



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
ORIENTACIÓN PROFESIONALIZANTE

INTERACCIÓN COMPETITIVA ENTRE LA MOJARRA
CRIOLLA (*Cichlasoma istlanum*) Y EL PEZ CÍCLIDO
CONVICTO (*Amatitlania nigrofasciata*): PERSPECTIVAS DE
UN MANEJO EN CAUTIVERIO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

M A E S T R O E N M A N E J O
D E
R E C U R S O S N A T U R A L E S

P R E S E N T A

BIÓL. MARCO POLO FRANCO ARCHUNDIA

DIRECTORA

DRA. ELSAH ARCE URIBE

CUERNAVACA, MORELOS

NOVIEMBRE, 2018.





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
ORIENTACIÓN PROFESIONALIZANTE

INTERACCIÓN COMPETITIVA ENTRE LA MOJARRA
CRIOLLA (*Cichlasoma istlanum*) Y EL PEZ CÍCLIDO
CONVICTO (*Amatitlania nigrofasciata*): PERSPECTIVAS DE
UN MANEJO EN CAUTIVERIO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

M A E S T R O E N M A N E J O
D E
R E C U R S O S N A T U R A L E S

P R E S E N T A

BIÓL. MARCO POLO FRANCO ARCHUNDIA

DIRECTORA
DRA. ELSAH ARCE URIBE

CUERNAVACA, MORELOS

NOVIEMBRE, 2018



DEDICATORIA

A mi padre y a mi madre.

A mi familia y amigos.

A los profesores investigadores que me apoyaron en la realización de esta investigación.

A la comunidad científica, para que los resultados del presente estudio sean útiles y sean la base de futuras investigaciones.

AGRADECIMIENTOS

A mi directora de tesis, la Dra. Elsa Arce Uribe. Por el conocimiento y la amistad brindada, por compartir e incrementar mi pasión por la Biología y la investigación. ¡Gracias Elsa!

Al M. en C. Jorge Luna Figueroa. Por la amistad brindada, por sus consejos para realizar este trabajo y por su confianza. ¡Gracias Maestro!

A mis compañeros de laboratorio. Por la ayuda técnica y su amistad.

A la Maestría en Manejo de Recursos Naturales y al Laboratorio de Acuicultura del Centro de Investigaciones Biológicas por la oportunidad brindada para realizar mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada.

Al comité evaluador, Dra. Elsa Arce Uribe, Dr. Humberto Mejía Mojica, M. en C. Judith García Rodríguez, M. en M. R. N. José Figueroa Torres, Dr. Alex Córdoba Aguilar gracias por sus comentarios, correcciones y sugerencias.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
2. LITERATURA CITADA	2
CAPÍTULO I	4
1. RESUMEN	5
2. ABSTRACT	6
3. INTRODUCCIÓN	7
4. ANTECEDENTES	10
5. JUSTIFICACIÓN	13
6. OBJETIVOS	14
6.1 OBJETIVO GENERAL	14
6.2 OBJETIVOS PARTICULARES	14
7. MATERIALES Y MÉTODOS	15
7.1 RECOLECTA Y MANTENIMIENTO DE LOS ORGANISMOS	15
7.2 PERIODO EXPERIMENTAL	15
8. RESULTADOS	19
9. DISCUSIÓN	23
10. CONCLUSIONES	27
11. LITERATURA CITADA	28
CAPÍTULO II	45
1. RESUMEN	46
2. ABSTRACT	47
3. INTRODUCCIÓN	48
3.1 IMPORTANCIA ANTROPOGÉNICA	50
3.2 COMPORTAMIENTO Y SEÑALES QUÍMICAS	51
3.3 CRECIMIENTO, CALIDAD DEL AGUA Y SALUD	53
3.4 ESTUDIOS DE MANEJO Y BIOLÓGICOS	54
4. LITERATURA CITADA	57
ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS	66

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las invasiones biológicas son una de las mayores amenazas para la biodiversidad de los cuerpos de agua continentales (Mooney y Hobbs, 2000; Gozlan et al., 2010). Los ríos y lagos han presentado varios problemas de introducciones de especies ajenas a lo largo del tiempo originadas por actividades humanas como liberaciones accidentales, translocaciones y control biológico (Clavero y García-Berthou, 2006; Jelks et al., 2008).

Uno de los grupos más sensibles a estas invasiones son los peces (Marchetti et al., 2004). Conocer las características ecológicas de los peces no nativos ha sido un objetivo en el estudio de las invasiones biológicas durante décadas (Sanz et al., 2006). El estudio cuantitativo de las características de las especies permite conocer el perfil de los peces no nativos y contribuye al desarrollo de estrategias para el manejo de las especies nativas. Por otro lado, conocer las respuestas de las especies nativas ante las introducciones de especies no nativas permite establecer con claridad propuestas ecológicas para su conservación (Marchetti et al., 2004).

Los peces no nativos tienen una variedad de impactos adversos sobre los peces nativos y al mismo tiempo alteran el nuevo hábitat (Ribeiro et al., 2008). La depredación, hibridación, vectores de enfermedades, alteración en la red trófica y la competencia interespecífica por recursos son ejemplos de lo que puede suceder en estas invasiones (Caiola y de Sostoa, 2005; Gozlan et al., 2005; Sanz et al., 2006; Blanco-Garrido et al., 2008; Leunda et al., 2008).

Aunque la competencia interespecífica parece ser común entre peces nativos y no nativos, existen pocas observaciones directas y reportes científicos de sus interacciones competitivas tanto en el medio natural como en laboratorio. Por ello, es relevante el desarrollo de investigaciones que permitan identificar los mecanismos de relación ecológica-evolutiva entre especies nativas y no nativas para que en relación a los fundamentos biológicos de ambas especies y sus estrategias de interacción se fundamenten propuestas de conservación de las especies nativas y de manejo de las especies no nativas.

2. LITERATURA CITADA

- Blanco-Garrido, F., Prenda J. y Narváez M. 2008. Eurasian otter (*Lutra lutra*) diet and prey selection in Mediterranean streams invaded by centrarchid fishes. *Biological Invasions* 10: 641-648.
- Caiola, N. y de Sostoa, A. 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.
- Clavero, M. y García-Berthou, E. 2006. Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications* 16: 2313-2324.
- Gozlan, R. E., Hilaire S. S., Feist, S. W., Martin, P. y Kent, M.L. 2005. Biodiversity: disease threat to European fish. *Nature* 435: 1046.
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I. G. y Copp, G. H. 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76: 751-786.
- Jelks, H. L., Walsh, S. J., Burkhead, N. M., Contreras-Balderas, S., Diaz-Pardo, E. y Hendrickson, D. A. 2008. Conservation status of imperilled North American freshwater and diadromous fishes. *Fisheries* 33: 372-407.
- Leunda, P. M., Oscoz J., Elvira, B., Agorreta, A., Perea, S. y Miranda, R. 2008. Feeding habits of the exotic black bullhead *Ameiurus melas* (Rafinesque) in the Iberian Peninsula: first evidence of direct predation on native fish species. *Journal of Fish Biology* 73: 96-114.
- Marchetti, M. P., Moyle, P. B. y Levine, R. 2004. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of nonnative fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology* 49: 646-661.

- Mooney, H. A. y Hobbs, R. J. 2000. *Invasive Species in a Changing World*. Washington, DC: Island Press, 457 pp.
- Ribeiro, F., Elvira, B., Collares-Pereira, M. J. y Moyle, P. B. 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions* 10: 89-102.
- Sanz, N., Cortey, M., Pla, C. y García-Marín, J. L. 2006. Hatchery introgression blurs ancient hybridization between brown trout (*Salmo trutta*) lineales as indicted by complementary allozymes and mtDNA markers. *Biological Conservation*, 130, 278-289.

CAPÍTULO I.-
Interacción competitiva entre
el pez nativo, *Cichlasoma*
istlanum y el pez no nativo,
Amatitlania nigrofasciata

1. RESUMEN

El pez cíclido convicto *Amatitlania nigrofasciata*, es uno de los peces cíclidos más agresivos y fue introducido a la cuenca del Río Balsas en el centro de México donde habita el cíclido nativo mojarra criolla, *Cichlasoma istlanum*. Se asume que la población de este pez nativo ha sido afectada negativamente por la introducción del pez cíclido convicto. Estas dos especies han sido observadas realizando conductas agresivas por recursos como alimento o refugio a lo largo de esta cuenca. En este trabajo, se evaluó la interacción agonística entre estas dos especies utilizando métodos experimentales controlados. Se registró el número de despliegues, golpes, ataques por la boca, embestidas, uso de refugio, defensa de refugio y consumo de alimento. Contrario a lo comúnmente reportado, la mojarra criolla realizó mayor número de conductas agresivas y obtuvo los recursos en disputa (refugio y comida).

Palabras clave: Combate, comportamiento agonístico, agresión, competencia interespecífica, especie ganadora, especie perdedora.

2. ABSTRACT

The convict cichlid fish *Amatitlania nigrofasciata*, one of the most aggressive fish species, was introduced to the Balsas River basin in central Mexico, home of the native cichlid Mexican mojarra, *Cichlasoma istlanum*. Local populations of the Mexican mojarra have been hypothesized to be negatively affected by the introduction of the non-native convict cichlid fish. The two species have been observed engaging in aggressive behaviours over resources such as food or shelter along this basin. We evaluated the agonistic interaction between the native fish, Mexican mojarra, and the non-native convict cichlid fish. In experimental contests between the species displays, bites, mouth-contact chases, refuge use and defence, and food consumed were recorded and analysed. Contrary to what is commonly reported, the Mexican mojarra engaged in a greater number of agonistic behaviour than the convict cichlid fish and more successfully obtained the resources in dispute (refuge and food).

Key words: Contest, agonistic behaviour, aggression, interspecific competition, winner species, loser species.

3. INTRODUCCIÓN

La competencia es una interacción que se da en animales que comparten espacio y en donde los recursos son limitados en cantidad y/o en calidad (Hazlett et al., 2007; Paterson et al., 2013; Poulos y McCormick, 2015; Kochhann y Val, 2016). Los animales compiten con organismos de su misma especie (conespecíficos) y con organismos de otras especies (heteroespecíficos) por recursos como pareja, sitios de anidación, alimento o refugio (Hazlett, 1985; Larcher y Crane, 2015; Huang et al., 2016; Magellan y García-Berthou, 2016). En una interacción competitiva, los organismos involucrados asumen costos y al menos uno de ellos podría verse afectado en términos de adecuación (Gherardi y Cioni, 2004). Esto es, en presencia de un competidor, el organismo tiende a reducir su posibilidad de acceso a un recurso que requiere para promover su supervivencia, crecimiento y/o reproducción (Forrester y Steele, 2004).

En términos de competencia, los peces son considerados como uno de los grupos con más presión selectiva (Romero, 2011). La competencia entre estos organismos se desencadena principalmente al compartir recursos ecológicos tales como alimento o refugio (Aguirre, 2004; Trujillo-Jiménez y Toledo-Beto, 2007; Miller et al., 2009; Raymond et al., 2015). Mientras el alimento es un recurso indispensable para la obtención de energía, un refugio es un espacio que brinda protección ante diversos factores bióticos como la depredación y abióticos como cambios en la temperatura o en la hidrodinámica del ambiente (Simonetti, 1984; Guitián et al., 1994; Helmuth et al., 1997; Bruno et al., 2003; Salgado y Hernández, 2013). En peces con cuidado parental, un refugio tiene la posibilidad de proveer un sitio de desove para los reproductores y protección para las crías. En consecuencia, este recurso y una adecuada alimentación, representan aspectos determinantes en la supervivencia de las especies ícticas (Laegdsgaard y Johnson, 2001; Nemeth, 2005; Heyman et al., 2010).

La introducción de una especie a un nuevo hábitat desencadena la posibilidad de desarrollar competencia entre las especies nativas y las introducidas (Chibucos et al., 2015; Raymond et al., 2015; Savvides et al., 2015). Bajo este contexto, las especies

introducidas han sido una de las principales causas de mayor alteración en los hábitats en el mundo (Domínguez et al., 2006; Pineda-López y Malagamba, 2011) y se consideran actualmente una de las causas más importantes de pérdida de biodiversidad natural del ambiente (Ruzycki et al., 2003; Muñoz et al., 2009; Mendoza y Koleff, 2014). Existen trabajos que han reportado reducciones en las poblaciones o incluso la extinción de especies nativas por la presencia de especies introducidas (Mooney y Cleland, 2001; Peña y Pauchard, 2001; Ríos y Vargas, 2003; Fragoso y Rojas, 2009; Mendoza-Alfaro et al., 2011). La introducción de especies ajenas al ambiente genera cambios en el ecosistema y en la dinámica de los organismos que lo habitan (Villanueva y Roig, 1995; Traveset y Santamaría, 2004; Leprieur et al., 2006). Este panorama podría estar dificultando la supervivencia de las especies nativas, ya sea porque modifiquen su comportamiento, su fisiología, su morfología o por el hecho de que compitan por recursos vitales (Lassuy, 1995; Simon y Townsend, 2003; Raymond et al., 2015).

La mojarra criolla, *Cichlasoma istlanum* (Jordan y Snyder, 1899), es un cíclido nativo de la cuenca del río Balsas (Álvarez del Villar, 1970; Danko, 1991). En diversas localidades, el autoconsumo de este cíclido ha disminuido de forma alarmante encontrando cada vez capturas más reducidas y con organismos de menor talla (Contreras-MacBeath, 1996). Actualmente, existen reportes donde se ha señalado que existe una disminución en la presencia de la mojarra criolla por especies introducidas, una de ellas, el pez cíclido convicto, *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867; Contreras-MacBeath et al., 1998; Mejía-Mojica et al., 2012; Contreras-MacBeath, et al., 2014). El pez cíclido convicto es un cíclido originario de América Central, con distribución natural en los ríos y lagos del Salvador, Guatemala, Honduras y Costa Rica (Bussing, 1987). Este organismo presenta importancia ornamental, lo que lo ha llevado a ser distribuido con estos fines en otros países como Australia, Canadá, Israel, Perú, Estados Unidos e Italia (Piazzini et al., 2010). El primer espécimen descubierto del pez cíclido convicto en el río Balsas fue en el año 1987 (Contreras-MacBeath, 1991) y actualmente se encuentra distribuido en esta cuenca reportándose como un organismo potencialmente invasor (Mejía-Mojica et al., 2012; Contreras-MacBeath et al., 2014).

La mojarra criolla y el pez cíclido convicto se encuentran en constante interacción y podrían presentar una fuerte interferencia en cuestión de espacio y zona de refugio. En su ambiente de distribución natural, el pez cíclido convicto, coexiste con otros cíclidos agresivos como el cíclido jaguar *Parachromis managuensis* (Günther, 1867), el cíclido guapote amarillo *P. friedrichsthalii* (Heckel, 1840) y el cíclido cinturón negro *Vieja maculicanda* (Regan, 1905; Parejo y Escofet, 2015; Pinacho-Pinacho et al., 2015). Esta constante interacción le permitió al cíclido convicto desarrollar habilidades competitivas que la hacen una especie exitosa en este contexto y a la que se le ha reportado con altos niveles de agresión (Wong et al., 2008; Lee et al., 2011).

En este sentido, nosotros esperaríamos que si la mojarra criolla, especie nativa, es un organismo con menor habilidad competitiva que el pez cíclido convicto, especie introducida, entonces ante un recurso limitado como alimento o refugio, la mojarra criolla pierda los combates frente al pez cíclido convicto.

4. ANTECEDENTES

El pez cíclido convicto presenta diversos comportamientos agresivos, dentro de ellos se le ha observado defendiendo su espacio reproductivo y se le ha reportado excluyendo a competidores de mayor talla. Por ejemplo, Wisenden (1995) observó cuatro poblaciones de cíclidos convictos en arroyos Costarricenses durante la estación seca y se evaluó la competencia por el territorio de desove entre macho-macho y hembra-hembra, ambos géneros son altamente territoriales al defender este recurso. En otro trabajo, la competencia por sitios de desove de nueve especies de cíclidos, entre ellos el pez cíclido convicto, arrojó que este pez utiliza refugios para vivir y desovar en el lago Jiloa en Nicaragua, estos datos se tomaron entre las 10 y 12 horas lo que demuestra el horario de actividad de este pez (McKaye, 1977).

Las concentraciones de hormonas de los peces cíclido convicto se han estudiado, antes, durante y al final de un combate y entre ganadores y perdedores (Earley et al., 2006). La motivación agresiva de este cíclido se ha medido en los combates, los machos utilizan más el despliegue lateral en los encuentros agonísticos que las hembras y ambas especies son agresivas, sin embargo los machos son más combativos que las hembras (Arnott y Elwood, 2009). Los costos metabólicos del pez cíclido convicto en combates han sido investigados en contendientes ganadores y perdedores la concentración de lactato muscular se correlaciona positivamente con la intensidad del combate, mientras que sólo los perdedores mostraron un aumento significativo en las concentraciones de glucosa en plasma a medida que se intensificaban los combates, los peces cíclido convicto más grandes usan tácticas de combate más costosas que los pequeños (Copeland et al., 2011).

En cuanto a estudios agonísticos entre especies nativas y especies introducidas se ha encontrado que la especie nativa (*Oreochromis mortimeri*) es la ganadora frente a un pez introducido (*Oreochromis niloticus*), el tiempo, el número de ataques y embestidas fueron evaluadas (Chifamba y Mauru, 2017). En otro estudio se encontró que esta especie introducida (*Oreochromis niloticus*) es más agresiva que el pez nativo (*Geophagus brasiliensis*),

en estos combates se demostró que la tilapia del Nilo es más agresiva porque presenta mayor tamaño y debido a que comparten espacios reproductivos puede reducir la población de la especie nativa (Sanches et al., 2012). Una investigación similar demostró que el pez nativo (*Iotichthys phlegethontis*) es menos agresivo que el pez mosquito invasor (*Gambusia affinis*), los peces nativos fueron menos activos en presencia del pez mosquito ya que este último fue dominante en los encuentros agonísticos (Mills et al., 2004).

La especie nativa estudiada en este trabajo fue la mojarra criolla y es uno de los pocos cíclidos que en su área de distribución natural no comparte hábitat con otras especies de su misma familia. De esta especie, se desconoce su potencial competitivo (Contreras-MacBeath et al., 2014). Se han realizado diversos estudios con la mojarra criolla, por ejemplo, en aspectos genéticos Uribe-Alcocer et al. (1999), estudió los cromosomas de esta especie nativa, el análisis se basó en diez cariotipos de Morelos y ocho de Michoacán donde el patrón de bandas G fue similar en ambas poblaciones y la comparación de las longitudes medias de los pares de cromosomas no reveló diferencias estadísticas entre ambas poblaciones.

En cuanto a su alimentación, la mojarra criolla presenta hábitos alimentarios omnívoros. La dieta de este cíclido nativo está compuesta por 13 categorías de presas y este pez se especializa en ser entomófago carnívoro (Trujillo-Jiménez, 1998). En términos de parásitos, la mojarra criolla se ha encontrado parasitada en la base de las aletas pectorales por el parásito *Philometra poblana* (Caspeta-Mandujano et al., 2009). El mantenimiento de esta especie nativa se ha medido en cautiverio con buenos resultados, la reproducción y crecimiento en cautiverio de este cíclido ha señalado que la frecuencia de desove presenta un intervalo de 25 días, una producción de huevos de 1260 y 986 crías en promedio, lo que significa 78.25% de sobrevivencia durante un período experimental de 60 días (Luna-Figueroa y Figueroa, 1999; Luna-Figueroa y Figueroa, 2000). En otro estudio sobre nutrición, el efecto de larvas de mosquito (*Culex stigmatosoma*) fue evaluado. Los resultados en el incremento diario y absoluto de peso, en la tasa de crecimiento específico y en la sobrevivencia de juveniles de la mojarra criolla, fue mayor en los peces nutridos con *Cx. stigmatosoma* que los alimentados con alimento

comercial (Luna-Figueroa, 2007). En cuanto a preferencia térmica, la mojarra criolla en su estado juvenil prefiere 2.1 °C más que los adultos, quienes prefieren una temperatura de 30.5°C. (Luna-Figueroa et al., 2003).

En términos de conducta, la mojarra criolla en presencia del pez cíclido convicto, disminuye su actividad de nado, consume menos alimento y usa por periodos más prolongados el refugio que cuando se encuentra sola o con individuos de su misma especie (De la Torre et al., 2018).

5. JUSTIFICACIÓN

Investigaciones ecológicas han mostrado que los competidores que ganan los recursos tienden a desplazar geográficamente a competidores que los pierden (Heller, 1971; Kiesecker et al., 2001; Seabloom et al., 2003; Castro-Díez et al., 2004; Vilà et al., 2006). Un animal ganador es definido como aquel que en un combate obtiene el recurso en disputa y generalmente presenta mayor número de conductas agresivas que los subordinados o perdedores (Enquist et al., 1990; Dugatkin, 1997, Taborsky y Oliveira, 2012). Las especies acuáticas introducidas se han manifestado como mejores competidoras que las especies nativas demostrando diversas habilidades competitivas que les permiten ganar los recursos disponibles y en consecuencia modificar las posibilidades de acceso a estos recursos de las especies nativas (Vorburger y Ribi, 1999; Simon y Townsend, 2003; Gherardi y Daniels, 2004; Blanchet et al., 2007). Ante este panorama y la posible problemática de desplazamiento geográfico por interferencia o explotación del hábitat, en el presente estudio se evaluó la interacción competitiva entre un organismo nativo -la mojarra criolla- y un organismo no nativo -el pez cíclido convicto-.

6. OBJETIVOS

6.1 Objetivo general:

- 1) Evaluar la interacción competitiva directa entre la mojarra criolla y el pez cíclido convicto.

6.2 Objetivos particulares:

A) Reconocer en la especie nativa y la no nativa las conductas de despliegues, golpes, ataques por la boca, embestidas, uso de refugio, defensa de refugio y consumo de alimento.

B) Identificar entre la especie nativa y la no nativa cuál presenta mayor habilidad en el combate.

7. MATERIAL Y MÉTODOS

7.1 Recolecta y mantenimiento de organismos

Los peces que se utilizaron en el experimento, tanto la mojarra criolla como el pez cíclido convicto, fueron recolectados de diversas localidades de la cuenca del Balsas con la finalidad de evitar que los peces tuvieran encuentros agonísticos previos al experimento (Grabowska et al., 2015). Los organismos fueron trasladados al Laboratorio de Acuicultura del CIB-UAEM en contenedores independientes de plástico (5 L). Todos los peces fueron mantenidos en tanques individuales de 20 L (Raymond et al., 2015; Savvides et al., 2015) a una temperatura de $27\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1.0\text{ }^{\circ}\text{C}$, con oxigenación constante y un pH de 7 en donde permanecieron en aclimatación por 15 días previo al periodo experimental (Savvides et al., 2015). Cada tanque estuvo provisto de un refugio, tubo de PVC de 15 cm de longitud por 4.5 cm de diámetro (Figler et al., 1999). Los peces fueron alimentados diariamente a saciedad con pre-adultos de mosco, *Culex quinquefasciatus* (Say, 1826) colectados de cultivos de alimento vivo de pulga de agua (Luna-Figueroa, 2007).

7.2 Periodo experimental

Los individuos utilizados en los experimentos de ambas especies fueron machos con la finalidad de excluir los efectos asociados a las diferencias en la habilidad competitiva entre machos y hembras (Bertness, 1981; Arnott y Elwood, 2009; Tran et al., 2014). Los peces utilizados en los experimentos fueron organismos con una longitud total promedio de 9.57 ± 1.72 cm y fueron pareados por tallas siguiendo el método propuesto por Raymond et al. (2015). Los experimentos agonísticos se realizaron en un tanque (100 cm de largo por 45 cm de alto por 30 cm de ancho) con una capacidad de 135 L dividido en tres secciones de igual dimensión (33 cm de largo por 45 cm de alto por 30 cm de ancho). Las dos secciones del extremo del tanque fueron destinadas para colocar al pez cíclido convicto y a la mojarra criolla por separado, divididos por una malla transparente de un cm de apertura que permitió el intercambio químico y visual entre los organismos (Raymond et al., 2015). Los peces permanecieron en estas

secciones del tanque por 48 horas previo a los registros de conducta agonística y se mantuvieron por este lapso sin suministrar alimento con la finalidad de estandarizar los niveles de hambre y de inducir la alimentación al inicio del experimento (Fig. 1-1).

En el tanque experimental, todas las secciones estuvieron provistas de un refugio con las mismas características que los empleados en el periodo de aclimatación. Al inicio del experimento, ambas barreras de malla fueron retiradas así como los refugios de las zonas en donde se encontraban los organismos, de tal forma que únicamente un refugio permaneció en el centro del tanque (Fig. 1-2).

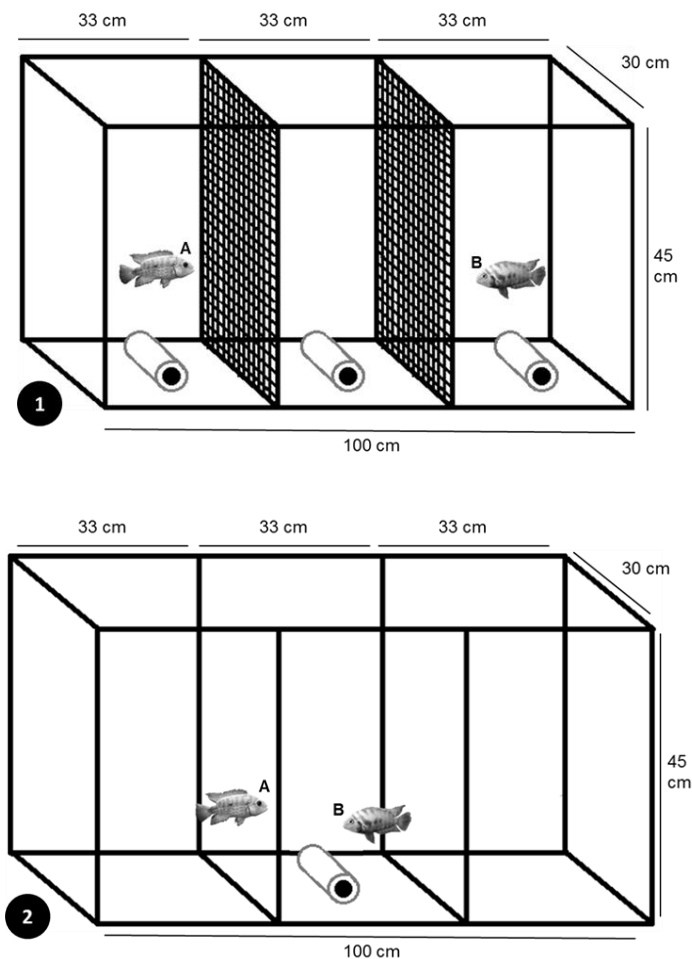


Figura 1. Tanque utilizado en los experimentos. 1) Periodo de aclimatación. 2) Periodo experimental. A) Mojarra criolla, B) Cíclido convicto.

Los registros y análisis conductuales de ambas especies fueron realizados por separado (Capelle et al., 2015). El inicio de los experimentos fue a las 10:30 am y pre-adultos de mosco fueron suministrados como alimento. Los registros conductuales tuvieron una duración de 30 minutos. Cada experimento fue filmado utilizando una cámara de video (Panasonic DMC-GH4) con la finalidad de registrar y analizar posteriormente las siguientes conductas: 1) Despliegue: considerado cuando uno o ambos peces se acerca al oponente mostrándose lateralmente y en algunos casos friccionando su cuerpo (Chou et al., 2016). 2) Golpe: un golpe fue considerado cuando uno de los peces hizo contacto con la boca en el pez oponente (Chou et al., 2016; Fulmer et al., 2017). 3) Ataque por la boca: fue considerado cuando los peces se confrontaron frontalmente sujetándose con la boca (Beaugrand y Zayan, 1985; Butler y Maruska, 2016), una retirada fue contabilizada cuando alguno de los dos peces se alejó de la zona en donde se encontraba este ataque. 4) Embestida: una embestida fue considerada como el acortamiento de distancia que hizo un pez de forma repentina y acelerada hacia el oponente (Gregory y Griffith, 1996; Heuts y Nijman, 1998; Fulmer et al., 2017). 5) Uso de refugio: el uso de refugio fue contabilizado como el tiempo en que cada organismo permaneció dentro del refugio (McLaughlin y Kunc, 2015). 6) Defensa de refugio: número de veces en que el pez que ocupa el refugio aleja al oponente (González-Zuarth, 2015). 7) Consumo de alimento: contabilizado como el número de pre-adultos de mosco (presas) consumidos durante el periodo experimental (Persson, 1983; Tran et al., 2014).

La especie ganadora fue establecida como aquella que al término de los experimentos presentó el mayor número de conductas agresivas y obtuvo mayor número de veces los recursos en disputa (refugio y alimento). Por otro lado, la especie perdedora fue determinada como aquella que fue agredida en más ocasiones y obtuvo menor número de veces los recursos en disputa (Chifamba y Mauru, 2017). Se realizaron 20 repeticiones de interacciones interespecíficas (mojarra criolla- cíclido convicto) y todos los organismos fueron utilizados una única vez con la finalidad de evitar respuestas conductuales asociadas al aprendizaje (Vannini y Gherardi, 1981). Las

características físicas y químicas del agua se mantuvieron constantes y similares a las descritas en el periodo de aclimatación. Al término de cada experimento, el tanque fue lavado y se reemplazó el agua en su totalidad para la siguiente prueba. Con la finalidad de comparar el efecto de la especie no nativa sobre la nativa, se realizó un análisis de las conductas con pruebas no paramétricas dado que no se obtuvo normalidad y homogeneidad en la varianza de los resultados (Siegel y Castellan, 1988; Gherardi, 2006).

8. RESULTADOS

Los peces utilizados en los experimentos fueron similares en el área lateral ($t_{(2,40)} = 0.21$, $P > 0.05$), en la longitud total ($t_{(2,40)} = 1.66$, $P > 0.05$) y en el peso ($t_{(2,40)} = 0.22$, $P > 0.05$). Todos los organismos mostraron despliegues (20 mojarra criollas y 20 cíclidos convictos).

La mojarra criolla realizó un mayor número de golpes (14.40 ± 2.53) que el pez cíclido convicto (0.80 ± 0.27) en cada uno de los experimentos ($Z = 3.82$, $N = 20$, $P < 0.0001$, Fig. 2). La mojarra criolla realizó mayor número de embestidas (157.10 ± 18.62) y el pez cíclido convicto solamente presentó esta conducta en 1.05 ± 0.71 ocasiones ($Z = 3.92$, $N = 20$, $P < 0.0001$, Fig. 2).

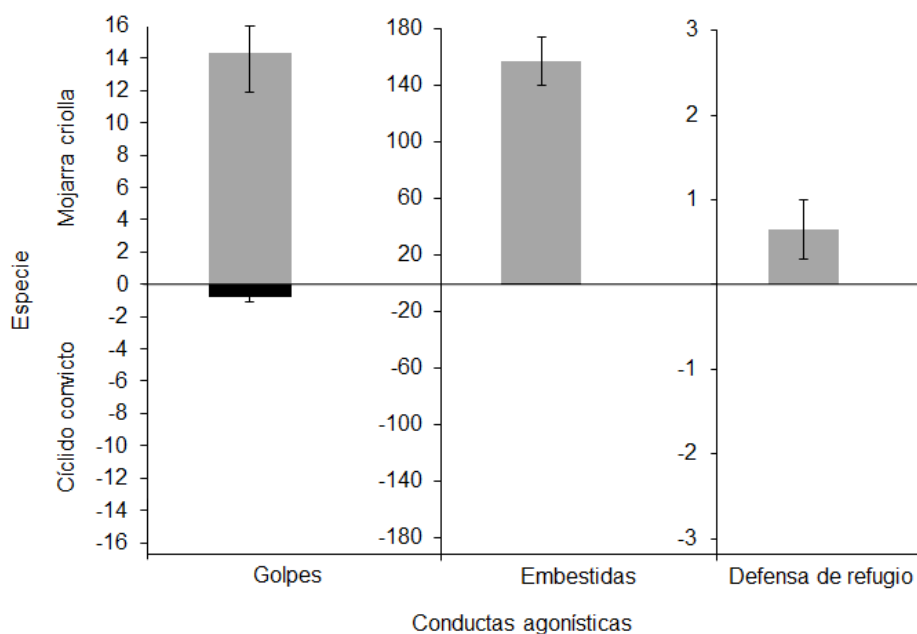


Figura 2. Conductas agonísticas (golpes, embestidas y defensa de refugio) observadas en la mojarra criolla y el pez cíclido convicto. Se muestra el valor promedio y el error estándar ($P < 0.0001$).

Se observaron 83 ataques o confrontaciones por la boca en los experimentos. Del total de estos ataques, en el 14.45% de los casos la mojarra criolla se retiró y en 85.55% de los eventos fue el pez cíclido convicto quien se retiró (Fig. 3).

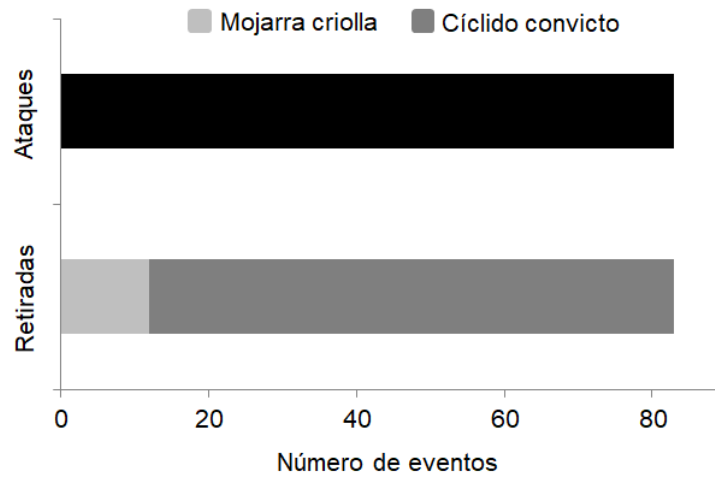


Figura 3. Ataques por la boca y retiradas en las confrontaciones de la mojarra criolla y el pez cíclido convicto.

El tiempo de uso de refugio fue mayor en la mojarra criolla (218.15 ± 98.43 s) que en el pez cíclido convicto (1.70 ± 0.74 s, $Z= 2.67$, $N= 20$, $P< 0.01$, Fig. 4). La mojarra criolla defendió el refugio con éxito en 0.65 ± 0.35 ocasiones mientras que el pez cíclido convicto no presentó esta conducta agonística (Fig. 2).

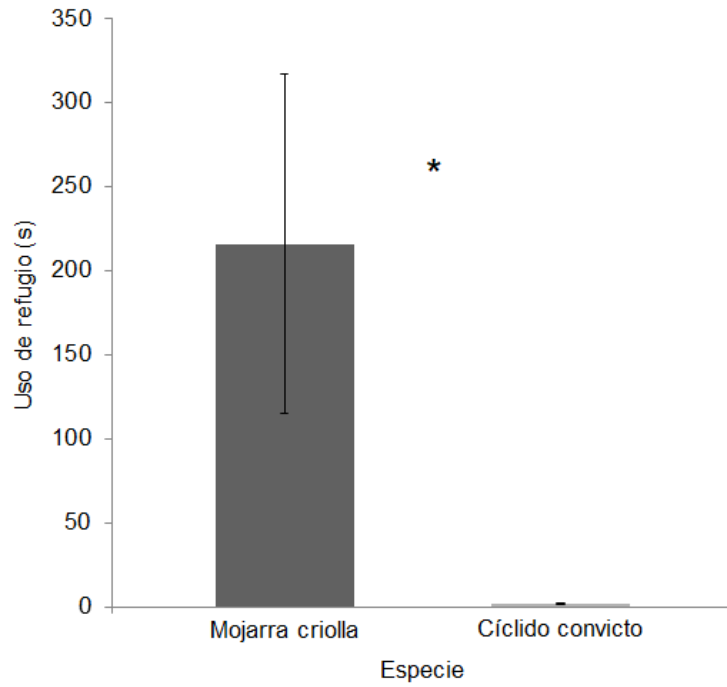


Figura 4. Tiempo de uso de refugio por la mojarra criolla y el pez cíclido convicto. Se muestra el valor promedio y el error estándar. El asterisco denota diferencias ($P < 0.01$).

La mojarra criolla consumió mayor número de presas (pre-adultos de mosco; 74.20 ± 10.62) que el pez cíclido convicto (20.50 ± 5.14 ; $Z= 3.58$, $N= 20$, $P< 0.001$, Fig. 5).

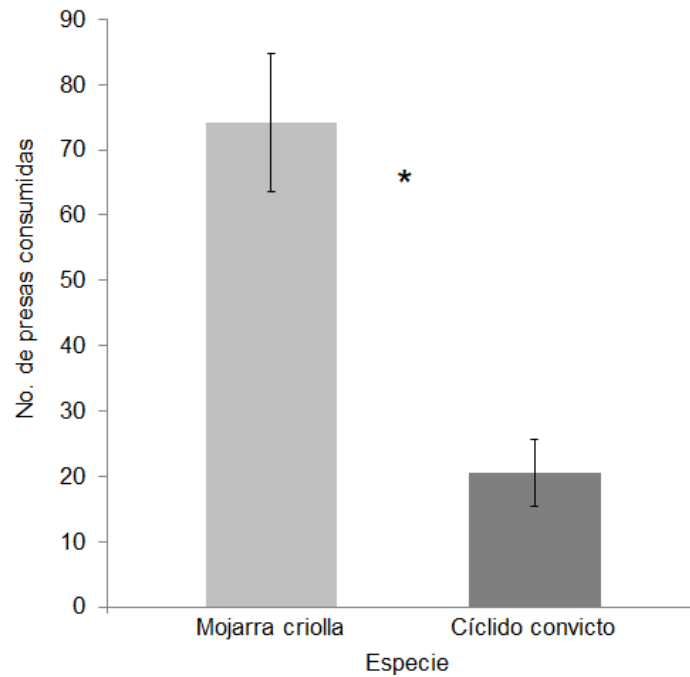


Figura 5. Número de presas consumidas por la mojarra criolla y el pez cíclido convicto. Se muestra el valor promedio y el error estándar. El asterisco denota diferencias ($P < 0.001$).

9. DISCUSIÓN

En este trabajo se evaluó la interacción competitiva entre la mojarra criolla, nativa de la cuenca del Balsas y el pez cíclido convicto, organismo introducido a dicha cuenca. En su medio natural, estos peces se encuentran en constante interacción (Contreras-MacBeath et al., 2014). Contrario a lo comúnmente reportado en la literatura en donde se señala que los organismos no nativos son peces con mayores niveles de agresión que los nativos (Fausch, 1988; Blanchet et al., 2007; Bergstrom y Mensinger, 2009, Martin et al., 2010), los resultados de este trabajo indican que la mojarra criolla presenta mayor número de conductas agresivas frente al pez cíclido convicto.

Los peces utilizados en los experimentos fueron similares en el área lateral, en la longitud total y en el peso. La talla y peso de los organismos es determinante para definir al animal ganador, por ejemplo, peces de mayor talla o mayor masa corporal tienden a ser los que ganan un recurso en disputa (Buchheim y Hixon, 1992; Nelissen, 1992; Cutts et al., 1999; Chifamba y Mauru, 2017). En este trabajo los competidores no presentaron diferencias en tamaño y masa corporal con la finalidad de evitar conceder ventajas a los participantes en términos de dimensiones (Turner y Huntingford, 1986; Sloman et al., 2001; Raymond et al., 2015).

Todos los organismos utilizados en las pruebas de combate presentaron despliegues. Un despliegue es una conducta frecuentemente mostrada en los encuentros agonísticos en peces (Enquist y Jakobsson, 1986; Enquist et al., 1990; Evans y Norris, 1996; Hurd, 1997; Earley et al., 2006; Fulmer et al., 2017). Cuando estos organismos reconocen el aspecto lateral del cuerpo del oponente obtienen información sobre su tamaño y por lo tanto, su posible oportunidad de éxito en un combate (Reddon y Hurd, 2008; Arnott et al., 2011). En cíclidos, los despliegues son utilizados como una forma de comunicación y están asociados a organismos territoriales (Fernald y Hirata, 1979; Arnott et al., 2011; Dijkstra et al., 2012). En esta conducta los peces se acercan, nadan de forma paralela al cuerpo del oponente y en algunos casos friccionan entre sí sus cuerpos.

En un combate entre peces, una embestida es un comportamiento realizado por los participantes para controlar o modificar la conducta del oponente (Arnold y Taborsky, 2010; Chifamba y Mauru, 2017; Fulmer et al., 2017). La conducta de embestida representa un gasto energético alto (Earley et al., 2006; Kochhann et al., 2015). En este contexto, se ha reportado que el comportamiento agresivo de las especies ícticas puede no ser una ventaja a lo largo del tiempo, es decir, los costos podrían ser más altos que los beneficios (Chifamba y Mauru, 2017). Los peces que son embestidos presentan conductas de huida y tienden a alejarse cuando se acerca el oponente. En este trabajo la mojarra criolla realizó un mayor número de embestidas que el pez cíclido convicto.

Al igual que otros animales como cangrejos (Alcaraz y Jofre, 2017), langostas (Martin y Moore, 2007), pulpos (Huffard et al., 2010), y libélulas (Junior y Peixoto, 2013), los peces primero evalúan la posibilidad de ganar en un combate (Beeching, 1992; Moretz, 2003; O'Connor et al., 2015). El potencial de retención de recursos (RHP; Parker, 1974) es la estimación que hacen los organismos antes de un combate, en esta estimación se puede conocer el tamaño, fuerza, habilidad o experiencia previa del oponente (Price et al., 1994). Los participantes utilizan su RHP y el de su oponente para tomar la decisión de seguir escalando en una pelea (Ashton, 2013), por lo que un ganador se puede definir desde antes que ocurra el combate y el perdedor permanece sin daño físico (Price et al., 1994). Si esto no ocurre los peces escalan en el combate, es decir, presentan conductas de amenaza o ataque hacia el oponente realizando conductas agresivas como embestidas, golpes o ataques (Wazlavek y Figler, 1989; Lorenz et al., 2011). En términos de gasto energético, los golpes podrían ser considerados como una de las conductas agonísticas más costosas para los participantes (Castro et al., 2006; Moretz et al., 2007; Kochhann et al., 2015). Cuando un organismo es golpeado por su oponente, podría sufrir daño físico que limite sus posibilidades adaptativas en un futuro (Bell y Stamps, 2004; Oldfield y Hofmann; 2011). Los golpes se presentan cuando un pez tiende a controlar al oponente (Hurd, 1997; Earley et al., 2006; Arnold y Taborsky, 2010; Kochhann et al., 2015; Chifamba y Mauru, 2017) y se ha observado que los peces que presentan mayor número de golpes son aquellos que ganan los combates y como

consecuencia obtienen el recurso en disputa (Dugatkin, 1997; Taborsky y Oliveira, 2012). En la presente investigación la mojarra criolla realizó un mayor número de golpes que el pez cíclido convicto.

Por otro lado, en todas las pruebas de este trabajo se observaron ataques por la boca. En la mayoría de los eventos fue el pez cíclido convicto el que se retiró de este ataque. En los encuentros agonísticos los ataques por la boca permiten reconocer al organismo ganador y al perdedor (Enquist et al., 1990; Evans y Norris, 1996; Chifamba y Mauru, 2017). En peces, estas conductas proporcionan información sobre la fuerza del oponente y por lo tanto, su posible oportunidad de tener éxito en ese combate. En este trabajo, el pez que se retiró de este ataque tuvo menores posibilidades de ganar el combate y los recursos en disputa. En cuanto al tiempo de uso de refugio, éste fue mayor en la mojarra criolla que en el pez cíclido convicto. En la naturaleza el acceso a refugios es limitado (Arnold y Taborsky, 2010). Dado que es un recurso vital y que no se encuentra de forma ilimitada los peces tienden a competir por un refugio (Ridley, 1995). Los peces utilizan los refugios como sitio de desove o para el cuidado parental de sus crías (Berman y Quinn, 1991; Everett y Ruiz, 1993; Ruiz et al., 1993; Krause et al., 1998; Engström-Öst et al., 2006). La mojarra criolla y el pez cíclido convicto presentan cuidado parental (Luna-Figueroa y Figueroa, 2000; Lehtonen, 2008) y al igual que otros cíclidos un refugio es indispensable para la supervivencia de sus crías (Ferrari et al., 2010; Holmes y McCormick, 2010; McLaughlin y Kunc, 2015). La mojarra criolla utilizó más tiempo el refugio que el pez cíclido convicto y lo defendió con éxito mientras que el pez cíclido convicto no presentó esta conducta agonística. La mojarra criolla se mostró como un organismo ganador en la competencia por refugio ante el pez cíclido convicto.

En cuanto al consumo de alimento, la mojarra criolla consumió mayor número de pre-adultos de mosco que el pez cíclido convicto. El alimento es el recurso principal para la obtención de energía y los animales obtienen su energía de los nutrientes contenidos en el alimento (Robertson, 1982; Pauly, 1989; Fjøsne y Gjørseter, 1996). Una especie introducida podría desplazar a una especie nativa a través de una

competencia interespecífica por alimento (Martin et al., 2010; Kakareko et al., 2013). En este trabajo la especie nativa fue la especie ganadora y obtuvo mayor número de veces este recurso. Los altos niveles de agresión de la mojarra criolla significaron un mayor acceso al alimento.

A pesar que en diversos estudios se ha reportado a las especies nativas como perdedoras en combates frente a las especies no nativas, al igual que en nuestro trabajo, existen reportes que peces nativos son especies ganadoras sobre peces introducidos (Chifamba y Mauru, 2017). En estos estudios se señala que los altos niveles de agresión entre las especies como factor determinante en un combate directo puede no ser la causa principal de la disminución de las poblaciones de los organismos de su ambiente natural y se asume que este descenso en especies nativas podría ser por otras causas como la tasa reproductiva (Tarkan et al., 2012), la resistencia a patógenos (Roche et al., 2010) o los contaminantes ambientales (Wells y McLain, 1973; Lacerda et al., 2014).

El pez cíclido convicto se ha señalado como uno de los peces con mayores niveles de agresión en Centro y Sudamérica (Conkel, 1993). Estos organismos son utilizados como modelo biológico para estudios de comportamiento agresivo (McKaye, 1977; Gagliardi-Seeley et al., 2009; Chee et al., 2013). En este trabajo el pez cíclido convicto perdió los combates frente a la mojarra criolla. Los peces perdedores se han reportado con mayores niveles de estrés después de un combate ya que presentan mayores concentraciones de cortisol (Earley et al., 2006) y mayores concentraciones de ácido láctico en los músculos (Neat et al., 1998).

10. CONCLUSIONES

La mojarra criolla, especie nativa, fue la especie ganadora y la que tuvo mayores número de conductas agresivas ante el pez cíclido convicto, especie no nativa. Contrario a lo esperado, la mojarra criolla presentó mayor habilidad competitiva en nuestros experimentos que el pez cíclido convicto y ante un recurso limitado como alimento o refugio, la mojarra criolla ganó los combates frente a este pez no nativo.

11. LITERATURA CITADA

- Aguirre, M. C. B. 2004. Comportamiento de los peces en la búsqueda y la captura del alimento. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias* 17(1): 63-75.
- Alcaraz, G. y Jofre, G. I. 2017. Aggressiveness compensates for low muscle strength and metabolic disadvantages in shell fighting: an outcome of the individual's past. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71(6): 71-87.
- Álvarez del Villar, J. 1970. Peces Mexicanos (Claves). Dirección General de Pesca. Instituto Nacional de Investigación Biológica Pesquera. Serie de Investigaciones Pesqueras, 166 pp.
- Arnold, C. y Taborsky, B. 2010. Social experience in early ontogeny has lasting effects on social skills in cooperatively breeding cichlids. *Animal Behaviour* 79(3): 621-630.
- Arnott, G. y Elwood, R. W. 2009. Gender differences in aggressive behaviour in convict cichlids. *Animal Behaviour* 78: 1221-1227.
- Arnott, G., Ashton, C. y Elwood, R. W. 2011. Lateralization of lateral displays in convict cichlids. *Biology letters* 7(5): 683-685.
- Ashton A. Q. 2013. Issues in animal Science and research, Scholarly Editions, 56 pp.
- Beaugrand, J. P. y Zayan, R. 1985. An experimental model of aggressive dominance in *Xiphophorus Helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behavioural Processes* 10(1-2): 1-52.
- Beeching, S. C. 1992. Visual assessment of relative body size in a cichlid fish, the oscar, *Astronotus ocellatus*. *Ethology* 90(3): 177-186.
- Bell, A. M. y Stamps, J. A. 2004. Development of behavioural differences between individuals and populations of sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 68(6): 1339-1348.
- Bergstrom, M. A. y Mensinger, A. F. 2009. Interspecific resource competition between the invasive round goby and three native species: logperch, slimy sculpin, and

- spoonhead sculpin. Transactions of the American Fisheries Society 138(5): 1009-1017.
- Berman, C. H. y Quinn, T. P. 1991. Behavioural thermoregulation and homing by spring chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum), in the Yakima River. Journal of Fish Biology 39(3): 301-312.
- Bertness M. D. 1981. Interference, exploitation, and sexual components of competition in a tropical hermit crab assemblage. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 49: 189-202.
- Blanchet, S., Loot, G., Grenouillet, G. y Brosse, S. 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration. Ecology of Freshwater Fish 16(2): 133-143.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J. y Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology and Evolution 18(3): 119-125.
- Buchheim, J. R. y Hixon, M. A. 1992. Competition for shelter holes in the coral-reef fish *Acanthemblemaria spinosa* Metzelaar. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 164(1): 45-54.
- Bussing, W. A. 1987. Peces de las Aguas Continentales de Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica, San Jose, 10 pp.
- Butler, J. M. y Maruska, K. P. 2016. Mechanosensory signaling as a potential mode of communication during social interactions in fishes. Journal of Experimental Biology 219(18): 2781-2789.
- Capelle, P. M., McCallum, E. S. y Balshine, S. 2015. Aggression and sociality: conflicting or complementary traits of a successful invader? Behaviour 152(2): 127-146.

- Caspeta-Mandujano, J. M., Ramírez, J. G. y Peralta-Rodríguez, J. L. 2009. A new philometrid species (Nematoda) from the freshwater fish *Cichlasoma istlanum* (Jordan and Snyder, 1899) (Cichlidae) in Mexico. *Journal of Parasitology* 95(2): 403-406.
- Castro-Díez, P., Valladares, F. y Alonso, A. 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Revista Ecosistemas* 13(3): 61-68.
- Castro, N., Ros, A. F., Becker, K. y Oliveira, R. F. 2006. Metabolic costs of aggressive behaviour in the Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Aggressive Behavior* 32(5): 474-480.
- Chee, S. S. A., Espinoza, W. A., Iwaniuk, A. N., Pakan, J. M., Gutiérrez-Ibáñez, C., Wylie, D. R. y Hurd, P. L. 2013. Social status, breeding state, and GnRH soma size in convict cichlids (*Cryptoheros nigrofasciatus*). *Behavioural brain research* 237: 318-324.
- Chibucos, K., Wofford, S. J. y Moore, P. A. 2015. Hierarchical decision making: resource distribution exhibits stronger effect on crayfish dominance relationships and shelter occupation than prior social experience and resource ownership. *Behaviour* 152(7-8): 1063-1082.
- Chifamba, P. C. y Mauru, T. 2017. Comparative aggression and dominance of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) and *Oreochromis mortimeri* (Trewavas, 1966) from paired contest in aquaria. *Hydrobiologia* 788(1): 193-203.
- Chou, M. Y., Amo, R., Kinoshita, M., Cherng, B. W., Shimazaki, H., Agetsuma, M. y Higashijima, S. I. 2016. Social conflict resolution regulated by two dorsal habenular subregions in zebrafish. *Science* 352(6281): 87-90.
- Conkel, D. 1993. *Cichlids of North & Central America*. T.F.H. Publications, Neptune City, 191 pp.
- Contreras-MacBeath, T. 1991. Zebras in Mexico. *DATZ* 44: 305-307.

- Contreras-MacBeath, T. 1996. Peces Nativos Versus Peces Introducidos. R. Monroy, S. Santillán. y H. Colín. Antología 1 Tópicos Selectos de Biología. Centro de Investigaciones Biológicas, UAEM. SEP-FOMES. pp. 134- 145.
- Contreras-MacBeath, T., Mojica, H. M. y Wilson, R. C. 1998. Negative impact on the aquatic ecosystems of the state of Morelos, Mexico from introduced aquarium and other commercial fish. *Aquarium Sciences and Conservation* 2(2): 67-78.
- Contreras-MacBeath, T., Gaspar-Dillanes, M. T., Huidobro-Campos, L. y Mejía-Mojica, H. (2014). Peces invasores en el centro de México. Especies acuáticas invasoras en México, R. Mendoza y P. Koleff (coords.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 413-424.
- Copeland, D. L., Levay, B., Sivaraman, B., Beebe-Fugloni, C. y Earley, R. L. 2011. Metabolic costs of fighting are driven by contest performance in male convict cichlid fish. *Animal behaviour* 82(2): 271-280.
- Cutts, C. J., Metcalfe, N. B. y Taylor, A. C. 1999. Competitive asymmetries in territorial juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Oikos* 479-486.
- Danko, D., 1991. *Cichlasoma* (Parapetenia) *istlanum* (Jordan y Snyder 1899). *The Journal of the American Cichlid Association* 10(7): 10-12.
- De la Torre, Z. A. M., Arce, E., Luna-Figueroa, J. y Córdoba-Aguilar, A. 2018. Native fish, *Cichlasoma istlanum*, hide for longer, move and eat less in the presence of a non-native fish, *Amatitlania nigrofasciata*. *Environmental Biology of Fishes* 101(6): 1077-1082.
- Dijkstra, P. D., Schaafsma, S. M., Hofmann, H. A. y Groothuis, T. G. 2012. 'Winner effect' without winning: Unresolved social conflicts increase the probability of winning a subsequent contest in a cichlid fish. *Physiology and behavior* 105(2): 489-492.

- Domínguez, E., Elvebakk, A., Marticorena, C. y Pauchard, A. 2006. Plantas introducidas en el Parque Nacional Torres del Paine, Chile. *Gayana. Botánica* 63(2): 131-141.
- Dugatkin, L. A. 1997. Winner and loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology* 8(6): 583-587.
- Earley, R. L., Edwards, J. T., Aseem, O., Felton, K., Blumer, L. S., Karom, M. y Grober, M. S. 2006. Social interactions tune aggression and stress responsiveness in a territorial cichlid fish (*Archocentrus nigrofasciatus*). *Physiology and Behavior* 88(4): 353-363.
- Engström-Öst, J., Karjalainen, M. y Viitasalo, M. 2006. Feeding and refuge use by small fish in the presence of cyanobacteria blooms. *Environmental Biology of Fishes* 76(1): 109-117.
- Enquist, M. y Jakobsson, S. 1986. Decision making and assessment in the fighting behaviour of *Nannacara anomala* (Cichlidae, Pisces). *Ethology* 72(2): 143-153.
- Enquist, M., Leimar, O., Ljungberg, T., Mallner, Y. y Segerdahl, N. 1990. A test of the sequential assessment game: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* 40(1): 1-14.
- Evans, M. R. y Norris, K. 1996. The importance of carotenoids in signaling during aggressive interactions between male firemouth cichlids (*Cichlasoma meeki*). *Behavioral Ecology* 7(1): 1-6.
- Everett, R. A. y Ruiz, G. M. 1993. Coarse woody debris as a refuge from predation in aquatic communities. *Oecologia* 93(4): 475-486.
- Fausch, K. D. 1988. Tests of competition between native and introduced salmonids in streams: what have we learned? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45(12): 2238-2246.

- Fernald, R. D. y Hirata, N. R. 1979. The ontogeny of social behavior and body coloration in the African cichlid fish *Haplochromis burtoni*. *Ethology* 50(2): 180-187.
- Ferrari, M. C., Elvidge, C. K., Jackson, C. D., Chivers, D. P. y Brown, G. E. 2010. The responses of prey fish to temporal variation in predation risk: sensory habituation or risk assessment? *Behavioral Ecology* 21(3): 532-536.
- Figler, M. H., Cheverton, H. M. y Blank, G. S. 1999. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the influences of sex differences, relative size, and prior residence. *Aquaculture* 178(1): 63-75.
- Fjøsne, K. y Gjørseter, J. 1996. Dietary composition and the potential of food competition between 0-group cod (*Gadus morhua* L.) and some other fish species in the littoral zone. *ICES Journal of Marine Science* 53(5): 757-770.
- Forrester, G. E. y Steele, M. A. 2004. Predator, prey refuges and the spatial scaling of density-dependent prey mortality. *Ecology* 85: 1332-1342.
- Fragoso, C. y Rojas, P. 2009. Invasiones en el suelo: la lombriz de tierra *Pontoscolex corethrurus* y la hormiga *Solenopsis geminata* en los ecosistemas tropicales de México. *Manejo agroecológico de sistemas* 1: 81-107.
- Fulmer, A. G., Neumeister, H. y Preuss, T. 2017. Social plasticity in non-territorial male African cichlid fish *Astatotilapia burtoni*. *Journal of Ethology* 35(1): 109-119.
- Gagliardi-Seeley, J., Leese, J., Santangelo, N. y Itzkowitz, M. 2009. Mate choice in female convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) and the relationship between male size and dominance. *Journal of Ethology* 27(2): 249-254.
- Gherardi, F. y Daniels, W. H. 2004. Agonism and shelter competition between invasive and indigenous crayfish species. *Canadian Journal of Zoology* 82(12): 1923-1932.
- Gherardi, F. y Cioni, A. 2004. Agonism and interference competition in freshwater decapods. *Behaviour* 141:1297-13324.

- Gherardi, F. 2006. Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential and resource value in *Pagurus longicarpus*. Behavioural Ecology and Sociobiology 59: 500-510.
- González-Zuarth, C. A. 2015. El potencial de la ecología de la conducta en la conservación de la biodiversidad. Quehacer Científico en Chiapas 10(2): 67-75.
- Grabowska, J., Kakareko, T., Blonska, D., Przybylski, M., Kobak, J., Jermacz, L. y Copp G. H. 2015. Interspecific competition for a shelter between non-native racer goby and native European bullhead under experimental conditions. Effects of season, fish size and light conditions. Limnologica 56: 30-38.
- Gregory, J. S. y Griffith, J. S. 1996. Aggressive behaviour of underyearling rainbow trout in simulated winter concealment habitat. Journal of Fish Biology 49(2): 237-245.
- Guitián, J., Munilla, I. y Guitián, P. (1994). Influencia de los depredadores de aves en el consumo de frutos de *Crataegus monogyna* por zorzales y mirlos. Ardeola 41: 45-54.
- Günther, A. 1867. VIII. Additions to the knowledge of Australian reptiles and fishes. Journal of Natural History 20(115): 45-67.
- Hazlett, B. A. 1985. Chemical detection of sex and condition in the crayfish *Orconectes virilis*. Journal of Chemical Ecology 11(2): 181-189.
- Hazlett, B. A., Lawler, S. y Edney, G. (2007). Agonistic behavior of the crayfish *Euastacus armatus* and *Cherax destructor*. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 40(4): 257-266.
- Heckel, J. 1840. Johann Nauerer's neue Flussfische Brasiliens nach den Beobachtungen und Mittheilungen des Entdckers. Naturgeschichte 2: 327- 410.
- Heller, C.H. 1971. Altitudinal zonation of chipmunks (Eutamias): Interspecific aggression. Ecology 52(2): 312-319.

- Helmuth, B. S. T., Timmerman, B. E. H. y Sebens, K. P. 1997. Interplay of host morphology and symbiont microhabitat in coral aggregations. *Marine Biology* 130(1): 1-10.
- Heyman, W. D., Carr, L. M. y Lobel, P. S. 2010. Diver ecotourism and disturbance to reef fish spawning aggregations: it is better to be disturbed than to be dead. *Marine Ecology Progress Series* 419: 201-210.
- Heuts, B. A. y Nijman, V. (1998). Aggressive behaviour of two swordtail colour breeds (*Xiphophorus*, Poeciliidae) in a prior residence situation. *Behavioural processes* 43(3): 251-255.
- Holmes, T. H. y McCormick, M. I. 2010. Size-selectivity of predatory reef fish on juvenile prey. *Marine Ecology Progress Series* 399: 273-283.
- Huang, J., Zheng, X., Wu, Z., Liu, H. y Deng, F. 2016. Can increased structural complexity decrease the predation of an alien crayfish on a native fish? *Hydrobiologia* 781(1): 1-7.
- Huffard, C. L., Caldwell, R. L. y Boneka, F. 2010. Male-male and male-female aggression may influence mating associations in wild octopuses (*Abdopus aculeatus*). *Journal of Comparative Psychology* 124(1): 38-46.
- Hurd, P. L. 1997. Cooperative signalling between opponents in fish fights. *Animal Behaviour* 54(5): 1309-1315.
- Jordan, D. S. y Snyder, J. O. 1899. Notes on a collection of fishes from the rivers of Mexico, with description of twenty new species. *Bulletin of the U.S. Fish Commission* 19(1901): 115-147.
- Junior, R. S. L. y Peixoto, P. E. C. 2013. Males of the dragonfly *Diastatops obscura* fight according to predictions from game theory models. *Animal behaviour* 85(3): 663-669.

- Kakareko, T., Kobak, J., Grabowska, J., Jermacz, L., Przybylski, M., Poznańska, M., Pietraszewski D. y Copp, G. H. (2013). Competitive interactions for food resources between invasive racer goby *Babka gymnotrachelus* and native European bullhead *Cottus gobio*. *Biological Invasions* 15: 2519-2530.
- Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R. y Miller, C. L. 2001. Potential mechanisms underlying the displacement of native red-legged frogs by introduced bullfrogs. *Ecology* 82(7): 1964-1970.
- Kochhann, D., Campos, D. F. y Val, A. L. 2015. Experimentally increased temperature and hypoxia affect stability of social hierarchy and metabolism of the Amazonian cichlid *Apistogramma agassizii*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology* 190: 54-60.
- Kochhann, D. y Val, A. L. 2016. Social hierarchy and resting metabolic rate in the dwarf cichlid *Apistogramma agassizii*: the role of habitat enrichment. *Hydrobiologia* 1-9.
- Krause, J., Loader, S. P., McDermott, J. y Ruxton, G. D. 1998. Refuge use by fish as a function of body length-related metabolic expenditure and predation risks. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265(1413): 2373-2379.
- Lacerda, L. D., Costa, B. G. B. C., Lopes, D. N., Oliveira, K., Bezerra, M. F. y Bastos, W. R. (2014). Mercury in indigenous, introduced and farmed fish from the Semiarid Region of the Jaguaribe River Basin, NE Brazil. *Bulletin of environmental contamination and toxicology* 93(1): 31-35.
- Laegdsgaard, P. y Johnson, C. 2001. Why do juvenile fish utilize mangrove habitats? *Journal of experimental marine biology and ecology* 257(2): 229-253.
- Larcher, M. y Crane, A. L. 2015. Chemoreception of hunger levels alters the following behaviour of a freshwater snail. *Behavioural processes* 121: 30-32.

- Lassuy, D. 1995. Introduced species as a factor in extinction and endangerment of native fish species. American Fisheries Society Symposium Series 15: 391-396.
- Lee, G., Grant, J. W. y Comolli, P. 2011. Dominant convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) grow faster than subordinates when fed an equal ration. Behaviour 148(8): 877-887.
- Lehtonen, T. K. 2008. Convict cichlids benefit from close proximity to another species of cichlid fish. Biology letters 4(6): 610-612.
- Leprieur, F., Hickey, M. A., Arbuckle, C. J., Closs, G. P., Brosse, S. y Townsend, C. R. 2006. Hydrological disturbance benefits a native fish at the expense of an exotic fish. Journal of Applied Ecology 43(5): 930-939.
- Lorenz, O. T., O'Connell, M. T. y Schofield, P. J. 2011. Aggressive interactions between the invasive Rio Grande cichlid (*Herichthys cyanoguttatus*) and native bluegill (*Lepomis macrochirus*), with notes on redspotted sunfish (*Lepomis miniatus*). Journal of ethology 29(1): 39-46.
- Luna-Figueroa, J. y Figueroa, T. J. 1999. Producción de huevos y crecimiento en cautiverio de la mojarra criolla *Cichlasoma istlanum*. Acta Universitaria 9: 57-62.
- Luna-Figueroa, J. y Figueroa, T. J. 2000. Reproducción y crecimiento en cautiverio de la mojarra criolla *Cichlasoma istlanum* (Pisces: Cichlidae). AquaTIC 10: 1-13.
- Luna-Figueroa, J., Díaz, F. y Espina, S. 2003. Preferred temperature of the mexican native cichlid *Cichlasoma istlanum* (Jordan and Snyder, 1899). Revista Hidrobiológica 13(4): 271-275.
- Luna-Figueroa, J. 2007. Efecto de larvas de mosquito *Culex stigmatosoma* (Dyar) como alimento vivo sobre la tasa de crecimiento y la sobrevivencia de la mojarra criolla *Cichlasoma istlanum* (Jordan y Snyder). Naturaleza y Desarrollo 5(1): 11-16.

- Magellan, K. y García-Berthou, E. 2016. Experimental evidence for the use of artificial refugia to mitigate the impacts of invasive *Gambusia holbrooki* on an endangered fish. *Biological Invasions* 18(3): 873-882.
- Martin, A. L. y Moore, P. A. 2007. Field observations of agonism in the crayfish, *Orconectes rusticus*: shelter use in a natural environment. *Ethology* 113(12): 1192-1201.
- Martin, C. W., Valentine, M. M. y Valentine, J. F. 2010. Competitive interactions between invasive Nile tilapia and native fish: the potential for altered trophic exchange and modification of food webs. *PLoS One* 5(12): 14395.
- McKaye, K.R. 1977. Competition for breeding sites between the Cichlid fishes of Lake Jiloá, Nicaragua. *Ecology* 58: 291-302.
- McLaughlin, K. E. y Kunc, H. P. 2015. Changes in the acoustic environment alter the foraging and sheltering behaviour of the cichlid *Amititlania nigrofasciata*. *Behavioural processes* 116: 75-79.
- Mejía-Mojica, H., de Jesús Rodríguez-Romero, F. y Díaz-Pardo, E. 2012. Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. *Revista de Biología Tropical* 60(2): 669-681.
- Mendoza-Alfaro, R. E., Koleff-Osorio, P., Ramírez-Martínez, C. y Orbe-Mendoza, A. 2011. La evaluación de riesgos por especies acuáticas exóticas invasoras: una visión compartida para Norteamérica. *Ciencia Pesquera* 19(2): 65-75.
- Mendoza, R. y Koleff, P. 2014. Introducción de especies exóticas acuáticas en México y en el mundo. R. Mendoza y P. Koleff (coords.). *Especies acuáticas invasoras en México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad 17-41.
- Miller, R. R., Minckley W. L. y Norris S. M. 2009. Peces dulceacuícolas de México. *Conabio-simac-Ecosur-dfc* 467-518.

- Mills, M. D., Rader, R. B. y Belk, M. C. 2004. Complex interactions between native and invasive fish: the simultaneous effects of multiple negative interactions. *Oecologia* 141(4): 713-721.
- Mooney H. A. y Cleland E. E. M. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5446-5451.
- Moretz, J. A. 2003. Aggression and RHP in the northern swordtail fish, *Xiphophorus cortezi*: the relationship between size and contest dynamics in male–male competition. *Ethology* 109(12): 995-1008.
- Moretz, J. A., Martins, E. P. y Robison, B. D. 2007. Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. *Behavioral ecology* 18(3): 556-562.
- Muñoz, A., Alfaro, A. M., Gutiérrez, R. E. y Morales, M. S. 2009. Especies exóticas invasoras impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía. *Capital natural de México. Estado de conservación y tendencias de cambio/Sarukhán, J. (Coord. gen.)* 2: 277-318.
- Neat, F.C., Taylor, A. C. y Huntingford, F. A., 1998. Proximate costs of fighting in male cichlid fish: the role of injuries and energy metabolism. *Animal Behaviour* 55: 875–882.
- Nelissen, M. H. 1992. Does body size affect the ranking of a cichlid fish in a dominance hierarchy? *Journal of Ethology* 10(2): 153-156.
- Nemeth, R. S. 2005. Population characteristics of a recovering US Virgin Islands red hind spawning aggregation following protection. *Marine Ecology Progress Series* 286: 81-97.
- O'Connor, C. M., Reddon, A. R., Ligocki, I. Y., Hellmann, J. K., Garvy, K. A., Marsh-Rollo, S. E., Hamilton, M. y Balshine, S. 2015. Motivation but not body size influences territorial contest dynamics in a wild cichlid fish. *Animal Behaviour* 107: 19-29.

- Oldfield, R. G. y Hofmann, H. A. 2011. Neuropeptide regulation of social behavior in a monogamous cichlid fish. *Physiology and behavior* 102(3): 296-303.
- Parejo, J. C. C. N. y Escofet, M. C. S. 2015. Distribución y Diversidad de las Comunidades de Peces en el Continuo Longitudinal del Río Plátano, Honduras. *Mesoamericana* 19(2): 9-21.
- Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of theoretical Biology* 47(1): 223-243.
- Paterson, R. A., Lal, A., Dale, M., Townsend, C. R., Poulin, R. y Tompkins, D. M. (2013). Relative competence of native and exotic fish hosts for two generalist native trematodes. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2: 136-143.
- Pauly, D. 1989. Food consumption by tropical and temperate fish populations: some generalizations. *Journal of Fish Biology* 35(A): 11-20.
- Peña, E. y Pauchard, A. 2001. Coníferas introducidas en unidades del SNASPE: un riesgo para la biodiversidad. *Bosque Nativo* 30: 3-7.
- Persson, L. 1983. Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach *Rutilus rutilus* in a shallow eutrophic lake. *Oikos* 41(1): 118-125.
- Piazzini, S., Lori, E., Favilli, L., Cianfanelli, S., Vanni, S. y Manganelli, G. 2010. A tropical fish community in thermal waters of southern Tuscany. *Biological Invasions* 12(9): 2959-2965.
- Pinacho-Pinacho, C. D., Sereno-Uribe, A. N. A. L., de León, G. P. P. y Garcia-Varela, M. 2015. Checklist of the species of *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) in fishes and turtles in Middle-America, and their delimitation based on sequences of the 28S rDNA. *Zootaxa* 3985(1): 098-116.

- Pineda-López, R. y Malagamba, A. 2011. Nuevos registros de aves exóticas en la ciudad de Querétaro, México. *Huitzil* 12(2): 22-27.
- Poulos, D. E. y McCormick, M. I. 2015. Asymmetries in body condition and order of arrival influence competitive ability and survival in a coral reef fish. *Oecologia* 179(3): 719-728.
- Price, J., Sloman, L., Gardner, R., Gilbert, P. y Rohde, P. 1994. The social competition hypothesis of depression. *The British Journal of Psychiatry* 164(3): 309-315.
- Raymond, W. W., Albins, M. A. y Pusack, T. J. 2015. Competitive interactions for shelter between invasive Pacific red lionfish and native Nassau grouper. *Environmental Biology of Fishes* 98(1): 57-65.
- Reddon, A. R. y Hurd, P. L. 2008. Aggression, sex and individual differences in cerebral lateralization in a cichlid fish. *Biology Letters* 4(4): 338-340.
- Regan, C. T. 1905. VII. A Revision of the Fishes of the American Cichlid Genus *Cichlasoma* and of the Allied Genera. *Journal of Natural History* 16(91): 60-77.
- Ridley, M., 1995. *Animal Behavior: An Introduction to Behavioral Mechanisms, Development and Ecology*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Ríos, H. y Vargas, O. 2003. Ecología de las especies invasoras. Perez Arvelaezia (ed.), 14: 119-148.
- Robertson, D. R. 1982. Fish feces as fish food on a Pacific coral reef. *Marine Ecology Progress Series* 253-265.
- Roche, D. G., Leung, B., Franco, E. F. M. y Torchin, M. E. 2010. Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes. *International Journal for Parasitology* 40(13): 1525-1530.
- Romero, A. 2011. Peces cavernícolas. *Investigación y Ciencia* 420: 42-48.

- Ruiz, G. M., Hines, A. H. y Posey, M. H. 1993. Shallow water as a refuge habitat for fish and crustaceans in non-vegetated estuaries: an example from Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 1-16.
- Ruzycki, J., Beauchamp, D. y Yule D. 2003. Effects of introduced lake trout on native cutthroat trout in Yellowstone Lake. *Ecological Applications* 13(1): 23-37.
- Salgado, I. y Hernández, M. A. 2013. *Timon lepidus* usa las conejeras como refugio. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 24: 59-61.
- Sanches, F. H. C., Miyai, C. A., Costa, T. M., Christofolletti, R. A., Volpato, G. L. y Barreto, R. E. 2012. Aggressiveness overcomes body-size effects in fights staged between invasive and native fish species with overlapping niches. *PLoS One* 7(1): e29746.
- Savvides, P., Louca, V. y Sfenthourakis, S. 2015. Competition for shelter occupancy between a native freshwater crab and an invasive crayfish. *Aquatic Ecology* 49(3): 273-278.
- Seabloom, E. W., Harpole, W. S., Reichman, O. J. y Tilman, D. 2003. Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native *California grassland* species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(23): 13384-13389.
- Siegel, S. y Castellan, N. J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill. New York 6.
- Simon, K. y Townsend, C. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* 48: 982-994
- Simonetti, J. 1984. Utilización de refugio por *Liolaemus nigromaculatus*: compromiso entre riesgos de depredación y necesidades termorregulatorias. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19(1): 47-51.

- Sloman, K. A., Metcalfe, N. B., Taylor, A. C. y Gilmour, K. M. 2001. Plasma cortisol concentrations before and after social stress in rainbow trout and brown trout. *Physiological and Biochemical Zoology* 74(3): 383-389.
- Taborsky, B. y Oliveira, R. F. 2012. Social competence: an evolutionary approach. *Trends in Ecology and Evolution* 27(12): 679-688.
- Tarkan, A. S., Gaygusuz, Ö., Gürsoy Gaygusuz, Ç., Saç, G. y Copp, G. H. 2012. Circumstantial evidence of gibel carp, *Carassius gibelio*, reproductive competition exerted on native fish species in a mesotrophic reservoir. *Fisheries Management and Ecology* 19(2): 167-177.
- Tran, M. V., O'Grady, M., Colborn, J., Van Ness, K. y Hill, R. W. 2014. Aggression and Food Resource Competition between Sympatric Hermit Crab Species. *Plos One* 9(3): e91823.
- Traveset, A. N. N. A. y Santamaría, L. U. I. S. 2004. Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. *Ecología Insular* 251-276.
- Trujillo-Jiménez, P. 1998. Trophic spectrum of the cichlids *Cichlasoma* (Parapetenia) *istlanum* and *Cichlasoma* (Arconcentrus) *nigrofasciatum* in the Amacuzac River, Morelos, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology* 13(4): 465-473.
- Trujillo-Jiménez, P. y Toledo-Beto, H. 2007. Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata* y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Revista de Biología Tropical* 55: 603-615.
- Turner, G. F. y Huntingford, F. A. 1986. A problem for game theory analysis: assessment and intention in male mouthbrooder contests. *Animal Behaviour* 34(4): 961-970.

- Uribe-Alcocer, M., Téllez-Vargas, C. y Díaz-Jaimes, P. 1999. Chromosomes of *Cichlasoma istlanum* (Perciformes: Cichlidae) and karyotype comparison of two presumed subspecies. *Revista de Biología Tropical* 47(4): 1051-1059.
- Vannini, M. y Gherardi, F. 1981. Dominance and individual recognition in *Potamon fluviatile* (Decapoda, Brachyura): possible role of visual cues. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 8(1): 13-20.
- Vilà, M., Bacher, S., Hulme, P., Kenis, M., Kobelt, M., Nentwig, W. y Solarz, W. 2006. Impactos ecológicos de las invasiones de plantas y vertebrados terrestres en Europa. *Revista Ecosistemas* 15(2): 13-23.
- Villanueva, M. y Roig, V. 1995. La ictiofauna de Mendoza. Reseña histórica, introducción y efectos de especies exóticas. *Multequina* 4: 93-104.
- Vorburger, C. y Ribí, G. 1999. Aggression and competition for shelter between a native and an introduced crayfish in Europe. *Freshwater Biology* 42(1): 111-119.
- Wazlavsek, B. E. y Figler, M. H. 1989. Territorial prior residence, size asymmetry, and escalation of aggression in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günther). *Aggressive behavior* 15(3): 235-244.
- Wells, L. y McLain, A. L. 1973. Lake Michigan: man's effects on native fish stocks and other biota. *Great Lakes Fishery Commission* 20: 0-55.
- Wisenden, B. D. 1995. Reproductive behaviour of free-ranging convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Environmental Biology of Fishes* 43: 121-134.
- Wong, S. C., Dykstra, M., Campbell, J. M. y Earley, R. L. 2008. Measuring water-borne cortisol in convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*): is the procedure a stressor? *Behaviour* 145(10): 1283-1305.

CAPÍTULO II.-

La mojarra criolla: perspectivas de un manejo en cautiverio

1. RESUMEN

La introducción de especies ajenas a un ambiente genera cambios en el ecosistema y en la dinámica de los organismos que lo habitan. En el Río Amacuzac, México, actualmente se encuentran establecidas cinco especies de cíclidos, de las cuales, cuatro son introducidas: la tilapia de Mozambique *Oreochromis mossambicus*, el pez cíclido convicto *Amatitlania nigrofasciata*, el pez falso boca de fuego *Thorichthys maculipinnis* y el terror verde o vieja azul, *Andinoacara rivulatus*. La mojarra criolla *Cichlasoma istlanum* es un cíclido nativo de la cuenca del Balsas la cual pertenece la subcuenca del Río Amacuzac y es utilizada como un recurso pesquero. En este trabajo se realizó una revisión sobre el estado de conocimiento de estas cinco especies de cíclidos habitantes del Río Amacuzac. Las especies introducidas son los peces más estudiados mientras que la especie nativa ocupa el penúltimo lugar en el número de investigaciones realizadas. El mayor número de estudios de especies introducidas exige una mayor investigación de la especie nativa que permita la conservación y el manejo de este recurso.

Palabras clave: Cíclidos, revisión, peces exóticos, peces nativos, cuenca del Balsas.

2. ABSTRACT

The introductions of alien species generate changes in the ecosystem and in the dynamics of the organisms that inhabit it. The Mexican mojarra *Cichlasoma istlanum* is a native cichlid of the Balsas River basin and is used as a fishing resource. This fish currently cohabit with four species of cichlids introduced into the Amacuzac River (subbasin of the Balsas River), Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus*, Convict cichlid fish *Amatitlania nigrofasciata*, false fish mouth of fire *Thorichthys maculipinnis* and green terror, *Andinoacara rivulatus*. In this work, a review was made on the state of knowledge of these five cichlid species population in the Amacuzac River. The introduced species are the most studied fish while the native species occupies the second to last place in the number of researches carried out.

Keywords: Cichlid fish, Mexican mojarra, exotic fish, native fish, Amacuzac River.

3. INTRODUCCIÓN

La introducción de especies ajenas al ambiente genera cambios en el ecosistema y en la dinámica de los organismos que lo habitan (Villanueva y Roig, 1995; Traveset y Santamaría, 2004; Leprieur et al., 2006). La supervivencia, el comportamiento, la fisiología y la morfología de las especies nativas podrían verse alterados ante la introducción de una especie no nativa (Lassuy, 1995; Simon y Townsend, 2003; Raymond et al., 2015). Existen trabajos donde se han señalado reducciones en las poblaciones o incluso la extinción de especies nativas por la llegada de especies no nativas (Mooney y Cleland, 2001; Mendoza-Alfaro et al., 2011). Por ejemplo, en los peces las tilapias se han reportado como potencialmente invasoras en sitios en donde han sido introducidas (Canónico et al., 2005). La tilapia nilótica, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), desplazó de su hábitat al pez luna rojo, *Lepomis miniatus* (Jordan, 1877), nativo de los estuarios del Golfo de México (Martín et al., 2010). De igual forma, la tilapia de Mozambique, *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) se ha reportado como potencial invasor de cuerpos de agua dulce, marinos y estuarinos (Canónico et al., 2005).

La tilapia de Mozambique fue introducida al Río Amacuzac, Morelos, México en la década de 1970 (Mejía-Mojica et al., 2012). Este Río es una de las 12 subcuencas que conforman la región hidrológica del Río Balsas en el centro de México (Toledo y Bozada, 2002). El Río Amacuzac tiene un recorrido aproximado desde su nacimiento hasta su desembocadura de 240 km y se tiene registro que hasta el año 2016 existían siete especies nativas y 12 especies no nativas de peces (Rosales, 2016). La mayor presencia de peces no nativos exige una mayor investigación en las poblaciones y comunidades de especies nativas que permitan la conservación de los recursos nativos de la cuenca (Schofield y Loftus, 2015). En cuanto a la familia Cichlidae, la mojarra criolla, *Cichlasoma istlanum* (Jordan y Snyder, 1899), es el único cíclido nativo en el Río Amacuzac (Danko, 1991) y actualmente cohabita con cuatro miembros no nativos de su misma familia (Mejía-Mojica et al., 2012). En diversas localidades, la pesquería

artesanal de este cíclido ha disminuido de forma alarmante encontrando cada vez capturas más reducidas y con organismos de menor talla (Contreras-MacBeath, 1996). La mojarra criolla forma parte de la base alimenticia de varias comunidades aledañas a este Río (observaciones personales) que dependen de su captura del medio natural y a pesar de varios intentos, a la fecha no existe un plan de manejo y/o reintroducción al medio natural para este recurso nativo.

De los cíclidos del Río Amacuzac, el cíclido no nativo con mayor abundancia es el pez cíclido convicto, *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867) con 52.45%, seguido de la tilapia de Mozambique con 16.23%, el pez falso boca de fuego, *Thorichthys maculipinnis* (Meek, 1904) con 12.45% y el terror verde o vieja azul, *Andinoacara rivulatus* (Günther, 1860) con 9.90% mientras que la mojarra criolla muestra sólo un 8.97% de la abundancia de cíclidos (Rosales, 2016). En México, el pez cíclido convicto, el pez falso boca de fuego y el terror verde son utilizados con fines ornamentales, mientras que la tilapia de Mozambique es utilizada para la producción de carne (Mejía-Mojica et al., 2012). Por su parte, la mojarra criolla es utilizada como un recurso alimenticio y actualmente se ha investigado su mantenimiento y reproducción en cautiverio (Luna-Figueroa y Figueroa, 2000).

El objetivo de este trabajo fue hacer una revisión sobre el estado de conocimiento de las especies de cíclidos encontradas en el Río Amacuzac. La búsqueda bibliográfica se realizó en Scholar Google y se utilizaron las palabras clave de las especies y su nombre común. Los estudios se clasificaron en categorías de acuerdo a la temática aunque en su mayoría estas investigaciones han sido encaminadas al manejo de la tilapia y el comportamiento del pez cíclido convicto (Tabla 1).

Tabla 1. Investigaciones realizadas en los cíclidos del Río Amacuzac (1954-2017). A) total de estudios, B) calidad del agua, C) comportamiento y señales químicas, D) alimentación y crecimiento, E) genético y reproducción, F) descriptivo y poblacional, G) salud.

Especie	Nombre común	A	B	C	D	E	F	G
<i>A. nigrofasciata</i>	Pez cíclido convicto	90	3	61	7	6	11	2
<i>A. rivulatus</i>	Terror Verde	19	4	0	8	2	4	1
<i>C. istlanum</i>	Mojarra criolla	8	1	0	3	2	1	1
<i>O. mossambicus</i>	Tilapia de Mozambique	1018	179	67	177	101	129	365
<i>T. maculipinnis</i>	Falso boca de fuego	1	0	0	0	0	1	0

3.1 Importancia antropogénica

La tilapia de Mozambique es el cíclido más estudiado con 1,018 trabajos debido a su importancia como organismo para consumo humano. La categoría con mayor número de estudios de este pez fue la de salud con 35.85% dada la relevancia de sus posibles zoonosis (Barson et al., 2008), parásitos (Madanire-Moyo et al., 2011) y la posible presencia de metales pesados en su carne (Liao et al., 2003). Las categorías de manejo y calidad del agua (17.58%), alimentación y crecimiento (17.39%) también presentaron un alto porcentaje de estudios para este organismo de importancia comercial (Tabla 1).

El pez cíclido convicto fue el segundo cíclido con más estudios con 90 investigaciones (Tabla 1). La utilización de este pez como organismo ornamental lo ha llevado a ser introducido en varios países (Piazzini et al., 2010) y es un organismo potencialmente invasor (Ishikawa y Tachihara, 2010) que se ha utilizado para explicar los posibles procesos de invasión de peces no nativos (Chapple et al., 2012).

Los peces menos estudiados en el área de importancia antropogénica son el terror verde con 19 investigaciones y el pez falso boca de fuego con una investigación, ambos organismos son utilizados como especies ornamentales. La mojarra criolla fue el penúltimo cíclido con menos estudios con ocho investigaciones (Tabla 1), este pez es utilizado como un recurso pesquero para consumo humano (Luna-Figueroa et al., 2003) y podría ser aprovechado para su cultivo y reproducción con la misma finalidad que la tilapia de Mozambique. El manejo en cautiverio de la mojarra criolla podría ser un mecanismo que permita recuperar las poblaciones en su ambiente natural e incrementar las investigaciones en esta área de importancia comercial. Actualmente, esta especie no presenta un plan de manejo o un plan de reintroducción al medio natural y las limitantes de estos posibles planes se han considerado pero aún no se han atendido.

3.2 Comportamiento y señales químicas

Los cambios conductuales han sido identificados como un factor importante para explicar los procesos de invasión (Holway y Suarez, 1999; Chapple et al., 2012; Capelle et al., 2015). La familia Cichlidae presenta cuidado parental, territorialidad, cortejo elaborado y una marcada organización social, por lo que han sido utilizados como modelos de comportamiento e incluso para medir la señalización química entre ellos (Barlow, 1974; Pollen et al., 2007; Keller-Costa et al., 2015).

Dentro de los cíclidos establecidos en el Río Amacuzac, el pez cíclido convicto es de los que presenta mayores niveles de agresión (Ratnasabapathi et al., 1992). Este pez fue el segundo cíclido con más estudios (90 investigaciones), el 67.77% se enfoca en su comportamiento y señales químicas (Tabla 1). Es utilizado como modelo biológico para

estudiar conductas agresivas (Chee et al., 2013) y de selección sexual en especies monógamas (Noonan, 1983). La mojarra criolla cohabita con cuatro especies de cíclidos en la cuenca del río Balsas y a pesar de que se les ha observado en combates por refugios (datos no publicados), al momento se desconocen las interacciones competitivas que presentan entre ellos.

Por otra parte, se ha estudiado el comportamiento reproductivo del pez cíclido convicto (Wisenden, 1995) y se ha encontrado que su alimentación influye en la reproducción y el cuidado parental (Townshend y Wootton, 1984). Adicionalmente, se ha evaluado la selección sexual de las hembras de pez cíclido convicto hacia el tamaño y la habilidad competitiva de los machos (Gagliardi-Seeley et al., 2009). En otros estudios se ha reportado que los machos territoriales de la tilapia de Mozambique producen sonidos durante el cortejo y la reproducción (Amorim et al., 2003) y que la estructura de la mandíbula y las aletas (dorsal y anal) de estos peces son los rasgos más importantes para su éxito en la reproducción (Oliveira y Almada, 1995). En cuanto a los otros cíclidos, el terror verde y el pez falso boca de fuego no han sido estudiados en su comportamiento reproductivo. La mojarra criolla ha sido reproducida en laboratorio y se ha descrito su frecuencia de desove en cautiverio (Luna-Figueroa y Figueroa, 2000), sin embargo, actualmente se desconocen sus mecanismos conductuales asociados a la reproducción.

En cuanto a los estudios sobre jerarquía social, se ha encontrado que los peces cíclido convicto dominantes crecen más rápido que los subordinados (Lee et al., 2011) y que estos organismos presentan una reversión en la dominancia asociada a la formación de parejas reproductoras (Gagliardi-Seeley, 2012). Se ha demostrado que los cambios en la acústica del entorno alteran el forrajeo y el uso de refugio (McLaughlin y Kunc, 2015) y que la presencia de un depredador ejerce un efecto de mayor cuidado parental de este cíclido (Zworykin, 2011). Por otro lado, los compuestos químicos secretados por los machos dominantes de la tilapia de Mozambique determinan las decisiones jerárquicas de estos animales (Barata et al., 2007) y al igual que el pez cíclido convicto, estos cíclidos presentan reversión en la dominancia (Oliveira y Almada, 1996). En cuanto al

terror verde, la mojarra criolla y el pez falso boca de fuego, no han sido estudiados en su comportamiento jerárquico y los factores que influyen en el establecimiento de jerarquías.

La mojarra criolla representa un campo para la investigación referente a su comportamiento y este factor aportaría conocimiento para un manejo más eficiente en cautiverio, por ejemplo, en cuestiones de posición y mantenimiento de jerarquías, competencia intraespecífica o selección de pareja.

3.3 Crecimiento, calidad del agua y salud

El crecimiento de los peces es uno de los aspectos más intensamente estudiados por ser un buen indicador de la salud de los organismos, el cual está determinado por la cantidad y la calidad del alimento ingerido, así como por las características físicas y químicas del agua (Cerdá, 2016; Gabriel et al., 2017). La alimentación y el crecimiento en las distintas etapas de la tilapia de Mozambique presentan una intensa investigación a lo largo de los años (Rana, 1985; Olvera-Novoa et al., 1990; El-Dahhar y Lovell, 1995; Olvera-Novoa et al., 1998; Keshavanath et al., 2004; Gabriel et al., 2017). El patrón de crecimiento y los cambios morfológicos del terror verde han sido estudiados (Moshayedi et al., 2017). En el pez cíclido convicto se han utilizado probióticos que favorecen a su crecimiento (Mohammadi et al., 2015; Ramezani y Moghaddasi, 2017). El pez falso boca de fuego no cuenta con estudios de alimentación y crecimiento, mientras que la mojarra criolla presenta tres estudios (Luna-Figueroa y Benítez, 1999; Luna-Figueroa y Figueroa, 2003; Luna-Figueroa, 2007).

La tilapia de Mozambique es el cíclido con mayor número de estudios en las categorías de salud, calidad del agua, alimentación y crecimiento. Algunos metales que se han estudiado en la carne de este cíclido son Cadmio, Cobre, Mercurio, Arsénico y Plata (Pelgrom et al., 1995; Tsai et al., 1995; Liao et al., 2003; Govindasamy y Rahuman, 2012) y distintos parásitos y enfermedades (Kaneko et al., 1988; Madanire-Moyo et al., 2011; Firmat et al., 2016). El pez cíclido convicto y el terror verde presentan estudios de parásitos en diferentes partes del cuerpo, por ejemplo en branquias, intestino e hígado

(Salgado-Maldonado, 2008; Luque et al., 2016). La mojarra criolla se ha encontrado parasitada en la base de las aletas pectorales por el parásito *Philometra poblana* (Caspeta-Mandujano et al., 2009) y a la fecha no existen estudios encaminados a la detección o tratamiento de enfermedades o presencia de metales en estos organismos. Asimismo, el pez falso boca de fuego no presenta estudios de salud.

De la tilapia de Mozambique se conocen características asociadas a la calidad de agua requerida para su cultivo, por ejemplo, salinidad, temperatura, sedimentación y sólidos disueltos (Villegas, 1990; Fiess et al., 2007; Arain et al., 2008; Zikos et al., 2014). Del pez cíclido convicto, únicamente se conocen factores como tasa metabólica y consumo de oxígeno (Fidhiany y Winckler, 1998), el estrés del terror verde ha sido estudiado en situaciones de ausencia de oxígeno (Neissi et al., 2015) mientras que de la mojarra criolla se conocen requerimientos básicos para su cultivo en cuanto a parámetros físicos y químicos del agua y únicamente presenta un estudio de preferencia térmica (Luna-Figueroa et al., 2003). El pez falso boca de fuego no presenta estudios de calidad del agua.

3.4 Estudios de manejo y biológicos

Los peces utilizados como organismos de ornato y producción de carne representan un campo para la investigación con intereses económicos relevantes (Melamed et al., 2002). El manejo en cautiverio de estos organismos es uno de los factores más estudiados (Tanaka et al., 2003). Las características que delimitan un buen manejo de los peces podrían representar el éxito o fracaso de dicha práctica. En este trabajo el total de estudios se dividieron en estudios sobre su manejo y estudios sobre su conocimiento biológico. Se consideraron como estudios de manejo aquellas investigaciones destinadas al cultivo, producción y mantenimiento de los peces. Mientras que los estudios biológicos fueron aquellos trabajos sobre la biología de las especies (Fig. 1).

La tilapia de Mozambique presentó 763 estudios de manejo y 255 biológicos. El pez cíclido convicto tuvo 18 investigaciones de manejo y 72 biológicos. El terror verde diez

de manejo y nueve biológicos. La mojarra criolla presentó cinco estudios de manejo y tres biológicos y por último el pez falso boca de fuego con solamente un estudio biológico y ninguno de manejo (Fig. 1).

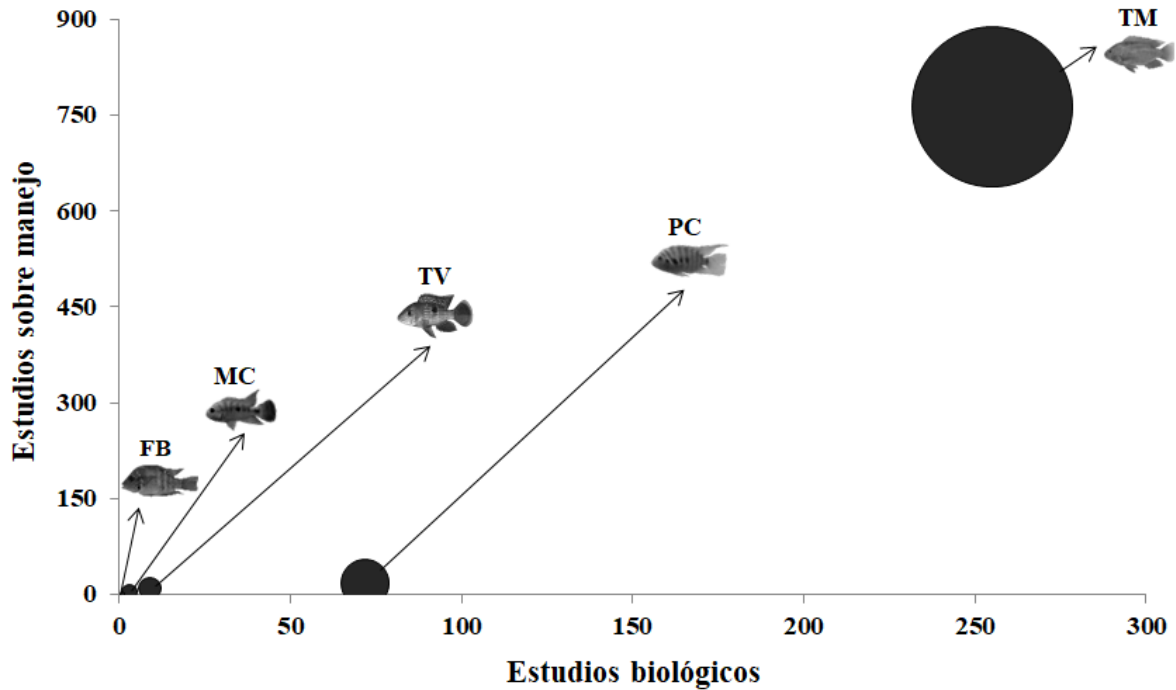


Figura 1. Investigaciones biológicas y sobre el manejo de los peces cíclidos del Río Amacuzac. FB: falso boca de fuego, MC: mojarra criolla, TV: terror verde, PC: pez cíclido convicto y TM: tilapia de Mozambique. El tamaño del diámetro de los círculos indica el número total de investigaciones de cada especie (1954-2017).

Tres especies no nativas (la tilapia de Mozambique, el pez cíclido convicto y el terror verde) presentaron mayor cantidad de investigaciones que la especie nativa (mojarra criolla) y sólo el pez no nativo falso boca de fuego presentó menor cantidad. Estas investigaciones se enfocan en la importancia que tiene estas especies para el ser humano, ya sea por ser organismos utilizados como alimento, ornato o porque son potencialmente invasores. Las investigaciones presentadas en este trabajo podrían

mostrar cómo la especie nativa se desenvuelve en su entorno natural, sin embargo, es esencial realizar más estudios de la mojarra criolla para que se pueda proponer un plan de manejo de la especie. El mayor número de estudios de especies no nativas en el Río Amacuzac exige una mayor investigación de la especie nativa que permita la conservación de este recurso. Las dependencias y organizaciones designadas a la conservación de los recursos naturales necesitan información biológica y ecológica para tomar decisiones con respecto a las especies nativas y no nativas.

4. LITERATURA CITADA

- Amorim, M.C.P., Fonseca, P.J. y Almada, V.C. 2003. Sound production during courtship and spawning of *Oreochromis mossambicus*: male–female and male–male interactions. *Journal of fish biology* 62(3): 658-672.
- Arain, M.B., Kazi, T.G., Jamali, M.K., Jalbani, N., Afridi, H.I. y Shah, A. 2008. Total dissolved and bioavailable elements in water and sediment samples and their accumulation in *Oreochromis mossambicus* of polluted Manchar Lake. *Chemosphere* 70(10): 1845-1856.
- Barata, E.N., Hubbard, P.C., Almeida, O.G., Miranda, A. y Canário, A.V. 2007. Male urine signals social rank in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *BMC Biology* 5(1): 54.
- Barlow, G.W. 1974. Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. *American Zoologist* 14(1): 9-34.
- Barson, M., Bray, R., Ollevier, F. y Huysse, T. 2008. Taxonomy and faunistics of the helminth parasites of *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), and *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) from temporary pans and pools in the Save-Runde River floodplain, Zimbabwe. *Comparative Parasitology* 75(2): 228-240.
- Canonico, G.C., Arthington, A., McCrary, J.K. y Thieme, M.L. (2005). The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15(5): 463-483.
- Capelle, P.M., McCallum, E.S. y Balshine, S. 2015. Aggression and sociality: conflicting or complementary traits of a successful invader? *Behaviour* 152(2): 127-146.
- Caspeta-Mandujano, J.M., Ramírez, J.G. y Peralta-Rodríguez, J.L. 2009. A new philometrid species (Nematoda) from the freshwater fish *Cichlasoma istlanum* (Jordan and Snyder, 1899) (Cichlidae) in Mexico. *Journal of Parasitology* 95(2): 403-406.

- Cerdá, M.J. 2016. Estimación del crecimiento, tasa de alimentación y producción de desechos en piscicultura mediante un modelo bioenergético. *Revista AquaTIC* (9): 1-11.
- Chapple, D.G., Simmonds, S.M. y Wong, B.B. 2012. Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends in Ecology & Evolution* 27(1): 57-64.
- Chee, S.S.A., Espinoza, W.A., Iwaniuk, A.N., Pakan, J.M., Gutiérrez-Ibáñez, C., Wylie, D.R. y Hurd, P.L. 2013. Social status, breeding state, and GnRH soma size in convict cichlids (*Cryptoheros nigrofasciatus*). *Behavioural brain research* 237: 318-324.
- Contreras-MacBeath, T. 1996. Peces Nativos Versus Peces Introducidos. R. Monroy, S. Santillán. y H. Colín. *Antología 1 Tópicos Selectos de Biología*. Centro de Investigaciones Biológicas, UAEM. SEP-FOMES. pp. 134- 145.
- Danko, D. 1991. *Cichlasoma* (Parapetenia) *istlanum* (Jordan y Snyder 1899). *The Journal of the American Cichlid Association* 10(7): 10-12.
- El-Dahhar, A.A. y Lovell, R.T. 1995. Effect of protein to energy ratio in purified diets on growth performance, feed utilization and body composition of Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters). *Aquaculture Research* 26(7): 451-457.
- Fidhiany, L. y Winckler, K. 1998. Influence of body mass, age, and maturation on specific oxygen consumption in a freshwater cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Guenther, 1869). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 119(2): 613-619.
- Fiess, J.C., Kunkel-Patterson, A., Mathias, L., Riley, L.G., Yancey, P.H., Hirano, T. y Grau, E.G. 2007. Effects of environmental salinity and temperature on osmoregulatory ability, organic osmolytes, and plasma hormone profiles in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 146(2): 252-264.

- Firmat, C., Alibert, P., Mutin, G., Losseau, M., Pariselle, A. y Sasal, P. 2016. A case of complete loss of gill parasites in the invasive cichlid *Oreochromis mossambicus*. *Parasitology research* 115(9): 3657-3661.
- Gabriel, N.N., Omoregie, E., Tjipute, M., Kukuri, L. y Shilombwelwa, L. 2017. Short-term cycles of feed deprivation and refeeding on growth performance, feed utilization, and fillet composition of hybrid tilapia (*Oreochromis mossambicus* x *O. niloticus*). *The Israeli Journal of Aquaculture* 69:1344-1350.
- Gagliardi-Seeley, J., Leese, J., Santangelo, N. y Itzkowitz, M. 2009. Mate choice in female convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) and the relationship between male size and dominance. *Journal of ethology* 27(2): 249-254.
- Gagliardi-Seeley, J. 2012. Dominance status reversal based on pair-bond formation in the convict cichlid (*Amatitlania nigrofasciata*). *Journal of ethology* 30(2): 317-323.
- Govindasamy, R. y Rahuman, A.A. 2012. Histopathological studies and oxidative stress of synthesized silver nanoparticles in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Journal of Environmental Sciences* 24(6): 1091-1098.
- Günther, A. 1867. VIII. Additions to the knowledge of Australian reptiles and fishes. *Journal of Natural History* 20(115): 45-67.
- Holway, D.A. y Suarez, A.V. 1999. Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology and Evolution* 14(8): 328-330.
- Ishikawa, T. y Tachihara, K. 2010. Life history of the nonnative convict cichlid *Amatitlania nigrofasciata* in the Haebaru Reservoir on Okinawa-jima Island, Japan. *Environmental Biology of Fishes* 88(3): 283-292.
- Jordan, D.S. y Snyder, J.O. 1899. Notes on a collection of fishes from the rivers of Mexico, with description of twenty new species. *Bulletin of the U.S. Fish Commission* 19(1901): 115-147.

- Kaneko, J., Yamada, R., Brock, J.A. y Nakamura, R.M. 1988. Infection of tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Trewavas), by a marine monogenean, *Neobenedenia melleni* (MacCallum, 1927) Yamaguti, 1963 in Kaneohe Bay, Hawaii, USA, and its treatment. *Journal of Fish Diseases* 11(4): 295-300.
- Keller-Costa, T., Canário, A.V. y Hubbard, P.C. 2015. Chemical communication in cichlids: a mini-review. *General and Comparative Endocrinology* 221: 64-74.
- Keshavanath, P., Gangadhar, B., Ramesh, T.J., Van Dam, A.A., Beveridge, M.C. M. y Verdegem, M.C.J. 2004. Effects of bamboo substrate and supplemental feeding on growth and production of hybrid red tilapia fingerlings (*Oreochromis mossambicus* × *Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* 235(1): 303-314.
- Lassuy, D. 1995. Introduced species as a factor in extinction and endangerment of native fish species. *American Fisheries Society Symposium Series* 15: 391-396.
- Lee, G., Grant, J.W. y Comolli, P. 2011. Dominant convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) grow faster than subordinates when fed an equal ration. *Behaviour* 148(8): 877-887.
- Leprieur, F., Hickey, M.A., Arbuckle, C.J., Closs, G.P., Brosse, S. y Townsend, C. R. 2006. Hydrological disturbance benefits a native fish at the expense of an exotic fish. *Journal of Applied Ecology* 43(5): 930-939.
- Liao, C.M., Chen, B.C., Singh, S., Lin, M.C., Liu, C.W. y Han, B.C. 2003. Acute toxicity and bioaccumulation of arsenic in tilapia (*Oreochromis mossambicus*) from a blackfoot disease area in Taiwan. *Environmental Toxicology* 18(4): 252-259.
- Luna-Figueroa, J. y Benítez, O.C. 1999. Efecto del alimento vivo en el crecimiento de juveniles de la mojarra criolla *Cichlasoma istlanum* (Pisces: Cichidae). *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 15(29): 37-47.
- Luna-Figueroa, J. y Figueroa, T.J. 2000. Reproducción y crecimiento en cautiverio de la mojarra criolla *Cichlasoma istlanum* (Pisces: Cichlidae). *AquaTIC* 10: 1-13

- Luna-Figueroa, J. y Figueroa, T.J. 2003. Crecimiento de juveniles de la mojarra criolla *Cichlasoma istlanum* (Pisces: Cichlidae): alimento vivo versus alimento comercial. II Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura 1: 48:54.
- Luna-Figueroa, J., Díaz, F. y Espina, S. 2003. Preferred temperature of the mexican native cichlid *Cichlasoma istlanum* (Jordan and Snyder, 1899). Revista Hidrobiológica 13(4): 271-275.
- Luna-Figueroa, J. 2007. Efecto de larvas de mosquito *Culex stigmatosoma* (Dyar) como alimento vivo sobre la tasa de crecimiento y la sobrevivencia de la mojarra criolla *Cichlasoma istlanum* (Jordan y Snyder). Naturaleza y Desarrollo 5(1): 11-16.
- Luque, J., Cruces, C., Chero, J., Paschoal, F., Alves, V., Da Silva, C., Sanchez, L. y Iannacone, J. 2016. Checklist of metazoan parasites of fishes from Perú. Neotropical Helminthology 10(2): 301-375.
- Madanire-Moyo, G.N., Matla, M.M., Olivier, P.A.S. y Luus-Powell, W.J. 2011. Population dynamics and spatial distribution of monogeneans on the gills of *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) from two lakes of the Limpopo River System, South Africa. Journal of helminthology 85(2): 146-152.
- Martin, C.W., Valentine, M.M. y Valentine, J.F. 2010. Competitive interactions between invasive Nile tilapia and native fish: the potential for altered trophic exchange and modification of food webs. PLoS One 5(12): e14395.
- Mendoza-Alfaro, R.E., Koleff-Osorio, P., Ramírez-Martínez, C. y Orbe-Mendoza, A. 2011. La evaluación de riesgos por especies acuáticas exóticas invasoras: una visión compartida para Norteamérica. Ciencia Pesquera 19: 65-75
- McLaughlin, K.E. y Kunc, H.P. 2015. Changes in the acoustic environment alter the foraging and sheltering behaviour of the cichlid *Amatitlania nigrofasciata*. Behavioural processes 116: 75-79.

- Meek, S.E. 1904. The fresh-water fishes of Mexico north of the isthmus of Tehuantepec. Field Columbian Museum 5: 1-252.
- Mejía-Mojica, H., Rodríguez-Romero, F.D.J. y Díaz-Pardo, E. (2012). Recurrencia histórica de peces invasores en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, México. Revista de Biología Tropical 60(2): 669-681.
- Melamed, P., Gong, Z., Fletcher, G. y Hew, C.L. 2002. The potential impact of modern biotechnology on fish aquaculture. Aquaculture 204(3): 255-269.
- Mohammadi, F., Mousavi, S.M., Ahmadoradi, E., Zakeri, M. y Jahedi, A. 2015. Effects of *Saccharomyces cerevisiae* on survival rate and growth performance of Convict Cichlid (*Amatitlania nigrofasciata*). Iranian Journal of Veterinary Research 16(1): 59-62.
- Mooney H.A. y Cleland E.E.M. 2001. The evolutionary impact of invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences 98: 5446-5451.
- Moshayedi, F., Eagderi, S. y Rabbania, M. 2017. Allometric growth pattern and morphological changes of green terror *Andinoacara rivulatus* (Günther, 1860) (Cichlidae) during early development: Comparison of geometric morphometric and traditional methods. Iranian Journal of Fisheries Sciences 16(1): 222-237.
- Neissi, A., Rafiee, G., Nematollahi, M., Razavi, S.H. y Maniei, F. 2015. Influence of supplemented diet with *Pediococcus acidilactici* on non-specific immunity and stress indicators in green terror (*Aequidens rivulatus*) during hypoxia. Fish & Shellfish Immunology 45(1): 13-18.
- Noonan, K.C. 1983. Female mate choice in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. Animal Behaviour 31(4): 1005-1010.
- Oliveira, R.F. y Almada, V.C. 1995. Sexual dimorphism and allometry of external morphology in *Oreochromis mossambicus*. Journal of Fish Biology 46(6): 1055-1064.

- Oliveira, R.F. y Almada, V.C. 1996. On the (in) stability of dominance hierarchies in the cichlid fish *Oreochromis mossambicus*. *Aggressive Behavior* 22: 37-45.
- Olvera-Novoa, M.A., Campos, S.G., Sabido, M.G. y Palacios, C.A.M. 1990. The use of alfalfa leaf protein concentrates as a protein source in diets for tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Aquaculture* 90(3-4): 291-302.
- Olvera-Novoa, M.A., Dominguez-Cen, L.J., Olivera-Castillo, L. y Martínez-Palacios, C.A. (1998). Effect of the use of the microalga *Spirulina maxima* as fish meal replacement in diets for tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Peters), fry. *Aquaculture Research* 29(10): 709-715.
- Pelgrom, S.M.G.J., Lock, R.A.C., Balm, P.H.M. y Bonga, S.W. 1995. Effects of combined waterborne Cd and Cu exposures on ionic composition and plasma cortisol in tilapia, *Oreochromis mossambicus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology* 111(2): 227-235.
- Piazzini, S., Lori, E., Favilli, L., Cianfanelli, S., Vanni, S. y Manganelli, G. 2010. A tropical fish community in thermal waters of southern Tuscany. *Biological Invasions* 12(9): 2959-2965.
- Pollen, A.A., Dobberfuhl, A.P., Scace, J., Igulu, M.M., Renn, S.C., Shumway, C.A. y Hofmann, H.A. 2007. Environmental complexity and social organization sculpt the brain in Lake Tanganyikan cichlid fish. *Brain, Behavior and Evolution* 70(1): 21-39.
- Ramezani, F. y Moghaddasi, B. 2017. Dietary effects of the probiotic *Pediococcus acidilactici* on growth and feeding indices in the convict cichlid fish (*Amatitlania nigrofasciata*). *Journal of Animal Biology* 9(2): 45-57.
- Rana, K.J. 1985. Influence of egg size on the growth, onset of feeding, point-of-no-return, and survival of unfed *Oreochromis mossambicus* fry. *Aquaculture* 46(2): 119-131.

- Ratnasabapathi, D., Burns, J. y Soucek, R. 1992. Effects of temperature and prior residence on territorial aggression in the convict cichlid *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Aggressive Behavior* 18(5): 365-372.
- Raymond, W.W., Albins, M.A. y Pusack, T.J. 2015. Competitive interactions for shelter between invasive Pacific red lionfish and native Nassau grouper. *Environmental Biology of Fishes* 98(1): 57-65.
- Rosales, N.Q. 2016. Características ecológicas de la ictiofauna del Río Amacuzac. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 16 p.
- Salgado-Maldonado, G. 2008. Helminth parasites of freshwater fish from Central America. *Zootaxa* 1915: 29-53.
- Schofield, P.J. y Loftus, W.F. 2015. Non-native fishes in Florida freshwaters: a literature review and synthesis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 25(1): 117-145.
- Simon, K. y Townsend, C. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* 48: 982-994.
- Tanaka, H., Kagawa, H., Ohta, H., Unuma, T. y Nomura, K. 2003. The first production of glass eel in captivity: fish reproductive physiology facilitates great progress in aquaculture. *Fish Physiology and Biochemistry* 28(1): 493-497.
- Toledo, A. y Bozada L. 2002. El Delta del Río Balsas. Jiménez (ed). Distrito Federal, México. 294 p.
- Townshend, T.J. y Wootton, R.J. 1984. Effects of food supply on the reproduction of the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Journal of Fish Biology* 24(1): 91-104.
- Traveset, A.N.N.A. y Santamaría, L.U.I.S. 2004. Alteración de mutualismos planta-animal debido a la introducción de especies exóticas en ecosistemas insulares. *Ecología Insular* 251-276.

- Tsai, C.L., Jang, T.H. y Wang, L.H. 1995. Effects of mercury on serotonin concentration in the brain of tilapia, *Oreochromis mossambicus*. Neuroscience Letters 184(3): 208-211.
- Villanueva, M. y Roig, V. 1995. La ictiofauna de Mendoza. Reseña histórica, introducción y efectos de especies exóticas. Multequina 4: 93-104.
- Villegas, C.T. 1990. Evaluation of the salinity tolerance of *Oreochromis mossambicus*, *O. niloticus* and their F1 hybrids. Aquaculture 85(1-4): 281-292.
- Wisenden, B.D. 1995. Reproductive behaviour of free-ranging convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum*. Environmental Biology of Fishes 43: 121-134.
- Zikos, A., Seale, A.P., Lerner, D.T., Grau, E.G. y Korsmeyer, K.E. 2014. Effects of salinity on metabolic rate and branchial expression of genes involved in ion transport and metabolism in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 178: 121-131.
- Zworykin, D.D. 2011. Effect of predator presence on parental behavior of convict cichlid *Amatitlania nigrofasciata* (Perciformes, Cichlidae). Journal of Ichthyology 51(1): 116-121.

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

CAPÍTULO I	
FIGURA 1	16
FIGURA 2	19
FIGURA 3	20
FIGURA 4	21
FIGURA 5	22
CAPÍTULO 2	
TABLA 1	50
FIGURA 1	55
