



FISIOLOGÍA COMPORTAMENTAL DE LOS PECES

una guía integral

Natalia Villamizar Villamizar

Fisiología comportamental de los peces: una guía integral

Natalia Villamizar Villamizar

Catalogación en la publicación – Biblioteca Nacional de Colombia

Villamizar Villamizar, Natalia, autor

Fisiología comportamental de los peces : una guía integral / Natalia Villamizar Villamizar. -- Primera edición. -- Santa Marta : Editorial Unimagdalena, 2025.

1 recurso en línea: PDF.

Incluye datos curriculares de la autora -- Incluye referencias bibliográficas de la autora.

ISBN 978-958-746-894-6 (IBD) -- 978-958-746-896-0 (pdf) -- 978-958-746-895-3 (epub)

1. Peces - Hábitos y conducta - Guías 2. Peces - Fisiología - Guías 3. Genética de la conducta animal

CDD: 597.15 ed. 23

CO-BoBN- a1156515

Primera edición, agosto de 2025

2025 © Universidad del Magdalena. Derechos Reservados.

Editorial Unimagdalena

Calle 29H3 n.º 22-01

Edificio de Innovación y Emprendimiento

(57 - 605) 4381000 Ext. 1888

Santa Marta D.T.C.H. - Colombia

editorial@unimagdalena.edu.co

<https://editorial.unimagdalena.edu.co>

Rector: Pablo Vera Salazar

Vicerrector de Investigación: Jorge Enrique Elías-Caro

Coordinadora de Publicaciones y Fomento Editorial: Angélica María Cortes Martínez

Diseño editorial: Luis Felipe Márquez Lora

Diagramación: Eduard Hernández Rodríguez

Diseño de portada generado con ayuda de inteligencia artificial

Revisión de estilo: Jasmín Elena Bedoya González

Santa Marta, Colombia, 2025

ISBN: 978-958-746-896-0 (pdf)

ISBN: 978-958-746-895-3 (epub)

ISBN: 978-958-746-894-6 (IBD)

DOI: <https://doi.org/10.21676/9789587468960>

Impreso y hecho en Colombia - Printed and made in Colombia

Xpress Estudio Gráfico y Digital S.A.S. - Xpress Kimpres (Bogotá)

La UNIVERSIDAD DEL MAGDALENA, en su calidad de editora y titular de derechos patrimoniales de autor, y en su propósito de contribuir con la difusión y divulgación del conocimiento, la producción intelectual y la educación, dispone autorizar la reproducción impresa así como su distribución, reproducción digital y puesta a disposición de la totalidad o parte del presente libro de manera libre y gratuita, en tanto se mantenga la integridad del texto y se dé la correspondiente cita a sus autores y mención institucional. No se autoriza la realización de versiones derivadas ni traducciones o adaptaciones. Queda prohibida la comercialización o venta a cualquier título de este material.



OPEN ACCESS

Las opiniones expresadas en esta obra son responsabilidad de los autores y no comprometen al pensamiento institucional de la Universidad del Magdalena, ni generan responsabilidad frente a terceros.

Contenido

Introducción.....	9
Capítulo 1. Sistemas sensoriales, cognición y comunicación	13
Neurología del comportamiento	20
Sistemas sensoriales.....	24
Cognición	29
Comunicación.....	39
Otras habilidades.....	45
Genética del comportamiento	48
Capítulo 2. Reloj biológico.....	53
Señales ambientales.....	53
Sincronización del comportamiento.....	56
Ritmos de actividad y alimentación.....	66
Sincronización de los patrones de actividad	66
Ritmos de alimentación	76
Ritmos de Crecimiento y Desarrollo	80
El Ciclo Celular	80
Desarrollo y Crecimiento.....	82
Capítulo 3. Fisiología y comportamiento reproductivo.....	88
Determinación sexual.....	88

Células germinales	88
Determinación Sexual Genética (DSG)	89
Determinación Sexual Poligénica (DSP)	92
Diferenciación sexual.....	95
Desarrollo gonadal.....	96
Estrategias de diferenciación sexual	97
Ejes de control hormonal y gametogénesis	101
Estrategias reproductivas y comportamentales	105
Mecanismos de apareamiento	105
Selección sexual.....	106
Ritmos de reproducción.....	111
Capítulo 4. Ecología del comportamiento y bienestar animal.....	116
La alimentación.....	118
Comportamiento social	123
Defensa grupal contra depredadores	124
Alimentarse en grupos	128
Comportamiento cooperativo	129
Adaptaciones y disruptores comportamentales.....	134
Pesca y acuicultura.....	134
Parasitismo.....	140
Contaminación.....	143
Cambio climático	146
Bienestar animal	150
¿Sienten los peces dolor y estrés?	152
Lineamientos para el bienestar animal.....	154
Factores de estrés en especies de interés comercial	155

Capítulo 5. Métodos de estudio del comportamiento	160
Estudios clásicos, dirigidos y comparativos	162
Tecnologías electrónicas y digitales.....	165
Sistemas de visión	165
Sensores acústicos	173
Sensores infrarrojos y de activación directa	174
Biosensores	175
Radioteleetría	177
Sistemas de control de variables.....	178
Los peces como modelo de estudio.....	180
Herramientas moleculares.....	181
Referencias.....	185
La autora.....	262

Índice de figuras

Fig. 1. Neurobiología del comportamiento en peces.....	22
Fig. 2. Ejemplos de investigaciones científicas divulgadas por la prensa general sobre las habilidades de diferentes grupos animales	30
Fig. 3. Uso de herramientas reportado en peces. A) Zona de coral establecida para fragmentar a los erizos de mar por impacto, B) Uso de hojas para el transporte de huevos, C) Cálculo de velocidad, fuerza y dirección del disparo de agua en la captura de alimento y D) Producción de corrientes de agua para extraer a presas de su refugio	36
Fig. 4. Espectro electromagnético donde se resalta el rango de luz visible	54

Fig. 5. Ubicación de la ventana y órgano pineal en las especies <i>Cordylancistrus tayrona</i> y <i>Hemibrycon</i> sp.....	58
Fig. 6. Control fotoperiódico de las funciones neuroendocrinas en los peces. El sistema fotoneuroendocrino parece estar organizado como una red de unidades oscilatorias independientes e interconectadas sensibles a la luz en la retina, la pineal y, tal vez, en el cerebro	59
Fig. 7. Ilustración del nivel de actividad y ciclo de concentración de melatonina diarios en un organismo diurno (A) y nocturno (B) típicos	67
Fig. 8. Diapausa embrionaria como un mecanismo de supervivencia sincronizado al ciclo de sequía y lluvia	71
Fig. 9. Mecanismos moleculares involucrados en la determinación sexual de los teleósteos.	91
Fig. 10. Factores ambientales y sociales que actúan sobre la determinación sexual de peces con genotipo XX	98
Fig. 11. Ilustración de la esteroidogénesis en peces	102
Fig. 12. Secuencia del proceso de depredación y momentos de aprendizaje presa/depredador	121
Fig. 13. Efecto del tamaño del cardumen de peces (mugílidos, clupeidos, ciprínidos y poecílidos) sobre el éxito de la captura de varios depredadores (calamar, sepia, lucio y perca).Fuente: elaboración propia con base en Neil y Cullen (1974).....	125
Fig. 14. Vía de factores de estrés causados por las pesquerías (algunos compartidos con las prácticas de cosecha en acuicultura) teniendo como paso inicial la captura y finalizando con los posibles eventos de escape o liberación (pesca deportiva).	156
Fig. 15. Uso de cilindro rotatorio (temporizador) con segmentos para la recogida de huevos según la hora del día (A). Ritmo diario de puesta según el conteo de huevos recogidos del cilindro (B).....	163
Fig. 16. Dispositivos utilizados para la investigación del comportamiento en peces. A) Acuario segmentado para el estudio de la selección sexual por características fenotípicas. B) Laberinto con extremos de distintos colores y análisis de imagen para el estudio de la preferencia del entorno en peces cebra <i>D. rerio</i> transgénicos.	167

Fig. 17. Aplicación de iluminación LED en espectros blanco, rojo y azul para el estudio de los patrones de distribución de <i>Artemia</i> sp. utilizando un software de análisis de imagen 2D.	168
Fig. 18. Estudio de la actividad locomotora de larvas de pez cebra (<i>D. rerio</i>) bajo diferentes tratamientos de temperatura en donde el agua es enfriada (E) o calentada (C) previamente bajo un protocolo constante o de termociclos (T, temporizador) antes de surtir a los diferentes acuarios (A) en donde se encuentran las placas de pocillos con larvas. Las filmaciones de video se analizan con el software F-Tracker para cuantificar los movimientos de cada larva.....	169
Fig. 19. Estudio de la actividad locomotora a través de detectores de movimiento infrarrojo y su posterior análisis para la construcción de actogramas.....	175
Fig. 20. Estudio de la acidificación sobre el desarrollo temprano del bocachico <i>P. magdalenae</i> con control automatizado de variables (IKS, Aquastar).	179

Introducción

Siendo estudiante de grado de Biología Marina e iniciando el nuevo siglo me enfrenté a la difundida e inentendible realidad acerca de la percepción que tenemos sobre las capacidades cognitivas y fisiológicas de los peces. Durante la presentación oral de mi trabajo de pregrado, cuya temática era el comportamiento reproductivo del caballito de mar *Hippocampus redi*, un académico cuestionó el uso de la palabra «aprendizaje» cuando describía mis resultados. Afortunadamente, había tenido la oportunidad de escribir mi tesis en la biblioteca del Imperial College de Londres, en donde la sección de libros acerca del comportamiento animal era, quizá, más grande que la biblioteca entera de mi universidad colombiana donde apenas contaba con un pequeño libro como fuente de información, siendo el conocimiento científico disponible en internet significativamente incipiente. Por lo tanto, pude enfrentar (o eso creo) de manera exitosa dicho cuestionamiento. El pensar que los peces son incapaces de realizar procesos cognitivos y conductuales complejos, al mismo tiempo que ser ajenos al dolor, al miedo y al estrés, por equivocado que me pareciera, tenía su lógica: la información sobre la temática no estaba lo suficientemente difundida y en algunos casos no era lo suficientemente convincente, incluso presentaba muchas incongruencias y no ocupaba un lugar prioritario en las áreas de investigación del momento. ¿Qué podría esperar de aquellos pescadores a quienes yo miraba con cara fúnebre mientras los peces capturados morían de asfixia saltando desesperadamente en un balde? Una vez me atreví a preguntar si no les daba pesar y alguna vez un pescador me respondió: «pues no, porque ellos no tienen sistema nervioso». A estas alturas de mi vida, recuerdo aquellos eventos y me convenzo cada vez más de que quien se dedica a estudiar las capacidades cognitivas de los peces debe tener ciertas características que exceden los requisitos formales de un investigador: gran instinto, la capacidad de ponerle mucho corazón a su trabajo y, sobre todo, poder ver en los

peces un reflejo de muchas de las habilidades descritas en nosotros, e incluso a estos, nuestros ancestros, como organismos con algunas capacidades mucho mayores.

Este libro pretende reunir el conocimiento acumulado por la autora durante los últimos 23 años de investigación sobre el comportamiento de los peces teleosteos y cómo este puede ser alterado por las condiciones ambientales y de manipulación genética. Asimismo, presenta las utilidades y aplicaciones que dicho conocimiento puede aportar a los sectores ambiental y productivo. Además, el libro contiene una revisión de cada temática, presentando estudios clave a nivel internacional, tanto aquellos pioneros realizados desde un enfoque tradicional como recientes de enfoque contemporáneo, que emplean herramientas biotecnológicas de última generación.

Peces: Fisiología Comportamental tiene un enfoque amplio, intentando abordar la mayoría de las temáticas que se relacionan con la conducta de los peces e intentan explicar su forma de percibir el ambiente que los rodea. Debido a la amplitud de las temáticas abordadas es posible que el lector pueda considerar que exista cierta falta de profundidad en algunas secciones, por lo que presento mis excusas

e invito a consultar la bibliografía citada, que incluye muchas revisiones de casos con información más detallada.

El estudio de la fisiología en función del comportamiento intenta dar luz a aquellas preguntas sobre los mecanismos funcionales que resultan en un patrón comportamental y cómo este puede ser modulado por los factores ambientales y sociales. Por lo tanto, en el **Capítulo 1: Sistemas sensoriales, cognición y comunicación** se encuentran las bases neurológicas que proveen de manera general a los peces con herramientas para desenvolverse e interactuar con su medio. La detección y procesamiento de las señales gracias a los sistemas sensoriales es el punto de inicio para entender sus capacidades mentales y habilidades sensoriales, cognitivas y de comunicación. En este capítulo se discute y presentan las evidencias actuales acerca del nivel de memoria y aprendizaje de los peces, y cómo estos logran ser transferidos a otros individuos.

El Capítulo 2: Reloj biológico aborda la forma cómo el ambiente sincroniza las funciones fisiológicas y comportamentales de los peces, partiendo de los mecanismos de recepción y procesamiento de dichas señales hasta la respuesta adaptativa de los organismos.

El reloj biológico ha sido uno de los sistemas más estudiados en los peces, por lo que existe amplia información acerca de este bajo condiciones naturales y controladas, teniendo en cuenta, a su vez, las descripciones de su funcionamiento a lo largo de los diferentes niveles de organización, desde población hasta la actividad molecular.

En el **Capítulo 3: Fisiología y comportamiento reproductivo** se presenta el estado del arte acerca de los mecanismos de determinación sexual, siendo estos de los más diversos en los vertebrados. En este apartado se incluye información relevante a la forma en la que los factores ambientales, especialmente la temperatura, llegan a tener relevancia en la proporción de sexos en muchas especies. Igual de diversas son las estrategias de apareamiento, selección sexual, desove y cuidado parental encontradas en este grupo.

En el **Capítulo 4: Ecología del comportamiento y bienestar animal** se muestran todas aquellas interacciones que el pez experimenta, sean estas de tipo predador-presa o de relación con congéneres y otros organismos con los que se comparte un mismo hábitat. Al mismo tiempo, se trata el comportamiento cooperativo inter- e intraespecíficos y las adaptaciones y disruptores comportamentales. Una de

las secciones más importantes para mí y que el lector podrá dar cuenta de ello al inicio de este prólogo es la de Bienestar Animal, allí se abordan, desde un enfoque fisiológico, los sistemas y respuestas descritos en los peces para percibir su entorno, los cuales no están muy alejados de los descritos en los demás vertebrados, por lo que, actualmente, no existe duda científica sobre la capacidad de los peces de sentir dolor, miedo y estrés. Lo anterior nos lleva a una importante pregunta de tipo ético acerca de las prácticas pasadas, actuales y futuras de los sectores de la pesca y la acuicultura, específicamente las relacionadas con la manipulación y sacrificio de los peces. En este capítulo se evidencia el esfuerzo que investigadores de todo el mundo han realizado con el fin de dar las bases científicas para fomentar el cambio de dichas prácticas e implementar lineamientos que eviten el sufrimiento de millones de animales al día.

El último capítulo, **Capítulo 5: Métodos de estudio del comportamiento**, está dedicado a hacer un repaso general, a las técnicas y metodologías de estudio aplicadas para investigar la fisiología comportamental de los peces. El objetivo de esta sección, por tanto, no es el de brindar información detallada de cada técnica existente, sino de hacer un

pequeño listado de aquellas herramientas más comunes, muchas de ellas empleadas durante mis investigaciones. De esta manera, el lector podrá saber cómo puede diseñar un bioensayo o experimento y qué técnicas de evaluación de parámetros existen para analizar los eventos resultantes siendo acompañado por la revisión bibliográfica citada.

Este documento está dirigido especialmente a los futuros investigadores con el propósito de despertar su interés y curiosidad por esta temática. Tengo plena confianza en que las generaciones venideras conseguirán resultados aún más significativos que los que he obtenido hasta ahora, lo que garantizará la continua expansión de esta importante área de estudio.

Capítulo 1. Sistemas sensoriales, cognición y comunicación

La definición del término comportamiento es compleja y ha representado un elemento de discusión histórica entre científicos del mundo entero. Actualmente, la mayoría de los expertos coinciden con definirlo como el movimiento, la interacción social, la cognición y el aprendizaje, elementos que proveen a los animales de mecanismos adaptativos para enfrentar los cambios de su entorno. El estudio del comportamiento animal intenta explicar cuatro aspectos fundamentales: sus mecanismos o causas (tipo y nivel de respuesta a un estímulo interno o externo), su desarrollo u ontogenia (comportamientos heredados o aprendidos), su utilidad para la supervivencia, y su evolución a través de las generaciones (Chih-Wei *et al.*, 2022). Dichos aspectos son conocidos como las preguntas de Tinbergen, quien junto a Karl von Frisch y Konrad Lorenz ganaron el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1973, siendo considerados los fundadores de la etología moderna. Sin embargo, el interés por estudiar el comportamiento animal se remonta a la Grecia Antigua, con Aristóteles (384 – 322 AC) como autor de la obra *La Historia de los Animales*, en donde expone una reflexión sobre las emociones y la inteligencia animal. Otra notable contribución es la ofrecida por Charles Darwin (1809 – 1882) quien realizó observaciones acerca del comportamiento de los insectos y exploró en gran medida a la historia evolutiva como moldeadora del comportamiento humano y animal. A finales del siglo XIX y principios del siglo XX se presenta el periodo de las exploraciones científicas responsables de la fascinación de la sociedad por la historia natural, especialmente en Estados Unidos, Inglaterra y el resto de Europa. Las expediciones traen consigo el acercamiento entre el público y la vida silvestre a través de documentos audiovisuales y la exposición de animales exóticos en zoológicos. Georges Romanes (1848 – 1894), sucesor académico de Charles Darwin y fundador de la sicología comparativa, junto

a su pupilo C.L. Morgan (1852 – 1936), expone la problemática de la antropomorfización en la investigación del comportamiento animal, siendo una época compleja en donde se intentan sentar las bases del estudio del comportamiento animal como una ciencia, alejándolo de ser un simple generador de anécdotas sin rigor científico (Nordell y Valone, 2021).

Edward Thorndike (1874 – 1949), en sus investigaciones acerca del aprendizaje de los gatos bajo condiciones de laboratorio, estableció, quizá, la primera metodología cuantitativa enmarcada dentro del rigor científico; estandarizó procedimientos, aplicó normas para establecer el tamaño muestral y realizó comparaciones sistemáticas para analizar sus resultados. Como resultado de la aplicación del método científico, se generaron múltiples e importantes avances en esta ciencia, iniciando con Karl von Frisch (1886 – 1982) cuyo descubrimiento acerca de las capacidades visuales de las abejas conllevó a la decodificación del lenguaje de la danza. Por su parte, los también europeos Konrad Lorenz (1903 – 1989) y Niko Tinbergen (1907 – 1988) unen sus esfuerzos a Frisch y desarrollan los lineamientos para el estudio del comportamiento animal en su ambiente natural, ciencia conocida como Etología, la cual, por lo menos en

sus inicios, se enfocó en los factores innatos como elementos determinantes del comportamiento. Mientras tanto, en Norteamérica, otra disciplina llamada Conductismo surgió a través de las investigaciones de J.B. Watson (1878 – 1958) y B.F. Skinner (1904 – 1990), quienes con ratones y palomas mantenidos bajo condiciones de laboratorio explicaron la habilidad de modificar el comportamiento a través de la experiencia, el refuerzo positivo, el aprendizaje y la flexibilidad del desarrollo (Nordell y Valone, 2021; Breed y Moore, 2022).

El contraste metodológico y conceptual de ambas disciplinas (etología y conductismo) causó un fuerte debate que alimentaba aún más la dicotomía naturaleza vs crianza (*nature vs nurture*) o genética vs ambiente. A pesar del consenso al que se llegó en 1957 en Palo Alto (California), durante las siguientes décadas los científicos no estuvieron interesados en investigar importantes procesos como la regulación y la plasticidad del comportamiento, así como también los mecanismos del mismo, quizás como respuesta a la carencia de principios metodológicos aceptados unánimemente por la comunidad científica para los estudios comportamentales bajo condiciones controladas. Sin embargo, en los últimos años se ha observado un cambio significativo

de esta tendencia y en la actualidad, la brecha entre el comportamiento y la fisiología es cada vez más pequeña, lo cual en parte se debe a los avances tecnológicos que han permitido el desarrollo acelerado de la bioquímica, la neurología, la biología molecular, la estandarización computarizada de los patrones comportamentales, entre otros. De esta forma, se ha presentado la evolución de las ciencias del comportamiento animal hacia ramas como la fisiología del comportamiento, la neurobiología, la ecología del comportamiento (reemplazando a la Etología) y la conservación conductual (Breed y Moore, 2022).

De manera particular, existe una forma de responder a todas las preguntas de Tinbergen desde un solo punto de vista y este es: la fisiología comportamental, ya que esta estudia el funcionamiento de los sistemas sensoriales y la comunicación biofísica y bioquímica de las señales, hasta los mecanismos de respuesta y adaptación; siendo además un área que abarca todos los niveles de organización existentes entre las moléculas y las poblaciones. Incluso, al dedicarse a investigaciones relacionadas con la ecología del comportamiento, se debe tener un conocimiento base sobre la fisiología de la especie estudiada, de manera que se pueda dar respuesta a importantes

cuestionamientos como pueden ser los relacionados con el ambiente y su efecto sobre el comportamiento o los roles sociales. Por tanto, según Breed y Moore (2022), los estudios comportamentales responden a las preguntas de Tinbergen de la siguiente manera:

— Mecanismo: ¿cuál es la causa del comportamiento?

Mediante el estudio de las percepciones sensoriales del medio externo o las señales internas que estimulan al sistema nervioso para su procesamiento y obtención de respuesta. Los cambios comportamentales a corto plazo (ejemplo: pasar del reposo a la actividad) son mediados usualmente por mecanismos de neurotransmisión, ya sea a través de la sinapsis eléctrica (potencial de acción) o la sinapsis química (potencial de acción y neurotransmisores); por otro lado, los cambios comportamentales a lo largo del tiempo (migraciones, desarrollo reproductivo, patrones de vigilia-sueño) están relacionados con la actividad hormonal. Los procesos fisiológicos de los organismos están gobernados por ejes de control hormonal que parten de una comunicación celular para el envío de señales de activación y de respuesta. De esta manera,

el sistema endocrino modula el comportamiento, resultando, entre otros, en respuestas diferenciales ante un mismo estímulo; he aquí un ejemplo de ello: un depredador nocturno puede no mostrarse interesado en una de sus presas si su encuentro ocurre durante las horas del día. Este desinterés puede presentarse si el depredador está realizando un proceso de migración, hibernación o simplemente no se encuentra hambriento. Al mismo tiempo, en animales de hábitos solitarios, la aceptación de la presencia de una potencial pareja está directamente ligada a su ciclo reproductivo y, por tanto, a su actividad hormonal.

— Ontogenia: ¿cómo llega a desarrollarse el comportamiento?

El desarrollo y crecimiento de un organismo está gobernado por procesos fisiológicos relacionados con los ejes de control hormonal; cada individuo adapta su comportamiento según la etapa de vida en la que se encuentra para seleccionar elementos como su hábitat, su tipo de alimento, su patrón de actividad (diurno/nocturno), entre otros. Respondiendo a este cuestionamiento, se llega a una de las hipótesis más estudiadas y controvertidas del comportamiento animal: las conductas here-

dadas o innatas y las conductas aprendidas a través de las experiencias que se hayan tenido durante la vida. En las primeras se incluyen aquellas conductas genéticamente codificadas que se pasan de padres a hijos, presentándose bien sea como una acción refleja o un instinto (succión en mamíferos, migración, hibernación, entre otros). En las segundas, la experiencia propia de cada organismo desencadena una conducta nueva o una modificación de una conducta innata; ejemplos de ello son: la habituación de animales silvestres a la presencia humana, las modificaciones de tipo local del canto de los pájaros, la impronta de los patos al nacer, la variación de las rutas de migración en las tortugas marinas, entre otros.

— Utilidad: ¿qué beneficio aporta un determinado comportamiento?

Esta pregunta obliga al investigador a responder si un determinado comportamiento resulta en una ventaja adaptativa que mejora las posibilidades para la sobrevivencia y la reproducción. En la actualidad, el cambio climático y el subsecuente aumento de la temperatura ha ocasionado modificaciones en la distribución de varias poblaciones de peces, los cuales se han ido desplazando hacia zonas

más templadas tanto en los ambientes marinos como en los continentales (Last *et al.*, 2010; Comte *et al.*, 2012). Teniendo en cuenta que en muchas especies la determinación sexual se rige por la temperatura ambiental, es lógico pensar que la utilidad de aquel comportamiento va a favorecer al mantenimiento del equilibrio entre los sexos de estas poblaciones. Al mismo tiempo, el éxito de encontrar pareja por parte de los machos de varias especies de aves y peces depende del nido que construyan; según ciertas características (tamaño, lugar, materiales, entre otros), la hembra estará más o menos interesada en reproducirse con ellos. La elaboración del nido es un comportamiento innato que se refina a través de las experiencias del individuo, las cuales posiblemente terminarán siendo adaptaciones al medio en el que se encuentren (sustrato, materiales y lugares disponibles, nivel de competencia).

— Filogenia: ¿cómo ha evolucionado un comportamiento a través de las generaciones?

El responder a esta pregunta lleva al investigador a través de la línea ancestral de una determinada especie al origen de un comportamiento particular y a su manifestación

en especies genéticamente cercanas. Asimismo, es importante el estudiar cómo un comportamiento, al igual que las modificaciones morfológicas, evoluciona a partir de acciones ancestrales y se transmite de una generación a otra vía variación genética. El comportamiento transmitido de una generación a otra será moldeado o modificado según la exposición de cada individuo al entorno, abriendo la posibilidad de que estos cambios se presenten durante el ciclo de vida de un organismo y no a través de varias generaciones. En la anterior pregunta de Tinbergen (Utilidad) se presenta el ejemplo de las migraciones de varias poblaciones de peces en respuesta al aumento de la temperatura de los océanos, sería interesante investigar si dicha modificación quedará fija en los genes de estas poblaciones y será observable en las futuras generaciones. El estudio filogenético de un comportamiento puede parecer extremadamente complicado de realizar, no obstante, y por fortuna, como regla general, los mecanismos neurológicos, endocrinos y sensoriales tienen las mismas bases a través de los diversos grupos animales. Es común encontrar familias de genes, sus funciones, las hormonas, los sistemas de recepción y respuesta a un estímulo tanto en insectos como en mamíferos. Gracias a ello, varias ramas de

la biología utilizan especies modelo para explicar los fenómenos de la vida; de esta manera, la ciencia se ha ido alejando de mantener primates en laboratorios y en su lugar estudiar organismos de pequeño tamaño como el nemátodo *Caenorhabditis elegans* o el pez cebra *Danio rerio*. En los sistemas sencillos se encuentran las respuestas de los sistemas más intrincados.

El estudio de la fisiología comportamental se realiza en gran parte bajo condiciones controladas, de manera que se puedan establecer patrones conductuales y adaptaciones bajo distintos parámetros ambientales, y se facilite la medición de las correspondientes variables biológicas. Entre los organismos utilizados últimamente como modelo de estudio están los peces, ya que pueden ser fácilmente mantenidos en laboratorios de tamaño significativamente menor a los necesarios para otras especies de vertebrados. Al mismo tiempo, el bajo nivel de zoonosis permite que los protocolos de bioseguridad sean más sencillos, además, las condiciones de mantenimiento son generalmente más simples y económicas en comparación con otros grupos.

Teniendo en cuenta que los peces abarcan casi la mitad de las especies de vertebrados, esto es más de 35.600 especies (Froese y Pauly,

2025), este grupo ofrece una gran variedad de patrones de comportamiento, nicho biológico, sistemas sensoriales y mecanismos adaptativos. Además, gran variedad de especies posee ciclos de vida cortos y alta fecundidad, lo que permite el desarrollo de estudios a través de varias generaciones. A pesar de dichos atributos, la investigación dirigida al comportamiento de los peces solo empezó a avanzar significativamente a finales de la década de los años 80 e inicio de los 90, cuando se reportan los primeros resultados de experimentos básicos basados en lesiones cerebrales (ablaciones) y su asociación con la pérdida de funciones generales (Rooney y Laming, 1988; Laming y McKinney, 1990). Previo a dichas investigaciones, los peces eran considerados como organismos cuyas capacidades cerebrales se limitaban a la realización de comportamientos básicos, contando únicamente con una memoria a corto plazo y careciendo de la habilidad de realizar procesamientos neuronales complejos (Overmeir y Hollis, 1983).

El acercamiento reduccionista de aquellos experimentos de ablaciones abrió el camino para la exploración a profundidad de las bases neurológicas del aprendizaje y la memoria en peces. De esta forma, se ha ido descartando la asociación errónea establecida, desde

la época de Aristóteles (*Scala Naturae*), entre la sofisticación comportamental y neuronal, y la progresión filogenética de los vertebrados, teniendo a los peces en la base ancestral del comportamiento y capacidades cognitivas. En la actualidad, se ha descrito en los peces memorias a largo plazo que superan a otros grupos de vertebrados (Warburton, 2003; Madeira y Oliveira, 2017; Triki y Bshary, 2020), la similaridad estructural entre su cerebro y el de los mamíferos (Breed y Moore, 2022), la capacidad cognitiva comparable con la de primates no-humanos (Bshary *et al.*, 2002; Holbrook y de Perera, 2013; Calvo y Schluessel, 2021), e incluso se han observado capacidades de cooperación, manipulación, engaño y reconciliación que serían hasta hace poco impensables de aceptar incluso en los mamíferos (Bshary *et al.*, 2002; Brown y Laland, 2003; Salena y Balshire, 2020).

El estudio del comportamiento de los peces y sus bases fisiológicas es significativamente útil para una gran variedad de áreas y escalas: investigaciones acerca de la salud de los ecosistemas, su función y biodiversidad, la conservación poblacional, el manejo de las pesquerías, la acuicultura, el estudio de los impactos del cambio climático, la investigación biomédica, entre otros. Considerando

los diferentes roles de los peces dentro de las diversas redes tróficas, el estudio acerca de sus hábitos comportamentales brinda información valiosa acerca del estado de un ecosistema y su respuesta ante posibles impactos ambientales. Por otro lado, el conocimiento acerca de los patrones comportamentales y fisiológicos de las especies con interés para las pesquerías aporta información crucial para el diseño de políticas de uso responsable de estos recursos, ya que se cuenta con información básica relacionada con los ciclos migratorios, reproductivos y de alimentación. Quizás una de las áreas que más se puede beneficiar de la investigación sobre la fisiología comportamental de los peces es la acuicultura, ya que la optimización en la producción piscícola está directamente ligada a la aplicación de protocolos específicos y óptimos de mantenimiento, reproducción, crecimiento y manipulación. Es imprescindible el conocer la biología de una especie de manera que se puedan ofrecer las condiciones ambientales suficientes para lograr no solo su sobrevivencia y crecimiento, sino que además se logre su reproducción en cautiverio. Tanto para las pesquerías como para la acuicultura se deben conocer las bases de la fisiología comportamental de las especies de interés de manera

que se asegure su bienestar y se evite cualquier tipo de sufrimiento.

Previamente se discutió acerca de la modificación en la distribución de varias poblaciones de peces debidas al calentamiento global, dicho estudio, realizado lógicamente en el medio natural, tiene un mayor alcance si, además se investigan, bajo condiciones de laboratorio, los rangos de temperatura óptima y sub-óptima de una determinada especie en función de su crecimiento, reproducción determinación sexual y sobrevivencia. De esta manera, no solo se pueden explicar los cambios en la distribución actual, sino que además se pueden realizar predicciones acerca del impacto de aumentos aún mayores de temperatura en escenarios de futuro. El cambio climático causa otro tipo de afectaciones en los océanos, este es el caso de la acidificación. De la misma forma, se han encontrado múltiples consecuencias fisiológicas y comportamentales que en la actualidad están representando un elemento de estrés para las especies ícticas. Para finalizar, en cuanto a la investigación biomédica, son innumerables los trabajos realizados en referencia a la respuesta comportamental y fisiológica de los peces ante diversos escenarios, como pueden ser gran variedad de condiciones clínicas, de desarrollo, de exposición

a xenobióticos y de farmacología; dichas investigaciones se han ido enfocando especialmente en las especies medaka *Oryzias latipes* y pez cebra *D. rerio* (Ishikawa, 2000; Kawashima *et al.*, 2021; Lucon-Xiccato *et al.*, 2022a; Takai *et al.*, 2023).

Neurología del comportamiento

El estudio del comportamiento animal ha representado un enorme desafío para la ciencia debido, principalmente, al profundo desconocimiento que tiene la humanidad acerca de las capacidades sensoriales, cognitivas, comunicativas, entre otras, de especies ajenas a la nuestra. Este desconocimiento ha conculido a subestimaciones e interpretaciones erróneas que han retrasado la comprensión integral de la conducta animal. Afortunadamente, los avances de la ciencia experimental, a través del desarrollo de tecnologías y metodologías neurológicas y fisiológicas, han permitido empezar a descubrir las capacidades y habilidades de una gran variedad de especies.

La neurología del comportamiento o neurología de la conducta animal es una ciencia reciente que estudia la percepción, y el procesamiento de señales internas y externas por parte del sistema nervioso, dando como

resultado una acción fisiológica y/o comportamental. Según Ewert (2011), vías nerviosas aferentes provenientes de los sistemas sensoriales envían los estímulos o señales al sistema nervioso central (SNC), que es el encargado de procesar la información y enviar la orden correspondiente a través de vías nerviosas eferentes. La respuesta a una señal o estímulo puede ser de carácter muscular, endocrino, emocional, cognitivo y/o comportamental, y dependerá de la fisiología del organismo (edad, sexo, estado de salud). Este mecanismo es quizá de los más conservados del reino animal, sin embargo, a través de su evolución, cada especie ha desarrollado ajustes y habilidades hereditarias que les ha permitido sobrevivir y adaptarse a su ambiente. En este caso, las respuestas comportamentales se denominan innatas y están relacionadas con conductas de cuidado materno, fobias, dominancia, reproducción, socialización, entre otras. A su vez, cada organismo, según sus experiencias de vida, tiene la habilidad de aprender y expresar diferentes patrones comportamentales a través de procesos cerebrales secundarios. Entre los tipos de comportamiento aprendido se encuentra la habituación o disminución de un patrón comportamental en respuesta a un estímulo cada vez menos intenso o frecuente;

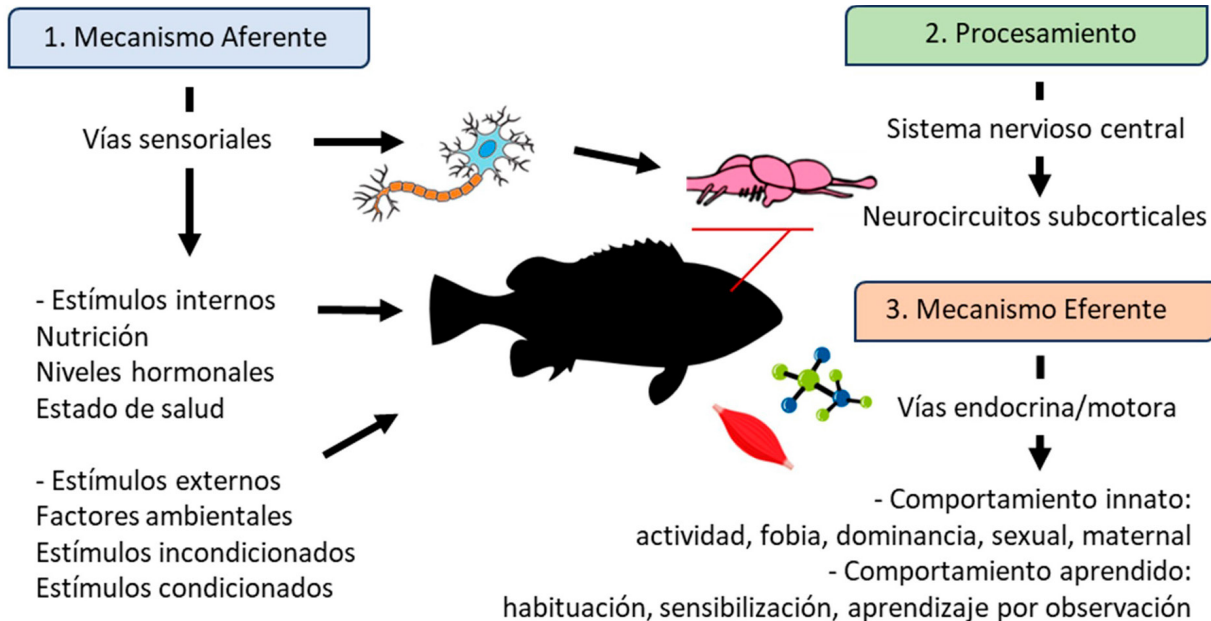
este es el caso de la habituación a la presencia humana (no agresiva) por parte de animales silvestres. La sensibilización es otro aprendizaje simple que resulta de la exposición a un estímulo estresante que ocasiona una respuesta cada vez más intensa, incluso si el estímulo decrece en intensidad. Este es el ejemplo de animales expuestos a altos niveles de ruido cuya reacción de estrés se mantendrá incluso si el ruido baja de intensidad (Seed y Byrne, 2010) (Figura 1).

Desde mediados del siglo XIX, el estudio del comportamiento animal ha evolucionado rápidamente y con ello se han derrumbado varios de los paradigmas que describían a la propia humanidad. Por ejemplo, en lo referente a la cognición, definida como las diferentes formas empleadas por los animales para tomar información a través de sus sentidos, procesarla, retenerla y decidir actuar sobre ella (Shettleworth, 2009), se aceptaba que el ser humano era el único animal capaz de construir y utilizar herramientas, premisa que desapareció en 1964 cuando Jane Goodall reportó haber observado el desarrollo de dichas actividades en los chimpancés, a partir de entonces, el uso de herramientas se ha descrito no solo en mamíferos, sino también en la mayoría de los demás grupos animales

(Seed y Byrne, 2010). Sin embargo, el camino no siempre ha sido fácil para aquellos que desde Charles Darwin estudiaron y expusieron la posibilidad de que el humano no era el único ser capaz de aprender, pensar y tener conciencia de su propia existencia. Incluso en documentos especializados recientes es común el encontrar ideas que afirman que

la especie humana es la única capaz de tener ciertas habilidades como, por ejemplo, reportar verbalmente sentimientos, percepciones y conocimientos (Carter *et al.*, 2022). En este caso, habría que discutir el concepto de comunicación verbal y las razones por las que concluimos radicalmente que ningún otro animal tiene una comunicación estructurada.

Fig. 1. Neurobiología del comportamiento en peces



Fuente: elaboración propia.

Por fortuna, la ciencia ha avanzado en el conocimiento del sistema de comunicación de diversos animales, como es el caso de las abejas, las cuales han desarrollado un complejo proceso cognitivo y sensorial útil para compartir información y construir un mapa cognitivo de las fuentes de alimento y las horas del día en las que este está disponible (Muth *et al.*, 2016). Los diversos sonidos emitidos por los cetáceos han sido nombrados según lo que percibimos de ellos: chasquidos, silbidos, llamadas pulsadas. Sin embargo, estos hacen parte de un elaborado sistema de comunicación que, como en la mayoría de los animales, no se limita a la comunicación acústica, sino que además involucra a la comunicación química, visual y táctil, al parecer, desarrolladas por cada población o grupo (Dudzinski *et al.*, 2009). En la actualidad se descubren cada vez más especies de peces que emiten sonidos para transmitir información relacionada con la época reproductiva, eventos ambientales o la expresión de un evento de estrés (Ladich, 2019).

El cerebro de los teleosteos comparte la mayoría de las estructuras básicas encontradas en otros grupos de vertebrados: el telencéfalo (cerebro anterior) y los bulbos olfatorios,

un par de lóbulos ópticos, el mesencéfalo (cerebro medio), el cerebelo, el cerebro posterior y el tronco cerebral. El telencéfalo está relacionado tanto con la recepción de señales químicas (olfato y gusto-boca) y visuales como con el procesamiento y coordinación entre la información sensorial y la motora. Al mismo tiempo, el telencéfalo ha sido asociado a procesos cognitivos de alta complejidad. Por otro lado, la información proveniente de los sentidos del gusto (células independientes), oído y línea lateral (mecanorrecepción) se procesa en el cerebro posterior. La integración de la mayoría de las señales provenientes de los diversos sentidos ocurre en los lóbulos inferiores del hipotálamo, desde donde se modula el comportamiento a través de la secreción de hormonas, siendo la actividad motora coordinada por el cerebelo (Sloman *et al.*, 2005). La mayoría de los peces, ante la ausencia de cuidado parental, deben contar con los atributos suficientes para su supervivencia desde el primer momento de vida. Por tanto, durante su desarrollo experimentan una metamorfosis significativa que les permite suplir las demandas sensoriales según la fase en la que se encuentren (Magnhagen *et al.*, 2008).

Sistemas sensoriales

Los peces han desarrollado diversas estrategias para detectar y procesar las diferentes señales de su entorno. Teniendo en cuenta la variedad de hábitats que ocupan, sus sistemas sensoriales pueden variar enormemente entre las diversas especies o pueden estar ajustados a un determinado nivel de sensibilidad según como les sea más útil. Muchos sistemas sensoriales son altamente conservados, incluso a lo largo de los diferentes grupos de vertebrados, por lo tanto, estos pertenecen a procesos moleculares similares y, en general, a las mismas familias de genes, existiendo importantes ortologías, no obstante, no así hay equivalencias funcionales, las cuales deben ser observadas e investigadas de manera específica (Baldwin y Ko, 2020).

El **sentido del gusto** de los peces se encuentra altamente especializado, está compuesto por un tejido neuronal que comprende el 20% de la masa cerebral del pez, las papilas gustativas y las células quimiorreceptoras secundarias independientes, las cuales se conectan al cerebro a través de los nervios faciales, glossofaríngeos o vago. Entre todos los vertebrados, los peces poseen el mayor número de papilas gustativas que se localizan en la cavidad oro-

faríngea y cumplen una función de detección de un amplio rango de compuestos químicos (aminoácidos, ácidos carboxílicos, nucleótidos, toxinas marinas, entre otros), y además son sensibles al tacto. Las células independientes, por su parte, no poseen capacidad táctil, pero se encuentran distribuidas a lo largo del cuerpo del pez y, en algunas ocasiones, suelen concentrarse en lugares específicos como son las aletas dorsales y pectorales (Brown *et al.*, 2011). Debido a esta característica, los peces cuentan con la capacidad de evaluar la palatabilidad de elementos alimenticios existentes en su medio circundante a cierta distancia, incluso en ausencia de señales olfativas. Siguiendo un proceso adaptativo, aquellas especies de hábitos benthicos, nocturnos y de aguas con poca visibilidad suelen contar con un mayor número de células independientes externas en comparación con especies pelágicas de aguas cristalinas. Al mismo tiempo, el espectro de preferencia del gusto es considerablemente amplio y suele responder a los hábitos alimenticios de cada especie como, por ejemplo, las especies fitófagas, que tienen una preferencia por la sacarosa, componente que es indiferente en especies de hábitos carnívoros (Kasumyan y Døving, 2003; Kasumyan, 2019).

El olfato es el sentido que ontogénicamente aparece en primer lugar, incluso antes del desarrollo del gusto o del tacto; este sistema capta compuestos químicos disueltos (aminoácidos, ácidos biliares, esteroides gonadales, prostaglandinas, entre otros) en el ambiente circundante gracias a receptores olfativos ciliados y microvellosidades que se conectan con el cerebro anterior a través de los bulbos olfativos. Los receptores olfativos se localizan en los orificios nasales ubicados en la región anterior a los ojos, en donde ingresa el agua en un flujo constante, entrando en contacto con el epitelio sensorial. Tal y como sucede con la mayoría de los sentidos, según la especie, el olfato será más o menos complejo, pero en su mayoría, proveerá al animal con la habilidad para encontrar alimento, evitar depredadores, encontrar un área de desove, reconocer e identificar individuos de su misma especie y, por supuesto, reproducirse. El epitelio sensorial se encuentra inervado por gran cantidad de capilares sanguíneos y axones neuronales de células ciliadas, microvellosidades y neuronas de la cripta. Cerca de 5 y 10 millones de neuronas olfativas se encuentran presentes en los teleósteos, estas terminan en el bulbo olfativo y este, a su vez, en el telencéfalo. En la actualidad existen grandes

vacíos de información acerca de los procesos que ocurren en este órgano central, pero se ha identificado su conexión con el hipotálamo para el control fisiológico de la reproducción y el comportamiento (Hara, 2011).

El sistema visual de los peces es quizás el que mayores adaptaciones posee, por tanto, provee a cada especie con las capacidades necesarias para desarrollarse óptimamente en el ambiente en el que se encuentre, sea este de aguas profundas, de completa oscuridad con flashes luminiscentes, de aguas verdosas o cristalinas. Los peces viven en todos los niveles de iluminación y están expuestos a un amplio rango espectral, poseen habilidades visuales comparables a las de los mamíferos o, incluso, completamente distintas. En el caso de los peces ciegos troglomorfo, como es el caso del pez somalí *Phreatichthys andruzzii* y el pez ciego mejicano *Astyanax mexicanus*, experimentan una regresión del sistema ocular, el cual desaparece totalmente durante el desarrollo (Stemmer et al., 2015; Sifuentes et al., 2023). Una de las diferencias con los vertebrados terrestres es que la superficie refractiva de su ojo es la córnea, mientras que en los peces esta función la cumple el lente, el cual, en su mayoría, posee una morfología esférica. Por otro lado, la mayoría de los peces, al igual

que el resto de vertebrados, cuentan con dos tipos de células fotorreceptoras, los bastones y los conos. Las primeras hacen parte de la visión escotópica, útiles en condiciones de poca luz, mientras que las segundas componen a la visión fotópica para condiciones de alta luminosidad. Por tanto, son los conos los encargados de mediar la visión de los colores, mientras que los bastones maximizan un plano de visión general incluso a expensas del detalle espacial y la percepción cromática (Rosa-Salva *et al.*, 2014).

Dependiendo de los hábitos de una especie, esta priorizará su visión hacia un mayor número de conos o de bastones como, por ejemplo, en especies que habitan condiciones de oscuridad es común encontrar retinas ausentes de conos. Ambas células fotorreceptoras contienen pigmentos visuales, los cuales, en el caso de los peces, presentan la mayor diversidad en comparación con el resto de los vertebrados, ofreciendo la capacidad de detectar longitudes de onda que abarcan desde la luz ultravioleta (350 nm) hasta el espectro cercano al infrarrojo (635 nm). Los fotopigmentos absorben el espectro de luz y procesan el estímulo luminoso, transformándolo en una señal eléctrica que llega al telencéfalo a través del lóbulo óptico (Douglas y Crawford, 2018).

La visión desempeña un papel fundamental en la orientación, la alimentación, la defensa, la reproducción y la estructura social de los peces; la cantidad de habilidades visuales de estos apenas empiezan a descubrirse y muchas de ellas han sido estudiadas bajo condiciones controladas, en donde se ha comprobado la capacidad de aprender a reconocer objetos, formas y patrones visuales, a detectar y discriminar colores, a tener una visión y orientación espacial, y a detectar y analizar el movimiento (Rosa-Salva *et al.*, 2014).

La **mecanorrecepción** y la **electrorrecepción** se incluyen dentro del sentido octavolateral. El primer sistema involucra a las células ciliadas del oído interno y a la línea lateral; el segundo sistema, a células electrorreceptoras. El oído interno es uno de los sentidos más enigmáticos debido a la gran diversidad estructural encontrada en las diferentes especies, la cual incluye la morfología de los otolitos y de las células ciliadas, así como también la orientación de estas últimas. Sin embargo, en términos generales, el oído interno de los peces tiene una composición y funcionalidad similares a las encontradas en los vertebrados terrestres. Por tanto, el oído cuenta con tres canales semicirculares y tres cámaras con otolitos que determinan los movimientos angula-

res y la posición del pez, así como también la detección del sonido. Cada cámara esta revestida por un epitelio sensorial compuesto por células ciliadas similares a las de la línea lateral, las cuales se ubican en estrecha proximidad a los otolitos, estos a su vez se encuentran flotando en el fluido del oído. Las ondas sonoras, así como los movimientos del pez, hacen que los otolitos se muevan dentro de su fluido, siendo este movimiento captado por las células ciliadas; tras ello, ocurre una alteración del potencial eléctrico y la liberación de neurotransmisores, señales que son recibidas por las neuronas del octavo nervio craneal y transmitidas al telencéfalo para su procesamiento. Si bien todos los teleósteos captan sonidos a través de los otolitos y las células ciliadas, existe otro sistema para la detección del sonido: la vejiga natatoria, la cual, además de cumplir su función principal (flotabilidad), puede captar las ondas sonoras cuando estas hacen vibrar el gas contenido dentro de ella; dicha alteración estimula al oído interno y la señal se termina transmitiendo al cerebro posterior (Popper *et al.*, 2022).

La línea lateral conforma un sistema sensorial primitivo que se encuentra presente en todos los peces y en algunos anfibios. Se encuentra compuesto por células ciliadas que

conforman a los neuromastos, los cuales son los órganos de detección hidrodinámica que están presentes en la piel de la cabeza, el tronco y la cola; además existen neuromastos de canal, ubicados en los huesos craneales y las escamas del tronco. Estas conforman las respectivas líneas mecanorreceptoras (lateral y craneal), cuyas variaciones representan un carácter taxonómico ampliamente conocido. En muchas especies, la línea lateral se encuentra conectada a la vejiga natatoria y/o el oído interno, y sus neuromastos cuentan con conexiones de los nervios anteriores, medios y posteriores, cuyos axones se proyectan al cerebro posterior, en una región distinta a la que recibe información proveniente del oído y el sistema electrosensorial (Webb, 2020). La línea lateral aporta diversas habilidades, una de ellas es la reotaxis positiva o el movimiento orientado según el flujo de agua; este permite a los peces posicionar sus cuerpos de manera que enfrenten la corriente de agua o naden en contracorriente. En este caso, la línea lateral no solo aporta información acerca de la dirección de la corriente, sino que también le indica al pez sobre los cambios que se puedan presentar en los gradientes de velocidad del agua (Montgomery y Baker, 2020).

Similar a la reotaxis se encuentra la capacidad de mantener la posición, lo cual es fácilmente observable en peces territoriales que habitan rocas o arrecifes expuestos a corrientes; a pesar de ellas, los peces no solo son capaces de mantenerse en posición, sino que además aprovechan los refugios de corrientes y turbulencias existentes con el fin de reducir los costos energéticos que ocasiona el mantenimiento de su posición. Sin embargo, además de utilizar la información brindada por la línea lateral para el mantenimiento de la posición, los peces aprovechan dicho sentido para lograr desplazamientos energéticamente eficientes según las condiciones de la corriente, sean estas de flujos activos (ríos, costas) o pasivos como los que se podrían presentar en un lago. Además, en aquellas especies de hábitos gregarios, la mecanorrecepción es crucial para lograr tanto la eficiencia en el desplazamiento como para mantener la posición dentro del cardumen, sincronizando la dirección y velocidad del desplazamiento. Esta habilidad alcanza su máxima expresión en aquellos comportamientos de evasión de depredadores, la cual se presenta en especies gregarias y en especies solitarias, y necesita de la integración de las señales recibidas tanto por la línea lateral como por los sentidos

de la vista y el oído, dichas señales llegan directamente al cerebro posterior a través de las neuronas Mauthner que, además, están relacionadas con los comportamientos depredadores de detección y captura de presas, especialmente bajo condiciones de oscuridad o de poca visibilidad. Por otro lado, se ha observado que la línea lateral está involucrada en el comportamiento reproductivo de los peces tanto para buscar parejas potenciales a través de las señales olfativas encontradas según la corriente como para posicionarse durante la cópula (Montgomery y Baker, 2020).

Como se ha señalado anteriormente, la electrorrecepción es un carácter ancestral en los vertebrados que ha sido descrita en tres órdenes de peces de agua dulce (Gymnotiformes, Siluriformes y Osteoglosiformes) y una especie marina de la familia Plotosidae (Siluriforme), la cual junto a los elasmobranquios son los únicos grupos de peces marinos en los que se ha encontrado dicho sistema. En los teleósteos, el sistema encargado de la electrorrecepción es el órgano ampular, compuesto por receptores epidérmicos, a manera de canales que dirigen la señal eléctrica captada desde el exterior a células nerviosas internas especializadas, conectadas a su vez con los nervios. Las ámpulas se localizan predominantemente en

la región de la cabeza, en números que pueden variar entre uno y 75.000 (Kaas, 2017). La electrorrecepción es utilizada primordialmente para la navegación y la localización de presas, siendo altamente sensibles a bajas amplitudes (0,01 microvoltios) de campos de bajas frecuencias (8 – 30 Hz) (Sloman *et al.*, 2005).

Cognición

En un sentido general, la cognición se entiende como la capacidad mental de un organismo. A un mayor nivel de profundidad, la cognición es la habilidad de un individuo para apartarse del presente, contemplar el futuro y el pasado, y tomar las debidas decisiones y acciones para resolver un problema o situación. Esta capacidad es posible cuando se presentan los suficientes procesos mentales para percibir, adquirir, almacenar, procesar y utilizar la información. Por tanto, la cognición comprende tres aspectos interactivos: la percepción, el aprendizaje y la memoria (Breed y Moore, 2022). El estudio de dichos procesos permite esclarecer importantes elementos del comportamiento animal. Sin embargo, de todos los tópicos que comprende el estudio del comportamiento, la cognición es quizá la más compleja debido a los desafíos que representa

no solo el conceptualizar sus diferentes fases, si no el establecer sus unidades de medida de una forma científicamente aceptable. En el desarrollo del estudio del comportamiento, siempre ha existido la necesidad de descubrir aquellas habilidades cognitivas que son compartidas entre los humanos y los demás animales, esta es la base de los estudios contemporáneos de enfoque comparativo que permiten realizar inferencias acerca de la evolución del hombre mismo (Bräuer *et al.*, 2020).

En las últimas tres décadas, al estudiar las capacidades cognitivas de un organismo, los investigadores han debido enfrentar diversos obstáculos metodológicos, entre ellos, el establecer qué puede ser correctamente utilizado como evidencia de la habilidad mental de un animal y qué no, al mismo tiempo, y aún más complejo, el esclarecer lo que un animal piensa o puede llegar a sentir. A través de la historia, la cognición ha tomado diferentes rutas que van desde lo más mitológico de las culturas ancestrales, pasando por lo más anecdótico de la era Victoriana y terminando con las suposiciones e interpretaciones más arraigadas, algunas de ellas aún presentes. En la organización piramidal de las capacidades mentales, en donde el hombre se ubica en la cúspide y los animales, según su orden evolutivo, muy

por debajo, el nivel de cognición otorgado a los peces ha sido nulo o casi nulo, lo que refleja claramente, y de manera interesante, las propias limitaciones humanas si hasta el día de hoy no podemos comprender o interpretar íntegramente nuestra propia mente, ¿cómo vamos a poder establecer la capacidad de otras mentes? ¿Es posible que algún día podamos descifrar el funcionamiento de los nueve cerebros del pulpo, la habilidad de utilizar los campos magnéticos de la Tierra para la orientación de varias especies o el nivel de empatía

de los animales? Desde sus inicios, quizás el mayor obstáculo para poder responder a estos cuestionamientos haya sido el prejuicio establecido que dicta que cualquier mente distinta a la humana es, obligatoriamente, inferior. Al día de hoy, estas limitaciones se hacen evidentes cuando las recientemente descubiertas habilidades cognitivas observadas en los animales siguen ocupando páginas de la prensa y medios especializados, como información de cierta forma, sorprendente (Breed y Moore, 2022) (Figura 2).

Fig. 2. Ejemplos de investigaciones científicas divulgadas por la prensa general sobre las habilidades de diferentes grupos animales



EL PAÍS Ciencia / Materia

ABEJAS

Las abejas aprenden a bailar viendo cómo danzan sus mayores

Los complejos movimientos que usan para indicar donde hay flores son transmitidos culturalmente

MIGUEL ÁNGEL CRIADO

11 MAR 2023 - 05:20 CET

NATIONAL GEOGRAPHIC EN ESPAÑOL

DESCARGA TRAVELER ANIMALES EL MUNDO EL ESPACIO CIENCIA CAMBIO CLIMA

ANIMALES

Un estudio revela que los peces tienen autoconciencia y pueden reconocerse en un espejo

ALEJANDRO I. LÓPEZ - 18 FEBRERO, 2022



BUSINESS INSIDER Economía Tecnología Política Desarrollo profesional Lo último Newsletter

HOME > TECNOLOGÍA > CIENCIA

Las palomas resuelven los problemas de la misma forma que la IA, según un estudio

Kenneth Niemeyer, Business Insider 30 oct. 2023 20:30h.

NATIONAL GEOGRAPHIC

ANIMALES

Una orca carga 17 días con su cría muerta, un periodo de duelo sin precedentes

Es probable que esta orca del Pacífico noroeste estableciera un estrecho vínculo con su cría antes de que esta muriera, lo que explicaría el periodo de duelo sin precedentes.

POR LORI CUTHBERT, DOUGLAS MAIN

PUBLICADO 22 AGO 2018, 16:22 CEST

Fuente: El País, Business Insider, National Geographic.

En el estudio de la cognición no-humana, el de los peces ha sido uno de los grupos más subestimados, considerados por siglos como entes autómatas carentes no solo de capacidades mentales, sino también de procesos fisiológicos básicos como puede ser el contar con un sistema nervioso lo suficientemente complejo como para sentir dolor físico. Justamente, este ha sido un tema de discusión que aún no parece estar totalmente zanjado, ya que todavía parecen existir dudas sobre dicha capacidad, aun cuando esta ha sido probada a nivel clínico, fisiológico y comportamental (Sneddon, 2007; Sneddon y Roques, 2022). Tristemente, es probable que una de las razones por las cuales se niega que los peces sientan dolor es porque estos representan un importante recurso económico para la humanidad: la pesca deportiva, la pesca de consumo y la acuicultura son importantes actividades generadoras de alimento, empleo y divisas. Para la primera actividad, la cual genera millones de dólares al año en países como USA, el aceptar que los peces sienten dolor significaría el inicio de un gran debate, ya que la pesca deportiva debería posicionarse al mismo nivel que otras prácticas de crueldad animal como medio de entretenimiento como, por ejemplo, las

corridas de toros, las peleas de gallos, perros, entre otras. Por su parte, para la pesca industrial y la acuicultura llevadas a cabo en los países del primer mundo se ha establecido que se deben cumplir los mismos lineamientos exigidos para la manipulación y sacrificio de los demás vertebrados de consumo humano. Infortunadamente, la realidad está lejos de ello, siendo el extremo opuesto, la pesca artesanal, en donde se causa un gran sufrimiento durante la captura y la muerte se presenta luego de un prolongado proceso de asfixia (Sneddon y Roques, 2022).

Habida cuenta de que los peces son los vertebrados que mayor tiempo han estado en el planeta (aproximadamente 500 millones de años), es imposible pensar que durante este largo periodo hayan permanecido estancados en su forma ancestral y primitiva, de hecho, los peces se han diversificado de tal manera que su número de especies (más de 35.000) es mayor que el de todos los demás vertebrados juntos. De nuevo, la visión piramidal de desarrollo cognitivo según el orden evolutivo conlleva a juicios erróneos que han permanecido en la humanidad desde la época de Aristóteles y su concepto de escala natural. Felizmente, los investigadores han ido descubriendo en

los peces una gran variedad y sofisticación de comportamientos, y el importante rol del aprendizaje y la memoria a corto y largo plazo en dichas acciones. De hecho, en la actualidad, la capacidad cognitiva de los peces es comparable con aquellas observadas en primates no-humanos (Odling-Smee y Braithwaite, 2003; Salena *et al.*, 2021).

Una de las formas cognitivas más básicas es la capacidad de diferenciar el «yo» de los demás organismos, y para comprobar dicha habilidad los primeros investigadores utilizaron espejos como test para comprobar si los animales pudiesen o no reconocer su propia imagen. En la actualidad, el uso de espejos es aún aplicado, si bien es controversial, sus metodologías y los resultados y conclusiones obtenidos son profundamente revisados y evaluados de manera que sea posible distinguir entre indicios de un pensamiento meramente asociativo y una verdadera capacidad cognitiva. Esta capacidad ha sido comprobada en varias especies, entre las cuales se encuentran el cíclido *Pelvicachromis taeniatus* y el lábrido *Labroides dimidiatus* (Thünken *et al.*, 2009; Kohda *et al.*, 2023). Otro aspecto de evaluación de la cognición es el concepto de viajes mentales a través del tiempo, lo cual compren-

de el poder pensar en el pasado, ser consciente de ello en el presente y utilizar la información almacenada para hacer planes a futuro. El término para dicha capacidad es Cronestesia, y tal y como sucede con la investigación del yo consciente, esta temática representa múltiples desafíos para la ciencia. Teniendo en cuenta que la cronestesia involucra al aprendizaje y la memoria, esta puede irse comprobando paso a paso, tal y como se ha llevado a cabo en varias especies de peces, en cuyos casos se ha observado su capacidad para aprender métodos para la búsqueda y manipulación de alimento, así como también a reaccionar ante la presencia de depredadores (Odling-Smee *et al.*, 2006; Park *et al.*, 2020 De Waele *et al.*, 2022; Lawrence *et al.*, 2023).

El conocimiento y capacidades cuantitativas han sido reportadas en una variedad de especies, lo cual demuestra la habilidad de discriminar pequeñas cantidades y estimar diferentes órdenes de magnitud; dichas capacidades han sido observadas de manera espontánea tanto en juveniles y adultos, como adultos entrenados bajo condiciones controladas, por lo que se deduce que el conocimiento numérico tiene componentes innatos y de aprendizaje. Dentro de los casos de selección

espontánea, demostrados en esta temática, se encuentran los observados en el pez mosquito *Gambusia holbrooki*, el guppy *Poecilia reticulata* y el pez ángel blanco *Pterophillum scalare*, los cuales pueden discriminar entre distintos grupos de hasta 3 y 4 ítems (Agrillo *et al.*, 2012; Gómez-Laplaza y Gerlai, 2015; Agrillo *et al.*, 2017). En el caso del guppy, esta capacidad se ha observado en peces de hasta cuatro días de edad (Lucon-Xiccato *et al.*, 2015). Sin embargo, esta habilidad de discriminación se puede presentar en grupos conformados por muchos más objetos cuando la diferencia entre ellos es significativa, por ejemplo, del doble (8 vs 16); esto se ha observado en las especies anteriormente nombradas, así como también en el pez espada *Xiphophorus elleri* (Buckingham *et al.*, 2007). En algunos casos la discriminación entre números es mucho más aguda, siendo observada, por ejemplo, en la carpita cabezona *Pimephales promelas*, la cual puede diferenciar entre grupos compuestos por 18 y 23 ítems (Bruslé y Quignard, 2020). El tener la capacidad para diferenciar grupos de varios ítems es esencial en aquellas especies que forman cardúmenes, ya sea de manera puntual o permanente, y en algunos casos estas formaciones están relacionadas

con la reproducción y la selección de pareja. El pez mosquito *G. holbrooki* macho prefiere aquellos cardúmenes que contengan el mayor número de hembras; al tener que seleccionar entre grupos numéricamente iguales, el macho tendrá una preferencia por aquel en donde no existan machos o su número sea el menor (Agrillo *et al.*, 2008). La habilidad para discriminar el alimento por cantidad y tamaño se ha descrito en el guppy *P. reticulata*, el cual, al presentársele dos grupos con distinto número de presas y tamaños, prioriza al que tenga las presas de mayor tamaño por encima de su cantidad (Lucon-Xiccato *et al.*, 2015). En cuanto a casos de selección por entrenamiento, los peces aprenden reglas numéricas a través de recibir una recompensa (alimento); de esta manera, el pez ciego de caverna *Phreatichthys andruzzii* demostró que una vez entrenado era capaz de discriminar entre grupos de palillos de diferente número (Bisazza *et al.*, 2014). Quizás uno de los casos más relevantes es el del pez limpiador *L. dimidiatus*, el cual no solo es capaz de discriminar entre el número de «clientes» a limpiar, sino que también selecciona aquellos que tengan una mayor cantidad de ectoparásitos; esta especie, además, demuestra una marcada

preferencia a sanear aquellos peces que ha limpiado anteriormente (Tebbich *et al.*, 2002; Woodley *et al.*, 2023).

Se denomina «aprendizaje» al cambio en un comportamiento como resultado de la experiencia; en su forma más básica, es la capacidad para asociar dos o más estímulos o eventos (aprendizaje asociativo). Esta información aprendida es modificada según las experiencias que tenga el animal durante su vida. Además, existe la información genética, heredada y evolutivamente moldeada a través de las generaciones; a menudo, la información aprendida es contrastada con la información genética, siendo esta de gran relevancia para la historia evolutiva de las especies. La información heredada se basa en parte, en aquellos eventos ambientales predecibles, mientras que la información aprendida permite al organismo adaptarse y tolerar eventos impredecibles o espontáneos que ocurren durante su vida. Por tal razón, la evolución controla y moldea los mecanismos que permiten el aprendizaje bajo los escenarios y situaciones particulares de cada especie (Breed y Moore, 2022).

El aprendizaje ha sido observado en una amplia variedad de especies tanto en su forma clásica como en su forma condicional instru-

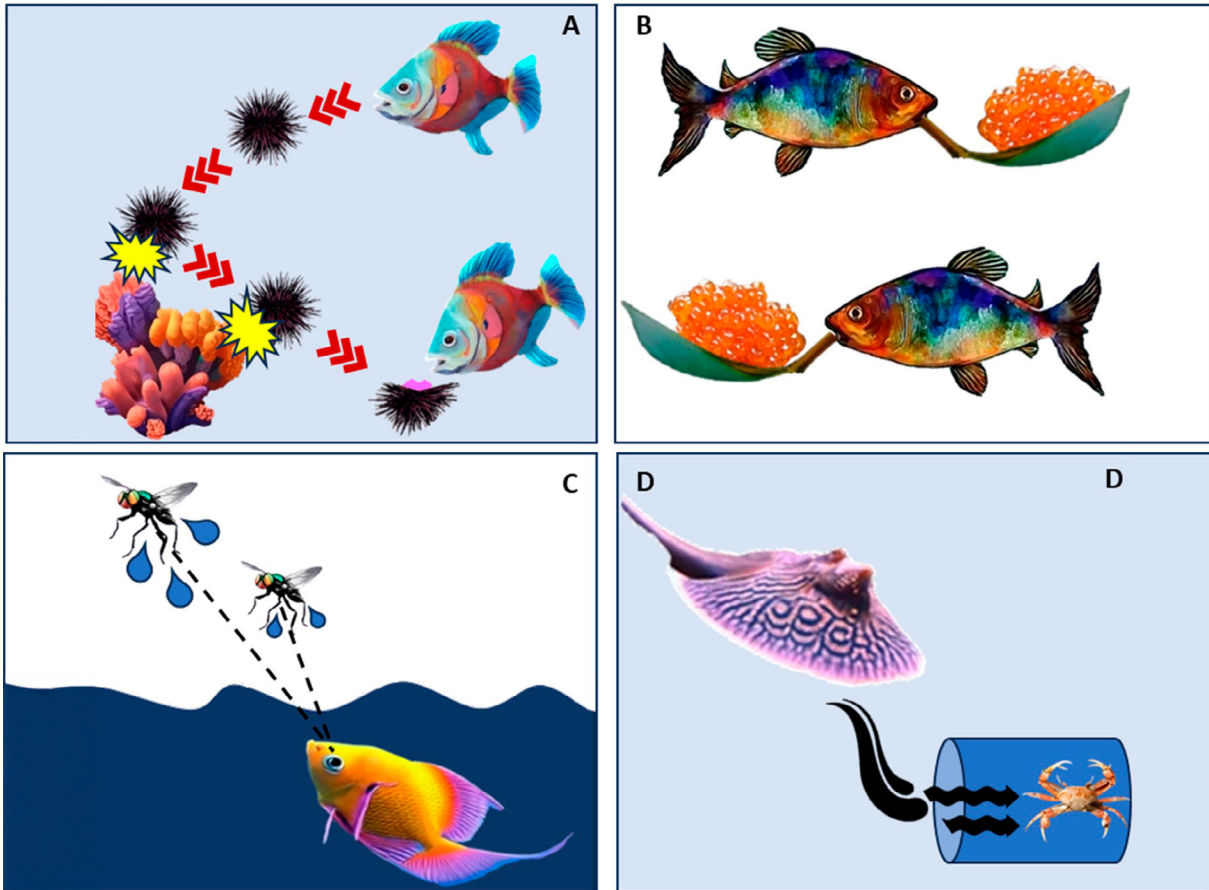
mental. En el primer tipo se encuentran aquellas asociaciones que el pez demuestra entre un estímulo neutral y un evento o efecto; tal es el caso de especies mantenidas en cautiverio, las cuales asocian los sonidos de personas/operarios con el momento de la alimentación (Magnhagen *et al.*, 2008). Por otra parte, el aprendizaje condicional instrumental es la asociación de una acción particular propia que trae como resultado una recompensa. Este aprendizaje se evidencia en los estudios que requieren el uso de alimentadores a demanda en donde el pez es el encargado de activar un comedero cada vez que desea alimentarse; de hecho, esta capacidad no solo comprueba un aprendizaje por asociación, sino además la habilidad de utilizar herramientas en el caso de tener que pulsar o halar el activador del comedero (Milot *et al.*, 2014; Kleiber *et al.*, 2023).

El uso de herramientas por parte de los peces ha sido observado en el lábrido colmillón morado *Choerodon schoenleinii*, el lábrido vieja de colmillos *Choerodon anchorago*, la doncella cabeciamarilla *Halichoeres garnoti* y el lábrido *Thalassoma hardwicke*, quienes establecen una estación fija para el rompimiento de las conchas de los moluscos que les sirven como alimento; en dichas estaciones existe

una superficie sólida de determinada forma a donde los peces lanzan sus presas (Bernardi *et al.*, 2011; Coyer, 1995; Pasko, 2010; Bernardi *et al.*, 2011; Jones *et al.*, 2011). *T. hardwicke*, incluso, adapta esta capacidad a las condiciones de cautiverio cuando es alimentado con alimento artificial de gran tamaño (Pasko, 2010). Otros lábridos como el coris napoleón de manchas rojas *Coris angulata*, el maorí Napoleón *Cheilinus fasciatus* y el lábrido cola de escoba *Cheilinus lunulatus* utilizan la dureza y relieve de los corales para romper las espinas y exoesqueletos de los erizos, teniendo también una estación fija para esta actividad (Brown, 2011; Layton y Fulton, 2014) (Figura 3A). Los anteriores ejemplos pueden generar algunas dudas sobre lo que se considera un verdadero uso de herramientas, ya que el pez no manipula directamente la herramienta, esta se encuentra adherida al sustrato; sin embargo, el pez terror verde *Aequidens paraguayensis* realiza una cuidadosa selección de la hoja en la que depositará sus huevos; al terminar estos adheridos a su superficie, los padres pueden movilizarlos utilizando la hoja como una bandeja, en caso de que las condiciones se tornen poco favorables en el lugar inicial de la puesta (Hansell y Ruxton, 2008) (Figura 3B).

El uso de agua como herramienta también puede ser discutible, aunque esta habilidad se menciona en los primates. La técnica de captura de insectos por parte del pez arquero es comúnmente conocida, estando registrada en las especies *Toxotes jaculatrix* y *T. chatareus*; sin embargo, esta técnica representa una gran habilidad que requiere no solo puntería, sino también una fuerza suficiente para que el chorro de agua desestabilice al insecto y lo haga caer. Al mismo tiempo, el pez arquero debe tener en cuenta la curvatura de la luz presente en la interface agua-aire, el tamaño de la presa y si esta se encuentra posada o en movimiento (Leadner *et al.*, 2021) (Figura 3 C). Así como el uso de superficies duras para fraccionar el alimento ha sido observado bajo condiciones de cautiverio, el uso de chorros de agua también ha sido reportado en varias especies, entre ellas, la raya de río *Potamotrygon castexi*, la cual expele agua con una fuerza y velocidad suficientes como para extraer alimento previamente colocado dentro de un tubo de plástico (Kuba *et al.*, 2010). Esta habilidad demuestra no solo el uso del agua como herramienta para conseguir alimento, sino también la capacidad cognitiva para dar solución a un problema (Figura 3D).

Fig. 3. Uso de herramientas reportado en peces. A) Zona de coral establecida para fragmentar a los erizos de mar por impacto, B) Uso de hojas para el transporte de huevos, C) Cálculo de velocidad, fuerza y dirección del disparo de agua en la captura de alimento y D) Producción de corrientes de agua para extraer a presas de su refugio



Fuente: elaboración propia.

El desafío que representa el ambiente y el componente social parece estar relacionado con el tamaño del cerebro en los peces, hipótesis que ha sido comprobada en los cíclidos, ya que las hembras que cuidan por sí solas a su descendencia tienen cerebros más grandes que aquellas que comparten el cuidado parental con el macho (Gonzalez-Voyer *et al.*, 2009). De la misma forma, los peces arquero poseen un telencéfalo de mayor tamaño en comparación con otros miembros de su familia (Toxotidae) (Karoubi *et al.*, 2016).

Si se compara a los peces con las aves y los mamíferos, es claro que los primeros cuentan con unas características de gran importancia para la cognición, como pueden ser el significativo potencial neurogénico y de regeneración neuronal en la fase adulta. La plasticidad del sistema nervioso de los peces permite su adaptación en términos de tamaño y morfología cerebral, según las condiciones ambientales y demandas cognitivas (Bshary y Triki, 2022). Existen experimentos que han comprobado dicha plasticidad y la forma en como la adaptación puede pasar de una generación a otra como, por ejemplo, en el experimento realizado por Warner (1988), quien transfirió de lugar a una población entera del lábrido cabeza azul *Thalassoma bifasciatum*, la cual ya

contaba con una tradición de uso de lugares de desove; una vez en su nuevo hábitat, la población no solo terminó adaptándose a dicho entorno, estableciendo allí nuevos lugares de desove, si no que los mantuvieron por cuatro generaciones (12 años), comprobando así la existencia de una tradición culturalmente transmitida.

Según las numerosas investigaciones realizadas en las últimas décadas, es evidente que los peces han desarrollado variados sistemas de memoria que involucran a la memoria de corto plazo para el razonamiento, aprendizaje, y comprensión y la memoria episódica, relacionada con los eventos del pasado, incluyendo el qué, el dónde y el cuándo, de manera que esta información es utilizada para la toma de decisiones en escenarios presentes y futuros. La memoria generalmente inicia con una señal sensorial o eléctrica cuya duración es de pocos milisegundos, mientras es transmitida y almacenada como memoria a corto plazo, la cual, a su vez, tiene una duración máxima de minutos. En la mayoría de animales, este tipo de memoria es limitada a seis o siete ítems, y es útil para recordar una secuencia de actividades por hacer. Por ejemplo, un pez puede ahorrar esfuerzo cuando evita repetir la búsqueda de alimento en un mismo lugar

en periodos cortos de tiempo. En muchos casos, la memoria es almacenada por un tiempo prolongado, como pueden ser semanas, meses o años; este es el caso de la memoria a largo plazo (Bshary y Triki, 2022).

De manera resumida, y tal y como se ha descrito en mamíferos, el mecanismo bioquímico de la memoria involucra una señal que se transmite vía conexiones sinápticas entre neuronas sensoriales y motoras, utilizando a la serotonina como transmisor modulador de la señal. Al tiempo, la serotonina estimula e incrementa las conexiones sinápticas y además incrementa los niveles intraneuronales del adenosín monofosfato cíclico (AMPC), el cual actúa como segundo mensajero y tiene como mediador de sus acciones a la cinasa dependiente de AMPC (PKA), cuya función, además, es fosforilar a las proteínas. La PKA está conformada por cuatro subunidades, dos reguladoras y dos catalíticas, siendo las primeras las encargadas de inhibir a las segundas, mientras que las subunidades catalíticas son, en últimas, las regiones activas de la enzima, en donde sucede la fosforilación. Cuando los niveles intracelulares de AMPC ascienden este se une a las subunidades reguladoras del PKA causando un cambio en su estructura, ocasionando la liberación y activación de las dos su-

bunidades catalíticas, por tanto, se inician los procesos de fosforilación de proteínas en las terminales sinápticas de la neurona. La acción ocasiona un aumento en la liberación de neurotransmisores y el fortalecimiento de la conexión sináptica, cuya duración puede ser de algunos minutos hasta días en el caso de que el estímulo que origina la señal se repita, por tanto, esta sería una memoria a corto plazo y las neuronas involucradas en el proceso de almacenamiento se encuentran en la corteza prefrontal. La transformación de la memoria de corto a largo plazo se conoce como consolidación, para lo cual se hace necesario la expresión de genes específicos y la consecuente síntesis de proteínas en las neuronas implicadas. De igual manera, el AMPC desempeña un rol importante, ya que su aumento genera una activación prolongada de la PKA que, además, activa a la MAPK (proteína cinasa activada por mitógeno), quien es un regulador de los factores de transcripción del ADN, iniciando una cascada específica de expresión génica. La presencia/ausencia de los agentes reguladores de la expresión y transcripción del ADN son los factores que modifican la duración del almacenamiento de la memoria a largo plazo. Esta transformación de memoria de corto a largo plazo sucede en el hipocampo (o el

pallium lateral en peces) (Ortega-de San Luis y Ryan, 2022). El pallium lateral, además del cerebro anterior y sus neurotransmisores, receptores y genes homólogos, se encuentra relacionado con el aprendizaje y la memoria. La ausencia de la corteza prefrontal en los peces ha sido una de las razones por las cuales se ha asumido su incapacidad no solo de sentir dolor y sino de contar con capacidades cognitivas básicas. Tal y como se han citado hasta el momento, son numerosos los estudios que describen y evidencian la existencia de dichas capacidades; quizás no al nivel de los mamíferos u otros grupos, pero sí en formas y complejidades distintas (Gerlai, 2017).

Comunicación

La comunicación es la transmisión de una señal de un animal a otro, siendo esta señal la forma, evolutivamente desarrollada, para hacer llegar un mensaje de manera eficiente. Las señales pueden provenir de varias fuentes como, por ejemplo, la coloración corporal, una descarga eléctrica, la emisión de una molécula (feromonas) o un sonido, sin embargo, todas ellas están diseñadas para alterar el comportamiento de su receptor, aun cuando el emisor y el receptor sean el mismo individuo, como

sucede en la autocomunicación (Sloman *et al.*, 2005). El estudio de la comunicación en peces ha tenido un lento inicio debido a la histórica concepción errada sobre su incapacidad cognitiva y, además, a las complejidades técnicas obvias para la realización de los estudios.

De todas las formas de comunicación descritas en los peces, el mayor interés, según el número de estudios publicados, se ha enfocado en **la comunicación visual**, lo cual es paradójico, ya que el ambiente acuático es un medio que, comparado con el aire, tiene un bajo nivel de transmisión de la luz tanto en intensidad como en longitud de onda. No obstante, son numerosos los estudios que en las últimas décadas han aportado información acerca de la capacidad de los peces para diferenciar formas, tamaños, objetos o colores, incluso si estos se encuentran parcialmente ocultos (Siebeck *et al.*, 2009; Maia *et al.*, 2017; Bloch *et al.*, 2019). El fotoambiente acuático cambia rápidamente con la profundidad, por lo que incluye un amplio rango de condiciones que van desde las aguas translúcidas de mayor intensidad lumínica y riqueza espectral típicas de los arrecifes de coral hasta la oscuridad monocromática y permanente de las profundidades del océano. En los acuíferos continentales el tipo y cantidad de sedimento y de materia orgánica

son factores que caracterizan el nivel de turbidez del agua, y, con ello, la cantidad y calidad de luz disponible para el desarrollo de la vida (Baden, 2021). Las condiciones lumínicas encontradas en los ambientes marinos, estuáricos y continentales han originado el amplio rango de adaptaciones visuales que han sido descritas en los peces hasta el momento. Las profundidades del océano son el hábitat más grande del planeta y, quizás, el ambiente fótico más desafiante para los peces si se considera que a los 200 m no hay suficiente luz para la fotosíntesis y que a partir de los 1.000 m la luz del sol es inexistente. Bajo estas condiciones, las señales visuales dependen de otra fuente: la bioluminiscencia, es decir, la luz emitida por los mismos organismos y que se caracteriza por un espectro de luz azul-verde (~ 480 nm). Gracias a esta adaptación, los peces de las profundidades cuentan con esta señal para llevar a cabo interacciones predador-presa, detección de potenciales parejas, camuflaje o navegación (de Busserolles *et al.*, 2020). La bioluminiscencia ha evolucionado independientemente en aproximadamente 13 casos, todos ellos marinos, y comprendiendo cerca de 200 especies. Esta capacidad involucra una reacción enzimática similar a la descrita en las luciérnagas y cuyo sustrato es también la luci-

ferina, la cual es adquirida por el pez, ya sea a través del alimento (plancton con bacterias simbioses) o sintetizada endógenamente. La luz emitida de esta forma tiene un pico de longitud de onda de 500 nm, la cual es cercana a la existente en aguas someras y cristalinas, y se encuentra dentro del espectro de luz visible por la mayoría de peces. La luz se emite bien sea desde estructuras tubulares ubicadas en la piel o desde órganos específicos, y en muchos casos cuentan con mecanismos de regulación, propagación, reflexión y filtración de la luz (Jägers *et al.*, 2021; Paitio y Oba, 2024). En los ambientes fóticos de aguas más someras, a donde llega la luz solar, la comunicación visual desempeña un papel fundamental en procesos tan importantes como la reproducción, siendo el color corporal un criterio para la selección de pareja en especies como el medaka *O. latipes*, el pez zebra *D. rerio*, el guppy *P. reticulata* y el tetra *Crenuchus spilurus* (Kamijo *et al.*, 2018; Vargas, 2021; Godin *et al.*, 2022; de Almeida *et al.*, 2023). Al mismo tiempo, la comunicación visual es fundamental para el reconocimiento de pares o congéneres dentro de un cardumen (Santacà *et al.*, 2021), y además desempeña un importante rol en la relación predador-presa, como es el caso de especies que imitan la coloración

de especies venenosas para evitar a sus depredadores (Moland y Jones, 2004; Boileau *et al.*, 2015). Además de la diversidad de colores que llega a exhibir un mismo individuo, se debe tener en cuenta la característica iridiscente de las escamas y otras estructuras epiteliales, las cuales son utilizadas para regular o direccionar estas señales visuales. El cortejo, la defensa del territorio y algunas tácticas de evasión de depredadores son eventos en donde se ha observado este tipo de comunicación (Cuthill *et al.*, 2019; Perry, 2023; Tosto *et al.*, 2023).

Como se indica en la sección Sistemas Sensoriales del presente capítulo, **la electrorrecepción** es un carácter ancestral que aparece de manera independiente en varios grupos de vertebrados (peces, anfibios, mamíferos) y que ha evolucionado de manera secundaria en algunos peces como las anguilas eléctricas (Gimnotidae), las rayas torpedo (Torpedinidae) y los bagres eléctricos (Malapteruridae). Si bien estos peces son más conocidos por tener la capacidad de producir electricidad de alto voltaje para la captura de sus presas y la defensa, estos también han desarrollado un órgano ampular de recepción de señales de bajo voltaje que son de gran utilidad para el cortejo, reconocimiento de individuos e interacciones agonísticas (comportamientos de agre-

sión o defensa). En los peces se han descrito dos tipos de señales eléctricas de bajo voltaje: pulsos y ondas. Las primeras son encontradas en la mayoría de las especies que utilizan este medio para comunicarse y suelen ser de una duración muy corta (1-3 milisegundos); las segundas son señales sinusoidales que han sido descritas hasta ahora en los gimnotiformes y que suelen tener una duración de 3 a 5 milisegundos. Dentro de estas últimas se encuentran los «chirps» emitidos como señal de advertencia o agresión entre machos del pez cuchillo fantasma *Apteronotus leptorhynchus*, las cuales pueden ir aumentando en frecuencia según la intensidad del mensaje. Al mismo tiempo, se ha descrito la misma señal emitida por las hembras, siendo de duración corta en la interacción entre hembras y de duración larga ante la presencia de machos (Wallach *et al.*, 2022). El dimorfismo de las señales eléctricas se debe al efecto modulador de esteroides sexuales y corticosteroides, siendo esta modulación distinta según la especie. De esta manera, los andrógenos median las diferencias sexuales existentes en el género *Apteronotus*; sin embargo, en los peces cuchillo fantasma *A. leptorhynchus* los machos emiten señales de mayor frecuencia que las hembras, pero lo contrario ocurre en el pez cuchillo negro *A.*

albifrons (Freiler y Smith, 2023). Otro gimnotiforme, el *Brachyopomus pinnicaudatus* emite estas descargas eléctricas de bajo voltaje con una duración que duplica las emitidas por las hembras, estas, por su parte, prefieren reproducirse con aquellos machos que emitan la señal de mayor duración (Perrone *et al.*, 2009).

Relacionado con la capacidad sensorial de la línea lateral se encuentra la comunicación a través de esta, llamada **comunicación mecánica** o mecanorrecepción, la cual ha sido reportada como especialmente importante en la fase de cortejo de algunas especies, evidenciándose en forma de movimientos laterales, golpeteos de cola y vibraciones. Estas señales se caracterizan por ser transmitidas en un radio de proximidad corto y por tener una baja frecuencia, encontrándose dentro del rango de sensibilidad de la línea lateral (20 a 50 Hz) (Engelmann *et al.*, 2002; Yawei *et al.*, 2024). En especies de fertilización externa la sincronización de los eventos de liberación de los gametos es crucial para asegurar el éxito reproductivo con una baja pérdida de gametos. Los cortejos elaborados y la comunicación durante los mismos aseguran dicha sincronización, siendo las señales visuales, acústicas y vibratorias, de gran importancia (Montgomery y Baker, 2020). Se ha demostrado que

la comunicación a través de la línea lateral es esencial en el comportamiento agonístico y de cortejo de especies como el salmón rojo *Oncorhynchus nerka* (Satou *et al.*, 1994), el pez cola de espada *X. helleri* (Sargent *et al.*, 1998) y el cíclido africano *Astatotilapia burtoni* (Butler y Maruska, 2015).

A pesar de los múltiples registros de especies que producen sonidos, el estudio de la **comunicación acústica** en los peces ha sido significativamente escaso debido, en parte, a la complejidad técnica que implican estos estudios, por lo menos hasta finales del siglo XX. Gracias al surgimiento de equipos hidroacústicos, ha sido posible el establecer importantes aspectos como son los diferentes mecanismos de generación de sonidos (músculos, vejiga natatoria, huesos y sonidos hidrodinámicos) y su transmisión (pulsos largos y simples, pulsos cortos y tonos). Por lo anterior, los peces son el grupo de vertebrados de mayor diversidad morfológica en la producción de sonidos, siendo estos en la mayoría de los casos, ejemplos de convergencia evolutiva, aunque sus patrones evolutivos particulares no son claros. El mecanismo de producción de sonidos a través de la vibración de la vejiga natatoria (por contracción de sus músculos) es el más estudiado, y se caracteriza por sonidos de

tonos armónicos y de frecuencias que pueden llegar hasta los 400 Hz (Tricas, 2020). Este es el sistema de producción de sonidos de especies como el pez de San Pedro *Zeus faber* (Onuki y Somiya, 2004), el pez sapo *Opsanus tau* (Fine, 2012), el pez ardilla *Holocentrus rufus* y varias especies de peces soldado como son *Myripristis berndti*, *M. amaena*, *M. violaceus* y *M. pralinius* (Parmentier *et al.*, 2011). Además de la vejiga natatoria, existen otras estructuras de generación de sonidos como son las espinas pectorales, utilizadas por el bagre azul *Ictalurus furcatus* (Mohajer *et al.*, 2015) y el gourami croador *Trichopsis vittata* (Ladich y Schleinker, 2015). El género *Scorpaena* es conocido por sus sonidos generados a partir de músculos y tendones abdominales (Bolgan *et al.*, 2019) y el pez payaso *Amphiprion clarkii* produce sonidos realizando golpes de cierre y apertura de sus mandíbulas (Parmentier *et al.*, 2007). El segundo juego de mandíbulas presente en algunas especies de teleósteos, denominadas mandíbulas faríngeas, tiene un rol crucial en la producción de sonido de varias especies de cíclidos y pomacéntridos (Rice y Lobel, 2003). Existen muy pocos estudios relacionados con la producción de infrasonidos (<20 Hz) por parte de los peces, siendo estos el producto de movimientos del cuerpo y la

cola durante interacciones sociales relacionadas con patrones reproductivos y agonísticos. Estos infrasonidos se han reportado en varias especies de peces mariposa como *Forcipiger flavissimus*, *Chaetodon unimaculatus*, *C. multinctus*, *C. ornatissimus*, *C. kleinii* y *C. auriga* (Tricas, 2020). De los estudios realizados hasta el momento se conoce que los campos activos de sonidos en los peces pueden variar de rango según la especie, desde los 0,5 m, observado en los gobios *Padogobius martensii* y *Gobius nigricans* (Lugli *et al.*, 2003), hasta los 12 m registrados en los peces doncella y ardilla (Rice y Lobel 2003; Parmentier *et al.*, 2011;). Como se ha mencionado anteriormente, la comunicación acústica en los peces está muy relacionada con la reproducción por ser uno de los métodos usados por los machos para atraer la atención de las hembras y por las hembras para encontrar machos anidando; al mismo tiempo, se presentan como parte del comportamiento agonístico de defensa territorial y dominancia reproductiva (Tricas, 2020).

Como se ha descrito arriba, el sistema olfatorio de los peces es altamente sofisticado y es imprescindible en la **comunicación química** de este grupo de animales. A través de ella, los peces interactúan socialmente en varios aspectos como pueden ser el cuidado

parental, la depredación, la defensa, la formación de cardúmenes y la migración. Esta comunicación es especialmente importante en los procesos de reproducción a través de la señalización emitida por hormonas sexuales o feromonas hidrosolubles que causan una respuesta fisiológica y comportamental en quien las capta. Dicha señalización puede dar información que otros sistemas no proveen como, por ejemplo, el reconocimiento del estado de madurez sexual y el reconocimiento de parientes. La liberación de dichas hormonas varía según la especie, en los peces tetra *Mimagoniates inequalis* y *Aphyocharax anisitsi* existen glándulas del olor ubicadas a cada lado del pedúnculo caudal, las cuales están recubiertas por escamas modificadas que permiten la liberación de las feromonas con una cierta presión y velocidad (Fukakusa, 2020; Pintos *et al.*, 2021). El pez cola de espada *Corynopoma riisei* cuenta con glándulas tanto en la aleta caudal como en las branquias (Amcoff *et al.*, 2014), mientras que el blénido *Salaria pavo* posee dichas glándulas pareadas a cada lado de la aleta anal (Barata *et al.*, 2008). Al mismo tiempo, las feromonas pueden liberarse a través de la orina, como ocurre en la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Slo-man *et al.*, 2004). La captación de las feromo-

nas genera variadas respuestas como pueden ser el aumento de la producción de esperma ante la presencia de feromonas femeninas o la inducción a la maduración de los ovocitos una vez la feromona masculina es captada en el ambiente por parte de la hembra (Stacey *et al.*, 2003).

Como es esperable, la comunicación en los peces es multimodal, ya que involucra varios sistemas sensoriales que se superponen, complementan o, incluso, se excluyen de manera que el organismo recibe la mejor información sobre la que debe decidir para actuar. Por ejemplo, en la selección de pareja del pez cola de espada *Xiphophorus continens* se ha comprobado la complementariedad de las señales visuales y olfatorias, ya que ante la ausencia de las primeras las hembras prefieren aparearse con congéneres, sin embargo, cuando solo existen estas señales visuales, la hembra selecciona a machos de la especie *X. montezumae* (McLennan y Ryan, 2008). Al mismo tiempo, durante el cortejo de la doncella *Stegastes partitus*, la hembra selecciona al macho según las señales acústicas y visuales generadas a partir de la liberación de hormonas sexuales y movimientos exhibidos por el macho (Draud *et al.*, 2008). Aparte de la reproducción, otras funciones importantes requieren de las señales de

varios sistemas sensoriales. En el caso de los peces eléctricos (Osteoglossiformes), el sistema de comunicación eléctrica se complementa con la visión y la quimiorrecepción para la localización y captura de presas; los dos primeros sistemas (electrolocalización y visión) son cruciales para la formación de cardúmenes, y todos los sistemas son útiles para la detección de depredadores y la toma de decisión para los consecuentes comportamientos de evasión y defensa (von der Emde y Zeymer, 2020). De las líneas de investigación que más carecen de estudios, los sistemas sensoriales de los peces, y la forma en como estos actúan y son afectados por factores ambientales, son de los más notorios, por lo que es necesario el desarrollo de más investigaciones a medida que avanza la creación de herramientas y tecnologías de muestreo, registro y análisis.

Otras habilidades

El camuflaje, el mimetismo y la distracción representan soluciones evolutivas para evitar ser depredado o, por el contrario, conseguir alimento. El camuflaje se refiere a la coloración, forma y comportamiento que permite el poder esconderse de depredadores visuales o permite al predador utilizar su

estrategia de emboscada. En la naturaleza, el camuflaje por coloración críptica es una de las estrategias antidepredadoras más comunes y, entre ellas, la más difundida es aquella que involucra el coincidir con el sustrato o fondo del lugar en donde el animal se encuentra. Un camuflaje dinámico permite al individuo movilizarse por varios ambientes de distintos colores y formas, siendo, quizá, los cefalópodos los organismos acuáticos más investigados debido a su capacidad para cambiar rápidamente de color; sin embargo, en los peces también se han descrito dichos cambios rápidos de color y brillo en respuesta a las condiciones variables de luz de su entorno (Smithers *et al.*, 2018). La velocidad en la que se presentan los cambios de color puede variar entre especies; la más lenta (varias horas o incluso días) ha sido descrita en varias especies de peces planos, aunque en este grupo el *Bothus ocellatus* puede camuflarse con su entorno en un tiempo de dos segundos (Ramachandran *et al.*, 1996; Ryer *et al.*, 2008). Esta habilidad también depende del color del entorno como, por ejemplo, en el gobio de roca *Gobius paganellus* el camuflaje aparece de manera más rápida cuando el fondo contiene tonalidades no tan brillantes y de colores neutros en comparación con

fondos brillantes de coloraciones vivas (Smithers *et al.*, 2018).

El mimetismo y la distracción son las habilidades de un pez para hacerse parecer a otro organismo o distraer la atención de un predador, de manera que se diferencian del camuflaje en el sentido de que el pez no evita del todo ser visto. Entre los comportamientos de distracción se encuentran varias estructuras de engaño como son los ocelos falsos de varias especies (peces mariposa, gobios, peces doncella, lábridos, entre otros). Estos falsos ojos tienen como objetivo el captar la atención del depredador y dirigir el ataque a un lugar menos vital del cuerpo, lo cual permite la huida (Bruslé y Quignard, 2020). El mimetismo de defensa puede proteger a los peces en su etapa juvenil, cuando estos son más propensos a ser depredados; en el caso del cíclido *Neolamprologus furcifer* sus juveniles adquieren la coloración de su predador más común: el caracol *Raymondia horei*; dicha relación ha sido comprobada al registrar la falta de mimetismo de los juveniles en ausencia del predador (Satoh *et al.*, 2017). El mimetismo Batesiano es una forma de defensa en la que la presa adquiere la morfología, coloración o comportamiento de especies venenosas; este tipo de mimetismo se ha observado en el pez globo *Paralute-*

res prionurus el cual adquiere una coloración altamente similar a la de *Canthigaster valentine*, especie venenosa (Caley y Schluter, 2003). El blénido *Plagiotremus laudandus* asemeja la coloración de su contraparte *Meiacanthus atrodorsalis*, el cual responde a los ataques de predadores con mordidas venenosas (Moland *et al.*, 2005).

El comportamiento de engaño no solo se relaciona con la interacción predador-presa, sino que es utilizado en los eventos de cortejo por los machos para captar la atención de las hembras. Especies de fertilización interna como el pez tetra cola de espada *Corynopoma riisei* y varias especies de la familia Goodeidae cuentan con ornamentaciones en opérculos y colas que semejan las presas habituales de la especie; el movimiento de dichas estructuras causa que las hembras se acerquen lo suficiente a los machos como para que estos logren inseminarlas (Macías y Lemus, 2012; Amcoff y Kolm, 2013). El macho del cachorrillo *Cyprinodon elegans* se caracteriza por adoptar la apariencia de la hembra para lograr una cercanía a su pareja, evitando, además, la competencia con los machos (Gumm, 2012). En el cíclido *Astatotilapia burtoni*, de incubación oral, el macho ha desarrollado en su aleta anal de cinco a nueve manchas ovoides

que simulan los ovocitos de la especie; dichas manchas atraen a la hembra, la cual ha desovado previamente y ha recogido los ovocitos en la cavidad bucal. Al acercarse a las manchas del macho, este rápidamente fertiliza los huevos evitando así la pérdida de esperma y asegurando el paso de sus gametos a las siguientes generaciones (Maruska *et al.*, 2012).

El juego se define como aquellas actividades que, a primera vista, parecen carecer de propósito debido a su aparente falta de valor directo para la supervivencia del individuo. Sin embargo, estas actividades tienen una gran importancia, ya que se realizan incluso en contra del instinto de conservación, dado que durante el juego los animales pueden sufrir lesiones o exponerse a mayores riesgos de ser depredados o atacados. Las actividades relacionadas con el juego favorecen la estimulación del desarrollo cerebral, estimulan el aprendizaje y mejoran las habilidades motoras y de coordinación. Además, el juego social puede incluir la enseñanza de habilidades esenciales como la caza, el cortejo y la autodefensa, especialmente en individuos jóvenes. Aunque el juego ha sido ampliamente estudiado en mamíferos debido a las notables similitudes con el comportamiento humano, identificar comportamientos de juego en otras

especies ha resultado ser un desafío aún mayor (Breed y Moore, 2022).

Al respecto, Graham y Burghardt (2010) establecieron cinco criterios para identificar un comportamiento como un evento de juego: 1) ser incompleto desde el punto de vista funcional en el contexto en donde se presenta; 2) ser espontáneo, disfrutable, gratificante o voluntario; 3) ser diferente de otros comportamientos funcionales, ya sea en la forma como, por ejemplo, de una intensidad exagerada) o el tiempo (que suceda en una fase de desarrollo en la que no es esperable); 4) que sea repetitivo mas no en una forma anormal o estereotípica (como el balanceo); y 5) que se presente en ausencia total de estrés. La capacidad de los peces para jugar ha sido tema de controversia desde el siglo XIV. En la actualidad, los reportes de observaciones del desarrollo del juego en los peces siguen siendo escasos en comparación con otros grupos de animales, teniendo esto relación con la complejidad para la realización de las observaciones y la generación de información cuantitativa suficiente. Aun así, existen especies conocidas por la cantidad de reportes en donde se describen actividades de juego, una de ellas es el cíclido africano *Tropheus duboisi* que en un acuario atacaba y empujaba repetidamente a un termómetro

flotante con peso en su zona inferior, de manera que al hacerlo este se giraba para regresar inevitablemente a su posición vertical original (Burghardt *et al.*, 2015). Esta especie ha sido observada interactuando con otros cíclidos como *Labeotropheus* sp. con los que se realizaban actividades de contacto, roces y mordisqueos en los costados sin que estos derivaran en comportamientos de agresión; siendo estas actividades observadas también entre juveniles y adultos de *T. duboisi* (Bruslé y Quignard, 2020).

Al mismo tiempo, comportamientos observados bajo condiciones de cautiverio en los cuales los peces interactúan con objetos presentes en el acuario se han reportado en especies como el pez lomo plateado *Membras vagras*, que nadaba alrededor de una cuerda de nylon, la cual también embestía y tiraba (Gunter, 1953). El esturión esterlete *Acipenser ruthenus* ha mostrado un comportamiento similar con diferentes objetos que se le presentaban en el acuario (Ladiges, 1954). En el pez elefante *Mormyrus kannume*, caracterizado por contar con un tamaño cerebral significativo respecto al tamaño del cuerpo, se ha reportado la observación de interacciones con pequeñas ramas, las cuales empuja, tira y carga en su hocico (Meyer-Holzappel, 1960; Nilsson,

1996). Esta especie también ha sido reportada por su habilidad para movilizar pelotas en su acuario (Burghardt, 2005). Un estudio interesante fue el realizado por Eisenbeiser y colegas (2022), los cuales encontraron que el 80 % de 66 especies investigadas demostraban un comportamiento inquisitivo, de seguimiento e interacción al ser expuestos a un haz de luz de diferentes colores, siendo el color rojo el que mayor número de respuestas generó. Si bien el considerar que estos comportamientos se pueden definir como juego es objeto de debate, el poder demostrar que un significativo número de especies opta por reaccionar a un estímulo cuando este comportamiento no tiene una funcionalidad directa; llama, por lo menos, la atención y la necesidad de profundizar en este tipo de investigaciones.

Genética del comportamiento

A diferencia de la comprobable relación entre la genética y las características fenotípicas heredables de naturaleza estructural, bioquímica y fisiológica, la genética del comportamiento ha presentado múltiples problemáticas y obstáculos históricos que han ocasionado un razonable escepticismo, al mismo tiempo que dudas infundadas y conceptos

erróneos. La genética del comportamiento no suele representar una relación directa entre genes y niveles enzimáticos, hormonales, morfometrías, morfologías, entre otros; por tanto, esta área de estudio requiere de un análisis y elaboración a profundidad. Sin embargo, el comportamiento, al igual que las demás características fenotípicas es el resultado de la interacción de los genes y el ambiente, siendo esta relación estudiada desde diferentes enfoques: la domesticación (o selección artificial), la filogenia, la genética cuantitativa y biométrica, la genética evolutiva y poblacional, y la genética molecular. A partir de dichas áreas se intenta responder a preguntas relacionadas con los genes involucrados en la regulación del comportamiento, la interacción ambiente-gen que repercute en una conducta específica, la expresión génica y la modulación del comportamiento, la evolución del comportamiento a nivel de organismo y genoma, la evolución de las frecuencias génicas para comportamientos a nivel poblacional, la filogenia de los genes del comportamiento, entre otros.

La plasticidad del comportamiento implica responder uno de los cuestionamientos más básicos y polémicos de la biología, el relacionado con la herencia vs el ambiente. En el caso del primero, este representa la corriente que

emergió a mediados del siglo XX y que tuvo entre sus expositores a los etólogos europeos Konrad Lorenz y Niko Tinbergen, quienes enfatizaron sobre el rol principal del instinto, los patrones fijos del comportamiento y la influencia de la evolución. Estos dos científicos realizaban sus observaciones primordialmente en campo, a diferencia de sus contrapartes emergentes de Estados Unidos de América, contando con un fuerte componente de laboratorio, lo cual les ofrecía la oportunidad de estudiar a gran profundidad el comportamiento aprendido, derivado de cambios ambientales y las bases fisiológicas del mismo (Breed y Moore, 2022).

La domesticación o selección artificial ejerce un efecto importante en el comportamiento, siendo la selección de razas de perros, uno de los ejemplos más cercanos a la mayoría de las personas, ya que la reproducción se concentra en mantener y potenciar las características comportamentales deseables de una determinada raza, la cual será designada a desarrollar un rol específico (ejemplo de ello: razas para familias, razas para controlar ganado, razas para guía de personas con capacidades diferenciales o enfermedades, entre otros). Así como sucede en los demás grupos animales, la domesticación permite la adaptación

continua de lotes de peces al cautiverio y la presencia humana, con el propósito de modificar, generación tras generación, a aquellos organismos que presentan la mayor eficiencia y productividad. La domesticación está regida por cinco procesos genéticos: dos incontables (endogamia y deriva genética), dos parcialmente controlables (selección natural en cautiverio y disminución de la selección natural) y uno controlable (selección activa) (Teletchea, 2021).

De acuerdo con Teletchea (2019), existen cinco niveles de domesticación en los peces, por lo que se infiere que la domesticación no es un fin último sino un proceso continuo que puede ser revertido hasta un cierto punto. Como niveles de domesticación se tiene: 1) Primeros ensayos de aclimatización a las condiciones de cautiverio (descrito en 39 especies), 2) Control de una parte de ciclo de vida bajo condiciones de cautiverio (75 especies), 3) Ciclo de vida controlado completamente bajo cautiverio pero dependiendo de organismos silvestres (61 especies), 4) Ciclo de vida controlado bajo cautiverio con reproductores criados en cautiverio (45 especies), 5) Programas de selección reproductiva para la obtención de metas específicas (30 especies). Desde los inicios de la acuicultura, el

comportamiento de las especies de interés ha sido primordial e incluso un factor de eliminación para el desarrollo de su cultivo. Entre las especies de mayor historia documentada de domesticación en acuicultura se encuentran la carpa común *Cyprinus carpio* (hace 8.000 años) y la tilapia del Nilo *Oreochromis niloticus* (1.500 AC), mientras que la bailarina *Carassius auratus* fue la primera especie domesticada para fines ornamentales hace aproximadamente 1.800 años. Las características más deseables para aquellas especies de interés para la acuicultura son lógicamente aquellas que repercuten en la óptima productividad y eficiencia del cultivo, por lo tanto, la selección artificial se realiza según las tasas de crecimiento, sobrevivencia, fertilidad, entre otras. Al mismo tiempo, es altamente deseable la capacidad de adaptación al cautiverio, a la manipulación (captura, transporte, tratamientos, contacto con personal, entre otros) y a las tareas de mantenimiento (Lu *et al.*, 2022).

La filogenia, si bien se entiende como un proceso prolongado que involucra muchas generaciones, es posible de dilucidar en el caso del comportamiento a través de la comparación entre familias, géneros y especies. Dado que el comportamiento de un determinado

organismo es el resultado de la combinación de factores ambientales y genéticos, los investigadores pueden establecer las influencias hereditarias mediante la eliminación de las variaciones ambientales. De la misma manera, los patrones comportamentales pueden ser añadidos en los análisis cladísticos (set de técnicas lógicas para desarrollar hipótesis filogenéticas) para así poder esclarecer si un comportamiento evolucionó una única vez o múltiples veces (evolución convergente). De igual modo, este análisis es útil para esclarecer la secuencia lógica de eventos que conllevaron al apareamiento de un comportamiento específico (Breed y Moore, 2022).

Por otra parte, la genética cuantitativa y biométrica se basa en la variabilidad del fenotipo (heredabilidad), y en la correlación existente entre este y el genotipo. La heredabilidad se puede cuantificar por medio de la identificación y medida de la expresión de genes relacionados con la regulación del comportamiento. Por tal razón, el cálculo de la heredabilidad involucra la estimación de las contribuciones genéticas y ambientales a la variación del fenotipo a nivel poblacional, teniendo en cuenta que esta puede diferir en una misma población debido a cambios ambientales. Otra manera de entender la hereda-

bilidad es investigando la forma en la que un comportamiento responde ante la selección natural o artificial, si se presenta una variación del comportamiento y dicha variación se mantiene de una generación a otra, esto sugiere que dicho comportamiento es hereditario. Este aspecto es altamente interesante para aquellas especies de interés en acuicultura, pero también para las especies que han conllevado algún nivel de hibridización no natural y en aquellas situaciones de reproducción en cautiverio con fines de repoblación (Meffert *et al.*, 2002).

La genética evolutiva y poblacional trata de establecer el efecto que la selección ejerce sobre las frecuencias genéticas dentro de una población. Las elecciones comportamentales relacionadas con la selección de un hábitat, la migración, el patrón de actividad, puede conllevar al aislamiento de una población y, por ende, al inicio de un proceso de especiación, siendo el comportamiento sexual uno de los mayores mecanismos de aislamiento. Esto ocurre en el caso de especies marinas que se van adaptando cada vez más a las condiciones estuarinas, permaneciendo cada vez más tiempo en dichos ecosistemas hasta llegar a un punto de aislamiento total de sus congéneres marinos, siendo este el caso de la

corvina roja *Sciaenops ocellatus* (Hollenbeck et al., 2019), el pez cuatro ojos *Anableps anableps* (Watanabe et al., 2014) y el delfín hoci-co de botella *Tursiops truncatus* (Louis et al., 2014). Por otra parte, la genética molecular y el consecuente estudio de los genes que regulan al comportamiento ofrece una visión crucial para entender sus bases fisiológicas y neurobiológicas, así como también de permitir separar las causas genéticas de las ambientales para la identificación de las fuerzas de selección natural que dan forma al comportamiento. Según los análisis cuantitativos realizados hasta el momento, parece ser que la expresión de un comportamiento determinado se encuentra dirigido por una cantidad relativamente pequeña de genes, entre tres y ocho, los cuales, además, operan en muchos otros procesos del organismo. Dependiendo del número de genes involucrados en el comportamiento, será más o menos complejo que aparezca una respuesta como resultado de un cambio ambiental, por ejemplo, si se tra-

ta de un solo gen, el comportamiento puede variar rápidamente en respuesta al proceso de selección. Al estudiar las causas próximas de un comportamiento, los investigadores se enfocan en descubrir la secuencia de eventos que inicia con la activación y transcripción del ADN, y finaliza con la expresión de un comportamiento, sin embargo, el estudio más completo es aquel que enlaza las raíces evolutivas del comportamiento con estas causas proximales (Breed y Moore, 2022). Se puede concluir que la genética del comportamiento es un aspecto relevante en todos los estudios de la conducta animal, ya que informa acerca de la evolución de un patrón conductual, y cómo y por qué este resultó siendo modificado para dar origen a nuevas especies. Al mismo tiempo, su estudio aporta valiosa información relacionada con los sistemas fisiológicos y neurobiológicos que controlan al comportamiento, y cómo estos pueden ser cuantificados para establecer la relación entre la genética, el ambiente y la conducta.

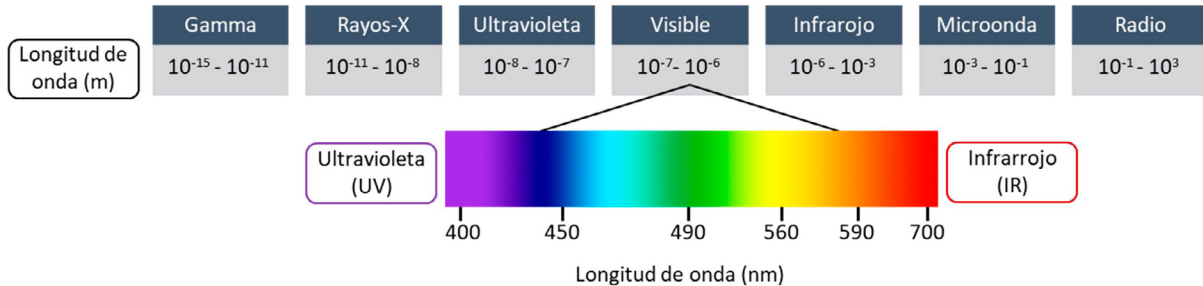
Capítulo 2. Reloj biológico

Señales ambientales

El ambiente en el que nos encontramos los seres vivos es altamente dinámico, la posición de la Tierra en el Sistema Solar, su rotación, la presencia de la Luna, entre otros, crean una serie de eventos cíclicos de frecuencia predecible. En el caso de la luz y la temperatura, estos actúan a través de patrones de duración diaria y estacional, siendo denominados fotociclo/fotoperiodo y termociclo, respectivamente. **La luz**, cuya fuente principal es el Sol, se caracteriza por ser una radiación electromagnética transmitida en un amplio rango de longitudes de onda, desde los rayos radio (1×10^{-1} m) de baja frecuencia hasta los rayos gamma de alta frecuencia (1×10^{-15} m). En el punto medio de la escala se ubica el rango correspondiente a la luz visible (1×10^{-6} - 1×10^{-7} m), compuesto por las longitudes de onda que se encuentran entre el espectro infrarrojo (700 nm) y el ultravioleta (400 nm), pasando por las longitudes de onda intermedias que conforman los espectros rojo, amarillo y azul, y aquellos colores resultantes de la mezcla de varios espectros (rosado, púrpura, magenta, naranja, verde) (Pedrotti *et al.*, 2017) (Figura 4).

Las longitudes de onda del espectro visible viajan desde el Sol, prácticamente, sin ser atenuadas hasta llegar a la Tierra, donde el aire presente en la atmósfera hace dispersar la luz azul haciéndola dominante en el cielo. La luz viaja en ondas que otorgan diversas propiedades como son la frecuencia, la longitud de onda y la energía. La primera propiedad hace referencia a la cantidad de ondas que pasan por un punto determinado en un segundo, mientras que la longitud de onda es la distancia que existe entre el pico de una onda y el pico de la onda siguiente. Por lo tanto, la frecuencia y la longitud de onda están inversamente relacionadas, entre mayor sea la frecuencia menor será la longitud de onda y viceversa. En cuanto a la tercera propiedad, esta es similar a la frecuencia, ya que entre mayor esta sea mayor será la energía que transporte la luz (Pedrotti *et al.*, 2017).

Fig. 4. Espectro electromagnético donde se resalta el rango de luz visible



Fuente: elaboración propia.

El fotoambiente acuático es altamente dinámico debido a que la energía radiante del sol es absorbida y dispersada selectivamente por partículas presentes en la columna de agua, las cuales además afectan su magnitud (cuadrado del vector del campo eléctrico), la polarización (dirección de oscilación del campo eléctrico), longitud de onda (frecuencia de oscilación), y dirección y propagación de la luz. La columna de agua actúa como un potente filtro cromático que absorbe rápidamente los espectros de longitudes de onda medias y largas. Es así como la luz roja desaparece en los primeros 10 metros de profundidad, mientras que la luz amarilla lo hace a los 100 metros. Sin embargo, las longitudes de onda corta propias de los espectros azul, verde y violeta

penetran más profundamente en el ambiente acuático, alcanzando profundidades de hasta 1.000 m en aquellas aguas oceánicas de baja turbidez. En aguas costeras y continentales las partículas en suspensión, los pigmentos fotosintéticos y las sustancias originadas por la descomposición de la materia orgánica afectan su transparencia y absorbancia espectral, por tanto, bajo estas condiciones es común observar colores amarillos, marrones y verdes. Las aguas abiertas del océano, particularmente de los trópicos, tienen una productividad menor, por lo que en su mayoría son las moléculas de agua las encargadas de la dispersión de la luz; y tal y como sucede con el aire, se dispersan especialmente las longitudes de onda correspondientes a los tonos azules. Por

su parte, las aguas marino-costeras presentan alta actividad fotosintética, estas zonas eutróficas se caracterizan por ser de colores verde. Un ejemplo claro de este fenómeno son aquellas áreas de surgencia en las regiones de altas latitudes (Trujillo y Thurman, 2016).

Además de las propiedades de la luz, los seres vivos están expuestos a los ciclos de luz/oscuridad que pertenecen al fotociclo o fotoperiodo. La luz del día ocurre cuando el Sol se encuentra frente a un punto geográfico específico de la Tierra, abarcando aproximadamente a la mitad de ella en un mismo momento y dependiendo de la rotación de la Tierra alrededor del Sol. La duración del día, es decir, el periodo comprendido desde el amanecer hasta el anochecer, varía según dicha rotación de la Tierra, pero, además, según su inclinación, dando lugar a las estaciones. Según la latitud, aquellas áreas geográficas que se encuentran inclinadas hacia el Sol estarán en verano y aquellas que se encuentren inclinadas de manera opuesta experimentarán el invierno. En la línea meridional de la Tierra, o Ecuador, la duración del día será de aproximadamente 12 horas, con pequeñas variaciones a lo largo del año, mientras que en las demás latitudes la duración del día dependerá de la estación (Refinetti, 2016).

El planeta Tierra se encuentra ubicado en la zona Goldilocks o zona de habitabilidad eselar, ubicada a una distancia en relación con el Sol que permite el desarrollo de vida. Es así como planetas cercanos al astro, como es el caso de Venus, que tiene una **temperatura** media de 471 °C, mientras que un planeta más distante, por ejemplo, Marte, registra una temperatura promedio de -60 °C. En el caso de la Tierra, dicha temperatura es de 17,18 °C, teniendo en cuenta que la atmósfera terrestre desempeña un papel importante en su regulación debido a la presencia de gases (ozono, dióxido de carbono, metano, gases fluorados, entre otros) que atenúan no solo a los grandes contrastes térmicos, sino también a la radiación solar. Esta última, en lo que respecta a los rayos ultravioleta, es regulada en un 90 % por la capa de ozono de la estratosfera. Por otra parte, el efecto invernadero natural permite la absorción de la radiación infrarroja re-emitida por la superficie terrestre, reteniendo el calor en la atmósfera y, por tanto, impidiendo que se pierda en el espacio. Tal y como sucede con los ciclos de luz y oscuridad, la temperatura diaria y anual depende de los movimientos geostacionarios y ángulos de posición de la Tierra respecto al Sol, por lo que en un mismo momento en el planeta

se registrará un pico de temperatura máxima y mínima, siendo la diferencia entre estos picos de aproximadamente 55 °C. Al mismo tiempo, cuando es invierno en el hemisferio sur, será verano en el hemisferio norte y viceversa, siendo las diferencias anuales de temperatura casi inexistentes en los trópicos y en los polos (Zhao *et al.*, 2021).

Los ambientes acuáticos y, en especial, los océanos cumplen una función fundamental en la regulación de la temperatura de la Tierra a través de los ciclos del agua y la absorción directa de la radiación solar. De esta manera, las propiedades del agua permiten la atenuación de grandes variaciones de temperatura, procurando el desarrollo de la vida en el planeta. La regulación térmica de los océanos y sistemas hídricos continentales se evidencia al comparar las amplias variaciones de temperatura en la superficie terrestre en relación con las bajas variaciones de este parámetro en el agua, lo cual se debe a su mayor capacidad térmica que le permite absorber calor durante el día y retenerlo con mas eficiencia durante la noche. Sin embargo, dichos cambios de temperatura siguen siendo una de las principales señales ambientales para los organismos acuáticos (Trujillo y Thurman, 2016).

Sincronización del comportamiento

A través del curso de la evolución, las adaptaciones a largo plazo han permitido a los organismos vivos orientarse en el tiempo y en el espacio mediante el desarrollo de un mecanismo de reloj interno que les brinda la capacidad de anticiparse a los cambios ambientales. Cada especie lleva a cabo eventos importantes como la reproducción, las migraciones y la alimentación bajo las mejores condiciones ambientales posibles, asegurando así su supervivencia. Para ello, el reloj biológico se sincroniza a diario mediante señales externas (*zeitgebers*) de naturaleza biótica (ejemplo de ello es la disponibilidad de alimentos o la presencia de congéneres) y abiótica (como la luz y la temperatura). Dichos *zeitgebers* son esenciales para evitar el desfase progresivo (marcha libre) del reloj endógeno respecto al medio ambiente. No obstante, la característica básica de los ritmos biológicos es que persisten bajo condiciones ambientales constantes, en ausencia de cualquier influencia externa directa, ya que surgen dentro del propio organismo y no son impuestos por el medio ambiente. El período de los ritmos endógenos diarios es cercano a la duración del día (24 horas), debido a ello estos ritmos se catalogan

como «circadianos» (del Latín *circa*: cercano a y *dies*: día) (Breed y Moore, 2022).

En los peces, todas las herramientas necesarias para el funcionamiento del reloj biológico, así como para sus vías de entrada y salida, se encuentran en la retina y el órgano pineal, que son respectivamente responsables de la **fotorrecepción visual** y no visual. El mecanismo visual de fototransducción retiniana de los peces comprende bastones y conos de distintas sensibilidades y cinéticas de respuesta. En dichas células especializadas hay cinco grupos de opsinas visuales, incluida la rodopsina de bastón (rh1), y cuatro opsinas de cono: similares a la rodopsina (rh2), sensibles a longitud de onda corta 1 (sws1), sensibles a longitud de onda corta 2 (sws2) y sensibles a longitud de onda logarítmica (lws). Las opsinas visuales constituyen el primer paso en las cascadas de transducción sensorial del proceso visual en niveles bajos y altos de especialización. En cuanto a los fotorreceptores de conos, que son similares a los de otros vertebrados, los peces tienen múltiples subtipos que varían en su sensibilidad espectral como resultado de la expresión diferencial de sus genes, empero, la disposición espacial de los conos en los teleosteos es única, ya que forman mosaicos heterotípicos regulares cuyo patrón

organizativo puede variar durante la ontogenia (Kim *et al.*, 2019).

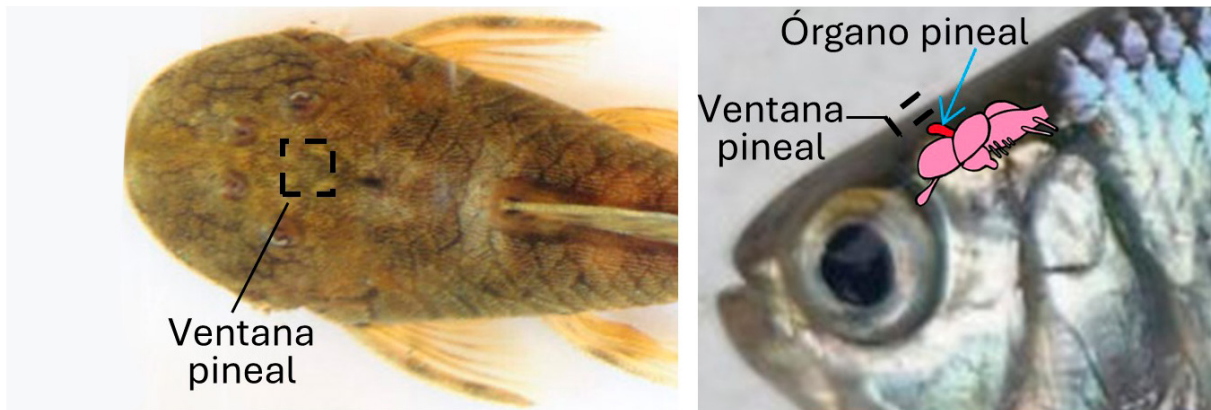
La fotorrecepción no visual está comprendida por el órgano pineal que se encuentra dorsal al diencéfalo e inmediatamente debajo o dentro del techo del cráneo. En algunas especies de peces la superficie dorsal del cráneo tiene una cubierta pineal translúcida (ventana pineal) que permite la entrada de luz hacia el complejo pineal (órgano pineal, parapineal, vesícula pineal y el sáculo dorsal). Dicha ventana pineal se caracteriza por presentar una baja presencia de melanóforos y una menor densidad ósea del cráneo, el cual en esta zona es, además, menos curvo (Kim *et al.*, 2019) (Figura 5).

El complejo pineal contiene células fotorreceptoras (opsinas) similares a las encontradas en los bastones y conos del ojo que se conectan sinápticamente con neuronas cuyos axones llegan al cerebro. Por otro lado, en los peces se han descrito hasta 32 opsinas no visuales, este alto número puede estar relacionado con la complejidad y dinámica del fotoambiente acuático (Liang *et al.*, 2022) El funcionamiento del complejo pineal es similar al de la retina: el estímulo de la luz induce a la hiperpolarización de las células, lo cual resulta en la inhibición de un neurotransmisor

(aspartato o glutamato) que, a su vez, llega a las neuronas que envían la señal al cerebro, particularmente al tálamo y al pretectum donde, coincidentalmente, también llegan las señales de la retina. Por el contrario, durante la noche o ante la ausencia de luz, las células fotorreceptoras se polarizan, lo cual resulta en la liberación del neurotransmisor y el inicio de la síntesis de la hormona melatonina (N-acetil-5-metoxitriptamina) u hormona del sueño, tanto en la retina como en el órgano pineal.

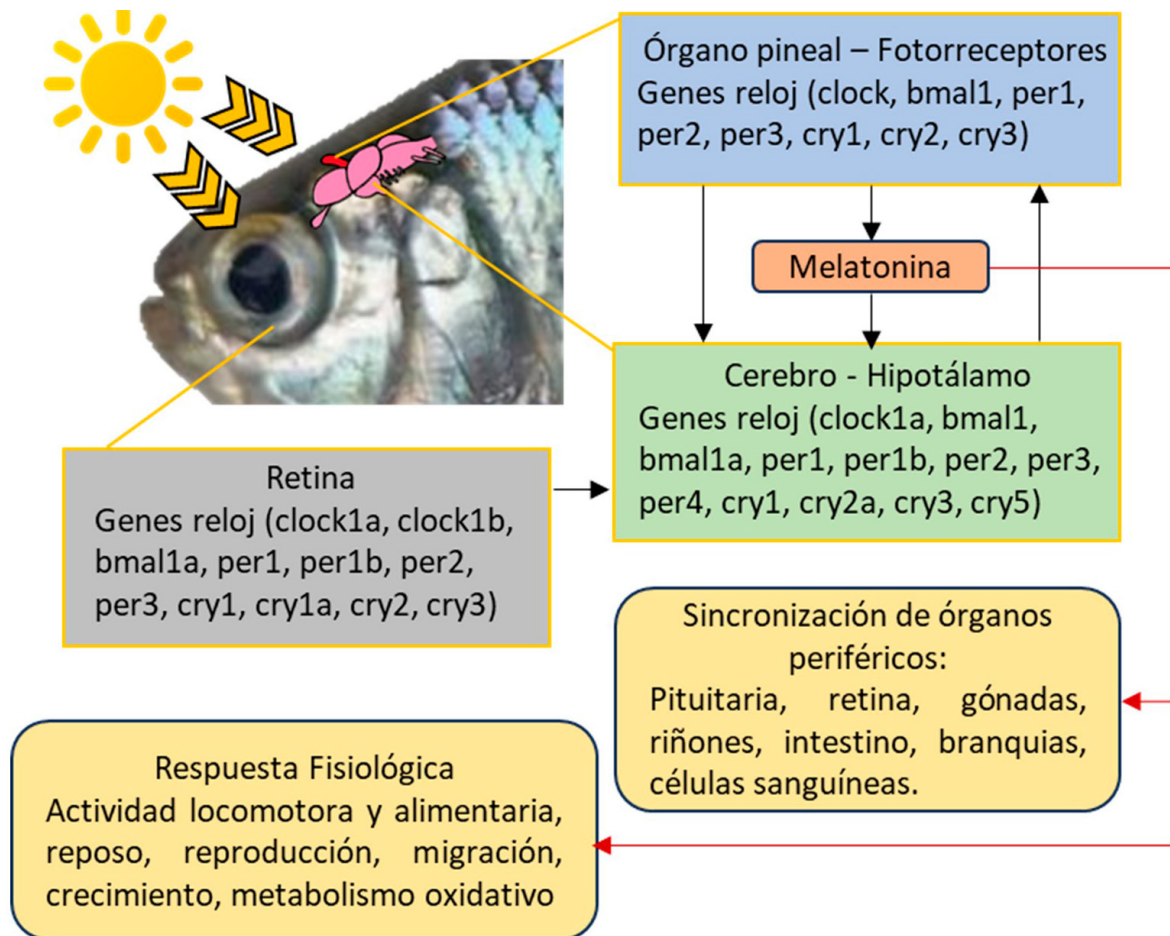
La información registrada por el complejo pineal y enviada al cerebro comprende varios aspectos de la luz como son su intensidad, su composición espectral (longitud de onda) y la duración del fotociclo. Sin embargo, el complejo pineal no solo tiene una función sensorial, sino también con la endocrina, ya que transforma la información proveniente de la luz ambiental tanto en señales neuronales (neurotransmisores) como hormonales (melatonina) (Figura 6).

Fig. 5. Ubicación de la ventana y órgano pineal en las especies *Cordylancistrus tayrona* y *Hemibrycon* sp.



Fuente: elaboración propia.

Fig. 6. Control fotoperiódico de las funciones neuroendocrinas en los peces. El sistema fotoneuroendocrino parece estar organizado como una red de unidades oscilatorias independientes e interconectadas sensibles a la luz en la retina, la pineal y, tal vez, en el cerebro



Fuente: elaboración propia.

Curiosamente, se han encontrado contrapartes retinianas y pineales de función homóloga (pinopsina, melanopsina y exorodopsina) en la mayoría de los órganos, tejidos y células de los peces; los investigadores han descubierto allí un reloj circadiano funcional que comprende suficientes osciladores y mecanismos fotorreceptivos sin la participación de la retina o la glándula pineal. Este reloj periférico se vuelve funcional en las larvas de peces mucho antes de que se complete la diferenciación de estructuras especializadas receptoras de luz (Herrera-Pérez *et al.*, 2011).

En los vertebrados, la hormona melatonina se produce en grandes cantidades tanto en la retina como en el órgano pineal durante la noche y se secreta inmediatamente al torrente sanguíneo. Sin embargo, como se ha mencionado antes, también es secretada de manera periférica en tejidos del tracto gastrointestinal, en el hígado, entre otros. A pesar de las grandes modificaciones que han existido durante el curso de la evolución, esta hormona ha mantenido su patrón de oscilación circadiana y su estructura molecular, siendo esta comparable entre grupos como los mamíferos y los peces. A través de los niveles de secreción de melatonina, los animales perciben tanto los cambios ambientales diarios como los estacio-

nales, ya que la duración del ritmo de la melatonina depende de la duración de la noche. Si el fotoperiodo determina la duración de la elevación de la melatonina, la temperatura determina la amplitud del ritmo, creando un perfil de melatonina específico según las estaciones. Esta hormona cumple una función neuroendocrina, ya que está involucrada en varios procesos fisiológicos como son el control de la reproducción, a través de la activación del eje hipotálamo-pituitaria-gónada (HPG) (Saha *et al.*, 2019). Además, la relación entre la oscilación de la melatonina y los ciclos de temperatura del cuerpo está mediada por el eje hipotálamo-pituitaria-tiroides (HPT), el cual funciona de la misma manera en peces y humanos. Dicha relación con el eje HPT evidencia la importancia de la melatonina en el crecimiento y la proliferación celular en los peces en todas sus fases de vida. Según avanzan las investigaciones, se van descubriendo otras funciones de la melatonina; este es el caso de la relación entre esta hormona y la movilización de cromatóforos y los cambios fisiológicos del color de los peces (Maitra *et al.*, 2013; Feng *et al.*, 2023)).

La base genética del funcionamiento del reloj biológico puede variar entre los grupos animales, pero su mecanismo básico, hasta

donde la ciencia ha avanzado, parece ser universal. El reloj biológico depende de un mecanismo molecular que puede ser reiniciado con el fin de permanecer sincronizado con el ciclo solar de 24 horas. Por tanto, existe un mecanismo auto-sostenible de retroalimentación para la transcripción y traducción de genes, cuya expresión es inhibida por la presencia de sus proteínas resultantes como son CLOCK, BMAL, PER y CRY. Su ausencia, por tanto, permite la expresión de los genes reloj (*Per*, *Cry*, *Clock*, *Bmal*, entre otros). La presencia de luz es captada por los fotopigmentos y la información es enviada a las células del reloj biológico, en donde se activa la expresión de los genes reloj. Estos genes reloj controlan la expresión de otros genes, como *Aanat*, el cual está directamente involucrado en la síntesis rítmica de la melatonina. *Aanat* se transcribe durante el día, por lo que la concentración de sus mRNAs incrementa y alcanza su máximo al inicio de la noche, cuando dicha proteína es sintetizada y permite la síntesis de la melatonina. La presencia de dichas proteínas retroalimenta negativamente la actividad génica, inhibiendo la síntesis y secreción de las hormonas reloj. Por tanto, el mecanismo tiene la capacidad de anticipar cambios en las condiciones ambientales, ya que, si la medida que

las horas de luz aumentan o disminuyen, así mismo será la respuesta molecular del reloj biológico (Falcón *et al.*, 2010; Saha *et al.*, 2019).

La ontogenia del reloj biológico se establece a través de la detección de las primeras oscilaciones circadianas de los genes reloj, los cuales han sido observados en todas las zonas del cuerpo de los embriones de los peces. El órgano pineal es una de las primeras estructuras cerebrales en desarrollarse, en el caso del pez cebra *D. rerio*, esto sucede a las 19 horas post-fertilización (hpf), tras las cuales el pez empieza a responder a los estímulos lumínicos y a secretar melatonina. Para el inicio del mecanismo circadiano se requiere de las señales de los zeitgebers ambientales (luz y temperatura), ya que los embriones criados en condiciones constantes de temperatura y oscuridad carecen de ritmicidad circadiana. Además, la exposición de un solo ciclo de luz-oscuridad es suficiente para establecer y fijar la fase de expresión rítmica de *aanat2* y síntesis de melatonina. Cuando los embriones de pez cebra se exponen a pulsos de luz en la etapa de blástula (4 a 16 hpf, antes de que se forme cualquier órgano fotorreceptor), la señal parece suficiente para establecer la fase de los ritmos pineales dos a tres días después. De hecho, se han detectado niveles

de expresión de ARNm de ADN fotoliasa *per2* y 6–4 en embriones en las etapas de blástula y gástrula como consecuencia de señales luminosas. Además, los cultivos de células de pez cebra también están influenciados por la luz, ya que muestran ritmos circadianos de proliferación cuando se exponen a fotociclos; no obstante, esta actividad celular persiste después de aplicar condiciones constantes, lo que implica que el reloj del pez cebra también tiene un regulador autónomo. Precisamente, la capacidad fotosensible de las células de los peces es quizás una de las mayores diferencias entre este grupo y los mamíferos (Frøland y Whitmore, 2019; Sánchez-Vázquez *et al.*, 2019; Frøland *et al.*, 2023).

Como ya se ha indicado, el segundo factor sincronizador del reloj biológico es **la temperatura**, la cual pasa a cumplir un rol principal en aquellos ambientes ausentes de señales lumínicas donde la oscuridad es permanente, como es el caso de las profundidades de los océanos y los acuíferos de cuevas. Ya que la mayoría de los teleósteos son ectotermos, la temperatura ambiente actúa directamente sobre ellos y, en particular, sobre el órgano pineal. Si bien los mecanismos celulares y tisulares son aún desconocidos, es probable que también involucren a la enzima AANAT2, tal

y como se ha observado en especies como la trucha *O. mykiss*, el lucio europeo *Esox lucius*, el pez cebra *D. rerio* y la dorada *Sparus aurata* (Kulczykowska *et al.*, 2010). Como se ha señalado antes, el fotoperiodo determina la duración de la señal de la melatonina y la temperatura determina la amplitud de dicha señal, lo cual brinda información al organismo acerca de los ciclos ambientales diarios y estacionales. Esta interacción se evidencia a través de un pico de concentración de melatonina que se registra a medianoche, el cual es mayor en los meses de verano; sin embargo, el efecto de la temperatura no parece evidente durante las horas del día cuando la concentración de melatonina es mínima. En efecto, se ha observado bajo condiciones *in vitro* que la respuesta del órgano pineal de peces a la luz es significativamente más bajo a temperaturas frías (Vera *et al.*, 2023).

A nivel molecular se han sugerido dos mecanismos de regulación debidos a la temperatura y mediados por el gen reloj *per1*: actuando este como promotor de otros genes reloj y además controlando la síntesis de la proteína CLOCK. En los peces los cambios diarios y estacionales de temperatura afectan a la ritmicidad de la secreción de la melatonina, lo cual se ha observado bajo condiciones de

oscuridad y termociclos naturales (Lahiri *et al.*, 2014). Por tanto, los diferentes grados de temperatura activan o desactivan la expresión de genes y con ello, incluso bajo condiciones de luz u oscuridad constante, la temperatura por sí sola es suficiente para sincronizar los ritmos de actividad del pez cebra que, de manera interesante, no muestra un patrón definido, ya que algunos peces están más activos en la criofase y otros en la termofase, tal y como se ha observado también bajo ciclos de luz y oscuridad (López-Olmeda *et al.*, 2006a). En condiciones de laboratorio, se ha reportado que la aplicación de termociclos naturales no solo favorece procesos como el crecimiento y el desarrollo, sino que además sincroniza el momento del inicio de la eclosión, la cual finaliza de manera óptima en un menor tiempo. Lo anterior se ha observado en especies de interés como el lenguado senegalés *Solea senegalensis*, el pez cebra y la tilapia *O. niloticus* (Blanco-Vives *et al.*, 2011; Villamizar *et al.*, 2012a; Espirito *et al.*, 2020).

La disponibilidad del alimento es otro elemento externo que puede sincronizar al reloj biológico en los peces. Si la disponibilidad de este se restringe a una determinada franja horaria de cada día, los peces anticipan dicho momento demostrando diversos comporta-

mientos e incluso procesos fisiológicos tales como el aumento de la actividad enzimática digestiva. Se ha observado que bajo condiciones de oscuridad constante, ante un horario fijo de alimentación, los peces sincronizan su patrón de actividad a este evento. Sin embargo, también se ha sugerido que los osciladores internos encargados de dicha sincronización son diferentes a los involucrados en el procesamiento de las señales lumínicas y de temperatura, siendo la señal de disponibilidad de alimento equiparable a estas (López-Olmeda, 2017).

El nivel de influencia de cada señal depende de cada especie, por ejemplo: para una especie diurna las señales lumínicas son el principal sincronizador, pero para especies nocturnas o habitantes de ambientes afóticos, la disponibilidad de alimento cumplirá dicha función principal. Bajo condiciones controladas, el comportamiento de anticipación al alimento se evidencia por un nivel de actividad que duplica a la media y que es mantenido por al menos 30 minutos en los momentos previos al suministro de alimento. Además de demostrar la anticipación al evento de suministro del alimento también se ha observado que los peces acuden a la misma zona donde han sido alimentados previamente de manera que

integran información espacial y temporal con el objetivo de optimizar sus movimientos para la obtención máxima de energía (López-Olmeda, 2017). Aparte del ritmo de producción de enzimas digestivas sincronizado al horario de alimentación, se han reportado otras oscilaciones hormonales que pueden ser influenciadas con dicha actividad, como son el cortisol, la leptina y la grelina. En el caso del cortisol, bajo condiciones de luz constante, se ha observado un pico de concentración en plasma horas antes al horario de alimentación (Vera *et al.*, 2007). La leptina y la grelina, por su parte, están relacionadas con la sensación de apetito y el balance energético, respectivamente; ambas hormonas han mostrado ritmos de concentración en relación con los ciclos de alimentación en órganos como el hígado, el cerebro y el tracto gastrointestinal (Tinoco *et al.*, 2014; Sánchez-Bretaña *et al.*, 2015).

La presencia de la Luna, su fuerza gravitacional y su desplazamiento alrededor de la Tierra generan tres tipos de ciclos biológicos, **el ciclo lunar, el ciclo semi-lunar y el ciclo mareal**. El primero tiene una duración de 29,5 días, y se encuentra comprendido por cuatro fases principales que representan las diferentes porciones lunares iluminadas por la luz solar. La fase de luna nueva se presenta

cuando la luna está totalmente centrada con la Tierra y, por tanto, su cara iluminada se encuentra oculta. La luna creciente ocurre dos días después de la luna nueva y se caracteriza por una iluminación de entre 10 y 23 % que aparece en el borde izquierdo (según se observe desde el hemisferio sur de la Tierra) o derecho (hemisferio norte) de la luna. El cuarto creciente es el periodo durante el cual más de la mitad de la luna se observa iluminada. Por último, la luna llena es la cara completa de luna iluminada por el Sol. El ciclo semi-lunar tiene una periodicidad de 14,7 días, se encuentra delimitado por las fases de luna nueva y luna llena, por lo que sincroniza eventos biológicos que suceden dos veces al mes. Las mareas, generadas por la fuerza gravitacional de la Luna y, en menor medida, por el efecto gravitacional del Sol, se caracterizan por presentar un periodo de alto y bajo nivel de agua en la línea de costa. Aparte del evidente cambio en el nivel del agua en las zonas costeras, las mareas afectan otras variables ambientales como son la salinidad, la temperatura, la exposición solar, el oxígeno, la presión hidrostática y la agitación mecánica, a las que tanto las especies que habitan en la zona intermareal como aquellas que habitan nichos de mayor profundidad han desarrollado distintas

adaptaciones, siendo estas evidenciadas en diversos ritmos biológicos de actividad, alimentación y reproducción (López-Olmeda, 2017). Por ejemplo, especies como los blénidos *Lipohrys pholis* y *Coryphoblennius galerita*, y el sciánido *Argyrosomus japonicus*, presentan migraciones verticales relacionadas con los cambios de las mareas (Naesje *et al.*, 2012; Faria y Almada, 2023). Por otra parte, ritmos mareales de desove han sido descritos en especies como el pez globo *Takifugu alboplumbeus* y el pejerrey californiano *Leuresthes tenuis*, los cuales desovan en marea alta (Martin *et al.*, 2004; Chen *et al.*, 2022).

En aquellas especies que habitan los trópicos, donde existe una reducida variación estacional de temperatura y fotoperiodo, otros factores como las épocas de lluvia y sequía, y las mareas son primordiales para la sincronización de sus funciones fisiológicas. En el caso del róbalo *Centropomus undecimalis* se ha observado una fuerte correlación entre la maduración gonadal y las mareas, encontrándose ovocitos en estados avanzados de maduración durante el periodo de marea alta, cuando, además, se registran mayores concentraciones de las hormonas estradiol, testosterona y LH en plasma, y una mayor expresión de los genes *fsh β* y *lh β* (Rhody *et al.*, 2015).

Uno de los aspectos que ha permanecido sin esclarecer completamente, es la migración larvaria de especies catádrovas y anádrovas, las cuales se caracterizan por realizar desplazamientos significativos desde los lugares de desove hasta aquellos ambientes donde pasarán las primeras etapas de vida hasta llegar a la adultez. En el caso particular de especies catádrovas, la llegada de sus larvas a los estuarios y su distribución dentro de estos depende de múltiples condiciones ambientales y biológicas, siendo las mareas un factor fundamental. Según Miró *et al.* (2022), las larvas de gobios del género *Pomatoschistus* sp. y de la anchoa *Engraulis encrasicolus* aprovechan las corrientes superficiales y de fondo de las mareas altas para ingresar y distribuirse en los estuarios.

El ciclo lunar parece ser un aspecto determinante en las anguilas, en el caso de la anguila europea *Anguilla anguilla*, esta inicia su migración hacia el mar durante los días de transición entre el cuarto menguante y la luna nueva (Miyai *et al.*, 2004), mientras que la anguila japonesa *A. japonica* realiza eclosiones sincrónicas que se presentan en los días de luna nueva (Tsukamoto, 2006). La luz lunar es también un factor sincronizador del comportamiento de muchas especies de peces, especialmente, en lo relacionado a los eventos

reproductivos. En el caso del pejerrey californiano *Leuresthes tenuis*, el lenguado senegalés *S. senegalensis* y los killis *Fundulus grandis* y *F. heteroclitus*, su pico de desove se presenta en las noches posteriores a la luna llena y luna nueva (Hsiao y Meier, 1992; Oliveira *et al.*, 2009; Petersen *et al.*, 2010 Martin, 2015). Por su parte, el mero *Epinephelus merra* desova durante los días de luna llena, mientras que el mero de coral *Plectropomus leopardus*, el sigano pintado *Siganus canaliculatus* y el siganito *Siganus spinus* lo hacen en luna nueva (Lee *et al.*, 2002; Frisch *et al.*, 2007). Al mismo tiempo, las mareas y los ciclos lunares ocasionan migraciones de comunidades planctónicas y con ellas la movilización de las redes tróficas. Este aspecto será tratado más adelante en el apartado Ritmos de Alimentación.

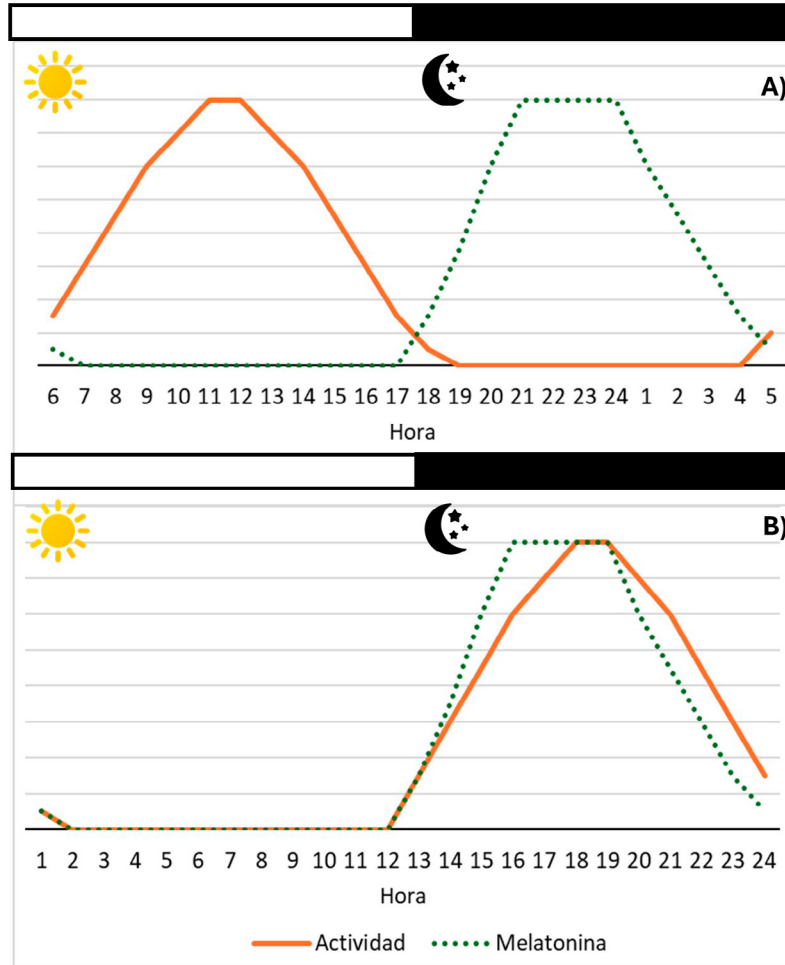
Ritmos de actividad y alimentación

Sincronización de los patrones de actividad

En los peces, el patrón de **actividad diurno/nocturno** se caracteriza por tener una plasticidad mayor a la encontrada en los mamíferos y estar fuertemente sincronizada a las fases diarias de luz y temperatura. Una espe-

cie puede, incluso, tener ausencia de periodos de descanso durante las primeras etapas de vida o cambiar de diurno a nocturno según el periodo de reproducción o migración (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995). Como se ha mencionado anteriormente, la presencia de la hormona melatonina en altas concentraciones en el plasma y órganos de los peces durante la noche tiene la misma influencia que en los mamíferos, señalar el momento para el reposo y el descanso. Esto es claro en peces de hábitos diurnos y ambientes donde hay presencia de luz, la melatonina atenúa la actividad locomotora e induce a un estado similar al sueño durante las horas de la noche. Sin embargo, en aquellas especies que habitan zonas afóticas el máximo nivel de actividad se solapa con el aumento de melatonina en la noche, por lo que el rol de la melatonina en aquellas especies de hábitos nocturnos aún está por esclarecerse teniendo en cuenta que las investigaciones hasta ahora realizadas han arrojado resultados poco concluyentes y contradictorios incluso en mamíferos, empero, es claro que las especies nocturnas emplean un sistema de sincronización al fotociclo diferente, ya que no parece estar relacionado con los ciclos diarios de síntesis y segregación de la melatonina (Sánchez-Vázquez *et al.*, 2019) (Figura 7).

Fig. 7. Ilustración del nivel de actividad y ciclo de concentración de melatonina diarios en un organismo diurno (A) y nocturno (B) típicos



Fuente: elaboración propia.

Uno de los fenómenos más conservados evolutivamente es el ciclo de actividad-descanso o sueño-vigilia, el cual se encuentra regulado por el reloj endógeno y sincronizado a las señales ambientales. En los mamíferos el descanso se asocia al sueño, estado comportamental y fisiológico particular durante el cual la actividad del cerebro presenta patrones eléctricos muy distintos a los encontrados durante la vigilia. A pesar de que las funciones fisiológicas y moleculares del sueño permanecen sin esclarecer, se sabe que el sueño en mamíferos es un periodo comprendido por una serie de estados tanto cerebrales (sueño ligero, sueño profundo y sueño REM) como de órganos y sistemas periféricos (Jaggard *et al.*, 2021).

En las escasas especies de peces estudiadas en este campo, se ha encontrado que este grupo presenta un periodo que se podría denominar como sueño, si bien se diferencia del sueño descrito en mamíferos. A pesar de las complicaciones técnicas implicadas en este tipo de estudios, hasta el momento se ha logrado monitorear la actividad cerebral, el ritmo cardiaco y los movimientos oculares, y se han descrito los comportamientos típicos del sueño: tranquilidad comportamental prolongada, posturas específicas de la especie,

umbral de excitación elevado y rápida reversibilidad de la tranquilidad a la actividad en respuesta a un estímulo moderadamente intenso (Jaggard *et al.*, 2021).

Los procesos metabólicos también se ralentizan e incluso la relajación muscular puede llegar a que algunas especies floten en su lugar. Por tanto, la fase del sueño en los peces está compuesta por dos estados, en el primero, los ojos y la cola presentan movimientos lentos o ausencia total de ellos y ráfagas sincrónicas de actividad neuronal. En el segundo estado, las características comportamentales y neurológicas son similares a la fase REM descrita en los mamíferos, pero con ciertas diferencias; en los tiempos, duración y propagación de los movimientos oculares rápidos, la pérdida de tono muscular y las contracciones. Además, el periodo de ausencia de actividad cerebral tiene una duración de 20 minutos, tiempo que nunca ha sido observado en los mamíferos y aves. A pesar de ello, y en general, los peces parecen estar más alerta que los mamíferos durante esta etapa, lo cual puede protegerlos de peligros que puedan presentarse, ya que justamente algunas especies de peces son mayormente depredadas durante las dos horas posteriores al ano-

cheer. Es probable que los peces realicen un sueño unihemisférico en donde solo la mitad del cerebro descansa mientras la otra permanece alerta, permitiendo al pez mantener su posición, tomar agua para oxigenarse y estar atento ante la presencia de depredadores; esto sería fácilmente verificable si los peces tuvieran párpados, ya que en este caso uno de ellos permanecería abierto mientras que el otro estaría cerrado, tal y como ocurre en algunas especies de aves y cetáceos (Leung *et al.*, 2019; Jaggard *et al.*, 2021).

En el pez cebra *D. rerio* se ha encontrado que una privación del estado de reposo por una noche ocasiona una recuperación del mismo en la noche siguiente; en esta especie también se han identificado los comportamientos propios del estado de vigilia, caracterizado por movimientos de la cola y los ojos, y una actividad neuronal asincrónica (Rattenborg y Ungurean, 2023). No hay dudas de que el estado de sueño de los peces varía mucho dependiendo de la especie; por ejemplo, la trucha marrón *Salmo trutta* demuestra las características básicas de un estado de reposo mientras yace inmóvil sobre el fondo del río, y especies arrecifales como los lábridos *Bodianus rufus* y *T. bifasciatum* tienen sueños

profundos durante los cuales permiten, incluso, ser manipulados por los investigadores. En contraste, en especies pelágicas como los atunes y bonitos se ha observado una actividad de natación constante sin que se haya registrado en estas hasta ahora periodos de descanso (Tauber, 1974; Furusawa y Koizumi, 2024).

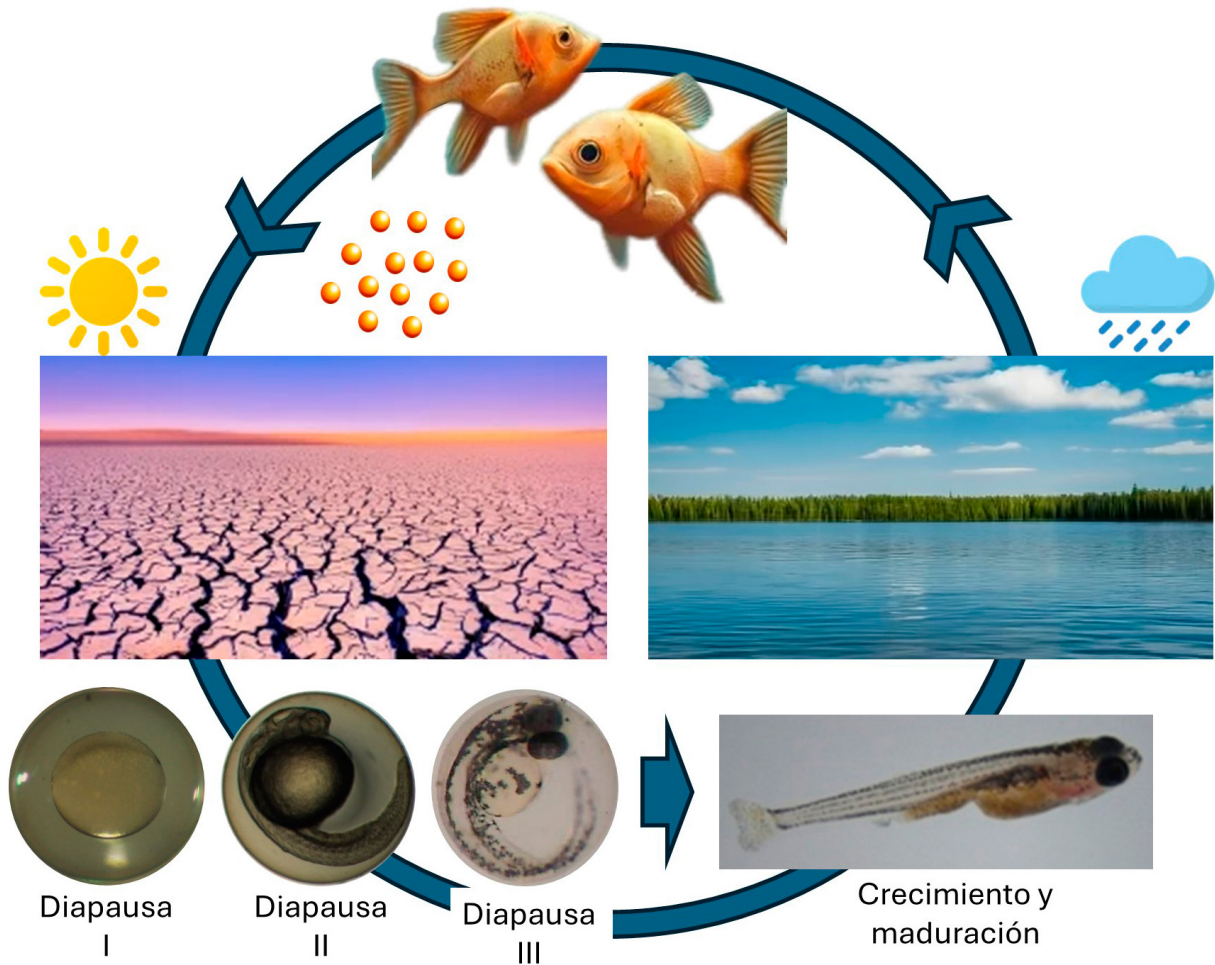
Existen, además, especies que presentan periodos de animación suspendida como respuesta a situaciones ambientales desfavorables que deben ser sobrellevadas *in situ* debido a la imposibilidad de que el organismo pueda evitarlas trasladándose a otra ubicación. Estas situaciones pueden presentarse durante la etapa adulta, pero también durante las delicadas etapas de desarrollo temprano y, por tanto, permite que los peces puedan esperar a la llegada de condiciones más favorables (Alekseev y Pinel-Alloul, 2019). En el caso de la **diapausa embrionaria**, esta se puede presentar en tres momentos distintos, tal y como se han observado en tres grupos de peces. En los killis (Ciprinodontiformes, Familias Aplocheilidae, Cyprinodontidae, Fundulidae, Nothobranchiidae, Profundulidae y Valenciidae) el ciclo de vida se ha adaptado a las condiciones estacionales de los cuerpos de agua en donde habitan, ya que estos

pueden secarse completamente por varios meses, incluso años. Durante la temporada de lluvia o existencia de los acuíferos, los peces presentan un rápido desarrollo y maduración que les permite reproducirse antes de la época de sequía. Los ovocitos fertilizados se depositan en el fondo, enterrándose en el barro a medida que el agua se evapora, permaneciendo en una etapa latente por meses o años hasta que el acuífero vuelve a formarse. La duración de la diapausa depende de la fase ontogénica específica en la que se encuentra el embrión: la diapausa I ocurre posterior a la blástula y anterior al inicio de la formación del eje embrionario; la diapausa II se presenta cuando el embrión ha desarrollado 38 pares de somites y posterior a la formación del sistema nervioso; y la diapausa III, también llamada eclosión tardía, ocurre en embriones que se encuentran completamente desarrollados (Figura 8). Se ha observado que las diapausas I y III son de hecho más cortas y su tasa de resistencia a las condiciones ambientales es menor. Por su parte, la diapausa II es la más prolongada, incluso de hasta tres años, tal y como se ha observado en la especie *Nothobranchius furzeri* (Cellerino *et al.*, 2016).

Los diferentes tipos de diapausas no son excluyentes, ya que se pueden presentar en una

misma especie en un mismo momento, siendo los parámetros fisicoquímicos del agua (como por ejemplo la temperatura o el oxígeno), el fotoperiodo y la presencia de peces adultos, sus principales activadores. Cada especie reacciona de manera diferencial a los rangos de dichos factores ambientales, por ejemplo, los embriones de *N. korthausae* y *Austrofundulus limnaeus* entran rápidamente de diapausa II y III ante eventos de bajas temperaturas y periodos de luz cortos o de oscuridad constante; el fin de la diapausa se presenta cuando se revierten dichos parámetros (Hand y Podrabsky, 2000). Factores internos también han sido identificados como activadores de la diapausa: en ovocitos fertilizados de *A. limnaeus* se ha encontrado una concentración elevada de los esteroides de origen materno 17- β -estradiol y androstenediona en embriones que no entran en diapausa (Pri-Tal *et al.*, 2011). Al mismo tiempo, se ha comprobado el efecto protector de la diapausa en especies como *N. guentheri* y *A. limnaeus* ante temperaturas y niveles de oxígeno extremos, siendo los peces provenientes de diapausas más resistentes que aquellos que no efectuaron dicho proceso, incluso se encontró que la diapausa II genera una mayor protección en comparación con las diapausas I y III (Podrabsky *et al.*, 2007; Cellerino *et al.*, 2016).

Fig. 8. Diapausa embrionaria como un mecanismo de supervivencia sincronizado al ciclo de sequía y lluvia



Fuente: elaboración propia.

No todas las especies de killis habitan sistemas estacionales, lo cual hace que la diapausa sea un evento innecesario; sin embargo, estas especies de killis presentan eventos espontáneos que se asemejan a la diapausa, como pueden ser retrasos en la eclosión como respuesta a condiciones ambientales sub-estándar. Esta característica brinda información acerca de la ancestralidad de esta adaptación. Aparte de los killis, la diapausa ha sido descrita en solo un grupo más de teleósteos, los peces amargos (*bitterlings*); dentro de este grupo se ha estudiado a *Acheilognathus rhombeus*, especie que se caracteriza por realizar las puestas en la cavidad del manto de bivalvos. Estos ciprínidos entran en diapausa justo después de la eclosión cuando la vesícula óptica aparece justo detrás de la vesícula óptica; una vez entra en diapausa, la larva presenta un desarrollo y crecimiento significativamente lento que le permite resguardarse dentro del bivalvo durante el periodo más crudo del invierno (Kitamura, 2005).

La **estivación de teleósteos adultos** ha sido observada en varias especies, pero la mayor información proviene de los estudios realizados con los peces pulmonados, los cuales no solo pueden respirar aire, sino que también sintetizan urea y pueden redi-

reccionar el flujo sanguíneo gracias a su corazón segmentado. La capacidad de respirar aire les brinda la habilidad de sobrevivir en ambientes secos por largos periodos de tiempo. Al inicio de la temporada seca, los peces pulmonados africanos del género *Protopterus* secretan una cubierta mucosa que se endurece como un capullo alrededor del pez y lo mantiene en aislamiento por meses e incluso años hasta el regreso de la temporada de lluvias. La estivación está comprendida por tres fases: la inducción, en la que el pez detecta las condiciones adversas y responde a las mismas mediante la secreción de mucus y la elaboración del capullo que toma entre seis y ocho días; una vez el pez se encuentra completamente cubierto y, por tanto, su actividad locomotora y alimentaria suspendidas, inicia la fase de mantenimiento, en la que el pez disminuye al máximo su tasa metabólica y su ritmo cardíaco baja de 15 a 6 pulsaciones por minuto. Por último, se presenta la activación una vez el pez entra en contacto con agua y recupera sus funciones fisiológicas y comportamentales durante un periodo de entre siete y diez días (Hiong *et al.*, 2015). Otras especies en las que se ha descrito el proceso de estivación son el pez australiano *Galaxiella nigrostriata*, la anguila brasileña *Synbranchus*

marmoratus, otra especie de pez pulmonado, *Lepidosiren paradoxa*, de América del Sur, entre otras (Mesquita-Saad *et al.*, 2002; Moraes *et al.*, 2005; Galeotti *et al.*, 2010).

Los peces, al igual que el resto de los animales, tienen la habilidad de responder a los cambios ambientales mediante el desplazamiento geográfico; cuando dicho desplazamiento se realiza de manera periódica en ciclos diurnos, anuales o en determinadas etapas de la vida, este comportamiento se denomina «**migración**». Teniendo en cuenta que los ambientes acuáticos presentan una gran variedad de condiciones ambientales (profundidad, corrientes, topografía, sedimentos, turbidez, temperatura, salinidad, oxígeno, iluminación, lugares de refugio) y biológicas (presencia de alimento, parejas potenciales, depredadores), muchas especies de peces deben encontrar varios hábitats óptimos para sobrevivir durante las diversas fases de su desarrollo. En el caso de los peces arrecifales, es probable que estos desplazamientos sean de menor escala, sin embargo, de las más de 35.000 especies de peces, aproximadamente 300 realizan migraciones a gran escala (Froese y Pauly, 2025). En el caso de los blénidos, estos efectúan migraciones estacionales de pocos kilómetros hacia dentro y fuera de la costa, no obstante, en es-

peces como el arenque (*Clupea harengus*), la caballa (*Scomber scombrus*), el bacalao (*Gadus morhua*) y la platija (*Pleuronectes platessa*) son comunes las migraciones de cientos de kilómetros, y en especies como los salmones del Atlántico y el Pacífico (*Salmo* sp. y *Oncorhynchus* sp.), y varias especies de anguila (*Anguilla* sp.), estas pueden hacer migraciones de miles de kilómetros cuando se desplazan desde los ríos hacia el mar abierto. Al mismo tiempo, existen especies que presentan migraciones transoceánicas, como son varias especies de atunes, peces vela y espada. Las migraciones se pueden presentar en ciclos anuales (atunes, platija, bacalao) cuando el pez ha alcanzado su madurez sexual o, en el caso de las anguilas europeas y el salmón, la migración es un único evento que se realiza hacia los lugares de desove y tras el cual el pez muere (Magnhagen *et al.*, 2008).

Según el lugar de origen, de destino y la causa biológica de las migraciones, las especies se pueden clasificar en los siguientes tipos:

- a. Oceanódromas: especies que se desplazan únicamente dentro de ambientes marinos, comprenden el 57 % de las migraciones (atunes, marlin, caballa, arenque).

b. Diádromas: especies que realizan migraciones entre ambientes marinos y ambientes continentales. En este grupo encontramos tres subgrupos según la causa biológica:

- Anádromas: son peces que migran del mar hacia sistemas de bajas salinidades (estuarios) o de agua dulce con fines reproductivos; sus juveniles permanecen por un primer periodo en sistemas continentales antes de regresar al mar (salmones, lampreas, esturión). Comprenden al 16 % de las migraciones.
- Catádromas: comprenden especies que se desarrollan en sistemas continentales y se desplazan al mar para reproducirse. Sus huevos y larvas son arrastrados por las corrientes hacia los estuarios y ríos donde encuentran resguardo y alimentación (anguilas, sábalos, algunos róbalo del género *Centropomus*, mujílidos del género *Mugil*). Se estima que el 8 % de las especies migratorias son catádromas.
- Anfídromas: son aquellas especies que se desplazan de un ambiente a otro con fines distintos a los reproductivos, como la alimentación o la

presencia de lugares de resguardo (gobios, algunas especies de anchoas, bagres de la familia Aridae). Componen el 8 % de los peces migratorios.

- c. Potádromas: son peces de agua dulce que migran únicamente entre sistemas continentales, dentro de un mismo río o entre los ríos y los lagos (bagres, bocachicos, truchas). A estos pertenecen muchas especies de los 31 órdenes registrados para estos sistemas (Magnhagen *et al.*, 2008).

Las migraciones suelen ser altamente predecibles tanto en tiempo como en espacio, ya que obedecen al estado fisiológico del pez, su reloj biológico y a las señales ambientales. La dirección de la migración, así como su duración implica un conocimiento previo que puede haber sido aprendido o heredado y que se refuerza durante la vida del pez. En especies tropicales donde el fotoperiodo es un factor relativamente estable, otras variables servirán como sincronizadores de las migraciones estacionales, ya que informan acerca de la época seca y la época de lluvias. Estas variables pueden ser los cambios en la intensidad lumínica, los cambios en la salinidad y la temperatura, y los ciclos lunares. Las primeras

están directamente relacionadas con la climatología y el movimiento de la Tierra alrededor del sol, y la última está relacionada con el ciclo de 29,5 días que realiza la luna alrededor de la Tierra. La luz de la luna llena puede extender el tiempo disponible para que especies diurnas realicen su migración, como se ha visto en el bocachico *P. costatus*, el cual se desplaza corriente arriba con mayor velocidad en las noches donde se presenta esta fase lunar (de Magalhães *et al.*, 2018). Por otro lado, especies nocturnas como la anguila común *A. anguilla* no solo realiza sus migraciones durante la luna nueva, sino que utiliza su posición para orientar la dirección de su desplazamiento (Cresci *et al.*, 2019). Es claro que los peces utilizan múltiples señales para realizar las migraciones, siendo los factores ambientales complementarios y, además, existe el factor social como agente facilitador y estimulador de la migración a través de la formación de cardúmenes que permiten a los individuos más jóvenes aprender y experimentar las rutas y los tiempos a seguir. Además del factor iniciador, la dirección y la distancia son dos aspectos necesarios para poder desplazarse del punto A al punto B. La dirección es normalmente establecida por una brújula (el sol, la luna, las estrellas, el campo magnético de la

Tierra), mientras que para determinar la distancia hace falta un odómetro, el cual se representa por el esfuerzo fisiológico realizado. En el establecimiento de las rutas a seguir se tienen en cuenta aquellos factores que puedan facilitar el desplazamiento como son las corrientes favorables, la existencia de puntos de descanso y alimentación; estas rutas suelen seleccionarse por encima de alternativas más cortas o rápidas (Huang, 2024).

Una de las migraciones más documentadas y de las pocas que alcanzan un nivel alto de conocimiento es la relacionada con el salmón. En este grupo de peces los desoves ocurren río arriba donde se lleva a cabo la incubación y eclosión de los huevos; una vez entrados en la fase juvenil, los peces migran miles de kilómetros hasta llegar al océano donde permanecen hasta su maduración sexual, etapa en la cual regresan a los mismos ríos iniciales para reproducirse. Se ha establecido que la migración de los adultos está comprendida por dos fases: orientación hacia la línea de costa y localización del río desde se realizó la migración en su etapa juvenil. Para la primera fase, los salmones pueden utilizar varias fuentes de orientación: la temperatura, las corrientes, el Sol, la luz polarizada y la información geomagnética, esta última, en especial, es al parecer

heredada bajo la forma de un mapa magnético similar al reportado para la orientación de las tortugas marinas en su migración. Para la ubicación del río específico, el salmón hace uso de información registrada y memorizada durante su migración inicial, cuando era un pez juvenil dirigiéndose al mar. Es probable que el salmón diferencie su río entre muchos ríos gracias a marcas olfativas que informan sobre su perfil fisicoquímico (Putman *et al.*, 2014).

Ritmos de alimentación

La presencia de alimento no es un evento constante en el ambiente, por lo que después de la luz y la temperatura es uno de los principales factores sincronizadores de la actividad de los peces. La toma de alimento debe realizarse en el momento óptimo del día, cuando se compense, por un lado, el gasto energético de su búsqueda y captura (o recolección), sumado al posible riesgo de ser depredado, con el beneficio de proveer al cuerpo con suficientes nutrientes. La alimentación, por tanto, involucra el desarrollo de un mecanismo de seguimiento del tiempo que permite la activación del comportamiento y la fisiología del pez en preparación para dicho evento. Estudiar los ritmos de alimentación en los peces

es una tarea compleja, pero a pesar de ello se han desarrollado tecnologías y protocolos que han permitido establecer dicho comportamiento en una gran variedad de especies (ver Capítulo 5). Hoy, se conoce que la actividad de alimentación, sea esta diurna o nocturna, se presenta en cada especie como un comportamiento establecido por vía genética que depende de varios componentes sensoriales para la detección y captura del alimento. Además, los factores ambientales como factores clave de la ritmicidad de los eventos de alimentación es fácilmente comprobable bajo condiciones de laboratorio en donde estas se pueden eliminar; bajo dicho escenario, de no haber influencia endógena, la actividad alimentaria perdería su ritmicidad, lo cual no sucede en los numerosos estudios realizados (Aranda *et al.*, 2001; Madrid *et al.*, 2001; Brännäs *et al.*, 2005; De Pedro *et al.*, 2005; Boluda *et al.*, 2009; López-Olmeda *et al.*, 2009).

Las primeras investigaciones acerca de esta temática aparecieron en 1942 cuando el investigador Hoar describió al salmón *Salmo salar* y a la trucha *Salvelinus fontinalis* como especies de hábitos alimentarios diurnos. A partir de la aplicación de protocolos más avanzados, se ha registrado la principal diferencia entre el comportamiento alimentario de los peces

y los mamíferos, siendo el primero significativamente más flexible, pudiendo cambiar de diurno a nocturno y viceversa en una misma especie durante las diversas fases de vida. A esta característica del comportamiento se le conoce como dualismo y, a pesar de que sus mecanismos permanecen sin esclarecer, se ha podido establecer su relación con la gran plasticidad del sistema circadiano, el cual permite a los peces adaptarse rápidamente a las diversas dinámicas del ambiente acuático. El dualismo puede haber sido desarrollado en respuesta a varios factores como son la evasión a depredadores, los cambios en la disponibilidad del alimento y los eventos de reproducción (López-Olmeda, 2017).

El establecimiento de las actividades de alimentación en una de las dos fases del fotociclo diario implica la participación del reloj endógeno, que marca las oscilaciones del comportamiento y el efecto de las variables ambientales. En aquellas especies diurnas, el reloj endógeno está sincronizado a la fase de luz que, además, estimula al comportamiento de alimentación. En el caso de las especies nocturnas, la presencia de luz representa un factor negativo para el desarrollo de las actividades de alimentación mientras que el reloj endógeno está sincronizado a la fase de oscu-

ridad. En las especies duales el reloj endógeno se encontrará sincronizado a alguna de las fases del fotociclo con la fase de luz ejerciendo un efecto estimulante o inhibitorio de la alimentación, dependiendo de si la especie se encuentra en su etapa diurna o nocturna. Un estudio con la lubina europea *Dicentrarchus labrax* bajo condiciones de laboratorio expuso a los mismos parámetros ambientales a peces provenientes de un mismo evento reproductivo; haciendo uso de varios acuarios y horarios de alimentación, se registraron tanto comportamientos diurnos como nocturnos. Este estudio demostró la gran capacidad adaptativa de la especie al ser capaz de modificar su comportamiento de diurno a nocturno y viceversa según las condiciones de suministro de alimento (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995). En raras ocasiones se han reportado comportamientos alimentarios arrítmicos, siendo estos estudios escasos y, en general, de resultados controvertidos y contradictorios. Un ejemplo de ello es la reportada falta de patrón en la alimentación de la bailarina *C. auratus* obtenida por Rozin y Mayer (1961); posteriormente, y con el desarrollo de mejores herramientas de estudio, se pudo comprobar el error de dicho planteamiento, ya que la bailarina es un ejemplo de dualismo (Kulczykowska *et al.*, 2010).

Tal y como ocurre con la actividad locomotora, aparte del fotoperiodo, existen otros sincronizadores de la actividad alimentaria, entre ellas se encuentran las mareas y el ciclo lunar, los cuales están muy ligados a las migraciones verticales y horizontales de presas y depredadores. Coincidiendo con el ciclo lunar, se ha encontrado una periodicidad de cuatro semanas en la actividad alimentaria de la trucha común (*S. trutta*), el salmón (*Oncorhynchus kisutch*), la trucha arcoíris (*O. mykiss*) y la trucha alpina (*Salvelinus alpinus*) (Farbridge y Leatherland, 1987; Jørgensen y Jobling, 1989; Davidson, 2006). Debido a la naturaleza poiquiloterma de los peces, la alimentación está directamente relacionada con las oscilaciones estacionales del fotoperiodo y la temperatura. De manera general, en primavera se presenta el inicio del aumento tanto de temperatura como de las horas del día; estos eventos ambientales coinciden con una mayor toma de alimento y, lo contrario se ha observado durante la estación de otoño. Al mismo tiempo, se han reportado variaciones en los ritmos de alimentación según las estaciones, pudiendo ser estos crepusculares (amanecer y anochecer) o bifásicos (se invierten según la estación del año). En cuanto a la temperatura como factor sincronizador, se ha observado

en especies como el salmón del Atlántico *S. salar* que temperaturas por debajo de los 10°C inducen a un comportamiento de alimentación nocturno, mientras lo contrario sucede bajo temperaturas más elevadas (Fraser *et al.*, 1995). Aunque los mecanismos que ocasionan los cambios de fase en el comportamiento de alimentación no están claros, es posible que, tal y como ocurre con los demás patrones de comportamiento, este sea el resultado de la interacción entre las señales ambientales y el reloj endógeno (López-Olmeda, 2017).

La presencia de alimento disponible de manera periódica no solo puede actuar como un sincronizador de la actividad de alimentación, sino también de la actividad locomotora, tal y como se evidencia en un aumento de los movimientos anticipatorios, previos a la presencia de alimento. Como se ha mencionado anteriormente, la actividad anticipatoria al alimento se caracteriza por un aumento de la actividad locomotora, siendo este incremento del doble o más de la actividad promedio basal, permaneciendo por al menos 30 minutos durante los instantes previos al suministro de alimento. Bajo condiciones controladas, la anticipación a los horarios de alimentación ha sido observada en varias especies de peces, desde la primera evidencia publicada en 1964

por Davis en la mojarra oreja azul *Lepomis macrochirus* y la perca negra *Micropterus salmoides*, en las que se reportó un aumento de actividad 1-3 horas previas al suministro del alimento. A partir de ese primer registro, este comportamiento se ha observado en especies como la platija *Rhombosolea tapirina*, la lubina europea *D. labrax*, el salmón *Salvelinus alpinus*, la trucha arcoíris *O. mykiss*, la bailarina *C. auratus*, entre otros (Purser y Chen, 2001; Brännäs *et al.*, 2005; Azzaydi *et al.*, 2007; Sunuma *et al.*, 2009; Kleiber *et al.*, 2024). Por otro lado, las condiciones de suministro de alimento aleatorio sin un horario establecido puede conllevar al pez a un nivel de actividad continua, ocasionando un mayor gasto energético y un estado de expectación permanente (Vera *et al.*, 2006).

Se ha observado que los peces pueden demostrar comportamientos anticipatorios al suministro de alimento hasta en tres eventos diarios, sin embargo, la intensidad de dicho comportamiento es menor a la registrada cuando se aplica un evento único de alimentación diaria; de la misma forma, el comportamiento anticipatorio es mayor cuando el tamaño del alimento es menor. Cuando el alimento es ofrecido en un mismo lugar, los peces integran dicha información espacial

a la información temporal, lo cual ha sido comprobado tanto bajo condiciones de cautiverio como en el medio natural (Magnhagen *et al.*, 2008).

La preparación a los eventos de alimentación trae consigo diversas ventajas para el pez, las cuales no solo están relacionadas con la captura efectiva del alimento, sino también con los procesos fisiológicos necesarios para la transformación, utilización y almacenamiento de los nutrientes. Entre los factores endocrinos, quizás el más investigado haya sido el ritmo de la hormona cortisol en el plasma de los peces. Dicha molécula desempeña un papel primordial en varios procesos fisiológicos de los vertebrados, estando estos relacionados con el metabolismo, pero también con el periodo de actividad, teniendo su pico máximo a primera hora del día en los animales diurnos y a primera hora de la noche en los animales nocturnos. El cortisol, además, ha sido un indicador histórico de estrés, ya que tiene como función el incrementar los niveles de glucosa en sangre a través del aumento tanto de la gluconeogénesis hepática como del potencial glucolítico de los tejidos periféricos (Breed y Moore, 2022). En los peces, los niveles de cortisol en plasma están directamente relacionados con los eventos de anticipación

a la alimentación, incluso bajo condiciones de iluminación u oscuridad constantes. Al mismo tiempo, la actividad de secreción de diversas enzimas de naturaleza metabólica (hexoquinas, fosfatasa, deshidrogenasa, amilasa, entre otras) es un indicador de la adaptación del comportamiento anticipatorio a la alimentación, de manera que se logra no solo maximizar la digestión y utilización de los nutrientes, sino también mantener el buen estado de salud (da Silva *et al.*, 2021; Gilannejad *et al.*, 2021; Xu *et al.*, 2022; Kleiber *et al.*, 2024).

Ritmos de Crecimiento y Desarrollo

El Ciclo Celular

El inicio de la vida de cualquier organismo multicelular y su posterior crecimiento y desarrollo dependen del ciclo celular. Este proceso fundamental que implica la segregación del material genético en la generación de nuevas células está compuesto por cuatro fases definidas (G1, S, G2 y la división celular) más una fase de reposo (G0). Durante el ciclo celular existen tres puntos de control críticos que aseguran que el delicado proceso de proliferación celular se lleve a cabo de manera correcta. Estos puntos de control están pro-

gramados para llevarse a cabo en momentos específicos del ciclo celular: durante las transiciones de la fase G1 a la fase S, de la fase G2 a la fase de división celular y la tercera ocurre en la metafase. Los controles están en su mayoría dirigidos a evitar errores en el ADN; de ser estos detectados, la célula activa un protocolo de suspensión del ciclo celular durante el cual los mecanismos de reparación entran en marcha. La progresión del ciclo celular es regulada por un complejo de señales en cascada que involucran a las ciclinas y a las cinasas dependientes de ciclinas (cdks), que a su vez son controladas por numerosos elementos como son los factores de crecimiento, las interacciones celulares, los puntos de control molecular y, de manera importante, el reloj biológico. Una vez el complejo CDK/ciclina se acopla al reloj circadiano, este produce oscilaciones con una periodicidad de 24 h de manera que la progresión a la siguiente fase del ciclo celular se sincroniza al ciclo diario de luz/oscuridad (Patke *et al.*, 2019).

Una de las razones por las cuales el ciclo celular se encuentra controlado por el reloj circadiano es para evitar que los rayos UV provenientes del sol ocasionen daños al ADN. Se ha descrito que aquellas fases del ciclo celular en donde el ADN está más expuesto,

por ejemplo, la fase de replicación S, están programadas para llevarse a cabo durante las horas de la noche. Además, los ciclos de luz/oscuridad son necesarios para promover la transcripción de genes relacionados con la síntesis de enzimas reparadoras del ADN. Por lo tanto, el correcto funcionamiento del ciclo celular bajo los ciclos de luz/oscuridad son cruciales para evitar mutaciones negativas relacionadas con el desarrollo de varios tipos de cáncer. Efectivamente, se ha observado que en las células cancerígenas el reloj circadiano se encuentra ausente o en asincronía con el ciclo celular, lo que ocasiona la desregulación de la división celular y la proliferación de las células tumorales a cualquier hora del día (Gonze, 2024). Los ciclos naturales de luz y oscuridad han sido reportados como sincronizadores de la proliferación de células madre hematopoyéticas, cuyo pico de concentración en la sangre periférica ocurre justo al amanecer, lo cual coincide con la caída de la concentración de melatonina en sangre (Abdelbaset-Ismail *et al.*, 2024). Al mismo tiempo, la expresión de aquellos genes relacionados con importantes procesos fisiológicos como son la progresión del ciclo celular, el metabolismo y la fotosíntesis en las plantas, ocurren en su mayoría durante el anochecer (Zinser, *et al.*, 2009).

Las células cultivadas de pez cebra *D. rerio* de 24 horas de vida, han demostrado tener la misma respuesta circadiana a la luz que la encontrada en células adultas. En embriones de pez cebra se ha observado que el acople entre el ciclo celular y el reloj circadiano ocurre a las 24 h post-fertilización (hpf) y una ausencia de ritmo del ciclo celular se ha reportado en embriones sometidos a condiciones de oscuridad constante (Vatine *et al.*, 2011). En esta especie, gran variedad de células embrionarias comienza a detectar la luz en la etapa de gástrula (5 hpf), aunque las células aún están indiferenciadas y se dividen activamente. Esta detección temprana tiene lugar antes que cualquier forma de detección de luz neural o clásica, como la glándula pineal (24 hpf) y la retina (2-3 días después de la fertilización, dpf). Por lo tanto, en los peces los ciclos luz/oscuridad también influyen en el proceso de proliferación celular y, en consecuencia, en el crecimiento, mediante estimulación mitogénica, que ocurre al final del día o durante la noche. El pez cebra es una especie que se caracteriza por reproducirse durante las primeras horas del día, por lo que existe una alta probabilidad de exposición a rayos UV; sin embargo, la especie ha desarrollado estrategias para minimizar el daño al ADN como puede ser la síntesis temprana

de pigmentos fotoprotectores como los carotenos y la melanina. Además, los procesos de mayor exposición del ADN como son su replicación y la división celular se sincronizan al fotociclo de manera que ocurran durante la noche, al mismo tiempo que se sincroniza la síntesis de enzimas reparadoras del ADN (Tamai *et al.*, 2004).

En los peces, debido a su naturaleza poiquiloterma, la temperatura corporal se encuentra determinada por el ambiente, razón por la cual cada especie se adapta a un rango óptimo de este factor al cual el ciclo celular se desarrolla de manera normal. Sin embargo, cuando se presentan temperaturas fuera de dicho rango, se ha encontrado que la fase del ciclo celular más afectada es la prometafase, en la división celular. En el caso de células embrionarias, estas se dividen con mayor rapidez bajo temperaturas altas y lo contrario ocurre con temperaturas bajas siempre y cuando dichas temperaturas se encuentren dentro del rango óptimo; fuera de él, las células ralentizan significativamente su división hasta detenerse por completo (Begasse *et al.*, 2015). Los cambios paulatinos de temperatura a lo largo del día causan oscilaciones en la expresión de genes reloj, los cuales permiten la sincronización del reloj endógeno. El ciclo

diario de temperatura puede ser el factor decisivo en la sincronización del reloj biológico cuando hay una ausencia de las señales lumínicas, sin embargo, cuando ambas señales están presentes, la temperatura puede modular los ritmos circadianos de proliferación celular (Tamai *et al.*, 2004).

Desarrollo y Crecimiento

Aunque la embriogénesis de los peces se ha considerado clásicamente como una sucesión de etapas de desarrollo controladas por la temperatura, en la actualidad se conoce el papel clave que desempeña el reloj biológico en estas primeras etapas de vida. De hecho, la existencia de un reloj interno en los embriones ha permitido a los investigadores crear modelos de tiempo predecibles para varios períodos específicos como son la división celular en la etapa de escisión, la transición a la etapa de blástula media, el inicio de la gastrulación y la somitogénesis (Vatine *et al.*, 2011).

A pesar de ello, los protocolos de cría intensiva aplicados en la industria de la acuicultura y acuarofilia rara vez consideran este importante aspecto e incluso se caracterizan en muchos casos por instaurar períodos de luz

(LL, Light:Light) u oscuridad (DD, Darknes: Darkness) constantes. A nivel experimental, los numerosos resultados contrastantes llevan a la hipótesis de que la respuesta a un régimen de luz particular es específica de cada especie (Dadda y Bisazza, 2012; Tétard *et al.*, 2019; Zutshi y Singh, 2020; Berrosteguieta *et al.*, 2022; Al-Emran *et al.*, 2024). En algunos casos, fotoperiodos prolongados e incluso condiciones de LL parecen favorecer el crecimiento larvario a través de una mejor tasa de alimentación, ya que las larvas dependen de la luz ambiental para detectar y capturar a sus presas, lo cual es crítico durante las primeras etapas de la alimentación exógena debido al corto alcance visual de los individuos. Sin embargo, tanto las condiciones LL como DD actúan como factores perjudiciales para el desarrollo y la supervivencia; esto se ha visto tanto en especies mantenidas en cautiverio como en especies que habitan ecosistemas naturales afectados por contaminación lumínica (Villamizar *et al.*, 2009; Villamizar *et al.*, 2013; Villamizar *et al.*, 2014; Closs *et al.*, 2023; Dong *et al.*, 2023; Pulgar *et al.*, 2023;). Además, se ha observado que la aplicación de condiciones LL son contraproducentes en larvas de peces fisostómicos, cuyo inflado de la vejiga natatoria requiere que las larvas migren hacia la su-

perficie del agua para tomar aire; este proceso ocurre durante la noche, posiblemente como una adaptación para evitar a los depredadores. Ejemplo de esta afectación negativa se ha descrito en especies como los atunes *Thunnus orientalis* y *T. albacares*, la lubina europea *D. labrax*, el pargo *Pagrus auratus* y el trompetero rayado *Latris lineata* (Fielder *et al.*, 2002; Trotter *et al.*, 2003; Villamizar *et al.*, 2009; Partridge *et al.*, 2011; Kurata *et al.*, 2017). El desarrollo anormal de la vejiga natatoria ocasiona, a su vez, otros problemas significativos como son las deformidades vertebrales (lordosis y cifosis) que, al tiempo, aumentan la tasa de mortalidad de los alevines (Koumoundouros *et al.*, 2002; Dong *et al.*, 2023).

El desarrollo y crecimiento de los peces está muy relacionado con los factores ambientales, tal y como se ha comprobado especialmente en especies de interés para la acuicultura en cuyo mantenimiento es común la manipulación ambiental para lograr un rápido crecimiento y, con ello, una mayor productividad económica. En el cultivo de especies como el pargo *Pagrus major*, el lumpo *Cyclopterus lumpus*, la lubina europea *D. labrax*, el bagre *Ompok bimaculatus* y el pez globo tigre *Taki-fugu rubripes*, se ha encontrado que periodos de luz extensos e incluso condiciones de LL

favorecen al crecimiento (Biswas *et al.*, 2006; Yildirim y Vardar, 2016; Imsland *et al.*, 2018; Arambam *et al.*, 2020; Ma *et al.*, 2021). Este mayor crecimiento es el resultado de un aumento del periodo de alimentación activa, el metabolismo y la eficiencia de nutrientes. Al mismo tiempo, se ha observado que largos periodos de iluminación estimulan la secreción de la hormona del crecimiento y del factor insulínico tipo 1. Sin embargo, el favorecer solo el crecimiento a partir de exponer a los peces a largos periodos de luz que distan de las condiciones del ambiente natural, trae consigo un desbalance significativo dependiendo de la especie, de sus hábitos y de lo drástico del protocolo de alimentación. Como se ha mencionado antes, importantes fases del ciclo celular se desarrollan durante la noche, lo cual permite la renovación y reparación de tejidos. Por ejemplo, un estudio sobre la lubina europea criada bajo DD reportó un aumento en los casos de problemas en los procesos de osificación, los cuales conducen a malformaciones esqueléticas, como la pérdida de vértebras (Zouiten *et al.* 2011).

A pesar de ser reconocido como un grupo de alta plasticidad cognitiva y comportamental, aún siguen existiendo importantes preguntas acerca de la influencia de los factores

ambientales sobre las capacidades cerebrales de los peces. En un trabajo realizado en el medaka *O. latipes*, especie de aguas templadas (4 – 40 °C), cuya reproducción ocurre durante los meses de verano, se encontró que durante estos meses los peces presentan una mayor actividad alimentaria y expresión de genes relacionados con la síntesis de hormonas del reloj biológico y el crecimiento, y una menor capacidad de discriminar colores, interactuar con sus congéneres y formar agregaciones. Además, se observó una actividad cerebral de procesamiento de imágenes de congéneres que varió según el fotoperiodo; mayor actividad en el hemisferio izquierdo en verano y lo contrario en invierno. Esto demuestra una intrincada relación entre los cambios anuales del fotoperiodo y los diversos sistemas fisiológicos y comportamentales de esta especie, seguramente varios de ellos relacionados con el ciclo reproductivo y la sobrevivencia (Lucco-Xiccato *et al.*, 2022b). El aumento en los niveles de andrógenos y los comportamientos agresivos son factores descritos en varias especies al aproximarse la época de reproducción, cuando esta se encuentra sincronizada al fotoperiodo de verano (Britz y Pienaar, 2009; Fiszbein *et al.*, 2010; Gonçalves-de-Freitas *et al.* 2014).

De todos los factores ambientales que influyen en los peces, la temperatura se consideraba clásicamente el factor abiótico maestro debido a su influencia sobre el comportamiento, la fisiología y la distribución (Fry, 1948). En las últimas décadas, la investigación se ha centrado en la respuesta de los peces a diferentes regímenes de temperatura y a su nivel de tolerancia específico. Dicha tolerancia térmica, ligada a la genética, también se relaciona con la capacidad de un pez de cambiar con mucha frecuencia su genotipo para adaptarse a las temperaturas variables de los medios acuáticos (plasticidad del desarrollo). Sin embargo, a pesar de esta plasticidad, los peces han demostrado tener marcadas preferencias por una temperatura concreta, la cual está estrechamente relacionada con la temperatura óptima bajo la cual se llevan a cabo importantes procesos biológicos. Por tanto, la temperatura óptima es un rango más que un valor único, ya que no todas las funciones del organismo se desarrollan de modo óptimo bajo la misma temperatura. De ahí que en los peces existan migraciones verticales diarias que permiten encontrar aquellos rangos óptimos bajo los cuales se maximizan los procesos metabólicos. En su mayoría, los desplazamientos se realizan al caer la noche desde las

profundidades hacia la superficie, en donde la temperatura del agua es mayor, lo cual coincide con los patrones migratorios diarios de las presas. Además de estas migraciones, existen cambios comportamentales estacionales que van de diurno en verano a nocturno en invierno. Dichos cambios se han descrito en especies como el pescardo *Phoxinus phoxinus* y los salmónidos *S. salar* y *S. trutta* (Metcalf y Steele, 2001).

Si bien en los animales homeotermos la temperatura pasa a un segundo plano como factor ambiental sincronizador del reloj biológico, en los peces poiquilotermos, este factor tiene una mayor relevancia. En la naturaleza, los termociclos presentan variaciones diarias que coinciden con el fotociclo, por tanto, la termofase (periodo del día de mayor temperatura), coincide con las horas de luz y la criofase (periodo del día de menor temperatura) ocurre durante las horas de la noche. De esta manera, las migraciones diarias que se realizan desde aguas templadas a aguas cálidas ocurren al atardecer y lo contrario al amanecer (Krylov *et al.*, 2021). Cuando los peces perciben la sincronización natural entre el termociclo y el fotociclo, se pueden observar ritmos fisiológicos y comportamentales de máxima estabilidad y amplitud; sin embargo,

cuando se intenta comprobar cuál señal ambiental es la primordial, bajo condiciones de laboratorio se ha observado que esto depende de la especie y sus hábitos particulares. En el caso de larvas de pez cebra, bajo condiciones de oscuridad, este es capaz de detectar cambios de temperatura de hasta 1°C, haciéndose esta capacidad evidente en los cambios de expresión de genes reloj. Dichos cambios son similares a los reportados en larvas de la misma especie mantenidas bajo temperatura constante y ciclos LD (Light: Darkness) o en larvas mantenidas bajo termociclos y DD (López-Olmeda, 2017). En estos casos, aquellos genes cuya expresión máxima ocurre al final de la fase de oscuridad, bajo condiciones de luz u oscuridad constante, su máxima expresión ocurre al final de la criofase.

Durante las primeras etapas de desarrollo de los peces la temperatura tiene un impacto importante, ya que aquellos rangos subóptimos pueden disminuir la tasa de fertilización, la calidad de los huevos y la tasa de eclosión (Aegerter y Jalabert, 2004). En algunos teleósteos, se han obtenido respuestas diferentes al exponer embriones y larvas a distintas temperaturas dentro de un estrecho margen. En su estudio, Mateus y colegas (2023) encontraron que variaciones de 3°C en la tem-

peratura de incubación de la lubina europea resultaron en diferencias significativas en la tasa de reparación del tejido epidérmico, siendo este renovado en mayor grado bajo la temperatura más alta. Al igual que ocurre con las condiciones de iluminación, una temperatura determinada puede dar resultados tanto positivos como negativos, dependiendo de la especie. De hecho, los primeros estudios realizados describieron que el rápido crecimiento como resultado de las altas temperaturas de cría podría estar además asociado a malformaciones como la hiperplasia de las fibras musculares (Gibson y Johnston, 1995; Johnston y McLay, 1997). En otra investigación, se observó que el crecimiento de la lubina mejoraba a altas temperaturas (18°C y 21°C), pero el desarrollo normal de la vejiga natatoria se obtenía a 12,5°C que, a su vez, coincidía con la temperatura ambiente natural (Johnson y Katicic, 1984). Ayala y colaboradores (2001) aplicaron las mismas temperaturas que Saka *et al.* (2001) durante la incubación de huevos de lubina (15 y 17°C), pero después de la eclosión criaron ambos grupos bajo la misma temperatura natural y encontraron que al final de la metamorfosis, el crecimiento muscular fue mayor en las larvas cuya incubación se realizó bajo 17°C. Esto sugiere que la tem-

peratura influye en la lubina en una fase muy temprana durante la ontogenia embrionaria, y que sus efectos pueden modificar el desarrollo posterior de las larvas y los juveniles.

Al igual que ocurre con las condiciones de iluminación, el protocolo de temperatura para la cría de peces durante sus primeras etapas es, en la actualidad, el resultado de un delicado equilibrio entre los rangos óptimos para el crecimiento, la supervivencia y el desarrollo, siendo estos rangos óptimos para los encontrados

en el termoambiente natural de los peces. En las prácticas de cultivo de peces, las técnicas de cría incluyen, en la mayoría de los casos, condiciones de temperaturas constantes que distan mucho de lo encontrado en el entorno natural, donde las oscilaciones estacionales y diarias influyen en varios (si no en todos) los aspectos del proceso de desarrollo. Sorprendentemente, la investigación experimental también se ha centrado en estudiar los efectos de distintos valores de temperatura constante.

Capítulo 3. Fisiología y comportamiento reproductivo

Determinación sexual

La reproducción es el proceso biológico que asegura la sobrevivencia de las especies a través de la generación de nuevos organismos (descendencia). En el caso de los peces, estos suelen ser gonocóricos (sexos separados) y reproducirse sexualmente por fertilización externa. La mayoría de las especies generan una cantidad significativamente alta de gametos, lo cual aumenta las posibilidades de sobrevivencia de las nuevas generaciones. Si bien los anteriores aspectos son los más comunes, la diversidad de los ambientes acuáticos ha ocasionado el desarrollo de diversos mecanismos reproductivos en los peces. Una amplia variedad de genes y determinantes endógenos (hormonas y factores de transcripción) desempeñan un papel crucial en el desarrollo sexual, siendo los genes determinantes del sexo los más numerosos hasta ahora descritos en los vertebrados, lo cual conforma la base funcional de la gran plasticidad sexual de los peces. Dicha plasticidad se presenta especialmente en los procesos de determinación y diferenciación sexual, el primero se refiere a los controles genéticos y ambientales primarios de establecimiento del sexo, mientras que el segundo es su consecuencia fenotípica de desarrollo gonadal (Nagahama *et al.*, 2021).

Células germinales

Por su estructura, las gónadas de los peces son similares a las del resto de los vertebrados, en ellas se encuentran células somáticas de soporte, gametos en diferentes fases de maduración y sus precursoras, las células germinales. Estas últimas se originan en el embrión a partir de las

células germinales primordiales (CGP), las cuales se derivan a su vez de células presentes en el ovocito sin fertilizar. Las CGP se ubican en el polo vegetal, donde permanecen sin diferenciarse y al margen de los procesos de desarrollo post-fertilización. Una vez ocurrida la fertilización, se presentan las subsecuentes divisiones mitóticas hasta la formación de la blástula, momento en el que se presenta una significativa migración de células según el mapa genético de destino celular. En la subsiguiente gastrulación, se forma el mesodermo, que corresponde a la capa germinal a partir de la cual se originarán las crestas gonadales, precursoras de las gónadas. Mientras tanto en las CGP ocurre el proceso de diferenciación promovido por la ADN helicasa y su gen codificante *vas* (Devlin y Nagahama, 2002; Partigya *et al.*, 2024). Durante la somitogénesis se han encontrado 30 células diferenciadas como CGP, las cuales migran bilateralmente hacia las crestas gonadales para desarrollar los órganos reproductivos pareados. Dicho proceso se ha descrito en el pez cebra *D. rerio*, la trucha arcoíris *O. mykiss* y el pez medaka *O. latipes* (Kurokawa *et al.*, 2007; Yoshizaki *et al.*, 2010; Paksa y Raz, 2015). El proceso de migración de las CGP está gobernado por diversos genes (*vasa*, *lhx9*, *sfl*, *wt1a*, *wt1b*),

algunos de ellos de naturaleza autosómica (Tilak *et al.*, 2022).

Determinación Sexual Genética (DSG)

La DSG ha sido descrita en mayor profundidad en los mamíferos, siendo en estos organismos de naturaleza primordialmente genética y relativamente directa: la presencia del cromosoma Y y su gen *sry* causa del desarrollo del sexo masculino, y su ausencia ocasiona el desarrollo femenino. Por lo tanto, en los mamíferos, la aparición del sexo masculino o femenino viene dada en su totalidad por la información cromosómica. En los peces, además de la DSG, existen otros mecanismos que serán revisados más adelante.

La determinación primaria del sexo en los peces se basa en dos sistemas, el XX/XY y el WZ/ZZ; en el primero, compartido con los mamíferos, la determinación del sexo depende de los gametos masculinos (cromosoma Y), mientras que en el segundo dicha función la cumplen los gametos femeninos (cromosoma W), al mismo tiempo se ha establecido que la determinación sexual de los peces involucra no solo a genes presentes en los cromosomas sexuales o heterocromosomas, sino también a genes autosómicos. En los

salmónidos se ha encontrado que *sdY* es el gen maestro de determinación sexual masculina (su ausencia permite el desarrollo femenino), homólogo al gen *sry* (Sinclair *et al.*, 1990; Gabián, 2021); sin embargo, estudios más recientes han reportado la presencia de este gen tanto en machos como en hembras, por lo que, al parecer, además del *sdY* del cromosoma Y existen una o más copias autosómicas que han perdido su papel en la determinación del sexo (Ayllon *et al.*, 2020).

Al igual que en los mamíferos, la presencia del gen masculinizante causa la determinación sexual masculina, siendo el desarrollo ovárico la vía establecida por defecto, es decir, ante la ausencia de *sdY*. La DSG en los peces viene dada por una cascada de expresión génica, iniciada por *sdY* y seguida por otros genes de importancia como son aquellos de la familia del gen *sox*, la cual es quizás la más estudiada de los factores de transcripción conocidos, estando estrechamente involucrada en la diferenciación sexual y el desarrollo, además, comparte con el gen *sry* hasta un 50 % de la secuencia de aminoácidos. Los genes *sox* están altamente conservados a lo largo del reino animal, y en el caso de los peces desempeñan un papel crucial en el desarrollo masculino, así como también en otros importantes pro-

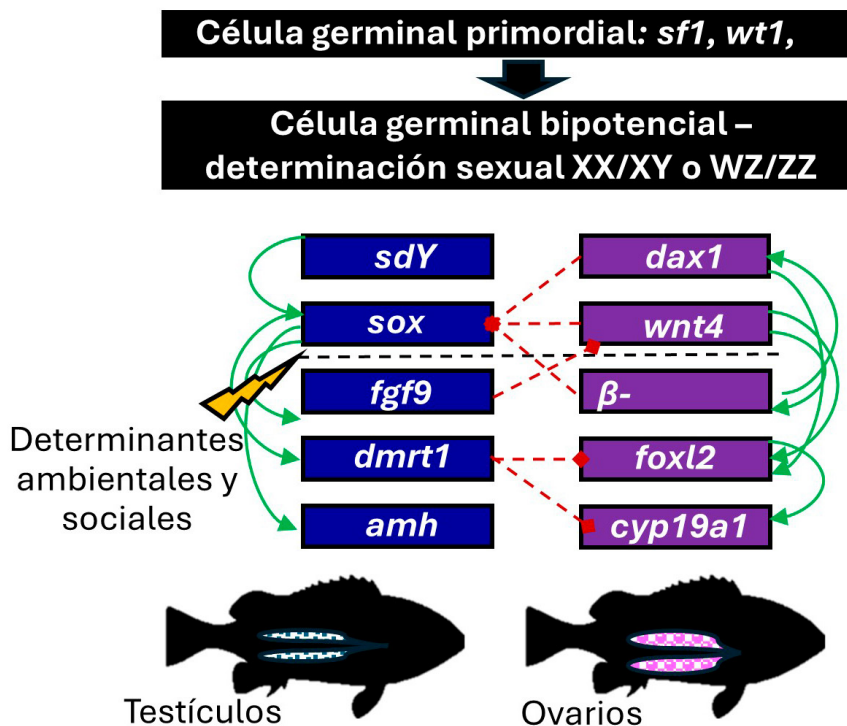
cesos que ocurren durante la fase embrionaria (neurogénesis, diferenciación de condrocitos, desarrollo del sistema cardiovascular) (Hu *et al.*, 2021).

Con el avance de las herramientas biotecnológicas, actualmente se ha descrito en los peces ocho subfamilias de este gen: *sox9a* y *sox9b* desempeñan un papel importante en el mantenimiento de las células germinales; *sox3*, *sox11a*, *soxH* y *sox17* actúan durante la maduración gonadal; *sox2* es un determinante del sexo en el sistema ZZ/ZW y, por último, *sox8a* regula el mantenimiento y la diferenciación de las gónadas (Rajakumar y Senthikumar, 2014; Adolphi *et al.*, 2015; Wei *et al.*, 2016; Yu *et al.*, 2019; Martínez *et al.*, 2021). Como antagonista masculino se encuentra *dax1*, ubicado en el heterocromosoma X, el cual es específico del desarrollo femenino y, por tanto, inhibe la expresión de *sox9* y *sf1* y regula la expresión de genes que informan para los caracteres femeninos, como *star*, *cyp11a*, *cyp17*, *cyp19*, entre otros. A su vez, *wt1* y *lhx9* aumentan la expresión de *dax1*, además de ser importantes para el mantenimiento, diferenciación y migración de las CGP (Tilak *et al.*, 2022). *sdY* y *dax1* compiten por activar o inhibir a *sf1*, su activación causa, al mismo tiempo, la activación de *sox9* y su

desactivación permite la expresión de *wnt4a* y *wnt4b*, los cuales cumplen una función primordial en la formación de los ovarios y en regular la expresión de β -*catenina*, factor que aumenta la expresión de *dax1*, interrumpe la

expresión de *sox9* y, por tanto, la formación de testicular. Al mismo tiempo, *wnt4a* y *wnt4b* están involucrados en el cambio hacia el sexo femenino en especies protándricas (Hu *et al.*, 2014) (Figura 9).

Fig. 9. Mecanismos moleculares involucrados en la determinación sexual de los teleósteos.



Fuente: elaboración propia.

La determinación sexual secundaria ocurre en dos etapas, durante la fase embrionaria y durante la fase de maduración (o pubertad), y está relacionada con la regulación hormonal producida por el cerebro y las recién formadas gónadas. En este punto, entran en acción los genes *amh*, *gsdf* y las proteínas de la superfamilia TGF-beta, los cuales son factores de regulación del crecimiento. *sox9* promueve la expresión de *amh*, el cual inhibe la conversión de andrógenos a estrógenos a través de la inhibición del gen *cyp19a1a* (aromatasa) (Guiguen *et al.*, 2010; Han *et al.*, 2019). El fenotipo de ambos sexos es establecido a través del mantenimiento de las gónadas recién diferenciadas y la función antagonista de sus productos. En las gónadas masculinas prevalecerá la expresión de *dmrt1*, mientras que en las gónadas femeninas el gen diferencial es *foxl2*, encargado de estimular la producción de *cyp19a1a* (Huang *et al.*, 2017). Durante la determinación secundaria factores ambientales y sociales pueden modificar el resultado final del sexo (véase apartado siguiente) (Figura 9).

Determinación Sexual Poligénica (DSP)

En el caso de los peces, la determinación sexual es un proceso no conservativo que

puede depender tanto de los factores genéticos como de los ambientales (temperatura, salinidad, pH), sociales (tamaño poblacional, jerarquías) o de la cantidad de células germinales, lo cual abre las diversas posibilidades que han sido descritas hasta el momento (Cappel, 2017). A diferencia de la DSG, la determinación sexual poligénica (DSP) se puede presentar tanto en la fase de determinación como de diferenciación sexual e incluso ejercer su efecto en organismos adultos. La DSP no se basa en la presencia y expresión de un único gen inicial si no en el control ejercido por distintos genes que se distribuyen tanto en los heterocromosomas como en los autosomas. Sobre estos genes de control maestro actúan las hormonas sexuales producidas en respuesta a factores ambientales, activando o desactivando dichos genes y, con ello, cambiando el destino del tejido gonadal incluso después de haberse dado la determinación sexual (Tao *et al.*, 2018).

En la determinación sexual debida al ambiente (DSA), diversos factores como la temperatura, el oxígeno disuelto, el pH, el fotoperiodo, la salinidad y la disponibilidad de alimento, desempeñan el rol decisivo entre el desarrollo de uno u otro sexo. Según una reciente revisión, en su mayoría, los factores

ambientales tienen un efecto masculinizante (Yu *et al.*, 2023). De dichos factores, **la temperatura** es la forma más común de DSA, a la que mayor atención se le ha prestado, y gracias a la cantidad de estudios realizados sobre ella se ha logrado dilucidar su mecanismo de acción; si bien la mayoría de los estudios se basan en resultados obtenidos bajo condiciones controladas. Este factor ejerce su influencia sobre la determinación sexual durante un periodo o ventana crítica y específica del desarrollo temprano del pez (periodo termosensible) siguiendo tres patrones: 1) incrementando la proporción de machos bajo temperaturas altas y viceversa (el más común); 2) incrementando la proporción de hembras bajo temperaturas altas y viceversa; y 3) incrementando la proporción de machos bajo temperaturas altas y bajas, y manteniendo la proporción 1:1 bajo temperaturas intermedias (Valdivieso *et al.*, 2022).

El mecanismo de acción de la temperatura, como en la mayoría de los factores ambientales y sociales, permanece sin conocerse completamente, sin embargo, la información obtenida hasta el momento indica que la acción masculinizante que ejercen los valores altos de temperatura interrumpe la síntesis de estrógenos a través de la inhibición de *foxl2*, quien es el

activador del gen *cyp19a1a*, lo que resulta en la supresión de la enzima aromatasa (CYP19A); además, se ocasiona la apoptosis temprana de los ovocitos. En la masculinización debida a las altas temperaturas se presenta tanto un efecto epigenético, específicamente de metilación del promotor del gen *cyp19a*, como un aumento de cortisol en respuesta a un factor de estrés, siendo el cortisol un factor que puede actuar como un inhibidor del desarrollo ovárico (Baroiller y D'Cotta, 2016; Ribas *et al.*, 2017). Otros mecanismos epigenéticos de determinación sexual debidos a la exposición a altas temperaturas incluyen el aumento de la metilación de la histona H3K9 en la región del promotor de *cyp19a1a* y las modificaciones en la expresión de miRNA (Bizuyaehu *et al.*, 2015; Shen *et al.*, 2023). En su revisión, Ospina-Álvarez y Piferrer (2008) concluyen que el efecto masculinizante de la temperatura se ha reportado en aproximadamente 59 especies de peces. En la mayoría de estos estudios, realizados bajo condiciones de laboratorio, se aplicaron diversos tratamientos de temperatura constante, no obstante, la aplicación de termociclos naturales que oscilan entre los rangos reportados en los ambientes naturales de pez cebrá ocasiona una mayor proporción de hembras (Villamizar *et al.*, 2012a).

El mecanismo masculinizante es encontrado también en peces sometidos a eventos de bajos niveles de oxígeno o condiciones de **hipoxia** (0-2 mg/l de O₂). En los ambientes naturales las zonas hipóxicas han presentado un aumento significativo debido al uso antropogénico de fertilizantes, cuyo vertimiento en las aguas ocasionan eventos de eutroficación, los cuales aumentan la demanda del oxígeno, reduciendo su disponibilidad para los peces (Deininger y Frigstad, 2019). Bajo dichas condiciones hipóxicas, durante la determinación sexual se presenta una disrupción en la migración de las CGP y se establece una regulación negativa de la expresión de aquellos genes responsables de la síntesis de hormonas de control sexual, especialmente de *cyp19a* y *cyp19b* (Yu et al., 2023; Zhang et al., 2023). Al mismo tiempo, durante los procesos de diferenciación y maduración sexual, la hipoxia puede ocasionar un desbalance entre la concentración de testosterona respecto a la concentración de estradiol, favoreciendo a la primera a través de la activación del eje hipotálamo-pituitaria-suprarrenal y el consecuente aumento en la concentración de cortisol, que a su vez desencadena un incremento en los niveles de 11-ketotestosterona (Rajendiran *et al.*, 2021). Se ha sugerido también que la hipoxia puede

inhibir la síntesis del neurotransmisor hipotálamico de la serotonina (5-HT) y la expresión de los mRNAs de la hormona liberadora de la gonadotropina (GnRH-I), con la consecuente supresión de la secreción de la hormona luteinizante (LH) (Thomas *et al.*, 2007). Tal y como sucede con las temperaturas extremas, la hipoxia representa un factor de estrés que incrementa la secreción de cortisol ocasionando la inhibición del desarrollo ovárico (Baroiller y D’Cotta, 2016).

Otros factores ambientales como bajos niveles de pH, escasez de alimento y colores brillantes del tanque de incubación han sido reportados por tener una acción masculinizante en los peces, siendo estas condiciones subóptimas y, por tanto, causales de la activación del mecanismo de estrés mediado por la hormona cortisol (Römer y Beisenherz, 1996; Lawrence *et al.*, 2008; Mankiewicz *et al.*, 2013). Por otra parte, existen **contaminantes** (pesticidas, metales pesados, solventes orgánicos, surfactantes, fármacos, fitoestrógenos, etc.) que tienen la capacidad de interrumpir las funciones del sistema endocrino de los peces, incluso a concentraciones extremadamente bajas. Estos compuestos, dependiendo de la fase de desarrollo en la que se encuentre el pez, pueden antagonizar la acción de los

estrógenos y andrógenos ocasionando la reversión sexual, la ralentización del proceso de maduración gonadal, el desarrollo de hermafroditismo en especies gonocóricas e incluso la atresia de ovocitos vitelogénicos (Baumann *et al.*, 2015; Monteiro *et al.*, 2015; Santos *et al.*, 2017). Entre las vías en las que estos contaminantes pueden actuar en los peces se encuentran la disrupción del eje de control hormonal (GnRH, LH, FSH, gónada), las alteraciones en la expresión de *cyp19a1b* y la diferenciación sexual del cerebro (Coumailleau *et al.*, 2015; Monteiro *et al.*, 2015; Cao *et al.*, 2016).

A pesar de la identificación de un número significativo de disruptores endocrinos en los peces, gran parte de los mecanismos de acción permanecen sin esclarecer. La mayoría de los estudios realizados en dicha temática corresponden a análisis monofactoriales, por lo que el efecto mixto de varios compuestos y parámetros ambientales sigue siendo una importante incógnita. En el bagre asiático *Clarias batrachus* la combinación del insecticida endosulfan y el fármaco flutamida ocasionó la interrupción del crecimiento gonadal de machos y hembras (Chakrabarty *et al.*, 2012; Rajakumar *et al.*, 2012)

Tomando en cuenta el progreso constante del calentamiento de los océanos y el incre-

mento significativo (5,54 % anual) de las conocidas como zonas muertas oceánicas y las zonas hipóxicas costeras, la preocupación sobre su efecto en la proporción de sexos de los teleósteos crece cada día, especialmente si se tiene en cuenta el efecto multisistémico de los factores ambientales y los contaminantes. Se ha sugerido que el incremento de la temperatura del agua podría potenciar el efecto de los disruptores endocrinos especialmente en aquellas especies de determinación sexual poligénica que estén siendo incapaces de adaptarse al cambio climático. Los peces han sido por décadas modelos de estudio y representan una buena alternativa como bioindicadores debido a la gran plasticidad de sus mecanismos reproductivos y su alta sensibilidad a compuestos xenobióticos. En este sentido, especies como el pez cebra *D. rerio* y el medaka *O. latipes* han sido ampliamente estudiadas en laboratorios del mundo entero y gracias a ellas, se ha logrado dilucidar información valiosa que aún debe ser profundizada (Kar *et al.*, 2020).

Diferenciación sexual

Una vez ocurre la determinación sexual, los productos (hormonas) de los factores

genéticos diferenciales marcan los cambios morfológicos para la diferenciación celular y la consecuente conformación de las gónadas masculinas y femeninas. Tanto la diferenciación sexual como el desarrollo gonadal y control de la reproducción dependen de un complejo proceso de comunicación entre el cerebro y las gónadas; el primero ejerce su control a través de las gonadotropinas producidas por la pituitaria, mientras que el segundo lo hace por medio de la síntesis y secreción de esteroides. Estos últimos son producidos incluso antes de la diferenciación gonadal y tienen la función inicial de diferenciar sexualmente al cerebro. Tanto la aromatasa como la testosterona y los estrógenos están presentes incluso desde la formación los gametos (Trant *et al.*, 2001; Luo *et al.*, 2020).

Desarrollo gonadal

Este proceso inicia en la determinación sexual secundaria con la acción del gen *amh* como promotor del sexo masculino. En otros vertebrados, la acción de este gen ocasiona, entre otros, la degeneración de los ductos mulerianos propios del aparato reproductor femenino; si bien estas estructuras no existen en los teleósteos, su acción masculinizante

a través de la acumulación de células germinales y la inhibición del desarrollo ovárico ha sido descrita en más de 20 especies, entre las que se encuentran los pejerrey *Odontesthes bonariensis* y *O. hatcheri* (Hattori *et al.*, 2012; Yamamoto *et al.*, 2014), la lubina europea *D. labrax* (Halm *et al.*, 2007), el bacalao del Atlántico *G. morhua* (Haugen *et al.*, 2012), el bacalao negro *Anoplopoma fimbria* (Smith *et al.*, 2013), la tilapia del Nilo *O. niloticus* (Eshel *et al.*, 2014) y el pargo *Acanthopagrus schlegelii* (Wu *et al.*, 2010). En las gónadas, ante la presencia de otros importantes genes de desarrollo masculino como son *sox9* y *dmrt1*, las células somáticas que rodean a las células germinales se diferencian formando los túbulos seminíferos, el tejido conectivo de soporte, y las células de Leydig y de Sertoli. Por su parte, las estructuras ováricas se derivan de las células germinales primordiales, y a partir de células somáticas se diferencian las células granulosa y células de la teca, en un proceso mediado por *foxl2* (Nishimura y Tanaka, 2012). En el pez medaka *O. latipes*, a los 5-10 dph inicia la expresión de los genes esteroideogénicos, como el *p450scc* y *cyp19a1*, necesarios para la producción de estrógenos; a continuación, se presenta la diferenciación celular para conformar las células de la teca

y con ellas, las capas externas de cada folículo (Nakamoto *et al.*, 2012).

Durante el desarrollo testicular, los genes esteroidogénicos inician su expresión en las células de Leydig sobre los 10-20 dph. Hacia los 30-45 dph, se presenta una significativa proliferación de estas células que terminan formando agrupaciones en el espacio intersticial de la gónada, la cual en este momento presenta sus lóbulos y espermatogonias quiescentes que inician su proceso de espermatogénesis (Nakamoto *et al.*, 2010). El primer signo de diferenciación gonadal aparece en las células germinales XX, las cuales inician su transición de tipo I a tipo II durante la embriogénesis. En el genotipo XY, las células germinales proliferan manteniendo el tipo I; teniendo en cuenta que el tipo II se divide a una tasa mayor, el genotipo XX termina teniendo una mayor cantidad de células germinales comparado con el genotipo masculino. La posterior transición de tipo I a tipo II parece estar mediada en el sexo masculino por la expresión de *dmrt1*, cuyo locus se encuentra en el cromosoma Y (Nishimura y Tanaka, 2012).

Hasta el momento, en los teleosteos se ha investigado la regulación de esteroides como el 17 β -estradiol, la testosterona y la 11-ketotestosterona, siendo su concentración dife-

rencialmente expresada; el primero mantiene el desarrollo ovárico mientras que el último el testicular. La síntesis de estradiol (E₂) es facilitada por la expresión de los genes aromatasas tanto de las gónadas (*cyp19a*), como del cerebro (*cyp19b*) y su inhibición ocasiona la diferenciación testicular, lo que hace que estos genes estén relacionados con la determinación sexual debida al ambiente. Generalmente, las gónadas se disponen bilateralmente, aunque existen especies en donde estas se fusionan presentándose como resultado, una única gónada (Tenugu *et al.*, 2021).

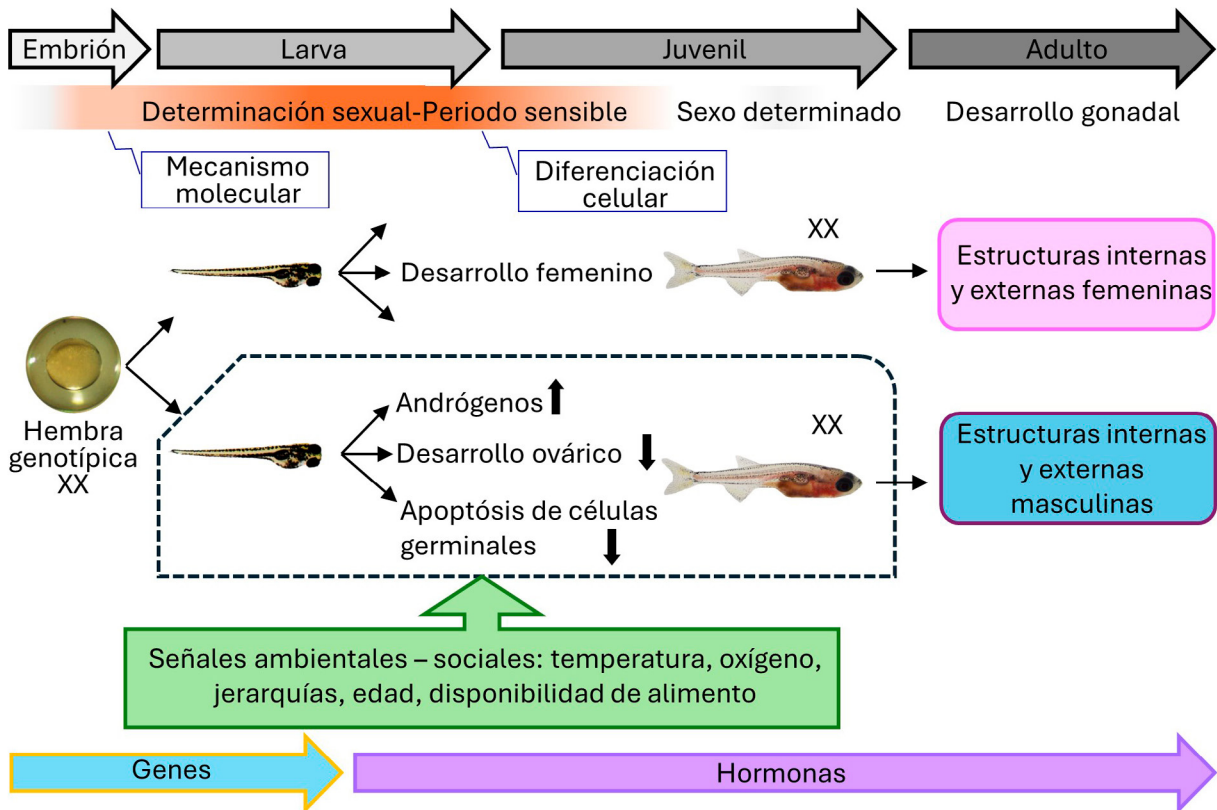
Estrategias de diferenciación sexual

Según la estrategia reproductiva de cada especie, la diferenciación gonadal puede seguir diversos procesos; en **especies gonocóricas**, se desarrollan las gónadas como testículos o como ovarios, mientras que en especies hermafroditas sincrónicas en cada gónada se desarrollan tejidos tanto femeninos como masculinos. Entre estas estrategias opuestas existe todo un abanico de opciones que incluyen la reversión de sexos y el sesgo de la proporción de sexos en una población. En las especies gonocóricas, los sexos se desarrollan por separado y permanecen de esta manera

durante toda la vida del organismo. Sin embargo, esto no quiere decir que los estados finales de madurez coincidan con los iniciales,

ya que existen factores de diversa índole que pueden intervenir en la determinación sexual establecida genéticamente (Figura 10).

Fig. 10. Factores ambientales y sociales que actúan sobre la determinación sexual de peces con genotipo XX



Fuente: elaboración propia.

En especies gonocóricas diferenciales o primarias las gónadas pueden desarrollarse directamente hacia ovarios o testículos; este es el caso de especies como la trucha *O. kistuch*, la lubina *D. labrax* o la carpa común *C. carpio* (Piferrer y Donaldson, 1989; Komen *et al.*, 1992; Blázquez *et al.*, 1998). Otro mecanismo es el observado en el pez cebra *D. rerio*, en el cual la gónada indiferenciada muestra tejido ovárico para más adelante presentar una regresión hacia gónadas masculinas en la mitad de la población; en este momento, la DSP puede entrar a influenciar el proceso (Santos *et al.*, 2017). En algunas especies como es el caso de la cherna *Epinephelus striatus* y el loreto *Gramma loreto*, el primer desarrollo de la gónada es intersexo (masculina y femenina al mismo tiempo) para luego diferenciarse en alguno de los dos sexos, siendo estas especies gonocóricas secundarias (Sadovy y Colin, 1995; Asoh y Shapiro, 1997).

Por otra parte, **el hermafroditismo** se ha descrito en 14 de las 450 familias de teleósteos, estando caracterizado por la presencia de órganos reproductivos femeninos y masculinos en un mismo individuo. Una característica particular del hermafroditismo en peces es que, a diferencia del gonocorismo, este puede ser reversible. Este mecanismo puede

estar genéticamente programado o ser el resultado de una compleja interacción entre el individuo y su ambiente, por lo que existen dos tipos de hermafroditismo. El hermafroditismo sincrónico o simultáneo se presenta cuando en un mismo organismo y momento existe tanto una gónada masculina como una femenina, siendo ambas funcionales; también puede presentarse en cada gónada una mezcla de ambos, lo que se denomina ovotestis. En estos casos, no es común que exista la autofertilización, ya que esta permitiría la expresión de genes recesivos que dan como resultado fenotipos albinos y otros problemas del desarrollo que son raramente observables en estas especies. Este hermafroditismo simultáneo es el menos común y representa una ventaja evolutiva para aquellas especies de bajas densidades poblacionales, y de amplia segregación y distribución como, por ejemplo, en aquellas de hábitos mesopelágicos y batipelágicos. En estas especies se encuentran de manera constante y durante todo el año gametos en estados últimos de maduración con el fin de aumentar las probabilidades reproductivas una vez se presente el encuentro con parejas potenciales, lo cual, en algunas especies, puede llegar a ser un único evento en su ciclo de vida (Kobayashi *et al.*, 2013). El hermafroditismo

simultáneo también se ha descrito en los meros, como es el caso de *Plectropomus leopardus* (Ding *et al.*, 2024).

El hermafroditismo secuencial se caracteriza por la producción de gametos masculinos y femeninos de forma alterna. Este mecanismo de reproducción presenta tres estrategias: protogínica (gónada inicial femenina que cambia a masculina), protándrica (gónada inicial masculina que cambia a femenina) y bidireccional secuencial (intercambio de sexos). Durante el proceso de alternancia de sexos, los nuevos tejidos gonadales van suplantando a los anteriores, los cuales presentan una regresión hasta su desaparición total. El momento en el que se presenta el cambio de sexo suele variar según la especie y se encuentra determinado por a) señales sociales (proporción de sexos, jerarquías) o b) la condición propia del individuo (edad, tamaño). En el primer grupo se encuentran especies protogínicas de lábridos (género *Halichoeres*) y peces payaso (genero *Amphiprion*), así como también especies bidireccionales de gobios (géneros *Gobiodon* y *Paragobiodon*) (de Mitcheson y Liu, 2008). En el segundo grupo se han reportado especies protogínicas como el mero (género *Epinephelus*), la lubina asiática (*Lates calcarifer*), y especies protándricas

como el róbalo (*C. undecimalis*) y la dorada (*S. aurata*) (Munday *et al.*, 2006; Mank y Avise, 2009; Young *et al.*, 2020).

En el caso de especies de lábridos protogínicos, como la *T. bifasciatum*, cuyo determinante del cambio de sexo es de tipo social, ante la ausencia del macho dominante, la hembra de mayor tamaño cambia de sexo para reemplazarlo; este mecanismo es compartido con otras especies como el pez payaso *A. bicinctus*, la breca *Pagellus erythrinus* y el besugo *Pagrus pagrus* (Warner y Swearer, 1991; Kokokiris *et al.*, 2006; Metín *et al.*, 2011; Casas *et al.*, 2016). Sin embargo, con la biotecnología actual, en estas especies no se han encontrado cambios significativos a nivel de expresión de genes de interés en el cerebro durante la fase de inicial de cambio de sexo (Tsakogiannis *et al.*, 2018). En un estudio más reciente, el análisis del transcriptoma evidenció que las señales sociales pueden ser percibidas vía el eje de control del estrés, el cual redirecciona la transformación de la testosterona, haciendo que esta produzca 11-ketotestosterona en lugar de estrógenos y, con ello, deteniendo los procesos de feminización y promoviendo la masculinización (Todd *et al.*, 2019). Si bien el proceso de alternancia de sexos es claro en especies cuyo desencadenante es de naturaleza social, no así

lo es en aquellas especies cuyo factor activador es su edad o tamaño; para estas, los mecanismos moleculares y celulares que regulan la alternancia sexual permanecen sin establecer.

Ejes de control hormonal y gametogénesis

El eje HPG inicia en el hipotálamo, donde se secreta la hormona liberadora de la gonadotropina (GnRH), que, a su vez, regula la síntesis y liberación de las gonadotropinas folículo estimulante (FSH) y luteinizante (LH) a partir de la pituitaria. La esteroidogénesis gonadal se inicia una vez estas hormonas son recibidas por su receptor en la membrana celular, lo cual ocasiona la activación de la proteína cinasa A (PKA) y la movilización del colesterol libre del citosol a la membrana interna de las mitocondrias gracias a la proteína reguladora de la esteroidogénesis aguda (StAR). El cortisol es convertido en pregnenolona, vía la enzima P450_{scc} (codificada por el gen *cyp11a1*), dando origen a la progesterona a través de la acción de 3 β -HSD. La transformación de progesterona en androstenediona está mediada por la Cyp17A1, y la acción de 17 β -HSD ocasiona la transformación a testosterona (T). En la gónada femenina, la enzima P450-aromata-

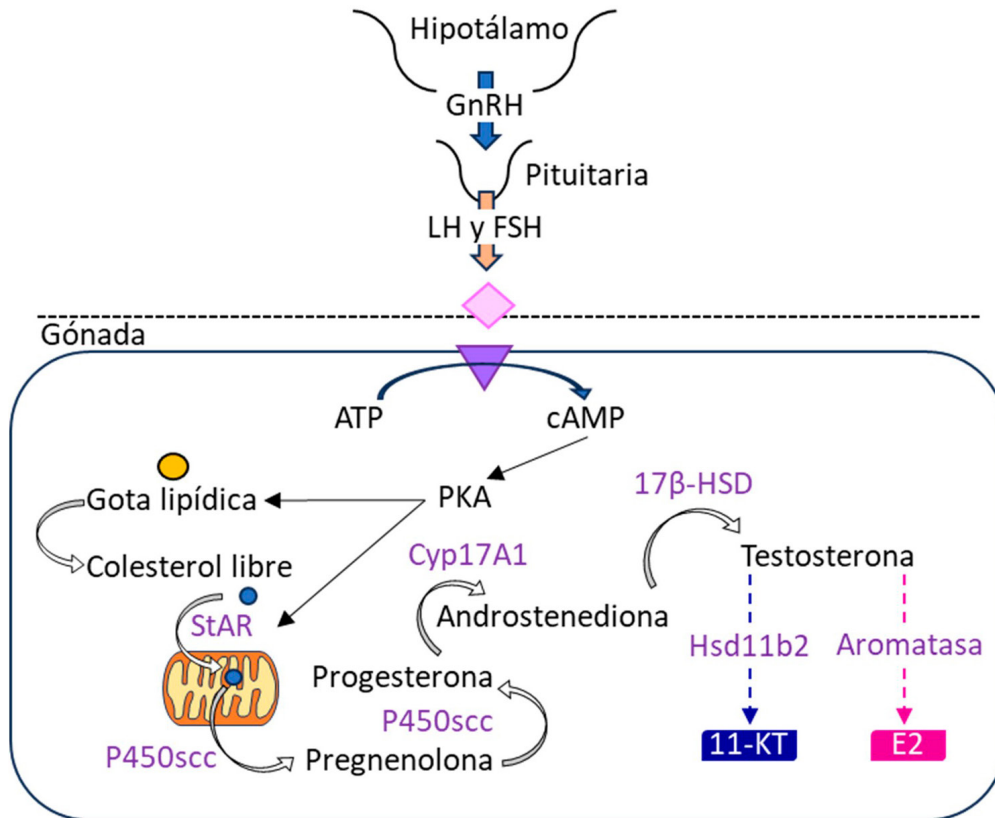
sa (codificada por el gen *cyp19a1a*) convierte a T en E2, mientras que en los testículos T es convertida en 11-hidroxi-androstenediona (11-OHA) a través de la enzima 11 β -hidroxilasa (codificada por el gen *cyp11b*).; 11-OHA es finalmente convertida en 11-KT vía la enzima 11 β -hidroxiesteroide deshidrogenasa (11 β -HSD) (Rajakumar y Senthilkumaran, 2020; Sharma *et al.*, 2024) (Figura 11).

Una vez se producen los esteroides gonadales (11-KT y E2), estos regulan la síntesis y secreción de las gonadotropinas (LH y FSH) a través de una retroalimentación que puede ser negativa o positiva, dependiendo del estado reproductivo en el que se encuentre el pez; por ejemplo, en los primeros estados de maduración, los esteroides gonadales inducen a la producción de las gonadotropinas y lo contrario ocurre durante las últimas fases de maduración y desove. En los peces se presentan dos tipos de desarrollo ovárico, el sincrónico y el asincrónico (desoves múltiples). En el primero, el desove se presenta como un único evento durante la época de puesta o, incluso, solo una vez en el ciclo de vida del pez. Las especies asincrónicas, por su parte, presentan múltiples desoves durante su época de puesta. Esta diferencia de desarrollo ovárico se evidencia en la secreción de

las gonadotropinas; en especies sincrónicas, la concentración de FSH y LH varía según la fase de desarrollo gonadal (FSH durante las etapas previas y LH durante la maduración fi-

nal), mientras que en especies asincrónicas se presenta una secreción similar de estas hormonas durante todas las fases de desarrollo (Kumar *et al.*, 2021).

Fig. 11. Ilustración de la esteroidogénesis en peces



Fuente: elaboración propia.

El proceso de maduración gonadal masculino se conoce como espermiogénesis, en él, células no-funcionales se dividen y transforman para producir espermatozoides móviles capaces de realizar la fertilización del ovocito. Este proceso inicia con la proliferación de espermatogonias, proceso inducido por la 11-KT secretada por las células de Leydig, a través de la inhibición de la síntesis de AMH (hormona antimuleriana) y la inducción de la producción de activina B por parte de las células de Sertoli, siendo esta hormona la que finalmente incentiva la proliferación de las espermatogonias. Por otra parte, la producción de progesterona permite la producción del líquido seminal y promueve la movilidad de los espermatozoides al aumentar el pH del ducto espermático. La regulación del ciclo de desarrollo gonadal en los machos se presenta además por las fluctuaciones de las gonadotropinas, FSH alcanza su pico de concentración durante la espermatogénesis, en específico en el crecimiento testicular y su concentración disminuye una vez ha ocurrido el desove. En el caso de la LH, esta se encuentra en bajas concentraciones durante las primeras etapas de la espermatogénesis, se incrementa durante el desove, alcanzando su mayor concentración durante el periodo de puesta. La 11-KT

presenta un pico de concentración antes del desove, cuando en los testículos se encuentran altas concentraciones de espermatozoides. Su nivel desciende al inicio de los eventos de puesta. Por su parte, T presenta dos picos de concentración, uno previo a la época de puesta y otro previo al desove, coincidiendo con el comportamiento de 11-KT (Sundaray *et al.*, 2003).

En el caso de las hembras, y tal y como sucede en la mayoría de los vertebrados, la ovogénesis es un proceso más complejo de control hormonal, retroalimentación autocrina y paracrina, además de la síntesis y secreción de la vitelogenina (VTG) por parte del hígado. En aquellas especies de desove sincrónico, las células de la teca, inducidas por la FSH, producen testosterona, la cual es aromatizada y transformada a E2 por las células granulosas. E2 por su parte, estimula tanto a la producción de VTG como a la acumulación de las reservas vitelinas por parte de los ovocitos. Una vez finalizado este proceso, los niveles de FSH disminuyen mientras lo contrario ocurre con los niveles de LH. Los pasos básicos de la maduración gonadal son la duplicación o proliferación de ovogonias, fase de crecimiento, desarrollo folicular, formación de la vesícula vitelina, vitelogénesis, maduración, ovulación

y desove. En la vitelogénesis se presenta un pico de concentración de E2 y un descenso significativo al final de dicha etapa, lo cual indica el cambio de la acción de la aromatasas. Por su parte, T presenta un pico de concentración y caída que coincide con E2, sin embargo, T muestra un segundo pico de concentración justo antes del desove (Kumar *et al.*, 2021).

En aquellas especies de desoves múltiples se presenta un desarrollo ovárico asincrónico y una maduración rápida de los ovocitos (24 horas). Por lo tanto, en estas especies existen oscilaciones hormonales tanto estacionales como diarias. T y E2 registran una concentración baja en las primeras fases de maduración que incrementan durante la fase de crecimiento del ovocito y descienden una vez el desove ha avanzado. En el caso de las gonadotropinas, durante la vitelogénesis se presenta el siguiente proceso de control: una retroalimentación positiva que causa la liberación de FSH, un incremento en la concentración de E2 que ejerce una retroalimentación negativa para la liberación de LH y una inhibición final de ambas gonadotropinas que ocasiona el reclutamiento de nuevos ovocitos para un nuevo ciclo reproductivo (Tenugu *et al.*, 2021).

Tal y como se ha mencionado para la determinación sexual, las señales ambientales

y sociales pueden representar un factor decisivo en la diferenciación gonadal y desarrollo fenotípico del sexo, específicamente en la masculinización, a través de la ruta del estrés, interviniendo en la interacción entre los ejes hipotálamo-pituitaria-interrenal (HPI), hipotálamo-pituitaria-gónada (HPG) e hipotálamo-pituitaria-tiroides (HPT). En este último eje, el hipotálamo recibe las señales ambientales y segrega la hormona liberadora de la tirotrópina (TRH), la cual es recibida por la pituitaria, liberando la hormona estimuladora de la tiroides (TSH), esta informa a la tiroides para la síntesis y secreción de sus hormonas (THs). Por su parte, en el eje HPI, el hipotálamo recibe las señales ambientales de estrés y envía su señal en forma de hormona liberadora de la corticotropina (CRH), esta es recibida por la pituitaria, la cual libera la hormona adrenocorticotrópica (ACTH), y esta señala a la glándula adrenal para la secreción de cortisol; como se ha mencionado, el cortisol tiene el potencial de disminuir la expresión de *cyp19a1a* y la vía de desarrollo femenino. Tal y como ocurre en otros vertebrados, la CRH puede, además, mediar en la pituitaria para que esta aumente la producción y secreción de TSH y THs por parte de la tiroides. Específicamente, T4 ingresa a la gónada donde es

convertida a T3, siendo esta última un factor que disminuye la expresión de *cyp19a1a* y aumenta la producción de testosterona por parte de las células de Leydig. Por otra parte, en el eje HPG, las señales ambientales son recibidas por el hipotálamo, el cual puede traducir y responder a dicha información a través de un aumento en la secreción de GnRH, lo cual aumenta la liberación de FSH y LH, las cuales tienen un potencial masculinizante; siendo la primera promotora del desarrollo y crecimiento de los tubos seminíferos y la espermatogénesis, y la segunda, un estimulador de la producción de andrógenos por parte de las células de Leydig (Castañeda *et al.*, 2014; Yu *et al.*, 2023). Existe información acerca de la posible influencia del eje HPG sobre el eje HPT a través de la GnRH, la cual puede fomentar la liberación de T4 (Chiba *et al.*, 2004).

Estrategias reproductivas y comportamentales

Mecanismos de apareamiento

Cerca del 94 % de los peces se reproducen por fertilización externa de los ovocitos (ovíparos/lecitotróficos), las demás especies presentan fertilización interna (vivíparos

o lecitotróficos). En las especies ovíparas, generalmente se presenta un comportamiento de cortejo y acercamiento del macho y la hembra tras el cual se liberan los ovocitos, que son rápidamente fertilizados. En la liberación de los espermatozoides, las condiciones del agua (osmolaridad, pH, temperatura, salinidad, entre otros) son imprescindibles para su viabilidad y activación, en donde los iones calcio y magnesio tienen un rol primordial. Una vez sucede la fertilización, existen numerosas estrategias de incubación, pero, en general, el embrión recibe la nutrición a partir del saco vitelino. En los signátidos (caballitos de mar, peces trompeta), la fertilización es interna, siendo la hembra quien deposita los ovocitos en la bolsa embrionaria del macho, donde este libera el esperma. La incubación en este caso es interna y, una vez se presenta la eclosión, los alevines son liberados de la bolsa del macho. En el caso de algunos bagres y cíclidos, la incubación se realiza en la cavidad bucal, previa fertilización externa; en estos grupos se ha observado el cuidado biparental cuando las puestas son excepcionalmente numerosas. En las demás especies, los huevos son depositados ya sea en nidos con o sin cuidado parental o simplemente son fertilizados e incubados en la columna de agua como parte del zooplancton.

La fecundidad en los teleósteos suele ser alta, sin embargo, esta suele estar relacionada con el cuidado parental, siendo menor (<50 ovocitos) en especies vivíparas y mayor (>millón ovocitos) en aquellos desovadores pelágicos (Rocha *et al.*, 2008).

Dentro de las diversas formas de apareamiento se encuentra la monogamia, aunque los casos en la que esta se presenta en su forma más extrema (una pareja de por vida), es extremadamente rara y ha sido descrita hasta ahora en los peces mariposa (Chaetodontidae). La monogamia referida como el apareamiento entre dos individuos de manera exclusiva en un evento o época puntual reproductiva se ha descrito tanto en especies marinas (18 familias), como en especies continentales (5 familias). Estas especies monógamas suelen ser territorialistas, por lo que defienden activamente sus zonas de alimentación, apareamiento o nidación. La mayoría de los teleósteos son polígamos y en ellos se presentan los siguientes mecanismos: poliginia, un macho se aparea con varias hembras, pero cada hembra se aparea con un solo macho; poliandria: lo opuesto, y poliginandria: tanto machos como hembras se aparean con más de una pareja. Estos mecanismos no son absolutos y pueden alternarse en un mismo indivi-

duo según los factores sociales y ambientales; por ejemplo, en algunas especies de guppies (*Poecilia sp.*), la poligamia suele ser observada cuando las condiciones son óptimas, mientras que la monogamia suele presentarse cuando los recursos son limitados y la presión por predadores aumenta (Rocha *et al.*, 2008).

Selección sexual

La selección sexual es una potente fuerza evolutiva, considerada crucial para los procesos de diversificación y especiación. Existen dos formas en que se lleva a cabo la selección sexual: intersexualmente e intrasexualmente; siendo la primera el resultado de las preferencias de elección de pareja por parte de un sexo, basado en las características del sexo opuesto, y la segunda, el resultado de la competición entre individuos de un mismo sexo. Si bien la selección intersexual permite el desarrollo de características que atraen al sexo opuesto (coloración, longitud y forma de las aletas, cortejo) y la selección intrasexual puede resultar en producir características de defensa o ataque (espinas, ornamentos), ambos procesos pueden coincidir en dar vía a un mismo aspecto como, por ejemplo, cuando el tamaño de las aletas y sus espinas sirvan tanto para

atraer a la hembra como para disuadir a posibles competidores; al mismo tiempo, pueden ser características instauradas por la selección natural. De igual manera, una característica favorecida por la selección sexual (aletas grandes) puede ser limitada por la selección natural si esta va en detrimento de su sobrevivencia como puede ser el hacerse más visible a sus presas o depredadores o entorpecer la huida ante un ataque (Breed y Moore, 2022).

Las señalizaciones para la selección sexual requieren un alto costo energético y, por tanto, su presencia demuestra fielmente la condición de salud del individuo. A pesar de que tanto las hembras como los machos contribuyen en partes iguales al pool genético de su descendencia, son las hembras quienes realizan una mayor inversión genética, por lo que, en la mayoría de los casos, son ellas las que seleccionan a su pareja. El cíclido *Astatotilapia flavijosephi* es uno de los casos en donde la selección sexual la realiza el macho según el tamaño de la hembra, ya que a mayor tamaño corporal mayor fecundidad (Werner y Lotem, 2003). En general, a través de la elección de pareja se buscan beneficios como una mejor protección de los huevos (en especies con cuidado parental) y mayores tasas de fertilización, sobrevivencia y resistencia contra

parásitos. Cuando la proporción entre machos y hembras en edad reproductiva se encuentra en desequilibrio, la selección sexual puede intensificarse, actuando más fuerte en el sexo más abundante. Este es el caso de los blénidos *Salaria pavo* y *Petroscirtes breviceps* en los que el cortejo no solo es llevado a cabo por la hembra, sino que también intensifica los comportamientos de agresión y competición con otras hembras cuando el número de machos disponible es reducido (Berglund y Rosenqvist, 2003; Shibata y Kohda, 2006).

Los canales de comunicación empleados por machos y hembras, y los correspondientes procesos sensoriales requeridos para percibir y decodificar las señales son esenciales para la selección sexual, además de ser específicos de la especie y las características de su hábitat. En los peces, la visión es uno de dichos canales de comunicación, aunque a diferencia de la gran mayoría de vertebrados terrestres no es el más importante. La visión es útil para evaluar la calidad fenotípica (color, tamaño corporal, ornamentos, estado de salud), los comportamientos de cortejo y algunos aspectos distintivos de cada especie como pueden ser la calidad del nido y del territorio. En el caso del cortejo, este representa un intercambio de información entre el macho y la hembra que

permite no solo el asegurar la reproducción entre individuos de la misma especie, sino también el demostrar su potencial reproductivo. Entre los comportamientos de cortejo que se desarrollan ante parejas potenciales se encuentran el desplazamiento giratorio y en zigzag, las vibraciones corporales y de aletas, y el posicionamiento dentro del nido o territorio (Gonçalves-de-Freitas *et al.*, 2009). En algunas especies, como es el caso del pez arcoíris ojo azul *Pseudomugil signifer*, en la selección de pareja la intensidad de los movimientos propios del cortejo tiene más relevancia que el nivel de dominancia demostrado por los machos (Wong, 2004). En la tilapia del Nilo *O. niloticus* el comportamiento de cortejo aparece incluso cuando los machos y las hembras se encuentran separados por un vidrio transparente, lo que demuestra que dicho comportamiento puede ocurrir en ausencia de las señales químicas (feromonas) y el contacto físico (Castro *et al.*, 2009).

Es común que la competición entre machos sea llevada a cabo por aquellos de mayor tamaño corporal mientras que los más pequeños tendrán una estrategia de reproducirse furtivamente, aprovechando la agitación que se presenta durante la liberación de los ovocitos y el esperma. El ciclo reproductivo

domina la mayoría de los aspectos de la vida del pez, ya que fuera de la época de puesta se debe llevar a cabo un importante proceso preparatorio de nutrición y acumulación de energía no solo para que esta sea invertida en la producción y maduración de los gametos, sino también para asegurar un óptimo estado de condición, el cual será evidenciado en el tamaño corporal, la salud (piel brillante, sin lesiones, ni parásitos y de correcta coloración), el nivel de actividad, la fuerza, entre otros. Según el ambiente, los peces adaptan aquellas características importantes para la selección sexual, preparándose de manera previa para dicho proceso. Es así como los machos del pez espinoso *Gasterosteus aculeatus* adquieren una coloración diferencial dependiendo del ambiente fótico; en corrientes de agua rojiza adquieren una coloración negra, mientras que en aquellos ríos de tonalidades azules o transparentes es una coloración roja gracias a una dieta rica en carotenoides (Morrill *et al.*, 2012).

Como se indicó en el Capítulo 1. Sistemas sensoriales, cognición y comunicación, los peces pueden comunicarse mediante la producción y detección de sonidos. Según la especie, la vocalización se realiza a través de diversas modificaciones morfológicas de

la vejiga natatoria, las aletas pectorales, los dientes faríngeos, entre otros. La emisión de sonidos de baja frecuencia, los cuales viajan a mayor distancia, se produce por el tamboreo de músculos anexos a la vejiga natatoria mientras que los sonidos de alta frecuencia (distancias cortas) se pueden producir, entre otros, gracias a fijaciones óseas de las aletas pectorales o a la fricción de los dientes faríngeos. Por lo tanto, los sonidos de baja frecuencia son propios de comportamientos de cortejo a distancia, mientras que los sonidos de alta frecuencia se emplean para interacciones entre individuos que se encuentran en estrecho contacto (Gonçalves-de-Freitas *et al.*, 2009).

En la producción del sonido el estado de salud y tamaño corporal marcan una diferencia crucial, ya que esta requiere de energía y del desarrollo de la musculatura o estructuras óseas correspondientes. En la actualidad el rol de las señales acústicas en la selección sexual de los peces no se encuentra completamente documentado y, además, se limita a algunas especies; por ejemplo, a partir de estudios realizados con el gobio pintado *Pomatoschistus pictus* se ha descubierto un repertorio de sonidos realizados por el macho según la etapa reproductiva en la que se encuentre (cortejo, fertilización, nidación) (Amorim, 2023). En

el pez sapo *Halobatrachus didactylus*, el pez doncella *Dascyllus albisella*, el abadejo *Pollachius pollachius* y el bacalao del Atlántico *G. morhua*, se ha podido establecer una relación directamente proporcional entre la producción de sonidos y el número de huevos liberados y fertilizados durante el cortejo (Rowe y Hutchings, 2008; Vasconcelos *et al.*, 2012; Oliver y Lobel, 2013; Wilson *et al.*, 2014). Esta relación se ha observado en otras especies como los meros *Mycteroperca jordani* y *Epinephelus itajara* (Koenig *et al.*, 2017; Rowell *et al.*, 2019), y los sciánidos *Argyrosomus regius*, *Umbrina cirrosa* y *Sciaenops ocellatus* (Bolgen *et al.*, 2020).

En la reproducción de los peces, el olfato cumple un rol señalizador del estado o madurez reproductiva de los congéneres a través de la síntesis y liberación de feromonas, sustancias que producen una respuesta específica cuya expresión no requiere de un aprendizaje previo. Las feromonas pueden no ser específicas de cada especie, por lo que la respuesta a ellas puede ser modificada por la experiencia. La mayoría de las feromonas de los peces son hormonas (esteroides y prostaglandinas) y sus derivados, sin embargo, existen excepciones como la tetrodotoxina, la cual se libera para atraer a los machos de peces globo en el

momento del desove (Itoi *et al.*, 2012). Si bien las señales visuales y acústicas tienen una velocidad y dirección de propagación predecible, las señales químicas (feromonas) dependen de las turbulencias y las corrientes, las cuales pueden distorsionar la posición, el tamaño, la forma y la naturaleza de la fuente. Las feromonas son liberadas a través de las branquias, los fluidos gonadales, la orina, y las heces, siendo las dos primeras vías utilizadas para la liberación rápida de esteroides libres, mientras que las dos últimas vías liberan lentamente esteroides sulfatados y glucuronidados. Por otro lado, hasta el momento solo se ha encontrado a la orina como la única vía de liberación de las prostaglandinas. Existen algunos registros de andrógenos (testosterona y 11-KT) que puedan ser usados como feromonas por los machos, pero hasta el momento la información no es consistente (Bowers *et al.*, 2023).

Por ahora se ha observado que los machos de la tilapia *O. mossambicus* orinan ante la presencia de hembras maduras, por lo que se infiere que esta sea la forma de señalar su estado de condición y maduración sexual (Almeida *et al.*, 2005). Las feromonas pueden servir para señalar individuos maduros sexualmente, como ocurre en los machos de la bailarina *C. auratus*, los cuales al percibir la

vitelogenina proveniente de las hembras maduras aumentan su actividad locomotora; por otro lado, al advertir andrógenos y sus derivados aumentan su comportamiento agresivo. Para esta misma especie se han encontrado feromonas esteroideas que señalizan el estado de pre-ovulación a los machos y prostaglandinas que inducen al desove. Al parecer, ante la disrupción de estas últimas hormonas en el ambiente, los machos no llegan a ser estimulados para la reproducción (Chung-Davidson *et al.*, 2008). Aparte de ser importantes señalizadores reproductivos, las feromonas también cumplen otras funciones como el reconocimiento de congéneres, la agregación para procesos migratorios, la formación de cardúmenes y la emisión de alertas (Bowers *et al.*, 2023).

En la selección sexual por parte de la hembra se tiene en cuenta la competencia entre machos, en la cual la hembra puede detectar fácilmente al macho dominante. La dominancia involucra, en la mayoría de los casos, las interacciones agresivas y el rango jerárquico, donde el individuo dominante tiene acceso a mayores y mejores recursos (alimento, resguardo, territorio, lugares de nidación), por lo que es común que los machos dominantes sean, además, los individuos de mayor tamaño. Sin embargo, contrario a lo que se creía en

un principio, no todas las hembras seleccionan al macho dominante para reproducirse. En el caso del pez ojo azul del Pacífico *Pseudomugil signifer* y el rodeo *Rhodeus sericeus*, las hembras prefieren a aquellos machos que demuestren comportamientos de cortejo prologandos y un mayor cuidado de la descendencia, por encima de aquellos que tengan un nivel alto de dominancia (Wong, 2004; Reichard *et al.*, 2005). En el poecílido *Limia perugia* la selección del macho dominante depende del número de peces existentes en el grupo reproductor; cuando el grupo es pequeño, se elige al macho dominante, mientras que en grupos numerosos rara vez es este tipo de macho el seleccionado (Applebaum y Cruz, 2000). Por lo anterior, parece que la elección por parte de la hembra depende de una serie de características que se complementan entre sí y no únicamente del estatus social del macho (Gonçalves-de-Freitas *et al.*, 2009).

Ritmos de reproducción

Los peces exhiben ritmos de reproducción circadianos y circa-anales sincronizados a las fluctuaciones ambientales naturales. El reloj biológico endógeno, a través de la melatonina y su acción sobre el eje HPG, regula di-

chos procesos fisiológicos mediante la síntesis y liberación periódica de gonadotropinas, esteroides sexuales y factores de crecimiento gonadal. Varias especies de peces se reproducen una vez al año durante una estación específica, lo que proporciona a las crías las condiciones ambientales más adecuadas para su supervivencia. Para este evento anual se necesitan modificaciones fisiológicas diarias que en la mayoría de los casos implican la secreción de esteroides sexuales o gonadotropinas y la maduración de los ovocitos (Sánchez-Vázquez *et al.*, 2019). Además, se ha observado que los ritmos diarios de las hormonas reproductivas (GnRH y LH) están sincronizadas con alguna de las fases del fotociclo como, por ejemplo, en la lubina europea *D. labrax* se ha encontrado un pico de concentración plasmática de dichas hormonas durante la fase oscura; además, el ritmo diario de liberación de LH puede ser afectado por un fotoperíodo largo y constante (18 h de luz: 6 h de oscuridad, 18L:6D) que además afecta de igual manera a la secreción de melatonina (Bayarri *et al.*, 2004).

En la mayoría de las especies de teleósteos, la reproducción es un evento anual dentro de una estación o época climática específica. En el caso de las especies que habitan aguas subtropicales y templadas es común encontrar

que los desoves se llevan a cabo durante la primavera, mientras que en especies tropicales la reproducción puede estar relacionada con la llegada de las lluvias. En los casos anteriores, la sincronización a los factores ambientales asegura la sobrevivencia de la descendencia al desarrollarse esta bajo las mejores condiciones posibles durante sus primeras etapas de vida. Los eventos de desove están precedidos de importantes procesos de maduración gonadal que ocurren también en un momento específico del año. En el caso del lenguado común *S. solea* y el lenguado senegalés *S. senegalensis*, sus desoves se presentan en primavera y sus picos de hormonas reproductivas ocurren a finales de invierno e inicios de primavera (Oliveira *et al.*, 2009; Palstra *et al.*, 2015). Otra especie subtropical, la dorada *S. aurata*, se reproduce durante la estación de invierno y su madurez gonadal finaliza durante los meses de septiembre y octubre; previo a dichos meses se presentan las mayores concentraciones de estradiol y testosterona. En el momento que es alcanzado el pico de estradiol, justo antes del desove, el hígado se encarga de sintetizar y liberar a la hormona vitelogenina (Jerez *et al.*, 2006). Por su parte, el bacalao del Atlántico *G. morhua*, especie de aguas templadas, presenta sus desoves durante los meses de febrero-abril

y un comportamiento hormonal similar al de sus contrapartes subtropicales, y una estrecha relación entre el pico de estradiol y la secreción de vitelogenina (Dahle *et al.*, 2003). En especies tropicales como el róbalo *C. undecimalis*, su reproducción se sincroniza con la época de lluvias local, la cual se extiende desde marzo hasta septiembre, con una dinámica hormonal estrechamente relacionada a este ritmo anual de reproducción en donde el estradiol y la testosterona alcanzan sus concentraciones máximas en los momentos cercanos al desove (Cruz-Botto *et al.*, 2018).

En especies tropicales y subtropicales se han descrito ritmos de reproducción sincronizados al ciclo lunar que incluye señales que pueden ser percibidas por el pez como el brillo lunar, la hora de la salida de la luna y el movimiento de esta a lo largo del cielo nocturno. Al mismo tiempo, los cambios gravitacionales de la luna con la Tierra y el Sol generan las mareas, las cuales son un importante factor sincronizador. El ciclo lunar marca diversas periodicidades reproductivas como, por ejemplo, cuando el desove ocurre en un único evento mensual (ritmo lunar) o cuando el desove ocurre dos veces al mes (ritmo semi-lunar o mareal) (Takemura *et al.*, 2010). Al mismo tiempo, existen diferencias entre las

concentraciones de melatonina y la expresión de genes reloj observada durante la luna nueva y la luna llena, siendo estas mayores en la primera fase lunar (Sugama *et al.*, 2008). El sigano dorado *Siganus guttatus* y el sigano pico de lápiz *S. doliatus* desovan durante el primer cuarto creciente lunar, lo cual coincide con el máximo valor del índice gonadosomático y el pico de secreción de la vitelogenina (Takemura *et al.*, 2004; Park *et al.*, 2006). Por otro lado, el pez sigano espinoso *S. spinus* desova durante la luna nueva coincidiendo con los picos de hormonas esteroides y el máximo valor del índice gonadosomático (Park *et al.*, 2006). En el caso del mero *E. merra*, el desove ocurre bajo condiciones de luna llena, bajo la cual se presenta un importante control de la melatonina sobre el eje HPG (Fukunaga *et al.*, 2019). En especies continentales también se han descrito ritmos lunares de reproducción como, por ejemplo, los cíclidos *Cyprichromis leptosoma* y *Lepidiolamprologus profundicola* tienen un marcado comportamiento de cortejo, liberación y fertilización de huevos durante el cuarto creciente lunar mientras que *Neolamprologus morii* realiza sus desoves durante la luna llena (Watanabe, 2000; Ikegami *et al.*, 2014).

El ciclo de mareas o ciclo semi-lunar sincroniza el desove de varias especies las cuales

se reproducen con un intervalo aproximado de dos semanas, siguiendo la periodicidad de las mareas altas y bajas. Al parecer, las especies aprovechan la marea alta para acercarse a la costa y desovar en la zona supralitoral, quedando los embriones protegidos hasta su eclosión cuando el cambio de marea permite la dispersión rápida de las larvas. Dentro de las especies que se han sincronizado a dicho ritmo mareal se encuentra el pejerrey californiano *L. tenuis* (Martin *et al.*, 2020) y el pez globo *Takifugu alboplumbeus*, cuyos machos liberan feromonas (prostaglandinas) durante el periodo de desove, lo cual activa las neuronas del sistema olfativo de las hembras induciendo a un comportamiento de estremecerse o hacer temblar su cuerpo mientras se dirige al borde de la costa en donde ocurre el desove. El análisis del transcriptoma de *T. alboplumbeus* ha reportado 125 genes cuya expresión se encuentra sincronizada al ciclo semilunar (Chen *et al.*, 2022). En el caso del róbalo *C. undecimalis*, se ha encontrado un estrecho vínculo entre el ritmo mareal y el desarrollo folicular en el cual, el mayor desarrollo de los ovocitos ocurre durante la marea alta; al mismo tiempo que la hormona LH y las expresiones de los genes *fsh β* y *lh β* son máximos (Rhody *et al.*, 2015). Por el contrario, la lubina

asiática *L. calcarifer*, aunque demuestra un ciclo semilunar, sus desoves ocurren durante la marea baja (Haque *et al.*, 2023).

Independientemente de la sincronización estacional o lunar de los eventos reproductivos, los peces también programan el momento del desove para que este ocurra en un momento específico del día (o la noche), de manera que se puedan asegurar las mejores condiciones para la fertilización e incubación de los embriones. Un ritmo diario de desove específico puede coincidir en varias especies de un mismo género, tal y como ocurre con las anchoas *Engraulis encrasicolus*, *E. capensis*, *E. japonicus* y *E. mordax*, cuya liberación de gametos sucede en las horas cercanas a la media noche (Basilone *et al.*, 2015). Algunas especies demuestran un ritmo crepuscular de puesta, como es el caso de la dorada *S. aurata*, cuya liberación de gametos ocurre durante las primeras horas de la noche con un número mayor de huevos desovados durante la luna llena (Saavedra y Pousão-Ferreira, 2006). En esta especie se ha observado, además, un ritmo diario de concentración plasmática de las hormonas GnRH y estradiol cuyo pico máximo se presenta ocho horas antes del desove (Meseguer *et al.*, 2008). La lubina europea *D. labrax* tiene un comportamiento dual depen-

diendo del ciclo reproductivo, su actividad es claramente diurna fuera de la época de puesta, y nocturna durante ella. Además, el desove inicia durante las primeras horas de la noche, presentando dos picos reproductivos, a las 18:00 y a las 23:00 horas, siendo la viabilidad de los huevos fertilizados mayor en el primer pico de puesta (Villamizar *et al.*, 2012b). De hecho, bajo condiciones de laboratorio, *D. labrax*, que desova naturalmente durante el invierno (cuando se reduce la luz del día), la aplicación de días cortos constantes (9L:15D) es capaz de adelantar la ovulación y el desove (Vinagre *et al.*, 2009).

En aquellas especies cultivadas con fines comerciales es común el aplicar protocolos de mantenimiento en donde se manipula el fotoperiodo y la temperatura, entre otros, para controlar el momento de la reproducción; sin embargo, esto suele ser complicado, ya que en muchas ocasiones se ha observado una disminución en la calidad de los huevos cuando estos se desoves fuera de temporada (Breton *et al.*, 1983; Devauchelle *et al.*, 1988; Davies y Bromage, 2002; Van der Meer e Ivannikov, 2006). La razón directa de la disminución en la calidad de los huevos aún no está clara, aunque se han sugerido como posibles causas las alteraciones en el momento de la

ovulación después del avance del fotoperíodo (Bonnet *et al.*, 2007). El momento de la reproducción parece coincidir con los ritmos específicos de comportamiento. Sin embargo, no está claro si el evento de desove es el factor causante o consecuente de las respuestas de comportamiento de algunas especies de peces. En el caso del pez cebra *D. rerio*, su comportamiento natural de cortejo y desove

ocurren durante las primeras horas del día; bajo diferentes condiciones de fotoperíodo artificial se ha observado que tanto el ritmo de desove como el de actividad locomotora se sincronizan con la fase de luz. Bajo luz constante el ritmo de desove diario del pez cebra persiste, lo que sugiere un fuerte control del reloj endógeno (Blanco-Vives *et al.*, 2009; Abdollahpour *et al.*, 2020).

Capítulo 4. Ecología del comportamiento y bienestar animal

La ecología del comportamiento estudia la conducta y sus bases evolutivas en relación con las interacciones del individuo con su entorno, el cual incluye el ambiente físico y el social. En los capítulos previos se han revisado algunas de las adaptaciones relacionadas con la fisiología comportamental de los peces que les permite sobrevivir y perpetuarse a través de las futuras generaciones. El presente capítulo, por tanto, está dirigido a profundizar en aquellos mecanismos ya tratados, desde el punto de vista de la ecología comportamental y evolutiva. Regresando a las preguntas de Tinbergen expuestas en la Introducción con respecto al comportamiento (causas proximales, ontogenia, utilidad y filogenia), y teniendo en cuenta una visión actual y revisada según la genética moderna de la Teoría de la Selección Natural de Charles Darwin, en relación con los peces se puede afirmar que:

- El dogma de la biología molecular (genes → proteínas → regulación fisiológica y comportamental) está presente en todos los teleósteos.
- En los organismos de una misma población los mismos genes o alelos no siempre codifican para los mismos productos y funciones, resultando en diferencias en el desarrollo y la fisiología y, por tanto, causando variabilidad poblacional.
- Aquel alelo que termina con el mayor número de copias en una población eventualmente reemplazará a las demás formas alternativas, siendo la selección natural uno de los mayores procesos de criba genética (Patricelli, 2023).

En atención a lo anterior, para que un comportamiento pueda evolucionar se debe partir de la existencia de diversas alternativas conductuales heredables dentro de la población, de las cuales algunas deben conferir un mayor éxito reproductivo. La relación entre las diferencias genéticas y las diferencias comportamentales es compleja por varias razones: el comportamiento no depende de un único gen, es más bien el resultado de la acción de una cascada de expresión génica y su influencia sobre los sistemas sensoriales, la actividad neural, el metabolismo cerebral, entre otros. Por otro lado, la relación genes–rasgo comportamental es bidireccional, ya que si bien los genes influyen al comportamiento a través del desarrollo y la fisiología, el comportamiento también puede ejercer un efecto sobre la expresión génica. Finalmente, la interacción del individuo con su ambiente afecta potencialmente a su genética y, por tanto, a los rasgos del comportamiento, en lo que se conoce como plasticidad fenotípica (Patricelli, 2023).

Los peces teleósteos ofrecen un promisorio modelo de investigación comparativa en el área de la ecología del comportamiento de vertebrados debido a la gran cantidad de especies, ambientes, grados de especialización y diferenciación, al mismo tiempo que la fa-

ilidad de ser mantenidos y estudiados bajo condiciones controladas, incluso durante las etapas más complejas de su desarrollo temprano. Al mismo tiempo, los casos de co-evolución, convergencia y mutualismo son cada vez más y mejor documentados; ejemplos de estos procesos los encontramos en la estrecha relación existente entre los peces payaso (*Amphiprion* sp.) y algunas especies de anemonas, en la evolución independiente del mecanismo de fertilización y desarrollo embrionario interno observados en varias especies, entre otros (Kuwamura, 2022). A partir de la década de los años 70, los peces han sido el objeto de una relevante cantidad de estudios sobre el comportamiento grupal, alimentario, anti-depredador, entre otros (Werner y Hall, 1974; Neill y Cullen, 1974; Kislalioglu y Gibson, 1976; O'Brian *et al.*, 1976; Robertson *et al.*, 1976; Werner y Hall, 1979). Los anteriores estudios han permitido el planteamiento y comprobación de importantes hipótesis aplicables a varios grupos de vertebrados, relacionadas con los modelos de distribución, selección de hábitat, evasión ante depredadores, agresión, territorialismo, manipulación del comportamiento por parte de parásitos, selección sexual, estrategias reproductivas, la evolución de los patrones de cuidado parental, entre

otros (Gross y Charnov, 1980; Downhower *et al.*, 1983; Werner *et al.*, 1983; Sargent *et al.*, 1986; Milinski, 2006)

La alimentación

El estudio sobre el comportamiento de búsqueda de alimento (forrajeo) representó la partida inicial para el nacimiento de la ecología comportamental, teniendo como concepto clave su naturaleza adaptativa para la sobrevivencia del individuo. Como sucede en otros componentes de la ecología del comportamiento, las conductas relacionadas con el forrajeo son el resultado de un análisis de costos y beneficios (energéticos, riesgo por depredación), los cuales, en los inicios de esta rama de investigación, eran relativamente fáciles de cuantificar, razón por la que fueron significativamente estudiados. No obstante, estas investigaciones tenían un enfoque a nivel del individuo y su toma de decisiones, sin tener en cuenta la influencia del ambiente, los congéneres y los depredadores (Owens, 2006). El comportamiento alimentario involucra una serie de decisiones jerárquicas cuyo punto de partida es tomar o no la determinación de alimentarse; seguidamente el pez selecciona la mejor estrategia para encontrar el alimento,

el tipo de alimento o especie, su tamaño, su cantidad, las tácticas de manipulación, ingesta, entre otros (Walters *et al.*, 2016).

En la actualidad, los costos y beneficios de un determinado comportamiento se miden en unidades de adecuación (*fitness*) establecidas a través del cálculo de índices de desempeño que pueden ser medidos a corto plazo: energía ganada, tasas de crecimiento, tiempo de búsqueda de alimento, riesgo ante depredadores. Las teorías investigadas en el marco de esta disciplina siguen diferentes enfoques como el modelo básico de la presa, las decisiones de forrajeo dependientes del estado de la presa y el fenotipo como indicador de las diferentes estrategias de forrajeo. El modelo básico de la presa ayuda a predecir de manera somera las especies que hacen parte de la dieta de un pez, teniendo en cuenta los costos y beneficios involucrados, teniendo como costos al esfuerzo, energía y riesgo requeridos para la búsqueda, captura y manipulación de la presa antes de ser ingerida (Brown y Laland, 2003).

Las decisiones de forrajeo dependientes del estado de la presa surgieron ante la inutilidad del modelo básico de la presa en algunas especies. Por tanto, partiendo de un conocimiento previo de posibilidades, se tiene en cuenta la toma de decisiones por parte del depredador

en la selección de la presa. Este modelo se relaciona estrechamente con el fenotipo como indicador de la estrategia de forrajeo, ya que en él se tienen en cuenta las diferencias en la composición de las presas en una misma especie según el nicho que ellas ocupen y su etapa de desarrollo. Por tanto, aquellos individuos que comparten un mismo nicho y atributos fenotípicos tendrán un mayor nivel de competencia entre ellos que con individuos de la misma especie que pertenezcan a otros nichos. En términos generales, los peces suelen tener dos tácticas para encontrar su alimento: esperar pasivamente o buscar activamente, siendo el tamaño y el tipo de actividad de él mismo y su presa los factores determinantes para adoptar una u otra estrategia. Por su parte, las presas de gran tamaño suelen ser capturadas por comportamientos de emboscada y camuflaje mientras que las presas pequeñas suelen ser depredadas por persecución (Walters *et al.*, 2016).

Los factores intrínsecos y extrínsecos relacionados con los estímulos externos afectan a la motivación de alimentarse que, a su vez, influye en la atención que se dirige a los estímulos relevantes y en la disposición a explorar el entorno general en el que se producen

dichos estímulos. El conocimiento holístico del entorno es un requisito clave para la evaluación cognitiva, mientras que la atención desempeña un papel importante en la formación de asociaciones de estímulos simples y en el desarrollo de habilidades de búsqueda de alimento. Entre los factores que afectan el proceso de aprendizaje relacionado con la alimentación se encuentra el refuerzo, el cual es el aumento de la probabilidad de respuesta tras un estímulo. En los peces, así como en otros grupos animales, el aprendizaje asociativo está influenciado tanto por la frecuencia e intensidad del refuerzo como por la cercanía de los eventos espaciales y temporales, siendo más eficiente cuando el estímulo y la recompensa ocurren en un lapso y espacio cortos. Al mismo tiempo, el nivel de atracción del estímulo y la preparación para la alimentación son el resultado de experiencias previas que moldean la respuesta del pez ante una posible fuente de alimento. Teniendo en cuenta que solo ciertos estímulos tienen una influencia en el comportamiento, el aumento en la motivación por alimentarse mejora a medida que la atención a las señales relevantes se agudiza. Para ello, los peces pueden basarse en sus propias experiencias o en experiencias ajenas

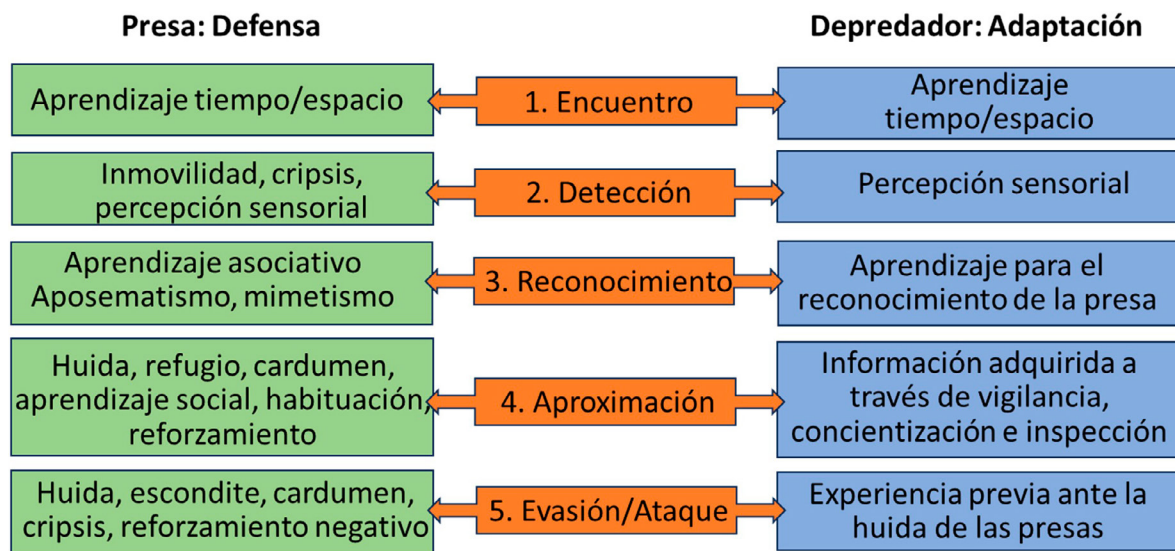
que ellos han observado y, al parecer, seleccionar aquellas zonas de alimentación que presentan las condiciones más estables de disponibilidad y abundancia de alimento (Brown y Laland, 2003).

Evitar ser depredado depende de la habilidad para evaluar las situaciones de riesgo y responder rápidamente y de forma apropiada a dicho riesgo. Sin embargo, el comportamiento antidepredador tiene generalmente un costo energético elevado teniendo en cuenta no solo las estrategias de escape, sino también el desviar la atención de otras actividades importantes como la alimentación y la reproducción. Por tanto, las actividades de evasión ante depredadores suelen realizarse únicamente bajo una necesidad realmente apremiante, decisión que requiere de información confiable acerca del riesgo. Dicha información es obtenida del ambiente a través de los órganos de los sentidos y específicamente para la evaluación del riesgo de depredación. Los sentidos que ofrecen mayor información en los teleosteos son el olfato, la vista y la línea lateral (relacionada también con el oído). Las señales captadas por los sentidos estarán estrechamente ligadas a las condiciones del ambiente (propagación del sonido, corrientes, turbidez,

hora del día) y, por tanto, afectan el tipo de respuesta de la presa (Brown *et al.*, 2004).

Aparte de la captación de las señales emitidas por el depredador, existen otros mecanismos de defensa que permiten reducir las probabilidades de ser atacado; estos pueden estar relacionados con la distribución espacial durante la alimentación, cuando esta se realiza en zonas o momentos del día de baja abundancia de depredadores (Gill, 2003). Este mecanismo implica la habilidad de contar con una memoria espacial flexible no solo para recordar dichas zonas, sino también para descartarlas cuando la presencia de depredadores aumenta; este comportamiento se ha observado en aquellas especies que presentan migraciones de alimentación nocturna o intermareal (Folkestad, 2005; Laurel y Brown, 2006). Otros atributos fenotípicos, fisiológicos y comportamentales que ayudan a identificar a un posible depredador son el tamaño corporal, la forma y el tamaño de la boca, la coloración, los movimientos del depredador, e incluso, la condición de saciedad. Esta última, al parecer, se encuentra relacionada con el olor que despiden los depredadores durante el proceso de digestión (Brown *et al.*, 2004) (Figura 12).

Fig. 12. Secuencia del proceso de depredación y momentos de aprendizaje presa/depredador



Fuente: elaboración propia basada en Lima y Dill (1990).

Dentro de los comportamientos antidepredadores se encuentran la cripsis, el mimetismo y el aposematismo, aspectos que han sido escasamente estudiados con el fin de establecer su eficiencia en evitar la depredación. De los pocos estudios realizados relacionados sobre la cripsis en peces, se evidencia un mayor esfuerzo y tiempo en la localización de la presa cuando esta muestra comportamientos de ocultamiento para pasar desapercibida (Fair-

child y Howell 2004; Johnsson y Kjallman-Eriksson, 2008). El mimetismo en términos de imitar especies potencialmente peligrosas requiere que el depredador asocie efectivamente un fenotipo determinado con una mala experiencia. Este mecanismo de defensa se ha observado en el monacántido *Paraluteres prionurus*, que imita las características físicas de pez globo tóxico *Canthigaster valentini*; la efectividad antidepredatoria, en este caso,

depende del nivel de semejanza demostrado en cuanto a tono y patrón de coloración (Caley y Schluter, 2003). Los blénidos venenosos del género *Meiacanthus* suelen ser imitados por dos géneros de la misma tribu, los *Plagiotremus* y los *Petroscirtes*; dicho mimetismo no solo se limita a la coloración, sino también al comportamiento agresivo para conseguir mejores zonas de alimentación (Casewell *et al.*, 2017). El aposematismo es la presentación de alguna señal evidente de advertencia sobre el peligro que correría un depredador al capturar al individuo. Hasta el momento se ha descrito este mecanismo en algunos invertebrados como el nudibranquio *Cratena peregrina* (Aguado y Marin, 2007), el copépodo *Metis holothuriae* (Gilby *et al.*, 2012), y los cangrejos *Austruca perplexa* y *Paraleptuca crassipes* (Hamasaki *et al.*, 2022), para evitar el ataque de peces depredadores.

La huida es la respuesta más común ante el ataque de un depredador, siendo la experiencia el proceso para mejorar la sincronización, la velocidad y la trayectoria de la huida. A medida que el pez experimenta más ataques, su velocidad de respuesta se hace menor y su capacidad de evadir la trayectoria de ataque mejora. Al mismo tiempo, la gran plasticidad

adaptativa de los peces les confiere una gran capacidad de modificar su comportamiento, incluso se ha registrado la variación en los tiempos migratorios cuando los peces experimentan ataques de depredadores (Brown y Laland, 2003). Lo anterior se ha observado en especies como la carpa *C. carassius* (Petersson *et al.*, 2000), el guppy *P. reticulata* y el moncholo *Hoplias malabaricus* (Fraser *et al.*, 2004). Por otro lado, se ha reportado que los peces depredadores ajustan sus patrones de actividad de acuerdo con los cambios en el comportamiento de sus presas. Un gran ejemplo de ello son las migraciones diarias de peces planctívoros, ya que el zooplancton asciende en la columna de agua a medida que anochece para aprovechar durante la oscuridad los nutrientes que se encuentran en las capas superficiales del agua (Wang *et al.*, 2019). Aunque la tasa de encuentro entre el depredador y su presa está influida por la abundancia de esta, el aprendizaje y la experiencia de los depredadores también desempeñan un papel importante en este proceso. Las estrategias de caza se basan en la hipótesis de la tasa de búsqueda óptima, según la cual los depredadores deberían pasar más tiempo buscando presas en zonas con alta densidad de presas y menos

tiempo en zonas donde las presas son escasas, siguiendo además el comportamiento de estas últimas (Giménez *et al.*, 2021).

Comportamiento social

Solo hasta el siglo XX las interacciones sociales empezaron a ser entendidas desde una perspectiva de conexiones en red; de esta manera, el conocer la estructura social y las interacciones de un individuo dentro de su población y nicho ha permitido descubrir su nivel de influencia inter e intraespecíficas. El establecimiento de protocolos de estudio, cuantificación de variables y análisis de información, ha permitido establecer las redes sociales de especies como el guppy *P. reticulata*, cuya estructura social depende de varios factores específicos como son el tamaño corporal, el número de contactos de interacción y la repetición de dichas interacciones. Por lo tanto, la estructura social no solo depende de características fenotípicas básicas como son la especie, el tamaño, el sexo, el color, la edad, sino también en el reconocimiento de atributos de escala de discriminación fina como pueden ser el parentesco, las señales olfativas y el nivel de familiaridad con individuos no

emparentados. El flujo de información, aprendizaje y cooperación son más efectivos cuando se presentan entre individuos de una misma red social. La familiaridad también afecta los patrones de distribución de los individuos de una población, tal y como se ha visto en los guppies cuyos machos prefieren interactuar con hembras con las que no hayan tenido contacto previo; este aspecto cumple un papel importante en la dispersión de los peces dentro de su red social (Croft *et al.*, 2012).

Los comportamientos estereotípicos (agresividad, audacia, timidez) que hacen parte de cada individuo moldean a la estructura social de su grupo. Es así como aquellos peces de mayor audacia y más propensos a tomar riesgos, resultan ser más independientes y tener un mayor patrón de dispersión dentro de su hábitat en comparación con aquellos peces menos sociales o tímidos; en consecuencia, son estos últimos los que terminan manteniendo asociaciones más estables y duraderas debido a que se mantienen cerca del núcleo del grupo. La edad y el tamaño suelen estar directamente relacionados con comportamientos conservadores y adversos a situaciones de riesgo; en el caso del poecílido *Brachyrhaphis episcopi*, aquellos peces de mayor edad (y tamaño) suelen

registrar un número menor de eventos de salir de su zona de resguardo en comparación a peces más jóvenes (Brown y Braithwaite, 2004).

Defensa grupal contra depredadores

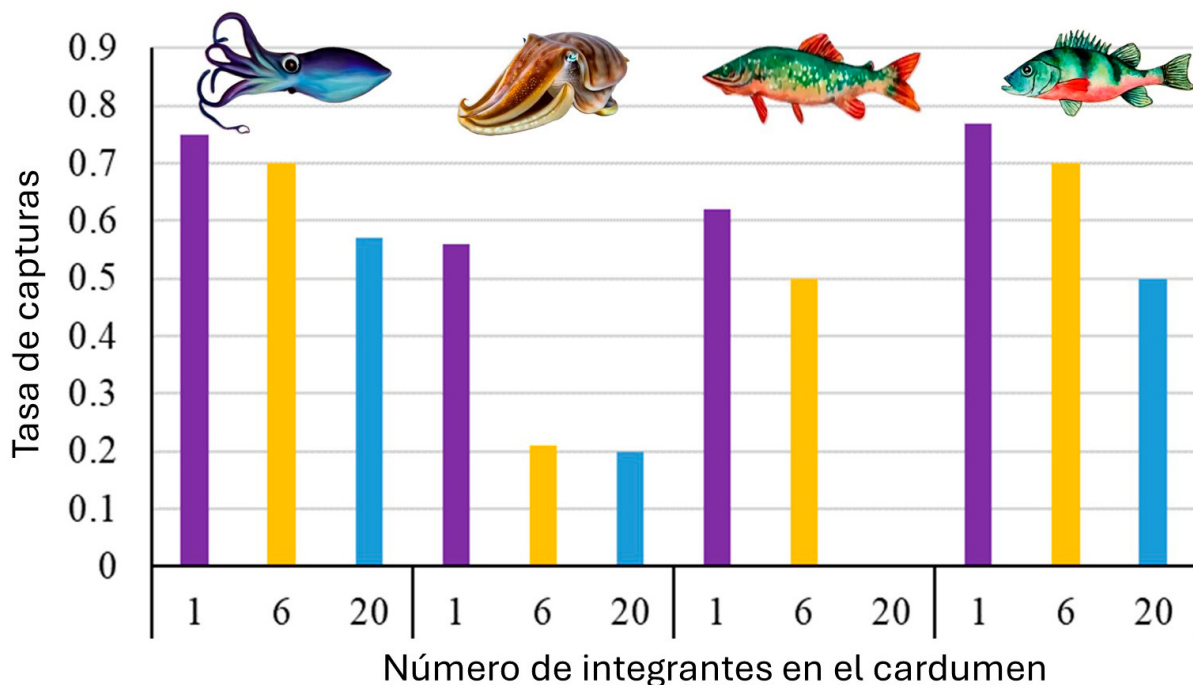
El pertenecer a un grupo implica que su costo (mayor competencia por recursos, posible endogamia, propagación de enfermedades) es menor a los beneficios que se puedan obtener (protección ante eventos climatológicos, defensa ante depredadores, eficiencia hidrodinámica). Entre los beneficios más notables de la formación de grupos se encuentra la reducción de la depredación, lo cual sucede en cuatro ventajas fundamentales: la dilución del ataque, la confusión del depredador, la defensa grupal y la vigilancia. La primera ventaja involucra la disminución de las probabilidades de ser depredado a pesar de que la formación en grupos es más conspicua y, por tanto, puede ser más atacada por depredadores. En teoría, en un grupo conformado por 100 individuos, cada individuo tendrá una probabilidad de 1 en 100 de ser depredado, lo cual es claramente un riesgo más bajo que el de aquel individuo solitario. El pertenecer a un grupo brinda la oportunidad de

adquirir información acerca del riesgo de depredación a partir de las experiencias individuales y sociales (información pública). Al estar dentro de un grupo, cada individuo puede beneficiarse del aprendizaje social mediante la observación o interacción con otros individuos y sus experiencias de vida (Mathiron *et al.*, 2015).

La formación de grupo crea confusión en el depredador, ya que el enfrentarse a varias presas en movimiento a la vez reduce su habilidad de enfocar su ataque hacia un único objetivo. Esto ha sido observado en varias especies de peces que forman cardúmenes, tanto en aquellas que son depredadas con tácticas de emboscada realizadas por calamares y pulpos como por aquellas que son víctimas de ataques rápidos y persecuciones intensas por parte de peces pelágicos (atunes, peces vela). En estos casos, el éxito del ataque esta negativamente correlacionado con el tamaño del cardumen (Neil y Cullen, 1974) (Figura 13). La formación de cardúmenes hace que pequeñas variaciones morfológicas (tamaño, color, aletas) sean más conspicuas, por lo que los ataques suelen estar dirigidos a aquellos individuos de características diferenciales (Ioannou *et al.*, 2008).

Fig. 13. Efecto del tamaño del cardumen de peces (mugílidos, clupeidos, ciprínidos y poecílidos) sobre el éxito de la captura de varios depredadores (calamar, sepia, lucio y perca).

Fuente: elaboración propia con base en Neil y Cullen (1974).



Fuente: elaboración propia con base en Neil y Cullen (1974).

La defensa grupal involucra comportamientos de ataque o acoso a un depredador o a cualquier individuo que represente una amenaza para el grupo. Las adaptaciones en este tipo de defensa están cada vez más argu-

mentadas, siendo estas de gran especificidad de acuerdo con el hábitat, el tipo de depredador, la especie, las interacciones y normas que puedan existir en los grupos, entre otros. Ejemplos de este comportamiento se han

descrito en especies como el cíclido *Neolamprologus pulcher*, el cual forma agrupaciones de defensa con grupos liderados por una pareja dominante que es asistida por subordinados que no se reproducen. Dichos subordinados protegen al grupo tanto de posibles predadores como de intrusos heteroespecíficos y conespecíficos que puedan amenazar a los individuos más jóvenes o a la dominancia de los líderes. Las acciones de defensa tienen, asimismo, una diferencia sexual debido a que los machos dominantes tienden a atacar de manera más vigorosa a aquellos individuos que amenacen su posición mientras que las hembras dominantes atacan tanto a estos como a quienes representen un peligro para los más jóvenes (Desjardins *et al.*, 2008). En el molly *Poecilia sulphuraria*, el cual respira en la superficie de la columna de agua, se ha descrito un comportamiento de huida en grupos ante los ataques de aves depredadoras. Cuando un evento de ataque sucede, los peces más cercanos al depredador se sumergen rápidamente golpeando la superficie del agua con su aleta caudal alertando a los demás miembros del grupo, quienes repiten el comportamiento causando una perturbación en la superficie del agua que entorpece el ataque de las aves, lo cual causa la disminución

paulatina de la frecuencia de los ataques (Doran *et al.*, 2022).

En la mayoría de los grupos, existen individuos que obtienen un mayor beneficio. En un cardumen que se enfrenta al ataque de depredadores, por ejemplo, es común que los peces de mayor edad, tamaño y experiencia resulten ubicados en el centro del cardumen forzando a los demás (subordinados) a ubicarse en las zonas perimetrales en donde la posibilidad de ser capturado es mayor. La clasificación entre peces dominantes y subordinados está muchas veces relacionada con la jerarquía reproductiva, común en especies arrecifales como el pez payaso *A. percula* y el gobio *Paragobiodon xanthosomus* en donde el subordinado cuenta con el 90-95 % del tamaño de los peces que se encuentran en el siguiente nivel de dominancia (Buston, 2003; Wong *et al.*, 2007). Por lo tanto, en los subordinados, los costos y beneficios de pertenecer a un grupo deben ser cuidadosamente considerados, existiendo estrategias como un rápido crecimiento y la constancia de estar en la fila de espera para convertirse en macho dominante (Wong *et al.*, 2007).

En un cardumen existen movimientos complejos que han sido históricamente investigados, y que en la actualidad se intentan

analizar y predecir con simulación informática. En el cardumen cada individuo cuenta con tres zonas comportamentales: zona de repulsión, zona de orientación y zona de atracción. Según los cambios, algunas veces bastante abruptos, que se presenten en dichas zonas, los cardúmenes adquieren su organización; cuando los peces exhiben un comportamiento de atracción, pero no de orientación, la formación es de enjambre con los miembros moviéndose en diferentes direcciones. Cuando el comportamiento de orientación aumenta, el grupo forma un toroide o anillo en el que los peces nadan en círculos manteniendo el centro sin ocupar. Si la orientación aumenta aún más, el grupo adquiere las características de un cardumen sincronizado con todos sus miembros desplazándose en una misma dirección (Davies *et al.*, 2012). En el caso de que un depredador se dirija hacia el cardumen, los peces siguen una regla simple: en caso de ser detectado, alejarse. Esto causa el comportamiento en escape por oleadas (efecto Trafalgar), de fragmentación del cardumen o de rápida expansión en todas direcciones (Couzin *et al.*, 2002). En la sardinilla anillada *Fundulus diaphanus* se ha comprobado el efecto de distintas señales sobre la formación del cardumen; en el caso de detectarse un miembro

del grupo herido, se presenta la formación de grandes cardúmenes. Ante la presencia de señales olfativas que indican la presencia de alimento, los peces tienden a nadar de manera individual alrededor del cardumen, y ante la presencia de ambas señales, los peces tienden a formar cardúmenes de tamaño medio.

La vigilancia se refiere a la pronta detección de posibles riesgos de ataque y la consecuente defensa o huida. El comportamiento antidepredador es altamente costoso para los peces, debido a que requieren de un esfuerzo y tiempo significativos que de lo contrario podrían dedicarse a otras importantes tareas como son la búsqueda de alimento y la reproducción. Gracias a los órganos de los sentidos, los peces pueden detectar amenazas a través del olfato, la visión, el oído y la línea lateral. Las señales olfativas aportan gran información a los peces, ya que el olor despredido por sus depredadores puede dar información acerca de su identidad, dieta, nivel de hambruna (asociado a señales de alarma) y cercanía (concentración del olor). Al mismo tiempo, en la formación de grupos se pueden liberar señales químicas olfativas de alarma para alertar a los demás miembros. Las señales visuales informan acerca de la morfología y tamaño del depredador, su postura, coloración, distancia,

velocidad, entre otros. En la formación de cardúmenes, los miembros del grupo pueden alertarse al ver comportamientos esteretípicos en sus compañeros como son una posición, coloración o movimiento determinados que informan sobre la existencia de una amenaza. La mecanorrecepción señala el movimiento, motivación e intensidad de un ataque, dichas señales causan en un cardumen el comportamiento sincrónico de huida, postura, coloración o distracción (Davies *et al.*, 2012).

Alimentarse en grupos

El comportamiento colectivo favorece la alimentación a través de varios aspectos, según los hábitos de cada especie: localización del alimento, mayor eficiencia durante el periodo de alimentación y captura de las presas, y difusión de la información. Como norma general, aquellas especies herbívoras y detritívoras suelen tener una tendencia mayor a vivir en grupos; sin embargo, la búsqueda de alimento en solitario no suele ser la regla general en los peces, ya que la mayoría de ellos se alimenta en presencia de individuos cony heteroespecíficos. La alimentación es una de las principales funciones en los seres vivos que requiere de un aprendizaje social en el

que cada individuo adquiere un nuevo comportamiento o información acerca de su entorno a través de la observación o interacción de otros animales (Magnhagen *et al.*, 2008).

Desde hace más de 70 años la investigación ha comprobado la existencia del aprendizaje social en los peces, especialmente en aquellas especies que presentan formación de cardúmenes. En estos estudios se han encontrado diferentes procesos de aprendizaje social que pueden ser aplicados por el pez a la hora de buscar alimento, pero que también se aplican para otros importantes procesos como son la reproducción y la defensa. El primero de ellos es el mejoramiento del estímulo, en donde la simple presencia o comportamiento de un pez es suficiente para llamar la atención de otro hacia un lugar o estímulo determinado sobre el cual el aprendiz adquiere alguna experiencia relevante. En este caso, uno o varios miembros del cardumen pueden descubrir un nuevo sitio de pastoreo o ubicación de presas potenciales, señalizando al resto del grupo con una posición corporal o movimiento determinado (Brown y Laland, 2003). Este aprendizaje y su posterior aplicación permite que especies como la bailarina *C. auratus*, el abadejo de Alaska *Theragra chalcogramma*, el pez tres espinas *Gasterosteus aculeatus* y varias especies

de guppies (*Poecilia* sp.) encuentren alimento más eficientemente que individuos solitarios (Peuhkuri *et al.*, 1995; Day *et al.*, 2001; Van Den Bos *et al.*, 2013). Sin embargo, en cuanto al tiempo que se tarda en encontrar el alimento, el tamaño del cardumen puede ser un factor negativo en aquellas situaciones en las que este se encuentra visualmente alejado, ya que en grandes grupos se genera una tendencia menor a aventurarse fuera del cardumen (Day *et al.*, 2001). Como en el resto de procesos (reproducción, defensa, migración), el pertenecer a un grupo para alimentarse depende del balance entre los costos y beneficios, ya que, además de la probabilidad de aumentar el tiempo en encontrar el alimento, un cardumen puede también aumentar la competencia por los recursos; al mismo tiempo, se ha observado que la formación en grupos depende del nivel del riesgo de ser depredados y que si dicho nivel es bajo, se presenta un menor nivel de cohesión entre los miembros del grupo (Stanley *et al.*, 2008).

Comportamiento cooperativo

Tal y como sucede en otros aspectos del comportamiento, las estrategias cooperativas han sido escasamente descritas en los peces,

siendo su causa principal la presunción de incapacidad por parte de este grupo. A medida que avanzan las herramientas tecnológicas y el interés en este tipo de investigaciones, se han ido describiendo comportamientos de cooperación únicos en el reino animal, siendo los peces un grupo de estudio especialmente interesante debido a que, a diferencia de los mamíferos y aves, se puede contar con un número elevado de individuos tanto en el ambiente natural como bajo condiciones de laboratorio.

El tópico de la cooperación visto desde la Teoría de la Evolución representa un aspecto problemático e incluso contradictorio a la premisa de la supervivencia de aquellos organismos cuyo comportamiento y esfuerzo individual se dirigen a aumentar las posibilidades de perpetuar su presencia genética en las generaciones futuras, intentando minimizar los costos involucrados en dicho proceso. Por tanto, para Darwin, aquellas conductas que resultan en potenciar las posibilidades de supervivencia y reproducción de otros individuos a costa del que las realiza representa una paradoja evolutiva. Según esto, el término cooperación se refiere a la interacción entre individuos que resulta en el aumento de las capacidades de todos los individuos involucrados. Cuando la cooperación se presenta

entre dos individuos, tanto el receptor como el donante se benefician del acto de cooperación porque este comportamiento es la mejor estrategia evolutiva en comparación a otras alternativas disponibles (Davies *et al.*, 2012).

La clave para demostrar la existencia de un comportamiento de cooperativo se centra en la posibilidad de medir los beneficios resultantes de dicha cooperación y los costos ocasionados al no acceder a ella, lo cual resulta complejo por varias razones relacionadas con el diseño del estudio, la manipulación experimental involucrada, la observación, toma de información, entre otros. Una de las especies más estudiadas ha sido la mojarra azul *Lepomis macrochirus*, sobre la que se ha descrito un comportamiento de nidación en solitario o en colonias conformadas por grupos de 10 hasta 300 individuos. En esta especie, los machos reproductores fertilizan los ovocitos de varias hembras, demostrando un comportamiento de cuidado parental durante la incubación de los huevos y los primeros 10 días de vida libre de las crías. Aquellos machos y sus nidos, que forman parte de colonias, son menos depredados que los de aquellos machos solitarios, por lo que su éxito reproductivo es mayor. En las colonias, los machos suelen cuidar no solo de su propia puesta, sino también de las

puestas de otros machos en lo que se asemeja al comportamiento del pájaro cuco: machos furtivos (machos jóvenes que rápidamente liberan sus gametos durante la fecundación de los reproductores dominantes) y machos que imitan a hembras (machos jóvenes que tienen el tamaño de las hembras dominantes, y expresan el color y el comportamiento de estas), para lograr su aceptación en la zona de reproducción (Leach y Montgomerie, 2000). Considerando los beneficios de ser parte de una colonia, parecería una mala decisión por parte de los machos solitarios el no hacer parte de estas; sin embargo, se ha encontrado que el índice de machos furtivos en las colonias es mucho mayor (hasta un 75 %), por lo que la ganancia para los machos fuera de las colonias estaría basada en asegurar la perpetuación de sus propios genes reduciendo al máximo el esfuerzo de cuidar embriones ajenos, mientras que la ganancia de los machos en las colonias se basa en la seguridad ante eventos de depredación (Neff *et al.*, 2004). La cooperación en la defensa de los nidos es un comportamiento que puede estar presente en muchas especies con este tipo de mecanismo reproductivo y, ciertamente, se ha descrito en especies como el pez sargento *Abudefduf abdominalis* (Francini-Filho *et al.*, 2012), el

cíclido *Pelvicachromis pulcher* (Scherer *et al.*, 2017) y el blénido *Parablennius sanguinolentus* (Oliveira *et al.*, 2002).

El comportamiento cooperativo es entendido a partir de cuatro hipótesis evolutivas: selección de parientes, mutualismo, reciprocidad y manipulación. En la selección de parientes, la cooperación entre individuos relacionados genéticamente resulta en una ganancia indirecta del donante a través del éxito reproductivo del receptor de la acción. En grupos sociales compuestos por grandes familias, la selección de parientes es la dinámica primordial a tener en cuenta cuando se evalúan los costos y beneficios de pertenecer a dicho grupo, ya que todos los miembros tienen un interés genético compartido en lograr la sobrevivencia de todos los descendientes del grupo, lo cual hace que el parentesco sea una fuerza importante en el mantenimiento del mismo. Sin embargo, teniendo en cuenta los últimos hallazgos, la selección de parientes ha sido redirigida a una cría cooperativa en donde la cantidad de ayuda o asistencia depende del nivel de consanguinidad e incluso los involucrados no siempre están emparentados. Este caso se presenta cuando un individuo ingresa en un nuevo grupo del cual se beneficiará de la protección del mismo a cambio de realizar

tareas que benefician, asimismo, al grupo y a sus reproductores (Hesse *et al.*, 2015). Un caso tipo es el del cíclido *Neolamprologus pulcher*, en el que el grado de esfuerzo de los donantes o ayudantes depende de las acciones requeridas, y el nivel de consanguinidad existente entre estos y el macho o hembra en reproducción. Aquellos ayudantes no emparentados con el macho reproductor realizan un mayor trabajo de defensa del territorio, mientras que los ayudantes no emparentados con la hembra en reproducción contribuyen menos con dichas tareas; en general, los individuos no emparentados con los reproductores realizan un mayor esfuerzo cooperativo que los parientes (Stiver *et al.*, 2005).

El mutualismo es un tipo de simbiosis social que requiere de una relación estrecha entre dos especies, en ellas se desarrollan comportamientos de cooperación interespecífica que resultan en el beneficio de ambos individuos. Ejemplos de mutualismo en peces se pueden encontrar en varios ecosistemas como son los humedales y zonas de inundación en donde, a nivel mundial, 275 especies de peces frugívoros ayudan a la dispersión de cerca de 566 especies de plantas (Correa *et al.*, 2015). Las relaciones mutualistas son significativamente altas en los arrecifes de coral, en ellos

se encuentran los principales tipos de mutualismo: obligado y facultativo. En el primero, ambas especies involucradas dependen de dicha relación para su supervivencia; este es el caso de los corales duros y las zooxantelas (*Zooxanthellae*) fotosintéticas en donde el coral obtiene nutrientes y las algas, protección (Zhao y Yu, 2014). Otro ejemplo de mutualismo obligado es el observado entre cerca de 30 especies de peces payaso (*Amphiprion* sp. y *Premnas* sp.) y diez especies de anémonas; entre estas especies existe un mutualismo interespecífico altamente selectivo. Gracias al recubrimiento mucoso que brinda inmunidad, estos peces pueden residir y protegerse de depredadores entre los tentáculos venenosos de la anémona; en retribución, los peces payaso alimentan a la anémona con sus sobras o atrayendo posibles presas. En algunos casos, como en *A. melanopus* y la anémona *Entacmaea quadricolor*, el mutualismo no solo es obligado, sino también demográficamente rígido ya que el tamaño y la abundancia de uno dependen de esos mismos atributos en el otro (Frisch *et al.*, 2019).

El mutualismo facultativo se observa de manera interespecífica entre varias especies de pequeños crustáceos y peces, y especies marinas de gran tamaño. Esta relación se evi-

dencia entre un individuo que desarrolla actividades de limpieza consumiendo los ectoparásitos que se encuentran en diversos lugares corporales de su «cliente». Los limpiadores se dividen en tres tipos: los que se alimentan de manera casi exclusiva de los ectoparásitos de sus clientes, los que demuestran cierta flexibilidad en el nivel de limpieza y los limpiadores incidentales oportunistas. En el caso del primer tipo, la relación entre el limpiador y el cliente es más estrecha, estableciéndose incluso una zona exclusiva de estación de limpieza donde el cliente permanece inmóvil mientras es atendido. En esta relación se ha encontrado la existencia de una comunicación que sirve para establecer y mantener al cliente interesado. Dicha señalización se evidencia en los peces limpiadores a través de poses llamativas específicas y movimientos de aletas y estimulación táctil que permite que el cliente permanezca inmóvil y refuerce el comportamiento de volver a la estación de limpieza. A pesar de que los casos de limpiadores facultativos son más numerosos, su investigación es escasa; sin embargo, se ha observado que este tipo de mutualismo coexiste con los limpiadores exclusivos, ya que se ha observado que los clientes permiten ser atendidos por ambos (Whittaker *et al.*, 2021). Existe mutualismo

tanto obligado como facultativo entre los gobios (*Nes longus* y *Ctenogobius saepepallens*) y el camarón *Alpheus floridans*. Dicha relación se lleva a cabo en una cueva excavada por el camarón en el sustrato arenoso donde habitan ambas especies. Los gobios se benefician de la protección de la cueva mientras que el camarón se beneficia de las señales de alerta que le transmite el gubio (movimientos corporales, de aletas) ante la presencia de posibles depredadores cerca de la cueva, al mismo tiempo, el camarón puede alimentarse de las heces del gubio que, exclusivamente, defeca en la cueva (Cropp y Norbury, 2018).

La reciprocidad se refiere a un comportamiento cooperativo en el que el receptor obtiene un beneficio inmediato mientras que el donante eventualmente recibirá el beneficio en un futuro. Como en las demás formas de cooperación, la reciprocidad requiere de habilidades cognitivas complejas que, por defecto y escases de información, han dejado de lado a los peces como grupo de estudio. En la actualidad existen casos suficientemente soportados que llevan a pensar en la existencia de este tipo de cooperación en los peces. Por ejemplo, el observado en los peces conejo de arrecife de la familia Siganidae, en los que un individuo asume el rol de vigilancia mientras

el resto se alimenta en el sustrato; dichos roles se alternan existiendo un balance en los beneficios (Brandl y Bellwood, 2015). En especies de serránidos (*Hypoplectrus nigricans*, *Serranus tortugarum*), con hermafroditismo simultaneo, se presenta un intercambio de roles en donde un individuo libera únicamente ovocitos y el otro, esperma. Estos roles se intercambian durante un mismo periodo de puesta y es interrumpido cuando uno de los individuos no cumple con la liberación de los gametos correspondientes. La identificación de los roles se evidencia con marcados comportamientos de cortejo por parte de peces que han madurado sus ovocitos. El individuo que cumple el rol de macho no evidencia rituales de cortejo (Fischer, 1984; 1988).

La última categoría es la manipulación, en ella, los individuos se comportan de manera cooperativa como resultado de un engaño, forzamiento o coacción; es decir, que la cooperación se presenta debido a que los costos de no hacerlo son significativamente altos (Davies *et al.*, 2012). Este es el caso de la mojarra azul *Lepomis macrochirus*. En esta especie los machos reproductores cuidan de sus propios huevos y de los de aquellos machos que furtivamente han participado en la fertilización, empero, de todas las categorías

de cooperación, la manipulación ha sido poco descrita en los peces, siendo estos casos compartidos con otros tipos de cooperación o no cumpliendo exactamente con su definición. Ejemplo de ello es la estimulación táctil que realizan los peces limpiadores a sus clientes para que estos permanezcan por más tiempo en la zona de limpieza; dicho comportamiento, como se ha visto, ha sido catalogado también como un tipo de mutualismo facultativo (Whittaker *et al.*, 2021). Otro ejemplo es la manipulación ejercida por un parásito hacia su hospedero intermedio que ocasiona que este último realice o adquiera comportamientos o características que aumentan las posibilidades de ser depredado. Estos casos se han reportado en varias especies dentro de las que se encuentran la infección del helminto *Apatemon* sp., la cual incrementa el comportamiento de osadía y agresividad del pez marín común *Gobiomorphus cotidianus* (Hammond-Tooke *et al.*, 2012); y la infección por el cestodo *Chistocephalus solidus* que ocasiona que el piscardo *Phoxinus phoxinus* y el pez de tres espinas *Gasterosteus aculeatus* pasen un mayor tiempo fuera de sus respectivos cardúmenes (Barber *et al.*, 1995). No obstante, debido a la alta diversidad de parásitos y peces, las interacciones entre ellos conforman un gran

abanico de evoluciones adaptativas e interacciones. En varias especies del pez de tres espinas infectadas por el cestodo *Schistocephalus solidus* se ha observado, bajo condiciones de laboratorio, que el aumento en la audacia y toma de riesgos causa que estos individuos tengan menos problemas a la hora de aceptar alimentos diversos y en mayor cantidad, lo cual resulta en una mayor ganancia de tamaño; característica altamente interesante para ser investigada en aquellas especies de interés para la acuicultura (Sloman *et al.*, 2005).

Adaptaciones y disruptores comportamentales

Pesca y acuicultura

La tecnificación de las pesquerías y la acuicultura representa nuevos desafíos para la habilidad adaptativa de los peces. En el caso de los equipos de pesca, y específicamente en lo referente al uso de anzuelos, estos suelen tener accesorios que imitan a las presas naturales de los peces o tener cebos; en el caso de las redes, estas pueden ser interpretadas como vegetación, razón por la que los peces intentan pasar a través de ellas en lugar de evitarlas. Cuando las señales externas son novedosas,

el individuo carece de un sistema predefinido de respuesta, por lo que su reacción será difícilmente predecible, contrario a lo que sucede bajo condiciones naturales en donde el sistema de reacción predefinida ha sido sometido a un proceso selectivo y cuya predicción puede derivarse de los modelos evolutivos (Sbragaglia *et al.*, 2021).

Las habilidades cognitivas de los peces pueden representar un problema para las pesquerías, ya que estos pueden aprender a evadir a los barcos de pesca y sus equipos y, al mismo tiempo, pueden adoptar patrones de distribución espacial y migraciones cada vez menos predecibles. Esto es altamente valioso en especies migratorias de ciclos de vida largos (20 años) cuyo comportamiento puede basarse en gran parte en las experiencias de vida; sin embargo, las especies de vida corta deben confiar su sobrevivencia a aquellas estrategias migratorias que hayan sido heredadas. Infortunadamente, la sobrepesca de la gran mayoría de especies de interés comercial ha llevado a la pérdida completa de unidades culturales de las especies más longevas, evitando así el aprendizaje por experiencia y por observación. Por el contrario, la habilidad de aprendizaje de los peces es beneficiosa para la acuicultura debido a la necesidad de que estos

se adapten a ambientes controlados y al cautiverio de las granjas piscícolas (Mackinson y Van der Kooij, 2006; Sbragaglia *et al.*, 2021).

Cuando una población llega a ser inestable o se encuentra cerca del colapso debido a la sobrepesca, esta suele presentar cambios en sus patrones migratorios debido a la pérdida de los individuos de mayor experiencia/edad que enseñan a los más jóvenes las rutas migratorias y las áreas óptimas para el desove y alimentación. La pérdida de estas unidades culturales inevitablemente conlleva no solo al colapso de la población, sino que también dificulta o imposibilita las posteriores acciones de recuperación y conservación. Por tanto, el conocimiento integral de cada especie y población en lo referente a los mecanismos de aprendizaje (heredados, observados o una combinación) es imprescindible para establecer modelos de explotación responsable y posibles estrategias de repoblamiento. En el caso de las pesquerías, sería lógico pensar que el conocimiento acerca de los patrones de distribución de las especies es imprescindible para una correcta planeación de las capturas. Sin embargo, esta información para algunas especies es escasa y superficialmente descriptiva; en otras, gracias a los avances tecnológicos (marcaciones con GPS y registro

de parámetros físico-químicos) permite la correcta predicción y diseño de modelos de aprovechamiento sostenible (Díaz y Sih, 2017).

Las pesquerías afectan selectivamente a las especies; por ejemplo, la mayoría de las especies demersales no poseen un hábito amplio de migración, ya que su vida se desarrolla en un territorio específico en donde permanecen la mayor parte del tiempo. Por otro lado, las especies pelágicas presentan patrones de migración amplios y de diversa duración durante los cuales encuentran lugares óptimos para alimentarse, refugiarse o reproducirse. En el bacalao del Atlántico norte (*G. morhua*), cuyas poblaciones estuvieron cerca del colapso debido a la sobrexplotación, se observó una afectación de sus patrones migratorios; una vez establecidas las medidas de repoblamiento y veda, las señales de recuperación tardaron 15 años en ser evidentes. La pérdida de la asociatividad cultural debida a la ausencia de los componentes más experimentados de la población pudo haber desempeñado un rol fundamental en la lentitud de dicha recuperación (Rose y O'Driscoll, 2002).

En las especies de interés comercial, la muerte por actividades pesqueras puede tener mayor relevancia que la selección natural; esta teoría de la «evolución inducida por la pesca»

empezó a ser formalmente investigada hace 50 años, y parte del principio de que tanto la pesca recreacional como la industrial y artesanal no solo causan una mortalidad directa, sino que también causan un cambio evolutivo a través de la eliminación de individuos que tienen unas características específicas dentro de poblaciones diana. Si bien en sus inicios gran parte de esta investigación se realizó aplicando enfoques teóricos o con especies modelo bajo condiciones de laboratorio, recientemente se han llevado a cabo estudios en el medio natural, contemplando tanto parámetros biométricos y de desarrollo (tamaño, peso, edad, madurez sexual, crecimiento) como parámetros comportamentales y fisiológicos (formación de cardumen, capacidad exploratoria, tasas metabólicas). Sin embargo, estos estudios son escasos y rara vez alcanzan la profundidad necesaria debido a las limitantes en el tiempo de investigación que imposibilitan el poder evidenciar los impactos a mediano y largo plazo. Entre dichos estudios se encuentra el realizado por Hanson *et al.* (2007), el cual evidenció que la selección por la pesca de anzuelo practicada a cuatro generaciones de la perca *Micropterus salmoides* ocasionó modificaciones significativas en cuanto a atributos fisiológicos y comportamentales relacionados con la migración.

La evolución inducida por la pesca es, por tanto, una de las áreas más interesantes a desarrollar desde el punto de vista del comportamiento, la fisiología y la conservación de los peces (Thambithurai y Kuparinen, 2024).

Tanto las embarcaciones de pesca como los equipos de pesca emiten una variedad de estímulos que generan reacciones innatas o aprendidas según la especie, la experiencia de vida de cada individuo e incluso las observaciones que este realice a las reacciones de otros (Díaz y Sih, 2017). En el caso de la trucha marrón *S. trutta* se ha reportado que los juveniles suelen evitar aquellas zonas de los ríos en donde se han realizado actividades de pesca recientes (Young y Hayes 2004). Al mismo tiempo, señales olfativas y auditivas propias de la actividad pesquera pueden ser relacionadas por los peces como un elemento a evitar, sin embargo, estas también pueden señalar a las especies carroñeras sobre una posible área de alimentación (Humborstad *et al.*, 2020). En el caso de los cebos o señuelos utilizados para la pesca del bacalao, estos suelen tener menos efecto al compararse con presas móviles, y en el caso de los juveniles, los cebos artificiales suelen ser menos efectivos que en los peces adultos, quizá por la desconfianza que genera la novedad de su sabor/olor en

una etapa temprana de la vida (Weltersbach *et al.*, 2019). Bajo condiciones de laboratorio se ha comprobado que los cardúmenes de peces aprenden a evitar aquellas áreas a partir de las cuales se emite el sonido característico de la pesca de arrastre; de manera interesante, este comportamiento no es observado cuando los peces están en grupos de pocos integrantes (parejas, tríos) (Brown y Laland 2002; Ingólfsson y Jørgensen, 2006; Kaartvedt *et al.*, 2012).

El aprendizaje sobre el riesgo que representan las artes de pesca depende significativamente de las tasas de sobrevivencia post-evento. En un estudio realizado en varias especies de la familia Albulidae de las islas Cook se observó un cambio significativo entre los anzuelos sencillos de distintos materiales orgánicos que han utilizado las comunidades locales a través de la historia y los actuales anzuelos diseñados para la pesca deportiva, la cual se lleva a cabo sobre poblaciones radicalmente diezmadas. A diferencia de los anzuelos usados hace décadas, los anzuelos actuales deben contar con gran cantidad de ornamentaciones y colores para simular a las presas y hacerlos cada vez más atractivos a los peces (Adams *et al.*, 2014). Según la información obtenida hasta el momento, los peces demuestran adaptaciones comportamentales

a la pesca, sin embargo, estas se han hecho evidentes especialmente en la pesca con anzuelo y pesca deportiva en cuerpos de agua no muy grandes (ríos, lagos) donde los escapes o las prácticas de pesca y liberación brindan la oportunidad de reconocer a los humanos y sus equipos como depredadores. La evidencia sobre estas adaptaciones en especies marinas es más escasa y se basa, en su mayoría, en poblaciones de peces demersales con bajos niveles de abundancia. En la mayoría de los casos de especies marinas sobreexplotadas, el hombre además ha extinguido, o significativamente reducido, a los demás depredadores (mamíferos marinos, aves), lo que disminuye las demás presiones selectivas, favoreciendo la aparición y evolución de las adaptaciones comportamentales a la pesca en poblaciones diezmadas. La presión por la pesca es un 400 % mayor a la presión por depredadores no humanos, causando un desbalance en la resiliencia de las poblaciones ante eventos naturales bióticos y abióticos, siendo este el aspecto el lento o nulo éxito en la recuperación de las poblaciones (Trzcinski *et al.*, 2006; Cook *et al.*, 2015; Meekan *et al.*, 2018).

La práctica de la acuicultura se desarrolla en una gran variedad de sistemas, desde jaulas de grandes dimensiones en el mar, pasando

por estanques en tierra y tanques de diversos materiales y volúmenes. Por tanto, dependiendo del sistema de cultivo, las especies estarán más o menos expuestas a ciertas condiciones naturales y, además, deberán tener la capacidad para adaptarse a altas densidades, espacios más o menos restringidos, alimento artificial y uniforme, y a la presencia y manipulación por parte del hombre. El nivel de tolerancia de cada especie tiene un importante componente innato de plasticidad adaptativa que permite el desarrollo del ciclo de vida completo bajo condiciones de cautiverio. La mayoría de las especies cultivadas, y especialmente aquellas de cultivos intensivos, suelen tener una naturaleza altamente gregaria y social, diversos nichos y amplia tolerancia a rangos de parámetros ambientales (ejemplo de ello son las tilapias). Sin embargo, las especies con mayor precio en el mercado suelen ser marinas, y tener hábitos más restringidos y complejos de mantener bajo condiciones de cultivo. Este es el caso de los peces planos y peces pelágicos, los cuales requieren de sistemas de cultivo de grandes dimensiones, especial cuidado para su manipulación y una dieta con altos niveles de proteína (Food and agriculture organization of the United Nations, [FAO], 2023).

Según la etapa de desarrollo, las condiciones bióticas y abióticas del cultivo deben ser cuidadosamente ajustadas considerando el delicado balance que existe entre una mayor productividad, y un óptimo desarrollo y sobrevivencia. Tal y como se ha discutido en capítulos anteriores, la luz y la temperatura son dos de los factores ambientales más importantes para la acuicultura, ya que afecta desde la incubación hasta el desarrollo y crecimiento de los peces. En las primeras etapas de vida, cuando la mayoría de los peces se alimentan de presas vivas, se debe tener en cuenta, además, los requerimientos de las especies que sirven como alimento. En términos generales, el zooplancton (artemia) y también algunas especies de peces en sus primeras etapas de vida presentan un comportamiento fototáctico positivo que, en condiciones de luz artificial de alta intensidad, puede causar que las presas formen puntos de altas densidades evitando su distribución homogénea en el tanque, lo que conlleva a disminuir las posibilidades de captura por parte de las larvas de peces. Al mismo tiempo, el color del tanque y la luz continua pueden ser factores que incidan en el comportamiento de los peces afectando su distribución en la columna de agua y las posibilidades de detección de las presas (Villamizar *et al.*, 2011).

La capacidad de adaptación de los peces puede ser usada para su habituación a las tareas de manipulación cuando se entrega una recompensa (alimento) justo después del evento de estrés. La habituación a una recompensa puede ocurrir, incluso, automáticamente cuando los peces aprenden a asociar el sonido de los pasos del operario encargado de suministrar el alimento. Entre mayor sea la repetición del evento, mayor será la predictibilidad de este por parte de los peces. En el caso de especies que son reproducidas en cautiverio con fines de repoblación, la adaptación a la vida en los sistemas naturales representa el mayor cuello de botella para dichos programas debido a las grandes mortalidades que suelen presentarse. Los peces liberados deben, entre otros, aprender rápidamente a capturar alimento y evitar ser depredados. Cuando los programas de repoblamiento permiten el marcaje de individuos y el análisis de contenidos estomacales de depredadores, se ha hecho claro que los peces liberados tienen unas mayores probabilidades de ser depredados en comparación con sus contrapartes silvestres. Sin embargo, la habilidad de evitar ser capturados aumenta rápidamente; de hecho, se ha demostrado que dicha habilidad puede ser mejorada en cautiverio, exponiendo

a los peces a depredadores por breves periodos de tiempo (Arai *et al.*, 2007). En el caso de encontrar alimento, se ha observado que los peces liberados capturan presas inmóviles durante los primeros días, y pasadas dos semanas demuestran alimentarse de la misma manera que los peces silvestres. En algunos casos, se ofrecen presas vivas a los peces que van a ser liberados de manera que se habitúen a dicha interacción (Brown y Laland, 2002). De la misma forma, aquellos individuos que escapan de las jaulas de cultivo experimentan un alto nivel de riesgo y estrés. Debido a la baja diversidad genética, posibles endemismos, hibridización, modificaciones morfológicas y fisiológicas, no es deseable que los peces que escapan puedan sobrevivir y reproducirse en el medio natural. No obstante, se ha observado cómo individuos rápidamente empiezan a visitar zonas de reproducción, siendo las hembras escapadas el mayor riesgo para la introducción de genes de peces cultivados en las poblaciones silvestres (Meager *et al.*, 2010). En un estudio de selección sexual en el pez cebra *D. rerio* se observó la preferencia de la hembra (silvestre) hacia los machos transgénicos de colores distintos al patrón de coloración natural (Vargas-Montenegro *et al.*, 2022). Teniendo en cuenta la importancia del

comercio de peces ornamentales en el mundo y la cantidad de especies que son alteradas genéticamente para favorecer atributos demandados por los acuaristas, el hecho de que los fenotipos novedosos resulten favorecidos en el proceso de selección sexual es, cuanto menos, preocupante y merece ser investigado a mayor profundidad.

Parasitismo

La ubicuidad de los parásitos en el medio acuático y el rol que cumplen los peces en las redes tróficas hacen de estos últimos los vectores ideales para la transmisión de infecciones. La significativa presión de selección causada por los parásitos tiene un papel fundamental en la evolución de diversos aspectos de la ecología y el comportamiento de los peces. Por definición, la infección por parásitos va en detrimento de la salud del hospedero, sin embargo, en algunas ocasiones, también puede afectar sus patrones de comportamiento. Lejos de ser un simple efecto secundario de la infección, existen comportamientos que aparecen como resultado de la manipulación del parásito sobre vías neurales del hospedero (Timi y Poulin, 2020). Muchos parásitos con ciclos de vida que involucran múltiples

hospederos incrementan la susceptibilidad de los peces a ser depredados mediante la modificación de su comportamiento. En el caso del pez espinoso *Gasterosteus aculeatus* dicho cambio es fácilmente observable en peces infectados con el cestodo *Schistocephalus solidus*, ya que dichos peces demuestran una menor tendencia a formar cardúmenes, una mayor incidencia a alimentarse en presencia de depredadores y una menor habilidad para seleccionar a sus presas (Barber y Scharsack, 2010). La mayoría de las infecciones por parásitos (cestodos, nemátodos, trematodos, crustáceos) causan impactos en la locomoción de los peces, reduciendo su velocidad de desplazamiento y control de la flotabilidad, posicionamiento y direccionalidad (Coyner *et al.*, 2001; Östlund-Nilsson *et al.*, 2005). Algunos parásitos que suelen infectar a los salmones, como el céstodo *Eubothrium salvelini* y el piojo de mar *Lepeophtheirus salmonis*, comprometen las funciones osmorreguladoras y homeostáticas de los peces, respectivamente; lo que significa un grave daño para este grupo de peces de marcado comportamiento migratorio (Bjørn *et al.*, 2001).

La infección por parásitos puede alterar al comportamiento alimentario del pez a través de una disminución en la toma de alimento

causada por los efectos de la enfermedad, al mismo tiempo, se puede presentar una pérdida de biomasa y una reducción del crecimiento debido a la demanda energética que requiere el parásito. En este caso, la reorientación de los nutrientes desde el hospedero al parásito parece estar relacionada con la secreción de factores del crecimiento por parte de este último (Chin *et al.*, 2004). Algunos parásitos interfieren con la habilidad de los peces para atrapar a sus presas, como es el caso del trematodo *Diplostomum spathaceum*, el cual se localiza en el lente del ojo del pez, reduciendo no solo su capacidad visual, sino también su destreza para detectar a posibles depredadores (Padrós *et al.*, 2018).

Existen otros dos mecanismos en los que el comportamiento de los peces puede ser alterado por los parásitos: a) la estrategia de infección puede aprovechar características comportamentales pre-existentes para incrementar la eficiencia de transmisión y b) en ambientes de altas concentraciones de parásitos los peces pueden adoptar comportamientos que les permiten reducir el riesgo de infección al máximo. En el primer mecanismo, los parásitos adaptan el momento de su eclosión al comportamiento de su hospedero; tal es el caso de los tremátodos *Entobdella hippoglossi*

y *E. soleae* que infectan al fletán del Atlántico *Hippoglossus hippoglossus* y al lenguado común *S. senegalensis*, respectivamente. Ambas especies de parásitos presentan un patrón de eclosión según los cambios de intensidad de luz; sin embargo, estos pueden sincronizar el momento de la eclosión al periodo de descanso de sus respectivos hospederos, lo cual ocurre sobre el sustrato; el fletán es diurno y descansa en la noche, mientras que el lenguado común es nocturno y reposa en el día (Kearn, 2004).

En el segundo caso se presenta una primera línea de defensa contra la posibilidad de infección por parásitos compuesta por la resistencia de tipo comportamental; esta se compone de la selección del hábitat por parte del pez y por llevar a cabo acciones que directamente eviten o disminuyan la probabilidad de infección. La trucha arcoíris *O. mykiss* suele evitar zonas en donde haya presencia de caracoles de la familia Lymnaeidae, ya que estos son el primer hospedero intermedio del tremátodo *Diplostomum spathaceum* (Karvonen *et al.*, 2004). En especies que forman cardúmenes los miembros suelen evitar aquellos peces que evidencien infección. En un estudio con el pez espinoso *G. aculeatus* se ha evidenciado una menor tendencia a formar cardúmenes o re-

producirse con peces infectados por el hongo parásito *Glugea anómala* (Rahn *et al.*, 2018). Además, se sabe que, ante una enfermedad, los peces suelen suspender la gametogénesis y, con ello, la secreción de las hormonas que controlan la reproducción, lo cual conlleva, entre otros, a que no se lleven a cabo los comportamientos propios de la búsqueda de pareja, nidación, cortejo y desove (Timi y Poulin, 2020).

Existen varios mecanismos utilizados por los peces para reducir la infección, entre ellos se encuentra el frotarse contra el sustrato para desprender a los ectoparásitos; no obstante, dicho comportamiento representa un riesgo para el pez, ya que durante el movimiento de frotamiento el pez puede aumentar sus probabilidades de ser detectado por un depredador. Al mismo tiempo, el contacto con el sustrato puede ocasionar lesiones en la piel que causen una segunda infección por bacterias u hongos. Otro mecanismo de reducir la infección, especialmente en especies eurihalinas, es la migración de un ecosistema salino a uno continental y viceversa (Magnhagen *et al.*, 2008). Quizás uno de los mecanismos más estudiados es la simbiosis que se establece entre peces hospederos y peces o crustáceos limpiadores. Dicha relación es tan relevante que, ante la

ausencia de peces limpiadores, aquellas especies arrecifales que cumplen el rol de clientes disminuyen de tamaño, abundancia y diversidad, además de tener tasas mayores de infección por parásitos (Grutter *et al.*, 2018). La relación entre peces limpiadores y clientes se discute en el presente capítulo, apartado 4.3 Comportamiento cooperativo.

Contaminación

Dentro de los impactos antropogénicos más relevantes para la conservación de la fauna se encuentra la contaminación química, derivada de diversas actividades humanas y producida desde diferentes fuentes (doméstica, industria, agricultura). Por tanto, la naturaleza de dichos contaminantes es amplia, desde metales pesados y radioisótopos hasta productos farmacéuticos y productos de limpieza de uso diario. Al mismo tiempo, y con muchos menos estudios, se encuentra la contaminación acústica causada por sistemas de sonar, explosiones submarinas, ruido de motores, entre otros. El impacto de los contaminantes sobre la fisiología y comportamiento de los peces se ha investigado significativamente y, en algunos casos, las consecuencias se encuentran suficientemente documenta-

das, sea porque los peces son el grupo diana o porque este grupo ha sido utilizado como modelo de estudio.

Entre las sustancias que se han reportado por interferir con los procesos de aprendizaje se incluyen compuestos de distinta naturaleza y utilidad, el uso de algunos se ha prohibido y otros, por el contrario, se encuentran en auge con una presencia cada vez mayor en los cuerpos de agua. Ejemplo de estos contaminantes son los que están presentes en los antidepresivos, específicamente, la fluoxetina, la cual disminuye la eficiencia del aprendizaje (Grzesiuk *et al.*, 2024). Uno de los compuestos encontrados en diversos cuerpos de agua de los países en vías de desarrollo es el mercurio, el cual es utilizado para la extracción artesanal del oro; sus efectos nocivos sobre los peces han sido asociados especialmente con el desarrollo del sistema nervioso y la neurotoxicidad. Sin embargo, el mercurio también afecta al equilibrio y al proceso de aprendizaje condicionado (Henriques *et al.*, 2023). Por otro lado, experimentos con compuestos insecticidas como los clorpirifos han evidenciado su afectación sobre la capacidad de discriminación espacial de los peces (Levin *et al.*, 2003).

Existe una larga lista de compuestos cuya exposición causa alteraciones fisiológicas

y comportamentales en los peces; sin embargo, dado que la base fisiológica del comportamiento en este grupo es compleja y aún no se conoce en su totalidad, entender estas rutas de acción de los contaminantes no es una tarea sencilla. Como posibles bases de alteración se han planteado la actividad de la colinesterasa y el malfuncionamiento del sistema nervioso central. En el caso de la primera, es posible establecer una relación de causalidad cuando experimentalmente se expone un organismo a un determinado contaminante, y se mide la concentración de la colinesterasa y sus derivados. La inhibición de alguna de estas moléculas resulta en una toxicidad colinérgica que causa, entre otros, la reducción de la motilidad, la pérdida de equilibrio, movimientos descoordinados y un incremento en la frecuencia cardíaca. Los contaminantes asociados con este tipo de afectación están relacionados con los pesticidas del grupo de los organofosfatos y metales pesados como el cadmio (Beauvais *et al.*, 2001; Fernández-Vega *et al.*, 2002; Flammarion *et al.*, 2002).

En el funcionamiento del sistema nervioso central, los neurotransmisores monoamínicos (histamina, serotonina, adrenalina, dopamina, entre otros) pueden ser afectados por los contaminantes, ya que algunos pueden

atravesar la barrera sangre-cerebro causando un desbalance en la actividad neurológica. Este es el caso de varios componentes presentes en los pesticidas (lindano, cobre, zinc, entre otros) que han sido reportados por causar alteración en la locomoción, el balance y movimientos hiperactivos involuntarios (temblores) en los peces (Oliva *et al.*, 2008), así como también intervenir en la quimiorrecepción (Ward *et al.*, 2013), la osmorregulación y la gametogénesis (Mandal *et al.*, 2024). El efecto de los contaminantes sobre los órganos de los sentidos de los peces se ha documentado ampliamente en varias especies en las que se ha encontrado que el cobre, cadmio y detergentes presentes en aguas servidas impiden el correcto funcionamiento del sentido del olfato y del gusto, causando una disminución en su respuesta ante feromonas de alarma, una alteración en la detección del alimento y una reducción en la capacidad de reconocer a congéneres (Scott *et al.*, 2003; Sloman *et al.*, 2005; Paskin *et al.*, 2011; Dew *et al.*, 2014). La exposición a contaminantes como pesticidas y aquellos químicos presentes en las aguas servidas (detergentes, desinfectantes, insecticidas) puede disminuir la habilidad de los peces a detectar a sus depredadores y evitar ser consumidos (Bell, 2004; Riddell *et al.*, 2005),

al mismo tiempo que mostrar una tendencia a formar cardúmenes menos compactos para defenderse (Webber y Haines, 2003) y evidenciar una reducción en la eficiencia de captura de las presas (Samson *et al.*, 2001). Se ha encontrado que la afectación del sentido del olfato y la osmorregulación debida a la exposición a los contaminantes puede llegar a intervenir en las rutas de migración de los peces cuando estos son incapaces de reconocer la ubicación de sus acuíferos natales (Scholz *et al.*, 2000; Waring y Moore, 2004).

Según se ha mencionado, los contaminantes pueden llegar a alterar la gametogénesis de los peces. No obstante, estos compuestos pueden afectar de otras formas al comportamiento y fisiología reproductiva de este grupo a través de la reducción en la coloración corporal y en el comportamiento de cortejo, así como también afectar la concentración espermática y la actividad de preparación y mantenimiento del nido (Weber, 1993; Baatrup y Junge, 2001; Faheem y Bhandari, 2021).

En décadas recientes, ha surgido la preocupación por la contaminación de partículas derivadas del uso masivo del plástico. Los microplásticos y los nanoplásticos (MNPs) son partículas de un tamaño menor a 5 mm y 100 nm, respectivamente, que al parecer

se encuentran en la mayoría de los sistemas acuáticos del mundo, siendo los océanos los más afectados, debido a las dos toneladas métricas de plásticos que los ríos vierten en ellos cada año. Debido a su pequeño tamaño, los MNPs son fácilmente ingeridos por los organismos acuáticos en donde se terminan bioacumulando y biomagnificando en la red trófica. En los peces, se ha descubierto que los MNPs se concentran especialmente en los intestinos y branquias desde donde realizan su acción tóxica. Por ejemplo, se ha encontrado una correlación entre la presencia de MNPs y la afectación del balance de la microflora intestinal que ocasiona una disminución en la eficiencia de absorción de los nutrientes; al mismo tiempo, los nanoplásticos causan la inflamación del intestino (Jin, *et al.*, 2018; Junaid *et al.*, 2023).

Debido a sus características únicas, su composición hidrofóbica, tamaño, forma y las diversas transformaciones químicas que presenta durante su envejecimiento, los MNPs pueden, además, absorber contaminantes orgánicos, metales pesados, antibióticos y otros compuestos presentes en el agua. Esta característica puede hacer su impacto toxicológico más complejo, severo y difícil de estudiar. Hasta el momento, se ha observado que los

metales pesados asociados a MNPs ingresan al organismo donde pueden disociarse, siendo los metales pesados liberados en los órganos y tejidos desde donde se presenta su acción tóxica o, por el contrario, pueden llegar a ser excretados como resultado de dicha disociación (Cao *et al.*, 2024). Por otro lado, los MNPs pueden asociarse a antibióticos o incluso ser portadores potenciales de patógenos, lo cual representa una nueva y doble amenaza para la salud de los peces, por lo que es una actual línea de investigación (Cui y Smith, 2022; Jiménez-Arroyo *et al.*, 2023).

Cambio climático

A partir del siglo XVIII las actividades humanas relacionadas con el uso del carbón, petróleo y gas para la obtención de energía han causado una elevada emisión de gases de efecto invernadero que evitan la disipación del calor emitido por el Sol. El cambio climático se evidencia en alteraciones prolongadas de las temperaturas y los patrones climáticos. Actualmente, el planeta Tierra es 1,2 °C más caliente que hace 200 años, y la década pasada (2010-2020) ha sido la más caliente jamás registrada. Aparte del calentamiento global, las consecuencias del cambio climático incluyen

la acidificación de los sistemas acuáticos, sequías intensas, incendios forestales, aumento del nivel del mar, inundaciones, fuertes tormentas, entre otros (Intergovernmental Panel on Climate Change, [IPCC], 2023).

Teniendo en cuenta que la gran mayoría de los peces son ectotermos, se espera que los efectos del calentamiento global tengan una gran repercusión en su fisiología, con graves implicaciones a nivel de organismo, población y especie; por lo tanto, también es esperable un significativo impacto sobre la pesca. Hasta el momento, en los peces se han documentado tres respuestas ante el aumento de la temperatura de sus hábitats: 1) alteraciones en la distribución latitudinal de especies subtropicales y de aguas templadas con tendencia a moverse hacia los polos y, en caso de especies de aguas continentales, en dirección a ecosistemas de montaña de aguas de menor temperatura (Levine *et al.*, 2023; Masoumi *et al.*, 2024; Nuon *et al.*, 2024; Zhu *et al.*, 2024); 2) cambios en el tiempo y duración de las fases fenológicas (migraciones, desoves, cortejo) (Slesinger *et al.*, 2021; Albouy *et al.*, 2023; Angeles-Gonzalez *et al.*, 2024); y 3) reducción en el tamaño corporal (Gardner *et al.*, 2011; Verberk *et al.*, 2021). Aunque los mecanismos involucrados en estos cambios no se

encuentran del todo esclarecidos, se asume, por lo menos en parte, que estos responden ya sea a su plasticidad fenotípica o a procesos evolutivos de los peces (Rodríguez-Domínguez *et al.*, 2019). De gran interés es el efecto del calentamiento global sobre la determinación sexual de los peces, teniendo en cuenta que, en muchas especies, esta viene dada por el ambiente, especialmente por la temperatura, siendo el rango superior de este parámetro el factor que favorece el desarrollo masculino; por tanto, en las poblaciones de dichas especies se espera un posible desbalance en la proporción de sexos (Ospina-Alvarez y Pifferrer, 2008; Villamizar *et al.*, 2012a; Geffroy y Wedekind, 2020).

El actual proceso de acidificación de los ecosistemas acuáticos es el resultado de la incorporación del CO₂ proveniente de la atmósfera a una velocidad no antes vista. Es así como desde la revolución industrial el pH del océano ha descendido de 8,2 a 8,1 y, según las predicciones, para finales del presente siglo es probable que los valores disminuyan hasta en 0,4 unidades más. En la escala de pH, la cual es logarítmica, un descenso de una unidad equivale a un pH 10 veces más ácido, por lo tanto, las predicciones realizadas indican que al final del presente siglo el pH de

los océanos será 120 % más ácido que lo presentado en los últimos 20 millones de años (IPCC, 2023). De manera particular, el CO₂ emitido no permanece en el aire, sino que rápidamente se disuelve en los océanos a una concentración actual de 22 millones de toneladas al día; dicha absorción, que hasta hace poco se pensaba que era de gran beneficio para el equilibrio atmosférico, prontamente se descubrió que impactaba de manera importante a la química del agua. En los últimos 200 años, la acidez de los océanos ha aumentado en un 30 %, el mayor cambio que se ha presentado durante los pasados 500 millones de años; esta rapidez ha sobrepasado la capacidad de amortiguación de los ecosistemas acuáticos a través de los carbonatos presentes naturalmente en ríos y mares y, por supuesto, tampoco ha dado tiempo para que los mecanismos adaptativos de los organismos se pongan en marcha de manera exitosa. Como problema añadido tenemos que, si bien el proceso de acidificación del agua puede llegar a ser predecible, no así lo son los impactos biológicos, los cuales no empezaron a ser estudiados sino hasta el año 2003. Según los trabajos realizados hasta el momento, se sabe que las condiciones de acidificación son y serán aprovechadas por algunos organismos,

mientras afectarán a otros, incluso hasta causar su extinción, y más allá de la pérdida de la biodiversidad y del cambio en la estructura de las redes tróficas, también se pronostica un efecto importante en las pesquerías y la acuicultura, lo cual pone en riesgo a la seguridad alimentaria y sostenimiento de muchas comunidades costeras y ribereñas (Gattuso y Hansson, 2011).

El CO₂ que ingresa a los ecosistemas acuáticos rápidamente se combina con las moléculas de agua, formando ácido carbónico (H₂CO₃) que libera iones de hidrógeno, característica principal de los ácidos, la cual es tomada en cuenta para su medición en lo que conocemos como la escala de pH (número de iones H⁺ en una solución). Estos iones libres que ocasionan el descenso del pH de los sistemas acuáticos afectan al metabolismo de los organismos, ya que la mayoría de los procesos fisiológicos ocurren a rangos bastante estrechos de pH. Además, los iones libres de hidrógeno pueden unirse a otras moléculas presentes en el agua, afectando directamente a la estructura de gran variedad de especies. Por ejemplo, la constitución de los esqueletos de muchos organismos marinos depende de la unión del ión calcio con la molécula de carbonato (CO₃), sin embargo, el ión hidrógeno

tiene mayor afinidad con esta molécula y, por tanto, su unión (HCO₃ o bicarbonato) evita la formación del imprescindible carbonato de calcio, del cual dependen todos aquellos organismos que segregan conchas y esqueletos. En el caso de que haya aún más hidrógenos libres que moléculas afines, estos se unirán a las moléculas que ya hacen parte de las estructuras de los organismos, rompiendo las moléculas de carbonato de calcio, causando su disolución (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Duarte *et al.*, 2013; Menu-Courey *et al.*, 2019; IPCC, 2023).

La acidificación de los ecosistemas acuáticos afecta a la estructura de las redes tróficas, ya que beneficia a algunas especies e impacta negativamente a otras. En el caso del plancton, aquellos organismos fotosintéticos podrán aprovechar el aumento de la concentración de CO₂ para realizar sus procesos bioquímicos. Sin embargo, para aquellos organismos calcificadores como los cocolitofóridos el efecto será negativo (Orr *et al.*, 2005). La diversidad de formas de vida en la base de la cadena alimenticia y la manera particular en la que cada especie es afectada por la acidificación hace que las consecuencias ecológicas de este proceso sean extremadamente difíciles de predecir, y aún más si tenemos en cuenta

otros factores de estrés como el aumento de la temperatura, la exposición a contaminantes, la fluctuación de los niveles de oxígeno, entre otros (Hays *et al.*, 2005).

El pH es, además, una importante variable bioquímica de la que depende la mayoría de los procesos fisiológicos. Por ejemplo, en humanos una caída en el pH sanguíneo de 0,2-0,3 unidades puede causar el coma y la muerte (Gattuso y Hansson, 2011). De manera similar, el pH es crítico para el resto de las especies, especialmente aquellas que habitan en los ecosistemas acuáticos en donde las variaciones externas de pH pueden afectar la regulación ácido-base interna; de igual manera, el descenso de los niveles de pH modifica la química del carbonato, afectando los procesos de calcificación de las estructuras de los organismos (exoesqueletos, esqueletos, conchas, colonias) (Orr *et al.*, 2005; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Duarte *et al.*, 2013; Leo *et al.*, 2018; Lopes *et al.*, 2019; Maulvault *et al.*, 2019; Menu-Courey *et al.*, 2019). La acidificación del agua también tiene un efecto negativo en el comportamiento de los organismos, como se ha comprobado en moluscos, crustáceos y peces, tanto marinos como de agua dulce, los cuales evidencian una pérdida de las capacidades de detección de depredadores

y la puesta en marcha de los correspondientes mecanismos de defensa (Abboud *et al.*, 2018; Weiss *et al.*, 2018; Williams *et al.*, 2018). Aún más preocupantes son los efectos combinados de más de un factor estresante, además de la acidificación, el aumento de la temperatura, de compuestos químicos, entre otros (Hays *et al.*, 2005; Anlauf *et al.*, 2011).

En los peces, el descenso del pH causa un gasto energético extra debido a la necesidad de eliminar el exceso de compuestos ácidos del organismo; esta energía ya no estará disponible para otros procesos como el crecimiento, la reproducción o los eventos de migración. Un aumento leve en el pH es suficiente para alterar el comportamiento de los peces al no percibir de manera óptima sonidos u olores (Simpson *et al.*, 2011; Dixon *et al.*, 2015; Radford *et al.*, 2021). Los posibles escenarios del aumento de la acidificación del mar y de los ríos podrían ser un factor limitante para especies de importancia comercial como son el bacalao, el arenque y el pacú, en los cuales se han reportado afectaciones en su metabolismo, su desempeño locomotor, su fertilidad y su supervivencia, respectivamente (Kunz *et al.*, 2018; Leo *et al.*, 2018; Lopes *et al.*, 2019). Asimismo, las condiciones del proceso de acidificación afectan a la abundancia y dis-

tribución de varias especies de larvas de peces (Rana *et al.*, 2023).

Así como ocurre en los demás organismos, el efecto combinado de la acidificación con otros factores de estrés como la presencia de contaminantes de origen clínico (antibióticos y antidepresivos) alteran la fisiología, toxicología y comportamiento de los peces marinos (Maulvault *et al.*, 2018; 2019). Los efectos de la acidificación se han documentado incluso en ecosistemas considerados en alto nivel de conservación, como es el caso de la cuenca del río Amazonas, el cual ha presentado en las últimas décadas cambios en su perfil fisicoquímico como consecuencia del cambio climático (Oliveira y Val, 2017). Una de las especies nativas, el tambaquí (*Colossoma macropomum*), presenta un descenso en la mineralización de las estructuras óseas, ocasionando malformaciones y baja sobrevivencia durante la etapa larvaria, ante escenarios de acidificación y aumento de temperatura (Lopes *et al.*, 2019).

Los organismos acuáticos responden a las alteraciones ambientales de manera primaria, con cambios en su comportamiento, los cuales se regulan, a su vez, a través de procesos fisiológicos y bioquímicos. La capacidad de los organismos para contrarrestar, resistir o evitar el impacto del calentamiento del agua o la aci-

dificación reside en la activación de reacciones bioquímicas a nivel celular y en contar con la energía necesaria para ello. Por tanto, se presenta una elevación de la tasa metabólica y el aumento en la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS por sus siglas en inglés) y, con ello, el estrés oxidativo, el cual, además de causar efectos negativos sobre las biomoléculas, ha sido reportado por causar cambios en el comportamiento de los peces (ansiedad, problemas en el aprendizaje y la memoria) (Rodríguez-Dominguez *et al.*, 2019). Tanto el calentamiento como la acidificación del agua impactan a los peces a través de vías múltiples de estrés que aún no se han esclarecido; sin embargo, su efecto combinado afecta negativamente al crecimiento (Enzor *et al.*, 2017; Sswat *et al.*, 2018; Frommel *et al.*, 2019; Murray *et al.*, 2019; Alter y Peck, 2021), siendo, en algunos casos, la temperatura el elemento de mayor impacto, con la acidificación cumpliendo el papel de factor agravante (Pistevos *et al.*, 2015; Ong *et al.*, 2017).

Bienestar animal

En las últimas décadas se ha presentado un creciente número de investigaciones relacionadas con el bienestar de los peces y la forma

en que estos experimentan el dolor, el miedo y el estrés. Históricamente y en parte debido al tamaño relativo de su cerebro, los peces han sido considerados el eslabón más básico de los vertebrados en cuanto a la capacidad para llevar a cabo procesos cognitivos de aprendizaje y memoria, así como para tener emociones e incluso sentir dolor. Sin embargo, la información disponible hasta el momento da cuenta de lo opuesto y comprueba que los peces son organismos muchos más complejos, que están lejos de ser simples entes que responden a estímulos. Es así como en los capítulos anteriores se presenta la información existente acerca de los mecanismos a través de los cuales los peces registran, interpretan, aprenden y memorizan la información del medio externo, al mismo tiempo que diferencian entre congéneres y no congéneres, adoptan comportamientos adaptativos a través del aprendizaje social, recuerdan y ajustan las rutas migratorias, construyen relaciones de cooperación, entre otros. Algunas de estas capacidades y comportamientos han sido, hasta hace poco, asociadas únicamente a los mamíferos y, en algunos casos, a las aves; sin embargo, y a pesar de su pequeño cerebro, los peces demuestran un gran número de funciones

mentales complejas que hasta ahora empiezan a entenderse.

Teniendo en cuenta que los peces sienten miedo, dolor y situaciones de estrés, y que gran variedad de especies sostienen dos actividades económicas de gran relevancia como son la pesca y la acuicultura, las cuales producen 91 y 96 toneladas métricas al año de peces, respectivamente (FAO, 2023), surgen varias preguntas relacionadas con la forma en la que estos deben ser sacrificados, la ética y moral de la pesca recreacional y deportiva, y las condiciones en las que ciertas especies son masivamente explotadas, transportadas y cultivadas para la acuicultura y la acuicultura. Además de ser aprovechados como alimento y recreación, los peces son un importante modelo de investigación, ocupando el tercer puesto en investigaciones clínicas, fisiológicas y comportamentales después de las ratas y los ratones. Lamentablemente, las regulaciones éticas y de bienestar animal que existen hasta el momento en los países desarrollados para mamíferos, aves y reptiles, no suelen ser aplicadas a los peces; y en el caso de los países en vías de desarrollo, la existencia, aplicación y vigilancia de regulaciones para evitar el sufrimiento de cualquier animal son parte de una lejana utopía.

¿Sienten los peces dolor y estrés?

Las emociones en los peces no suelen ser aparentes, ya que estos no realizan expresiones faciales que demuestren sus estados anímicos, y muchas especies no emiten sonidos evidentes al oído humano. Sin embargo, se han registrado cambios sutiles en la posición de las aletas, la coloración y la locomoción como respuesta a estados de miedo, estrés o enfermedad (Ashley y Sneddon, 2008; Nunes *et al.*, 2018; Polverino *et al.*, 2022).

Por sorprendente que parezca, los estudios empíricos dirigidos a evaluar la capacidad de los peces a sentir dolor iniciaron con Rose en el año 2002; hasta esa fecha se pensaba que los peces carecían de un sistema reflejo de detección de estímulos de lesiones y daños físicos potenciales que resultan en una sensación de malestar. Dicho sistema fisiológico, regulado por el sistema nervioso central, brinda a los organismos la capacidad de la nocicepción. A partir de Rose (2002), los estudios realizados han identificado y descrito la existencia, localización y propiedades de los nociceptores en los peces. Utilizando técnicas neuroanatómicas y electrofisiológicas se han logrado identificar fibras C y A-delta, las cuales actúan como nociceptores en mamíferos (Sneddon *et al.*, 2003).

Estas fibras tienen como función la detección de estímulos mecánicos, térmicos y químicos. Las fibras C son amielínicas, de conducción lenta, contribuyendo a una sensación de dolor sordo, pulsátil o crónico; las fibras A-delta son mielinizadas, de conducción rápida y transmiten el dolor agudo, localizable y breve. A pesar de que las fibras C se encuentran en menores cantidades que en los demás vertebrados, el número de fibras A-delta y su distribución indican la capacidad de los peces de señalar el dolor de manera rápida. La disparidad entre la nocicepción de los peces y los vertebrados terrestres puede estar basada en el medio en el que estos se desarrollan, ya que los peces no experimentan daños por la fuerza de la gravedad ni por temperaturas extremas ni contacto con químicos abrasantes (Rose *et al.*, 2012).

Los estudios de las vías neuroanatómicas de los peces tanto en el sistema nervioso central como en el periférico indican un alto nivel de conservación en comparación con los mamíferos, existiendo numerosas conexiones entre el tálamo y las áreas corticales, lo cual evidencia la existencia de un sistema de procesamiento del dolor (Sneddon *et al.*, 2003). Al infligir una sensación molesta se ha podido observar el aumento en la actividad del cerebro, la cual se reduce al suministrar medicamentos

analgésicos (Dunlop y Laming 2005; Nordgreen *et al.*, 2013; Mettam *et al.*, 2011; Sneddon, 2011). Además de las respuestas fisiológicas al dolor, existe suficiente documentación que comprueba la capacidad de los peces a evitar activamente experiencias, zonas y acciones que les haya causado dolor en el pasado, así como también demostrar hiperventilación opercular, movimientos de golpeteo con la cola y cambios en las conductas de natación (Dunlop *et al.*, 2006; Yoshida y Hirano, 2010; Roques *et al.*, 2012; Alves *et al.*, 2013; Koyana *et al.*, 2021; Lal *et al.*, 2024).

Cuando un agente causante de estrés es percibido por los peces se activan zonas en el hipotálamo iniciando una cascada de reacciones que ocurren en las fibras simpáticas del tronco cerebral y la médula espinal. La glándula interrenal (riñón cefálico) libera catecolaminas (noradrenalina y, especialmente, adrenalina) al torrente sanguíneo para iniciar la respuesta ante el factor de riesgo. El aumento en la concentración de adrenalina en plasma ocasiona, a su vez, un incremento en la tasa de ventilación y, en general, en todo el metabolismo aerobio. Como se ha visto en el capítulo 3, las situaciones de estrés activan el eje HPI, cuya cascada molecular termina con la liberación de cortisol, dependiendo del tipo

y de la intensidad del agente estresor (Doyon *et al.*, 2006). Esta reacción se conoce como respuesta primaria a un evento de estrés a partir de la cual se presenta la cascada hormonal correspondiente a la respuesta secundaria. En esta fase, se lleva a cabo una movilización de las fuentes de energía (glucógeno) hacia el torrente sanguíneo, aumentando la concentración de glucosa circulante y, así, el potencial para realizar una actividad abrupta de huida o agresión. Dependiendo del nivel de actividad necesario se estimula de manera correspondiente al sistema cardiovascular para la toma y distribución de oxígeno; cuando la respuesta implica un alto esfuerzo, el sistema pasará al metabolismo anaerobio que trae consigo el incremento de lactato en plasma. Además, el balance osmótico bajo condiciones de estrés se ve afectado debido a la acción de la adrenalina sobre la circulación de la sangre en las branquias y su permeabilidad, favoreciendo el flujo de agua dentro o fuera del organismo, dependiendo de la salinidad ambiental. Teniendo en cuenta lo anterior, el nivel de cortisol, glucosa, lactato, pH, iones y sales son tenidos en cuenta como indicadores del estrés en los peces (Shahjahan *et al.*, 2022).

El sector de la acuicultura es uno de los más interesados en desarrollar metodologías

diagnósticas de estrés en los peces no solo para mantener óptimas sobrevivencias y tasas de crecimiento, sino también para detectar posibles problemas en la calidad del agua demostradas por cambios comportamentales y fisiológicos. Dentro de los sistemas desarrollados para este fin se encuentra el reconocimiento de patrones de estrés comportamental basados en visión artificial (*machine vision*) y sensores de movimiento, los cuales, según su capacidad, registran y analizan, con softwares especializados, comportamientos de locomoción, velocidad y duración de los desplazamientos, así como también la frecuencia respiratoria, movimientos de aletas, color corporal, entre otros. Por otro lado, la telemetría acústica es un método aplicable tanto en la acuicultura como en las pesquerías y los monitoreos de conservación de poblaciones. A través de la emisión de etiquetas digitales previamente implantadas (cuerpo, cola o branquias) se emiten señales en tiempo real relacionadas con la distribución, trayectoria y patrones de actividad. Este método ha sido útil para comprobar los efectos de variables ambientales relacionadas con el cambio climático (temperatura, oxígeno disuelto, salinidad) y la contaminación (Taylor *et al.*, 2018; Trancart *et al.*, 2019; Li *et al.*, 2022).

Lineamientos para el bienestar animal

A pesar de que el término «bienestar animal» ha sido ampliamente difundido e incluido en la legislación de la mayoría de los países, no siempre existe claridad sobre lo que este significa ni mucho menos cómo se puede evaluar. El indicador de bienestar animal utilizado tradicionalmente en los peces es la tasa de crecimiento, el cual deja por fuera otros factores fisiológicos y comportamentales importantes; por ejemplo, un animal de gran peso puede estar utilizando la energía en el desarrollo de tejido graso o reproductivo (madurez temprana) en lugar de aumentar su masa muscular, como sería deseable. En 1979, el Consejo del Reino Unido para el bienestar de animales cultivados publicó los cinco principios (Cinco Libertades) para asegurar el buen manejo de animales de cultivo:

1. Libre de hambre y sed: acceso permanente a agua y dieta apropiada.
2. Libre de malestar: vivir en un ambiente apropiado.
3. Libre de dolor, lesiones o enfermedades: prevención o diagnóstico rápido y tratamiento.

4. Libre para expresar su comportamiento natural: acceso a suficiente espacio, compañía adecuada.
5. Libre de miedo y estrés: asegurar las condiciones de mantenimiento para evitar el sufrimiento mental.

En muchos países, las Cinco Libertades y lineamientos derivados se aplican tanto a animales terrestres como a los peces, sin embargo, evaluar cada uno de estos puntos representa una complejidad agregada en la acuicultura, razón por la que se han desarrollado diferentes herramientas, nombradas en la sección anterior. Al mismo tiempo, se han diseñado guías de indicadores de bienestar que fácilmente pueden ser aplicados en las granjas, no obstante, el punto de partida para ello reside en mantener un monitoreo constante de los peces que, en granjas que producen toneladas de peces, no siempre es posible (Kristiansen *et al.*, 2020).

Factores de estrés en especies de interés comercial

En cuanto al manejo de los peces por las pesquerías, no existen muchos estudios sobre el bienestar de los peces que soportan esta

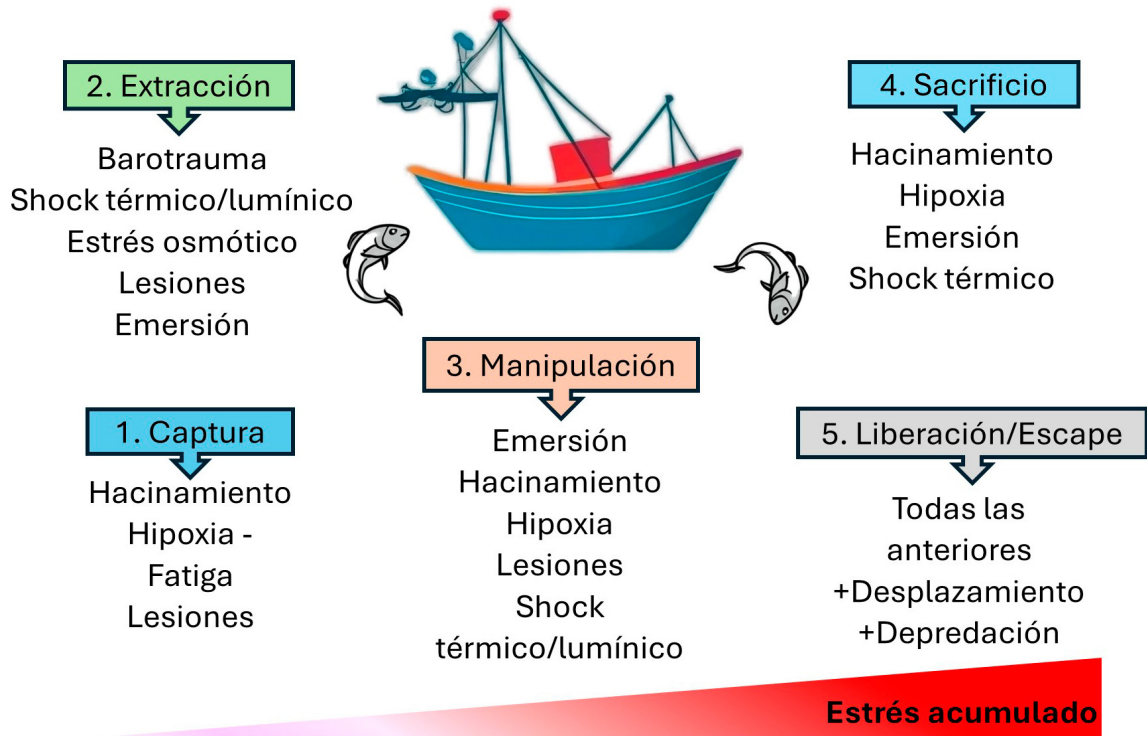
actividad, contrario a la cantidad de textos, avances y tecnologías aplicadas en la acuicultura respecto al bienestar de los peces, su manipulación y métodos de sacrificio. En las pesquerías se ha prestado poca atención a las prácticas de bienestar animal por diversas razones, entre las cuales podemos nombrar que las especies sean consideradas poco carismáticas, que esta sea una industria altamente conservadora en la que muchos no encuentran sentido a preocuparse por animales que se van a sacrificar, y que las pesquerías son un componente imprescindible para la seguridad alimentaria de muchas comunidades de países en desarrollo, por lo que la implementación de restricciones y prohibiciones en este sentido parece políticamente inaceptable. Afortunadamente, la ciencia ha encontrado una razón de enorme fuerza para fomentar las buenas prácticas en las pesquerías: el estrés sufrido por el pez previo al sacrificio reduce la calidad de la carne. Además de ello, en las pesquerías existe la necesidad de mantener el pescado en sus mejores condiciones, evitando daños morfológicos y conservando su frescura, lo que, en principio, evitaría el sufrimiento y el maltrato durante la captura y sacrificio. Sin embargo, el estrés generado por las pesquerías es en muchos casos

multifactorial, inherente a cada tipo de arte de pesca y acumulativo (Figura 14).

Vía de factores de estrés causados por las pesquerías (algunos compartidos con las

prácticas de cosecha en acuicultura) teniendo como paso inicial la captura y finalizando con los posibles eventos de escape o liberación (pesca deportiva)

Fig. 14. Vía de factores de estrés causados por las pesquerías (algunos compartidos con las prácticas de cosecha en acuicultura) teniendo como paso inicial la captura y finalizando con los posibles eventos de escape o liberación (pesca deportiva).



Fuente: Breen y Catchpole (2021).

Según la biología de cada especie se aplica una estrategia de captura distinta. Aquellas especies que se desplazan a lo largo de la columna de agua realizan migraciones o tienen hábitos netamente pelágicos suelen ser capturadas pasivamente con redes de enmalle y trasmallos o activamente con redes de cerco. Ambos tipos de redes se caracterizan por tener una baja visibilidad de manera que no son detectadas por los peces y estos nadan hacia ellas quedando atrapados. En este momento se presentan múltiples intentos de escape en donde es común que se causen abrasiones, asfixia y fatiga. La tasa de sobrevivencia de peces que logran escapar a estas artes de pesca es altamente variable, ya que depende de la biología de cada especie (Uhlmann y Broadhurst, 2015). En la captura activa con redes, las cuales son usadas también para la cosecha en acuicultura, estas suelen dirigirse a cardúmenes de especies pelágicas, por lo que es común que se presenten lesiones al chocar con las redes y contra otros peces. A medida que el cerco se cierra, la densidad de peces en su interior aumenta, por lo que se presentan lesiones por compresión y aplastamiento, al mismo tiempo que disminución de la capacidad ventilatoria y asfixia. En este punto existe una alta tasa de mortalidad en

aquellos peces que logran escapar (Roth y Skåra, 2021).

Para especies demersales o asociadas a los fondos se suelen utilizar jaulas con cebo en donde no es común que se presenten los factores de estrés y lesiones mencionados en las artes de pesca anteriores, sin embargo, estas suelen aparecer a partir de los procesos de extracción (Nichol y Chilton, 2006). Las especies sésiles y demersales de poco movimiento se capturan con redes de arrastre que activamente encierran a los peces causando todas las lesiones y daños nombrados anteriormente, más la posibilidad de barotraumas (Wong y Yong, 2020). La captura con anzuelos de especies pelágicas tanto por las pesquerías comerciales como por la pesca deportiva representan el método más traumático para los peces debido a las lesiones directas causadas en los labios, interior de la boca, agallas, esófago o estómago. Incluso, a veces, los peces son accidentalmente atrapados cuando pasan cerca al anzuelo, causando daños en aletas, piel y músculo. Todas las heridas tendrán un nivel de severidad dependiendo de varios factores como el tipo de anzuelo y cebo, el método de pesca (activo o pasivo), el tamaño de la boca y la energía generada por la lucha y el arrastre. La extracción, por tanto, es un factor

que aumenta el daño de la captura y de causar fatiga, barotrauma (ruptura de la vejiga natatoria, embolia, exoftalmia, burbujas en la piel) (Veldhuizen *et al.*, 2018).

Una vez extraídos de su medio y removidos del arte de pesca, los peces son clasificados; para ello se requiere un cierto nivel de manipulación. En este punto, una gran parte de la captura resulta ser descartada debido a su bajo valor comercial, su tamaño o su especie. La sobrevivencia de estos peces depende en gran manera de los daños y lesiones ocurridos en los pasos anteriores (captura, extracción, clasificación), del lugar y método usado para regresarlos al agua y de la resiliencia del animal. Por lo anterior, se ha realizado una gran cantidad de investigación e innovación dirigida a mejorar la selectividad de las artes de pesca de manera que se logre reducir al máximo la pesca incidental (Kristiansen *et al.*, 2020). En la pesca deportiva, la mejor alternativa para liberar al pez es quitarle el anzuelo sin sacarlo del agua; sin embargo, es común sacar al pez con una red o toalla o simplemente sacar al pez con las manos tomándolo por las agallas; esta última, realizada apropiadamente representa la alternativa que menor daño causa al pez en términos de lesiones en la piel y pérdida de mucus corporal. La liberación del pez

y su posterior sobrevivencia dependerá de todos los sucesos anteriores, de la resiliencia de la especie y del estado del individuo; las tasas de sobrevivencia por tanto pueden variar significativamente, ya que, además de los posibles daños y nivel de estrés, el pez debe enfrentar los desafíos del desplazamiento y el entrar a un posible nuevo territorio donde se deberá enfrentar a un potencial riesgo de ser depredado (Veldhuizen *et al.*, 2018).

El sacrificio, como es aplicado en los demás animales usados para consumo humano, debe regirse por el principio de evitar el sufrimiento al máximo utilizando métodos que dejen al animal rápidamente inconsciente antes de su muerte. Sin embargo, esto no se suele aplicar en la mayoría de los casos, ya que la muerte, en el caso de las especies pequeñas, se suele presentar durante el eviscerado, sin que haya un paso anterior. En el caso de especies medianas y grandes, estas son clasificadas e introducidas en contenedores con hielo donde mueren por hipoxia al quedar paralizados sin poder respirar. Anteriormente se pensaba que sumergir a los peces en agua con hielo era una forma inocua de sacrificio, además de ser económicamente viable y fácil de aplicar; sin embargo, los indicadores plasmáticos de estrés (glucosa, lactato, cortisol)

encontrados en los peces durante esta etapa, sugieren lo contrario, llamando la atención de los investigadores para encontrar otras alternativas de sacrificio (Wahlteinez *et al.*, 2024). En la acuicultura se han desarrollado varios métodos de aturdimiento como son el eléctrico (descarga eléctrica), la percusión manual en la cabeza, exposición a CO₂ y uso de anestésicos. Estos dos últimos métodos no son permitidos o aplicables debido, ya sea a la posibilidad de encontrar restos del anestésico en el pescado o a que los peces han demostrado un alto nivel de estrés al ser expuestos a concentraciones de CO₂. Los demás métodos de aturdimiento son más o menos utilizados dependiendo de la especie y, por tanto, de la efectividad, ya que existe una significativa probabilidad de fallar el impacto y además de causar daños corporales que impedirán la comercialización del pez entero. Asimismo, se ha reportado que el aturdimiento puede causar únicamente la parálisis del animal, siendo este eviscerado mientras se encuentra plena-

mente consciente (Hjelmstedt *et al.*, 2024). En el caso de especies pelágicas de gran tamaño, como son los atunes, en la acuicultura estos se suelen sacrificar con armas de fuego, disparando desde el bote; este método no ha sido lo suficientemente investigado, pero se intuye que la complejidad de dicha práctica resultará en impactos que no causan la muerte inmediata. El sacrificio en la pesca deportiva debe ser al mismo tiempo un evento rápido y efectivo como, por ejemplo, la decapitación, golpe firme en la cabeza o punzamiento del cerebro. No obstante, estas prácticas no siempre son aplicadas, y en la mayoría de los casos los peces mueren lentamente por asfixia y/o hipotermia (Holmes, 2020). Hasta el momento, el método más aceptado es aquel que involucra el aturdimiento irreversible, sea cual sea el método utilizado; estas prácticas deben realizarse por personal entrenado para asegurar la efectividad de las mismas y evitar mayor sufrimiento en el animal (Kristiansen *et al.*, 2020; Sundell *et al.*, 2024).

Capítulo 5. Métodos de estudio del comportamiento

El estudio del comportamiento de los peces es crucial para entender una gran variedad de procesos de naturalezas distintas; puede indicarnos sobre el estado fisiológico de los peces, de su entorno y la forma en que podemos aprovechar dicho recurso de la mejor manera. El seguimiento de las poblaciones silvestres, su biología, su distribución, sus patrones migratorios, nos brinda información valiosa para esclarecer las consecuencias del cambio climático, la sobreexplotación y la contaminación. En el campo de la acuicultura, el estudio del comportamiento de los peces permite establecer el protocolo de cultivo para cada caso, según los hábitos de cada especie. Tradicionalmente, el comportamiento de los peces se ha estudiado mediante la inspección visual, la cual no siempre puede hacerse en el medio natural, incluso bajo condiciones de laboratorio suele ser dispendiosa. La información colectada a través de etogramas, registros visuales y acústicos digitales suele conformar un alto número de datos de difícil análisis y alta cuestionabilidad. El gran talón de Aquiles que han enfrentado los investigadores al estudiar y reportar sus hallazgos acerca del comportamiento animal ha sido las metodologías empleadas, ya que, entre otras dificultades, no es fácil lograr un acercamiento suficiente a los sujetos estudiados como para obtener resultados concretos sin llegar a alterar su comportamiento natural. En la actualidad, la investigación sobre la cognición animal ha logrado sobrepasar importantes obstáculos y paradigmas relacionados especialmente con la posición antropocéntrica, la visión del hombre como único ser pensante, y la constante comparación entre la mente superior humana y la inferior y simplista mente animal. La biología del comportamiento y, específicamente, la etología, nacida en el siglo veinte, con los estudios de Konrad Lorenz, Karl von Frisch y Nikolaas Tinbergen, ha evolucionado hacia un campo que abarca numerosas especies, metodologías, ambientes y, sobre todo, que implementa un aceptado rigor experimental para lograr responder a diversas preguntas

acerca de la cognición en animales como, por ejemplo, su evolución, su ontogenia, su función y sus bases mecánicas (Healy, 2019).

La acuicultura ha sido uno de los motores más importantes en el desarrollo de herramientas y tecnologías de estudio del comportamiento de los peces, ya que permite contar con información necesaria para la toma de decisiones y la óptima administración de la actividad. El correcto monitoreo de los sistemas de cultivo facilita la identificación de patrones anormales de conducta que pueden indicar problemas en la calidad del agua, la alimentación, el estrés o el inicio de alguna enfermedad. Históricamente, esto se ha llevado a cabo por los operarios de las granjas que, según su disponibilidad y compromiso, desarrollan un conocimiento empírico y suficiente que les permite diferenciar una conducta normal de una anormal. Lamentablemente, esta forma de evaluación y diagnóstico es poco confiable y difícilmente mejorable debido al esfuerzo humano que requiere. Por esta razón, se han desarrollado los sistemas digitales autónomos, que se tratarán a continuación, tanto para estudios en campo como bajo condiciones de laboratorio.

En la actualidad existen sensores de visión, acústicos y biosensores que se aplican en

condiciones experimentales o de cultivo. Los primeros se desarrollaron inicialmente para su uso en condiciones experimentales como una forma de seguir en las trayectorias de desplazamiento de los peces de una manera no invasiva, sin embargo, pronto aparecieron diversas problemáticas para su uso masivo en granjas debido a que estos sistemas de detección visual necesariamente necesitan de sistemas de iluminación (diurna o nocturna con luz infrarroja), y la obtención de imágenes de óptima resolución, contraste y bajo ruido. A esto se puede añadir los desafíos de capturar imágenes en sistemas de cultivos intensivos donde el reconocimiento de cada individuo resulta ser problemático. Los sensores acústicos, por su parte, y las correspondientes metodologías hidroacústicas, son también métodos no invasivos que a diferencia de los sensores visuales son útiles bajo condiciones de alta turbidez del agua y ausencia de luz; no obstante, el costo de los hidrófonos y el software es más elevado. Por otro lado, los biosensores son dispositivos analíticos que brindan información acerca de la fisiología y el comportamiento de los peces, pero su naturaleza invasiva (implantes) requiere de una significativa manipulación de gran cantidad de peces (Cui *et al.*, 2024).

Estudios clásicos, dirigidos y comparativos

La investigación en el laboratorio se realiza bajo el máximo nivel de control de variables abióticas (parámetros ambientales, instalaciones, instrumentación, unidades experimentales) y bióticas (número y condición de los organismos de estudio), al mismo tiempo que la aplicación del método científico, el aseguramiento de la robustez de los resultados y su replicabilidad. Una vez establecidas las condiciones anteriores, los bioensayos pueden hacer uso de distintas herramientas, algunas de ellas diseñadas para otros modelos de vertebrados terrestres. En el caso de los laberintos, acuarios seccionados o tubos, estos pueden evaluar parámetros como la atención, la memoria, la discriminación del color, la locomoción, la capacidad de selección del entorno, el estrés, entre otros, bajo diferentes condiciones ambientales, toxicológicas y fisiológicas (Levin y Cerutti, 2009; Gould, 2011; Lamb *et al.*, 2012; Lucon-Xiccato y Bisazza, 2017; Hope *et al.*, 2019; Jones *et al.*, 2023).

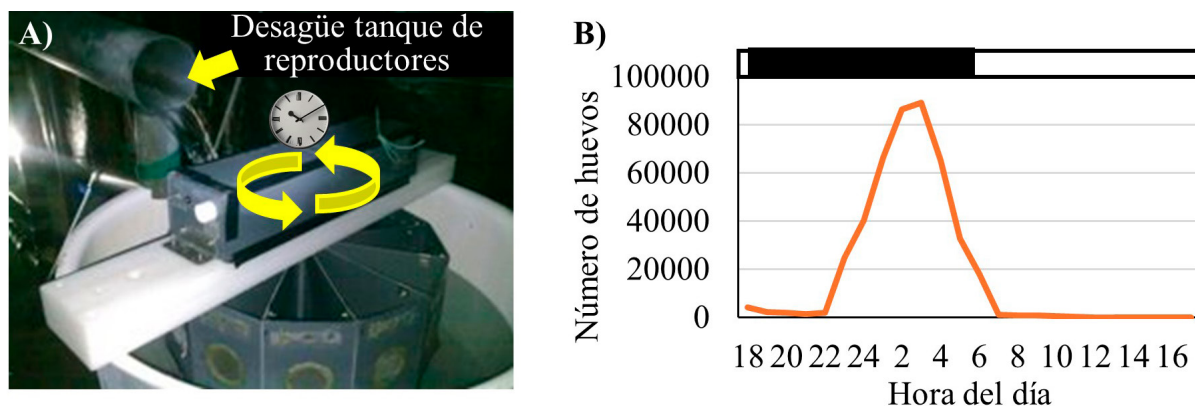
Algunas variables se han medido con aparatos cilíndricos de rotación que permiten evaluar la capacidad de escape y exploración

de los peces ante diversas amenazas, teniendo como factor a diversos compuestos químicos y agentes físicos que pueden o no influenciar en su respuesta; al mismo tiempo, estos aparatos pueden servir para la descripción del desarrollo óptico y de reflejo cuando se aplican durante las primeras fases de vida de los peces (Darland y Dowling, 2001; Neuhauss, 2003). Cuando se le añaden segmentos a un cilindro y a este se le ajusta un temporizador de manera que el cilindro rote cada cierto tiempo haciendo que cada segmento del cilindro se ubique en la boca de salida del tanque de peces en reproducción en un tiempo determinado es posible describir el ritmo diario de puesta de la especie de estudio, tal y como ha sucedido con el lenguado senegalés *S. senegalensis* y la lubina europea *D. labrax* (Oliveira *et al.*, 2009; Villamizar *et al.*, 2012b) (Figura 15).

El uso de acuarios segmentados y túneles ha sido útil para una gran cantidad de estudios, entre los cuales se encuentra la evaluación de las capacidades sensoriales de los peces bajo condiciones de acidificación (Dixson *et al.*, 2015; Flannery y Bjorkstedt, 2024). Al mismo tiempo, estos sistemas segmentados han sido usados para exponer a los peces a varios tipos de compuestos, como es el caso de la cocaína y la metanfetamina en el estudio del

acondicionamiento comportamental y descripción de síntomas de la adicción (López-Patiño *et al.*, 2008; Horký *et al.*, 2021). Con este tipo de unidades experimentales compartimentadas se logró por primera vez comprobar científicamente la existencia del aprendizaje asociativo mediante el condicionamiento negativo (Gleason *et al.*, 1977).

Fig. 15. Uso de cilindro rotatorio (temporizador) con segmentos para la recogida de huevos según la hora del día (A). Ritmo diario de puesta según el conteo de huevos recogidos del cilindro (B).



Fuente: elaboración propia.

Los comportamientos de ansiedad y estrés han sido estudiados cuando se somete a los peces a un nuevo entorno (acuario o tanque), encontrando que las respuestas ante esta situación son similares a las descritas en roedores bajo condiciones semejantes. En el caso del pez cebra, este suele nadar al fondo del nuevo recipiente, manteniéndose allí

por varios minutos realizando movimientos frenéticos; gradualmente, se habitúa a las nuevas condiciones y se desplaza hacia arriba donde normalmente suele distribuirse. Se ha encontrado que la nicotina es un componente capaz de alterar este comportamiento de habituación, ya que bajo su influencia los peces no realizan los comportamientos

de ansiedad en el fondo del contenedor (Levin *et al.*, 2007).

Cuando se colocan acuarios cerca, se pueden estudiar diversos comportamientos sociales basados en la visión y en ausencia de señales químicas, eléctricas y auditivas. Entre dichos comportamientos se encuentran aquellos relacionados con las jerarquías, como es el caso de los cíclidos, los cuales presentan un marcado comportamiento agonístico durante el periodo en el que se establece el rango y el territorio dentro del grupo. En dicho momento existen un repertorio de señales de distinta naturaleza (coloración, locomoción, posicionamiento de aletas) que han sido estudiadas con el fin de conocer los mecanismos por los cuales se establecen las dominancias y subordinaciones (Brandão *et al.*, 2021).

Dentro de los estudios en campo se pueden mencionar aquellos dirigidos a dilucidar los patrones migratorios de las especies a través del análisis isotópico de los otolitos, procedimiento que puede ser complementario a los monitoreos acústicos. Los otolitos son estructuras que se encuentran en el oído interno de los peces y cuyo incremento paulatino de carbonato de calcio puede ser usado para establecer la edad aproximada de los peces. Además, en los otolitos se pueden identificar diversos

eventos comportamentales y fisiológicos importantes, ya que la composición química de estos refleja el ambiente en el que los peces han estado. En los otolitos, el isótopo estable del oxígeno $\delta^{18}\text{O}$ está influenciado por la temperatura y la salinidad, por lo que el análisis de este isótopo (SIA) puede informar acerca de las migraciones de especies eurihalinas (Sakamoto *et al.*, 2024). Por otra parte, el isótopo estable del carbono $\delta^{13}\text{C}$ refleja la influencia de factores como el carbón inorgánico disuelto, la dieta y la tasa metabólica. En peces cultivados, estos suelen mantenerse en sistemas altamente aireados y, aunque su alimentación constante permite un crecimiento rápido, está compuesta, en parte, por material terrestre, lo cual ocasiona menores valores de $\delta^{13}\text{C}$. Teniendo en cuenta lo anterior, el estudio de los otolitos y estos isótopos ha sido aplicado en aquellas áreas donde se desarrolla la acuicultura intensiva y se hace necesario identificar organismos provenientes de las granjas que posiblemente hayan escapado al medio natural (Nazir *et al.*, 2023). El análisis de isótopos estables tiene otras aplicaciones en el estudio de la ecología trófica de los peces. Esta técnica es, en muchas ocasiones, complementaria a los análisis de contenido estomacal con identificación taxonómica y/o molecular de

las presas. En este caso, se utilizan los isótopos del carbón ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{12}\text{C}$) y del nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{14}\text{N}$) para dilucidar las fuentes de alimento de una especie diana (Cicala *et al.*, 2024).

Tecnologías electrónicas y digitales

Sistemas de visión

El monitoreo visual de los desplazamientos realizados por los peces es, quizás, el más utilizado, teniendo como objetivo el identificar aquellos peces que realicen desplazamientos (velocidad, trayectoria, inmovilidad) anormales, es decir, que se salgan del patrón de comportamiento común previamente establecido para una especie y entorno. Estas técnicas parten de un principio básico que infiere que aquellos peces que realizan desplazamientos anormales pueden ser indicadores de enfermedad, estrés, problemas en la calidad del agua, entre otros (Xu *et al.*, 2024). Las tecnologías de sensores visuales, por tanto, deben superar desafíos como las pequeñas diferencias individuales, ambientes complejos y elementos de calidad de imagen que algunas veces dificultan el discernir entre individuos, presas vivas y elementos del fondo. Existen dos tipos de sensores visuales, de dos (2D)

o tres (3D) dimensiones, siendo el primero utilizado para ambientes de poca profundidad de agua donde la locomoción del pez se puede representar en un eje de coordenadas x, y. El seguimiento en 3D, por tanto, tiene en cuenta la profundidad de la columna de agua y el desplazamiento espacial que el pez puede llegar a hacer en ella; en este caso, el movimiento se representa en un eje de coordenadas x, y, z (Shreeshha *et al.*, 2023).

En el seguimiento 2D existen tres categorías que involucran diferentes técnicas; la primera se basa en algoritmos clásicos para el monitoreo de parámetros y modelos de desplazamiento preestablecidos en la red (*online*). Si bien es una técnica que permite un seguimiento estable, especialmente útil en ambientes complejos (turbidez, corrientes), los movimientos abruptos y cambios de postura rápidos de los peces pueden causar fallas en la identificación de sus patrones de locomoción. Como solución a ello, se han creado algoritmos adaptativos (ASMS, Toxld) que tienen en cuenta las características fenotípicas del pez como son su forma y color con el fin de focalizar el seguimiento, incluso en condiciones de poca iluminación, cambios de postura y fondos complejos. Estos algoritmos adaptativos transforman el registro de cada

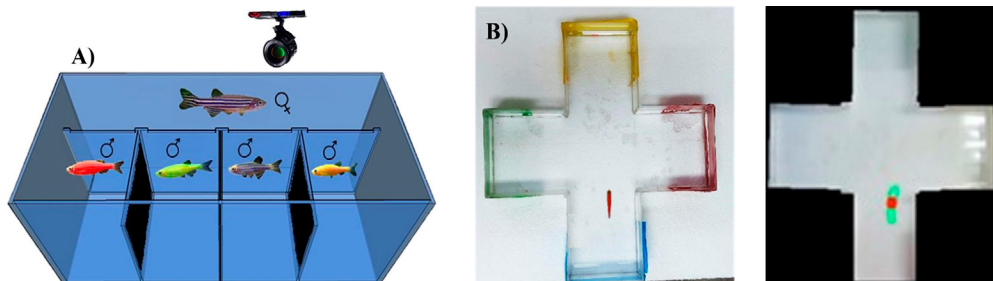
pez en imágenes binarias que estiman umbrales para cada píxel en función de su región adyacente. Estas técnicas han sido útiles para monitorear peces de pequeño tamaño a bajas densidades. Toxld tiene una mayor capacidad de reconocimiento individual, pero su rango de error aumenta a medida que incrementa el número de peces a estudiar. La creación de filtros tipo Kalman ha permitido el monitoreo de la actividad de los peces dentro de un entorno altamente dinámico, dicha tecnología se aplica en los algoritmos SORT y deep-SORT (monitoreo simple y en línea a tiempo real). Estas dos tecnologías son, hasta el momento, de las más populares para el monitoreo de la actividad de los peces. Por último, las tecnologías de aprendizaje profundo (TBD, idTracker) permite entrenar al sistema con sets de datos de gran tamaño de manera que sea más sencilla la identificación de patrones anormales de desplazamiento y el registro pormenorizado de cada pez dentro de su grupo. Estas herramientas han sido usadas ampliamente bajo condiciones de laboratorio como de cultivo en sistema de tanques; y para el seguimiento en ecosistemas marinos, los métodos de clase múltiple y tiempo real (YOLOv4) aplican una tecnología más avanzada para el registro de movimiento

y conteo que elimina el ruido causado por el oleaje y las fluctuaciones de iluminación. Otras herramientas novedosas que han aparecido como resultado del rápido avance de la informática, son aquellas que han mejorado la rapidez de captura y calidad de la imagen (SiamRPN++, STARK) y que en la actualidad están demostrando alta eficiencia en estudios preliminares (O'Donncha *et al.*, 2021; Pereira *et al.*, 2022; Wang *et al.*, 2022a; Li *et al.*, 2024a; Liu *et al.*, 2024).

Haciendo uso de acuarios contiguos o segmentados, cámaras de video y programas 2D de análisis de imagen se pueden investigar, entre otros, las claves de la selección sexual dependiente de atributos visuales, tal y como se presenta en el pez cebra *D. rerio*, siendo la hembra la encargada de elegir al macho que fertilizará sus ovocitos. Teniendo en cuenta que esta es una especie que ha sido manipulada genéticamente con el fin de hacerla más llamativa para los acuaristas, es común verla en diversos colores (amarillo, azul, fucsia, verde) y tonalidades fluorescentes, diferentes al fenotipo natural (plateado con franjas azules). En su estudio con la especie, Vargas (2022) encontró que al colocar una hembra frente a varios fenotipos de machos, cada uno en un segmento del acuario y los machos sin tener

contacto visual entre ellos, las hembras seleccionaban significativamente más a aquellos machos de fenotipo novedoso (transgénico) sobre el fenotipo silvestre. De manera interesante, los fenotipos transgénicos presentaron un menor éxito reproductivo (tasa de fertilización y eclosión), lo cual sugiere una posible afectación en el caso de esta y otras especies que estén siendo manipuladas genéticamente y sean accidentalmente liberadas al medio natural. Además, en dicho estudio se encontró que el fenotipo transgénico del color afectaba la selección del color del entorno por parte de los peces; para dicho estudio se empleó un laberinto en forma de cruz en donde cada extremo contaba con las paredes pintadas de un color específico. Las observaciones se realizaron a través de videograbaciones y para su análisis se utilizó el programa BehaviorCloud (Figura 16).

Fig. 16. Dispositivos utilizados para la investigación del comportamiento en peces. A) Acuario segmentado para el estudio de la selección sexual por características fenotípicas. B) Laberinto con extremos de distintos colores y análisis de imagen para el estudio de la preferencia del entorno en peces cebra *D. rerio* transgénicos.



Fuente: elaboración propia.

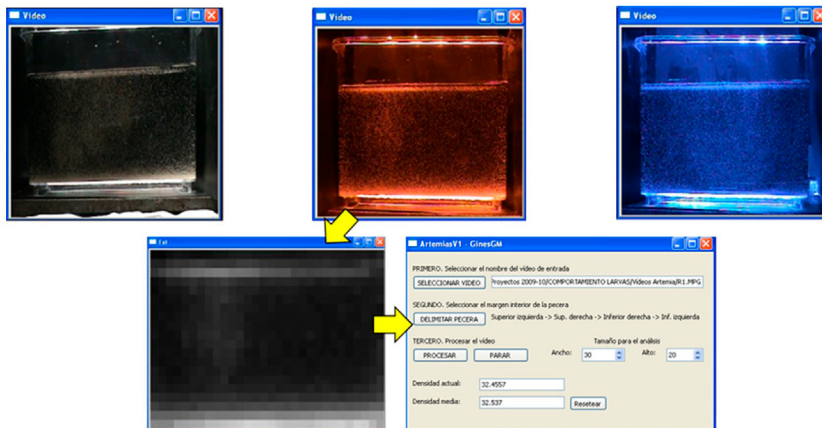
Con sistemas de registro y análisis 2D se pueden evaluar variables como la iluminación y su efecto sobre el comportamiento de las presas vivas (*Artemia* sp.) utilizadas en acuicultura para la alimentación de la mayoría de

los peces marinos durante su etapa larvaria. La *Artemia* sp. es un crustáceo que presenta fototaxis positiva una vez ha eclosionado, por lo que la iluminación del tanque desempeña un rol primordial en asegurar su distribución

homogénea a lo largo y ancho del tanque. En las primeras fases de alimentación activa, una vez las reservas vitelinas se han agotado, las larvas de peces se encuentran aun desarrollando sus sistemas sensoriales y motores, por lo que es necesario el asegurar que estas se encuentren a poca distancia de sus presas para lograr un contacto visual y sean fácilmente atrapadas. La aplicación de diversos espectros de luz LED (blanca, azul y roja) sobre nauplios de *Artemia* sp., el registro de videos bajo luz infrarroja y el posterior análisis de imagen ha ofrecido la oportunidad de investigar

el patrón de distribución y desplazamiento de la *Artemia* sp. Para ello, el software utilizado convirtió cada pixel de la imagen a una escala de grises asignando valores de 0 a 100, donde los tonos más claros tenían los valores más altos y los tonos oscuros los más bajos, siendo, además, los valores claros indicativos de una alta presencia de *Artemia* sp. De esta forma se logró inferir que el espectro de luz azul tiene una dispersión más homogénea en el acuario, lo cual ocasiona a su vez una mayor distribución de estos organismos (Villamizar *et al.*, 2011) (Figura 17).

Fig. 17. Aplicación de iluminación LED en espectros blanco, rojo y azul para el estudio de los patrones de distribución de *Artemia* sp. utilizando un software de análisis de imagen 2D.

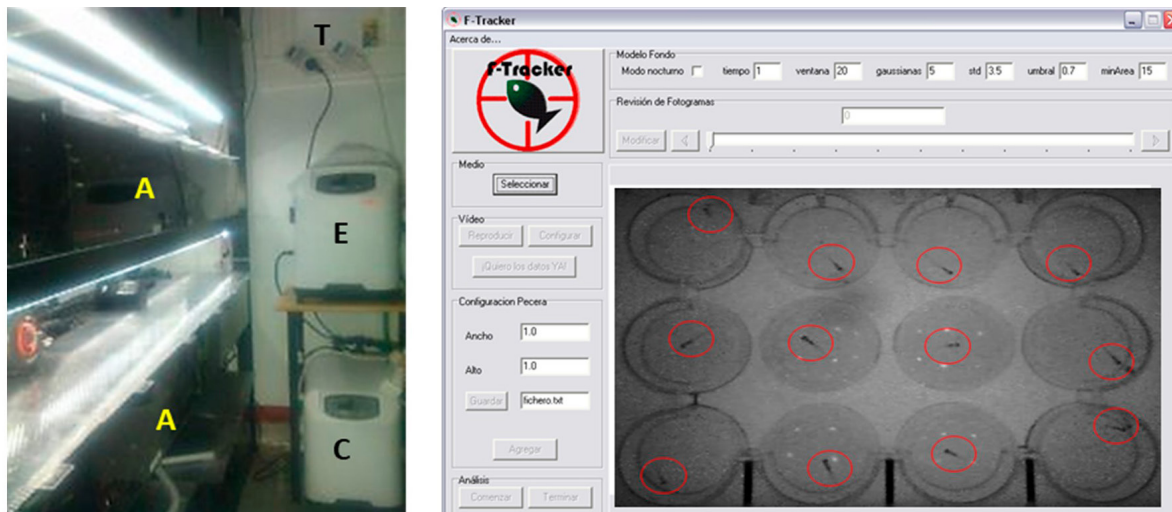


Fuente: Villamizar *et al.* (2011).

Con videos tomados desde la parte superior y análisis de imagen 2D se ha logrado evaluar el nivel de actividad de larvas del pez cebrá bajo diferentes temperaturas (contantes de 28°C y 24°C, y termociclo natural e invertido). El seguimiento se puede realizar de manera individual utilizando placas de 12 pocillos que estarán flotando en acuarios a los que

se les suministra agua previamente enfriada o calentada según el tratamiento. Como resultado, se obtuvo, entre otros, que aquellas larvas sometidas a la temperatura constante de 28°C y el termociclo natural (agua a mayor temperatura de día y menor temperatura de noche) demostraron una mayor actividad (Villamizar *et al.*, 2011) (Figura 18).

Fig. 18. Estudio de la actividad locomotora de larvas de pez cebrá (*D. rerio*) bajo diferentes tratamientos de temperatura en donde el agua es enfriada (E) o calentada (C) previamente bajo un protocolo constante o de termociclos (T, temporizador) antes de surtir a los diferentes acuarios (A) en donde se encuentran las placas de pocillos con larvas. Las filmaciones de video se analizan con el software F-Tracker para cuantificar los movimientos de cada larva.



Fuente: Villamizar *et al.* (2012a).

Las tecnologías de monitoreo en 3D ofrecen la ventaja de poder estudiar el comportamiento social y alimentario de los peces si bien deben enfrentar desafíos similares a los sistemas 2D en cuanto a aquellos parámetros que pueden interferir en la calidad de la imagen y en el correcto reconocimiento individual. Para este tipo de estudios se puede utilizar una sola cámara que registra la sombra proyectada del pez, siendo su aplicabilidad limitada a estudios con un bajo número de organismos. El empleo de múltiples cámaras permite la captación de imágenes simultáneas desde distintos ángulos; en este caso, se coloca una cámara en la parte superior y otra lateral para captar el movimiento en 3D (Aihua y Palaoag, 2024; Lilkendey *et al.*, 2024; Wu *et al.*, 2024). Este tipo de herramientas brindan no solo la oportunidad de estudiar el desplazamiento de los peces, sino también movimientos corporales específicos, como son los relacionados con la respiración, ya que, ante condiciones de hipoxia, los sistemas de monitoreo visual pueden detectar una anomalía en la tasa ventilatoria, desplazamientos hacia la superficie y descenso en la actividad natatoria (Taylor y Miller, 2001). Al mismo tiempo, estos sistemas pueden ayudar a detectar comportamientos de agresión, dominancia, cani-

balismo, temor, estrés, enfermedad e infecciones parasitarias (Zhao *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2022b). La información sobre el desempeño y base operativa de estos sistemas es limitada, a la vez que hacen parte de una constante y reciente evolución; al mismo tiempo, existe una tendencia al secretismo metodológico debido a su potencialidad comercial (Cui *et al.*, 2024).

El uso de cámaras digitales y la posibilidad de obtener registros que pueden ser analizados directamente por softwares de mayor potencia ha permitido la obtención de secuencias de video de flujo óptico que alimentan una red neural en 3D. *Machine vision* (MV) es una de las tecnologías recientes que involucra varias otras como la inteligencia artificial, la informática, el procesamiento de imágenes y el reconocimiento de patrones. Su principio básico es el de simular al ojo humano y sus funciones para extraer, procesar y entender información visual, así como también realizar acciones de detección y control. Este sistema es utilizado para el diseño de protocolos de alimentación de manera que estos ajusten diferentes variables como son la cantidad correcta de alimento según la biomasa de peces y su nivel de saciedad, y suministrar dicho alimento en el periodo óptimo del día para cumplir con los requerimientos nutricionales

de los peces de manera que estos tengan un buen desempeño. Estos factores no son fáciles de establecer y deben estar abiertos a ajustes y modificaciones debido a que existen numerosos elementos que afectan a la alimentación como pueden ser su apetito, el nivel de estrés, los parámetros ambientales, entre otros. Al mismo tiempo, el alimento utilizado en acuicultura está en constante innovación teniendo en cuenta las necesidades de uso sostenible de los recursos pesqueros que hacen parte de su fabricación y el constante mejoramiento de su desempeño. En estos casos es importante realizar estudios acerca de la aceptación de las nuevas dietas por parte de los peces, en donde se evalúan parámetros como la palatabilidad, flotabilidad, estabilidad, tamaño, tasa de ingesta y desperdicio, entre otros. Las diferentes imágenes que alimentan a MV permiten identificar a cada individuo, junto a sus medidas biométricas, su color y su morfología, de manera que se puede realizar un seguimiento pormenorizado tanto de sus características fenotípicas como de sus patrones comportamentales. El aprendizaje profundo (*Deep learning*) solventa, a su vez, problemáticas relacionadas con la alimentación a través del uso de algoritmos (R-CNN, YOLO) relacionados con el estado de nutrición de los peces

a partir de grandes cantidades de información (Zhang *et al.*, 2023).

Considerando el impacto que diferentes factores ambientales ejercen sobre el comportamiento de los peces, se han creado índices comportamentales bajo diferentes rangos ambientales. Por ejemplo, mediante monitoreos visuales y análisis computacionales se ha descrito el efecto de la concentración de amonio sobre la trayectoria de desplazamiento y posición de especies como la tilapia del Nilo *O. niloticus* y la carpa *C. carpio* (Israeli-Weinstein y Kimmel, 1998). La coloración de los peces también es un indicador de su comportamiento y estado general; dicha coloración se ajusta según su entorno, nivel de estrés, enfermedad, entre otros factores. El color del tanque es uno de los factores a tener en cuenta para algunas especies en las que el mimetismo es importante, como los peces planos. Para estudiar el color se han empleado paneles sensores, colorímetros, sistemas autónomos de visión, al mismo tiempo que espectro-colorímetros para el cálculo de la saturación del color. Para estos casos, los sistemas de visión autónoma transforman las imágenes a escalas de grises e imágenes binarias o al espacio de matiz, contraste y saturación de manera que se obtenga una cuantificación de los registros. Existe una

gran variedad de herramientas para este tipo de estudios (Scion Image, Adobe Photoshop, SigmaScan, etc.), con las cuales es posible cuantificar el tono de la piel de los peces (Costa *et al.*, 2017; An *et al.*, 2021).

Las herramientas digitales completas disponibles comercialmente (sistemas de registro, almacenamiento y análisis de la información) para el seguimiento de los movimientos de los peces (Ethovision, LoliTrack, ANYmaze, idTracker) han permitido el desarrollo de estudios dirigidos a evaluar el efecto de una gran cantidad de componentes químicos, físicos y biológicos sobre diversas etapas de desarrollo de los peces, así como también diversas líneas genéticas. De esta manera, se cuenta con información acerca de los efectos de diversas drogas de uso ilícito o regulado (cocaína, escopolamina, marihuana, alcohol, nicotina) sobre diversos sistemas fisiológicos y patrones comportamentales (Massarsky *et al.*, 2018; Alsakran y Kudoh, 2021; Karunakaran *et al.*, 2022; de Farias *et al.*, 2023; Lachowicz *et al.*, 2023). Al mismo tiempo, se han desarrollado estudios y revisiones de casos sobre una gran variedad de compuestos xenobióticos y su efecto sobre el sistema neurológico y comportamental utilizando dichos sistemas de seguimiento visual y las ventajas

del aprendizaje automático o *Machine Learning* (Glazer *et al.*, 2018, Huang *et al.*, 2024; Torres-Ruiz *et al.*, 2024; Wang *et al.*, 2024).

Para estudios en el medio natural, en 1995 se diseñó el sistema de video-estéreo operado por un buceador (stereo-DOV), el cual ha sido utilizado para registrar información acerca de la composición de los ensamblajes y abundancia de los peces, además de permitir definir transectos y tomar biometrías a una distancia prudente para no interferir con el comportamiento del objeto de estudio, lo cual resulta bastante útil en aquellas poblaciones sometidas a presión por la pesca. Alternativamente, y para estudiar los mismos atributos, se ha creado el estéreo-ROV (vehículo operado remotamente), el cual combina el registro de video con tecnología estéreo con la ventaja remota del ROV. Ambos sistemas cuentan con ventajas y desventajas respecto a la maniobrabilidad, la profundidad que pueden alcanzar y los ajustes inmediatos que se puedan realizar durante los muestreos, dependiendo de cada especie y población. Sin embargo, en lo referente a la desconfianza y posible huida por parte de los peces, estas suelen ser mayores con el estéreo-DOV debido a la presencia humana, sus movimientos y el burbujeo de la respiración (Jessop *et al.*, 2024).

Sensores acústicos

Los estudios de desplazamiento también pueden ser realizados con técnicas acústicas, dentro de las cuales se encuentran los Sistemas de Marcaje Acústico. Estas requieren del marcaje individual de los peces con un implante que emite una señal acústica (30-300kHz) detectable por el receptor de un hidrófono, siendo la posición del pez establecida en 3D mediante la estimación del tiempo en el que se recibe la señal en múltiples receptores. Este tipo de telemetría se basa en los mismos principios que utilizan los sistemas de sonar, desarrollados durante la Primera Guerra Mundial para la detección de submarinos a grandes profundidades. La información recogida mediante este método permite evaluar principalmente la abundancia de los recursos pesqueros, sus patrones de movimiento, así como las características del hábitat, los lugares de desove, entre otros aspectos. Su uso en la acuicultura no es significativo. El monitoreo acústico permite establecer modelos migratorios y sus trayectorias en tiempo real y en tercera dimensión, ya que, a diferencia de los sistemas de visión, el análisis de la información es mucho más sencillo, posibilitando la evaluación *in situ*. Como es lógico, el depen-

der de la sobrevivencia de los animales implantados representa un aspecto a tener en cuenta, al mismo tiempo que el no contar con información visual limita el tipo de estudio y monitoreo. Así como sucede con el monitoreo de los patrones de desplazamiento, la actividad alimentaria también puede ser evaluada con sistemas de detección acústica que permite clasificar los niveles de intensidad en la alimentación (fuerte, media, débil, ninguna) (Li *et al.*, 2024b).

Dentro de las metodologías acústicas existen aquellas no invasivas, o llamadas monitoreos acústicos pasivos, que registran los sonidos emitidos por los peces. Teniendo en cuenta que por el momento se ha descrito dicha capacidad en cerca de 1.000 especies, este campo de la investigación ofrece una interesante plataforma para investigar diversos patrones comportamentales. En el caso de la alimentación, especies como el rodaballo *Scophthalmus maximus*, la trucha arcoíris *O. mykiss*, el atún cola amarilla *Thunnus albacares*, entre otros, estos emiten sonidos específicos durante la ingesta de alimento en rangos de 7–10 kHz, 0,02–25 kHz y 4–6 kHz, respectivamente, los cuales pueden ser usados como indicadores tanto para estudios en campo como bajo condiciones controladas (Takemura,

1988; Phillips, 1989; Lagardère y Mallekh, 2000). La información base para el desarrollo de este tipo de sistemas se ha ido complementando según se adquieren los registros específicos de los comportamientos vocales y patrones de conducta durante el periodo de hambre y saciedad de cada especie (Zeng *et al.*, 2023).

Sensores infrarrojos y de activación directa

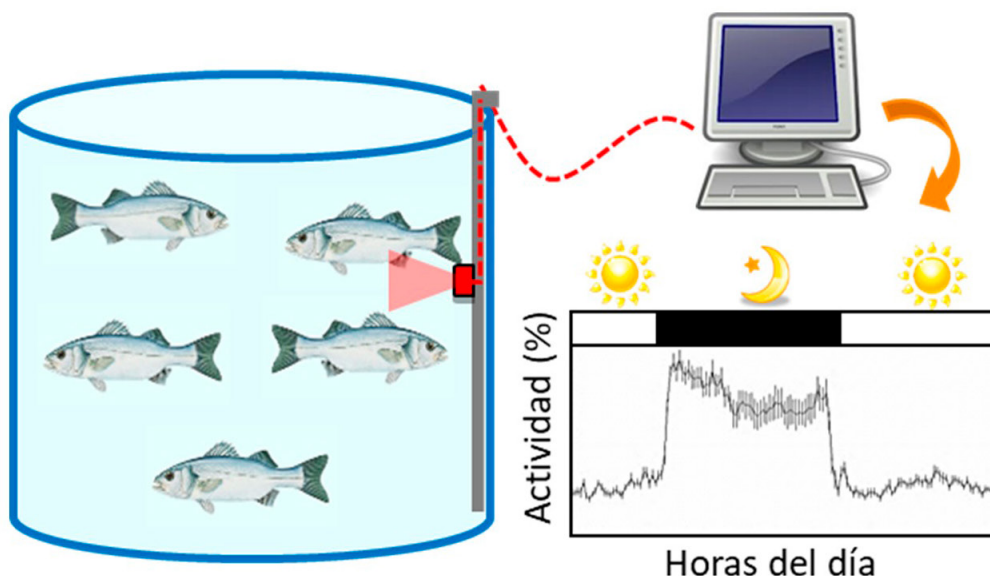
Los monitoreos visuales simples dieron paso a los primeros sistemas automatizados comprendidos por detectores infrarrojos de movimiento y software sencillos de análisis de datos que ofrecían suficiente información para establecer los patrones de actividad (diurno, nocturno, crepuscular) a través de la construcción de actogramas (Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995). Una vez establecido el ritmo de actividad diurna o estacional de una determinada especie, se hace necesario el conocer su ritmo de alimentación, siendo este uno de los aspectos más relevantes para la acuicultura; además, en esta actividad es crucial establecer la cantidad de alimento y la composición del alimento. Desde hace décadas, se ha venido construyendo la información necesaria para el diseño de paquetes tecnológicos de cultivo de

las principales especies en el mundo. En este sentido, se conocen especies con actividad locomotora y alimentaria diurna (trucha arcoíris *O. mykiss*, pez cebra *D. rerio*, bailarina *C. auratus*) (López-Olmeda *et al.*, 2009; Villamizar *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2022); nocturna (tenca *T. tinca*, lenguado senegalés *S. senegalensis*, anguila común *A. anguilla*) (López-Olmeda *et al.*, 2006b; Villamizar *et al.*, 2014; Cresci *et al.*, 2019) y aquellas que pueden alternar entre una y otra (piscardo *P. phoxinus*, salmón *A. salmon*, lubina europea *D. labrax*) (Neil *et al.*, 1993; Sánchez-Vázquez *et al.*, 1995; Metcalfe y Steele, 2001) (Figura 19).

Estudios previos han tenido en cuenta la capacidad de los peces de aprender, relacionar y memorizar eventos que representen un estímulo positivo para ellos, de modo que pueden ser entrenados en el uso de activadores de alimentadores autónomos. Esta capacidad les permite decidir no solo el momento en el que desean alimentarse, sino también la cantidad de alimento e, incluso, la composición de la dieta. Este es el caso de los alimentadores a demanda cuando estos se ponen a disposición de los peces con diferentes macronutrientes (alimentador 1: carbohidratos, alimentador 2: proteína, alimentador 3: grasa). Según la cantidad demandada de cada nutriente, se logra

tener una idea de la composición básica que debe tener el alimento de una especie en particular, especialmente en cuanto al porcentaje de proteína (Shima *et al.*, 2001; Vivas *et al.*, 2006; Montoya *et al.*, 2012; da Silva *et al.*, 2016).

Fig. 19. Estudio de la actividad locomotora a través de detectores de movimiento infrarrojo y su posterior análisis para la construcción de actogramas.



Fuente: Villamizat *et al.* (2014).

Biosensores

Los biosensores son dispositivos analíticos que, introducidos en el organismo de estudio, tienen la capacidad de detectar y, por

tanto, informar inalámbricamente acerca de múltiples parámetros de su fisiología y comportamiento. Estos sensores empezaron a ser diseñados a partir de mediados de la década de los 50, inicialmente para la detección de

oxígeno y úrea a nivel biomédico y experimental. Los primeros biosensores comerciales aparecieron en la década de los años 70 para la detección de actividad iónica, CO₂, glucosa, componentes inmunes, entre otros. A partir de allí, los biosensores han evolucionado substancialmente, adquiriendo cada vez mayor capacidad de detección de distintas variables, emisión en las señales y herramientas de análisis de información. Al mismo tiempo, el surgimiento de la micro- y nanotecnología ha permitido el diseño de biosensores cada vez más pequeños y, por tanto, el uso en especies no-humanas de menor tamaño, lo cual ha disparado su uso a nivel experimental. En la actualidad, los biosensores informan acerca de la actividad enzimática, inmunológica, celular (crecimiento, proliferación, viabilidad), así como también de la presencia de ácidos nucleicos (ADN y ARN), virus y oligonucleótidos (aptámeros) (Bhalla *et al.*, 2016; Sezgin-türk, 2020).

Teniendo en cuenta el conocimiento previo sobre las respuestas fisiológicas y comportamentales de los peces ante distintos componentes de ambiente, los biosensores pueden utilizarse de manera que detecten dichas respuestas e informen acerca de ellas en tiempo real, lo cual representa una valiosa herramien-

ta en su diagnóstico clínico. De esta manera, cambios en la concentración de glucosa y cortisol en plasma pueden ser un indicador de estrés ante factores físicos (temperatura, corrientes, contacto con otros peces o manipulación), químicos (amonio, pH, salinidad, CO₂, contaminantes) y comportamentales (dominancias, territorialismos, depredación). Al mismo tiempo, se puede hacer un seguimiento del estado de madurez de los peces a través de la detección de hormonas relacionadas con dicho proceso, como es el caso de la dihidroprogesterona (DHP), la cual aumenta drásticamente su concentración en plasma en los momentos previos al desove. Los biosensores detectan agentes patógenos como la bacteria *Flavobacterium psychrophilum* de manera más eficiente (bajas concentraciones del patógeno y menor tiempo de detección) que sistemas convencionales de cultivo microbiológico y PCR, por lo que ofrece una excelente herramienta diagnóstica tanto para el sector de la acuicultura como para el seguimiento de la condición de especies de interés para la conservación (Endo y Wu, 2019).

La alimentación es un proceso que puede ser monitoreado con biosensores, ya que tienen la capacidad de registrar una gran variedad de información a nivel de individuo; en lo

concerniente a la alimentación se encuentra la velocidad de desplazamiento y trayectoria, la cual es fácilmente diferenciada de otros tipos de desplazamientos, por lo que es relativamente sencillo hacer análisis de actividad alimentaria (Kawabata *et al.*, 2014). Sin embargo, y a pesar de su utilidad diagnóstica, estos dispositivos deben ser implantados en los peces de manera quirúrgica, lo cual no solo pone en entredicho aspectos éticos y de cumplimiento de los lineamientos de bienestar animal, sino que además crea cierta duda sobre el impacto que este genera en el comportamiento de los peces (O'Donncha *et al.*, 2021).

Radiotelemetría

La radiotelemetría se basa en los principios de la comunicación inalámbrica de radio desarrollada por Nikola Tesla en 1893. A diferencia de los sistemas de detección acústica utilizados para profundidades considerables, la radiotelemetría es empleada para estudios de aguas someras de baja conductividad en donde la señal suele ser de óptima calidad incluso bajo condiciones de alta turbulencia. Este método requiere del marcaje previo de los animales objeto de estudio y la implantación del correspondiente transmisor inalám-

brico que emitirá una señal de alta frecuencia, usualmente entre el rango de 30-300 MHz. El transmisor se sitúa cerca de la aleta dorsal del animal de manera que su antena es fácilmente visible. El monitoreo de los peces marcados puede hacerse de manera activa o manual, localizando y siguiendo físicamente al pez o población objetivo. Este método involucra gran esfuerzo y capacidad humana para llevar el receptor de la señal y realizar el seguimiento, ya sea a pie, en bote o vía aérea, razón por la que, en la mayoría de las ocasiones, el monitoreo no suele ser continuo. Por otra parte, y como alternativa al método manual, se aplica el método pasivo, en el cual el receptor de la señal se ubica en una estación fija que continuamente monitorea una zona específica de interés a una distancia máxima de 1.000 m (Sullivan *et al.*, 2019).

Estas herramientas de seguimiento son aplicadas para estudiar los patrones de migración de los peces, como el uso del hábitat, la sobrevivencia y la identificación de zonas de desove. En los casos en que el hombre ha alterado los cauces de los ríos (represas, canales, trampillas), la radiotelemetría se utiliza para investigar dicha afectación y la forma en que los peces responden a ella (Burnett *et al.*, 2020; Tonkin *et al.*, 2022; Harding *et al.*, 2024). Al

mismo tiempo, la radiotelemetría puede aplicarse en aquellos estudios de afectación de la calidad del agua debido a contaminantes, como es el caso del ciprínido *Labeobarbus kimberleyensis*, cuya tasa de desplazamiento incrementa significativamente ante la presencia de agentes químicos como el cloro disuelto y la silicona, mientras que sus movimientos se reducen ante la eutroficación del ecosistema (Ramesh *et al.*, 2018). La radiotelemetría también ha sido útil en el seguimiento histórico de especies invasoras como, por ejemplo, los bagres *Clarias gariepinus*, y *C. batrachus* los cuales han invadido varios ecosistemas del Sur Africa y Asia respectivamente (Kadye y Booth, 2013; Ng *et al.*, 2014).

Sistemas de control de variables

El avance en las diversas ramas de investigación en peces, así como también las necesidades de una industria cada vez más relevante como lo es la acuicultura, ha impulsado el desarrollo de diversas tecnologías para el monitoreo y control de variables bióticas y abióticas dentro de las unidades experimentales y los sistemas de cultivo. Uno de los desafíos más grandes en estas dos áreas son los parámetros físicos y químicos del agua (oxígeno,

amonio, nitratos, fosfatos, pH, turbidez), así como también del ambiente aéreo (temperatura, humedad, iluminación). Dependiendo de las capacidades, dichas variables pueden ser monitoreadas con dispositivos portables que requieren diversas sondas y reactivos químicos para su correcto mantenimiento y estandarización. Además, estos métodos requieren mano de obra entrenada y tiempo para ingresar y analizar la información. Por otro lado, existen alternativas más eficientes como los sensores IoT, los cuales registran constantemente diversas variables, almacenan los datos y envían de manera remota las lecturas en tiempo real, emitiendo alarmas cuando los parámetros ambientales se salen de los rangos óptimos. Estas mediciones incluyen sensores que combinados con los sistemas de visión informan acerca de la actividad alimentaria de los peces, de manera que dicho protocolo se ajusta al nivel de saciedad de los peces, evitando el desperdicio de alimento y, con ello, recursos económicos y afectación ambiental (Namira *et al.*, 2024).

Los sistemas automatizados de control de variables (Aquastar, IKS) han sido de gran utilidad para identificar y predecir los efectos de aquellas variables ambientales relacionadas con el cambio climático, como son

la acidificación, el aumento de temperatura y salinidad, y cambios abruptos de estos parámetros, sobre distintas etapas de la vida de los peces, algunas de ellas de gran interés para la conservación (Dahlke *et al.*, 2020; Belding *et al.*, 2024). De esta manera, se ha encontrado que las primeras etapas de vida de los peces

son especialmente sensibles ante condiciones de pH bajos. En el caso del bocachico *P. magdalenae*, un pH de 6,8 durante los cinco primeros días de vida (post-fertilización) ocasiona una mayor mortalidad y deformidades asociadas a la formación de huesos (Guardiola, 2024) (Figura 20).

Fig. 20. Estudio de la acidificación sobre el desarrollo temprano del bocachico *P. magdalenae* con control automatizado de variables (IKS, Aquastar)¹.



Fuente: elaboración propia.

1. En la ilustración de muestran algunas de las deformaciones de columna vertebral y cráneo, encontradas bajo el pH de 6,8.

Los peces como modelo de estudio

Los peces son la forma ancestral de los tetrápodos actuales, por lo que es esperable que se encuentre en ellos funciones biológicas conservadas y compartidas con sus contrapartes terrestres. Tal y como se ha visto en capítulos anteriores, en los peces encontramos ejemplos de monogamia, de reconocimiento de congéneres, de aprendizaje social, complejos mecanismos de selección sexual, habilidad para comunicar peligros potenciales y comportamientos de agresividad y defensa. Además, el nivel de cognición, comportamiento adaptativo y procesos sensoriales, se muestran en sus habilidades de navegación espacial, habituación, condicionamiento, visión del color, audición y detección de corrientes eléctricas. Debido a lo anterior, los peces pueden servir como modelo en un número significativo de casos cuyos interrogantes están relacionados con las respuestas comportamentales y fisiológicas ante diversos compuestos farmacológicos o tóxicos, así como también ante factores de estrés ambiental. La bailarina *C. auratus* ha sido una de las especies en las que se inició este tipo de investigación, estando relacionada históricamente a investigar el procesamiento del aprendizaje y la memoria. En la actualidad, otras es-

pecies han sido introducidas como modelo de investigación, entre las cuales se encuentra el pez cebra *D. rerio*, el medaka *O. latipes*, el pez tres espinas *G. aculeatus*, el pez globo *Takifugu rubripes* y el pez cola de espada *X. helleri* (Penberthy *et al.*, 2002; Broglio *et al.*, 2003; Teame *et al.*, 2019; Lucon-Xiccato *et al.*, 2022a).

Los estudios sobre enfermedades y afecciones humanas utilizan a los peces como modelo debido no solo a su gran similitud en cuanto a funciones biológicas, estructurales, funcionales y genéticas, sino porque, además, son de fácil mantenimiento, pequeño tamaño, alta fertilidad, ciclo de vida corto, etapas tempranas de desarrollo rápido, y embriones y larvas translúcidas. Según su fisiología, hábitat, comportamiento, entre otros, cada especie ofrece ventajas en distintas investigaciones; por ejemplo, la bailarina ha sido de las especies más estudiadas cuando se evalúan parámetros de crecimiento, estrés, inmunología y reproducción; el medaka, por su parte, ha sido utilizado en investigaciones del área de la genética, reproducción y desarrollo. Sin embargo, en la actualidad, gran parte de la investigación dirigida y comparada se realiza en el pez cebra. Este ciprínido tropical, originaria de la cuenca del río Ganges, es dioica, omnívora y de fácil reproducción en el laboratorio.

En el área de las biomédicas es ampliamente utilizada debido a que gran cantidad de moléculas terapéuticas y farmacológicas inducen respuestas comparables a las encontradas en humanos, su genoma se conoce al completo, se han generado varias líneas transgénicas para este fin (AB, Casper, Ekkwill, Tubigen, entre otras) y se han diseñado más de 10.000 mutantes de genes codificantes de proteínas de interés para el estudio de desórdenes neurales, hepáticos, renales, digestivos, hematopoyéticos, musculares y sensoriales; además de cáncer, enfermedades cardiovasculares, diabetes, drogas adictivas y sus efectos. El poder activar y desactivar genes específicos para controlar la expresión génica ofrece una importante herramienta para identificar genes y actividad génica responsable de gran cantidad de síndromes y enfermedades. A pesar de sus ventajas, el pez cebra y el resto de teleosteos de respiración branquial y reproducción externa, ofrece algunas limitaciones para estudios comparativos de este tipo (Teame *et al.*, 2019).

Herramientas moleculares

El estudio del comportamiento y fisiología de los peces involucra el entendimiento de su mecanismo molecular, tanto si la investi-

gación se dirige a mejorar su desempeño en la acuicultura como si se realiza con fines de diagnóstico y conservación de poblaciones silvestres, pasando por aquellos estudios comparativos en que los peces nos ofrecen una forma de responder a preguntas transversales para otros vertebrados, incluido el hombre. Gracias a la similitud que existe entre su genoma y el del humano, y a que múltiples funciones se encuentran bastante conservadas, en muchos casos es posible aplicar las mismas técnicas y protocolos, ya sea de manera directa o realizando validaciones previas.

Dos técnicas diseñadas inicialmente para humanos y que han sido ampliamente aplicadas en peces son los inmunoensayos; en ellos se aprovecha la capacidad de conjugación y especificidad de anticuerpos y antígenos para cuantificar una determinada molécula, metabolito, virus, marcadores tumorales, entre otros. La cuantificación se hace posible cuando una molécula tipo marcador es añadida al complejo inmune; de este modo, es posible establecer la presencia de un compuesto en concentraciones significativamente bajas como los nanogramos o picogramos por mililitro (ng/ml o pg/ml, respectivamente). Las pruebas de este tipo más utilizadas en peces son el radioinmunoensayo (RIA) en en

el que el marcador es un isótopo radioactivo y el ensayo inmunoabsorbente ligado a enzimas (ELISA), cuyo marcador es una enzima. Al ser un método radiológico, la aplicación de RIA requiere de instalaciones y licencias específicas, así como también de un almacenamiento adecuado de insumos y desechos; razón por la cual esta técnica ha sido reemplazada por ELISA en lo referente a evaluación de la concentración de proteínas. Sin embargo, aplicando RIA ha sido posible dilucidar una gran variedad de funciones fisiológicas y comportamentales como son el estrés, crecimiento y la reproducción, evidenciados por perfiles de concentración de cortisol, moléculas del crecimiento (GH, IGF) y hormonas sexuales (prolactina, GnRH) (Swanson, 1994; Martínez-Barberá *et al.*, 1995; Kandel-Kfir *et al.*, 2002; Dyer *et al.*, 2004; Sadoul y Geoffroy, 2019).

La aplicación de los ensayos ELISA tienen la ventaja de su practicidad, eficiencia y tiempo de análisis, ya que es posible la adquisición de kits completos con poco uso de reactivos adicionales. Los kits involucran una microplaca de 96 pocillos o más que es rápidamente leída de manera seriada por un espectrofotómetro convencional o específico para estas pruebas. Existe un gran número de estudios

en donde se ha aplicado esta técnica, especialmente para hacer seguimiento del ciclo reproductivo de los peces a través de ensayos de cuantificación de hormonas sexuales como la vitelogenina, estradiol y testosterona (Folmar *et al.*, 2000; Hennies *et al.*, 2003; Tom y Auslander, 2005; Cruz-Botto *et al.*, 2018).

Con el surgimiento de la secuenciación génica y los análisis de cuantificación de la reacción de la enzima polimerasa (qPCR, rt-qPCR), se abrió el camino para investigar la actividad de genes específicos bajo condiciones bióticas y abióticas definidas. Las técnicas de silenciamiento de genes específicos, ya sea por bloqueo de la maquinaria de transcripción o por la edición o alteración de la secuencia del gen (morfolinos, CRISPR-Cas9, TALENs, recombinación homóloga), tienen como objetivo evitar la síntesis de la proteína correspondiente, brindando así la oportunidad de identificar en vivo el rol de los genes en determinadas funciones o procesos (Higuchi *et al.*, 2019; Zhu *et al.*, 2021; Rocha *et al.*, 2023). Sin embargo, los genes regulan los procesos biológicos a través de cascadas y redes de activación y silenciamiento, por lo que se ha hecho necesario el poder estudiar varios genes en su conjunto en un mismo momento. En este sentido, se desarrollaron las técnicas

de microarreglos (*microarrays*) e hibridización con las que no solo se analiza la actividad génica a gran escala, sino que también permite el descubrimiento de nuevos genes implicados en los procesos investigados (St-Cyr y Aubin-Horth, 2009).

Por lo anterior, la genómica funcional, desarrollada en un principio para entender las bases moleculares de enfermedades humanas complejas, ha ido evolucionando hacia una mayor aplicación de funciones y especies, de manera que son aplicadas en un gran abanico de investigaciones en peces, como pueden ser aquellas relacionadas con la adaptación a cambios ambientales, la respuesta a distintos componentes químicos, al desarrollo ontogénico, la reproducción, las relaciones sociales, entre otras. Por tanto, la genómica funcional busca ayudar a entender la dinámica e interacción de los genes bajo distintos escenarios en aspectos como la transcripción (transcriptómica), la traducción (proteómica) y la interacción entre proteínas (metabolómica) (Yang *et al.*, 2020).

El conocer los patrones de expresión génica de un individuo en un momento dado mediante el análisis de su transcriptoma (ARN mensajeros), brinda la ventaja de construir su perfil específico de expresión génica, el

cual puede ser comparado con los perfiles de otros individuos e, incluso, realizar agrupamientos según las similitudes fenotípicas y de respuesta ante eventos. Para ello, se han diseñado diferentes métodos de agrupamiento como los análisis de componentes principales, el algoritmo K-medias (*K-mean*), la agrupación jerárquica (*hierrarchical clustering*), entre otros. Con dichos análisis se han establecido las diferencias en los perfiles de expresión génica de poblaciones migrantes y sedentarias del salmón *S. trutta*, así como diferencias en la actividad génica relacionada con el comportamiento reproductivo de salmones maduros dominantes y machos oportunistas, y los contrastes de dichos perfiles entre los machos dominantes territorialistas del cíclido *A. burtoni* y los machos subordinados (Aubin-Horth *et al.*, 2005; Giger *et al.*, 2006; Renn *et al.*, 2008).

Gracias al rápido avance de las técnicas moleculares, es posible arrojar luz sobre procesos fisiológicos y comportamentales complejos, como el comportamiento de formación de cardúmenes (Corral-Lopez *et al.*, 2024), la respuesta al estrés crónico causado por la contaminación (Cortés-Miranda *et al.*, 2024), la determinación sexual (Shen *et al.*, 2024) y la plasticidad adaptativa a variables ambientales

(Bista *et al.*, 2023; Shi *et al.*, 2023) ;. Asimismo, estas técnicas acercan a la humanidad al uso sostenible de los recursos pesqueros (Benestan, 2019; Andersson *et al.*, 2024) y mejorar las prácticas en acuicultura (Su *et al.*, 2023;

Johnston *et al.*, 2024). Con las nuevas tecnologías moleculares y dispositivos de última generación, la investigación presente y futura cuenta con un amplio horizonte de oportunidades infinitas.

Referencias

- Abboud, J.C., Bartolome, E.A., Blanco, M., Kress, A.C. y Ellis, P. (2018). Carbon dioxide enrichment alters predator avoidance and sex determination but only sex is mediated by GABA-A receptors. *Hydrobiologia*, 1, 16. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3841-3>
- Abdelbaset-Ismail, A., Brzezniakiewicz-Janus, K., Thapa, A., Ratajczak, J., Kucia, M. y Ratajczak, M. (2024). Pineal gland hormone melatonin inhibits migration of hematopoietic stem/progenitor cells (HSPCs) by downregulating Nlrp3 inflammasome and upregulating heme oxygenase-1 (HO-1) activity. *Stem Cell Rev. and Rep.*, 20, 237–246. <https://doi.org/10.1007/s12015-023-10638-7>
- Abdollahpour, H., Falahatkar, B. y Lawrence, C. (2020). The effect of photoperiod on growth and spawning performance of zebrafish, *Danio rerio*. *Aquaculture reports*, 17, 100295. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2020.100295>
- Adams, A.J., Horodysky, A.Z., McBride, R.S., Guindon, K., Shenker, J. y Macdonald, T.C. (2014). Global conservation status and research needs for tarpons (Megalopidae), ladyfishes (Elopidae) and bonefishes (Albulidae). *Fish Fish.*, 15, 280–311. <https://doi.org/10.1111/faf.12017>
- Adolfi, M.C., Carreira, A.C., Jesus, L.W., Bogerd, J., Funes, R.M., Scharl, M. y Borella, M.I. (2015). Molecular cloning and expression analysis of *dmrt1* and *sox9* during gonad development and male reproductive cycle in the lambari fish, *Astyanax altiparanae*. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 13(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/1477-7827-13-2>
- Aegerter, S. y Jalabert, B. (2004). Effects of post-ovulatory oocyte ageing and temperature on egg quality and on the occurrence of triploid fry in rainbow trout. *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 231, 59–71. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2003.08.019>

- Agrillo, C., Dadda, M. y Serena, G. (2008). Choice of female groups by male mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Ethology*, 114(5), 479–488. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01493.x>.
- Agrillo, C., Piffer, L., Bisazza, A. y Butterworth, B. (2012). Evidence for two numerical systems that are similar in humans and guppies. *PLoS One*, 7(2), e31923. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031923>
- Agrillo, C., Miletto, M. E. y Bisazza, A. (2017). Numerical abilities in fish: A methodological review. *Behavioural Processes*, 141, 161–171. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.02.001>
- Aguado, F. y Marin, A. (2007). Warning coloration associated with nematocyst-based defences in aeolidiodean nudibranchs. *Journal of Molluscan Studies*, 73, 23–28. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyl026>
- Aihua, Z. y Palaoag, T.D. (2024). A Real-time Tracking algorithm for underwater fish based on track by detection framework. [ponencia]. *7th International Conference on Communication Engineering and Technology (ICCET)*. Tokyo, Japón. <https://doi.org/10.1109/ICCET62255.2024.00019>
- Albouy, R., Faria, A.M., Fonseca, P.J. y Amorim, M.C.P. (2023). Effects of temperature on acoustic and visual courtship and reproductive success in the two-spotted goby *Pomatoschistus flavescens*. *Marine Environmental Research*, 192, 106197. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106197>
- Alekseev, V.R. y Pinel-Alloul, B. (2019). *Dormancy in aquatic organisms*. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-030-21213-1>
- Al-Emran, M., Zahangir, M.M., Badruzzaman, M. y Shahjahan, M. (2024). Influences of photoperiod on growth and reproduction of farmed fishes—Prospects in aquaculture. *Aquaculture Reports*, 35, 101978. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.101978>
- Almeida, O.G., Miranda, A., Frade, P., Hubbard, P.C., Barata, E.N. y Canarío, A.V.M. (2005). Urine as a social signal in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Chemical Senses*, 30, 1309–1310. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjh238>
- Alsakran, A. y Kudoh, T. (2021). Zebrafish as a model for fetal alcohol spectrum disorders. *Front Pharmacol*, 12, 721924. <https://doi.org/10.3389/fphar.2021.721924>

- Alter, K. y Peck, M.A. (2021). Ocean acidification but not elevated spring warming threatens a European seas predator. *Sci. Total Environ.*, 782, 146926. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146926>
- Alves, F.L., Barbosa, A. y Hoffmann, A. (2013). Antinociception in piauçu fish induced by exposure to the conspecific alarm substance. *Physiol. Behav.*, 110–111. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2012.12.003>
- Amcoff, M. y Kolm, N. (2013). Does female feeding motivation affect the response to a food-mimicking male ornament in the swordtail characin *Corynopoma riisei*? *Journal of Fish Biology*, 83(2), 343–354. doi:10.1111/jfb.12175
- Amcoff, M., Hallsson, L., Winberg, S. y Kolm, N. (2014). Male courtship pheromones affect female behaviour in the swordtail characin (*Corynopoma riisei*). *Ethology*, 120(5), 463–470. <https://doi.org/10.1111/eth.12217>
- Amorim, M.C.P. (2023). The role of acoustic signals in fish reproduction. *J. Acoust. Soc. Am.* 154(5), 2959–2973. <https://doi.org/10.1121/10.0022353>
- An, D., Huang, J. y Wei, Y. (2021). A survey of fish behaviour quantification indexes and methods in aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, 13(4), 2169–2189. <https://doi.org/10.1111/raq.12564>
- Andersson, L., Bekkevold, D., Berg, F., Farrell, E.D., Felkel, S., Ferreira, M.S., Fuentes-Pardo, A.P., Goodall, J. y Pettersson, M. (2024). How fish population genomics can promote sustainable fisheries: A road map. *Annual Review of Animal Biosciences*, 12(1), 1–20. <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-021122-102933>
- Angeles-Gonzalez, L.E., Torrejón-Magallanes, J., Escamilla-Aké, A., Osorio-Olvera, L., Avendaño, O., Díaz, F. y Rosas, C. (2024). Can upwelling regions be potential thermal refugia for marine fishes during climate warming? *Journal of Thermal Biology*, 123, 103893. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103893>
- Anlauf, H., D'Croz, L. y O'Dea, A. (2011). A corrosive concoction: The combined effects of ocean warming and acidification on the early growth of a stony coral are multiplicative. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 397(1), 13–20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.11.009>

- Applebaum, S.L. y Cruz, A. (2000). The role of mate-choice copying and disruption effects in mate preference determination of *Limia perugiae* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae). *Ethology*, 106(10), 933–944. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2000.00607.x>
- Arai, T., Tominaga, O., Seikaia, T. y Masuda, R. (2007). Observational learning improves predator avoidance in hatchery-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* juveniles. *Journal of Sea Research*, 58, 59–64. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.01.004>
- Arambam, K., Singh, K., Biswas, P., Patel, A., Jena, A. y Pandey, P.K. (2020). Influence of light intensity and photoperiod on embryonic development, survival and growth of threatened catfish *Ompok bimaculatus* early larvae. *J. Fish. Biol.*, 97, 740–752. <https://doi.org/10.1111/jfb.14428>
- Aranda, A., Madrid, J.A. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2001). Influence of light on feeding anticipatory activity in goldfish. *Journal of Biological Rhythms*, 16, 50–57. <https://doi.org/10.1177/074873040101600106> <https://doi.org/10.1177/074873040101600106>
- Ashley, P.J. y Sneddon, L.U. (2008). Pain and fear in fish. En: E. Branson (Ed.), *Fish welfare*, (pp.49-77). Blackwell Publishing. <https://doi.org/10.1002/9780470697610>
- Asoh, K. y Shapiro, D.Y. (1997). Bisexual juvenile gonad and gonochorism in the fairy basslet, *Gramma loreto*. *Copeia*, 22–31. <https://doi.org/10.2307/1447836>
- Aubin-Horth, N., Letcher, B.H. y Hofmann, H.A. (2005). Interaction of rearing environment and reproductive tactic on gene expression profiles in Atlantic salmon. *J. Hered*, 96, 261–278. <https://doi.org/10.1093/jhered/esi030>
- Ayala, M.D., López-Albors, O., Gil, F., García-Alcázar, A., Abellán, E., Alarcón, J.A., Álvarez, M.C., Ramírez-Zarzosa, G. y Moreno, F. (2001). Temperature effects on muscle growth in two populations (Atlantic and Mediterranean) of sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. *Aquaculture*, 202(3-4), 359–370. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00785-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00785-2)
- Ayllon, F., Solberg, M.F., Besnier, F., Fjellidal, P.G., Hansen, T.J., Wargelius, A. Edvardsen, R.B. y Glover, K.A. (2020). Autosomal *sdY* pseudogenes explain discordances between phenotypic sex and DNA marker for sex identification in Atlantic salmon. *Front. Genet.*, 11, 544207. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.544207>

- Azz aydi, M., Rubio, V.C., López, F.J.M., Sánchez-Vázquez, F.J., Zamora, S. y Madrid, J.A. (2007). Effect of restricted feeding schedule on seasonal shifting of daily demand-feeding pattern and food anticipatory activity in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Chronobiology International*, 24, 859–874. <https://doi.org/10.1080/07420520701658399>
- Baatrup, E. y Junge, M. (2001). Antiandrogenic pesticides disrupt sexual characteristics in the adult male guppy (*Poecilia reticulata*). *Environ. Health Persp.*, 109, 1063–1070. <https://doi.org/10.1289/ehp.011091063>
- Baden, T. (2021). Circuit mechanisms for colour vision in zebrafish. *Current Biology*, 31(12), R807–R820. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.04.053>
- Baldwin, M.W. y Ko, M.C. (2020). Functional evolution of vertebrate sensory receptors. *Hormones and Behavior*, 124, 104771. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104771>
- Barata, E.N., Serrano, R.M., Miranda, A., Nogueira, R., Hubbard, P.C. y Canário, A.V.M. (2008). Putative pheromones from the anal glands of male blennies attract females and enhance male reproductive success. *Animal Behaviour*, 75(2), 379–389. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.018>
- Barber, I., Huntingford, F.A. y Crompton, D.W.T. (1995). The effect of hunger and cestode parasitism on the shoaling decisions of small freshwater fish. *Journal of Fish Biology*, 47(3), 524–536. doi:10.1111/j.1095-8649.1995.tb01919.x
- Barber, I. y Scharsack, J.P. (2010). The three-spined stickleback-*Schistocephalus solidus* system: an experimental model for investigating host-parasite interactions in fish. *Parasitology*, 137(3), 411–424. <https://doi.org/10.1017/S0031182009991466>
- Baroiller, J.F. y D’Cotta, H. (2016). The reversible sex of gonochoristic fish: insights and consequences. *Sex Dev.*, 10, 242–266. <https://doi.org/10.1159/000452362>
- Basilone, G., Ganas, K., Ferreri, R., D’Elia, M., Quinci, E.M., Mazzola, S. y Bonanno, A. (2015). Application of GAMs and multinomial models to assess the spawning pattern of fishes with daily spawning synchronicity: a case study in the european anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Central Mediterranean Sea. *Fish. Res.*, 167, 92–100. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.01.017>

- Baumann, L., Knorr, S., Keiter, S., Nagel, T., Segner, H. y Braunbeck, T. (2015). Prochloraz causes irreversible masculinization of zebrafish (*Danio rerio*). *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.*, 22, 16417–16422. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3486-3>
- Bayarri, M.J., García-Allegue, R., López-Olmeda, J.F., Madrid, J.A. y Sánchez-Vázquez F.J. (2004). Circadian melatonin release in vitro by European sea bass pineal. *Fish Physiology and Biochemistry*, 30, 87–89. <https://doi.org/10.1007/s10695-004-6002-8>
- Beauvais, S.L., Jones, S.B., Parris, J.T., Brewer, S.K. y Little, E.E. (2001). Cholinergic and behavioural neurotoxicity of carbaryl and cadmium to larval rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 49, 84–90. <https://doi.org/10.1006/eesa.2000.2032>
- Begasse, M.L., Leaver, M., Vazquez, F., Grill, S.W. y Hyman, A.A. (2015). Temperature dependence of cell division timing accounts for a shift in the thermal of *C. elegans* and *C. briggsae*. *Cell Rep.*, 10, 647–653. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.01.006>
- Belding, L.D., Thorstensen, M.J., Quijada-Rodriguez, A.R., Bugg, W.S., Yoon, G.R., Loeppky, A.R., Allen, G.J., Schoen, A.N., Earhart, M.L., Brandt, C. y Ali, J.L. (2024). Integrated organismal responses induced by projected levels of CO₂ and temperature exposures in the early life stages of lake sturgeon. *Molecular Ecology*, 33(14), e17432. <https://doi.org/10.1111/mec.17432>
- Bell, A.M. (2004). An endocrine disruptor increases growth and risky behaviour in threespined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Horm. Behav.*, 45, 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2003.09.009>
- Benestan, L. (2019). Population genomics applied to fishery management and conservation. En M. Oleksiak y O. Rajora (Eds), *Population Genomics: Marine Organisms* (pp. 399-421). https://doi.org/10.1007/13836_2019_66
- Berglund, A. y Rosenqvist, G. (2003). Sex role reversal in the pipefish. *Advances in the study of behaviour*, 32, 131–167. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(03\)01003-9](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(03)01003-9)
- Bernardi, G. (2011). The use of tools by wrasses (Labridae). *Coral Reefs*, 31, 39. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0823-6>

- Berrosteguieta, I., Rosillo, J.C., Herrera, M.L., Olivera-Bravo, S., Casanova, G., Herranz-Pérez, V., García-Verdugo, J.M. y Fernández, A.S. (2022). Plasticity of cell proliferation in the retina of *Austrolebias charrua* fish under light and darkness conditions. *Current Research in Neurobiology*, 3, 100042. <https://doi.org/10.1016/j.crneur.2022.100042>
- Bhalla, N., Jolly, P., Formisano, N. y Estrela, P. (2016). Introduction to biosensors. *Essays Biochem.*, 60(1), 1–8. <https://doi.org/10.1042/EBC20150001>
- Bisazza, A., Tagliapietra, C., Bertolucci, C., Foa, A. y Agrillo, C. (2014). Non-visual numerical discrimination in a blind cavefish (*Phreatichthys andruzzii*). *Journal of Experimental Biology*, 217, 1902–1909. <https://doi.org/10.1242/jeb.101683>
- Bista, I., Wood, J.M., Desvignes, T., McCarthy, S.A., Matschiner, M., Ning, Z., Tracey, A., Torrance, J., Sims, Y., Shi Chow, W. y Smith, M. (2023). Genomics of cold adaptations in the Antarctic notothenioid fish radiation. *Nature Communications*, 14(1), 3412. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-38567-6>
- Biswas, A.K., Seoka, M., Tanaka, Y., Takii, K. y Kumai, H. (2006). Effect of photoperiod manipulation on the growth performance and stress response of juvenile red sea bream (*Pagrus major*). *Aquaculture*, 258(1-4), 350–356. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.03.048>
- Bizuayehu, T.T., Johansen, S.D., Puvanendran, V., Toften, H. y Babiak, I. (2015). Temperature during early development has long-term effects on microRNA expression in Atlantic cod. *BMC Genom.*, 16, 305. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1503-7>
- Bjørn, P.A., Finstad, B. y Kristoffersen, R. (2001). Salmon lice infection of wild sea trout and Arctic char in marine and freshwaters: The effects of salmon farms. *Aquaculture Research*, 32, 947–962. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2001.00627.x>
- Blanco-Vives, B. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2009). Synchronisation to light and feeding time of circadian rhythms of spawning and locomotor activity in zebrafish. *Physiology & behavior*, 98(3), 268–275. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.05.015>

- Blanco-Vives, B., Vera, L.M., Ramos, J., Bayarri, M.J., Mañanós, E. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2011). Exposure of larvae to daily thermocycles affects gonad development, sex ratio, and sexual steroids in *Solea senegalensis*. *Kaup. J. Exp. Zool. A*, 315, 162–169. <https://doi.org/10.1002/jez.664>
- Blázquez, M., Bosma, P.T., Fraser, E.J., Van Look, K.J.W. y Trudeau, V.L. (1998). Fish as models for the neuroendocrine regulation of reproduction and growth. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 119(3), 345–364. [https://doi.org/10.1016/S0742-8413\(98\)00023-1](https://doi.org/10.1016/S0742-8413(98)00023-1)
- Bloch, S., Froc, C., Pontiggia, A. y Yamamoto, K. (2019). Existence of working memory in teleosts: establishment of the delayed matching-to-sample task in adult zebrafish. *Behavioural Brain Research*, 370, 111924. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2019.111924>
- Boileau, N., Cortesi, F., Egger, B., Muschick, M., Indermaur, A., Theis, A., Büscher, H.H. y Salzburger, W. (2015). A complex mode of aggressive mimicry in a scale-eating cichlid fish. *Biology Letters*, 11(9), 20150521. doi: 10.1098/rsbl.2015.0521.
- Bolgan, M., Soulard, J., Di Iorio, L., Gervaise, C., Lejeune, P., Gobert, S. y Parmentier, E. (2019). The sea chordophones make the mysterious /Kwa/: emitter identification of the dominating fish sound in Mediterranean seagrass meadows. *The Journal of Experimental Biology*, 222, jeb196931. <https://doi.org/10.1242/jeb.196931>
- Bolgan, M., Crucianelli, A., Mylonas, C.C., Henry, S., Falguiere, J.C. y Parmentier, E. (2020). Calling activity and calls' temporal features inform about fish reproductive condition and spawning in three cultured Sciaenidae species. *Aquaculture*, 524, 735243. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735243>
- Boluda, D., Rubio, V.C., Luz, R.K., Madrid, J.A. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2009). Daily feeding rhythms of Senegalese sole under laboratory and farming conditions using self-feeding systems. *Aquaculture*, 291(1-2), 130–135. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.02.039>
- Bonnet, E., Fostier, A. y Bobe, J. (2007). Characterization of rainbow trout egg quality: a case study using four different breeding protocols, with emphasis on the incidence of embryonic malformations. *Theriogenology*, 67, 786–794. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2006.10.008>

- Bowers, J.M., Li, C.Y., Parker, C.G., Westbrook, M.E. y Juntti, S.A. (2023). Pheromone perception in fish: mechanisms and modulation by internal status. *Integr. Comp. Biol.*, 63(2), 407–427. <https://doi.org/10.1093/icb/icad049>
- Brandão, M.L., Dorigão-Guimarães, F., Bolognesi, M.C., Gauy, A.C.D.S., Pereira, A.V.S., Vian, L., Carvalho, T.B. y Gonçalves-de-Freitas, E. (2021). Understanding behaviour to improve the welfare of an ornamental fish. *Journal of Fish Biology*, 99(3), 726–739. <https://doi.org/10.1111/jfb.14802>
- Brandl, S. y Bellwood, D. (2015). Coordinated vigilance provides evidence for direct reciprocity in coral reef fishes. *Sci. Rep.*, 5, 14556. <https://doi.org/10.1038/srep14556>
- Brännäs, E., Berglund, U. y Eriksson, L.O. (2005). Time learning and anticipatory activity in groups of Arctic charr. *Ethology*, 111, 681–692. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01094.x>
- Bräuer, J., Hanus D., Pika, S., Gray, R. y Uomini, N. (2020). Old and New Approaches to Animal Cognition: there is not “One Cognition”. *Journal of Intelligence*, 8, 28. <https://doi.org/10.3390/jintelligence8030028>
- Breed, M.D. y Moore, J. (2022). *Animal behavior*. ELSEVIER. 602 p. URL: <https://shop.elsevier.com/books/animal-behavior/breed/978-0-12-819558-1>
- Breen, M. y Catchpole, T. (2021). *Guidelines on methods for estimating discard survival*. ICES cooperative research report. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.8006>
- Breton, B., Maise, G. y Le Menn, F. (1983). Contrôle photopériodique de la saison de reproduction en salmoniculture: une expérience pilote en Bretagne. *Bull. Fr. Peche Piscic.*, 288, 35–45. <https://doi.org/10.1051/kmae:1983013>
- Britz, P.J. y Pienaar, A.G. (2009). Laboratory experiments on the effect of light and cover on the behaviour and growth of African catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae). *J. Zool.*, 227, 43–62. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1992.tb04343.x>
- Broglio, C., Rodriguez, F. y Salas, C. (2003). Spatial cognition and its neural basis in teleost fishes. *Fish and Fisheries*, 4, 247–255. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00128.x>
- Brown, C. (2011). Tool use in fishes. *Fish and Fisheries*, 13(1), 105–115. doi:10.1111/j.1467-2979.2011.00451.x.

- Brown, C. y Laland, K.N. (2002). Social learning of a novel avoidance task in the guppy, *P. reticulata*: Conformity and social release. *Animal Behaviour*, 64, 41–47. <https://doi.org/10.1006/anbe.2002.3021>
- Brown, C. y Laland, K. (2003). Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisheries*, 4, 280–288. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00122.x>
- Brown, C. y Braithwaite, V.A. (2004). Size matters: A test of boldness in eight populations of the poeciliid *Brachyrhaphis episcopa*. *Animal Behaviour*, 68, 1325–1329. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.04.004>
- Brown, G.E., Poirier J. y Adrian, J.C.J. (2004). Assessment of local predation risk: the role of subthreshold concentrations of chemical alarm cues. *Behavioral Ecology*, 15, 810–815. <https://doi.org/10.1093/beheco/arih084>
- Bruslé, J. y Quignard J-P. (2020). *Fish Behavior 2, Ethophysiology*. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/book/10.1002/9781119722274>
- Bshary, R., Wickler, W. y Fricke, H. (2002) Fish cognition: a primate's eye view. *Animal Cognition*, 5, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10071-001-0116-5>
- Bshary, R. y Triki, Z. (2022). Fish ecology and cognition: insights from studies on wild and wild-caught teleost fishes. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 46, 101174. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2022.101174>
- Buckingham, J.N., Wong, B.B.M. y Rosenthal, G.G. (2007). Shoaling decisions in female swordtails: how do fish gauge group size? *Behaviour*, 144, 1333–1346. <https://doi.org/10.1163/156853907782418196>
- Burghardt, G.M. (2005). *The Genesis of Animal Play: Testing the Limits*. <https://doi.org/10.7551/mitpress/3229.001.0001>
- Burghardt, G.M., Dinets, V. y Murphy, J.B. (2015). Highly repetitive object play in a cichlid fish (*Tropheus duboisi*). *Ethology*, 121(1), 38–44. <https://doi.org/10.1111/eth.12312>
- Burnett, M.J., O'Brien, G.C., Jacobs, F.J., Botha, F., Jewitt, G. y Downs, C.T. (2020). The southern African inland fish tracking programme (FISHTRAC): An evaluation of the approach for monitoring ecological consequences of multiple water resource stressors, remotely and in real-time. *Ecological Indicators*, 111, 106001. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106001>
- Buston, P. (2003). Size and growth modification in clownfish. *Nature*, 424, 145–146. <https://doi.org/10.1038/424145a>

- Butler, J.M. y Maruska, K.P. (2015). The mechanosensory lateral line is used to assess opponents and mediate aggressive behaviors during territorial interactions in an African cichlid fish. *Journal Experimental Biology*, 218(20), 3284–3294. <https://doi.org/10.1242/jeb.125948>
- Caley, M.J. y Schluter, D. (2003). Predators favour mimicry in a tropical reef fish. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci.*, 270, 667–672. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2263>
- Calvo, R. y Schluessel, V. (2021). Neural substrates involved in the cognitive information processing in teleost fish. *Animal Cognition*, 24(5), 923–946. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01514-3>
- Cao, F., Zhu, L., Li, H., Yu, S., Wang, C. y Qiu, L. (2016). Reproductive toxicity of azoxystrobin to adult zebrafish (*Danio rerio*). *Environ. Pollut.*, 219, 1109–1121. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.09.015>
- Cao, Y., Bi, L., Chen, Q., Liu, Y., Zhao, H., Jin, L. y Peng, R. (2024). Understanding the links between micro/nanoplastics-induced gut microbes dysbiosis and potential diseases in fish: A review. *Environmental Pollution*, 352, 124103. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2024.124103>
- Capel, B. (2017). Vertebrate sex determination: Evolutionary plasticity of a fundamental switch. *Nature Reviews Genetics*, 18(11), 675–689. <https://doi.org/10.1038/nrg.2017.60>
- Carter, M., Essner, R., Goldstein, N. y Iyer, M. (2022). *Animal Behavior*. En M. Carter, R. Essner, N. Goldstein y I. Manasi (Eds.) *Guide to Research Techniques in Neuroscience* (3ª. ed.) (pp. 39–72). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818646-6.00007-5>
- Casas, L., Saborido-Rey, F., Ryu, T., Michell, C., Ravasi, T. y Irigoién, X. (2016). Sex Change in clownfish: molecular insights from transcriptome analysis. *Sci. Rep.*, 6, 35461. <https://doi.org/10.1038/srep35461>
- Casewell, N.R., Visser, J.C., Baumann, K., Dobson, J., Han, H., Kuruppu, S. y Fry, B.G. (2017). The evolution of fangs, venom, and mimicry systems in blenny fishes. *Current Biology*, 27(8), 1184–1191. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.067>
- Castañeda, D., Langlois, S.V. y Fernandino, I.J. (2014). Crossover of the hypothalamic pituitary-adrenal/interrenal, -thyroid, and -gonadal axes in testicular development. *Front. Endocrinol.*, 5. <https://doi.org/10.3389/fendo.2014.00139>

- Castro, A.L.S., Gonçalves-de-Freitas, E.; Volpato, G.L. y Oliveira, C. (2009). Visual communication stimulates reproduction in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.). *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 42, 368–374. <https://doi.org/10.1590/S0100-879X2009000400009>
- Cellerino, A., Valenzano, D.R. y Reichard, M. (2016) From the bush to the bench: the annual *Nothobranchius* fishes as a new model system in biology. *Biol. Rev.*, 91(2), 511–533. <https://doi.org/10.1111/brv.12183>
- Chakrabarty, S., Rajakumar, A., Raghuvver, K., Sridevi, P., Mohanachary, A. y Prathibha, Y. (2012). Endosulfan and flutamide, alone and in combination, target ovarian growth in juvenile catfish, *Clarias batrachus*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part C: Toxicology & Pharmacology*, 155(3), 491–497. <https://doi.org/10.1016/j.cbpc.2011.12.007>
- Chen, J., Katada, Y., Okimura, K., Yamaguchi, T., Guh, Y.-J., Nakayama, T., Maruyama, M., Furukawa, Y., Nakane, Y., Yamamoto, N., Sato, Y., Ando, H., Sugimura, A., Tabata, K., Sato, A. y Yoshimura, T. (2022). Prostaglandin E2 synchronizes lunar-regulated beach spawning in grass puffers. *Current Biology*, 32(22), 4881–4889.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.09.062>
- Chiba, H., Amano, M., Yamada, H., Fujimoto, Y., Ojima, D., Okuzawa, K., Yamanome, T., Yamamori, K. y Iwata, M. (2004). Involvement of gonadotropin-releasing hormone in thyroxine release in three different forms of teleost fish: barfin founder, Masu salmon and goldfish. *Fish. Physiol. Biochem*, 30, 267–273. <https://doi.org/10.1007/s10695-005-8676-y>
- Chih-Wei, F., Jiun-Lin, H. y Ming-Yi, C. (2022). Fish behavior as a neural proxy to reveal physiological states. *Frontiers in Physiology* 13. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.937432>
- Chin, A., Guo, F.C., Bernier, N.J. y Woo, P.T.K. (2004). Effect of *Cryptobia salmositica* induced anorexia on feeding behavior and immune response in juvenile rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 58, 17–26. <https://doi.org/10.3354/dao058017>
- Chung-Davidson, Y.W., Rees, C. B., Bryan, M. B. y Li, W. (2008). Neurogenic and neuroendocrine effects of goldfish pheromones. *Journal of Neuroscience*, 28(53), 14492–14499. doi:10.1523/jneurosci.3589-08.2008.

- Cicala, D., Sbrana, A., Valente, T., Berto, D., Rampazzo, F., Gravina, M.F., Maiello, G. y Russo, T. (2024). Trophic niche overlap of deep-sea fish species revealed by the combined approach of stomach contents and stable isotopes analysis in the Central Tyrrhenian Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 206, 104281. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2024.104281>
- Closs, L.E., Royan, M.R., Sayyari, A., Mayer, I., Weltzien, F.-A., Baker, D.M. y Fontaine, R. (2023). Artificial light at night disrupts male dominance relationships and reproductive success in a model fish species. *Science of The Total Environment*, 900, 166406. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166406>
- Comte, L., Buisson, L., Daufresne, M. y Grenouillet, G. (2012). Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends. *Freshwater Biology*, 58(4), 625–639. <https://doi.org/10.1111/fwb.12081>
- Cook, R.M., Holmes, S.J. y Fryer, R.J. (2015). Grey seal predation impairs recovery of an over-exploited fish stock. *J. Appl. Ecol.*, 52, 969–979. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12439>
- Corral-Lopez, A., Bloch, N.I., van der Bijl, W., Cortazar-Chinarro, M., Szorkovszky, A., Kotrschal, A., Darolti, I., Buechel, S.D., Romenskyy, M., Kolm, N. y Mank, J.E. (2024). Functional convergence of genomic and transcriptomic architecture underlies schooling behaviour in a live-bearing fish. *Nature Ecology & Evolution*, 8(1), 98–110. <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02249-9>
- Correa, S.B., Costa-Pereira, R., Fleming, T.H., Goulding, M. y Anderson, J.T. (2015). Neotropical fruit–fish interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 90(4), 1263–1278. <https://doi.org/10.1111/brv.12153>
- Cortés-Miranda, J., Rojas-Hernández, N., Muñoz, G., Copaja, S., Quezada-Romegialli, C., Veliz, D. y Vega-Retter, C. (2024). Biomarker selection depends on gene function and organ: the case of the cytochrome P450 family genes in freshwater fish exposed to chronic pollution. *PeerJ*, 12, e16925. <https://doi.org/10.7717/peerj.16925>

- Costa, D.C., Mattioli, C.C., Silva, W.S., Takata, R., Leme, F.O.P., Oliveira, A.L. y Luz, R.K. (2017). The effect of environmental colour on the growth, metabolism, physiology and skin pigmentation of the carnivorous freshwater catfish *Lophiosilurus alexandri*. *Journal of fish biology*, 90(3), 922–935. <https://doi.org/10.1111/jfb.13208>
- Coumailleau, P., Pellegrini, E., Adrio, F., Diotel, N., Cano-Nicolau, J., Nasri, A., Vaillant, C. y Kah, O. (2015). Aromatase, estrogen receptors and brain development in fish and amphibians. *Biochim. Biophys. Acta*, 1849, 152–162. <https://doi.org/10.1016/j.bbagrm.2014.07.002>
- Couzin, I.D., Krause, J., James, R., Ruxton, G.D. y Franks, N.R. (2002) Collective memory and spatial sorting in animal groups. *Journal of Theoretical Biology*, 218(1), 1–11. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2002.3065>
- Coyer, J. (1995). Use of a rock as an anvil for breaking scallops by the yellowhead wrasse, *Halichoeres garnoti* (Labridae). *Bulletin of Marine Science*, 57, 548–549.
- Coyner, D.F., S.R. Schaack, M.G. Spalding y Forrester, D.J. (2001). Altered predation susceptibility of mosquitofish infected with *Eustrongylides ignotus*. *Journal of Wildlife Diseases*, 37, 556–560. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-37.3.556>
- Cresci, A., Durif, C., Paris, C., Thompson, C., Shema, S., Skiftesvik, A. y Browman, H. (2019). The relationship between the moon cycle and the orientation of glass eels (*Anguilla anguilla*) at sea. *R. Soc. Open Sci.*, 6, 190812. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.190812>
- Croft, D.P., Hamilton, P.B., Darden, S.K., Jacoby, D.M.P., James, R., Bettaney, E.M. y Tyler, C.R. (2012). The role of relatedness in structuring the social network of a wild guppy population. *Oecologia*, 170, 955–963. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2379-8>
- Cropp, R. y Norbury, J. (2018). Goby–shrimp mutualism: costs and benefits of obligate versus facultative strategies. *Ecol. Complex.*, 36, 22–29. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2018.05.04>

- Cruz-Botto, S., Roca-Lanao, B., Gaitán-Ibarra, S., Chaparro-Muñoz, N. y Villamizar, N. (2018). Natural vs laboratory conditions on the reproductive biology of common snook *Centropomus undecimalis* (Bloch, 1792). *Aquaculture*, 482, 9–16. Doi: 10.1016/j.aquaculture.2017.09.013.
- Cui, H. y Smith, A.L. (2022). Impact of engineered nanoparticles on the fate of antibiotic resistance genes in wastewater and receiving environments: a comprehensive review. *Environmental Research*, 204, 112373. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2021.112373>
- Cui, M., Liu, X., Liu, H., Zhao, J., Li, D. y Wang, W. (2024). Fish tracking, counting, and behaviour analysis in digital aquaculture: a comprehensive review. *ArXiv*, 2406.17800, 1-22. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2406.17800>
- Cuthill, I.C., Matchette, S. y Scott-Samuel, N. (2019). Camouflage in a dynamic world, *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 30, 109–115. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2019.07.007>
- Dadda, M. y Bisazza, A. (2012). Prenatal light exposure affects development of behavioural lateralization in a livebearing fish. *Behavioural Processes*, 91(1), 115–118. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.06.008>
- Dahle, R., Taranger, G.L., Karlsen, Ī., Kjesbu, O.S. y Norberg, B. (2003). Gonadal development and associated changes in liver size and sex steroids during the reproductive cycle of captive male and female Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology—Part A*, 136, 641–653. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(03\)00215-0](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(03)00215-0)
- Dahlke, F., Lucassen, M., Bickmeyer, U., Wohlrab, S., Puvanendran, V., Mortensen, A., Chierici, M., Pörtner, H.O. y Storch, D. (2020). Fish embryo vulnerability to combined acidification and warming coincides with a low capacity for homeostatic regulation. *Journal of Experimental Biology*, 223(11), 212589. <https://doi.org/10.1242/jeb.212589>

- Darland, T. y Dowling, J.E. (2001). Behavioral screening for cocaine sensitivity in mutagenized zebrafish. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(20), 691–696. <https://doi.org/10.1073/pnas.191380698>
- da Silva, R.F., Kitagawa, A. y Sánchez Vázquez, F.J. (2016). Dietary self-selection in fish: a new approach to studying fish nutrition and feeding behavior. *Rev Fish Biol Fisheries*, 26, 39–51. <https://doi.org/10.1007/s11160-015-9410-1>
- da Silva, Y., Leite, J.L.R., de Almeida, C.A.L., de Araujo, F.G. y Fortes-Silva, R. (2021). New insights into tambaqui (*Colossoma macropomum*) feeding behavior and digestive physiology by the self-feeding approach: effects on growth, dial patterns of food digestibility, amylase activity and gastrointestinal transit time. *Aquaculture*, 498, 116–122. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.08.054>
- Davidson, A.J. (2006). Search for the feeding-entrainable circadian oscillator: a complex proposition. *American Journal of Physiology Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 290, R1524–R1526. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00073.2006>
- Davies, B. y Bromage, N. (2002). The effects of fluctuating seasonal and constant water temperatures on the photoperiodic advancement of reproduction in female rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture*, 205, 183–200. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00665-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00665-2)
- Davies, N., Krebs, J. y West, S.A. (2012). *An introduction to behavioural ecology*. (4ª ed.). <https://www.wiley.com/en-sg/An+Introduction+to+Behavioural+Ecology%2C+4th+Edition-p-9781405114165>
- Davis, R.E. (1964). Daily “predawn” peak of locomotion in fish. *Animal Behaviour*, 12(2-3), 272–283. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(64\)90014-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(64)90014-4)
- Day, R., MacDonald, T., Brown, C., Laland, K. y Reader, S.M. (2001). Interactions between shoal size and conformity in guppy social foraging. *Animal Behaviour*, 62, 917–925. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1820>
- de Almeida, E., da Silva, T., Zanon, J. y Kohshima, S. (2023). Effect of light bias on male mating signal and female mate choice in a sexually dimorphic Amazon fish. *Behavioural Processes*, 213, 104958. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2023.104958>

- de Farias, G., Medeiros, R.J. y Maciel-Magalhães, M. (2023). Zebrafish (*Danio rerio*) as a model to assess the effects of cocaine as a drug of abuse and its environmental implications. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 30, 28459–28479. <https://doi.org/10.1007/s11356-023-25402-0>
- Deininger, A. y Frigstad, H. (2019). Reevaluating the role of organic matter sources for coastal eutrophication, oligotrophication, and ecosystem health. *Frontiers in Marine Science*, 6, 210, <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00210>
- de Busserolles, F., Fogg, L., Cortesi, F. y Marshall, J. (2020). The exceptional diversity of visual adaptations in deep-sea teleost fishes. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 106, 20–30. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2020.05.027>
- de Magalhães, J., Alves, C.B.M., Peressin, A. y Santos, P. (2018). Influence of rainfall, hydrological fluctuations, and lunar phase on spawning migration timing of the Neotropical fish *Prochilodus costatus*. *Hydrobiologia*, 818, 145–161. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3601-4>
- de Mitcheson, Y.S. y Liu, M. (2008). Functional hermaphroditism in teleosts. *Fish Fish.*, 9, 1–43. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2007.00266.x>
- De Pedro, N., Guijarro, A.I., López-Patiño, M.A., Martínez-Álvarez, R. y Delgado, M.J. (2005). Daily and seasonal variations in haematological and blood biochemical parameters in the tench, *Tinca tinca* Linnaeus, 1758. *Aquaculture Research*, 36, 1185–1196. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2005.01338.x>
- Desjardins, J. K., Stiver, K. A., Fitzpatrick, J. L. y Balshine, S. (2008). Differential responses to territory intrusions in cooperatively breeding fish. *Animal Behaviour*, 75(2), 595–604. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.025>
- Devauchelle, N., Alexandre, J., Corre, N. y Letty, Y. (1988). Spawning of turbot (*Scophthalmus maximus*) in captivity. *Aquaculture*, 69, 159–184. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90194-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90194-9)
- Devlin, R. y Nagahama, Y. (2002). Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture*, 208(3-4), 0–364. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00057-1](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00057-1)

- De Waele, H., Vila, C., van Boerdonk, D., Luiten, E., Leenheer, L.M., Mitchell, D., Vega-Trejo, R. y Kotrschal, A. (2022). Jumping out of trouble: evidence for a cognitive map in guppies (*Poecilia reticulata*). *Behavioural Ecology*, 33(6), 1161–1169. <https://doi.org/10.1093/beheco/arac085>
- Dew, W.A., Azizishirazi, A. y Pyle, G.G. (2014). Contaminant-specific targeting of olfactory sensory neuron classes: Connecting neuron class impairment with behavioural deficits. *Chemosphere*, 112, 519–525. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2014.02.047>
- Diaz, B. y Sih, A. (2017). Behavioural responses to human-induced change: Why fishing should not be ignored. *Evolutionary applications*, 10(3), 231–240. <https://doi.org/10.1111/eva.12456>
- Ding, H., Wang, M., Wang, M., Wu, S., Guo, Y., Gao, Y., Li, L., Bao, Z., Wang, B. y Hu, J. (2024). Synchronously sexual maturity in hermaphrodite fish as revealed by transcriptome analysis in *Plectropomus leopardus*. *Gene*, 901, 148166. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2024.148166>
- Dixon, D.L., Jennings, A.R., Atema, J. y Munday, P.L. (2015). Odor tracking in sharks is reduced under future ocean acidification conditions. *Global Change Biology*, 21, 1454–1462. <https://doi.org/10.1111/gcb.12678>
- Dong, Y., Zhou, X., Zheng, J., Cen, J., Qi, Y., Lu, S. y Cui, L. (2023). Light-induced algae retinal stress can deform fish spines. *Aquaculture*, 562, 738758. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.738758>
- Dora n, C., Bierbach, D., Lukas, J., Klamser, P., Landgraf, T., Klenz, H., Habedank, M., Arias-Rodriguez, L., Krause, S., Romanczuk, P. y Krause, J. (2022). Fish waves as emergent collective antipredator behavior. *Current Biology*, 32(3), 708–714. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.11.068>
- Douglas, R.H. y Crawford, L.M. (2018). Fish Vision. *Encyclopedia of Ocean Science*, 1–16. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-409548-9.11370-3>
- Downhower, J.F., Brown, L., Pederson, P. y Staples, G. (1983). Sexual selection and sexual dimorphism in mottled sculpins. *Evolution*, 37, 96–103. <https://doi.org/10.2307/2408178>

- Doyon, C., Leclair, J., Trudeau, V.L. y Moon, T.W. (2006). Corticotropin-releasing factor and neuropeptide Y mRNA levels are modified by glucocorticoids in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 146, 126–135. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2005.10.003>
- Draud, M.J., Verga, J.N., Haley, M.P. y Itzkowitz, M. (2008). Mate inspection patterns in the female beaugregory damselfish (*Stegastes leucostictus*). *Acta Ethologica*, 11, 6–15. <https://doi.org/10.1007/s10211-007-0036-8>
- Duarte, C., Hendriks, I., Moore, T., Olsen, Y., Steckbauer, A., Ramajo, L., Carstensen, J., Trotter, J. y McCulloch, M. (2013). Is ocean acidification an open-ocean syndrome? Understanding anthropogenic impacts on seawater pH. *Estuar. Coast.*, 36, 221–236. <https://doi.org/10.1007/s12237-013-9594-3>
- Dudzinski, K.M., Thomas, J.A. y Gregg, J.D. (2009). Communication in Marine Mammals, Editor(s): William, F. Perrin, Bernd, Würsig, J.G.M., Thewissen. *Encyclopedia of Marine Mammals (Second Edition)*. Academic Press, 260–269.
- Dunlop, R. y Laming, P. (2005). Mechanoreceptive and nociceptive responses in the central nervous system of goldfish (*Carassius auratus*) and trout (*Oncorhynchus mykiss*). *The journal of pain*, 6(9), 561–568. <https://doi.org/10.1016/j.jpain.2005.02.010>
- Dunlop, R., Millsopp, S. y Laming, P. (2006). Avoidance learning in goldfish (*Carassius auratus*) and trout (*Oncorhynchus mykiss*) and implications for pain perception. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 97, 255–271. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2005.06.018>
- Dyer, A.R., Upton, Z., Stone, D., Thomas, P.M., Soole, K.L., Higgs, N., Quinn, K. y Carragher, J.F. (2004). Development and validation of a radioimmunoassay for fish insulin-like growth factor I (IGF-I) and the effect of aquaculture related stressors on circulating IGF-I levels. *General and Comparative Endocrinology*, 135(3), 268–275. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2003.10.002>
- Eisenbeiser, S., Serbe-Kamp, É., Gage, G.J. y Marzullo, T.C. (2022). Gills just want to have fun: Can fish play games, just like us? *Animals*, 12(13), 1684. <https://doi.org/10.3390/ani12131684>

- Endo, H. y Wu, H. (2019). Biosensors for the assessment of fish health: a review. *Fish Sci.*, 85, 641–654. <https://doi.org/10.1007/s12562-019-01318-y>
- Engelmann, J., Hanke, W. y Bleckmann, H. (2002). Lateral line reception in still- and running water. *Journal of Comparative Physiology A*, 188(7), 513–526. doi:10.1007/s00359-002-0326-6.
- Enzor, L.A., Hunter, E.M. y Place, S.P. (2017). The effects of elevated temperature and ocean acidification on the metabolic pathways of notothenioid fish. *Conserv. Physiol.*, 5, cox019. <https://doi.org/10.1093/conphys/cox019>
- Eshel, O., Shirak, A., Dor, L., Band, M., Zak, T., Markovich-Gordon, M. y Ron, M. (2014). Identification of male-specific amh duplication, sexually differentially expressed genes and microRNAs at early embryonic development of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *BMC Genomics*, 15, 774. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-774>
- Espirito, A.H., de Alba, G., Reis, Y. da S., Costa, L.S., Sánchez-Vázquez, F.J., Luz, R.K., Ribeiro, P.A.P. y López-Olmeda, J.F. (2020). Effects of temperature regime on growth and daily rhythms of digestive factors in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) larvae. *Aquaculture*, 528, 735545. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735545>
- Ewert, J.P. (2011). *Neuroethology. An Introduction to the Neurophysiological fundamentals of behavior*. Ed. Springer-Verlag. 344 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-67500-3>
- Faheem, M. y Bhandari, R.K. (2021). Detrimental effects of bisphenol compounds on physiology and reproduction in fish: a literature review. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 81, 103497. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2020.103497>
- Fairchild, E.A. y Howell, W.H. (2004). Factors affecting the post-release survival of cultured juvenile *Pseudopleuronectes americanus*. *Journal of Fish Biology*, 65, 69–87. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00529.x>
- Falcón, J., Migaud, H., Muñoz-Cueto, J.A. y Carrillo, M. (2010). Current knowledge on the melatonin system in teleost fish. *General and Comparative Endocrinology*, 165(3), 469–482. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.04.026>
- Farbridge, K.F. y Leatherland, J.F. (1987). Lunar cycles of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. I. Growth and feeding. *Journal of Experimental Biology*, 128, 165–178. <https://doi.org/10.1242/jeb.129.1.165>

- Faria, C. y Almada, V.C. (2023). Tidal activity rhythms and depth distribution of rocky shore fish in an altered intertidal environment. *Acta Ethol.*, 11, 123–126. <https://doi.org/10.1007/s10211-008-0042-5>
- Feng, J., Yang, J., Jiang, Z., Zhou, N., Liu, X., Zhang, G., Yan, X., Wang, J., Xu, X., Guo, S. y Wang, T. (2023). Melatonin modulates the hypothalamic-pituitary neuroendocrine axis to regulate physiological color change in teleost fish. *Int J Biol Sci.*, 19(9), 2914–2933. <https://doi.org/10.7150/ijbs.81055>
- Fernández-Vega, C., Sancho, E., Ferrando, M. D. y Andreu, E. (2002). Thiobencarb-induced changes in acetylcholinesterase activity of the fish *Anguilla anguilla*. *Pest. Biochem. Physiol.*, 72, 55–63. <https://doi.org/10.1006/pest.2001.2581>
- Fielder, D.S., Bardsley, W.J., Allan, G.L. y Pankhurst, P.M. (2002). Effect of photoperiod on growth and survival of snapper *Pagrus auratus* larvae. *Aquaculture*, 211, 135–150. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(02\)00006-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(02)00006-6)
- Fine, M.L. (2012). Swimbladder sound production: the forced response versus the resonant bubble. *Bioacoustics*, 21, 5–7. <https://doi.org/10.1080/09524622.2011.647453>
- Fischer, E.A. (1984). Egg trading in the chalk bass, *Serranus tortugarum*, a simultaneous hermaphrodite. *Z. Tierpsych.*, 66, 143–151. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1984.tb01361.x>
- Fischer, E.A. (1988). Simultaneous hermaphroditism, tit-for-tat and the evolutionary stability of social systems. *Ethol. Sociobiol.*, 9, 119–136. [https://doi.org/10.1016/0162-3095\(88\)90017-9](https://doi.org/10.1016/0162-3095(88)90017-9)
- Froese, R. y Pauly, D. (ed.). (2025). *Fishbase*. <https://www.fishbase.us>
- Fiszbein, A., Canepa, M., Vazquez, G., Maggese, C. y Pandolfi, M. (2010). Photoperiodic modulation of reproductive physiology and behaviour in the cichlid fish *Cichlasoma dimerus*. *Physiol. Behav.*, 99, 425–432. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.11.017>
- Flammarion, P., Noury, P. y Garric, J. (2002). The measurement of cholinesterase activities as a biomarker in chub (*Leuciscus cephalus*): The fish length should not be ignored. *Env. Pollut.*, 120, 325–330. [https://doi.org/10.1016/s0269-7491\(02\)00137-9](https://doi.org/10.1016/s0269-7491(02)00137-9)
- Flannery, C. y Bjorkstedt, E. (2024). Critical swimming speed of juvenile rockfishes (*Sebastes*) following long- and short-term exposures to acidification and deoxygenation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 573, 151993. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2024.151993>

- Folkestad, H. (2005). Stage dependent habitat use under conflicting predation pressure: An experimental test with larval and juvenile two-spotted gobies, *Gobiusculus flavescens*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 323, 160-171. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.04.005>
- Folmar, L.C., Hemmer, M., Hemmer, R., Bowman, C., Kroll, K. y Denslow, N.D. (2000). Comparative estrogenicity of estradiol, ethynyl estradiol and diethylstilbestrol in an in vivo, male sheepshead minnow (*Cyprinodon variegatus*), vitellogenin bioassay. *Aquat. Toxicol.*, 49, 77-88. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(99\)00076-4](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(99)00076-4)
- Food and agriculture organization of the United Nations. (FAO). (2023). *The state of world fisheries and aquaculture 2024.*: <https://openknowledge.fao.org/handle/20.500.14283/cd0690en>
- Francini-Filho, R.B., Coni, E.O.C., Ferreira, C.M., Alves, A.C., Rodrigues, L.S. y Amado-Filho, G.M. (2012). Group nest clearing behavior by the sergeant major *Abudefduf saxatilis* (Pisces: Pomacentridae). *Bull. Mar. Sci.*, 88, 195-196. <http://dx.doi.org/10.5343/bms.2011.1045>
- Fraser, N.H.C., Heggenes, J., Metcalfe, N.B. y Thorpe, J.E. (1995). Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology*, 73, 446-451. <https://doi.org/10.1139/z95-051>
- Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Akkara, J.T., Albanese, B.W. y Snider, S.B. (2004). Night feeding by guppies under predator release: effects on growth and daytime courtship. *Ecology*, 85, 312-319. <https://doi.org/10.1890/03-3023>
- Freiler, M.K. y Smith, T. (2023). Neuroendocrine mechanisms contributing to the coevolution of sociality and communication. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 70, 101077. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2023.101077>
- Frisch, A.J., McCormick, M.I. y Pankhurst, N.W. (2007). Reproductive periodicity and steroid hormone profiles in the sex-changing coral-reef fish, *Plectropomus leopardus*. *Coral Reefs*, 26, 189-197. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0183-9>
- Frisch, A. J., Hobbs, J.-P. A., Hansen, S. T., Williamson, D. H., Bonin, M. C., Jones, G. P. y Rizzari, J. R. (2019). Recovery potential of mutualistic anemone and anemonefish populations. *Fisheries Research*, 218, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.04.018>

- Frøland, I.A. y Whitmore, D. (2019). Circadian clocks in fish—what have we learned so far? *Biology*, 8(17), 1–16. <https://doi.org/10.3390/biology8010017>
- Frøland Steindal, I.A., Yamamoto, Y. y Whitmore, D. (2023). Blind fish have cells that see light. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 290, 20230981. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.0981>
- Frommel, A.Y., Brauner, C.J., Allan, B.J.M., Nicol, S., Parsons, D.M., Pether, S.M.J., Setiawan, A.N., Smith, N. y Munday, P.L. (2019). Organ health and development in larval kingfish are unaffected by ocean acidification and warming. *PeerJ*, 7, e8266. <https://doi.org/10.7717/peerj.8266>
- Fry, F. y Hart, J.S. (1948). The relation of temperature to oxygen consumption in the goldfish. *The Biological Bulletin*, 94(1), 66–77. <https://doi.org/10.2307/1538211>
- Fukakusa, C.K. (2020). Behavioral evidence of chemical communication by male caudal fin organs of a glandulocaudine fish (Teleostei: Characidae). *Ichthyology Exploration of Freshwaters*, IEF-1127, 1–11. <https://doi.org/10.1016/10.23788/IEF-1127>
- Fukunaga, K., Yamashina, F., Ohta, N., Mizuno, H., Takeuchi, Y., Yamauchi, C. y Takemura, A. (2019). Involvement of melatonin in transducing moon-related signals into the reproductive network of the female honeycomb grouper *Epinephelus merra*. *General and Comparative Endocrinology*, 113211. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2019.113211>
- Furusawa, C. y Koizumi, I. (2024). Behavioural sleep in salmonid fish with flexible diel activity. *Animal Behaviour*, 209, 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2023.12.013>
- Gabián Álvarez, M. (2021). *Análisis genómico de las poblaciones de salmón atlántico (Salmo salar l.) de la Península Ibérica* [Tesis de doctorado, Universidad de Vigo]. <http://hdl.handle.net/11093/2296>
- Galeotti, D.M., McCullough, C.D. y Lund, M.A. (2010). Black-stripe minnow *Galaxiella nigrostriatal* (Shipway 1953) (Pisces: Galaxiidae), a review and discussion. *J. R. Soc. West Aust.*, 93(1), 13–20. <https://archive.org/details/biostor-256294>
- Gardner, J.L., Peters, A., Kearney, M.R., Joseph, L. y Heinsohn, R. (2011). Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in ecology & evolution*, 26(6), 285–291. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.005>

- Gattuso, J.P. y Hansson, L. (2011). *Ocean Acidification*. <https://global.oup.com/academic/product/ocean-acidification-9780199591091?cc=us&lang=en&>
- Geffroy, B. y Wedekind, C. (2020). Effects of global warming on sex ratios in fishes. *Journal of Fish Biology*, 97, 596–606. <https://doi.org/10.1111/jfb.14429>
- Gerlai, R. (2017). Zebrafish and relational memory: Could a simple fish be useful for the analysis of biological mechanisms of complex vertebrate learning? *Behavioural Processes*, 141(2), 242–250. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.01.016>
- Gibson, S. y Johnston, I.A. (1995). Temperature and development in larvae of the turbot *Scophthalmus maximus*. *Marine Biology*, 124, 17–25. <https://doi.org/10.1007/BF00349142>
- Giger, T., Excoffier, L., Day, P.J.R., Champigneulle, A., Hansen, M.M., Powell, R. y Largiadèr, C.R. (2006). Life history shapes gene expression in salmonids. *Curr. Biol.*, 16, R281–282. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.03.053>
- Gilannejad, N., Moyano, F.J., Martínez-Rodríguez, G. y Yúfera, M. (2021). Feeding protocol modulates the digestive process in Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles. *Animals*, 11(3), 1–19. <https://doi.org/10.3390/ani11030669>
- Gilby, B.L., Burfeind, D.D. y Tibbetts, I.R. (2012). Better red than dead? Potential aposematism in a harpacticoid copepod, *Metis holothuriae*. *Marine Environmental Research*, 74, 73–76. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2011.12.001>
- Gill, A.B. (2003). The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation. *Journal of fish biology*, 63, 105–116. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2003.00214.x>
- Jiménez, J., Puigarnau, S., Morán, E., Lombarte, A., Gómez -Vives, M.J., Coll, M. y Navarro, J. (2021). Interannual trophic behaviour of a pelagic fish predator in the western Mediterranean Sea. *Marine Environmental Research*, 168, 105288. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105288>
- Glazer, L., Wells, C.N., Drastal, M., Odamah, K.A., Galat, R.E., Behl, M. y Levin, E.D. (2018). Developmental exposure to low concentrations of two brominated flame retardants, BDE-47 and BDE-99, causes life-long behavioral alterations in zebrafish. *Neurotoxicology*, 66, 221–232. <https://doi.org/10.1016/j.neuro.2017.09.007>

- Gleason, P.E., Weber, P.G. y Weber, S.P. (1977). Effect of group size on avoidance learning in zebra fish: *Brachydanio rerio* (Pisces: Cyprinidae). *Animal Learning & Behavior*, 15(2), 213–216. <https://doi.org/10.3758/BF03214081>
- Godin, J., Le Roy, A., Burns, A., Seebacher, F. y Ward, A. (2022). Pace-of-life syndrome: linking personality, metabolism and colour ornamentation in male guppies. *Animal Behaviour*, 194, 13–33. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.09.012>
- Gómez-Laplaza, L.M. y Gerlai, R. (2015). Angelfish (*Pterophyllum scalare*) discriminate between small quantities: a role of memory. *Journal of Comparative Psychology*, 129, 78–83. <https://doi.org/10.1037/a0038228>
- Gonçalves-de-Freitas, E., da Silva, A., Billalba, T. y Zocoler, F. (2009). Sexual selection and social hierarchy in fishes. *Oecologia Brasiliensis*, 13(1), 80–88. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:54682098>
- Gonçalves-de-Freitas, E., Carvalho, T. y Oliveira, R. (2014). Photoperiod modulation of aggressive behavior is independent of androgens in a tropical cichlid fish. *Perspectives in Cichlid Endocrinology*, 207, 41–49. <https://doi.org/10.1016/j.ygcn.2014.07.024>
- Gonzalez-Voyer, A., Winberg, S. y Kolm, N. (2009). Social fishes and single mothers: brain evolution in African cichlids. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences*, 276, 161–167. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0979>
- Gonze, D. (2024). Coupling between the cell cycle and the circadian clock: Lessons from computational modelling and consequences for cancer chronotherapy. *Current Opinion in Systems Biology*, 37, 100507. <https://doi.org/10.1016/j.coisb.2024.100507>
- Goodall, J. (1964). Tool-Using and Aimed Throwing in a Community of Free-Living Chimpanzees. *Nature*, 201, 1264–1266.
- Gould, G.G. (2011). Modified associative learning T-maze test for zebra fish (*Danio rerio*) and other small teleost fish. *Zebrafish Neurobehavioral Protocols*, 51, 61–73. https://doi.org/10.1007/978-1-60761-953-6_5
- Graham, K.L. y Burghardt, G.M. (2010). Current perspectives on the biological study of play: signs of progress. *The Quarterly Review of Biology*, 85(4), 393–418. <https://doi.org/10.1086/656903>

- Gross, M.R. y Charnov, E.L. (1980). Alternative male life histories in bluegill sunfish. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 77, 6937–6940. <https://doi.org/10.1073/pnas.77.11.6937>
- Grutter, A.S., De Brauwer, M. y Bshary, R. (2018). Parasite infestation increases on coral reefs without cleaner fish. *Coral Reefs*, 37, 15–24. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1628-z>
- Grzesiuk, M., Grabska, M. y Pawelec, A. (2024). Fluoxetine may interfere with learning in fish. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 105, 104358. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2023.104358>
- Guardiola, J.L. (2024). *La acidificación y su efecto sobre el desarrollo temprano del “bocachico” Prochilodus magdalenae (Steindachner, 1878)* [Tesis de pregrado, Universidad del Magdalena]. <https://repositorio.unimagdalena.edu.co/handle/123456789/21342>
- Guiguen, Y., Fostier, A., Piferrer, F. y Chang, C.F. (2010). Ovarian aromatase and estrogens: A pivotal role for gonadal sex differentiation and sex change in fish. *General and Comparative Endocrinology*, 165(3): 352–366. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2009.03.002>
- Gumm, J.M. (2012). Sex recognition of female-like sneaker males in the Comanche Springspupfish, *Cyprinodon elegans*. *Animal Behaviour*, 83(6), 1421–1426. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.013>
- Gunter, G. 1953. Observations on fish turning flips over a line. *Copeia*, 1953, 188–190. <https://doi.org/10.2307/1439939>
- Halm, S., Rocha, A., Miura, T., Prat, F. y Zanuy, S. (2007). Anti-müllerian hormone (AMH/AMH) in the European sea bass: Its gene structure, regulatory elements, and the expression of alternatively-spliced isoforms. *Gene*, 388(1–2), 148–158. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2006.10.018>
- Hamasaki, K., Takahashi, Y. y Dan, S. (2022). Body colourations affect predation risk from fish in fiddler crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 557, 151818. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2022.151818>
- Hammond-Tooke, C.A., Poulin, R. y Nakagawa, S. (2012). Parasitism and behavioural syndromes in the fish *Gobiomorphus cotidianus*. *Behaviour*, 149(6), 601–622. <https://doi.org/10.1163/156853912x648903>

- Han, Y., Zhao, M., Wang, L., Yu, Z., Wang, J., Yu, Q., Xiao, L., Lu, M., Li, S., Zhang, Y. y Lin, H. (2019). Overexpression of anti-Müllerian hormone gene in vivo affects gonad sex differentiation in undifferentiated orange-spotted groupers (*Epinephelus coioides*). *Frontiers in Endocrinology*, 10, 210. <https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00210>
- Hand, S.C. y Podrabsky, J.E. (2000) Bioenergetics of diapause and quiescence in aquatic animals. *Thermochim Acta*, 349(1-2), 31–42. [https://doi.org/10.1016/S0040-6031\(99\)00511-0](https://doi.org/10.1016/S0040-6031(99)00511-0)
- Hansell, M. y Ruxton, G.D. (2008) Setting tool use within the context of animal construction behaviour. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 73–78. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.006>
- Hanson, K.C., Cooke, S.J., Suski, C.D. y Philipp, D.P. (2007). Effects of different angling practices on post-release behaviour of nest-guarding male black bass, *Micropterus* spp. *Fisheries Management and Ecology*, 14(2), 141–148. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2007.00534.x>
- Haque, M.A., Hossain, M.I., Hasan, S.J., Dey, P.K., Rahman, M.A. y Mahmud, Y. (2023). Spawning season, spawning and nursing grounds identification of Asian seabass, *Lates calcarifer* (Bloch, 1790) in the Bay of Bengal, Bangladesh. *Sustainable Aquatic Research*, 2(2), 129–144. <https://doi.org/10.5281/zenodo.8302192>
- Hara, T.J. (2011). Smell, taste and chemical sensing. Morphology of the olfactory (smell) system in fishes. *Encyclopedia of Fish Physiology*, 194–207. doi:10.1016/b978-0-12-374553-8.00024-1.
- Harding, D.J., Burke, C.L., Carpenter-Bundhoo, L., Fawcett, J.H., Sternberg, D., Kennard, M.J., Kerr, J.L., Mullins, T.M. y Prior, A.E. (2024). Movement patterns of Murray cod (*Maccullochella peelii*) and golden perch (*Macquaria ambigua*) in a northern Murray–Darling Basin dryland river. *Marine and Freshwater Research*, 75(10), MF24043. <https://doi.org/10.1071/MF24043>
- Hattori, R.S., Murai, Y., Oura, M., Masuda, S., Majhi, S.K., Sakamoto, T., Fernandino, J.I., Somoza, G.M., Yokota, M. y Strussmann, C.A. (2012). A Y-linked anti-Müllerian hormone duplication takes over a critical role in sex determination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 2955–2959. <https://doi.org/10.1073/pnas.1018392109>

- Haugen, T., Almeida, F.F., Andersson, E., Bogerd, J., Male, R., Skaar, K.S., Schulz, R.W., Sørhus, E., Wijgerde, T. y Taranger, G.L. (2012). Sex differentiation in atlantic cod (*Gadus morhua* L.): morphological and gene expression studies. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 10(1), 47. <https://doi.org/10.1186/1477-7827-10-47>
- Hays, G.C., Richardson, A.J. y Robinson C. (2005). Climate change and marine plankton. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(6), 337–344. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.004>
- Healy, S.D. (2019). The face of animal cognition. *Integrative zoology*, 14(2), 132–144. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12361>
- Hennies, M., Wiesmann, M., Allner, B. y Sauerwein, H. (2003). Vitellogenin in carp (*Cyprinus carpio*) and perch (*Perca fluviatilis*): purification, characterization and development of an ELISA for the detection of estrogenic effects. *Sci. Total Environ.*, 309, 93–103. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(03\)00005-6](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(03)00005-6)
- Henriques, M.C., Carvalho, I., Santos, C., Herdeiro, M.T., Fardilha, M., Pavlaki, M.D. y Loureiro, S. (2023). Unveiling the molecular mechanisms and developmental consequences of mercury (Hg) toxicity in zebrafish embryo-larvae: A comprehensive approach. *Neurotoxicology and Teratology*, 100, 107302. <https://doi.org/10.1016/j.ntt.2023.107302>
- Herrera-Pérez, P., Servili, A., Rendón, M. C., Sánchez-Vázquez, F. J., Falcón, J. y Muñoz-Cueto, J. A. (2011). The pineal complex of the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*): I. Histological, immunohistochemical and qPCR study. *Journal of Chemical Neuroanatomy*, 41(3), 170–180. <https://doi.org/10.1016/j.jchemneu.2011.01.006>
- Hesse, S., Anaya-Rojas, J.M., Frommen, J.G. y Thünken, T. (2015). Kinship reinforces cooperative predator inspection in a cichlid fish. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(11), 2088–2096. <https://doi.org/10.1111/jeb.12736>

- Higuchi, K., Kazeto, Y., Ozaki, Y., Yamaguchi, T., Shimada, Y., Ina, Y., Soma, S., Sakakura, Y., Goto, R., Matsubara, T. y Nishiki, I. (2019). Targeted mutagenesis of the ryanodine receptor by Platinum TALENs causes slow swimming behaviour in Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). *Scientific Reports*, 9(1), 13871. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50418-3>
- Hiong, K.C., Ip, Y.K., Wong, W.P. y Chew, S.F. (2015). Differential gene expression in the liver of the African Lungfish, *Protopterus annectens*, after 6 months of aestivation in air or 1 day of arousal from 6 months of aestivation. *PLoS ONE*, 10(3), e0121224. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121224>
- Hjelmstedt, P., To, F., Gräns, A. y Allen, P. (2024). Use of electroencephalogram (EEG) to optimize stunning efficiency and animal welfare in commercial catfish production. *Aquaculture*, 592, 741200. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741200>
- Hoar, W.S. (1942). Diurnal variations in feeding activity of young salmon and trout. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34, 1655–1669. <https://doi.org/10.1139/f42-011>
- Hoegh- Guldberg, P.J., Mumby, A.J., Hooten, R.S., Steneck, P. y Greenfield, E. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318, 1737–1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Holbrook, R.I. y de Perera T.B. (2013). Three-dimensional spatial cognition: freely swimming fish accurately learn and remember metric information in a volume. *Animal Behaviour*, 86(5), 1077–1083. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.09.014>
- Hollenbeck, C.M., Portnoy, D.S., Gold, J.R. (2019). Evolution of population structure in an estuarine-dependent marine fish. *Ecology and Evolution*, 9(6), 3141–3152. <https://doi.org/10.1002/ece3.4936>
- Holmes, T.Q. (2020). Impact of UK sport fishing on fish welfare and conservation. *Animal Sentience*, 1(3), 47. <https://doi.org/10.51291/2377-7478.1580>
- Hope, B.V., Hamilton, T.J. y Hurd, P.L. (2019). Submerged plus maze: A novel test for studying anxiety-like behaviour in fish. *Behavioural brain research*, 362, 332–337. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2018.12.012>

- Horký, P., Grabic, R., Grabicová, K., Brooks, B.W., Douda, K., Slavík, O., Hubená, P., Sancho Santos, E.M. y Randák, T. (2021). Methamphetamine pollution elicits addiction in wild fish. *Journal of Experimental Biology*, 224(13), p.jeb242145. <https://doi.org/10.1242/jeb.242145>
- Hsiao, S.M. y Meier, A.H. (1992). Freerunning circasemilunar spawning rhythm of *Fundulus grandis* and its temperature compensation. *Fish Physiology and Biochemistry*, 10, 259–265. <https://doi.org/10.1002/jez.1402520302>
- Hu, Q., Zhu, Y., Liu, Y., Wang, N. y Chen, S. (2014). Cloning and characterization of *wnt4a* gene and evidence for positive selection in half-smooth tongue sole (*Cynoglossus semilaevis*) *Scientific Reports*, 4(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep07167>
- Hu, Y., Wang, B. y Du, H. (2021). A review on *sox* genes in fish. *Reviews in Aquaculture*, 13(4), 1986–2003. <https://doi.org/10.1111/raq.12554>
- Huang, S., Ye, L. y Chen, H. (2017). Sex determination and maintenance: the role of DMRT1 and FOXL2. *Asian Journal of Andrology*, 19(6), 619–624. <https://doi.org/10.4103/1008-682X.194420>
- Huang, Z. (2024). Migration dynamics simulation of migratory fish in rivers. *Ecological Indicators*, 158, 111293. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.111293>
- Huang, W., Mo, J., Li, J. y Wu, K. (2024). Exploring developmental toxicity of microplastics and nanoplastics (MNPS): Insights from investigations using zebrafish embryos. *Science of The Total Environment*, 933, 173012. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173012>
- Humborstad, O.B., Noble, C., Sæther, B.S., Midling, K.Ø. y Breen, M. (2020). Fish welfare in capture-based aquaculture (CBA). En T. Kristiansen, A. Fernö, A., M. Pavlidis, H. van de Vis (eds.). *The Welfare of Fish, Animal Welfare*, (pp. 439–462). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41675-1_18
- Ikegami, T., Takeuchi, Y., Hur, S.P. y Takemura, A. (2014). Impacts of moonlight on fish reproduction. *Marine genomics*, 14, 59–66. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2013.11.007>

- Imsland, A.K., Reynolds, P., Hangstad, T.A., Jónsdóttir, Ó.D., Noble, T., Wilson, M., Mackie, J.A., Elvegård, T.A., Urskog, T.C. y Mikalsen, B. (2018). Feeding behaviour and growth of lumpfish (*Cyclopterus lumpus* L.) fed with feed blocks. *Aquaculture Research*, 49(5), 2006–2012. <https://doi.org/10.1111/are.13657>
- Ingólfsson, Ó.A. y Jørgensen, T. (2006). Escapement of gadoid fish beneath a commercial bottom trawl: Relevance to the overall trawl selectivity. *Fisheries Research*, 79(3), 303–312. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2005.12.017>
- Intergovernmental Panel on Climate Change. (IPCC). (2023). *Climate Change 2023: Synthesis Report*. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001>
- Ioannou, C.C., Tosh, C.R., Neville, L. y Krause, J. (2008). The confusion effect—from neural networks to reduced predation risk. *Behavioral Ecology*, 19(1), 126–130. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm109>
- Ishikawa, Y. (2000). Medakafish as a model system for vertebrate developmental genetics. *Bioassays*, 22(5), 487–495. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-1878\(200005\)22:5<487:AID-BIES11>3.0.CO;2-8](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-1878(200005)22:5<487:AID-BIES11>3.0.CO;2-8)
- Israeli-Weinstein, D. y Kimmel, E. (1998). Behavioral response of carp (*Cyprinus carpio*) to ammonia stress. *Aquaculture*, 165(1-2), 81–93. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00251-8](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00251-8)
- Itoi, S., Yoshikawa, S., Tatsuno, R., Suzuki, M., Asahina, K., Yamamoto, S. y Sugita, H. (2012). Difference in the localization of tetrodotoxin between the female and male pufferfish *Takifugu niphobles*, during spawning. *Toxicon*, 60(6), 1000–1004. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2012.07.006>
- Jägers, P., Wagner, L., Schütz, R., Mucke, M., Senen, B., Limmon, G.V., Herlitze, S. y Hellinger, J. (2021). Social signaling via bioluminescent blinks determines nearest neighbor distance in schools of flashlight fish *Anomalops katoptron*. *Scientific Reports*, 11(1), 6431. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85770-w>
- Jaggard, J.B., Wang, G.X. y Mourrain, P. (2021). Non-REM and REM/paradoxical sleep dynamics across phylogeny. *Current opinion in Neurobiology*, 71, 44–51. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2021.08.004>

- Jerez, S., Rodríguez, C., Cejas, J.R., Bolaños A. y Lorenzo, A. (2006). Lipid dynamics and plasma level changes of 17β estradiol and testosterone during the spawning season of gilthead seabream (*Sparus aurata*) females of different ages. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 143, 180–189. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2005.11.002>
- Jessop, S.A., Saunders, B.J., Goetze, J.S., Barrett, N.S. y Harvey, E.S. (2024). A comparison of the behavioural responses of fishes to a remotely operated vehicle and diver-based stereo-video sampling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 298, 108621. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2024.108621>
- Jiménez-Arroyo, C., Tamargo, A., Molinero, N. y Moreno-Arribas, M.V. (2023). The gut microbiota, a key to understanding the health implications of micro (nano) plastics and their biodegradation. *Microbial Biotechnology*, 16(1), 34–53. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.14182>
- Jin, Y., Xia, J., Pan, Z., Yang, J., Wang, W. y Fu, Z. (2018). Polystyrene microplastics induce microbiota dysbiosis and inflammation in the gut of adult zebrafish. *Environmental Pollution*, 235, 322–329. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.12.088>
- Johnson, D.W. y Katavic, I. (1984). Mortality, growth and swim bladder stress syndrome of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae under varied environmental conditions. *Aquaculture*, 38(1), 67–78. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90138-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90138-8)
- Johnsson, J.K. y Kjallman-Eriksson, K. (2008). Cryptic prey colouration increases search time in brown trout (*Salmo trutta*): effects of learning and body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1613–1620. <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0590-8>
- Johnston, I.A. y McLay, H.A. (1997). Temperature and family effects on muscle cellularity at hatch and first feeding in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Canadian Journal of Zoology*, 75(1), 64–74. <https://doi.org/10.1139/z97-008>
- Johnston, I.A., Kent, M.P., Boudinot, P., Looseley, M., Bargelloni, L., Faggion, S., Merino, G.A., Ilsley, G.R., Bobe, J., Tsigenopoulos, C.S. y Robertson, J. (2024). Advancing fish breeding in aquaculture through genome functional annotation. *Aquaculture*, 538, 740589. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.740589>

- Jones, A., Brown, C. y Gardener, S. (2011). Tool use in the spotted tuskfish, *Choerodon schoenleinii*? *Coral Reefs*, 30, 865. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0790-y>
- Jones, N.A., Cortese, D., Munson, A., Spence-Jones, H.C., Storm, Z., Killen, S.S., Bethel, R., Deacon, A.E., Webster, M.M. y Závorka, L. (2023). Maze design: size and number of choices impact fish performance in cognitive assays. *Journal of Fish Biology*, 103(5), 974–984. <https://doi.org/10.1111/jfb.15493>
- Jørgensen, E.H. y Jobling, M. (1989). Patterns of food intake in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, monitored by radiography. *Aquaculture*, 81, 155–160. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90241-X](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90241-X)
- Junaid, M., Siddiqui, J.A., Liu, S., Lan, R., Abbas, Z., Chen, G. y Wang, J. (2023). Adverse multigeneration combined impacts of micro (nano) plastics and emerging pollutants in the aquatic environment. *Science of the Total Environment*, 882, 163679. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.163679>
- Kaartvedt, S., Staby, A. y Aksnes, D.L. (2012). Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 456, 1–6. <https://doi.org/10.3354/meps09785>
- Kaas, J.H. (2017). *Evolution of nervous systems*. (2ª. ed.). <https://www.sciencedirect.com/referencework/9780128040966/evolution-of-nervous-systems>
- Kadye, W.T. y Booth, A.J. (2013). Movement patterns and habitat selection of invasive African sharptooth catfish. *Journal of Zoology*, 289(1), 41–51. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00960.x>
- Kamijo, M., Kawamura, M. y Fukamachi, S. (2018). Loss of red opsin genes relaxes sexual isolation between skin-colour variants of medaka. *Behavioural Processes*, 150, 25–28. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.02.006>
- Kandel-Kfir, M., Gur, G., Melamed, P., Zilberstein, Y., Cohen, Y., Zmora, N., Kobayashi, M., Elizur, A. y Yaron, Z. (2002). Gonadotropin response to GnRH during sexual ontogeny in the common carp, *Cyprinus carpio*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 132(1), 17–26. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(01\)00526-7](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(01)00526-7)
- Kar, S., Sangem, P., Anusha, N. y Senthilkumaran, B. (2020). Endocrine disruptors in teleosts: Evaluating environmental risks and biomarkers. *Aquaculture and Fisheries*, 6(1), 1–26. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2020.07.013>

- Karoubi, N., Segev, N. y Wullimann, M.F. (2016). The brain of the archerfish *Toxotes chatareus*: a Nissl-based neuroanatomical atlas and catecholaminergic/cholinergic systems. *Frontiers in Neuroanatomy*, 10, 1–20. <https://doi.org/10.3389/fnana.2016.00106>
- Karunakaran, K.B., Thiyagaraj, A. y Santhakumar, K. (2022). Novel insights on acetylcholinesterase inhibition by *Convolvulus pluricaulis*, scopolamine and their combination in zebrafish. *Natural Products and Bioprospecting*, 12(1), 6. <https://doi.org/10.1007/s13659-022-00332-5>
- Karvonen, A., Hudson, P.J., Seppälä, O. y Valtonen, E.T. (2004). Transmission dynamics of a trematode parasite: exposure, acquired resistance and parasite aggregation. *Parasitology Research*, 92, 183–188. <https://doi.org/10.1007/s00436-004-1092-x>
- Kasumyan, A.O. (2019). The taste system in fishes and the effects of environmental variables. *Journal of Fish Biology*, 95, 155–178. <https://doi.org/10.1111/jfb.13940>
- Kasumyan, A.O. y Døving, K.B. (2003). Taste preferences in fish. *Fish and Fisheries*, 4, 289–347. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00121.x>
- Kawabata, Y., Noda, T., Nakashima, Y., Nanami, A., Sato, T., Takebe, T., Mitamura, H., Arai, N., Yamaguchi, T. y Soyano, K. (2014). Use of a gyroscope/accelerometer data logger to identify alternative feeding behaviours in fish. *Journal of Experimental Biology*, 217(18), 3204–3208. <https://doi.org/10.1242/jeb.108001>
- Kawashima, Y., Onishi, Y., Tatarazako, N., Yamamoto, H., Koshio, M., Oka, T., Horie, Y., Watanabe, H., Nakamoto, T., Yamamoto, J., Ishikawa, H., Sato, T., Yamazaki, K. y Iguchi, T. (2021). Summary of 17 chemicals evaluated by OECD TG229 using Japanese Medaka, *Oryzias latipes* in EXTEND 2016. *Applied Toxicology*, 42(5), 750–777. <https://doi.org/10.1002/jat.4255>
- Kearn, G. (2004). *Monogenean (flatworm) skin parasites – Entobdella*. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2926-4_3
- Kim, E.S., Lee, C.H. y Lee, Y.D. (2019). Retinal development and opsin gene expression during the juvenile development in red spotted grouper (*Epinephelus akaara*). *Dev. Reprod.*, 23, 171–181. <https://doi.org/10.12717/DR.2019.23.2.171>

- Kislalioglu, M. y Gibson, R.N. (1976). Prey 'handling time' and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 25, 151–158. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(76\)90016-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(76)90016-2)
- Kitamura, J. (2005). Factors affecting seasonal mortality of rosy bitterling (*Rhodeus ocellatus kurumeus*) embryos on the gills of their host mussel. *Popul. Ecol.*, 47(1), 41–51. <https://doi.org/10.1007/s10144-004-0201-0>
- Kleiber, A., Stomp, M., Rouby, M., Bessa, V.H., Bégout, M.L., Benhaïm, D., Labbé, L., Tocqueville, A., Levadoux, M., Calandreau, L., Guesdon, V. y Colson, V. (2023). Cognitive enrichment to increase fish welfare in aquaculture: A review. *Aquaculture*, 575, 739654. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739654>
- Kleiber, A., Roy, J., Brunet, V., Baranek, E., Le-Calvez, J.M., Kerneis, T., Batard, A., Calvez, S., Pineau, L., Milla, S., Guesdon, V. y Calandreau, L. (2024). Feeding predictability as a cognitive enrichment protects brain function and physiological status in rainbow trout: a multidisciplinary approach to assess fish welfare. *Animal*, 18(3), 101081. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2024.101081>
- Kobayashi, Y., Nagahama, Y. y Nakamura, M. (2013). Diversity and plasticity of sex determination and differentiation in fishes. *Sex. Dev.*, 7, 115–125. [10.1159/000342009](https://doi.org/10.1159/000342009).
- Koenig, C.C., Bueno, L.S., Coleman, F.C., Cusick, J.A., Ellis, R.D., Kingon, K., Locascio, J. V., Malinowski, C., Murie, D.J. y Stallings, C.D. (2017). Diel, lunar and seasonal spawning patterns of the Atlantic goliath grouper, *Epinephelus itajara*, off Florida, United States. *Bull. Mar. Sci.*, 93, 391–406. <http://dx.doi.org/10.5343/bms.2016.1013>
- Kohda, M., Bshary, R., Kubo, N., Awata, S., Sowersby, W., Kawasaka, K., Kobayashi, T. y Sogawa, S. (2023). Cleaner fish recognize self in a mirror via self-face recognition like humans. *Proceed. Natl. Acad. Sci. United States of America*, 120(7), e2208420120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2208420120>
- Kokokiris, L., Fostier, A., Athanassopoulou, F., Petridis, D. y Kentouri, M. (2006). Gonadal changes and blood sex steroids levels during natural sex inversion in the protogynous Mediterranean red porgy, *Pagrus pagrus* (Teleostei: Sparidae). *General and Comparative Endocrinology*, 149(1), 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2006.05.002>

- Komen, J., Yamashita, M. y Nagahama, Y. (1992). Testicular development induced by a recessive mutation during gonadal differentiation of female common carp (*Cyprinus carpio*, L.) (sex determination/germ cells/testes/common carp/teleost). *Development, growth & differentiation*, 34(5), 535–544. <https://doi.org/10.1111/j.1440-169X.1992.00535.x>
- Koumoundouros, G., Maingot, E., Divanach, P. y Kentouri, M. (2002). Kyphosis in reared sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.): ontogeny and effects on mortality. *Aquaculture*, 209, 49–58. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00821-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00821-3)
- Koyama, W., Hosomi, R., Matsuda, K., Kawakami, K., Hibi, M. y Shimizu, T. (2021). Involvement of cerebellar neural circuits in active avoidance conditioning in zebrafish. *Eneuro*, 8(3). <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0507-20.2021>
- Kristiansen, T.S., Fernö, A., Pavlidis, M.A. y Van de Vis, H. (Eds). (2020). *The welfare of fish* (Vol. 20). Cham, Switzerland: Springer International Publishing. 518 p. URL: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-030-41675-1>
- Krylov, V., Izvekov, I., Pavlova, V., Pankova, N. y Osipova, E. (2021). Circadian rhythms in zebrafish (*Danio rerio*) behaviour and the sources of their variability. *Biological Reviews*, 96(3), 785–797. <https://doi.org/10.1111/brv.12678>
- Kuba, M., Byrne, R. y Burghardt, G. (2010). A new method for studying problem solving and tool use in stingrays (*Potamotrygon castexi*). *Animal Cognition*, 3, 507–513. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0301-5>
- Kulczykowska, E., Popek, W. y Kapoor B.G. (2010). *Biological clock in fish*. <https://www.taylorfrancis.com/books/edit/10.1201/b10170/biological-clock-fish-wlodzimierz-popek-ewa-kulczykowska-kapoor>
- Kumar, P., Behera, P., Christina, L. y Kailasam, M. (2021). Sex hormones and their role in gonad development and reproductive cycle of fishes. En J. K. Sundaray, M. A. Rather, S. Kumar y D. Agarwal (Eds). *Recent updates in molecular Endocrinology and Reproductive Physiology of Fish* (pp. ##-##). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-15-8369-8_1

- Kunz, K.L., Claireaux, G., Portner, H.O., Knust, R. y Mark, F.C. (2018). Aerobic capacities and swimming performance of polar cod (*Boreogadus saida*) under ocean acidification and warming conditions. *Journal of Experimental Biology*, 221, jeb184473. <https://doi.org/10.1242/jeb.184473>
- Kurata, M., Tamura, Y., Honryo, T., Ishibashi, Y. y Sawada, Y. (2017). Effects of photoperiod and night-time aeration rate on swim bladder inflation and survival in Pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis* (Temminck & Schlegel), larvae. *Aquac. Res.*, 48, 4486–4502. <https://doi.org/10.1111/are.13274>
- Kurokawa, H., Saito, D., Nakamura, S., Katoh-Fukui, Y., Ohta, K., Baba, T., Morohashi, K.I. y Tanaka, M. (2007). Germ cells are essential for sexual dimorphism in the medaka gonad. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(43), 16958–16963. <https://doi.org/10.1073/pnas.0609932104>
- Kuwamura, T. (2022) Behavioral ecology of coral reef fishes studied at Sesoko Station since 1982. *J. Coral Reef Stud.*, 24(1), 19–30. https://doi.org/10.3755/galaxea.G2020_S3R
- Lachowicz, J., Szopa, A., Ignatiuk, K., Świąder, K. y Serefko, A. (2023). Zebrafish as an animal model in cannabinoid research. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(13), 10455. <https://doi.org/10.3390/ijms241310455>
- Ladich, F. y Schleinzer, G. (2015). Effect of temperature on acoustic communication: Sound production in the croaking gourami (labyrinth fishes). *Comparative Biochemistry and Integrative Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 182, 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.11.013>
- Ladich, F. (2019). Ecology of sound communication in fishes. *Fish and Fisheries*, 20(3), 552–563. <https://doi.org/10.1111/faf.12368>
- Ladiges, W. (1954). Der Sterlet im Aquarium. *Die Aquar. Und Terr. Z.*, 1954(7), 200–202. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2023.105428>
- Lagardère, J.P. y Mallekh, R. (2000). Feeding sounds of turbot (*Scophthalmus maximus*) and their potential use in the control of food supply in aquaculture: I. Spectrum analysis of the feeding sounds. *Aquaculture*, 189(3–4), 251–258. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(00\)00375-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(00)00375-6)

- Lahiri, K., Fröhlich, N., Heyd, A., Foulkes, N.S. y Vallone, D. (2014). Developmental stage-specific regulation of the circadian clock by temperature in zebrafish. *Biomed. Res. Int.*, 2014, 930308. <https://doi.org/10.1155/2014/930308>
- Lal, P., Tanabe, H. y Kawakami, K. (2024). Genetic identification of neural circuits essential for active avoidance fear conditioning in adult zebrafish. En: Amatruda, J.F., Houart, C., Kawakami, K., Poss, K.D., (eds), *Zebrafish. Methods in Molecular Biology*, Humana, (pp. 169–181). https://doi.org/10.1007/978-1-0716-3401-1_11. URL: https://link.springer.com/protocol/10.1007/978-1-0716-3401-1_11
- Lamb, E.A., Jouandot, D.J. y Echevarria, D.J. (2012). The utility of the T-maze in assessing learning, memory, and models of neurological disorders in the zebrafish. *Behaviour*, 149(10–12), 1081–1097. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003027>
- Laming, P.R. y McKinney, S.J. (1990). Habituation in goldfish (*Carassius auratus*) is impaired by increased interstimulus interval, interval variability, and telencephalic ablation. *Behavioral Neuroscience*, 194, 869–875. <https://doi.org/10.1037//0735-7044.104.6.869>
- Last, P.R., White, W.T., Gledhill, D., Hobday, A., Brown, R. y Edgar, G. (2010). Long-term shifts in abundance and distribution of a temperate fish fauna: a response to climate change and fishing practices. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 58–72. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00575.x>
- Laurel, B.J. y Brown J.A. (2006). Influence of cruising and ambush predators on 3-dimensional habitat use in age 0 juvenile Atlantic cod *Gadus morhua*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 329, 34–46. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.08.003>
- Lawrence, C., Ebersole, J.P. y Kesseli, R.V. (2008). Rapid growth and out-crossing promote female development in zebrafish (*Danio rerio*). *Environ. Biol. Fish.*, 81, 239–246. <https://doi.org/10.1007/s10641-007-9195-8>
- Lawrence, M., Prystay, T., Dick, M., Eliason, E., Elvidge, C., Hinch, S., Patterson, D., Lotto, A. y Cooke, S. (2023). Metabolic constraints and individual variation shape the trade-off between physiological recovery and anti-predator responses in adult sockeye salmon. *Journal of Fish Biology*, 103(2), 280–291. <https://doi.org/10.1111/jfb.15420>

- Layton, C. y Fulton, C.J. (2014). Status-dependent foraging behaviour in coral reef wrasses. *Coral Reefs*, 33, 345–349. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1138-1>
- Leach, B. y Montgomerie, R. (2000). Sperm characteristics associated with different male reproductive tactics in bluegills (*Lepomis macrochirus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49, 31–37 (2000). <https://doi.org/10.1007/s002650000268>
- Leadner, K., Sekely, L., Klein, R.M. y Gabay, S. (2021). Evolution of social attentional cues: Evidence from the archerfish. *Cognition*, 207, 104511. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2020.104511>
- Lee, Y.D., Park, S.H., Takemura, A. y Takano, K. (2002). Histological observations of seasonal reproductive and lunarrelated spawning cycles in the female honeycomb grouper *Epinephelus merra* in Okinawan waters. *Fisheries science*, 68(4), 872–877. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2002.00505.x>
- Leo, E., Dahlke, F.T., Storch, D., Pörtner, H.O. y Mark, F.C. (2018). Impact of ocean acidification and warming on the bioenergetics of developing eggs of Atlantic herring *Clupea harengus*. *Conservation Physiology*, 6(1), 1–10. <https://doi.org/10.1093/conphys/coy050>
- Leung, L.C., Wang, G.X., Madelaine, R., Skariah, G., Kawakami, K., Deisseroth, K., Urban, A.E. y Mourrain, P. (2019). Neural signatures of sleep in zebrafish. *Nature*, 571(7764), 198–204. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1336-7>
- Levin, E.D., Chrysanthis, E., Yacisin, K. y Linney, E. (2003). Chlorpyrifos exposure of developing zebrafish: Effects on survival and long-term effects on response latency and spatial discrimination. *Neurotoxicology and Teratology*, 25, 51–57. [https://doi.org/10.1016/s0892-0362\(02\)00322-7](https://doi.org/10.1016/s0892-0362(02)00322-7)
- Levin, E.D., Bencan, Z. y Cerutti, D.T. (2007). Anxiolytic effects of nicotine in zebrafish. *Physiology & Behavior*, 90(1), 54–58. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.08.026>
- Levin, E.D. y Cerutti, D.T. (2009). Behavioral neuroscience of zebrafish. En J. J. Buccafusco (Ed). *Methods of Behavior Analysis in Neuroscience*. (2ª ed.). www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK5216/
- Levine, R.M., De Robertis, A., Grünbaum, D., Wildes, S., Farley, E.V., Stabeno, P.J. y Wilson, C.D. (2023). Climate-driven shifts in pelagic fish distributions in a rapidly changing Pacific Arctic. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 208, 105244. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2022.105244>

- Li, D., Wang, G., Du, L., Zheng, Y. y Wang, Z. (2022). Recent advances in intelligent recognition methods for fish stress behavior. *Aquacultural Engineering*, 96, 102222. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2021.102222>
- Li, W., Liu, Y., Wang, W., Li, Z. y Yue, J. (2024a). TFMFT: Transformer-based multiple fish tracking. *Computers and Electronics in Agriculture*, 217, 108600. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2023.108600>
- Li, D., Du, Z., Wang, Q., Wang, J. y Du, L. (2024b). Recent advances in acoustic technology for aquaculture: A review. *Reviews in Aquaculture*, 16(1), 357–381. <https://doi.org/10.1111/raq.12842>
- Liang, Q., Afriyie, G., Chen, Z., Xu, Z., Dong, Z., Guo, Y. y Wang, Z. (2022). Analysis of opsin gene family of crimson snapper (*Lutjanus erythropterus*). *Gene*, 807, 145960. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2021.145960>
- Lilkendey, J., Barrelet, C., Zhang, J., Meares, M., Larbi, H., Subsol, G., Chaumont, M. y Sabetian, A. (2024). Herbivorous fish feeding dynamics and energy expenditure on a coral reef: Insights from stereo-video and AI-driven 3D tracking. *Ecology and Evolution*, 14(3), 11070. <https://doi.org/10.1002/ece3.11070>
- Lima, S.L. y Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68(4), 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Liu, Y., Li, B., Zhou, X., Li, D. y Duan, Q. (2024). FishTrack: Multi-object tracking method for fish using spatiotemporal information fusion. *Expert Systems with Applications*, 238, 122194. <https://doi.org/10.1016/j.eswa.2023.122194>
- Lo, K.H., Hui, M.N., Yu, R.M., Wu, R.S. y Cheng, S.H. (2011). Hypoxia impairs primordial germ cell migration in zebrafish (*Danio rerio*) embryos. *PLoS One*, 6, e24540. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024540>
- Lopes, A.R., Oliveira, F., Figueiredo, C., Sampaio, E. y Diniz, M. (2019). Transgenerational exposure to ocean acidification induces biochemical distress in a keystone amphipod species (*Gammarus locusta*). *Environmental Research*, 170, 168–177. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2018.12.040>
- López-Olmeda, J.F. Madrid, J. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2006a). Light and temperature cycles as zeitgebers of zebrafish (*Danio rerio*) circadian activity rhythms. *Chronobiol. Int.*, 23, 537–550. <https://doi.org/10.1080/07420520600651065>

- López-Olmeda, J.F., Madrid, J.A. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2006b). Melatonin effects on food intake and activity rhythms in two fish species with different activity patterns: Diurnal (goldfish) and nocturnal (tench). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 144(2), 180–187. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.02.031>
- López-Olmeda, J.F., Montoya, A., Oliveira, C. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2009). Synchronization to light and restricted-feeding schedules of behavioral and humoral daily rhythms in gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Chronobiology International*, 26, 1389–1408. <https://doi.org/10.3109/07420520903421922>
- López-Olmeda, J.F. (2017). Nonphotic entrainment in fish. *Comp Biochem and Physiol Part A: Mol & Integr Physiol.*, 203, 133–143. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.09.006>
- López-Patiño, M.A., Yu, L., Cabral, H. y Zhdanova, I.V. (2008). Anxiogenic effects of cocaine withdrawal in zebrafish. *Physiology & Behavior*, 93(1–2), 160–171. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2007.08.013>
- Louis, M., Fontaine, M.C., Spitz, J., Schlund, E., Dabin, W. y Deaville, R. (2014). Ecological opportunities and specializations shaped genetic divergence in a highly mobile marine top predator. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 281, 1558. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1558>
- Lu, Y., Shi, C., Jin, X., He, J. y Yin, Z. (2022). Domestication of farmed fish via the attenuation of stress responses mediated by the hypothalamus–pituitary–inter-renal endocrine axis. *Frontiers in Endocrinology*, 13. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fendo.2022.923475>
- Lucon-Xiccato, T., Miletto Petrazzini, M.E., Agrillo, C. y Bisazza, A. (2015). Guppies discriminate between two quantities of food items but prioritize item size over total amount. *Animal Behavior*, 107, 183–191. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.06.019>
- Lucon-Xiccato, T. y Bisazza, A. (2017). Complex maze learning by fish. *Animal Behaviour*, 125, 69–75. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.12.022>
- Lucon-Xiccato, T., Loosli, F., Conti, F., Foulkes, N.S. y Bertolucci, C. (2022a). Comparison of anxiety-like and social behaviour in medaka and zebrafish. *Science Report*, 12, 10926. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-14978-1>

- Lucon-Xiccato, T., Montalbano, G., Frigato, E., Loosli, F., Foulkes, N.S. y Bertolucci, C. (2022b). Medaka as a model for seasonal plasticity: photoperiod-mediated changes in behaviour, cognition, and hormones. *Hormones and Behavior*, 145, 105244. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2022.105244>
- Lugli, M., Yan, H. Y. y Fine, M. L. (2003). Acoustic communication in two freshwater gobies: The relationship between ambient noise, hearing thresholds and sound spectrum. *Journal of Comparative Physiology A*, 189, 309–320. <https://doi.org/10.1007/s00359-003-0404-4>
- Luo, Q., Ou, M., Zhao, J., Liu, H., Gao, D., Wu, Y., Zhang, L. y Chen, K. (2020). Expression profile and estrogenic regulation of Amh during gonadal sex differentiation in northern snakehead (*Channa argus*). *Genes Genomics*, 42, 827–835. <https://doi.org/10.1007/s13258-020-00943-7>
- Ma, H., Wei, P., Li, X., Liu, S., Tian, Y., Zhang, Q. y Liu, Y. (2021). Effects of photoperiod on growth, digestive, metabolic and non-special immunity enzymes of *Takifugu rubripes* larvae. *Aquaculture*, 542, 736840. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736840>
- Macías, C. y Lemus, Y.S. (2012). Foraging costs drive female resistance to a sensory trap. *Proceedings of the Royal Society B*, 1736, 2262–2268. 10.1098/rspb.2011.2611
- Mackinson, S. y Van der Kooij, J. (2006). Perceptions of fish distribution, abundance and behaviour: observations revealed by alternative survey strategies made by scientific and fishing vessels. *Fisheries Research*, 81(2-3), 306–315. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(97\)00020-9](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(97)00020-9)
- Madeira, N. y Oliveira, R.F. (2017). Long-Term social recognition memory in zebrafish. *Zebrafish*, 14(4), 305–310. <https://doi.org/10.1089/zeb.2017.1430>
- Madrid, J.A., Boujard, T. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2001). Feeding rhythms. En D.F. Houlihan, T. Boujard y M. Jobling (Eds.). *Food Intake in Fish* (pp. 189–215). <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/9780470999516.ch8>
- Magnhagen, C., Braithwaite, V.A., Forsgren, E. y Kapoor, B. (Eds.). (2008). *Fish Behaviour*. URL: <https://www.routledge.com/Fish-Behaviour/Magnhagen-Braithwaite-Forsgren/p/book/9781578084357>

- Maia, C.M., Ferguson, B., Volpato, G.L. y Braithwaite, V.A. (2017). Physical and psychological motivation tests of individual preferences in rainbow trout. *Journal of Zoology*, 302(2), 108–118. <https://doi.org/10.1111/jzo.12438>
- Maitra, S.K., Chatteraj, A., Mukherjee, S. y Moniruzzaman, M. (2013). Melatonin: A potent candidate in the regulation of fish oocyte growth and maturation. *Combined Special Issues: CESP 2012 and 7th AOSCE Congress*, 181, 215–222. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2012.09.015>
- Mandal, A.H., Ghosh, S., Adhurjya, D., Chatterjee, P., Samajdar, I., Mukherjee, D., Dhara, K., Saha, N.C., Piccione, G., Multisanti, C.R. y Saha, S. (2024). Exploring the impact of zinc oxide nanoparticles on fish and fish-food organisms: A review. *Aquaculture Reports*, 36, 102038. <https://doi.org/10.1016/j.aqrep.2024.102038>
- Mank, J.E. y Avise, J.C. (2009). Evolutionary diversity and turn-over of sex determination in teleost fishes. *Sex. Dev.*, 3, 60–67. <https://doi.org/10.1159/000223071>
- Mankiewicz, J.L., Godwin, J., Holler, B.L., Turner, P.M., Murashige, R., Shamey, R., Daniels, H.V. y Borski, R.J. (2013). Masculinizing effect of background color and cortisol in a flatfish with environmental sex-determination. *Integrative and Comparative Biology*, 53(4), 755–765. <https://doi.org/10.1093/icb/ict093>
- Martin, K.L. (2015). *Beach-spawning fishes: Reproduction in an endangered ecosystem*. Boca Raton, FL: CRC Press. 223 p. URL: <https://www.routledge.com/Beach-Spawning-Fishes-Reproduction-in-an-Endangered-Ecosystem/Martin/p/book/9780367659059>
- Martin, K.L.M., Van Winkle, R.C., Drais, J.E. y Lakisic, H. (2004). Beach-spawning fishes, terrestrial eggs, and air breathing. *Physiol. Biochem. Zoolog.*, 77, 750–759. <https://doi.org/10.1086/421755>
- Martin, K.L., Pierce, E.A., Quach, V.V. y Studer, M. (2020). Population trends of beach-spawning California grunion *Leuresthes tenuis* monitored by citizen scientists. *ICES Journal of Marine Science*, 77(6), 2226–2233.

- Martínez, P., Robledo, D., Taboada, X., Blanco, A., Moser, M., Maroso, F., Hermida, M., Gómez-Tato, A., Álvarez-Blázquez, B., Cabaleiro, S., Piferrer, F., Bouza, C., Lien, S. y Viñas, A.M. (2021). A genome-wide association study, supported by a new chromosome-level genome assembly, suggests *sox2* as a main driver of the undifferentiated ZZ/ZW sex determination of turbot (*Scophthalmus maximus*). *Genomics*, 113(4), 1705–1718. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2021.04.007>
- Martínez-Barberá, J.P., Pendón, C., Martí-Palanca, H., Caldach-Giner, J.A., Rodríguez, R.B., Valdivia, M.M. y Pérez-Sánchez, J. (1995). The use of recombinant gilthead sea bream (*Sparus aurata*) growth hormone for radioiodination and standard preparation in radioimmunoassay. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 110(4), 335–340. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(94\)00178-V](https://doi.org/10.1016/0300-9629(94)00178-V)
- Maruska, K.P., Ung, U.S. y Fernald, R.D. (2012). The African cichlid fish *Astatotilapia burtoni* uses acoustic communication for reproduction: sound production, hearing, and behavioral significance. *PLoS One*, 7(5), e37612. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037612>
- Masoumi, A.H., Esmaeili, H.R., Khosravi, R., Gholamhosseini, A., Korkmaz, M. y Jeppesen, E. (2024). Species on the move: Impacts of climate change on the spatial range of endemic fishes of the eco-sensitive semi-arid area of the Arabian Peninsula. *Science of The Total Environment*, 174095. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174095>
- Massarsky, A., Jayasundara, N., Glazer, L., Levin, E.D., Prasad, G.L. y Di Giulio, R.T. (2018). Outcomes of developmental exposure to total particulate matter from cigarette smoke in zebrafish (*Danio rerio*). *Neurotoxicology*, 68, 101–114. <https://doi.org/10.1016/j.neuro.2018.07.003>
- Mateus, A.P., Costa, R.A., Sadoul, B., Bégout, M.L., Cousin, X., Canario, A. y Power, D.M. (2023). Thermal imprinting during embryogenesis modifies skin repair in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Fish Shellfish Immunol.*, 134, 108647. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2023.108647>
- Mathiron, A.G.E., Crane, A.L. y Ferrari, M.C.O. (2015). Individual vs. social learning of predator information in fish: does group size affect learning efficacy? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 69, 939–949. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1905-1>

- Maulvault, A.L., Barbosa, V. y Alves, R. (2018). Integrated multi-biomarker responses of juvenile seabass to diclofenac, warming and acidification co-exposure. *Aquatic Toxicology*, 202, 65–79. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.06.016>
- Maulvault, A.L., Camacho, C., Barbosa, V., Anacleto, P. y Cunha, S.C. (2019). Bioaccumulation and ecotoxicological responses of juvenile white seabream (*Diplodus sargus*) exposed to triclosan, warming and acidification. *Environ. Pollut.*, 245, 427–442. doi: 10.1016/j.envpol.2018.11.020.
- McLennan, D.A. y Ryan, M.J. (2008). Female swordtails, *Xiphophorus continens*, prefer the scent of heterospecific males. *Animal Behaviour*, 75(5), 1731–1737. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.10.030>
- Meager, J.J., Skjæraasen, J.E., Fernö, A. y Løkkeborg, S. (2010). Reproductive interactions between fugitive farmed and wild Atlantic cod (*Gadus morhua*) in the field. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 67(8), 1221–1231. <https://doi.org/10.1139/F10-066>
- Meekan, M., McCormick, M., Simpson, S., Chivers, D. y Ferrari, M. (2018). Never off the hook - fishing and predator-prey relationships in marine teleosts. *Front. Ecol. Evol.*, 6, 157. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00157>
- Meffert, L.M., Hicks, S.K. y Regan, J.L. (2002). Nonadditive genetic effects in animal behavior. *Am. Nat.*, 160, S198–S213. <https://doi.org/10.1086/342896>
- Menu-Courey, K., Noisette, F., Piedalue, S., Daoud, D. y Blair, T. (2019). Energy metabolism and survival of the juvenile recruits of the American lobster (*Homarus americanus*) exposed to a gradient of elevated seawater pCO₂. *Marine Environmental Research*, 143, 111–123. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.10.002>
- Meseguier, C., Ramos, J., Bayarri, M.J., Oliveira, C. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2008). Light synchronization of the daily spawning rhythms of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L) kept under different photoperiod and after shifting the LD cycle. *Chronobiology International*, 25(5), 666–679. <https://doi.org/10.1080/07420520802380018>
- Mesquita-Saad, L.S.B., Leitão, M.A.B., Paula-Silva, M.N., Chippari-Gomes, A.R. y Almeida-Val, V.M.F. (2002). Specialized metabolism and biochemical suppression during aestivation of the extant South American lungfish – *Lepidosiren paradoxa*. *Braz. J. Biol.*, 62(3), 495–501. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842002000300014>

- Metcalf, N.B. y Steele I.G. (2001). Changing nutritional status causes a shift in the balance of nocturnal to diurnal activity in European minnows. *Functional Ecology*, 15(3), 304–309. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2001.00527.x>
- Metín, G., İlkyaz, A.T., Soykan, O. y Kinacgil, H.T. (2011). Biological characteristics of the common pandora, *Pagellus erythrinus* (Linnaeus, 1758), in the central Aegean Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 35(3), 307–315. <https://doi.org/10.3906/zoo-0904-4>
- Mettam, J.J., Oulton, L.J., McCrohan, C.R. y Sneddon, L.U. (2011). The efficacy of three types of analgesic drugs in reducing pain in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Applied Animal Behaviour Science*, 133(3–4), 265–274. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.06.009>
- Meyer-Holzappel, M. (1960). Über das Spiel bei Fischen, insbesondere beim Tapirrüsselfisch (*Mormyrus kannume* Forskal). *Zool. Gart.*, 25, 189–202. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01145.x>
- Milinski, M. (2006). A review of competitive resource sharing under constraints in sticklebacks. *Journal of Fish Biology*, 29, 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb04994.x>
- Millot, S., Nilsson, J., Fosseidengen, J.E., Begout, M.L., Ferno, A., Braithwaite, V.A. y Kristiansen, T.S. (2014). Innovative behaviour in fish: atlantic cod can learn to use an external tag to manipulate a self-feeder. *Animal Cognition*, 17(3), 779–785. <https://doi.org/10.1007/s10071-013-0710-3>
- Miró, J.M., Megina, C., Garel, E., Donázar-Aramendía, I., Olaya-Ponzone, L. y García-Gómez, J.C. (2022). Mechanisms for longitudinal transport on early life stages in benthic-pelagic fishes within a tide-dominated estuary. *Estuar. Coast Shelf Sci.*, 276, 108009. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108009>
- Miyai, T, Aoyama, J., Sasai, S., Inoue, J.G., Miller, M.J. y Tsukamoto, K. (2004). Ecological aspects of the downstream migration of introduced European eels in the Uono River, Japan. *Environ Biol Fish*, 71, 105–114. <https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000043178.50750.18>
- Mohajer, Y., Ghahramani, Z. y Fine, M.L. (2015). Pectoral sound generation in the blue catfish *Ictalurus furcatus*. *Journal of Comparative Physiology*, 201, 305–315. <https://doi.org/10.1007/s00359-014-0970-7>

- Moland, E. y Jones, G.P. (2004). Experimental confirmation of aggressive mimicry by a coral reef fish. *Oecologia*, 140(4), 676–83. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1637-9>
- Moland, E., Eagle, J. y Jones, G.P. (2005) Ecology and evolution of mimicry in coral reef fishes. En R. N. Gibson, R. J. A Atkinson y J. D. M. Gordon (Eds.) *Oceanography and Marine Biology: an annual review* (pp. 455–482). <https://researchonline.jcu.edu.au/4534/>
- Monteiro, M.S., Pavlaki, M., Faustino, A., Rema, A., Franchi, M., Gediell, L., Loureiro, S., Domingues, I., Rendon von Osten, J. y Mortagua Velho Maia Soares, A. (2015). Endocrine disruption effects of p,p'-DDE on juvenile zebrafish. *J. Appl. Toxicol.* 35, 253–260. <https://doi.org/10.1002/jat.3014>
- Montgomery, J.C. y Baker, C.F. (2020). Lateral line and fish behavior. *The Senses: A Comprehensive Reference*, 7, 133–142. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-809324-5.24169-2>
- Montoya, A., Zamora, S. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2012). Dietary selection by gilthead sea bream (*Sparus aurata*) provided with unbalanced mixed-macronutrient feeds dispensed from self-feeders. *Aquaculture*, 358–359, 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.06.008>
- Moraes, G., Altran, A.E., Avilez, I.M., Barbosa, C.C. y Bidinotto, P.M. (2005). Metabolic adjustments during semi-aestivation of the marble swamp eel (*Synbranchus marmoratus*, Bloch 1795) – a facultative air breathing fish. *Brazilian J. Biol.*, 65(2), 305–312. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842005000200015>
- Morrell, L.J., Hentley, W.T., Wickens, VJ., Wickens, J.B. y Rodgers, G. (2012). Artificial enhancement of an extended phenotype signal increases investment in courtship by three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour*, 84(1), 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.013>
- Munday, P.L., White, J. y Warner, R.R. (2006). A social basis for the development of primary males in a sex-changing fish. *Proc. Biol. Sci.*, 273, 2845–2851. <https://doi.org/10.1111/10.1098/rspb.2006.3666>
- Murray, C.S., Wiley, D. y Baumann, H. (2019). High sensitivity of a keystone forage fish to elevated CO₂ and temperature. *Conserv Physiol.*, 7, coz084. <https://doi.org/10.1093/conphys/coz084>
- Muth, F., Papaj, D. y Leonard, A. (2016). Bees remember flowers for more than one reason: pollen mediates associative learning. *Animal Behaviour*, 111, 93–100. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.09.029>

- Naesje, T.F., Cowley, P.D., Diserud, O.H., Childs, A.R., Kerwath, S.E. y Thorstad E.B. (2012). Riding the tide: estuarine movements of a sciaenid fish, *Argyrosomus japonicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 460, 221–232. <https://doi.org/10.3354/meps09780>
- Nagahama, Y., Chakraborty, T., Paul-Prasanth, B., Ohta, K. y Nakamura, M. (2021). Sex determination, gonadal sex differentiation, and plasticity in vertebrate species. *Physiol. Rev.*, 101, 1237–1308. 10.1152/physrev.00044.2019
- Nakamoto, M., Fukasawa, M., Orii, S., Shimamori, K. y Maeda, T. (2010). Cloning and expression of medaka cholesterol side chain cleavage cytochrome p450 during gonadal development. *Development, Growth and Differentiation*, 52, 385–395. <https://doi.org/10.1111/j.1440-169X.2010.01178.x>
- Nakamoto, M., Fukasawa, M., Tanaka, S., Shimamori, K. y Suzuki, A. (2012). Expression of 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase (hsd3b), star and ad4bp/sf-1 during gonadal development in medaka (*Oryzias latipes*). *General and Comparative Endocrinology*, 176, 222–230. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2012.01.019>
- Namira, L.T., Farha, W.A.R.W.E., Musa, N., Mursyidah, M.R., Hidayati, S., Pratiwi, H., Aris, N.A.M., Nadirah, M., Rasid, R., Abd Aziz, M.F.H. y Najiah, M. (2024). Sensing technologies and automation: revolutionizing aquaculture toward sustainability and resilience. *Semarak International Journal of Agriculture, Forestry and Fisheries*, 1(1), 10–18. <https://semarakilmu.com.my/journals/index.php/sijaff/article/view/10395>
- Nazir, A., Chen, T.Y., Wang, P.L. y Shiao, J.C. (2023). Reconstructing habitat use, identifying origin and discrimination of the barramundi (wild and farmed) populations using otolith stable isotope analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 285, 108317. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108317>
- Neff, B.D., Cargnelli, L.M. y Cote, I.M. (2004). Solitary nesting as an alternative breeding tactic in colonial nesting bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, 381–387. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0792-7>
- Neill, S.R. y Cullen, J.M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalods and fish predators. *Journal of Zoology*, 172, 549–569. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1974.tb04385.x>

- Neil, H., Fraser, C., Metcalfe, N. y Thorpe, J. (1993). Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Biological Sciences*, 252, 1344. <https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0057>
- Neuhauss, S.C.F. (2003). Behavioral genetic approaches to visual system development and function in zebrafish. *Journal of Neurobiology*, 54(1), 148–160. <https://doi.org/10.1002/neu.10165>
- Ng, H.H., Low, B.W. y Kwik, J.T.B. (2014). The tables are turned: an invasive species under potential threat. *Biol. Invasions*, 16, 1567–1571. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0618-5>
- Nichol, D.G. y Chilton, E.A. (2006). Recuperation and behaviour of Pacific cod after barotrauma. *ICES Journal of Marine Science*, 63(1), 83–94. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.021>
- Nilsson, G. (1996). Brain and body oxygen requirements of *Gnathonemus petersii*, a fish with an exceptionally large brain. *Journal of Experimental Biology*, 199, 603–607. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.3.603>
- Nishimura, T. y Tanaka, M. (2012). Gonadal development in fish. *Sexual Development*, 8(5), 252–261. <https://doi.org/10.1159/000364924>
- Nordell, S.E. y Valone, T.J. (2021). *Animal Behavior*. (3ª ed.) https://www.booktopia.com.au/animal-behavior-3rd-edition-shawn-e-nordell/book/9780190924263.html?source=pla&gclid=Cj0KCQjwm-66pBhDQARIsALIR2zAYCghJogQN-MzwyIZ6LwmfiR6vb9Hgtrdc6jqZf-mWahOK7EdhoywQQaAgY0EALw_wcB
- Nordgreen, J., Bjørge, M.H., Janczak, A.M., Poppe, T., Koppang, E.O., Ranheim, B. y Horsberg, T.E. (2013). The effect of morphine on changes in behaviour and physiology in intraperitoneally vaccinated Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Applied Animal Behaviour Science*, 145(3–4), 129–137. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2013.03.002>
- Nunes, J.A.C., Costa, Y., Blumstein, D.T., Leduc, A.O., Dorea, A.C., Benevides, L.J., Sampaio, C.L. y Barros, F. (2018). Global trends on reef fishes' ecology of fear: flight initiation distance for conservation. *Marine environmental research*, 136, 153–157. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2018.02.011>
- Nuon, V., Chea, R., Lek, S., So, N., Hugueny, B. y Grenouillet, G. (2024). Climate change drives contrasting shifts in fish species distribution in the Mekong Basin. *Ecological Indicators*, 160, 111857. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.111857>

- O'Brian, W.J., Slade, N.A. y Vinyard, G.L. (1976). Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis microchirus*). *Ecology*, 57, 1304–1310. <https://doi.org/10.2307/1935055>
- Odling-Smee, L. y Braithwaite, V.A. (2003). The role of learning in fish orientation. *Fish and Fisheries*, 4, 235–246. <https://doi.org/10.1007/BF00042881>
- Odling-Smee, L., Simpson, S.D. y Braithwaite, V.A. (2006). *Orientation and spatial behaviour in fish*. En C. Brown, J. Krause y K. Laland (Eds.). *Fish Cognition and Behaviour*, Blackwell Publishing, (pp. 119–138). <https://researchers.mq.edu.au/en/publications/fish-cognition-and-behavior>
- O'Donncha, F., Stockwell, C.L., Planellas, S.R., Micallef, G., Palmes, P., Webb, C., Filgueira, R. y Grant, J. (2021). Data driven insight into fish behaviour and their use for precision aquaculture. *Frontiers in Animal Science*, 2, 695054. <https://doi.org/10.3389/fanim.2021.695054>
- Oliva, M., Garrido, C., Sales, D. y González de Canales, M. L. (2008). Lindane toxicity on early life stages of gilthead seabream (*Sparus aurata*) with a note on its histopathological manifestations. *Environmental Toxicology and Pharmacology*, 25(1), 94–102. <https://doi.org/10.1016/j.etap.2007.09.005>
- Oliver, S.J. y Lobel, P.S. (2013). Direct mate choice for simultaneous acoustic and visual courtship displays in the damselfish, *Dascyllus albisella* (Pomacentridae). *Environ. Biol. Fish.*, 96, 447–457. <https://doi.org/10.1007/s10641-012-0028-z>
- Oliveira, R.F., Carvalho, N., Miranda, J., Gonçalves, E.J., Grober, M. y Santos, R.S. (2002). The relationship between the presence of satellite males and nest-holders' mating success in the Azorean rock-pool blenny *Parablennius sanguinolentus parvicornis*. *Ethology*, 108(3), 223–235. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00776.x>
- Oliveira, C., Dinis, M.T., Soares, F., Cabrita, E., Pousão-Ferreira, P. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2009). Lunar and daily spawning rhythms of Senegal sole *Solea senegalensis*. *J Fish Biol.*, 75(1), 61–74. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02263.x>
- Oliveira, A.M. y Val, A.L. (2017). Effects of climate scenarios on the growth and physiology of the Amazonian fish tambaqui (*Colossoma macropomum*) (Characiformes: Serrasalminidae). *Hydrobiologia*, 789(1), 167–178. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2926-0>

- Ong, E.Z., Briffa, M., Moens, T. y Van Colen, C. (2017). Physiological responses to ocean acidification and warming synergistically reduce condition of the common cockle *Cerastoderma edule*. *Mar. Environ. Res.*, 130, 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.07.001>
- Onuki, A. y Somiya, H. (2004). Two types of sounds and additional spinal nerve innervation to the sonic muscle in John Dory, *Zeus faber* (Zeiformes: teleostei). *Journal of Marine Biology Association*, 84, 843–850. <https://doi.org/10.1017/S0025315404010045h>
- Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L. y Doney, S.C. (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437, 681–686. <https://doi.org/10.1038/nature04095>
- Ortega-de San Luis, C. y Ryan, T. (2022). Understanding the physical basis of memory: Molecular mechanisms of the engram. *JBC Reviews*, 298(5), 101866. <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2022.101866>
- Ospina-Álvarez, N. y Piferrer, F. (2008). Temperature-dependent sex determination in fish revisited: prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change. *PLoS One*, 3, e2837. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002837>
- Östlund-Nilsson, S., Curtis, L., Nilsson, G.E. y Grutter, A.S. (2005). Parasitic isopod *Anilocra apogonae*, a drag for the cardinal fish *Cheilodipterus quinquelineatus*. *Marine Ecology Progress Series*, 287, 209–214. <https://doi.org/10.3354/meps287209>
- Overmeir, J.B. y Hollis, K. (1983). The teleostan telencephalon and learning. En R. Davis y G. Northcutt (Eds.), *Fish Neurobiology. Higher Brain Functions* (V. 2). (pp. 265–284). University of Michigan Press, Ann Arbor. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/414265?journalCode=qrb>.
- Owens, I.P.F. (2006). Where is behavioural ecology going? *Trends in Ecology and Evolution*, 21(7), 356–361. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.014>
- Padrós, F., Knudsen, R. y Blasco-Costa, I. (2018). Histopathological characterisation of retinal lesions associated to *Diplostomum* species (Platyhelminthes: Trematoda) infection in polymorphic Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 7(1), 68–74. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2018.01.007>

- Paitio, J. y Oba, Y. (2024). Luminous fishes: Endocrine and neuronal regulation of bioluminescence. *Aquaculture and Fisheries*, 9(3), 486–500. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2023.04.003>
- Paksa, A. y Raz, E. (2015). Zebrafish germ cells: motility and guided migration. *Current opinion in cell biology*, 36, 80–85. <https://doi.org/10.1016/j.ceb.2015.07.007>
- Palstra, A.P., Blok, M.C., Kals, J., Blom, E., Tuinhof-koelma, N., Dirks, R.P. y Forlenza, M. (2015). In- and outdoor reproduction of first generation common sole *Solea solea* under a natural photothermal regime: temporal progression of sexual maturation assessed by monitoring plasma steroids and gonadotropin mRNA expression. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 325. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.12.004>
- Park, Y.-J., Takemura A. y Lee, Y.-D. (2006). Annual and lunar-synchronized ovarian activity in two rabbitfish species in the Chuuk lagoon, Micronesia. *Fisheries Science*, 72, 166–172. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2006.01131.x>
- Park, J., Kwak, S. y Lee, W. (2020). Dietary study using set-nets produces bias in prey choice of fish: A case of three coastal fishes inhabiting southern Korean waters. *Journal of Sea Research*, 157, 101846. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2020.101846>
- Parmentier, E., Colleye, O., Fine, M.L., Frédérick, B., Vandewalle, P. y Herrel, A. (2007). Sound production in the clownfish *Amphiprion clarkii*. *Science*, 316(5827), 1006–1006. <https://doi.org/10.1126/science.1139753>
- Parmentier, E., Vandewalle, P., Brié, C. Dinraths, L. y Lecchini, D. (2011). Comparative study on sound production in different Holocentridae species. *Frontiers in Zoology*, 8, 12. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-8-12>
- Partigya, S., Shriya, P., Sachin, K. y Indrashis, B. (2024). Germ cell development in teleost gonads. *Aquaculture and Fisheries*, 9(3), 422–436. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2023.07.002>
- Paskin, T.R., Iqbal, T.R. y Byrd-Jacobs, C.A. (2011). Olfactory bulb recovery following reversible deafferentation with repeated detergent application in the adult zebrafish. *Neuroscience*, 196, 276–284. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2011.09.005>

- Pasko, Ł. (2010). Tool-like behavior in the sixbar wrasse, *Thalassoma hardwicke* (Bennett, 1830). *Zoo Biology*, 29, 767–773. <https://doi.org/10.1002/zoo.20307>
- Patke, A., Young, M.W. y Axelrod, S. (2019). Molecular mechanisms and physiological importance of circadian rhythms. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 21, 67–84. <https://doi.org/10.1038/s41580-019-0179-2>
- Patricelli, G.L. (2023). Behavioral ecology: New technology enables a more holistic view of complex animal behavior. *PLoS Biology*, 21(8), e3002264. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3002264>
- Partridge G.J., Benetti D.D., Stieglitz J.D., Hutapea J., McIntyre A., Chen B., Hutchinson W. y Scholey V.P. (2011). The effect of a 24-hour photoperiod on the survival, growth and swim bladder inflation of pre-flexion yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) larvae. *Aquaculture*, 319, 471–474. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.05.039>
- Pedrotti, F.L., Pedrotti, L.M. y Pedrotti, L.S. (2017). *Introduction to Optics*. www.cambridge.org/highereducation/books/introduction-to-optics/8923B-B7830091A58316177E029C5D420#overview
- Penberthy, W.T., Shafizadeh, E. y Lin, S. (2002). The zebrafish as a model for human disease. *Frontiers in Bioscience*, 7, D1439–D1453. <https://doi.org/10.2741/penber>
- Pereira, R., Carvalho, G., Garrote, L. y Nunes, U. (2022). Sort and deepSORT based multi-object tracking for mobile robotics: evaluation with new data association metrics. *Applied Sciences*, 12(3), 1319. <https://doi.org/10.3390/app12031319>
- Perrone, R., Macadar, O. y Silva A. (2009). Social electric signals in freely moving dyads of *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol.*, 195(5), 501–14. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0427-6>
- Perry, W.B. (2023). A knight in shining armour: iridescence in male jewelled splitfin (*Xenotoca variata*). *Fish Biology*, 102(4), 739. <https://doi.org/10.1111/jfb.15388>
- Petersen, C.W., Salinas, S., Preston, R. y Kidder, G. (2010). Spawning periodicity and reproductive behavior of *Fundulus heteroclitus* in a New England salt marsh. *Copeia*, 2010(2), 203–210. <https://doi.org/10.1643/CP-08-229>

- Pettersson, L.B., Nilsson, P.A. y Bronmark, C. (2000). Predator recognition and defence strategies in crucian carp, *Carassius carassius*. *Oikos*, 88, 200–212. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880122.x>
- Peuhkuri, N., Ranta, E., Juvonen, S.K. y Lindstrom, K. (1995). Schooling affects growth in the 3-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology*, 46, 221–226. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb05963.x>
- Phillips, M.J. (1989). The feeding sounds of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology*, 35(4), 589–592. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03008.x>
- Piferrer, F. y Donaldson, E.M. (1989). Gonadal differentiation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, after a single treatment with androgen or estrogen at different stages during ontogenesis. *Aquaculture*, 77(2-3), 251–262. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90207-X](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90207-X)
- Pintos, S., Cavallino, L., Vidal, A., Pandolfi, M. y Pozzi, A.G. (2021). Effects of intraspecific chemical cues on the behaviour of the bloodfin tetra *Aphyocharax anisitsi* (Ostariophysi: Characidae). *Behavioural Processes*, 193, 104533. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2021.104533>
- Pistevos, J.C., Nagelkerken, I., Rossi, T., Olmos, M. y Connell, S.D. (2015). Ocean acidification and global warming impair shark hunting behaviour and growth. *Sci. Rep.*, 5, 16293. <https://doi.org/10.1038/srep16293>
- Podrabsky, J.E., Lopez, J.P., Fan, T.W.M., Higashi, R. y Somero, G.N. (2007) Extreme anoxia tolerance in embryos of the annual killifish *Austrofundulus limnaeus*: Insights from a metabolomics analysis. *J. Exp. Biol.*, 210(13), 2253–2266. <https://doi.org/10.1242/jeb.005116>
- Polverino, G., Soman, V.R., Karakaya, M., Gasparini, C., Evans, J.P. y Porfiri, M. (2022). Ecology of fear in highly invasive fish revealed by robots. *Iscience*, 25(1), 103529. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103529>
- Popper, A.N., Hawkins, A.D. y Sisneros, J.A. (2022). Fish hearing “specialization”- a re-evaluation. *Hearing Research*, 425, 108393. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2021.108393>
- Pulgar, J., Manríquez, P.H., Widdicombe, S., García-Huidobro, R., Quijón, P.A., Carter, M., Aldana, M., Quintanilla-Ahumada, D. y Duarte, C. (2023). Artificial Light at Night (ALAN) causes size-dependent effects on intertidal fish decision-making. *Marine Pollution Bulletin*, 193, 115190. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115190>

- Putman, N.F., Scanlan, M.M., Billman, E.J., O'neil, J.P., Couture, R.B., Quinn, T.P., Lohmann, K. y Noakes, D. (2014). An inherited magnetic map guides ocean navigation in juvenile Pacific salmon. *Curr. Biol.*, 24, 1–5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.017>
- Pri-Tal, B.M., Blue, S., Pau, F.K. y Podrabsky, J.E. (2011) Hormonal components of altered developmental pathways in the annual killifish, *Austrofundulus limnaeus*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 174(2), 166–174. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2011.08.016>
- Purser, G.J. y Chen, W.M. (2001). The effect of meal size and meal duration on food anticipatory activity in greenback flounder. *Journal of Fish Biology*, 58, 188–200. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00507.x>
- Rajendiran, P., Jaafar, F., Kar, S., Sudhakumari, C., Senthilkumaran, B., Parhar, I.S. (2021). Sex determination and differentiation in teleost: roles of genetics, environment, and brain. *Biology*, 10(10), 973. <https://doi.org/10.3390/biology10100973>
- Radford, C.A., Collins, S.P., Munday, P.L. y Parsons, D. (2021). Ocean acidification effects on fish hearing. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1946), 20202754. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2754>
- Rahn, A.K., Vitt, S., Drolshagen, L., Scharsack, J.P., Rick, I.P. y Bakker, T.C. (2018). Parasitic infection of the eye lens affects shoaling preferences in three-spined stickleback. *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(2), 377–387. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx155>
- Rajakumar, A., Singh, R., Chakrabarty, S., Muruganathkumar, R., Laldinsangi, C. y Prathibha, Y. (2012). Endosulfan and flutamide impair testicular development in the juvenile Asian catfish *Clarias batrachus*. *Aquatic Toxicology*, 110–111, 123–132, <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2011.12.018>
- Rajakumar, A. y Senthilkumaran, B. (2014). Expression analysis of sox3 during testicular development, recrudescence, and after hCG induction in catfish, *Clarias batrachus*. *Sex Developmental*, 8, 376–386. <https://doi.org/10.1159/000368864>
- Rajakumar, A. y Senthilkumaran, B. (2020). Steroidogenesis and its regulation in teleost-a review. *Fish Physiology and Biochemistry*, 46(3), 803–818. <https://doi.org/10.1007/s10695-019-00752-0>
- Ramachandran, V.S., Tyler, C.W., Gregory, R.L., Rogers-Ramachandran, D., Duensing, S. y Pillsbury, C. (1996). Rapid adaptive camouflage in flounder. *Nature*, 379, 815e818. <https://doi.org/10.1038/379815a0>

- Ramesh, T., Downs, C.T. y O'Brien, G.C. (2018). Movement response of Orange-Vaal largemouth yellowfish (*Labeobarbus kimberleyensis*) to water quality and habitat features in the Vaal River, South Africa. *Environ. Biol. Fish.*, 101, 997–1009. <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0754-y>
- Rana, S., Hasan, M.N., Sultana, N., Hasan, S.J., Shimul, S.A. y Al Nahid, S.A. (2023). Acidification scenario of Cox's Bazar coast of the Bay of Bengal, Bangladesh and its influence on fish larvae abundance. *Heliyon*, 9(5), e15855. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e15855>
- Rattenborg, N. C. y Ungurean, G. (2023). The evolution and diversification of sleep. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(2), 156–170. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.10.004>
- Refinetti, R. (2016). *Circadian Physiology*. (2^a ed.). Taylor & Francis Group.
- Reichard, M., Bryja, J., Ondracková, M., Dávidová, M., Kaniewwska, P. y Smith, C. (2005). Sexual selection for male dominance reduces opportunities for female mate choice in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Molecular Ecology*, 14, 1533–1542. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02534.x>
- Renn, S.C.P., Aubin-Horth, N. y Hofmann, H.A. (2008). Fish & Chips: functional genomics of social plasticity in an African cichlid fish. *Journal of Experimental Biology*, 211, 3041–3056. <https://doi.org/10.1242/jeb.018242>
- Rhody, N.R., Davie, A., Zamora, N., Zohar, Y., Main, K.L. y Migaud, H. (2015). Influence of tidal cycles on the endocrine control of reproductive activity in common snook (*Centropomus undecimalis*). *General and Comparative Endocrinology*, 224, 247–259. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.08.007>
- Ribas, L., Liew, W.C., Díaz, N., Sreenivasan, R., Orbán, L. y Piferrer, F. (2017). Heat-induced masculinization in domesticated zebrafish is family-specific and yields a set of different gonadal transcriptomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1609411114>
- Rice, A.N. y Lobel, P.S. (2003). The pharyngeal jaw apparatus of the Cichlidae and Pomacentridae: function in feeding and sound production. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13(4), 433–444. <https://doi.org/10.1007/s11160-004-8794-0>

- Riddell, D.J., Culp, J.M. y Baird, D.J. (2005). Behavioural responses of sublethal cadmium exposure within an experimental aquatic food web. *Environ. Toxicol. Chem.*, 24, 431–441. <https://doi.org/10.1897/04-026r.1>
- Robertson, D.R., Sweatman, H.P.A., Fletcher, E.A. y Cleland, M.G. (1976). Schooling as a mechanism for circumventing the territoriality of competitors. *Ecology*, 57, 1208–1220. <https://doi.org/10.2307/1935045>
- Rocha, M.J., Aruke, A. y Kapoor, B.G. (2008). *Fish reproduction*. (1ª ed.). Taylor & Francis Group.
- Rocha, A., Godino-Gimeno, A., Rotllant, J. y Cerdá-Reverter, J.M. (2023). Agouti-Signalling protein overexpression reduces aggressiveness in zebrafish. *Biology*, 12(5), 712. <https://doi.org/10.3390/biology12050712>
- Rodríguez-Domínguez, A., Connell, S.D., Leung, J.Y. y Nagelkerken, I. (2019). Adaptive responses of fishes to climate change: feedback between physiology and behaviour. *Science of the Total Environment*, 692, 1242–1249. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.07.226>
- Römer, U. y Beisenherz, W. (1996). Environmental determination of sex in *Apistogramma* (Cichlidae) and two other freshwater fishes (Teleostei). *Journal of Fish Biology*, 48(4), 714–725. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01467.x>
- Rooney, D.J. y Laming, P.R. (1988). Effects of telencephalic ablation on habituation of arousal responses within and between daily training sessions in goldfish. *Behavioral Neural Biology*, 49, 83–96. [https://doi.org/10.1016/s0163-1047\(88\)91267-8](https://doi.org/10.1016/s0163-1047(88)91267-8)
- Rouques, J.A.C., Abbink, W., Chereau, G., Fourneyron, A., Spanings, T., Burggraaf, D., van de Bos, R., van de Vis, H. y Flik, G. (2012). Physiological and behavioral responses to an electrical stimulus in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *Fish Physiol. Biochem.*, 38, 1019–1028. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9586-9>
- Rosa-Salva O., Sovrano V.A. y Vallortigara G. (2014). What can fish brains tell us about visual perception? *Frontiers Neural Circuits*, 8, 119. <https://doi.org/10.3389/fncir.2014.00119>
- Rose, J.D. (2002). The neurobehavioral nature of fishes and the question of awareness and pain. *Rev. Fish Sci.*, 10, 1–38. <https://doi.org/10.1080/20026491051668>

- Rose, G.A. y O'Driscoll, R.L. (2002). Capelin are good for cod: can the northern stock rebuild without them? *ICES Journal of Marine Science*, 59, 1018–1026. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1252>
- Rose, J.D., Arlinghaus, R., Cooke, S.J., Diggles, B.K., Sawynok, W., Stevens, E.D. y Wynne, C.D.L. (2012). Can fish really feel pain? *Fish Fish*, 15(1), 1–35. <https://doi.org/10.1111/faf.12010>
- Roth, B. y Skåra, T. (2021). Pre mortem capturing stress of Atlantic herring (*Clupea harengus*) in purse seine and subsequent effect on welfare and flesh quality. *Fisheries Research*, 244, 106124. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106124>
- Rowe, S. y Hutchings, J.A. (2008). A link between sound producing musculature and mating success in Atlantic cod. *J. Fish Biol.*, 72, 500–511. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01713.x>
- Rowell, T. J., Aburto-Oropeza, O., Cota-Nieto, J.J., Steele, M.A. y Erisman, B.E. (2019). Reproductive behaviour and concurrent soundproduction of Gulf grouper *Mycteroperca jordani* (Epinephelidae) at a spawning aggregation site. *J. Fish Biol.*, 94, 277–296. <https://doi.org/10.1111/jfb.13888>
- Rozin, P. y Mayer, J. (1961). Regulation of food intake in the goldfish. *American Journal of Physiology*, 201, 968–974. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1961.201.5.968>
- Ryer, C.H., Lemke, J.L., Boersma, K. y Levas, S. (2008). Adaptive coloration, behavior and predation vulnerability in three juvenile north Pacific flatfishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 359(1), 62e66. <http://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.02.017>
- Saavedra, M. y Pousão-Ferreira, P. (2006). A preliminary study on the effect of lunar cycles on the spawning behaviour of the gilt-head sea bream, *Sparus aurata*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86(4), 899–901. <https://doi.org/10.1017/S0025315406013841>
- Sadoul, B. y Geffroy, B. (2019). Measuring cortisol, the major stress hormone in fishes. *Journal of Fish Biology*, 94(4), 540–555. <https://doi.org/10.1111/jfb.13904>
- Sadovy, Y. y Colin, P.L. (1995). Sexual development and sexuality in the Nassau grouper. *Journal of Fish Biology*, 46(6), 961–976. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb01401.x>

- Saha, S., Singh, K.M. y Gupta, B.B.P. (2019). Melatonin synthesis and clock gene regulation in the pineal organ of teleost fish compared to mammals: Similarities and differences. *General and Comparative Endocrinology*, 279, 27–34. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.07.010>
- Saka, Ş., Firat, K. y Kamaci, H. (2001). The development of European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L., 1758) eggs in relation to temperature. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, 25(2), 139–147. <https://doi.org/10.5555/20013050950>
- Sakamoto, T., Ishimura, T., Matsuura, T. y Takahashi, M. (2024). Vertical habitat selection of sardine juveniles inferred from oxygen stable isotope of otolith. *Fisheries Research*, 278, 107106. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2024.107106>
- Salena, M.G. y Balshire, S. (2020). Social Memory and Quantity Discrimination: A Cross Cichlid Species Comparison. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 74(3), 207–214. <https://doi.org/10.1037/cep.0000212>
- Salena, M.G., Turko, A.J., Singh, A., Pathak, A., Hughes, E., Brown, C. y Balshine, S. (2021). Understanding fish cognition: a review and appraisal of current practices. *Animal Cognition*, 1, 3. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01488-2>
- Samson, J.C., Goodridge, R., Olobatuyi, F. y Weis, J.S. (2001). Delayed effects of embryonic exposure of zebrafish (*Danio rerio*) to methylmercury (MeHg). *Aquat. Toxicol.* 51, 369–376. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(00\)00128-4](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(00)00128-4)
- Sánchez-Breña, A., Blanco, A.M., Unniappan, S., Kah, O., Gueguen, M.M., Bertucci, J.I., Alonso-Gómez, A.L., Valenciano, A.I., Isorna, E. y Delgado, M.J. (2015). In situ localization and rhythmic expression of ghrelin and ghrelin receptor in the brain and gastrointestinal tract of goldfish (*Carassius auratus*). *PLoS One*, 10, e0141043. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141043>
- Sánchez-Vázquez, F.J., Madrid, J.A. y Zamora, S. (1995). Circadian rhythms of feeding activity in sea bass *Dicentrarchus labrax* L.: dual phasing capacity of diel demand-feeding pattern. *J. Biol. Rhythms*, 10, 256–266. <https://doi.org/10.1177/074873049501000308>
- Sánchez-Vázquez, F. J., López-Olmeda, J. F., Vera, L. M., Migaud, H., López-Patiño, M. A. y Míguez, J. M. (2019). Environmental cycles, melatonin, and circadian control of stress response in fish. *Frontiers in Endocrinology*, 10. <https://doi.org/10.3389/fendo.2019.00279>

- Santacà, M., Dadda, M. y Bisazza, A. (2021). The role of visual and olfactory cues in social decisions of guppies and zebrafish. *Animal Behaviour*, 180, 209–217. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.08.017>
- Santos, D., Luzio, A. y Coimbra, A.M. (2017). Zebrafish sex differentiation and gonad development: A review on the impact of environmental factors. *Aquatic Toxicology*, 191, 141–163. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2017.08.005>
- Sargent, R.C., Gross, M.R. y van den Berghe, E.P. (1986). Male mate choice in fishes. *Anim. Behav.*, 34, 545–550. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80123-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80123-3)
- Sargent, R. C., Rush, V. N., Wisenden, B. D. y Yan, H. Y. (1998). Courtship and mate choice in fish: Integrating behavioural and sensory ecology. *Am. Zool.*, 38, 82–96. <https://doi.org/10.1093/icb/38.1.82>
- Satoh, S., Takahashi, T., Tada, S., Tanaka, H. y Kohda, M. (2017). Parental females of a nest-brooding cichlid improve and benefit from the protective value of young masquerading as snails. *Animal Behaviour*, 124, 75–82. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.12.001>
- Satou, M., Takeuchi, H.A., Nishii, J., Tanabe, M., Kitamura, S., Okumoto, N. y Iwata, M., (1994). Behavioral and electrophysiological evidences that the lateral line is involved in the inter-sexual vibrational communication of the himé salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). *Journal of Comparative Physiology*, 174(5), 539–549. <https://doi.org/10.1007/BF00217373>
- Sbragaglia, V., Jolles, J.W., Coll, M. y Arlinghaus, R. (2021). Fisheries-induced changes of shoaling behaviour: mechanisms and potential consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 36(10), 885–888. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.06.015>
- Scherer, U., Kuhnhardt, M. y Schuett, W. (2017). Different or alike? Female rainbow kribbs choose males of similar consistency and dissimilar level of boldness. *Animal Behaviour*, 128, 117–124. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.04.007>
- Scholz, N.L., Truelove, N.K., French, B.L., Berejikian, B.A., Quinn, T.P., Casillas, E. y Collier, T.K. (2000). Diazinon disrupts antipredator and homing behaviours in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57, 1911–1918. <https://doi.org/10.1139/f00-147>

- Scott, G. R., Sloman, K. A., Rouleau, C. y Wood, C. M. (2003). Cadmium disrupts behavioural and physiological responses to alarm substance in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *J. Exp. Biol.*, 206, 1779–1790. <https://doi.org/10.1242/jeb.00353>
- Seed, A. y Byrne, R. (2010). Animal Tool-Use. *Current Biology*, 20(23), R1032–R1039. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.09.042>
- Sezgintürk, M. K. (2020). Introduction to commercial biosensors. *Commercial Biosensors and Their Applications*, 1–28. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818592-6.00001-3>
- Shahjahan, M., Islam, M.J., Hossain, M.T., Mishu, M.A., Hasan, J. y Brown, C. (2022). Blood biomarkers as diagnostic tools: An overview of climate-driven stress responses in fish. *Sci. Total Environ.*, 843, 156910. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156910>
- Shang, E.H., Yu, R.M. y Wu, R.S. (2006). Hypoxia affects sex differentiation and development, leading to a male-dominated population in zebrafish (*Danio rerio*). *Environ. Sci. Technol.*, 40, 3118–3122. <https://doi.org/10.1021/es0522579>
- Sharma, P., Purohit, S., Kothiyal, S. y Bhattacharya, I. (2024). Germ cell development in teleost gonads. *Aquaculture and Fisheries*, 9(3), 422–436. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2023.07.002>
- Shen, Z.G., Yu, Y. y Wang, H.P (Eds.). (2023). Environmental epigenetics in fish: response to climate change stressors. *Epigenetics in Aquaculture*, 127–147, <https://doi.org/10.1002/9781119821946.ch5>
- Shen, X., Hu, J., Yáñez, J.M., Bastos Gomes, G., Poon, Z.W.J., Foster, D., Alarcon, J.F., Shao, L., Guo, X., Shao, Y. y Huerlimann, R. (2024). Exploring the cobia (*Rachycentron canadum*) genome: unveiling putative male heterogametic regions and identification of sex-specific markers. *GigaScience*, 13. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giae034>
- Shettleworth, S.J. (2009). *Cognition, evolution, and behavior*. <https://global.oup.com/academic/product/cognition-evolution-and-behavior-9780195319842>
- Shi, Y., Bouska, K.L., McKinney, G.J., Dokai, W., Bartels, A., McPhee, M.V. y Larson, W.A. (2023). Gene flow influences the genomic architecture of local adaptation in six riverine fish species. *Molecular Ecology*, 32(7), 1549–1566. <https://doi.org/10.1111/mec.16317>

- Shibata, J. y Koda, M. (2006). Seasonal sex role changes in the bleniidae *Petrosirtes breviceps*, a nest brooder with paternal care. *Journal of Fish Biology*, 69, 203–214. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01086.x>
- Shima, T., Suzuki, N., Yamamoto, T. y Furuita, H. (2001). A comparative study of self-feeder and automatic feeder: effects on the growth performance of rainbow trout fry. *Aquaculture Research*, 32, 142–146. <https://doi.org/10.1046/j.1355-557x.2001.00038.x>
- Shreesha, S., Pai, M.M., Verma, U. y Pai, R.M. (2023). Fish tracking and continual behavioral pattern clustering using novel Sillago Sihama Vid (SSVid). *IEEE Access*, 11, 29400–29416. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2023.3247143>
- Siebeck, U.E., Litherland, L. y Wallis, G.M. (2009). Shape learning and discrimination in reef fish. *Journal of Experimental Biology*, 212(13), 2113–2119. <https://doi.org/10.1242/jeb.028936>
- Sifuentes-Romero, I., Aviles, A., Carter, J., Chan-Pong, A., Clarke, A., Crotty, P., Engstrom, D., Meka, P., Perez, A., Perez, R., et al. (2023). Trait Loss in Evolution: what cavefish have taught us about mechanisms underlying eye regression. *Integrative and Comparative Biology*, 63(2), 393–406. <https://doi.org/10.1093/icb/icad032>
- Simpson, S.D., Munday, P.L., Wittenrich, M.L., Manassa, R. y Dixon, D.L. (2011). Ocean acidification erodes crucial auditory behaviour in a marine fish. *Biology Letters*, 7(6), <http://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0293>
- Sinclair, A.H., Berta, P., Palmer, M.S., Hawkins, J.R., Griffiths, B.L., Smith, M.J., Foster, J.W., Frischauf, A.M., Lovell-Badge, R. y Goodfellow P.N. (1990). A gene from the human sex-determining region encodes a protein with homology to a conserved DNA-binding motif. *Nature*, 346(6281), 240–244. <https://doi.org/10.1038/346240a0>
- Slesinger, E., Jensen, O.P. y Saba, G. (2021). Spawning phenology of a rapidly shifting marine fish species throughout its range. *ICES Journal of Marine Science*, 78(3), 1010–1022. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa252>
- Slovan, K.A., Scott, G.R., McDonald, D.G. y Wood, C.M. (2004). Diminished social status affects ionoregulation at the gills and kidney in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 61, 618–626. <https://doi.org/10.1139/f04-032>

- Sloman, K.A., Wilson, R.W. y Balshine, S. (2005). *Behaviour and physiology of fish*. [https://www.academia.edu/699353/Fish Physiology 2006 Vol 24 Behaviour and Physiology of Fish](https://www.academia.edu/699353/Fish_Physiology_2006_Vol_24_Behaviour_and_Physiology_of_Fish)
- Smith, E.K., Guzmán, J.M. y Luckenbach, J.A. (2013). Molecular cloning, characterization, and sexually dimorphic expression of five major sex differentiation-related genes in a Scorpaeniform fish, sablefish (*Anoplopoma fimbria*). *Comparative Biochemistry & Physiology*, 165(2), 125–137. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2013.03.011>
- Smithers, S.P., Rooney, R., Wilson, A. y Stevens, M. (2018). Rock pool fish use a combination of colour change and substrate choice to improve camouflage. *Animal Behaviour*, 144, 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.08.004>
- Sneddon, L.U., Braithwaite, V.A. y Gentle, M.J. (2003). Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system. *Proc. Biol. Sci.*, 270, 1115–1121. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2349>
- Sneddon, L. (2007). Assessing pain perception in fish from physiology to behaviour. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 146(4), S78. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.01.092>
- Sneddon, L. (2011). Pain perception in fish. *Journal of Consciousness Studies*, 18(9–10), 209–229. <https://doi.org/10.1093/ilar.50.4.338>
- Swat, M., Stiasny, M.H., Jutfelt, F., Riebesell, U. y Clemmesen, C. (2018). Growth performance and survival of larval Atlantic herring, under the combined effects of elevated temperatures and CO₂. *PLoS ONE*, 13, e0191947. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0191947>
- Stacey, N., Chojnacki, A., Narayanan, A., Cole, C., Murphy, C. (2003). Hormonally derived sex pheromones in fish: Exogenous cues and signals from gonad to brain. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, 81, 329–341. <https://doi.org/10.1139/y03-024>
- Stanley, E.L., Kendal, R.L., Kendal, J.R., Grounds, S. y Laland, K.N. (2008). The effects of group size, rate of turnover and disruption to demonstration on the stability of foraging traditions in fish. *Animal Behaviour*, 75(2), 565–572. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.06.014>

- St-Cyr, S. y Aubin-Horth, N. (2009). Integrative and genomics approaches to uncover the mechanistic bases of fish behavior and its diversity. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 152(1), 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.09.003>
- Stemmer, M., Schuhmacher, L.N., Foulkes, N.S., Bertolucci, C., Wittbrodt, J., (2015). Cavefish eye loss in response to an early block in retinal differentiation progression. *Development*, 142(4), 743–752. <https://doi.org/10.1242/dev.114629>
- Stiver, K.A., Dierkes, P., Taborsky, M., Lisle, H. y Balshine, S. (2005). Relatedness and helping in fish: examining the theoretical predictions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1572), 1593–1599. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3123>
- Su, B., Wang, X. y Dunham, R.A. (2023). The application of genetic and genomic biotechnology in aquaculture. *Biology*, 12(1), 127. <https://doi.org/10.3390/biology12010127>
- Sugama, N., Park, J.G., Park, Y.J., Takeuchi, Y., Kim, S.J. y Takemura, A. (2008). Moonlight affects nocturnal Period2 transcript levels in the pineal gland of the reef fish *Siganus guttatus*. *Journal of Pineal Research*, 45, 133–141. <https://doi.org/10.1111/j.1600-079X.2008.00566.x>
- Sullivan, B.G., Struthers, D.P. y Taylor, M.K. (2019). The critical detection distance for passively tracking tagged fish using a fixed radio telemetry station in a small stream. *Anim. Biotelemetry*, 7, 27. <https://doi.org/10.1186/s40317-019-0187-1>
- Sundaray, J.K., Ohta, K., Yamaguchi, A., Suzuki, K. y Matsuyama, M. (2003). Diurnal rhythm of steroid biosynthesis in the testis of terminal phase male of protogynous wrasse, *Pseudolabrus sieboldi*, a daily spawner. *Fish Physiology and Biochemistry*, 28, 193–195. <https://doi.org/10.1023/B:FISH.0000030525.97946.5e>
- Sundell, E., Brijs, J. y Gräns, A. (2024). The quest for a humane protocol for stunning and killing Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture*, 593, 741317. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.741317>
- Sunuma, T., Amano, M., Ligo, M. y Yamamori, K. (2009). Food-entrainable circadian oscillator in goldfish: Multiple daily feeding times and food-anticipatory activity. *Fisheries Sciences*, 75(1), 207–214. <https://doi.org/10.1007/s12562-008-0028-2>
- Swanson, P. (1994). Radioimmunoassay of fish growth hormone, prolactin, and somatolactin. En: *Biochemistry and molecular biology of fishes*, Elsevier, 3, 545–556. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-82033-4.50052-0>

- Takai, Y., Izumi, M., Motoyama, Y., Shimasaki, Y., Oshima, Y. y Kang, I.J. (2023). Peek-A-Boo Test: a simple test for assessing the effect of anxiolytics on fish behavior. *Toxicology and Chemistry*, 42(11), 2358–2363. <https://doi.org/10.1002/etc.5713>
- Takemura, A. (1988). The attraction effect of natural feeding sound in fish. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 63, 1–4. <https://fishsounds.net/reference.js?id=14cf6c7b-7bae-4086-9f2e-90b6d6c625c3>
- Takemura, A., Rahman, M.D.S., Nakamura, S., Ju Park, Y. y Takano, K. (2004). Lunar cycles and reproductive activity in reef fishes with particular attention to rabbitfishes. *Fish and Fisheries* 5, 317–328. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2004.00164.x>
- Takemura, A., Rahman, M.S. y Park, Y.J. (2010) External and internal controls of lunar-related reproductive rhythms in fishes. *J. Fish Biol.*, 76, 7–26. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02481.x>
- Tamai, T.K., Vardhanabhuti, V., Foulkes, N.S. y Whitmore, D. (2004). Early embryonic light detection improves survival. *Curr Biol.*, 14, R104–R105. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.01.014>
- Tao, W., Chen, J., Tan, D., Yang, J., Sun, L., Wei, J. y Wang, D. (2018). Transcriptome display during tilapia sex determination and differentiation as revealed by RNA-Seq analysis. *BMC Genomics*, 19(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4756-0>
- Tauber, E.S. (1974). The phylogeny of sleep. *Spectrum Public*, 172. <https://doi.org/10.1017/S0033291700023412>
- Taylor, J.C. y Miller, J.M. (2001). Physiological performance of juvenile southern flounder, *Paralichthys lethostigma* (Jordan and Gilbert, 1884) in chronic and episodic hypoxia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 258(2), 195–214. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00215-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00215-5)
- Taylor, M.D., van der Meulen, D.E., Brodie, S., Cadiou, G. y Knott, N.A. (2018). Applying acoustic telemetry to understand contaminant exposure and bioaccumulation patterns in mobile fishes. *Sci. Total Environ.*, 625, 344–354. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.177>
- Teame, T., Zhang, Z., Ran, C., Zhang, H., Yang, Y., Ding, Q., Xie, M., Gao, C., Ye, Y., Duan M. y Zhou, Z. (2019). The use of zebrafish (*Danio rerio*) as biomedical models. *Anim Front.*, 9(3), 68–77. <https://doi.org/10.1093/af/vfz020>

- Tebbich, S., Bshary, R. y Grutter, A. (2002). Cleaner fish *Labroides dimidiatus* recognise familiar clients. *Animal Cognition*, 5, 139–145. <https://doi.org/10.1007/s10071-002-0141-z>
- Teletchea, F. (2019). Fish domestication in aquaculture: reassessment and emerging questions. *Cybium*, 43, 7–15. <https://doi.org/10.26028/cybium/2019-431-001>
- Teletchea, F. (2021). Fish domestication in aquaculture: 10 unanswered questions. *Animal Frontiers*, 11(3), 87–91. <https://doi.org/10.1093/af/vfab012>
- Tenugu, S., Pranoty, A., Mamta, S.-K. y Senthilkumaran, B. (2021). Development and organisation of gonadal steroidogenesis in bony fishes - A review. *Aquaculture and Fisheries*, 6(3), 223–246. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2020.09.004>
- Tétard, S., Maire, A., Lemaire, M., De Oliveira, E., Martin, P. y Courret, D. (2019). Behaviour of Atlantic salmon smolts approaching a bypass under light and dark conditions: Importance of fish development. *Ecological Engineering*, 131, 39–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2019.02.021>
- Thambithurai, D. y Kuparinen, A. (2024). Environmental forcing alters fisheries selection. *Trends Ecol. Evol.*, 39(2), 131–140. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.08.015>
- Thomas, P., Rahman, M.S., Khan, I.A. y Kummer, J.A. (2007). Widespread endocrine disruption and reproductive impairment in an estuarine fish population exposed to seasonal hypoxia. *Proc. Biol. Sci.*, 274, 2693–2701. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.0921>
- Thünken, T., Bakker, T.C.M. y Kullmann, H. (2009). Olfactory self-recognition in a cichlid fish. *Animal Cognition*, 12, 717–724. <https://doi.org/10.1007/s10071-009-0231-2>
- Tilak, J., Samuel, A., Kalarani, A. y Inbaraj, R. (2022). Dynamics of sexual development in teleosts with a note on *Mugil cephalus*. *Aquaculture and Fisheries*, 7(5), 507–518. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2022.03.004>
- Timi, J. T. y Poulin, R. (2020). Why ignoring parasites in fish ecology is a mistake. *International Journal for Parasitology*, 50, 10–11. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.04.007>
- Tinoco, A.B., Nisembaum, L.G., de Pedro, N., Delgado, M.J. y Isorna E. (2014). Leptin expression is rhythmic in brain and liver of goldfish (*Carassius auratus*). Role of feeding time. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 204, 239–247. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2014.06.006>

- Todd, E.V., Ortega-Recalde, O., Liu, H., Lamm, M.S., Retherford, K.M., Cross, H., Black, M.A., Kardailsky, O., Graves, J., Hore, T.A., Godwin, J.R. y Gemmell, N.J. (2019). Stress, novel sex genes, and epigenetic reprogramming orchestrate socially controlled sex change. *Sci. Adv.*, 5. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaw7006>
- Tom, M. y Auslander, M. (2005). Transcript and protein environmental biomarkers in fish—a review. *Chemosphere*, 59(2), 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2004.10.063>
- Tonkin, Z., Moloney, P., Lyon, J., Kitchingman, A., O'Mahony, J., Raymond, S., Hackett, G., Saddler, S., Greenfield, A., Wood, D. y Hale, R. (2022). Movement behavior of a threatened native fish informs flow management in a modified floodplain river system. *Ecosphere*, 13(1), 3916. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3916>
- Torres-Ruiz, M., de Alba Gonzalez, M., Portilla, A.I.C., Coronel, R., Liste, I. y González-Caballero, M.C. (2024). Effects of nanomolar methylmercury on developing human neural stem cells and zebrafish embryo. *Food and Chemical Toxicology*, 188, 114684. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2024.114684>
- Tosto, N., Rose, E., Flanagan, S. y Mason, H. (2023). The development of a quantification method for measuring iridescence using sexually selected traits in the Gulf pipefish (*Syngnathus scovelli*). *Frontiers in Marine Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1127790>
- Trancart, T., Carpentier, A., Acou, A., Danet, V., Elliott, S. y Feunteun, E. (2019). Behaviour of endangered European eels in proximity to a dam during downstream migration: Novel insights using high accuracy 3D acoustic telemetry. *Ecol. Freshw. Fish.*, 29(2), <https://doi.org/10.1111/eff.12512>
- Trant, J.M., Gavasso, S., Ackers, J., Chung, B.C. y Place, A.R. (2001). Developmental expression of cytochrome P450 aromatase genes (*cyp19a* and *cyp19b*) in zebrafish fry (*Danio rerio*). *Journal of Experimental Zoology*, 290(5), 475–483. <https://doi.org/10.1002/jez.1090>
- Tricas, T.C. (2020). Acoustic ecology, communication and peripheral signal processing in fishes. *The Senses: A Comprehensive Reference*, 2, 114–137. doi: 10.1016/B978-0-12-809324-5.24220-X.

- Triki, Z. y Bshary, R. (2020). Long-term memory retention in a wild fish species *Labroides dimidiatus* eleven months after an aversive event. *Ethology*, 126(3), 372–376. <https://doi.org/10.1111/eth.12978>
- Trotter A.J., Battaglione S.C. y Pankhurst P.M. (2003). Effects of photoperiod and light intensity on initial swim bladder inflation, growth and post-inflation viability in cultured striped trumpeter (*Latris lineata*) larvae. *Aquaculture*, 224, 141–158. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(03\)00212-6](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(03)00212-6)
- Trujillo, A.P. y Thurman, H.V. (2016). *Essentials of Oceanography*. www.abebooks.com/9780134073545/Essentials-Oceanography-12th-Edition-Trujillo-0134073541/plp
- Trzcinski, M.K., Mohn, R. y Bowen, W.D. (2006). Continued decline of an Atlantic cod population: how important is gray seal predation? *Ecol. Appl.* 16, 2276–2292. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2276:cdoaac\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2276:cdoaac]2.0.co;2)
- Tsakogiannis, A., Manousaki, T., Lagnel, J., Steriotti, A., Pavlidis, M., Papandroulakis, N. y Tsigenopoulos, C.S. (2018). The transcriptomic signature of different sexes in two protogynous hermaphrodites: Insights into the molecular network underlying sex phenotype in fish. *Scientific Reports*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21992-9>
- Tsukamoto K. (2006). Oceanic biology: spawning of eels near a seamount. *Nature*, 439(7079), 929. <https://doi.org/10.1038/439929a>
- Uhlmann, S.S. y Broadhurst, M.K. (2015). Mitigating unaccounted fishing mortality from gillnets and traps. *Fish Fish*, 16, 183–229. <https://doi.org/10.1111/faf.12049>
- Valdivieso, A., Wilson, C.A., Amores, A., da Silva Rodrigues, M., Nóbrega, R.H., Ribas, L., Postlethwait, J.H. y Piferrer, F. (2022). Environmentally-induced sex reversal in fish with chromosomal vs. polygenic sex determination. *Environ Res.* 213, 113549. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.113549>
- Van Den Bos, R., Jolles, J.W. y Homberg, J.R. (2013). Social modulation of decision-making: a cross-species review. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 301. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00301>

- Van der Meeren, T. y Ivannikov, V.P. (2006). Seasonal shift in spawning of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) by photoperiod manipulation: egg quality in relation to temperature and intensive larval rearing. *Aquac. Res.*, 37, 898–913. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2006.01510.x>
- Vargas, I. (2022). *Efecto de la mutación genética del color sobre la reproducción y el comportamiento del pez cebra Danio rerio (Hamilton, 1822)* [Tesis de pregrado, Universidad del Magdalena]. Repositorio Digital Institucional UniMagdalena, Biblioteca Germán Bula Meyer. <https://repositorio.unimagdalena.edu.co/>
- Vargas-Montenegro, I., Cruz-Botto, S. y Villamizar, N. (2022). Efecto de la mutación genética del color sobre la reproducción y el comportamiento del pez cebra *Danio rerio*. *Dahlia*, 15, 71.
- Vasconcelos, R.O., Carriço, R., Ramos, A., Modesto, T., Fonseca, P. J. y Amorim, M.C.P. (2012). Vocal behavior predicts reproductive success in a teleost fish. *Behav. Ecol.* 23, 375–383. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr199>
- Vatine, G., Vallone, D., Gothilf, Y. y Foulkes, N.S. (2011). It's time to swim! Zebrafish and the circadian clock. *FEBS Letters*, 585(10), 1485–1494. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2011.04.007>
- Veldhuizen, L.J.L., Berentsen, P.B.M., De Boer, I.J.M., Van De Vis, J.W. y Bokkers, E.A.M. (2018). Fish welfare in capture fisheries: A review of injuries and mortality. *Fisheries Research*, 204, 41–48. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.02.001>
- Vera, L.M., De Pedro, N., Gómez-Milán, E., Delgado, M.J., Sánchez-Muros, M.J., Madrid, J.A. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2006). Feeding entrainment of locomotor activity rhythms, digestive enzymes and neuroendocrine factors in goldfish. *Physiol. Behav.*, 90, 518–524. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.10.017>
- Vera, L.M., De Pedro, N., Gómez-Milán, E., Delgado, M.J., Sánchez-Muros, M.J., Madrid J.A. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2007). Feeding entrainment of locomotor activity rhythms, digestive enzymes and neuroendocrine factors in goldfish. *Physiology and Behavior*, 90, 518–524. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2006.10.017>
- Vera, L. M., de Alba, G., Santos, S., Szewczyk, T. M., Mackenzie, S. A., Sánchez-Vázquez, F. J. y Rey Planellas, S. (2023). Circadian rhythm of preferred temperature in fish: Behavioural thermoregulation linked to daily photocycles in zebrafish and Nile tilapia. *Journal of Thermal Biology*, 113, 103544. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2023.103544>

- Verberk, W.C., Atkinson, D., Hoefnagel, K.N., Hirst, A.G., Horne, C.R. y Siepel, H. (2021). Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature-size rule with special emphasis on the role of oxygen. *Biological Reviews*, 96(1), 247–268. <https://doi.org/10.1111/brv.12653>
- Villamizar, N., García-Alcazar, A. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2009). Effect of light spectrum and photoperiod on the growth, development and survival of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae. *Aquaculture*, 292, 80–86.
- Villamizar, N., García-Mateos, G. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2011). Behavioral responses of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae and *Artemia* sp. exposed to constant light or darkness vs. light/dark cycles of white, red or blue wavelengths. *Aquaculture*, 317(1–4), 197–202. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2011.03.036>
- Villamizar, N., Ribas, L., Piferrer, F., Vera, L.M. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2012a). Impact of daily thermocycles on hatching rhythms, larval performance and sex differentiation of zebrafish. *PLoS One*, 7(12), 1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052153>
- Villamizar, N., Herlin, M., López, M.D. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2012b). Daily spawning and locomotor activity rhythms of European sea bass broodstock (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 354, 117–120. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.03.028>
- Villamizar, N., Blanco-Vives, B., Olivera, C., Dinis, M.T., Di Rosa, V., Negrini, P., Bertolucci, C. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2013). Circadian rhythms of embryonic development and hatching in fish: A comparative study of zebrafish (diurnal), Senegalese sole (nocturnal), and Somalian cavefish (blind). *Chronobiology International*, 30(7), 889–900. <https://doi.org/10.3109/07420528.2013.784772>
- Villamizar, N., Vera, L.M., Foulkes, N. y Sánchez-Vázquez, F.J. (2014). Effect of lighting conditions on zebrafish growth and development. *Zebrafish*, 11(2), 173–181. <https://doi.org/10.1089/zeb.2013.0926>
- Vinagre, C., Ferreira, T., Matos, L., Costa, M.J. y Cabral, H.N. (2009). Latitudinal gradients in growth and spawning of sea bass, *Dicentrarchus labrax*, and their relationship with temperature and photoperiod. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(3), 375–380.

- Vivas, M., Rubio, V. C., Sánchez-Vázquez, F. J., Mena, C., García García, B. y Madrid, J. A. (2006). Dietary self-selection in sharpsnout seabream (*Diplodus puntazzo*) fed paired macronutrient feeds and challenged with protein dilution. *Aquaculture*, 251(2–4), 430–437. doi:10.1016/j.aquaculture.2005.06.
- Von der Emde, G. y Zeymer, M. (2020). Multisensory object detection in weakly electric fish. *The Senses: A Comprehensive Reference*, 2, 281–297. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809324-5.24211-9>
- Wahlteiz, S.J., Cohen, S., Hardy-Smith, P., Huynh, C. y Kells, N.J. (2024). Evaluation of insensibility in humane slaughter of teleost fish including the use of electroencephalogram with a case study on farmed barramundi (*Lates calcarifer*). *Aquaculture*, 590, 740993. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2024.740993>
- Wallach, A., Melanson, A., Longtin, A. y Maler, L. (2022). Mixed selectivity coding of sensory and motor social signals in the thalamus of a weakly electric fish. *Current Biology*, 32(1), 51–63. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.10.034>
- Walters, C., Christensen, V., Fulton, B., Smith, A.D.M. y Hilborn, R. (2016). Predictions from simple predator-prey theory about impacts of harvesting forage fishes. *Ecological Modelling*, 337, 272–280. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.07.014>
- Wang, X., Zhang, J., Zhao, X., Chen, Z., Ying, Y., Li, Z. y Zhou, M. (2019). Vertical distribution and diel migration of mesopelagic fishes on the northern slope of the South China sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 167, 128–141. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.05.009>
- Wang, H., Zhang, S., Zhao, S., Lu, J., Wang, Y., Li, D. y Zhao, R. (2022a). Fast detection of cannibalism behavior of juvenile fish based on deep learning. *Computers and Electronics in Agriculture*, 198, 107033. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2022.107033>
- Wang, H., Zhang, S., Zhao, S., Wang, Q., Li, D. y Zhao, R. (2022b). Real-time detection and tracking of fish abnormal behavior based on improved YOLOV5 and SiamRPN++. *Computers and Electronics in Agriculture*, 192, 106512. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2021.106512>

- Wang, R., Wang, B. y Chen, A. (2024). Application of machine learning in the study of development, behavior, nerve, and genotoxicity of zebrafish. *Environmental Pollution*, 124473. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2024.124473>
- Warburton, K. (2003). Learning of foraging skills by fish. *Fish and Fisheries*, 4(3), 203–215. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00125.x>
- Ward, A.J.W., Thistle, M., Ghandi, K. y Currie, S. (2013). Copper interacts with nonylphenol to cancel the effect of nonylphenol on fish chemosensory behaviour. *Aquatic Toxicology*, 142-143, 203–209. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2013.08.010>
- Waring, C.P. y Moore, A. (2004). The effect of atrazine on Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in fresh water and after sea water transfer. *Aquat. Toxicol.*, 66(1), 93–104. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2003.09.001>
- Warner, R.R. (1988). Traditionality of mating-site preferences in a coral reef fish. *Nature*, 335, 719–721. <https://doi.org/10.1038/335719a0>
- Warner, R.R. y Swearer, S.E. (1991). Social control of sex change in the bluehead wrasse, *Thalassoma bifasciatum* (Pisces: labridae). *Biol. Bull.*, 181, 199–204. <https://doi.org/10.2307/1542090>
- Watanabe, T. (2000). The nesting site of a piscivorous cichlid *Lepidolamprologus profundicola* as a safety zone for juveniles of a zooplanktivorous cichlid *Cyprichromis leptosoma* in Lake Tanganyika. *Environmental Biology of Fishes*, 57, 171–177. <https://doi.org/10.1023/A:1007593015293>
- Watanabe, L.A., Vallinoto, M., Neto, N.A., Muriel-Cunha, J., Saint-Paul, U., Schneider, H., et al. (2014). The past and present of an estuarine-resident fish, the “four-eyed fish” *Anableps anableps* (Cyprinodontiformes, Anablepidae), revealed by mtDNA sequences. *PLoS ONE* 9(7): e101727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101727>
- Webb, J.F. (2020). Morphology of the mechanosensory lateral line system of fishes. *The Senses: A Comprehensive Reference*, 7, 29–46. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-809324-5.24162-x>

- Weber, D.N. (1993). Exposure to sublethal levels of waterborne lead alters reproductive behaviour patterns in fathead minnows (*Pimephales promelas*). *Neurotoxicol.* 14, 347–358.
- Webber, H.M. y Haines, T.A. (2003). Mercury effects on predator avoidance behaviour of a forage fish, golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*). *Environ. Toxicol. Chem.* 22, 1556–1561. <https://doi.org/10.1002/etc.5620220718>
- Wei, L., Yang, C., Tao, W. y Wang, D. (2016). Genome-Wide identification and transcriptome-based expression profiling of the *sox* gene family in the Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *International Journal of Molecular Sciences*, 17, 270. <https://doi.org/10.1007/s00343-018-7216-4>
- Weiss, L.C., Pötter, L., Steiger, A., Kruppert, S., Frost, U. y Ralph, T. (2018). Rising pCO₂ in freshwater ecosystems has the potential to negatively affect predator-induced defenses in daphnia. *Current Biology*, 28(2), 327–332. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.12.022>
- Weltersbach, M., Lewin, W.-C., Gröger, J. y Strehlow, H.V. (2019). Effect of lure and bait type on catch, size, hooking location, injury and bycatch in the western Baltic Sea recreational cod fishery. *Fisheries Research*, 210, 121–130. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.10.002>
- Werner, E.E. y Hall, D.J. (1974). Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 55, 1042–1052. <https://doi.org/10.2307/1940354>
- Werner, E.E. y Hall, D.J., (1979). Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. *Ecology*, 60(2), 256–264. <https://doi.org/10.2307/1937653>
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J. y Mittelbach, G.G. (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64(6), 1540–1548. <https://doi.org/10.2307/1937508>
- Werner, N.Y. y Lotem, A. (2003). Choosy males in haplochromine cichlid: first experimental evidence for male mate choice in a lekking species. *Animal Behaviour*, 66, 293–298. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2208>

- Whittaker, B.A., Maeda, S. y Boulding, E.G. (2021). Strike a pose: does communication by a facultative cleaner fish, the cunner wrasse (*Tautogolabrus adspersus*), facilitate interaction with Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 236, 105275. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2021.105275>
- Williams, C.R., Dittman, A.H., McElhany, P., Shallin, D. y Maher, M.T. (2018). Elevated CO₂ impairs olfactory-mediated neural and behavioral responses and gene expression in ocean-phase coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Glob Change Biol.*, 25(3), 963–977. <https://doi.org/10.1111/gcb.14532>
- Wilson, L.J., Burrows, M.T., Hastie, G.D. y Wilson, B. (2014). Temporal variation and characterization of grunt sounds produced by Atlantic cod *Gadus morhua* and pollack *Pollachius pollachius* during the spawning season. *J. Fish Biol.*, 84, 1014–1030. <https://doi.org/10.1111/jfb.12342>
- Wong, B.B.M. (2004). Superior fighters make mediocre fathers in the Pacific blue-eye fish. *Animal Behaviour*, 67, 583–590. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0775-8>
- Wong, M.Y.L., Buston, P., Munday, P.L. y Jones, G.P. (2007). The threat of punishment enforces peaceful cooperation and stabilises queues in a coral-reef fish. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 274, 1093–1099. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0284>
- Wong, H.S. y Yong, C.C. (2020). Fisheries regulation: A review of the literature on input controls, the ecosystem, and enforcement in the Straits of Malacca of Malaysia. *Fisheries Research*, 230, 105682. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105682>
- Woodley, M.A., Peñaherrera-Aguirre, M. y Sarraf, M.A. (2023). Do cleaner fish (*Labroides dimidiatus*) have general cognitive ability? A reanalysis of individual differences data and consideration of phylogenetic context. *Evolutionary Psychological Science*, 9, 309–316. <https://doi.org/10.1007/s40806-023-00357-0>
- Wu, G.C., Chiu, P.C., Lyu, Y.S. y Chang, C.F. (2010). The expression of *amh* and *amhr2* is associated with the development of gonadal tissue and sex change in the protandrous black porgy *Acanthopagrus schlegelii*. *Biology of Reproduction*, 83(3), 443–453. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.110.084681>

- Wu, Z., Wang, C., Zhang, W., Sun, G., Ke, W. y Xiong, Z. (2024). Online 3D behavioral tracking of aquatic model organism with a dual-camera system. *Advanced Engineering Informatics*, 61, 102481. <https://doi.org/10.1016/j.aei.2024.102481>
- Xu, H., Shi, C., Ye, Y., Mu, C. y Wang, C. (2022). Photoperiod-independent diurnal feeding improved the growth and feed utilization of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) by inducing food anticipatory activity. *Frontiers in marine Science*, 9, 1029483. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1029483>
- Xu, W., Liu, C., Wang, G., Zhao, Y., Yu, J., Muhammad, A. y Li, D. (2024). Behavioral response of fish under ammonia nitrogen stress based on machine vision. *Engineering applications of artificial intelligence*, 128, 107442. <https://doi.org/10.1016/j.engappai.2023.107442>
- Yamamoto, Y., Zhang, Y., Sarida, M., Hattori, R.S. y Strussmann, C.A. (2014). Coexistence of genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *PLoS One*, 9, e102574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102574>
- Yang, L., Xu, Z., Zeng, H., Sung, N., Wu, B., Wang, C., Bo, J., Li, L., Dong, Y. y He, S. (2020). FishDB: an integrated functional genomics database for fishes. *BMC Genomics* 21, 801. <https://doi.org/10.1186/s12864-020-07159-9>
- Yawei, Z., Yiyuan G., Zhaohang D., Changran L., Hao D., Yonggang G. y Dean H. (2024). Research on the direction perception of cruising copepods by the fish lateral line using pressure difference matrix and residual neural network regression method. *Ocean Engineering*, 292, 116497. <https://doi.org/10.1016/j.oceaneng.2023.116497>
- Yildirim, S. y Vardar, H. (2016). The influence of a longer photoperiod on growth parameters of European sea bass *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) reared in sea cages. *Applied Ichthyology*, 31(1), 100–105. <https://doi.org/10.1111/jai.12611>
- Yoshida, M. y Hirano, R. (2010). Effects of local anesthesia of the cerebellum on classical fear conditioning in goldfish. *Behav Brain Funct* 6(20). <https://doi.org/10.1186/1744-9081-6-20>
- Yoshizaki, G., Okutsu, T., Ichikawa, M., Hayashi, M. y Takeuchi, Y. (2010). Sexual plasticity of rainbow trout germ cells. *Anim. Reprod.*, 7(3), 187–187. <https://doi.org/10.1242/dev.044982>

- Young, R.G. y Hayes, J.W. (2004). Angling pressure and trout catchability: behavioral observations of brown trout in two New Zealand backcountry rivers. *North American Journal of Fisheries Management*, 24, 1203–1213. <https://doi.org/10.1577/M03-177.1>
- Young, J.M., Yeiser, B.G., Whittington, J.A. y Dutka-Gianelli, J. (2020). Maturation of female common snook *Centropomus undecimalis*: implications for managing protandrous fishes. *Journal of Fish Biology*, 97(5), 1317–1331. <https://doi.org/10.1111/jfb.14475>
- Yu, H., Wang, Y., Li, X., Ni, F., Sun, M., Zhang, Q., Yu, H. y Wang, X. (2019). The evolution and possible role of two Sox8 genes during sex differentiation in Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Molecular Reproduction and Development*, 86, 592–607. <https://doi.org/10.1002/mrd.23136>
- Yu, Y., Chen, M. y Shen, Z.G. (2023). Molecular biological, physiological, cytological, and epigenetic mechanisms of environmental sex differentiation in teleosts: A systematic review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 267, 115654. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115654>
- Zeng, Y., Yang, X., Pan, L., Zhu, W., Wang, D., Zhao, Z., Liu, J., Sun, C. y Zhou, C. (2023). Fish school feeding behavior quantification using acoustic signal and improved Swin Transformer. *Computers and Electronics in Agriculture*, 204, 107580. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2022.107580>
- Zhan, Y., Ning, B., Sun, J., Chang, Y., 2023. Living in a hypoxic world: A review of the impacts of hypoxia on aquaculture. *Marine Pollution Bulletin*, 194, 115207. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115207>
- Zhang, L., Li, B., Sun, X., Hong, Q. y Duan, Q. (2023). Intelligent fish feeding based on machine vision: A review. *Biosystems Engineering*, 231, 133–164. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2023.05.010>
- Zhao, M. y Yu, K. (2014). Application of chlorophyll fluorescence technique in the study of coral symbiotic zooxanthellae micro-ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 34(3), 165–169. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2014.03.006>
- Zhao, J., Bao, W., Zhang, F., Zhu, S., Liu, Y., Lu, H., Shen, M. y Ye, Z. (2018). Modified motion influence map and recurrent neural network-based monitoring of the local unusual behaviors for fish school in intensive aquaculture. *Aquaculture*, 493, 165–175. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.04.064>

- Zhao, Y., Norouzi, H., Azarderakhsh, M. y AghaKouchak, A. (2021). Global patterns of hottest, coldest, and extreme diurnal variability on Earth. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 102(9), E1672–81. <https://doi.org/10.1175/BAMS-D-20-0325.1>
- Zhu, J., Xu, H., Song, H., Li, X., Wang, N., Zhao, J., Zheng, X., Kim, K.Y., Zhang, H., Mao, Q. y Xia, H. (2021). CRISPR/Cas9-mediated grna gene knockout leads to neurodevelopmental defects and motor behavior changes in zebrafish. *Journal of neurochemistry*, 157(3), 520–531. <https://doi.org/10.1111/jnc.15307>
- Zhu, Y., Cui, X., Kang, B., Liu, C., Reygondeau, G., Wang, Y., Cheung, W.W. y Chu, J. (2024). Comparative analysis of climate-induced changes in distribution of representative fish species in the Yellow Sea. *Science of The Total Environment*, 912, 168699. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.168699>
- Zinser, E.R., Lindell, D., Johnson, Z.I., Futschik, M.E., Steglich, C., Coleman, M.L., Wright, M.A., Rector, T., Steen, R., McNulty, N. y Thompson, L.R. (2009). Choreography of the transcriptome, photophysiology, and cell cycle of a minimal photoautotroph, *Prochlorococcus*. *PloS one*, 4(4), p.e5135. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005135>
- Zouiten, D., Ben Khemis, I., Slaheddin Masmoudi, A., Huelvan, C. y Cahu, C. (2011). Comparison of growth, digestive system maturation and skeletal development in sea bass larvae reared in an intensive or a mesocosm system. *Aquac. Res.*, 42, 1723–1736. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02773.x>
- Zutshi y Singh, A. (2020). Impact of photoperiod as an environmental cue on growth and reproductive performance in the red eyed orange molly (*Poecilia sphenops*). *Proc. Zool. Soc.*, 73, 25–31. <https://doi.org/10.1007/s12595-019-00294-6>

La autora

Natalia Villamizar Villamizar. Cursó sus estudios de pregrado en Bióloga Marina en la Universidad Jorge Tadeo Lozano y los estudios de Maestría y Doctorado en Biología de Peces, en la Universidad de Murcia (España). Es docente e investigadora de la Universidad del Magdalena. Actualmente se desempeña como decana de la Facultad de Ciencias Básicas de la Universidad del Magdalena. Sus líneas de investigación están relacionadas con la fisiología y el comportamiento de los peces y sus aplicaciones en el sector de la acuicultura.