities.** *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* **344**, 489–513.
- Blanchet, S., G. Loot, G. Grenouillet y S. Brosse. 2007. **Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration.** *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 133–143
- Britton, J.R., R.R. Boar, J. Grey, J. Foster, J. Logonzo, D.M. Harper. 2007. **From introduction to fishery dominance: the initial impacts of the invasive carp *Cyprinus carpio* in Lake Naivasha, Kenya, 1999 to 2006.** *J Fish Biol.* *71*:239-257.
- Brown L. R. y P. B. Moyle. 1997. **Invading species in the Eel River, California: successes, failures, and relationships with resident species.** *Environmental Biology of Fishes* **49**, 271–291.
- Christensen V. y D. Pauly. 1992. **ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics.** *Ecological modelling*, *61*(3): 169-185.
- Brown L. R. y P.B. Moyle. 1991. **Changes in habitat and microhabitat partitioning within an assemblage of stream fishes in response to predation by Sacramento**

- squawfish (*Ptychocheilus grandis*).** *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 849–856.
- Caiola, N. y A. Sostoa. 2005. **Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish.** *Journal of Applied Ichthyology* 21, 358–363
- Canto-Maza W. G. y M. E. Vega-Cendejas. 2008. **Hábitos alimenticios del pez *Lagodon rhomboides* (Perciformes: Sparidae) en la laguna costera de Chelem, Yucatán, México.** *Rev. Biol. Trop.* 56 (4): 1837-1846.
- Clarke K.R. y Warwick R. M. 2001. **A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness.** *Marine Ecology Progress Series* 216, 265-278
- Córdova-Tapia F., M. Contretas y L. Zambrano. 2015. **Trophic Niche Overlap Between Native and Non-Native Fishes.** *Hydrobiologia*,
- Corona-Santiago D. K. 2013. **"Filogeografía de tres especies de Goodeidos endémicos del Centro de México: *Allotoca catarinae*, *A. diazi* y *A. meeki* (Cyprinodontiformes: Goodeidae)".** Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo
- Cortés, E. 1997. **A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes.** *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:726-738.
- Costedoat C., N. Pech, R. Chappaz, M. D. Salducci, P. Lim y A. Gilles. 2004). **Study of introgressive hybridization between *Chondrostoma t. toxostoma* and *Chondrostoma n.nasus* (Teleostei, Cyprinidae) using multiple approaches.** *Cybiurn* 28, 51–61.
- Costedoat C., N. Pech, M. D. Salducci, R. Chappaz y A. Gilles. 2005. **Evolution of mosaic hybrid zone between invasive and endemic species of Cyprinidae through space and time.** *Biological Journal of the Linnean Society* 85, 135–155.
- Davis A. M., M. L. Blanchette, B. J. Pusey, T. D. Jardine y R. G. Pearson. 2012. **Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river.** *Freshwater Biology* 57: 2156–2172
- De La Vega Salazar M. Y., E. Avila-Luna y C. Macías-García. 2003a. **Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*.** *Biodiversity & Conservation*, 12(10): 2043-2056.
- De La Vega-Salazar M. Y., E. G. Ávila Luna y C. Macías García. 2003b. **Threatened fishes of the world: *Zoogoneticus tequila* Webb & Miller 1998 (Goodeidae).** *Environmental Biology of Fishes*, 68(1): 14-14.
- D'Amato M. E., M. M. Esterhuyse, B. C. W. van derWaal, D. Brink y F. A. M. Volckaert. 2007. **Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping.** *Conservation Genetics* 8, 475–488.
- Daszak, P. 2000. **Emerging infectious diseases of wildlife – threats to biodiversity and human health** (vol 287, pg 443, 2000). *Science* 287, 1756.
- Domínguez-Domínguez O., L. Zambrano, L. H. Escalera-Vázquez, R. Pérez-Rodríguez y G. Pérez-Ponce de León. 2008a. **Cambio en la distribución de goodeidos (Osteichthyes: Cyprinodontiformes: Goodeidae) en cuencas hidrológicas del centro de México.** *Revista mexicana de biodiversidad*, 79(2), 501-512.

- Domínguez-Domínguez O., R. Pérez Rodríguez e I. Doadrio. 2008b. **Morphological and genetic comparative analyses of populations of *Zoogoneticus quitzeoensis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from Central Mexico, with description of a new species.** *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 373-383.
- Dzul-Caamal R., H. F. Olivares-Rubio, C. G. Medina-Segura y A. Vega-López. 2013. **Endangered Mexican fish under special protection: Diagnosis of habitat fragmentation, protection, and future—a review.** En Lucas-Borja M. E. (Ed.) **Endangered species: habitat, protection and ecological significance.** *Nova Science Publishers, New York*, 109-130.
- Escalera-Vázquez, L. H. 2006. **Influencia de *Poecilia mexicana* (especie introducida) en el desplazamiento competitivo de *Zoogoneticus tequila*, *Ameca splendens* y *Goodea atripinnis* (especies nativas) de Teuchitlán, Jalisco.** Tesis maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, UNAM. 61 p.
- Engel, S. 1976. **Food Habits and Prey Selection of Coho Salmon (*Oncorhynchus ketch*) and Cisco (*Coregonus artedii*) in Relation to Zooplankton Dynamics in Palette Lake, Wisconsin.** *Trans. Am. Fish. Soc.* 105:607-608.
- Fausch, K. D. 1998. **Interspecific competition and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): on testing effects and evaluating the evidence across scales.** *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 218–231.
- Gaughan, D. J. 2002. **Disease translocation across geographic boundaries must be recognized as a risk even in the absence of disease identification: the case with Australian *Sardinops*** *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11, 113–123.
- Gido K. B. y N. R. Franssen. 2007. **Invasion of stream fishes into low trophic positions.** *Ecology of Freshwater Fish*, 16(3): 457-464.
- Gozlan, R. E., S. St-Hilaire, S. W. Feist, P. Martin y M. L. Kent. 2005. **Biodiversity- disease threat to European fish.** *Nature* 435, 1046.
- Gozlan, R. E., E. J. Peeler, M. Longshaw, S. St-Hilaire y S. W. Feist. 2006. **Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe.** *Microbes and Infection* 8, 1358–1364.
- Gozlan R. E., J. R. Britton, I. Cowx y G.H. Copp 2010 **Current knowledge on non-native freshwater fish introductions.** *Journal of fish biology*, 76(4), 751-786.
- Gurevitch, J., L.L. Morrow, A. Wallace y J. S. Walsh. 1992. **A meta-analysis of competition in field experiments.** *American Naturalist* 140, 539–572
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. **PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis.** *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hanfling B., P. Bolton, M. Harley y G. R. Carvalho. 2005. **A molecular approach to detect hybridisation between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*).** *Freshwater Biology* 50, 403–417.
- Hall, S. J. y D. Raffaelli, 1991, **Food web patterns: lessons from a species-rich web.** *Journal of Animal Ecology*, 60, 823-842
- IUCN. 2000. **Guidelines for the Prevention of Biodiversity Loss Caused by Alien Invasive Species.** Cambridge: IUCN.
- Jardine, T. D., S. A. McGeachy, C. M. Paton, M. Savoie y R. A. Cunjak. 2003. **Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation.** *Canadian Manuscr. Rep. Fish. Aquatic Science* No. 2656.

- Jepsen D.B. y K.O. Winemiller. 2002. **Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios.** *Oikos* 96: 46–55.
- Jiménez-Badillo M. L. y M. R. Nepita-Villanueva. 2000. **Espectro trófico de la tilapia *Oreochromis aureus* (Perciformes: Cichlidae) en la presa Infiernillo, Michoacán-Guerrero, México.** *Rev. Biol. Trop.*, 48 (213): 487-494.
- Kitchell J. F., D. E. Schindler, R. Ogutu-Ohwayo y P. N. Reinthal. 1997. **The Nile perch in Lake Victoria: interactions between predation and fisheries.** *Ecological Applications* 7, 653–664.
- Kling G.W., B. Fry y W.J. Obrien. 1992. **Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes.** *Ecology* 73: 561-566.
- Krebs, C. J. 1989. **Ecological Methodology.** Harper and Row. New York, USA. 550 pp.
- Layman C.A., K. O. Winemiller, D. A. Arrington y D. B. Jepsen. 2005. **Body size and trophic position in a diverse tropical food web.** *Ecology*, 86: 2530–2535.
- López López E. y J. Paulo-Maya, 2001. **Changes in the fish assemblages in the upper río Ameca, México.** *Journal of Freshwater Ecology*, 16(2), 179-187.
- Lyons J., S. Navarro-Pérez, P. A. Cochran, E. Santana y M. Guzmán-Arroyo. 1995. **Index of biotic integrity base on fish assemblages for the conservation of streams and rivers in West Central Mexico.** *Conservation Biology* 9 (3): 569–584.
- Mack R., D. Simberloff, W. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. Bazzaz. 2000. **Invasiones biológicas: Causas, epidemiología, consecuencias globales y control.** *Tópicos en ecología*. 5: 19pp.
- McDowall R. 2006. **Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes?** *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16, 233–422.
- McIntosh A. R. y C. R. Townsend. 1995. **Contrasting predation risks presented by introduced brown trout and native common river galaxias in New Zealand streams.** *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52, 1821–1833
- Martínez-Lendech, N., Martínez-Falcón, A. P., Schmitter-Soto, J. J., Mejía-Mojica, H., Sorani-Dalbón, V., Cruz-Ruíz, G. I., y Mercado-Silva, N. (2020). **Ichthyological Differentiation and Homogenization in the Pánuco Basin, Mexico.** *Diversity*, 12(5), 187.
- Martínez, T. M. 1983. **Contribución al conocimiento de *Poecillia sphenops Valenciennes* (Pisces: Poecilliidae), en la presa de Zicuirán, Mich.** Tesis de licenciatura. UMSNH
- Medina Nava M., J. J. Schmitter Soto, N. Mercado Silva, R. A. Rueda Jasso, J. Ponce Saavedra y R. M. Pérez Munguía. 2011. **Ecological guilds of fishes in streams of an arid subtropical drainage in western Mexico.** *Journal of Freshwater Ecology*, 26(4): 579-592.
- Mercado-Silva N, J. D. Lyons, G. Salgado-Maldonado y M. Medina Nava. 2002. **Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of central Mexico.** *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 179–191.
- Merrit, R. W. y K. W. Cummins, editors. 1996. **An introduction to the aquatic insects of North America**, 3rd edición. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.
- Miller R. R. y L. M. Smith. 1986. **Origin and geography of the fishes of central Mexico.** PP:487-517 en C. R. Hocutt and E. O. Wiley (eds). **Zoogeography of North American Freshwater Fishes.** John Wiley & Sons, New York.

- Moyle, P. B. 1986. **Fish Introductions Into North America: Patterns and Ecological Impact.** New York, NY: Springer-Verlag
- Nakano, S., H. Miyasaka, y N. Kuhara, 1999. **Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web.** *Ecology*, 80 (7): 2435-2441.
- Newsome S. D., C. Martínez del Río, S. Bearhop y D. L. Phillips. 2007. **A niche for isotopic ecology.** *Frontiers in Ecology Environment* 5(8): 429–436,
- Ramírez-García, A., Ramírez-Herrejón, J. P., Medina-Nava, M., Hernández-Morales, R., 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, 81–90.
- Ramírez-Herrejón J. P. 2013. **Ecología trófica de *Cyprinus carpio* y su relación con la estructura comunitaria de peces del lago de Pátzcuaro, Michoacán.** Tesis de doctorado, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
- Ramírez-Herrejón J. P., L. S. Castañeda-Sam, R. Moncayo-Estrada, J. Caraveo-Patiño y E. F. Balart. 2013. **Trophic ecology of the exotic Lerma livebearer *Poeciliopsis infans* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) in the Lago de Pátzcuaro, Central Mexico.** *Revista de Biología Tropical* 61(3): 1289-1300.
- Ribeiro, F., y Leunda, P. M. 2012. **Non-native fish impacts on Mediterranean freshwater ecosystems: current knowledge and research needs.** *Fisheries Management and Ecology*, 19(2), 142-156.
- Pauly, D.R. Froese, P. Sala, ML Palomares, V. Christensen y J Rius. 2000. **Trophlab Manual.** ICLARM, Manila.
- Parkyn S.M., K.J. Collier y B.J. Hicks. 2001. **New Zealand stream crayfish: functional omnivores but trophic predators?** *Freshwater Biology*, 46: 641–652.
- Pennak, W. 1978. **Fresh Water Invertebrates of the United States.** John Willey and Sons, USA. 803 pp.
- Pérez-Rodríguez, R., G. Pérez-Ponce de León, O. Domínguez-Domínguez e I. Doadrio. 2009. **A new species of *Algansea* (Actinopterygii: Cyprinidae) from the Ameca River basin, in Central Mexico.** *Revista mexicana de biodiversidad*, 80 (2): 483-490.
- Potapov, A. B. y M. A. Lewis. 2004. **Climate and competition: the effect of moving range boundaries on habitat invasibility.** *Bulletin of Mathematical Biology* 66, 975–1008.
- Pullan, S. y P. J. Smith. 1987. **Identification of hybrids between koi (*Cyprinus carpio*) and goldfish (*Carassius auratus*).** *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 21, 41–46.
- Riley S. 2005. **Invasive alien species and the protection of biodiversity: the role of quarantine laws in resolving inadequacies in the international legal regime.** *Journal of Environmental Law* 17, 323–359.
- Sager, S., H. G. Bock, M. Diehl, G. Reinelt y J. P. Schloder. 2006. **Numerical methods for optimal control with binary control functions applied to a Lotka-Volterra type fishing problem.** *Recent Advances in Optimization* :269-289
- Scribner, K. T., K. S. Page y M. L. Bartron. 2001. **Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference.** *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10, 293–323
- SEMADET Jalisco, 2014. **Programa de conservación y manejo presa de la Vega.** Secretaria de Medio Ambiente y Desarrollo Territorial del Estado de Jalisco.

- Shurin J. B. 2001. **Interactive effects of predation and dispersal on zooplankton communities.** *Ecology* 82, 3404–3416.
- Simon, K. S., C. R. Townsend, B. J. F. Biggs, W. B. Bowden y R. D. Frew. 2004. **Habitat-specific nitrogen dynamics in New Zealand streams containing native or invasive fish.** *Ecosystems* 7, 777–792.
- Stark, W. y R. Schroeder, 1970. **Investigation on the grey Snapper *Lutianus griseus*.** *Studies in Tropical Oceanography*. 101: 210-224.
- Strayer, D. L., 2010. **Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future.** *Freshwater biology* 55: 152-174.
- Sturges, H. (1926) **The choice of a class-interval.** *J. Amer. Statist. Assoc.*, 21, 65–66
- Tejerina-Garro F. L., M. Maldonado, C. Ibanez, D. Pont, N. Roset y T. Oberdorff. 2005. **Effects of natural and anthropogenic environmental changes on riverine fish assemblages: a framework for ecological assessment of rivers.** *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48, 91–108.
- Thorp, H. J. y Covich P. A. 2001 **Ecology and classification of North American Freshwater invertebrates.** Ed. Academic Press. 1056pp.
- Trujillo-Jiménez, P. y E. Díaz-Pardo. 1996. **Espectro trófico de *Ilyodon whitei* (Pisces: Goodeidae) en el río del muerto, Morelos, México.** *Rev. Biol. Trop.* 44: 755-761.
- Trujillo-Jiménez, P. y H. Toledo-Beto. 2007. **Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata* y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae).** *Revista de Biología Tropical* 55: 603-615.
- van der Veer G., W. Nentwig. 2014. **Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system.** *Ecology of Freshwater Fish*. doi: 10.1111/eff.12181
- Vander Zanden M. J., G. Cabana, y J. B. Rasmussen. 1997. **Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data.** *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* 54: 1142-1158
- Vander Zanden M.J y J.B. Rasmussen. 2000. **Within and among population variation in the trophic position of the aquatic top predator, lake trout.** *Canadian Journal of Fish* 57: 725–731 pp.
- Vander Zanden M. y J. B. Rasmussen. 2001. **Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies.** *Limnology and oceanography*, 46(8): 2061-2066.
- Vitousek P.M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope y R. Westbrooks. 1996. **Biological invasions as global environmental change.** *Am Sci* 84:468–78.
- Webb S. A. y R. R. Miller. 1998. ***Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca drainage of Mexico, and a rediagnosis of the genus.** *Occasional Papers of the Museum of Zoology the University of Michigan* 725.
- Welcomme R.L. 1988. **International introductions of inland aquatic species.** *FAO Fisheries, Technical Paper No. 294. Food and Agriculture Organisation of the United Nations (FAO)*, Rome, Italy, 318 pp.
- Weyl, O. L. F. y H. Lewis. 2006. **First record of predation by the alien invasive freshwater fish *Micropterus salmoides* L. (Centrarchidae) on migrating estuarine fishes in South Africa.** *African Zoology* 41, 294–296. Winemiller, K. O.

1990. **Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks.** *Ecological monographs*, 60(3): 331-367.
- Yáñez-Arancibia A., J. Curriel-Gómez y V. L. de Yáñez. 1976. **Prospección biológica y ecológica del bagre marino *Galeichthys caerulescens* (Gunther), en el sistema lagunar costero de Guerrero, México (Pises: Ariidae).** Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. México. 3 (1): 125-180 pp.
- Yonekura, R., Y. Kohmatsu Y M. Yuma. 2007. **Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations.** *Biological Journal of the Linnean Society* 91, 601–610.
- Zar, J. H. 1999. **Biostatistical Analysis.** Prentice Hall, New Jersey, 663 pp.
- Zimmerman, J. K. H. y B. Vondracek. 2006. **Interactions of slimy sculpin (*Cottus cognatus*) with native and non-native trout: consequences for growth.** *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**, 1526–1535.

8.-Anexos

8.1.- **Anexo 1.** Nota de investigación publicada en la revista “Hidrobiológica”

Mar-Silva V., L. M. Mar-Silva, Y. Herrerías-Diego, M. Medina-Nava y O. Domínguez-Domínguez. 2019. **Translocación de *Chapalichthys encaustus* (Actinopterygii: Goodeidae) en el río Teuchitlán, Jalisco Mexico.** *Hidrobiológica* 29 (1): 45-47.

NOTA CIENTÍFICA

Translocación de *Chapalichthys encaustus* (Actinopterygii: Goodeidae) en el río Teuchitlán, Jalisco, México

Translocation of *Chapalichthys encaustus* (Actinopterygii: Goodeidae) in the Teuchitlán River, Jalisco, Mexico

Valentin Mar Silva^{1,2*}, Luis Martin Mar Silva², Yvonne Herreras Diego², Martina Medina Nava² y Omar Domínguez Domínguez²

Recibido: 25 de enero de 2018.

Aceptado: 11 de noviembre de 2018.

Publicado: abril de 2019.

RESUMEN

Antecedentes y objetivo. Se reporta por primera vez la translocación del pintito de Ocotlán *Chapalichthys encaustus* (Goodeidae) en el río Teuchitlán, ubicado en la cabecera de la cuenca del río Ameca en el centro del estado de Jalisco. **Métodos.** El registro se obtuvo aproximadamente a 1 km del inicio del río. El organismo fue depositado en la Colección de Peces de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (CPUM). **Resultados.** Se describe e ilustra un ejemplar hembra adulto, con una longitud total de 65 mm, recolectado el día 17 de julio del 2015. En recolectas posteriores fue obtenido también un ejemplar macho de la misma especie. **Conclusión.** El pintito de Ocotlán es uno de los pocos casos documentados de ictiofauna nativa translocada para México y su posible impacto en el río Teuchitlán no ha sido determinado.

Palabras clave: Antropización, centro de México, especies no nativas, introducción de fauna.

ABSTRACT

Background and goal. The translocation of the Barred Splitfin *Chapalichthys encaustus* (Goodeidae) in the Teuchitlán River, located at the headwaters of the Ameca river basin in the center of the state of Jalisco, is reported for the first time. **Methods.** The fish record was obtained approximately 1 km from the origin of the river. Fish were deposited in the ichthyology collection of the Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (CPUM). **Results.** On July 17, 2015 an adult female specimen of this species with a total length of 65 mm was collected. The specimen is described and illustrated. In subsequent collections a male specimen of the same species was also obtained. **Conclusion.** The Barred Splitfin is one of the few documented cases of native translocated ichthyofauna for Mexico and its possible impact on the Teuchitlán River has not been determined.

Key word: Anthropization, Central Mexico, introduction of fauna, non-native species.

¹ Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Avenida Francisco J. Mújica s/n, Ciudad Universitaria, Col. Felicitas del Río, Morelia, Michoacán, 58040. México

² Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Avenida Francisco J. Mújica s/n, Ciudad Universitaria, Col. Felicitas del Río, Morelia, Michoacán, 58040. México

***Corresponding author:**

Valentin Mar Silva: e-mail: maresilva@live.com

To cite as:

Mar Silva V., L. M. Mar Silva, Y. Herreras Diego, M. Medina Nava y O. Domínguez Domínguez. 2019. Translocación de *Chapalichthys encaustus* (Actinopterygii: Goodeidae) en el río Teuchitlán, Jalisco, México. *Hidrobiológica* 29 (1): 45-47.

En julio de 2015 durante recolectas para evaluar la ictiofauna del río Teuchitlán, se capturó un ejemplar con el uso de electropesca (Electropesca de mochila DC modelo ABP-3, ETS Electrofishing Systems LLC. Energía promedio ~200 watts, voltaje máx. ~250 V, corriente máx. ~10 amp. Cap. Energía de pulso 30 jules. Batería ácida 12 V, 18 amp) que fue identificado como un goodeido, el cual era una hembra grávida que peso 3.17 gr y midió 54.1 mm de longitud patrón. La recolecta se realizó en el río Teuchitlán, a 1 km de su inicio (20° 41.111' N, 103° 50.581' O), en el municipio del mismo nombre. Utilizando las claves propuestas por Miller *et al.* (2009), el espécimen fue identificado como *Chapalichthys encaustus* (Jordan & Snyder, 1899) (Fig. 1).

El ejemplar fue fijado utilizando una solución de formol al 5% y posteriormente fue transferido a alcohol etílico al 70%. Fue depositado en la Colección Ictiológica del Laboratorio de Biología Acuática "J. Javier Alvarado Díaz" de la Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (CPUM Registro de Colección Científica: MICH.-PEC-227-07-09), con el número de catálogo CPUM-13753.

En muestreos sucesivos realizados durante dos años en el río Teuchitlán se recolectó adicionalmente un macho de una longitud patrón de 54.38 mm y un peso de 3.39 gr, por lo que se considera que la abundancia de la especie en el sitio es menor. Sin embargo, en la presa de la Vega, adyacente al Río Teuchitlán, en enero del 2015 se capturaron dos especímenes con un peso total de 2.57 g. En febrero del 2016 se encontró un ejemplar más con un peso de 1.5 g, por lo que su abundancia podría ser mayor en el embalse.

El pintito de Ocotlán, *Chapalichthys encaustus*, pertenece a la subfamilia Goodeinae (Goodeidae), cuyas especies son endémicas del centro de México. Su ámbito de distribución natural es la vertiente del Pacífico, especie endémica del bajo río Lerma y el lago de Chapala (*sensu* Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006). Los registros históricos de la ictiofauna de la cuenca del río Ameca (Webb & Miller, 1998; López-López & Paulo-Maya, 2001), así como los registros de recolectas en el río Teuchitlán de la CPUM de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México, y de la Colección de Peces de la Universidad de

Michigan, Estados Unidos, no reportan a la especie en la región. Por lo que el pintito de Ocotlán es una especie introducida en el río Teuchitlán.

Aunque no se sabe con certeza la causa o el medio de introducción de esta especie al río Teuchitlán, una posibilidad es la movilidad entre la siembra de tilapias procedentes de granjas en la región de Chapala. Esta especie presenta tolerancia a la degradación ambiental (Soto-Galera *et al.*, 1998). En el lago de Chapala *C. encaustus* alcanza una densidad máxima de 12.28 ind/m³, en sitios con influencia de aguas contaminadas procedentes de las descargas municipales (Becerra-Muñoz *et al.*, 2003). Por su intestino largo, sus dientes bifidos y presencia de branquiespinas delgadas, se ha considerado como un pez herbívoro (Miller *et al.*, 2009). Estas características de su historia de vida podrían ser clave en su posible establecimiento en el río Teuchitlán, donde el represamiento y la modificación del sistema lótico, han provocado que la dinámica del río tienda a ser léntica (de la Mora-Orozco, 2013), y por tanto se presente acumulación de materia orgánica y restos vegetales en el sedimento del lecho del río, particularmente en la desembocadura a la presa de La Vega.

El pintito de Ocotlán es uno de los pocos casos documentados de peces goodeinos nativos introducidos fuera de su distribución natural en México. Se considera que uno de los principales agentes de cambio en los sistemas acuáticos de agua dulce es la invasión de especies introducidas (Havel *et al.*, 2015). Una especie introducida puede afectar las poblaciones nativas por depredación (Weyl & Lewis 2006), por competencia (Blanchet *et al.*, 2007) o al introducir enfermedades (Gozlan *et al.*, 2006). La translocación de especies entre cuencas es un riesgo de invasión biológica y sus consecuencias pueden ser tan graves como aquellas derivadas de la introducción de una especie exótica a un país o región distante (Simberloff *et al.*, 2012; Nacklely *et al.*, 2017). De esta forma la translocación y cualquier otra forma de introducción de especies es un proceso que puede ser perjudicial y por tanto es una práctica que debe ser evitada.

Es necesario implementar un diseño de muestreo para establecer su dinámica poblacional y así poder determinar su posible impacto so-



Figura 1. Hembra grávida de *Chapalichthys encaustus* recolectada en el Río Teuchitlán, Jalisco, México. Fotografía de Sesangari Galván Quesada.

bre la estructura y funcionamiento del ecosistema y su potencial como especie invasora en el río Teuchitlán. Así mismo, es fundamental revisar las prácticas de transporte para especies de acuicultura para evitar el riesgo de introducción accidental de organismos, que debe ser evitado por los potenciales efectos nocivos sobre la fauna nativa.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca doctoral no. 509825. Se agradece a S. Galván-Quesada por la toma de fotografías del ejemplar. A R. Hernández-Morales, O. G. Ávila Morales y A. Ramírez García por su colaboración en las jornadas de campo del proyecto "Reintroducción de *Zoogoneticus tequila* en los manantiales de Teuchitlán, Jalisco, México". El financiamiento fue otorgado por el Zoológico de Chester, CONABIO y la Fundación Mohamed Al-Bin Zayed para la conservación de especies.

REFERENCIAS

- BECCERRA-MUÑOZ, S., H. R. BUELNA-OSBEN & J. M. CATALÁN-ROMERO. 2003. Spatial patterns of ARIMA modeled rates of change of atherinids (*Chirostoma* spp.) and goodeid *Chapalichthys encaustus* from Lake Chapala, México. *Ecological Modelling* 165 (2): 237-250. DOI: 0.1016/S0304-3800(03)00073-5
- BLANCHET, S., G. LOOT, G. GRENOUILLET & S. BROUSSE. 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 133-143. DOI: 10.1111/j.1600-0633.2006.00205.x
- DE LA MORA-OROZCO, C; FLORES-LÓPEZ H. E., DURÁN-CHÁVEZ, A. A. 2013. Calidad del agua del embalse de la presa La Vega y su impacto en las tierras agrícolas bajo riego. Libro técnico Núm. 6. INIFAP. 171 p.
- DOMÍNGUEZ-DOMÍNGUEZ, O., I. DOADRIO & G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN. 2006. Historical biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis. *Journal of Biogeography* 33 (8): 1437-1447. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01526.x>
- GOZLAN, R. E., E. J. PEELER, M. LONGSHAW, S. ST-HILAIRE & S. W. FEIST. 2006. Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes and Infection* 8: 1358-1364. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2005.12.010>
- HAVEL, J. E., K. E. KOVALENKO, S. M. THOMAZ, S. AMALFITANO & L.B. KATS. 2015. Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia* 750 (1): 147-170. DOI: 10.1007/s10750-014-2166-0
- LÓPEZ LÓPEZ, E. & J. PAULO-MAYA. 2001. Changes in the fish assemblages in the upper río Ameca, México. *Journal of Freshwater Ecology* 16 (2): 179-187. DOI: 10.1080/02705060.2001.9663803
- MILLER, R. R., W. L. MINCKLEY & S. M. NORRIS. 2009. *Peces dulceacuícolas de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A.C., El Colegio de la Frontera Sur, Consejo de los Peces del Desierto, Ciudad de México. 559 p.
- NACKLEY, L. L., A. G. WEST, A. L. SKOMNO & W. J. BOND. 2017. The Nebulous Ecology of Native Invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 32 (11): 814-824. DOI: /10.1016/j.tree.2017.08.003
- SIMBERLOFF, D., L. SOUZA, M. A. NUÑEZ, M. N BARRIOS-GARCIA & W. BUNN. 2012. The natives are restless, but not often and mostly when disturbed. *Ecology* 93 (3): 598-607. DOI: 10.1890/11-1232.1
- SOTO-GALERA, E., E. DIAZ-PARDO, E. LÓPEZ-LÓPEZ & J. LYONS. 1998. Fish as indicators of environmental quality in Río Lerma Basin, México. *Aquatic Ecosystem Health Manage* 1: 267- 276. DOI: 10.1016/S1463-4988(98)00012-8
- WEBB, S. A. & R. R. MILLER. 1998. *Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (Cyprinodontiformes) from the Ameca drainage of Mexico, and a rediagnosis of the genus. *Occasional Papers of the Museum of Zoology the University of Michigan* 725: 1-23.
- WEYL, O. L. F. & H. LEWIS. 2006. First record of predation by the alien invasive freshwater fish *Micropterus salmoides* L. (Centrarchidae) on migrating estuarine fishes in South Africa. *African Zoology* 41: 294-296. DOI: 10.1080/15627020.2006.11407365

8.2.- **Anexo 2.** Articulo de divulgación publicado en la revista C+Tec



**Instituto de Ciencia,
Tecnología e Innovación**
Gobierno del Estado de Michoacán

C+TEC
Divulgar para Transformar
año 9, número 20, Febrero 2015 - Mayo 2016

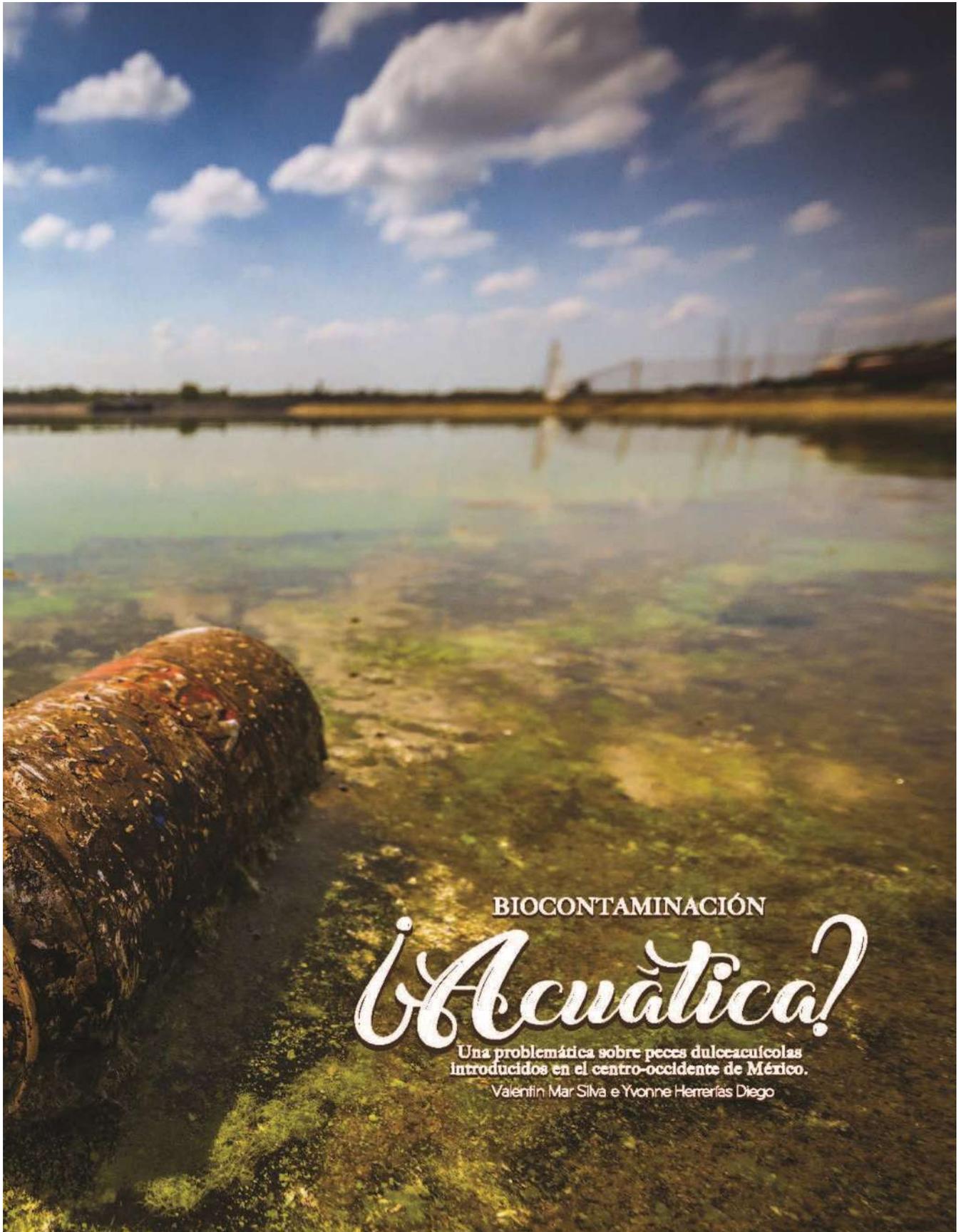
El agua

problemas y soluciones

Revista Cuatrimestral de Difusión y Divulgación de la Ciencia, la Tecnología, la Innovación y las Humanidades del Instituto de Ciencia, Tecnología e Innovación.



Valentin Mar Silva¹ e Yvonne Herrerías Diego¹
¹Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas,
Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, C.P. 58030
Morelia, Michoacán, México
¹Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, C.P. 58030
Morelia, Michoacán, México
^{*}Correo electrónico: mdsilva@live.com
Teléfono: 4431830454



BIOCONTAMINACIÓN

¿Acuática?

Una problemática sobre peces dulcacuicolas
introducidos en el centro-occidente de México.

Valentin Mar Silva e Yvonne Herrerías Diego

Cuando pensamos en contaminación del agua rápidamente nos viene a la mente basura flotando en un río o lago, la presencia de desechos domésticos e industriales o incluso tal vez agua turbia y con mal olor, todo esto como consecuencia no deseada de las actividades humanas. Sin embargo, ¿sabías que la introducción de peces fuera de su distribución natural también es considerada una forma de contaminación? Esta se conoce como "Contaminación Biológica" o "Biocontaminación". Si definimos a la contaminación como un proceso de perturbación humana de introducción de agentes externos a un medio acuático que modifica o destruye su calidad original, también incluiría a las especies vivas movilizadas intencional o accidentalmente por acción humana. Este proceso puede tener consecuencias negativas sobre la biodiversidad y de manera final afectar los servicios (ciclos del agua, capacidad de auto limpieza, recursos alimenticios etc.) que proporcionan los sistemas naturales.

El término de Biocontaminación aplica para cualquier organismo terrestre o acuático, pero en los peces adquiere mucha importancia debido a que son organismos cuya movilidad natural está limitada, su desplazamiento forzosamente necesita el agua, debido a que los peces normalmente no pueden caminar por tierra o volar, por lo que su presencia en otros lugares es debida directa o indirectamente, a la acción humana. Por una parte, los peces son el grupo de vertebrados que presenta el mayor número de introducciones en todo el mundo con aproximadamente 650 especies. Por otro lado, es un grupo altamente amenazado que cuenta a nivel global con cerca de 1200 especies en alguna categoría de riesgo de extinción.

La ruta más frecuente de introducción de especies de peces exóticos es a través de las actividades de acuicultura y pesquerías, seguida de liberaciones accidentales relacionadas con el acuarismo. De esta forma las especies de peces más introducidas en cuerpos de agua dulce a nivel mundial son las carpas (*Cyprinus carpio*) y el grupo de las tilapias (género *Oreochromis* y *Tilapia*). Seguidas por una familia de peces que comúnmente son utilizados como mascotas en la acuariofilia y como control natural de mosquitos, los Poeciliidae, que incluye a los guppys y peces espada que son populares peces de acuario.



Los efectos de la introducción de peces dulceacuícolas son variables y dependen de las características de las especies introducidas y del lugar al que llegan. Se ha comprobado que en algunos casos pueden depredar (especies de peces carnívoros) directamente sobre especies nativas, competir por el alimento o espacio, esparcir nuevas enfermedades o parásitos, e incluso hibridar con especies nativas emparentadas. Aunado a esto, algunas exitosas especies introducidas pueden modificar los cuerpos de agua resuspendiendo el fondo como las carpas, modificando la vegetación acuática (especies herbívoras) o alterando el hábitat al construir nidos para la reproducción (ej. pez diablo, especies de peces de la familia Loricariidae). Estos impactos afectan negativamente las poblaciones que habitaban de manera natural los cuerpos de agua y en algunos sistemas han llevado la extinción de especies. Por lo tanto, también pueden ocasionar pérdidas económicas al reducir las reservas pesqueras o interferir de alguna forma con la captura de peces para consumo humano (como el pez diablo que puede enredarse en la malla de las redes y así dañar el arte de pesca). Por estos impactos potenciales, la introducción de especies es una práctica que debe ser evitada, pues la remediación una vez establecida una población de peces introducidos puede representar altos costos.

LA BIOCONTAMINACIÓN ACUÁTICA EN EL CENTRO-OCCIDENTE DE MÉXICO

México es un país con una gran diversidad de formas biológicas y se tiene registro de por lo menos 500 especies dulceacuícolas de peces, de las cuales aproximadamente el 57% son nativas. En el centro del país se alberga una importante diversidad de peces debida a una convulsa histórica tectónica y volcánica que ha provocado que los cuerpos de agua se aislen y se conecten generando una gran diversidad de especies de peces asociadas con estos procesos. De esta forma se presenta una multitud de cuerpos de agua dulce, desde grandes ríos (ej. el río Ameca en Jalisco o el Balsas en Michoacán y Guerrero), pequeños y medianos manantiales en las partes altas de las cuencas, y también se presentan los dos lagos más grandes de México (el lago de Chapala localizado principalmente en Jalisco y el lago de Cuitzeo que mayormente está en Michoacán).



Asimismo, la región posee una seria problemática ligada a la gran población humana que la habita y al uso de los recursos acuáticos para satisfacer las necesidades de ésta. Es recurrente el deterioro de los cuerpos de agua por la acción humana que va desde modificaciones leves (cambio del uso de suelo, construcciones recreativas como senderos etc.) hasta destrucción parcial o total del sistema natural (represamiento, canalización de ríos, desecamiento de humedales). Lo cual en conjunto con factores como la sobrepesca y la biocontaminación ponen en riesgo la sobrevivencia de las especies nativas de peces, las cuales han visto reducidas sus poblaciones en las últimas décadas.

Un caso de estudio de biocontaminación en el centro-occidente de México lo encontramos en el Río Teuchitlán en Jalisco. Este río se localiza aproximadamente a 60 km de la ciudad de Guadalajara, en la parte alta de la cuenca del Río Ameca. El Río Teuchitlán, cuya longitud es de cerca de 1.5 km, históricamente era

un sitio con una alta biodiversidad de peces. En sus aguas se presentaban cerca de 15 especies nativas, de las cuales por lo menos cuatro eran endémicas de este pequeño río. Sin embargo, desde hace décadas se han suscitado introducciones de especies exóticas, algunas de las cuales como la mojarra de orejas azules (*Lepomis macrochirus*), o la carpa (*Cyprinus carpio*) no han prosperado y ya no se encuentran en el sitio. Sin embargo, las especies introducidas de la familia poeciliidae han establecido exitosamente poblaciones y presentan una alta densidad (individuos/m²) y biomasa (gramos/m²) en el río. Actualmente la comunidad de peces se encuentra conformada en más de un 50% por especies introducidas y por tanto la relación de la cantidad de individuos de peces nativos ha sido modificada. Esto ha afectado al componente vivo del sistema natural del río (que se conoce como la estructura biológica del ecosistema) y cuyos alcances en los procesos que brinda a la salud humana se encuentran aún en evaluación.

PROBLEMAS Y SOLUCIONES DE LA
BIOCONTAMINACIÓN ACUÁTICA



8.3.- **Anexo 3.** Articulo de divulgación enviado a la revista “*Revista Digital Ciencia UAQRO*”

Introducción de especies exóticas y sus efectos, consecuencias de los invitados indeseables de los ecosistemas

Valentin Mar Silva*, Yvonne Herrerías Diego¹ y Martina Medina Nava²

*Estudiante del Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Biología Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. maresilva@live.com

¹Laboratorio de Fauna Silvestre. Facultad de Biología Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. yonnediego@gmail.com

²Laboratorio de Biología Acuática. Facultad de Biología Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. mnav0424@gmail.com

El M. en C. Valentin Mar Silva es Biólogo egresado de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Realizó sus estudios de Maestría y actualmente el Doctorado en Ciencias Biológicas en la misma institución. Su interés principal son las especies introducidas y sus potenciales efectos.

La Dra. Yvonne Herrerías Diego es Bióloga egresada de la Facultad de Ciencias UNAM. Realizó sus estudios doctorales en el programa de Doctorado en Ciencias Biológicas UNAM. Desde el año 2008 es profesor investigador de la Facultad de Biología UMSNH.

La Dra. Martina Medina Nava es Bióloga egresada de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Realizo sus estudios de Doctorado en Ciencias Biológicas (UMSNH). Actualmente es profesora e investigadora en el Laboratorio de Biología Acuática (UMSNH)

Resumen

El establecimiento de poblaciones de especies introducidas es una de las principales causas de modificación de los ecosistemas. A nivel mundial se reconoce que sus efectos potencialmente nocivos afectan a las especies nativas y que por tanto son uno de los principales factores de riesgo que favorece la pérdida de especies de nuestros tiempos. En el presente trabajo se describe el proceso de introducción, desde el arribo a un lugar hasta el establecimiento de una población, y como a lo largo del mismo las especies introducidas

presentan efectos sobre las especies nativas. Finalmente se exploran las posibles consecuencias de su establecimiento, particularmente el intercambio de biota y la homogenización, como procesos que afectan la biodiversidad global. Debido a los impactos que ocasiona la introducción de especies es de vital importancia que se evite esta práctica y que se realicen estudios de seguimiento de las especies exóticas establecidas, para poder plantear estrategias y así mitigar su efecto.

Abstract

The population establishment of introduced species is one of the main drivers of ecosystem change. Globally is recognized their negative effects over the native species and poses one of the main threats that favor the actual crisis of species loss. In the present work, we describe the species introduction process, passing through the species arrival to a site to the last stage of invasion process the population establishment. And how the introduced species affect to the native populations along this process. Finally, the possible consequences of its establishment are explored, particularly the exchange of biota and homogenization, both phenomena that affect global biodiversity. Because their impact, the species introduction is a practice that must be avoided and is important to perform more studies to understand the effect of yet established exotic populations, and therefore planning successful strategies to manage their effect.

Palabras clave: Antropización, biota nativa, pérdida de especies.

Keyword: Anthropization, native biota, species loss.

El dominio de la naturaleza por parte del ser humano ha ocasionado efectos negativos sobre los servicios que nos brindan los ecosistemas naturales, y como resultado las poblaciones de

vida silvestre están en riesgo (Scott y Helfman, 2001; Byers, 2002; Didham y cols., 2005; Magurran, 2009; Strayer, 2010 Contreras-MacBeath y cols., 2014). Esto ha provocado la pérdida de especies más acelerada que hemos enfrentado en las últimas décadas, fenómeno actualmente llamado “crisis de biodiversidad” ¡A un nivel tal que la magnitud del daño se ha llegado a comparar con aquellas producidas por fenómenos naturales catastróficos como erupciones volcánicas o alteraciones climáticas!

La introducción de especies es la movilidad de organismos fuera de su lugar de origen que es ocasionada, deliberadamente o de manera accidental, por la actividad humana (Mack y cols., 2000). Por lo tanto, se considera también como un impacto no deseado y una consecuencia de degradación causada por el hombre (Gozlan y cols., 2010).

Los ecosistemas, están conformados por dos grandes elementos:1) una parte viva, que llamaremos “estructura biológica”, que son todas aquellas especies animales y vegetales que los habitan y 2) El escenario donde viven, o componente abiótico (no vivo), las condiciones climáticas y el suelo, por ejemplo. Ambos son necesarios para que funcionen correctamente como una máquina y sus engranes y puedan proveer todo ese conjunto de beneficios que nos otorgan: Oxígeno, comida, agua, materiales de construcción, regulación de clima y un largo etcétera.

Por la forma en que hacemos uso de estos, hemos provocado grandes disturbios, entre ellos los que aceleran la pérdida de especies (Rahel, 2002). Tres de ellos son: a) **la destrucción del hábitat**; con la construcción de presas, el cambio de uso de un bosque, secar una zona de humedal para cultivo, entre otros. b) **la extinción local o global de especies**, que se conoce como “extirpación de especies” y es derivada de actividades humanas relacionadas con la sobreexplotación, exceso de caza o pesca o alguna otra causa como verter contaminantes y

c) **la introducción de especies exóticas**; animales o vegetales que no forman parte de manera natural del lugar al que llegan, cuya movilidad se asocia con actividades humanas y normalmente son perjudiciales, como las ratas, cucarachas, palomas, eucaliptos, lirio acuático y una impresionante larga lista. Estos tres disturbios son como una tercia maligna que se complementa e intensifica, lo que hace muy complejo estudiar sus efectos y, por tanto, representa todo un desafío para enfrentar la crisis de biodiversidad actual y mitigar sus impactos.

De manera particular nos enfocaremos en la problemática asociada con la introducción de especies exóticas y como este disturbio viene a modificar la estructura biológica de los sistemas naturales. Esto debido al importante papel que desempeñan en la pérdida de especies. Por lo que se ha llegado a establecer que la introducción de especies es la segunda causa global de pérdida de biodiversidad, aunque algunos autores con buenos argumentos han probado que esto no es del todo cierto (Theodoropoulos, 2003; Didham y cols., 2005; MacDougall y Turkington, 2005). Pero en un interés profundamente biológico el estudio de las introducciones nos coloca frente a las preguntas ¿Por qué una especie se establece y otra no? ¿Qué características tienen las especies que se establecen “donde sea”? ¿Cuál es el papel que tienen las especies en donde se introducen? Estas respuestas se pueden dar a la luz de entender el proceso de invasión y su estudio puede favorecer el manejo de especies ya establecidas.

El proceso de invasión y los efectos más conocidos de las especies exóticas

Para empezar “exótica” es un término algo ambiguo por lo que algunos autores expertos en el tema prefieren utilizar el término “no nativas” (Colautti y MacIsaac, 2004), pues puede incluso dar ideas ajenas a lo biológico, nos da la noción de “muy lejano”, viene a la mente

algo asiático o africano tal vez. Sin embargo, en términos prácticos es sinónimo de introducida, foránea, translocada, pero es más familiar para todos así que la emplearemos. Solo haremos la aclaración de que estamos hablando de exótica cuando es cualquier especie o especies que vienen de fuera del lugar, sin importar lo geográfico, sea la misma región o incluso países distantes.

Los efectos negativos de las especies exóticas ocurren a lo largo de una serie de pasos necesarios para llegar de una población inexistente hasta un establecimiento exitoso y posteriormente expandirse hacia los alrededores como un imperio conquistador. Esto se conoce como “Proceso de invasión” (Lockwood y cols., 2013) y parte primeramente de:

1) **La introducción** o llegada de una especie, animal o vegetal a un nuevo bosque, lago, río, selva o montaña con un transporte por vía humana (puede o no, ser intencional). Esto es clave ya que sin introducción no hay invasión. En este sentido el exótico tiene dos opciones, puede morir por falta de condiciones favorables o si es afortunado sobrevivir, en algunos casos las especies exóticas se quedan y no pueden dar el siguiente paso.

2) **Establecerse**: Sobrevive en el lugar de introducción, puede alimentarse y crecer, si se dan las condiciones incluso forman un hogar y tener descendencia, vivir felices ¿por siempre? Si esto sucede y se forma una población suficientemente grande entonces puede continuar al siguiente nivel ;

3) **Propagarse**: Que va a depender de la capacidad de movilidad de la especie o las conexiones con ecosistemas cercanos (esto es muy importante para peces, por ejemplo) y que tan bien le vaya a su población, que se reproduzcan adecuadamente y por tanto incrementen

en número. Pueden quedarse locales, dadas ciertas condiciones o propagarse, si esto sucede entonces la especie ha llegado a la última parte del proceso de invasión.

4) **Impacto:** Es aquí cuando es evidente en la percepción humana (aunque también hay quienes afirman con razón, que el impacto sucede a todo lo largo del proceso), cuando la especie tiene tal número de individuos que ya representa un “problema”. En este punto se considera “invasora” si tiene algún efecto negativo sobre la salud humana, la economía o el ambiente. Se han documentado ejemplos de pérdidas millonarias en pesquerías de agua dulce o en ecosistemas terrestres pérdidas de bosques y cultivos por introducción de virus o bacterias (Bartley y Subasinghe, 1996; Daszak, 2000; Gaughan, 2002; Gozlan y cols., 2005/2006).

Todo esto sucede porque las especies exóticas necesitan alimentarse, necesitan espacio para reproducirse también, cuidar a sus crías, ya saben, ¡todo aquello que toda especie requiere para sobrevivir y multiplicarse! Una característica de una especie invasora potencialmente exitosa es que sus características biológicas les permiten una reproducción y propagación exitosa.

Respecto a ¿Cuál es el papel que tienen las especies en donde se introducen? Consideramos que estamos aún en el proceso de entenderlo debido a las diferencias en el funcionamiento de cada ecosistema de cuantos y como son los engranajes que se requieren para un buen funcionamiento.

Derivado de este proceso, las especies exóticas tienen un efecto negativo sobre las especies nativas, donde pueden ocurrir interacciones de competencia y desplazamiento. Puesto que el alimento y otros recursos pueden no ser suficientes para todos, ya que si una especie exótica

consume lo mismo que una nativa puede haber competencia donde una especie es la perdedora, normalmente -aunque no en todos los casos- llega a ser la nativa.

De manera general, una especie introducida tiene una mayor tolerancia a la degradación del hábitat (contaminación, pérdida física del hábitat) que una nativa, ya que son más resistentes y resilientes a condiciones extremas o cambiantes, no tienen reparos para alimentarse de diferentes cosas y en general son lo que llamamos unas “oportunistas”. A diferencia de las nativas a las cuales no les van muy bien los cambios, ya que producto de toda una historia en el lugar, poseen características o adaptaciones a las condiciones locales “naturales” y pueden no resistir los cambios y modificaciones forzadas o artificiales que origina el hombre.

Es importante señalar que aquí juegan nuevamente los otros dos grandes disturbios humanos, pues las especies pueden competir hasta excluirse (extirpación de flora y fauna) o pueden no tolerar las condiciones de destrucción del hábitat e igualmente desaparecer. Con lo que tenemos un importante efecto de la introducción de especies sobre la estructura biológica del sistema: **las especies nativas son reemplazadas por exóticas más tolerantes.**

La homogenización y el intercambio de especies, cuando ya todo es lo mismo

A este fenómeno de reemplazo de especies nativas por exóticas se le conoce con el pomposo nombre de “**Intercambio Biótico**” y sus alcances y consecuencias a escala planetaria aún no se saben con certeza. Esto es incluso peor cuando el intercambio tiene lugar con especies invasoras de amplia distribución, porque entonces lo que obtenemos es una homogenización de lo vivo “**Homogenización Biótica**”. Por lo que fenómenos como la Homogenización biótica, con solo un puñado de especies distribuidas por todos lados (Olden y Poff, 2003; Olden y cols., 2004; Lawson y Johnston, 2015), son un duro golpe para la conservación de

la biodiversidad y los recursos que esta ofrece (Espinoza y Ramírez, 2015). Esto nos lleva a la reflexión de que la homogenización biótica es perder en un corto plazo la megadiversidad de un país como México. Ya que se siguen perdiendo hábitats, especies endémicas o micro endémicas. Si se revisan datos y tendencias del número de especies que están en la Norma oficial-059 donde se estima un total 2,605 especies de entre las cuatro categorías y que sigue en aumento. Con esto estaremos comprobando el ritmo de pérdida de especies y por consiguiente de procesos ecológicos.

Entendemos, con una visión muy burda, que cada especie es como los engranes de un fino reloj funcionando, por lo que si quitamos muchos (incrementar la perdida de especies, perdida de los engranajes) llegará un momento en el que la maquinaria deje de funcionar (perderá la funcionalidad). Y donde las especies exóticas -a las cuales podemos ver como oportunistas- tienen la capacidad de moldearse a la forma de los engranajes faltantes, y aunque al final serán una imagen homogénea e ir dejando solo unos cuantos, empobreciendo al sistema, pero manteniéndolo funcionando.

Con lo cual se señala una urgencia por llevar a cabo estudios enfocados a entender mejor la función de las especies y como controlar o manejar a las exóticas o en el extremo su erradicación. Es necesario entender los **mecanismos de establecimiento** de estos “extraños” que no son ni de aquí ni de allá ¡así como su respuesta en cada ecosistema!, a fin de prevenir su posible impacto.

Es necesario continuar los estudios sobre el establecimiento de las especies exóticas, del seguimiento del programa de estrategia de control y manejo de especies invasoras. Un esfuerzo e impulso de educación ambiental a la sociedad en general sobre la compra y

desecho de mascotas y compra de plantas y animales. De los cuantiosos daños y perjuicios que dejaremos de obtener de los recursos naturales que nos proveen los ecosistemas.

Referencias bibliográficas

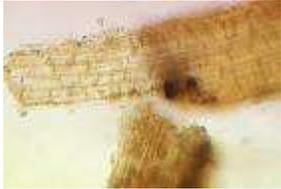
- Bartley, D. M. y R. P. Subasinghe. 1996. Historical aspects of international movement of living aquatic species. *Revue Scientifique Et Technique De L Office International Des Epizooties* **15**, 387–400.
- Byers, J. E. (2002) Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos*, 97, 449-458. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970316.x>
- Colautti, R. I., & MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and distributions*, 10(2), 135-141.
- Contreras-MacBeath, T., y cols. (2014) Peces invasores en el centro de México. En: R. Mendoza y Koleff, P. (eds) *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México DF, pp 413-424
- Daszak, P. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife – threats to biodiversity and human health (vol 287, pg 443, 2000). *Science*, 287, 1756.
- Didham, R. K. y cols. (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution* 20: 470-474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.006>
- Espinosa-Pérez, H., Ramírez, M. (2015) Exotic and invasive fishes in Mexico. *Check List* 11: 1-13. <https://doi.org/10.15560/11.3.1627>
- Gaughan, D. J. 2002. Disease translocation across geographic boundaries must be recognized as a risk even in the absence of disease identification: the case with Australian. *Sardinops Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 11, 113–123.

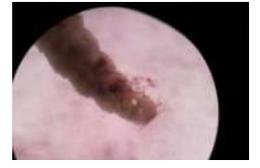
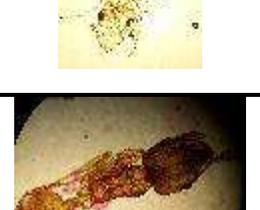
- Gozlan, R. E., S. St-Hilaire, S. W. Feist, P. Martin y M. L. Kent. 2005. Biodiversity- disease threat to European fish. *Nature*, 435, 1046.
- Gozlan, R. E., E. J. Peeler, M. Longshaw, S. St-Hilaire y S. W. Feist. 2006. Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes and Infection*, 8, 1358–1364.
- Gozlan R. E., J. R. Britton, I. Cowx y G.H. Copp (2010) Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of fish biology*, 76(4), 751-786.
- Lawson, K. M., y Johnston, C.E. (2015) The role of flow dependency and water availability in fish assemblage homogenization in tributaries of the Chattahoochee River, Alabama. *Ecology of Freshwater Fish*, 25: 261-641.
<https://doi.org/10.1111/eff.12241>
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., y Marchetti, M. P. (2013). *Invasion ecology*. John Wiley & Sons.
- MacDougall, A. S., y Turkington, R. (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, 86: 42-55. <https://doi.org/10.1890/04-0669>
- Mack R., D. Simberloff, W. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. Bazzaz. (2000). Invasiones biológicas: Causas, epidemiología, consecuencias globales y control. *Tópicos en ecología*. 5: 19pp.
- Magurran, A. E. (2009) Threats to freshwater fish. *Science*, 325: 1215-1216.
<https://doi.org/10.1126/science.1177215>
- Olden, J. D., y Poff, N. L. (2003) Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162: 442-460.
<https://doi.org/10.1086/378212>

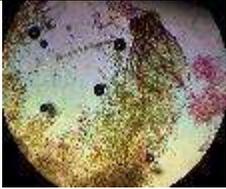
- Olden, J. D., Poff, N.L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., y Fausch, K. D. (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in ecology & evolution*, 19: 18-24. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 291-315.
- Scott, M. C., y Helfman, G. S. (2001) Native invasions, homogenization, and the mismeasure of integrity of fish assemblages. *Fisheries*, 26: 6-15. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2001\)026<0006:NIHATM>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2001)026<0006:NIHATM>2.0.CO;2)
- Strayer, D. L. (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater biology* 55: 152-174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>
- Theodoropoulos, D. I. (2003). *Invasion biology: critique of a pseudoscience* Blythe, CA: Avvar Books. pp. 76-141.

8.4.- **Anexo 4.** Lista ilustrada de los artículos alimenticios encontrados en el contenido estomacal de las especies de peces del Río Teuchitlán

Lista ilustrada de los artículos alimenticios que componen la dieta de las especies de peces del río Teuchitlán. Se incluyen macroinvertebrados que han sido obtenidos en muestra directa en el hábitat y que podrían formar parte de la dieta.

| Clase/orden | Familia/genero | Etiqueta | Fotos |
|----------------|----------------|--|---|
| | | MONI (Materia orgánica no identificada) |  |
| | | RV (Restos vegetales) |  |
| | | ALG (Algas) |  |
| Insecta | | | |
| | | PINS | |
| Trichoptera | Hydropsychidae | TRIC |  |
| | Hydroptilidae | TRIC |  |
| Diptera | Tipulidae | DIP |  |

| | | | |
|-------------|---------------|-------|---|
| | Stratiomyidae | |  |
| | | DIP |  |
| | Chironomidae | |  |
| | | CHIR | |
| Hemiptera | Aphididae | |  |
| | | HEM | |
| | Hydrometridae | | |
| Odonata | Gomphidae | |  |
| | | ODO | |
| Hymenoptera | Formicidae | |  |
| | | HYM-H | |
| Hymenoptera | Vespidae | |  |
| | | HYM-A | |
| Coleoptera | Staphylinidae | |  |
| | | COL | |

| | | | |
|--------------------------|-----------|-------|---|
| | Scirtidae | | |
| Lepidoptera | Crambidae | LEP |  |
| Megaloptera | | |  |
| Branquiopoda | | | |
| Diplostraca/Cladocera | | CLAD |  |
| Eumalacostraca/Eucarida | Decapoda | DECAP |  |
| Eumalacostraca/Amphipoda | | HYALL |  |
| Ostracoda | | OST |  |

| | | | | |
|----------------------|-------------------------------------|-------|--|---|
| Maxillopoda/copepoda | Calanoida | | | |
| | <i>Mastigodiptomus</i> sp. | COP | |  |
| <hr/> | | | | |
| Gastropoda | | | | |
| | Ampullaridae | | | |
| | | GAST | |  |
| | Thiaridae/ <i>Melanoides</i> sp. | | | |
| | | GAST | |  |
| <hr/> | | | | |
| Arachnidae | | | | |
| | Araneae | | | |
| | | ARAÑA | |  |
| | Acarina | | | |
| | Hidracarinae | | | |
| | | ACA | |  |
| | Solifugae | | | |
| | | SOLIF | |  |