

## **Gambusia – *Gambusia holbrooki* Girard, 1859**

**Raquel Moreno Valcárcel y Ana Ruiz Navarro**  
Universidad de Murcia, Campus de Espinardo, 30100

Versión 16-11-2017

Versiones anteriores: 28-09-2009; 18-02-2015



© C. González-Revelles

## Descripción

La cabeza de *G. holbrooki* es ancha y aplastada dorsalmente (Figura 1). La boca está dotada de agudos dientes y su localización es súpera y ligeramente oblicua. El cuerpo es fusiforme y comprimido, y está recubierto de grandes escamas cicloides (26-30 en la línea lateral). Posee una única aleta dorsal ligeramente retrasada respecto a la aleta anal, con una espina dura seguida de 7 radios blandos, y la aleta caudal es unilobulada, con el margen convexo y redondeado. El pedúnculo caudal es delgado. La aleta anal presenta una espina dura y 9 radios blandos.

El dorso y los flancos son de color variado, que va desde el verdoso hasta el parduzco o grisáceo, con escamas bordeadas de oscuro. La parte inferior del opérculo y la parte del cuerpo situada entre el opérculo y la base de la aleta pectoral muestran tonos rosados. El vientre es blanquecino y las aletas son blanquecinas o blanco amarillentas, con puntos negros en forma de bandas transversales en la dorsal y la caudal. Durante la época reproductora, las hembras exhiben una vistosa mancha negra en la zona ventrolateral situada entre las aletas ventrales y la anal (Lozano Rey, 1935; Nájera Angulo, 1944; Doadrio, 2002; Pyke, 2005).



**Figura 1.** Macho (izquierda) y hembra (derecha) de gambusia. (C) C. González-Revelles

Existen ejemplares de librea negra (melánicos) o con el cuerpo recubierto de manchas negras aunque son poco frecuentes. Este rasgo varía entre poblaciones y entre individuos, y también en concordancia con el ambiente. Estos individuos melánicos presentan conductas más agresivas, que les aportan ventajas para la predación pero que las hembras rechazan a la hora de la reproducción (Horth, 2003; Pyke, 2005).

La especie presenta un acusado dimorfismo sexual que se manifiesta principalmente en el tamaño corporal y la morfología de la aleta anal. Los machos cesan el crecimiento cuando alcanzan la madurez sexual, mientras que las hembras continúan creciendo durante toda su vida (Krumholz, 1948). En machos, la aleta anal se modifica para formar un órgano copulador o gonopodio por elongación y transformación de los radios 3 al 5. El extremo del gonopodio está equipado con ganchos para facilitar la adhesión a la hembra durante la cópula.

Frecuentemente se han encontrado problemas a la hora de describir la especie debido a la similitud que presenta con sus parientes americanas *Gambusia affinis* y *Gambusia patruelis*. Las tres especies fueron consideradas en un principio como *G. affinis*, y han pasado por diferentes estados hasta que finalmente se describieron como especies diferentes (Geiser, 1923; Krumholz, 1948; Wooten et al., 1988; Pyke, 2005). Las especies que más problemas de confusión han generado son *G. affinis* y *G. holbrooki*. De hecho, *G. holbrooki* ha sido considerada como subespecie de *Gambusia affinis* (*Gambusia affinis holbrooki*) hasta 1988 (Wooten et al., 1988).

*G. holbrooki* y *G. affinis* pueden ser diferenciadas por el número de radios que poseen en la aleta dorsal, ya que *G. holbrooki* cuenta con 8 radios mientras que *G. affinis* posee sólo 7. Ambas especies tienen 24 pares de cromosomas, pero diferente mecanismo de diferenciación sexual. También muestran diferencias en los patrones de frecuencias alélicas y una abrupta diferenciación en la constitución genética local entre ellas (Pyke, 2005).

## Tamaño

Los machos presentan tamaños normalmente entre 30-40 mm (Da Franca y Da Franca, 1953; Fernández-Delgado, 1989; Fernández-Delgado y Rossomanno, 1997; Vargas y De Sostoa, 1996; Pérez-Bote y López, 2004) aunque se han encontrado individuos de hasta 43 mm. Las

longitudes máximas de las hembras oscilan entre 6 y 7 cm, pudiendo alcanzar los 8 cm en algunas poblaciones (Vargas y De Sostoa, 1996).

### Variación geográfica

Mediante análisis de secuencias de ADN mitocondrial de muestras de poblaciones europeas y de USA se ha establecido que el haplotipo más abundante en Europa de *G. holbrooki* proviene de Carolina del Norte y se corresponde con la introducción de la especie en España en 1921 (Vidal et al., 2009).

Las poblaciones introducidas en Europa se caracterizan por una elevada pérdida de diversidad genética. Durante el proceso de invasión, la deriva ha sido la fuerza evolutiva principal que ha afectado a los patrones de diversidad genética y estructura de poblaciones (Vera et al., 2016)<sup>2</sup>.

Las gambusias de las cuencas de los ríos Muga, Fluvia y Ter presentan niveles de diversidad genética similares a las poblaciones americanas de origen. La elevada capacidad de dispersión natural y las traslocaciones efectuadas por el hombre favorecen el flujo de genes entre cuencas y la retención de una elevada diversidad genética (Díez del Molino et al., 2013)<sup>1</sup>.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 18-02-2015; 2. Alfredo Salvador. 16-11-2017

### Hábitat

Ocupa gran variedad de ambientes, como grandes y pequeños ríos, lagos, lagunas, charcas artificiales, embalses, ramblas con escaso caudal e incluso fuentes artificiales (Meffe y Snelson, 1989).

La especie muestra preferencia por tramos de escasa corriente, poca profundidad, abundante vegetación y sustratos de color oscuro (Casterlin y Reynolds, 1977; Pyke, 2005). Se define como bentopelágica, y normalmente habita en agua dulce aunque también existen poblaciones en ambientes salinos (Hubbs, 2000; Alcaraz y García-Berthou, 2007).

La gambusia es la especie dominante en lagunas litorales del delta del Ebro durante el periodo de ingreso artificial de agua dulce para su manejo (Rodríguez-Climent et al., 2013)<sup>1</sup>.

En arroyos hipersalinos mediterráneos sometidos a dilución por el hombre se favorece la colonización por gambusia. La disminución de la salinidad aumenta la vegetación acuática y la disponibilidad de alimento, mejora la condición somática y la inversión reproductiva, lo que conduce a una mayor supervivencia, tasas de reclutamiento y abundancia (Ruiz-Navarro et al., 2013c)<sup>1</sup>.

Se caracteriza por ser una especie muy tolerante a variaciones ambientales. El rango de temperaturas que es capaz de soportar va desde 12 a 29 °C, pudiendo tolerar hasta 42 °C. (Al-Johany y Yousuf 1993; Condon y Wilson, 2006). Es capaz de tolerar bajas concentraciones de oxígeno disuelto (0,28 g/l), ya que tiene la habilidad de obtener oxígeno de los estratos más superficiales de la columna de agua (Pyke, 2005), y habita en rangos de pH que van desde 6 hasta 8,8 (Brown-Peterson y Peterson, 1990).

Pese a su adaptabilidad, se han descrito varios efectos de las condiciones ambientales en la estrategia de vida y en aspectos fisiológicos de la especie. De esta manera, se ha comprobado cómo los individuos sometidos a estrés térmico maduran a una edad más temprana y a una longitud menor (Meffe, 1992). En relación con la salinidad del agua, se ha visto que las hembras de *Gambusia* realizan esfuerzos reproductores mayores y también maduran sexualmente antes en aguas salinas que en sistemas de agua dulce (Brown-Peterson y Peterson, 1990). Un estudio realizado en la Península Ibérica presentó resultados similares, mostrando que en aguas más salinas los machos y las hembras realizan una mayor inversión reproductora (a costa de una disminución de la condición somática en hembras), aunque la densidad poblacional se ve reducida en aguas de elevada salinidad (Alcaraz y García-Berthou, 2007).

Gracias a su plasticidad fenotípica, es capaz de adaptarse rápidamente a gran variedad de contaminantes (Dziuk y Plapp, 1973; Angus, 1983; Andreasen, 1985; Horn y Steward, 1990; Saiki et al., 2004). Sin embargo, se han encontrado efectos de la contaminación por nitratos en la reproducción de la especie, dándose una relación negativa entre la concentración de nitratos

y el peso seco de los embriones y la tasa reproductiva (Edwards et al., 2006). A su vez, determinados tipos de contaminación pueden tener diversos efectos sobre el desarrollo sexual en *Gambusia* (Drysdale y Bortone, 1989; Batty y Lim, 1999; Parks et al., 2001; Angus et al., 2005) e incluso inducir a cambios en el sexo de los individuos (Bortone y Cody, 1999; Stanko y Angus, 2007).

### **Abundancia**

En los hábitats que ocupa, la gambusia suele ser la especie mayoritaria constituyendo hasta un 80% de los peces capturados en determinadas localidades. La densidad de la especie se ha determinado en 2-10 individuos por metro cuadrado, 0-2,7 individuos por metro lineal de río, se han realizado estimas de 80-430 individuos, 49-71 y 89 individuos por metro cúbico en diferentes estudios (Pyke, 2008).

En un canal de la laguna de Villadangos (León) se ha estimado su abundancia en 11.324 ind./100 m<sup>2</sup> (Pena y Domínguez, 1985)<sup>1</sup>.

Las densidades de la especie varían estacionalmente, encontrándose el mayor número de individuos durante el otoño, y disminuyendo conforme avanza el verano hasta llegar a densidades mínimas en primavera (Pyke 2008).

La abundancia varía latitudinalmente en la península Ibérica, observándose una mayor abundancia relativa en poblaciones meridionales (Benejam et al., 2008).

Se ha encontrado en 46 estaciones de muestreo en 2009. En 2010 se muestreó en 36 estaciones de muestreo. Se han observado diferencias entre las densidades de 2009 y 2010 que podrían ser explicadas por la mayor pluviosidad de 2010 (Doadrio et al., 2011)<sup>1</sup>.

### **Estatus de conservación**

Categoría global IUCN: No catalogada.

En la actualidad, se encuentra incluida en la lista de las 100 especies invasoras más dañinas del mundo, elaborada por el Grupo Especialista de Especies Invasoras (ISSG, Invasive Species Specialist Group) de la IUCN (Lowe et al., 2004). Además, ha sido incluida por el Grupo Especialista en Invasiones Biológicas entre las 20 especies exóticas de mayor impacto en España (GEIB, 2006).

### **Medidas de erradicación**

Se ha conseguido erradicar una población mediante capturas periódicas realizadas durante más de tres años. El diseño de programas de manejo y erradicación requiere conocer los mecanismos compensatorios en condiciones de baja densidad. Los individuos de la edad 1+ incrementan su inversión reproductiva cuando la abundancia de población es menor, con lo que se incrementa la tasa de reclutamiento durante los primeros meses del periodo de reclutamiento. Los individuos de la edad 0+ son los responsables de expandir el periodo reproductivo en condiciones de baja densidad (Ruiz-Navarro et al., 2013b)<sup>1</sup>.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 18-02-2015

### **Distribución geográfica**

Especie nativa del continente americano. Su distribución natural se extiende por la costa este del continente americano, al este de los Montes Apalaches desde el sur de Alabama hacia Florida y hacia el norte hasta New Jersey, penetrando por las áreas de drenaje atlánticas. En la actualidad se distribuye en gran cantidad de países de todos los continentes excepto en la Antártida (Wooten et al., 1988; Clarke et al., 2000; Pyke, 2008).

Especie introducida en 1921 en Naval Moral de la Mata (Cáceres) para combatir el paludismo (malaria) mediante el control de las larvas de los mosquitos que las transmiten (De Buen, 1935; Lozano Rey, 1935). A partir de esta población fue activamente introducida en numerosas

localidades. Ver detalles de la distribución de la especie en la península Ibérica, islas Baleares e islas Canarias entre 1921 y 1945 en Nájera (1943, 1946).

Actualmente la especie está distribuida por la totalidad de las cuencas hidrográficas a excepción de gran parte de la cuenca del Miño y de los ríos que desembocan en el mar Cantábrico. También se ha encontrado en Ibiza (Doadrio, 2002, Doadrio et al., 2011).

Estudios recientes han modificado parcialmente la distribución presentada por Doadrio (2002). En este sentido, en la cuenca del Segura se ha constatado la presencia de la especie en gran cantidad de sistemas artificiales como canales y balsas de riego, lo que supone un incremento de 9 cuadrículas respecto a la distribución plasmada en el Atlas y Libro Rojo de los Peces de España (Andreu-Soler, 2008). De la misma manera, en la cuenca del Ebro se ha constatado su presencia en 24 cuadrículas más (Oscos et al., 2008), y en la cuenca del Guadiana con 40 cuadrículas adicionales con presencia de la especie (Hermoso et al., 2008). Zamora y Moreno-Amich (2003) han aportado información sobre la distribución de la gambusia en el río Daro (Girona).

La distribución de *G. holbrooki* en la península Ibérica está relacionada con variables ambientales naturales (elevación, pendiente, topografía, flujo acumulado, temperatura media y área) y con alteraciones debidas al hombre (densidad de población, usos del suelo urbano y agrícola y número de embalses locales y río arriba). Los factores más importantes fueron la elevación, la temperatura y el flujo acumulado, encontrándose más a menudo en aguas más cálidas río abajo. Los factores antropogénicos, a excepción de los embalses río arriba, fueron peores predictores de la presencia de *G. holbrooki* que los factores naturales (Murphy et al., 2015)<sup>1</sup>.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 16-11-2017

## Ecología trófica

*G. holbrooki* presenta gran plasticidad en sus hábitos alimentarios. En general, la base de su dieta está formada por zooplancton (cladóceros, ostrácodos y copépodos). También consumen insectos, moluscos, gusanos, plantas, algas, rotíferos, diatomeas, detritos e incluso peces más pequeños (Rodríguez-Jiménez, 1987, 1989; Vargas Pera, 1993; Gisbert et al., 1996; Cabral et al., 1998; García-Berthou, 1999; Blanco et al., 2004).

Los estudios realizados en el lago Banyoles indican que la dieta está basada en Cladóceros de orilla, particularmente *Scapholeberis laveis*, *Ceriodaphnia reticulata* y *Pleuroxus laveis*, y nematóceros (básicamente larvas de quironómidos). También existe una variedad de presas terrestres (Colémbolos, Formícidos) u organismos del neuston (*Scapholeberis ramneri*, cuando emerge de nematocero a adulto), aspecto que refleja un espectro trófico muy ligado a la zona superficial de la columna de agua (García-Berthou, 1999).

La dieta muestra variación ontogenética, pasando a capturar presas más grandes las gambusias de mayor talla. Las gambusias pequeñas capturan más cladóceros y las más grandes comen más nematóceros aunque también consumen presas pequeñas (García-Berthou, 1999). Las gambusias más pequeñas seleccionan rotíferos (Cabral et al., 1998)

La dieta muestra variación estacional. Aunque muestra preferencia por los cladóceros, en verano aumenta el consumo de insectos (Rodríguez-Jiménez, 1989). El análisis de 100 contenidos estomacales de León muestra que en mayo predominan cladóceros, copépodos y larvas de dípteros. En septiembre predominan los áfidos (Homópteros), seguidos de cladóceros, copépodos y larvas de dípteros (Pena y Domínguez, 1985)<sup>1</sup>.

A pesar de que la especie se introdujo para el control de los mosquitos debido a su supuesta alta tasa depredatoria ante las larvas de dípteros como presa preferencial, los trabajos realizados en sistemas lénticos de España no corroboran estos datos (Rodríguez-Jiménez, 1987; García-Berthou, 1999). El análisis de las abundancias de las presas observadas en su dieta parece responder a variaciones espaciales y temporales de las poblaciones de macroinvertebrados (Arthington y Marshall, 1999). Así, aunque la especie se ha utilizado mundialmente para controlar las poblaciones de mosquito, se considera un depredador generalista y existen dudas sobre la eficacia de este control (Farley, 1980; Pyke, 2008).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 18-02-2015

## Biología de la reproducción

### Sistema de emparejamiento

En hembras capturadas al final de la estación reproductora (finales de septiembre-principios de octubre) en Cataluña se observó paternidad múltiple, teniendo cada hembra larvas con 3-4 machos. En una elevada proporción hubo un macho dominante que contribuyó a la mayor proporción de larvas de cada hembra. Las hembras que tuvieron más larvas a menudo se emparejaron con más machos (Zeng et al., 2017)<sup>2</sup>.

Es una especie ovovivípara de fecundación interna, muy precoz sexualmente (puede alcanzar la madurez a las 6 semanas después de haber nacido). La cópula se realiza por un breve contacto entre el extremo del gonopodio del macho con el gonoporo femenino.



**Figura 2.** Hembra grávida de gambusia. (C) C. González-Revelles

No está claro si la madre (Figura 1) aporta nutrientes a los embriones durante su desarrollo (matrotrofia) o no (lecitotrofia), dado que existen observaciones que apuntarían hacia ese aporte de nutrientes (Wourms, 1981; Constantz, 1989; Reznick y Miles, 1989; Marsh-Matthews et al., 2005) y estudios que concluyen lo contrario (Reznick, 1981; Meffe, 1986; Wourms et al., 1988; Fernández-Delgado y Rossomanno, 1997). Incluso se ha apuntado la posibilidad de que distintas poblaciones de *Gambusia* puedan diferir en el grado de provisionamiento maternal a los embriones en desarrollo (Reznick, 1981).

### Tamaño en la madurez

El rango de tamaño en la madurez varía entre 16,9 y 21,3 mm en machos y entre 14,1 y 25,1 mm en hembras. La talla en la madurez varía latitudinalmente, madurando en las poblaciones norteñas con una talla menor (Benejam et al., 2008). La longitud de madurez en el Guadalquivir es de 35 mm para las hembras 1+ y 27-30 mm para las 0+ y en el caso de la laguna de Zóñar de 27 mm para cohorte 1+ y 26 mm para la 0+ (Fernández-Delgado y Rossomanno, 1997).

### Fecundidad

Las hembras de *G. holbrooki* realizan varias puestas durante un único período reproductor. El tiempo que transcurre entre que una hembra libera una camada y fertiliza a la siguiente es una semana aproximadamente, por lo tanto, esta especie teóricamente puede tener una puesta cada tres-cuatro semanas (Krumholz, 1948; Reznick, 1981). En la península, se han sugerido de cinco a seis camadas durante el período reproductor (Fernández-Delgado, 1989; Pérez-Bote y López, 2005).

El esfuerzo reproductor de *G. holbrooki* está relacionado con la edad. Las hembras de mayor edad y tamaño son capaces de producir mayor número de larvas, aunque los individuos jóvenes son los que mayor esfuerzo reproductivo realizan (Krumholz, 1948; Hughes, 1985; Tedesco et al., 2008). Además del tamaño de la hembra, el tamaño de la camada está determinado por otros factores, como factores genéticos o factores ambientales (Reznick, 1981; Meffe, 1987). El período de gestación va de 21 a 28 días (Krumholz, 1948), con alrededor de 50 individuos producidos como media aunque este número es muy variable, llegándose a registrar 300 individuos en una sola camada (Milton y Arthington, 1983; Pyke, 2005).

El esfuerzo reproductivo varía latitudinalmente en la península Ibérica. Las poblaciones sureñas dedican más esfuerzo a la reproducción (medido como peso gonadal en relación con la talla), y menos a la condición física que las poblaciones del norte. El número de crías y su tamaño varían entre poblaciones pero no se ha observado correlación con la latitud o la temperatura (Benejam et al., 2008).

El número de embriones registrado por hembra en estudios realizados en la Península Ibérica es de 32,95 para la cohorte 1+ y 30,69 en la 0+ en el río Guadalquivir (Pérez-Bote y López, 2005) y 86 en la cohorte 1+ y 29 en la 0+ en el Delta del Ebro (Vargas y De Sostoa, 1996).

En hembras capturadas al final de la estación reproductora (finales de septiembre-principios de octubre) en Cataluña el número medio de larvas por hembra fue de 13,2 (rango= 1-72) (Zeng et al., 2017)<sup>2</sup>.

Se han encontrado gemelos siameses en una población natural (Moreno-Valcárcel et al., 2011)<sup>1</sup>.

Las hembras son capaces de retener en sus oviductos durante meses esperma del macho con el que se aparearon y pueden producir así múltiples camadas de un solo apareamiento (Krumholz, 1948). Sin embargo, éstas normalmente no desarrollan una nueva camada de embriones hasta que la anterior ha sido liberada (Turner, 1937; Reznick y Miles, 1989), aunque ocasionalmente se ha descrito la presencia de más de un grupo de embriones (generalmente dos) en distinto estadio de desarrollo en la misma hembra (Scrimshaw, 1944; Stearns, 1975; Wourms, 1981; Nelson, 1983). A este fenómeno se le conoce como superfetación, aunque este efecto también podría ser debido a una variación en la tasa de desarrollo de los embriones de una misma camada (Pyke, 2005).

#### Período reproductor

La duración del ciclo reproductivo está determinada por el fotoperíodo y la temperatura del agua. Ciclos de 13L:11O y 15L:9O estimulan la reproducción en *Gambusia* (Milton y Arthington, 1983; Cech et al., 1992; Fraile et al., 1993, 1994).

El período reproductor en la Península Ibérica va desde abril-mayo hasta septiembre (Fernández-Delgado, 1989; Vargas y De Sostoa, 1996; Fernández-Delgado y Rossomanno, 1997; Pérez-Bote y López, 2005). Durante la primera parte del ciclo se reproduce mayoritariamente la cohorte de 1+, sin embargo conforme avanza la época reproductora los individuos de esta cohorte van muriendo debido al esfuerzo realizado y se reproducen mayoritariamente los individuos nacidos ese mismo año (Fernández-Delgado y Rossomanno, 1997; Cabral y Marques, 1999; Pérez-Bote y López, 2005).

#### Comportamiento sexual

Los machos inmaduros son sexualmente activos antes de completar el desarrollo del órgano copulador y de que puedan transferir esperma (Krumholz, 1948; Bisazza et al., 1996).

La mancha negra periproctal que muestran las hembras durante la época reproductora indica su madurez sexual. Esta mancha atrae a los machos y facilita la orientación del gonopodio hacia el gonoporo femenino (Peden, 1973). En filmaciones realizadas en el campo, se ha visto cómo los machos tienden a perseguir, orientar y penetrar con el gonopodio a las hembras. Durante la cópula, las hembras inclinan el cuerpo de manera que el abdomen queda orientado lateralmente y se facilita el contacto con el gonopodio (Martin, 1975).

Normalmente las hembras no colaboran en la cópula, y se resisten vigorosamente a los intentos por parte de los machos (Condon y Wilson, 2006). Por tanto, las cópulas suelen ser logradas por comportamiento coercitivo de los machos, aunque existen patrones que indican que se da cierta selección por parte de las hembras (Bisazza et al., 2001).

El comportamiento gregario de hembras es consecuencia del fuerte acoso que ejercen los machos sobre las hembras aisladas. A su vez, cuando un grupo de machos está intentando copular con un grupo de hembras, el macho más grande es el que monopoliza los intentos de cópula, por lo que decrece el estrés de las hembras e incrementa su tasa de alimentación (Dadda et al., 2005).

## Estructura y dinámica de poblaciones

En la mayor parte de los estudios realizados en la Península Ibérica, las hembras son el sexo mayoritario (Da Franca y Da Franca, 1953; Fernández-Delgado, 1989; Pérez-Bote y López, 2005; Moreno-Valcárcel, 2008), llegando a ser la proporción de hasta 1:5 en Aguas de Moura (Portugal) (Da Franca y Da Franca, 1953) o 1:4 en el Delta del Ebro (Vargas y De Sostoa, 1996). No obstante, algunas poblaciones muestran una proporción de sexos mayoritaria para los machos, como en la población de la Laguna de Zóñar (Córdoba) (Fernández-Delgado y Rossomanno, 1997).

En la laguna de Villadangos (León) la razón de machos a hembras varía entre 0,52 y 0,61. En Sardonado (León), fue 0,62 (Pena y Domínguez, 1985)<sup>1</sup>.

En los estudios recientes que existen sobre la especie en la península no se ha datado en más de 3+ la edad de las hembras de *G. holbrooki*, ni más de 2+ la edad de los machos, aunque existen trabajos fuera del ámbito peninsular en los que se han encontrado machos 3+ (Scalici et al., 2007). En términos teóricos, estos mismos autores han estimado mediante modelos matemáticos la edad máxima que puede alcanzar *G. holbrooki*, estableciendo que los individuos de esta especie no pueden superar los cinco años de vida (4+), edad que nunca se ha constatado mediante la observación directa en los anillos de las escamas.

En las poblaciones de *G. holbrooki* estudiadas en la Península Ibérica se han encontrado estructuras de edad similares: 0+, 1+ y 2+ para hembras; 0+ y 1+ en machos, constituyendo la clase 0+ más del 60% de la población (Fernández-Delgado, 1989; Moreno-Valcárcel, 2008). No obstante, la clase de edad 3+ ha sido constatada para hembras en las poblaciones de Aguas de Moura (Portugal), Delta del Ebro y Rambla Salada de Fortuna (Murcia), también con una notable escasez de individuos (Da Franca y Da Franca, 1953; Vargas y De Sostoa, 1996; Moreno-Valcárcel, 2008).

Las poblaciones de *Gambusia* se estructuran en dos cohortes principales (cohortes 1+ y 0+) con sustitución generacional a mitad del período reproductor. Al final de la época reproductora la población está compuesta principalmente por los individuos recién nacidos, ya que los 1+ van muriendo por el esfuerzo realizado en la reproducción. No obstante, en el caso de las hembras, una proporción de 1+ sobrevive a la estación reproductora y al invierno, pereciendo durante la siguiente estación reproductora (Fernández-Delgado, 1989; Vargas y De Sostoa, 1996; Fernández-Delgado y Rossomanno, 1997; Pérez-Bote y López, 2005).

Existe una correlación negativa entre la talla de los individuos y la tasa de crecimiento en el caso de las hembras (Vargas y De Sostoa, 1996), lo que indica que la tasa de crecimiento es máxima durante los primeros meses de vida. Las máximas tasas de crecimiento se dan a finales de primavera y principios de verano, con el aumento de temperaturas y de la disponibilidad de alimento (Fernández-Delgado, 1989; Vargas, 1993; Cabral y Marques, 1999; Pérez-Bote y López, 2005). Las hembras alcanzan mayores tamaños que los machos, ya que éstas continúan creciendo durante toda su vida mientras que los machos disminuyen en gran medida e incluso detienen el crecimiento una vez desarrollado el gonopodio (Krumholz, 1948).

En ríos mediterráneos, la mayoría de los individuos muestreados (85,3%) pertenecen a la edad 0, el 13,7% a la edad 1 y el 0,9% a la edad 2, aunque estas proporciones varían en relación con la latitud y la distancia al mar. La frecuencia de individuos de las edades 1 y 2 aumenta hacia el sur. El tamaño según edades se relaciona con la distancia al mar en machos, siendo mayor en tramos superiores. En tramos inferiores de los ríos y en latitudes inferiores hay un mayor esfuerzo reproductivo y una condición física peor. Independientemente de la talla, los grupos de edad difieren en su esfuerzo reproductivo y en su variación a lo largo de gradientes espaciales. La talla no varía con la latitud pero aumenta en los tramos superiores de los ríos (Carmona-Catot et al., 2011)<sup>1</sup>.

En dos poblaciones situadas en arroyos salinos del sureste ibérico que varían en sus condiciones de salinidad, la esperanza de vida es corta, hay un periodo extenso de reclutamiento con emergencia masiva de juveniles y un crecimiento rápido durante los primeros meses de vida. En el medio hipersalino, el reclutamiento es menos intenso (6,9% de juveniles frente al 46,4%) y el periodo de reclutamiento termina antes que en el medio menos salino, aunque la abundancia, la condición hepática y la condición somática de las hembras eran



más elevadas. Los incrementos temporales de salinidad disminuyen la abundancia, el reclutamiento y la condición somática y hepática (Ruiz-Navarro et al., 2011)<sup>1</sup>.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 18-02-2015; 2. Alfredo Salvador. 16-11-2017

### Interacciones con otras especies

En la Península Ibérica se ha observado cómo 35 especies de peces disminuyeron su abundancia y área de distribución paulatinamente tras la introducción de *G. holbrooki* (GEIB, 2006; Pyke, 2008), por lo que se ha determinado que esta especie constituye una amenaza para el resto de especies de peces nativas de la Península Ibérica (Elvira, 1998).

Este efecto negativo resulta especialmente destacado sobre las tres especies de ciprinodóntidos nativos de la península: *Aphanius iberus*, *Aphanius baeticus* y *Valencia hispanica* (Rincón et al., 2002; Caiola y De Sostoa, 2005; Alcaraz et al., 2008). Se ha constatado la competencia trófica y por el espacio, e incluso la depredación por parte de *G. holbrooki* sobre individuos jóvenes de *A. iberus*. En trabajos de experimentación en laboratorio se ha demostrado que en presencia de *G. holbrooki*, las tasas de alimentación de *A. iberus* y *V. hispanica* se reducen (Rincón et al., 2002; Caiola y De Sostoa, 2005).

La dieta primaveral de la gambusia y de *Aphanius iberus* en simpatria es muy similar. La gambusia parece ser mejor competidor porque en sus estómagos hay más alimento y hay menos estómagos vacíos. En zonas con menor salinidad, *A. iberus* tiene una alimentación más béntica, disminuye la intensidad de alimentación, tiene una dieta menos diversa y se solapa menos la dieta de ambas especies (Ruiz-Navarro et al., 2013a)<sup>1</sup>.

*Gambusia holbrooki* es más agresiva que *Aphanius iberus* y puede desplazarlo por competición por interferencia, especialmente a temperaturas más altas. Sin embargo, *G. holbrooki* reduce sus tasas de captura de alimento a bajas temperaturas (Carmona-Catot et al., 2013)<sup>2</sup>.

También afecta negativamente a la reproducción, ya que con frecuencia se dan persecuciones y ataques que aumentan la tasa de estrés, influyendo negativamente sobre aspectos reproductivos. Se ha comprobado cómo en presencia de *G. holbrooki*, se reduce hasta un 70% la reproducción de *A. iberus* (Rincón et al., 2002).

A su vez, el declive de poblaciones de anfibios en diversos sistemas acuáticos de la Península Ibérica a causa de la introducción de especies de peces exóticas, incluyendo *G. holbrooki*, ha sido mostrado en numerosas publicaciones. Así, Galán (1997) relaciona el declive de las poblaciones de anfibios en embalses de La Coruña con la introducción de especies exóticas, concretamente gambusia, carpín dorado (*Carassius auratus*) y cangrejo rojo americano (*Procambarus clarkii*). Se achaca la desaparición de tritón jaspeado (*Triturus marmoratus*), rana común (*Phelophylax perezi*) y ranita de San Antonio (*Hyla arborea*) en estanques de la provincia de Madrid a la introducción de gambusia, lucio y perca sol (Rivera y Sáez, 2003). Los impactos concretos sobre los anfibios resultan de la depredación de las puestas y la agresividad mostrada con los renacuajos (GEIB, 2006).

*G. holbrooki* ejerce un efecto negativo sobre las poblaciones larvianas de *Triturus pygmaeus*, habiéndose comprobado experimentalmente que tiene lugar por combinación de depredación directa, lesiones causadas por intentos de depredación y competición por los recursos tróficos (Cabrera-Guzmán et al., 2017)<sup>2</sup>.

En lo referente a la interacción de *G. holbrooki* con macroinvertebrados acuáticos, son escasas o nulas las publicaciones sobre sistemas acuáticos de la península. No obstante, en otros contextos geográficos se han constatado los efectos negativos que, como depredador, *G. holbrooki* provoca sobre la fauna de macroinvertebrados (Bence, 1988; National Parks and Wildlife Service, 2003; Leyse et al., 2003; Pyke, 2008). A su vez, existen referencias bibliográficas de los efectos directos de *G. holbrooki* sobre especies en peligro de extinción de dicho componente faunístico (National Parks and Wildlife Service, 2003).

Finalmente, elevadas densidades de *G. holbrooki* pueden causar perjuicios para el ecosistema completo, alterando las comunidades de macroinvertebrados, incrementando así la presencia de rotíferos y protozoos en las aguas, la descomposición del fitoplancton, la turbidez del agua y la aparición de procesos de eutrofización, favorecidos también por la elevada cantidad de

excrementos, incentivando el crecimiento de algas, reduciendo la cantidad de oxígeno y causando la desaparición de los organismos más sensibles (GEIB, 2006).

### Depredadores

Entre sus depredadores ibéricos se citan la perca americana (*Micropterus salmoides*) (Godinho et al., 1997) y la nutria (*Lutra lutra*) (Adrian y Delibes, 1987).

El murciélago ratonero patudo (*Myotis capaccinii*) caza sobre masas de agua generalmente insectos, aunque también captura peces. Un estudio realizado en Denia (Alicante) en el que se estudió la composición de la dieta en excrementos (n= 3059), comprobó que regularmente captura gambusias a lo largo del año. El tamaño de las gambusias capturadas era de 1,92-3,55 cm, significativamente menor que la media disponible (Aizpurúa et al., 2013)<sup>1</sup>.

### Parásitos y patógenos

En su rango de distribución nativo *G. holbrooki* es hospedadora de unas 50 especies de parásitos, sin embargo fuera de su rango de distribución natural la incidencia de parásitos disminuye, debido a las nuevas condiciones ambientales o a que los parásitos no pueden completar sus ciclos de vida (Dove, 2000).

Se ha estudiado la incidencia de parásitos en un gradiente latitudinal mediterráneo que abarca desde el sur de la Península Ibérica hasta el sur de Francia (Benejam et al., 2009). En este estudio se han detectado únicamente cestodos no identificados del orden Pseudophyllidea. La mayor incidencia de parásitos se da en los individuos recolectados en el sur de la península, los cuales producen una merma de la condición de los peces, con un efecto mayor sobre los individuos más grandes y marginalmente mayor sobre los machos de la población.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 18-02-2015; 2. Alfredo Salvador. 16-11-2017

### Actividad

No hay datos ibéricos. *G. holbrooki* no muestra movimientos estacionales entre hábitats, no obstante, sí que muestra variaciones a lo largo del día. Durante las horas de luz la localización puede responder a patrones espaciales o temporales de temperatura, y durante la noche se encuentra inmóvil sobre el fondo de las zonas de profundidad (Pyke, 2005).

### Movimientos

No hay datos ibéricos. La gambusia se dispersa mejor en aguas profundas, aunque también es capaz de dispersarse en zonas someras de 3 mm de profundidad. Se ha comprobado también que los obstáculos físicos como la vegetación ralentizan o inhiben la dispersión y que ésta aumenta con la disminución de la corriente del agua (Brown, 1985; Congdon, 1994; Alemadi y Jenkins, 2008). Se han observado tasas de dispersión de 0,01 m/s, y debido a que la luz no influye en el comportamiento dispersivo, se puede estimar una tasa diaria de dispersión de 860 m/día (Alemadi y Jenkins, 2008).

Se han registrado cambios temporales de frecuencias alélicas en relación con inundaciones estacionales. Hay flujo de genes río abajo y mayor conectividad en tramos bajos, lo que incrementa la diversidad genética. Se ha estimado que hasta el 50% de los individuos son dispersantes (Díez del Molino et al., 2016)<sup>1</sup>.

Se ha estimado la velocidad crítica de natación en 14,11 cm/s<sup>-1</sup> (Srean et al., 2017)<sup>1</sup>.

### Dominio vital

No hay datos ibéricos.

## Patrón social y comportamiento

No hay datos ibéricos.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 16-11-2017

## Bibliografía

- Adrian, M. I., Delibes, M. (1987). Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW Spain. *Journal of Zoology*, 212 (3): 399-406.
- Aizpurúa, O., Garin, I., Alberdi, A., Salsamendi, E., Baagoe, H., Aihartza, J. (2013). Fishing Long-Fingered Bats (*Myotis capaccinii*) Prey Regularly upon Exotic Fish. *Plos One*, 8 (11): e80163.
- Alcaraz, C., Bisazza, A., García-Berthou, E. (2008). Salinity mediates the competitive interactions between invasive mosquitofish and an endangered fish. *Oecologia*, 155: 205-213.
- Alcaraz C., García-Berthou, E. (2007). Life history variation of invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biological Conservation*, 139: 83-92.
- Alemadi, S. D., Jenkins, D. G. (2008). Behavioral constraints for the spread of the eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Poeciliidae). *Biological Invasions*, 10: 59-66.
- Al-Johany, A. M., Yousuf, M. (1993). Thermal ecology of two freshwater fishes *Aphanius dispar* and *Gambusia affinis* from Central Saudi Arabia. *Arab Gulf Journal Scientific Research*, 11 (2): 241-251.
- Andreasen J. K. (1985). Insecticide resistance in mosquitofish of the lower Rio Grande Valley of Texas-And ecological hazard? *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 14: 573-577.
- Andreu-Soler, A. (2008). *La ictiofauna continental de la Región de Murcia: distribución, problemática y propuestas para su conservación*. Tesis doctoral. Universidad de Murcia.
- Angus R. A. (1983). Phenol tolerance in populations of Mosquitofish from polluted and nonpolluted areas. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112: 794-799.
- Angus, R. A, Stanko, J., Jenkins, R. L., Watson, R. D. (2005). Effects of 17 $\alpha$ - ethynylestradiol on sexual development of male western mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C*, 140: 330-339.
- Arthington, A. H., Marshall, C. J. (1999). Diet of the mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in an Australia Lake and potential for competition with indigenous fish species. *Asian Fisheries Science*, 12: 1-16.
- Batty, J., Lim, R. (1999). Morphological and reproductive characteristics of male mosquitofish (*Gambusia affinis holbrooki*) inhabiting Sewage-contaminated waters in New South Wales, Australia. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 36: 301-307.
- Bence, J. R. (1988). Indirect Effects and Biological Control of Mosquitoes by Mosquitofish. *The Journal of Applied Ecology*, 25 (2): 505-521.
- Benejam, L., Alcaraz, C., Nasal, P., Simon-Levert, G., García-Berthou, E. (2009). Life history and parasites of the invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a latitudinal gradient. *Biological Invasions*, 11 (10): 2265-2277.
- Bisazza, A., Pilastro, A., Palazzi, R., Marin, G. (1996). Sexual behaviour of immature male eastern mosquitofish: a way to measure intensity of intra-sexual selection? *Journal of Fish Biology*, 48: 726-737.
- Bisazza, A., Vaccari, G., Pilastro, A. (2001). Female mate choice in a mating system dominated by male sexual coercion. *Behavioral Ecology*, 12 (1): 59-64.

- Blanco, S., Romo, S., Villena, M. J. (2004). Experimental study on diet of mosquitofish (*G. holbrooki*) under different ecological condition in a shallow lake. *International Review of Hydrobiology*, 89 (3): 250-262.
- Bortone, S. A., Cody, R. P. (1999). Morphological Masculinization in Poeciliid Females from a Paper Mill Effluent Receiving Tributary of the *St. Johns River, Florida, USA*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 63: 150-156.
- Brown, K. L. (1985). Demographic and genetic characteristics of dispersal in the mosquitofish, *Gambusia affinis* (Piscis: Poeciliidae). *Copeia*, 1985 (3): 597-612.
- Brown-Peterson, N., Peterson, M. S. (1990). Comparative life history of female mosquitofish, *Gambusia affinis*, in tidal freshwater and oligohaline habitats. *Environmental Biology of Fishes*, 27: 33-41.
- Cabral, J. A., Marques J. C. (1999). Life history, population dynamics and production of eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae), in rice fields of the lower Mondego River Valley, western Portugal. *Acta Oecologica*, 20 (6): 607-620.
- Cabral, J. A., Mieriro, C. L., Marques, J. C. (1998). Environmental and biological factors influence the relationship between a predator fish, *Gambusia holbrooki*, and its main prey in rice fields of the Lower Mondego River Valley (Portugal). *Hydrobiologia*, 382: 41-51.
- Cabrera-Guzmán, E., Díaz-Paniagua, C., Gómez-Mestre, I. (2017). Competitive and predatory interactions between invasive mosquitofish and native larval newts. *Biological Invasions*, 19 (5): 1449-1460.
- Caiola, N., 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.
- Carmona-Catot, G., Benito, J., García-Berthou, E. (2011). Comparing latitudinal and upstream-downstream gradients: life history traits of invasive mosquitofish. *Diversity and Distributions*, 17 (2): 214-224.
- Carmona-Catot, G., Magellan, K., García-Berthou, E. (2013). Temperature-Specific Competition between Invasive Mosquitofish and an Endangered Cyprinodontid Fish. *Plos One*, 8 (1): e54734.
- Casterlin, M. E., Reynolds, W.W. (1977). Aspects of habitat selection in the mosquitofish *Gambusia affinis*. *Hydrobiologia*, 55 (2): 125-127.
- Cech, J. J., Schwab, R. G., Coles, W. C., Bridges, B. B. (1992). Mosquitofish reproduction: effects of photoperiod and nutrition. *Aquaculture*, 101: 361-369.
- Clarke, G. M., Grosse, S., Matthews, M., Catling, P. C., Baker, B., Hewitt, C. L., Crowther, D., Saddler, S. R. (2000). *State of the environment indicators for exotic environment pest species*. CSIRO and Resources and Environment, State of Environment Technical Paper Series.
- Congdon, B. C. (1994). Characteristics of dispersal in the eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki*. *Journal of Fish Biology*, 45: 943-952.
- Condon, H. L., Wilson, R. S. (2006). Effect of the thermal acclimation on female resistance to forced matings in the eastern mosquitofish. *Animal Behaviour*, 72: 858-593.
- Constantz, G. D. (1989). Reproductive biology of Poeciliid fishes. Pp. 33-50. En: Meffe G. K., Snelson, F. F. (Eds.). *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey.
- Dadda, M., Pilastro, A., Bisazza, A. (2005). Male sexual harassment and female schooling behaviour in the eastern mosquitofish. *Animal Behaviour*, 70: 463-471.
- Da Franca, M., Da Franca, P. (1953). Contribução para o conhecimento da biologia de *Gambusia holbrooki* (Girard) aclimatada en Portugal. *Arquivos do Museu Bocage*, 25: 39-87.

- De Buen, F. (1935). Fauna ictiológica. Catálogo de los peces ibéricos: de la planicie continental, aguas dulces, pelágicas y de los abismos próximos. *Notas Res. Inst. Esp. Oceanografía*, Ser. 2, 88: 1-89.
- Díez del Molino, D., Araguas, R. M., Vera, M., Vidal, O., Sanz, N., García-Marín, J. L. (2016). Temporal genetic dynamics among mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) populations in invaded watersheds. *Biological Invasions*, 18 (3): 841-855.
- Díez del Molino, D., Carmona-Catot, G., Araguas, R. M., Vidal, O., Sanz, N., García-Berthou, E., García-Marín, J. L. (2013). Gene Flow and Maintenance of Genetic Diversity in Invasive Mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *PLoS ONE*, 8 (12): e82501.
- Doadrio, I. (2002). *Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Secretaría General de Medio Ambiente. Ministerio de Medio Ambiente.
- Doadrio, I., Perea, S., Garzón-Heydt, P., González, J. L. (2011). *Ictiofauna Continental Española. Bases para su seguimiento*. Dirección General Medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid. 610 pp.
- Drysdale, D. T., Bortone, S. A. (1989). Laboratory induction of intersexuality in the mosquitofish, *Gambusia affinis*, using paper milt effluent. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 43: 611-617.
- Dziuk, L. J., Plapp, F.W. (1973). Insecticide resistance in mosquitofish from Texas. *Bulletin of Environmental Contamination & Toxicology*, 9 (1): 15-19.
- Edwards, T. M., Miller, H. D., Guillete Jr, L. J. (2006). Water quality influences reproduction in female mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) from eight Florida Springs. *Monographs. Environmental Health Perspectives*, 114.
- Elvira, B. (1998). Impact of introduced fish on the native freshwater fish fauna of Spain. Pp. 186-190. En: Cowx, I. G. (Ed.). *Stocking and Introduction of Fish*. Fishing News Books, Oxford.
- Farley, D. G. (1980). Prey selection of the mosquitofish *Gambusia affinis* in Fresno County rice fields. *Proc. Calif. Mosq. and Vect. Control Association*, 48: 51-55.
- Fernández-Delgado, C. (1989). Life-history patterns of the mosquito-fish, *Gambusia affinis*, in the estuary of the Guadalquivir river of south-west Spain. *Freshwater Biology*, 22 (3): 395-404.
- Fernández-Delgado, C., Rossomanno, S. (1997). Reproductive biology of the mosquitofish in a permanent lagoon in south-west Spain: two tactics for one species. *Journal of Fish Biology*, 51: 80-92.
- Fraile, B., Sáez, F. J., Vicentini, C. A., De Miguel, M. P., Paniagua, R. (1993). Effects of photoperiod on spermatogenesis in "*Gambusia affinis holbrooki*"(Teleostei: Poeciliidae) during the period of testicular quiescence. *Journal of Zoology*, 230 (4): 651-658.
- Fraile, B., Sáez, F. J., Vicentini, C. A., González, A., De Miguel, M. P., Paniagua, R. (1994). Effects of temperature and photoperiod on the *Gambusia affinis holbrooki* testis during the spermatogenesis period. *Copeia*, 1994 (1): 216-221.
- Galán P. (1997). Declive de poblaciones de anfibios en dos embalses de La Coruña (Noroeste de España) por introducción de especies exóticas. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 8: 38-40.
- García-Berthou, E. (1999). Food of introduced mosquitofish, ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology*, 55: 135-147.
- GEIB (2006). *Las 20 especies exóticas invasoras más dañinas presentes en España*. GEIB, Serie Técnica N. 2. 116 pp.
- Geiser, S. W. (1923). Notes Relative to the Species of *Gambusia* in the United States. *American Midland Naturalist*, 8: 175-188.

- Gisbert, E., Cardona, L., Castello, F. (1996). Resource partitioning among planktivorous fish larvae and fry in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 43 (6): 723-735.
- Godinho, F. N., Ferreira, M. T., Cortes, R. V. (1997). The environmental basis of diet variation in pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*, along an Iberian river basin. *Environmental Biology of Fishes*, 50 (1): 105-115.
- Hermoso, V., Blanco-Garrido, F., Prenda, J. (2008). Spatial distribution of exotic fish species in the Guadiana river basin, with two new records. *Limnetica*, 27(1): 189-194.
- Horn, M. J., Steward, A. J. (1990). *Response of Mosquitofish (Gambusia affinis) population of seasonally unpredictable perturbations*. Environmental Sciences Division.
- Horth, L. (2003). Melanic body colour and aggressive mating behaviour are correlated traits in male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *The Royal Society of London Research*, 45: 25-35.
- Hubbs, C. (2000). Survival of *Gambusia affinis* in a hostiles environment. *The Southwestern Naturalist*, 45 (4): 521-522.
- Hughes, A. L. (1985). Seasonal changes in fecundity and size at first reproduction in an Indiana population of the mosquitofish *Gambusia affinis*. *American Midland Naturalist*, 114 (1): 30-36.
- Krumholz, L. A. (1948). Reproduction in the western mosquitofish, *Gambusia affinis affinis* (Baird & Girard), and its use in mosquito control. *Ecological Monographs*, 18: 1-43.
- Leyse, K. E., Lawler, S. P., Strange, T. (2003). Effects of an alien fish, *Gambusia affinis*, on an endemic California fairy shrimp, *Lindleriella occidentalis*: implications for conservation of diversity in fishless waters. *Biological Conservation*, 10: 35-46.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M. (2004). *100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A selection from the Global Invasive Species Database*. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). Suiza.
- Lozano Rey, L. (1935). *Los peces fluviales de España*. Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid. 390 pp.
- Marsh-Matthews, E., Brooks, M., Deaton, R., Tan, H. (2005). Effects of maternal and embryo characteristics on post-fertilization provisioning in fishes of the genus *Gambusia*. *Oecologia*, 144: 12-14.
- Martin, R. G. (1975). Sexual and aggressive behaviour, density and social structure in a natural population of mosquitofish, *Gambusia affinis holbrooki*. *Copeia*, 1975 (3): 445-454.
- Meffe, G. K. (1986). Cannibalism, food availability and reproduction in mosquitofish: a critique. *The American Naturalist*, 6: 897-901.
- Meffe, G. K. (1987). Embryo size variation in mosquitofish: Optimality vs Plasticity in Propagule Size. *Copeia*, 1987 (3): 762-768.
- Meffe, G. K. (1992). Plasticity of life-history characters in eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) in response to thermal stress. *Copeia*, 1992 (1): 94-102.
- Meffe, G. K., Snelson, F. F. (1989). An ecological overview of Poeciliid fishes. Pp. 13-31. En: Meffe, G. K., Snelson, F. F. (Ed.). *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey.
- Milton, D. A., Arthington, A. H. (1983). Reproductive biology of *Gambusia holbrooki* (Baird and Girard), *Xiphophorus helleri* (Günther) and *X. maculatus* (Heckel) (Pisces; Poeciliidae) in Queensland, Australia. *Journal of Fish Biology*, 23: 23-41.
- Moreno Valcárcel, R. (2008). *Biología de Gambusia holbrooki (Girard 1859) aplicada a su gestión y control en LICs de la Región de Murcia*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Murcia.

- Moreno-Valcárcel, R., Ruiz-Navarro, A., Torralva, M., Oliva-Paterna, F. J. (2011). First record of Siamese twins in Eastern Mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Girard 1859). *Limnetica*, 30 (1): 1-3.
- Murphy, C. A., Grenouillet, G., García-Berthou, E. (2015). Natural abiotic factors more than anthropogenic perturbation shape the invasion of Eastern Mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Freshwater Science*, 34 (3): 965-974.
- Nájera, L. (1943). Datos sobre la distribución de la *Gambusia holbrooki* en la provincia de Córdoba. *Actualidad Médica*, 19: 210-216.
- Nájera Angulo, L. (1944). Sobre la identificación de la *Gambusia holbrooki*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biología)*, 42: 51-55.
- Nájera, L. (1946). La *Gambusia holbrooki* en España. *Anales de la Asociación Española para el Progreso de las Ciencias*, 11 (4): 837-846.
- National Parks and Wildlife Service (2003). *Predation by Gambusia holbrooki- The Plague Minnow*. NPWS. Hurstville. Australia. 62 pp.
- Nelson, J. S. (1983). The Tropical Fish Fauna in Cave and Basin Hotsprings Drainage, Banff National Park, Alberta. *The Canadian Field-Naturalist*, 97 (3): 255-261.
- Oscoz, J., Miranda, R., Leunda, P. M. (2008). Additional records of eastern mosquitofish *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859) for the River Ebro basin (Spain). *Aquatic Invasions*, 3: 108-112.
- Parks, L. G., Lambright, C. S., Orlando, E. F., Guillette Jr., L. J., Ankleyand, G. T., Gray Jr, L. E. (2001). Masculinization of Female Mosquitofish in Kraft Mill Effluent- Contaminated Fenholloway River Water Is Associated with Androgen Receptor Agonist Activity. *Toxicological Sciences*, 62: 257-267.
- Parks, L. G., Lambright, C. S., Orlando, E. F., Guillette Jr., L. J., Ankleyand, G. T., Gray Jr, L. E. (2001). Masculinization of Female Mosquitofish in Kraft Mill Effluent- Contaminated Fenholloway River Water Is Associated with Androgen Receptor Agonist Activity. *Toxicological Sciences*, 62: 257-267.
- Peden, A. E. (1973). Variation in anal spot expression of gambusiin females and its effect on male courtship. *Copeia*, 1973: 250-263.
- Pena, J. C., Domínguez, J. (1985). Contribución al conocimiento de la ictiofauna leonesa: la gambusia (*Gambusia affinis holbrooki*, 1859). *Tierras de León*, 61: 103-114.
- Pérez-Bote J. L., López, M. T. (2005). Life-history pattern of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki* (Baird & Girard, 1854), in a Mediterranean-type river: the River Guadiana (SW Iberian Peninsula). *Italian Journal of Zoology*, 72: 241-248.
- Pyke, G. H. (2005). A review of the biology of *Gambusia holbrooki* and *G. affinis*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15: 339-365.
- Pyke, G. H. (2008). Plague Minnow or Mosquito Fish? A Review of the Biology and Impacts of Introduced *Gambusia* Species. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 39: 171-191.
- Reznick, D. (1981). "Grandfather effects": The genetics of interpopulation differences in offspring size in the mosquito fish. *Evolution*, 35 (5): 941-953.
- Reznick, D. N., Miles, D. B. (1989). A review of life history patterns in Poeciliid fishes. Pp. 125-148. En: Meffe, G. K., Snellson, F. F. (Eds.). *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, New Jersey.
- Rincón, P. A., Correas, A. M., Morcillo, F., Risueño, P., Lobón-Cerviá, J. (2002). Interaction between the introduced eastern mosquitofish and two autochthonous Spanish toothcarps. *Journal of Fish Biology*, 61 (6): 1560-1585.

Rivera, X., Sáez, R. (2003). La fauna acuática introducida y su impacto sobre los anfibios y reptiles. *Quercus*, 205: 22-27.

Rodríguez-Climent, S., Caiola, N., Ibáñez, C. (2013). Salinity as the main factor structuring small-bodied fish assemblages in hydrologically altered Mediterranean coastal lagoons. *Scientia Marina*, 77 (1): 37-45.

Rodríguez Jiménez, A. J. (1989). Hábitos alimenticios de *Micropterus salmoides* (Pisces: Centrarchidae), *Lepomis gibbosus* (Pisces: Centrarchidae) y *Gambusia affinis* (Pisces: Poeciliidae) en las orillas del embalse de Proserpina (Extremadura, España). *Limnetica*, 5: 13-20.

Rodríguez-Jiménez, A. J. (1987). Relaciones tróficas de una comunidad íctica, durante el estío en el río Aljucén (Extremadura, España). *Miscel.lània Zoològica*, 11: 249-256.

Ruiz-Navarro, A., Moreno-Valcárcel, R., Torralva, M., Oliva-Paterna, F. J. (2011). Life-history traits of the invasive fish *Gambusia holbrooki* in saline streams (SE Iberian Peninsula): Does salinity limit its invasive success? *Aquatic Biology*, 13 (2): 149-161.

Ruiz-Navarro, A., Torralva, M., Oliva-Paterna, F. J. (2013a). Trophic overlap between cohabiting populations of invasive mosquitofish and an endangered toothcarp at changing salinity conditions. *Aquatic Biology*, 19 (1): 1-11.

Ruiz-Navarro, A., Verdiell-Cubedo, D., Torralva, M., Oliva-Paterna, F. J. (2013b). Removal control of the highly invasive fish *Gambusia holbrooki* and effects on its population biology: learning by doing. *Wildlife Research*, 40 (1): 82-89.

Ruiz-Navarro, A., Verdiell-Cubedo, D., Torralva, M., Oliva-Paterna, F. (2013c). Dilution stress facilitates colonization of invasive mosquitofish in a saline Mediterranean stream: population biology response. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 23 (1): 77-87.

Saiki, M. K., Martin, B. A., May, T. W. (2004). Reproductive status of western mosquitofish inhabiting selenium-contaminated waters in the Grassland Water District, Merced County, California. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 47: 363-369.

Scalici, M., Avetrani, P., Gibertini, G. (2007). Mosquitofish life history in a Mediterranean wetland. *Journal of Natural History*, 41 (13-16): 887-900.

Scrimshaw, N. S. (1944). Superfetation in poeciliid fishes. *Copeia*, 1944: 180-183.

Srean, P., Almeida, D., Rubio-Gracia, F., Luo, Y., García-Berthou, E. (2017). Effects of size and sex on swimming performance and metabolism of invasive mosquitofish *Gambusia holbrooki*. *Ecology of Freshwaterfish*, 26 (3): 424-433.

Stanko, J. P., Angus, R. A. (2007). In vivo assessment of the capacity of androstenedione to masculinize females mosquitofish (*Gambusia affinis*) exposed through dietary and static renewal methods. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 26 (5): 920-926.

Stearns, S. C. (1975). *The evolution and expression of life-history traits in stable and fluctuating environments: the introduction of mosquitofish *Gambusia affinis* to Hawaii*. Ph. D. Thesis. Univ. British Columbia.

Tedesco, P. A., Benito, J., García-Berthou, E. (2008). Size-independent age effects on reproductive effort in a small, short-lived fish. *Freshwater Biology*, 53 (5): 865-871.

Turner, C. L. (1937). Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. *The Biological Bulletin*, 72 (2): 145-164.

Vargas Pera, M. J. (1993). *Interacción entre *Aphanius iberus* y *Gambusia holbrooki* en el delta del Ebro: sus ciclos biológicos y ecologías tróficas*. Tesis doctoral, Universitat de Barcelona.

Vargas, M. J., De Sostoa, A. (1996). Life history of *Gambusia holbrooki* (Pisces, Poeciliidae) in the Ebro delta (NE Iberian Peninsula). *Hydrobiologia*, 341 (3): 215-224.



Vera, M., Díez del Molino, D., García-Marín, J. L. (2016). Genomic survey provides insights into the evolutionary changes that occurred during European expansion of the invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Molecular Ecology*, 25 (5): 1089-1105.

Vidal, O., García-Berthou, E., Tedesco, P. A., García-Marín, J. L. (2010). Origin and genetic diversity of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) introduced to Europe. *Biological Invasions*, 12 (4): 841-851.

Wooten, M. C., Scribner, K. T., Smith, M. H. (1988). Genetic Variability and Systematics of *Gambusia* in Southeastern United States. *Copeia*, 1988 (2): 283-289.

Wourms, J. P. (1981). Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *American Zoologist*, 21: 473-515.

Wourms, J. P., Grove, B. D., Lombardi, J. (1988). The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. En: Hoar, N. S., Randall, D. J. (Eds.). *Fish Physiology*. Academic Press, San Diego.

Zamora, L., Moreno-Amich, R. (2003). Distribució i avaluació de les poblacions de peixos a la conca del riu Daro (Girona). *Scientia Gerundensis*, 26: 15-28.

Zeng, Y., Díez del Molino, D., Vidal, O., Vera, M., García-Marín, J. L. (2017). Multiple paternity and reproduction opportunities for invasive mosquitofish. *Hydrobiologia*, 795 (1): 139-151.