

Pez sol – *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)

Joan Naspleda, Lluís Zamora y Anna Vila-Gispert
Instituto de Ecología Acuática, Universidad de Girona
Facultad de Ciencias, Campus de Montilivi s/n, 17071 Girona

Versión 23-11-2017

Versiones anteriores: 22-02-2012



(C) L. Zamora

Descripción

El pez sol se distingue fácilmente de otras especies (excepto los ejemplares juveniles, que pueden ser confundidos con *L. macrochirus*) gracias a su coloración particular (ver a continuación).

Su aspecto externo es alto y comprimido lateralmente. Su silueta recuerda una semilla de calabaza y dicha similitud propicia su nombre en inglés *pumpkinseed*. La coloración del pez sol es muy variable entre poblaciones. Generalmente presenta un gradiente dorsoventral de tonos verdes oliváceos o marrones oscuros a amarillos y anaranjados. Tiene el vientre marcadamente amarillo o naranja. Puede mostrar puntos de tonalidades naranjas a los lados del cuerpo, y tonalidades azules, sobretodo en la cabeza y opérculo, pero también en el resto del cuerpo. Otra característica en la coloración son unas bandas verticales de color más oscuro que tienen a lo largo de todo el cuerpo. Estas bandas son más evidentes en individuos de tallas pequeñas, y se van haciendo más débiles durante el desarrollo ontogénico. Uno de los distintivos que sobresalen más de la coloración del pez sol es la presencia de una mancha negra, con el límite posterior naranja o rojo, en el extremo posterior de cada opérculo. Los colores del pez sol se intensifican con la edad y durante el período de reproducción, tanto en machos como en hembras.

Las aletas dorsal y anal son dobles, con una parte espinosa y otra blanda. La aleta dorsal tiene entre 9-12 radios espinosos y entre 10-14 radios blandos; mientras que la aleta anal tiene 3 radios espinosos y entre 8-11 radios blandos. La aleta pectoral presenta un único radio espinoso y el resto son blandos. La aleta caudal es homocerca. A lo largo del plano medio horizontal de su cuerpo, hay la línea lateral completa, con 36-47 escamas (Kottelat y Freyhof, 2007) de tipo ctenoides (rugosas con una banda de espinas en su parte delantera).

Tiene la cabeza proporcionalmente grande, alrededor de un tercio de la longitud total, según datos de poblaciones ibéricas (Naspledá et al., datos no publicados). También destaca su frente amplia. Su pedúnculo caudal es grueso.

La boca del pez sol es de tamaño reducido, súpera, con labios voluminosos. Igual que las otras especies de *Centrarchidae*, sus mandíbulas pueden proyectarse ligeramente hacia adelante, permitiendo ampliar la apertura de la boca, y hacer movimientos de succión. La mandíbula superior nunca supera la pupila del ojo, y su longitud es aproximadamente el diámetro ocular. En la parte interior de la boca, puede presentar dientes sobre el hueso palatino.

Internamente el pez sol tiene un sistema digestivo mecánico muy desarrollado y particular, provisto de grandes dientes faríngeos (un par dorsal y un par ventral). Dentro de su cavidad abdominal se pueden observar entre 7-8 sacos pilóricos alrededor del estómago, diferenciados del resto del tracto digestivo.

Tamaño

Junto a *L. macrochirus*, es la especie, dentro del género *Lepomis*, que excepcionalmente puede alcanzar las tallas mayores hasta los 400 mm (LT) en su rango nativo (Page y Burr, 1991). Se ha observado que los ejemplares de poblaciones europeas (introducidas) presentan una talla máxima menor en comparación con las poblaciones nativas norteamericanas (Copp et al., 2004). Por ejemplo en la península Ibérica el pez sol puede alcanzar tallas máximas alrededor de 200 mm LT, (como en el lago de Banyoles) (Vila-Gispert et. al., 2007).

Dimorfismo sexual

Los individuos adultos no tienen un dimorfismo sexual muy marcado. Los machos pueden presentar una coloración más intensa que las hembras, especialmente durante el período de reproducción. Por otra parte, las hembras pueden tener las bandas verticales del cuerpo más marcadas que los machos (Scott y Crossman, 1973). En su área de distribución nativa los machos alcanzan tallas mayores que las hembras (Scott y Crossman, 1973). En Europa no se han observado diferencias sexuales en el crecimiento (Copp y Fox, 2007). En cuanto a las proporciones morfológicas del cuerpo (por ejemplo posición de las aletas o altura del pedúnculo

caudal), diversos trabajos coinciden en que no hay diferencias sexuales (Robinson et al., 1993; Gillespie y Fox, 2003; Copp y Fox, 2007).

Variación geográfica

En su rango de distribución natural el pez sol presenta variaciones en su morfología (Wainwright et al., 1991; Robinson et al., 2000) que están relacionadas con la ecología local de los ecosistemas que ocupa la especie. La disponibilidad de recurso trófico, la presencia de competidores, depredadores o la disponibilidad de hábitat son factores que pueden influir en la morfología de la especie. Por ello, las variaciones geográficas observadas en el pez sol tienen una componente plástica (no genética) muy importante, como se ha demostrado a través del seguimiento de la descendencia de poblaciones de distinto origen mantenidas bajo condiciones de ambiente común (Robinson y Wilson, 1996; Mittelbach et al., 1999; Januszkiewicz y Robinson, 2007).

Se han encontrado también variaciones geográficas en la biología de la especie, entre poblaciones del este y centro de Ontario (Canadá). Las primeras presentan una maduración sexual más tardía y tallas corporales mayores, diferencias que se han relacionado con las condiciones ambientales de ambas regiones, respectivamente, y no con diferencias genéticas (Fox, 1994; Fox et al., 2007).

En Europa también se han descrito diferencias morfológicas y biológicas entre poblaciones de pez sol. Estas han sido relacionadas con las condiciones ambientales (Copp et al., 2002; Vila-Gispert et al., 2007). En el eje norte-sur, hay una relación positiva significativa entre la latitud y el crecimiento adulto y la edad media de maduración sexual (Cucherousset et al., 2009). Morfológicamente se ha observado que poblaciones introducidas en la península Ibérica que habitan sistemas leníticos con baja disponibilidad de hábitat litoral, tienen una morfología más pelágica (cuerpo más fusiforme) que poblaciones residentes en sistemas leníticos con abundante hábitat litoral (Vila-Gispert et al., 2007; Bhagat et al., 2011a¹, 2011b¹).

Las poblaciones introducidas en la península Ibérica tienen una menor tolerancia térmica a las condiciones invernales que las poblaciones nativas de Canadá (Rooke y Fox, 2014)¹.

Estudios observacionales han presentado resultados dispares. Por un lado, no se encontraron diferencias morfológicas entre poblaciones lénticas y lóxicas de España (Naspledá et al., 2012)¹. Por otro, las poblaciones portuguesas tienen una mayor distancia preorbital que las poblaciones centroeuropeas. Dentro de las poblaciones portuguesas, se han observado diferencias relacionadas con el tipo de hábitat entre poblaciones litorales y pelágicas y entre poblaciones de ríos y lagos (Zahorska et al., 2017)¹.

Sin embargo, en experimentos con juveniles procedentes de medios lénticos y lóxicos con origen en Canadá y en la península Ibérica, a los que se mantuvo durante 80 días en tratamientos con agua estática y con flujo, se observaron diferencias entre las poblaciones ibéricas y americanas en la longitud de la aleta dorsal, posición de las aletas pectorales y longitud del pedúnculo caudal. Las poblaciones introducidas mostraron menores niveles de plasticidad fenotípica que las nativas (Yavno y Fox, 2013, Yavno et al., 2014)¹. Las poblaciones introducidas en la península Ibérica han adquirido una morfología externa adaptativa (Yavno et al., 2013)¹. Independientemente de su procedencia (Canadá o península Ibérica), *L. gibbosus* mantenidos bajo condiciones pelágicas desarrollaron una mayor longitud de la aleta caudal y bases más anchas, branquias más largas y mandíbula más corta y estrecha (Yavno y Fox, 2014)¹.

Un estudio de diez poblaciones nativas americanas y trece poblaciones ibéricas introducidas en ríos, lagos y embalses ha puesto de manifiesto que las poblaciones de medios lóxicos tenían las aletas pectorales y pélvicas en una posición más adelantada y el cuerpo y la aleta caudal más altos que las poblaciones de medios lénticos de la misma región. También se observaron diferencias entre poblaciones según su origen geográfico. Las poblaciones nativas tenían las aletas pectorales y pélvicas en posición más posterior, el pedúnculo caudal más estrecho y el cuerpo más esbelto que las poblaciones introducidas. Además, las poblaciones nativas tenían la aleta caudal más corta y alta y el cuerpo más alto en medios lóxicos, mientras que las poblaciones introducidas tenían el pedúnculo caudal más largo y esbelto en el mismo tipo de hábitat (Vila-Gispert et al., 2017)¹.

Hábitat

En su área de distribución nativa, el pez sol se encuentra típicamente en pequeños lagos y balsas, o en bahías de grandes lagos con presencia de vegetación. En los ríos ocupa las zonas de menor velocidad, aguas claras, con vegetación sumergida o zonas rocosas donde encuentra refugio (Scott y Crossman, 1973).

La elevada capacidad de adaptación observada en el pez sol ha favorecido su colonización en diferentes sistemas acuáticos continentales de Europa. Se puede encontrar ésta especie en ríos (Klaar et al., 2004; Almeida et al., 2009), lagos (Vila-Gispert y Moreno-Amich, 1998), estanques (Copp y Fox, 2007) y embalses (Dembski et al., 2006; Bhagat et al., 2006; Vila-Gispert et al., 2007). En el caso de los ríos, la especie se encuentra principalmente en las partes medias y bajas (Godinho y Ferreira, 1998). La alteración de ríos mediterráneos se apunta como una de las causas responsables del establecimiento de la especie en dichos ríos (Almeida et al., 2009).

En ríos portugueses de la cuencas del Tajo, Guadiana y Sado situados en olivares se ha observado que a mayor densidad de olivos hay mayor enriquecimiento orgánico, degradación de la vegetación ribereña y mayor carga de sedimentos; también se observa dominancia de las especies introducidas de peces como *Lepomis gibbosus* con respecto a las especies autóctonas (Matono et al., 2013)¹. Con posterioridad al vertido de la balsa minera de Aznalcóllar en el río Guadiamar que tuvo lugar en 1998, una década después hubo un incremento de *L. gibbosus* y era una de las especies dominantes (De Miguel et al., 2014)¹.

A escala de microhábitat, en sistemas leníticos la especie prefiere zonas de hábitat complejo con vegetación, frente a zonas de hábitat abiertos y sin vegetación. En sistemas lóticos el pez sol prefiere las zonas con poca corriente y con vegetación acuática frente a zonas de mayor corriente o sin vegetación (observación personal). En los sistemas fluviales Ibéricos, la especie busca para reproducirse zonas de sedimento fino, poca vegetación acuática, velocidad y profundidad moderada (Pérez-Bote et al., 2001).

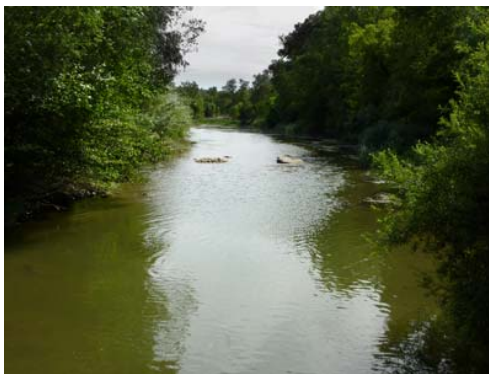


Figura 1. Ejemplo de tipo de tramo de río donde la especie puede alcanzar densidades elevadas. (C) J. Naspleda

En sistemas leníticos se han observado diferencias ontogénicas en el uso del hábitat, tanto en poblaciones nativas como introducidas. En el lago de Banyoles las larvas de pez sol ocupaban el hábitat pelágico hasta sobrepasar los 14 mm LT (Vila-Gispert y Moreno-Amich, 1998) y en el embalse Mirgenbach en Francia hasta los 11,5 mm LT (Dembski et al., 2008); posteriormente, los ya juveniles se desplazan hacia zonas litorales donde utilizan el hábitat de forma generalista, aunque presentando densidades mayores en hábitats más estructurados (Dembski et al., 2008).

Abundancia

En la península Ibérica el pez sol es más ocurrente y abundante en sistemas artificiales (como embalses) que en sistemas naturales (Clavero et al., 2004; Almeida et al., 2009). Pero su

abundancia presenta una gran variabilidad espacial y temporal, como se ha observado en varios trabajos. Por ejemplo, en la cuenca del Llobregat hay tramos fluviales con menos de 100 ind/ha y con más de 5.000 ind./ha muy próximos entre sí (Sostoa, 2003), o en el lago de Banyoles donde Vila-Gispert y Moreno-Amich (1998) describieron densidades de 1,61 y 0,70 larvas/100 m³ durante dos años consecutivos (1993 y 1994), respectivamente. En otros sitios de Europa también se dan patrones marcados de variabilidad. Por ejemplo, Uzunova et al. (2010) encontraron abundancias relativas (CPUE) entre 0,2 y 24,5 ind./(trampa-hora) en el río Lesnovska (cuenca del Danubio); o Fox et al. (2011) encontraron abundancias relativas entre 2,65 y 46,3 ind./(trampa-hora) en estanques de Inglaterra. La variabilidad temporal también se ha descrito en otros países europeos. Por ejemplo en Inglaterra Copp et al. (2004) muestran que en un mismo punto de muestreo de un río, las abundancias relativas de pez sol fueron mayores de 30, 140 y 30 ind./100m de río en los años 2001, 2004 y 2007, respectivamente.

Cabe destacar también, según un análisis reciente de poblaciones introducidas del sur de Europa, que el pez sol es una de la diez especies de peces más con mayor presencia en la península Ibérica, encontrándose también en ambientes no perturbados (Ferreira et al., 2007).

En el bajo Guadiana la abundancia de larvas de *L. gibbosus* representó el 31% de todas las especies de peces en muestreos realizados en 2004 (Ribeiro et al., 2013)¹.

Estatus de conservación

En la península Ibérica, el pez sol es una especie introducida y por tanto, no presenta problemas de conservación y se encuentra ampliamente distribuida por España y Portugal (Ferreira et al., 2007). Recientemente, ha sido incluida en el Anexo 1 del Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras.

En su área de distribución nativa, en general es una especie común y sin problemas de conservación, exceptuando algunas poblaciones en peligro de extinción en Manitoba (límite noroeste), y vulnerables en Illinois (límite sur) (NatureServe, 2010).

Amenazas

El pez sol, junto a otras especies acuáticas introducidas, representa una amenaza para la fauna nativa, tanto en la península Ibérica (Clavero y García-Berthou, 2006), como en Canadá (Dextrase y Mandrak, 2006).

A escala global la especie no sufre amenazas negativas.

Estudios experimentales realizados en el Parque Nacional de las Tablas de Daimiel muestran que la presencia de *Lepomis gibbosus* afecta a la calidad del agua, aumentando los niveles de clorofila y de turbidez y las concentraciones de fósforo y nitrógeno (Angeler et al., 2002). Esto sugiere que la introducción de la especie en humedales puede ser una amenaza para el funcionamiento de los procesos ecológicos que se dan dentro de estos humedales.

Medidas de conservación

Las medidas de conservación, dirigidas a disminuir las poblaciones de especies exóticas, y a mejorar las nativas, son necesarias para mejorar los ecosistemas de la península Ibérica. Estas medidas consisten en reestablecer el caudal natural de los ríos, potenciando de esta forma las avenidas naturales, y disminuyendo los ambientes de aguas lentas artificiales. También es necesario controlar las posibles nuevas entradas de pez sol en cuencas donde la especie no ha penetrado aún. En el mismo sentido, también son necesarios los trabajos de monitoreo de la fauna piscícola, para detectar posibles nuevas introducciones de la especie.

Distribución geográfica

El rango de distribución nativa del pez sol se restringe al noreste de América. Originalmente la especie se encontraba desde New Brunswick (Canadá) hasta el noreste de Georgia (Estados Unidos), al este de las montañas Apalaches; y dentro del área comprendida entre el sur de

Québec, sur de Ohio, norte de Missouri y este de Manitoba, en el oeste de las montañas Apalaches (NatureServe, 2010).

Su área de distribución introducida se encuentra principalmente en Norteamérica y Europa, pero también en Sudamérica, Asia menor y África (de Magalhães y Ratton, 2005; Cucherousset et al., 2009; NatureServe 2010; CABI, 2010).

En Europa, la especie está distribuida por la mayoría de países, incluyendo Francia, Alemania, Noruega, países del sur de Europa, y los países de Europa del este.

En los países del sur de Europa, el pez sol se encuentra dentro de las primeras diez especies más ocurrentes (Ferreira et al., 2007).

En España, la especie está ampliamente distribuida en todas las cuencas de los ríos más importantes: Ebro, Duero, Tajo, Guadiana, Guadalquivir y Segura (de Lope Rebollo y de la Cruz Solís, 1985; de Sostoa et al., 1987; Elvira, 1998; Velasco et al., 1991; Gutiérrez-Estrada et al., 2000; Sostoa, 2003; Oliva-Paterna et al., 2005; Domínguez et al., 2002 o 2008; Almeida et al., 2009). También se encuentra ampliamente introducido en cuencas más pequeñas como son las cuencas del Júcar y Turia en la comunidad de Valencia (Generalitat Valenciana, 2009 o 2010) o el Llobregat, Ter, Fluvià y Muga en Cataluña (Sostoa, 2003) y el río Támega en Galicia (Comesana y Ayres, 2009). En Portugal, la especie se encuentra también en numerosas localidades de las cuencas del Duero, Tajo y Guadiana (Bhagat et al., 2011).

Ecología trófica

Se considera una especie omnívora dada la gran diversidad de presas que abarca, entre las que se encuentran zooplancton, larvas bentónicas de insectos, crustáceos, moluscos, huevos de peces o pequeños peces (García-Berthou y Moreno-Amich, 2000a; Andraso, 2005; Almeida et al., 2009). Destaca su capacidad de depredar sobre moluscos gracias a su mandíbula especializada (Huckins, 1997).

El pez sol presenta cambios ontogénicos en la alimentación (Osenberg et al., 1992a; Zapata y Granado-Lorencio, 1993; García-Berthou y Moreno-Amich, 2000a), ligados también a los cambios en el uso del hábitat (Vila-Gispert y Moreno-Amich, 1998).

Dependiendo de la disponibilidad de hábitat y presas, o sea, del porcentaje de hábitat pelágico vs litoral, y del porcentaje de presas blandas vs duras, el pez sol varía su alimentación. El zooplancton es el elemento principal de la dieta de los primeros estadios de desarrollo juvenil de la especie. Más tarde cambia hacia una dieta más bentónica, basada en la captura por succión de macroinvertebrados (larvas de insectos, moluscos y crustáceos). Los adultos pueden alimentarse también de peces pequeños y funcionar de esta forma como piscívoros facultativos. La ingesta de materiales vegetales y detritus es una parte muy pequeña de su dieta. La ingesta de huevos ha sido demostrada tanto en Norteamérica como Europa (García-Berthou y Moreno-Amich, 2000a; Dextrase y Mandrak, 2006), lo que podría suponer una presión negativa directa a las especies nativas, si se demostrara que entre los huevos ingeridos hay los de especies de peces nativas.

Algunos estudios de alimentación en la península Ibérica demuestran que los peces en esta región son menos moluscívoros que los de Norteamérica, y los ejemplares adultos se alimentan más de otras presas de macroinvertebrados (larvas de insectos y crustáceos) (García-Berthou y Moreno-Amich, 2000a) (Vila-Gispert et al., 2007, Almeida et al., 2009).

Consume las presas más abundantes y frecuentes, que son los invertebrados, sobre todo larvas de dípteros, que selecciona positivamente. La variación en la dieta está relacionada sobre todo con la presencia de peces piscívoros, aunque hay influencia también del hábitat y de la abundancia de ciprínidos (Godinho et al., 1997; Godinho y Ferreira, 1998).

En dos embalses de Portugal se observó que consumía preferentemente zooplancton dado que ocupaba principalmente la zona pelágica; los ejemplares capturados en la zona litoral presentaban también entre sus presas larvas de insectos, ácaros acuáticos y huevos de peces (Brabrand y Saltveit, 1989).

La dieta en dos embalses del bajo Guadiana se compone sobre todo de invertebrados aunque también incluye peces y macrófitos. Los individuos menores de 50 mm consumen sobre todo

copépodos y *Bosmina* sp., mientras que los mayores de 50 mm consumen larvas de dípteros, ninfas de efemerópteros y *Daphnia* sp. (Godinho y Ferreira, 2014)¹.

En el embalse de Proserpina (Badajoz), la dieta en verano de individuos de 3-5 cm se compone sobre todo de larvas de coleópteros y de dípteros, seguido de hemípteros y larvas de efemerópteros. En individuos de 5-10 cm, captura sobre todo larvas de dípteros, hemípteros, larvas de efemerópteros y larvas de coleópteros (Rodríguez Jiménez, 1989).

La comparación de la dieta entre un embalse (Albina, Alava) y unas lagunas (Bustillo, Palencia) mostró que en el embalse consumían con preferencia cladóceros y larvas de quironómidos, mientras que en las lagunas había un consumo preferencial de copépodos y cladóceros (Domínguez et al., 2002).

En la Albufera de Valencia, su dieta está formada en verano por detritus, algas y sedimento y en primavera por cladóceros y dípteros (Blanco et al., 2003).

Se ha examinado la variación de la dieta a lo largo del período de invasión, con muestras de 1985, 2003 y 2013 del bajo Guadiana, observándose que ha pasado de tener una especialización trófica durante la invasión basada en quironómidos a hacerse un especialista trófico durante la integración, con la inclusión de copépodos, hemípteros y efemerópteros. Se ha observado un incremento en la amplitud de la dieta acompañado de una mayor especialización individual, sobre todo en los individuos de mayor talla (Gkenas et al., 2016)¹.

Biología de la reproducción

La reproducción del pez sol tiene lugar entre primavera y verano, cuando la temperatura del agua asciende por encima de los 17°C (Miller, 1963), siendo óptima entre 20 y 22°C (Cooke et al., 2006). La prolongación del período reproductor es un atributo plástico que varía latitudinalmente a escala regional, y entre localidades a escala local. Esto va a favor de la capacidad invasora de la especie (Ribeiro y Collares-Pereira, 2010). En su área de distribución nativa, el período reproductor se sitúa entre finales de mayo y mediados de julio (Garvey et al., 2002), en el sur de la península Ibérica entre abril/mayo y agosto (Ribeiro y Collares-Pereira, 2010), en Inglaterra entre junio y agosto (Fox et al., 2011), y en Sudamérica abarca todo el año (de Magalhães y Ratton, 2005).

El pez sol presenta reproducción múltiple (con pocos eventos reproductivos dentro un mismo año) y cuidado paternal llevada a cabo por machos territoriales (Garvey et al., 2002). Aunque en Canadá la especie está considerada dentro de la categoría de “equilibrio” según la clasificación de Winemiller y Rose (1992), en su área de distribución no nativa presenta una estrategia más oportunista, con períodos reproductivos más prolongados y edad y tallas de maduración sexual avanzadas (Fox et al., 2007).



Figura 2. Nido de pez sol (zona libre de vegetación y sedimentos). (C) J. Naspleda

Cada evento reproductivo consta del siguiente proceso: un macho establece un territorio y construye un nido, limpiando una superficie circular sobre sustrato fino (Figura 2). Seguidamente se da el cortejo entre el macho y una hembra que depositará los huevos en el nido. La puesta tiene lugar en un período entre unas horas y un día, en que la hembra libera los huevos y el macho los fecunda. Pasada esta fase, la hembra abandona el nido y el macho

guarda los huevos y les proporciona protección frente al ataque de predadores. Una vez salen las larvas, el macho sigue protegiéndolas hasta que pasan a la fase libre y se desplazan al hábitat pelágico (Scott y Crossman, 1973; Neff y Clare, 2008). Finalmente el macho abandona el territorio.

Cabe destacar las tácticas de reproducción alternativa que puede tener el pez sol. Hay machos paternos, que construyen nidos y protegen huevos, y machos parásitos, que fecundan huevos de otros nidos. Este comportamiento también se ha observado en poblaciones introducidas (Pappas et al., 2006).

Se han observado diferencias de edad relacionadas con el tipo de hábitat entre los machos parásitos que intentan fertilizar la puesta ante el descuido del macho parental que defiende el nido. En el río Bullaque (Ciudad Real) predominaban los individuos de la edad 1+ mientras que en el embalse de Encinarejo eran más abundantes los individuos de la edad 2+. En el río los machos parentales pertenecían sobre todo a la edad 3+ mientras que en el embalse había una proporción similar de machos 3+, 4+ y 5+ (Almeida et al., 2012)¹.

Se observan nidos en Extremadura entre principios de mayo y finales de julio. En el embalse de Orellana los nidos se localizan a una profundidad mayor (media= 38,67 cm) que en el río Guadiana (media= 20 cm). Los nidos en el río están más próximos a la orilla (media= 72,5 cm) que en el embalse (media= 144,5 cm). Los nidos en el río tienen un diámetro mayor (media= 46,9 cm) que en el embalse (media= 39,5 cm). Los nidos en el río están más alejados de otros nidos (media= 79 cm) que en el embalse (media= 32,5 cm) (Pérez-Bote et al., 2001).

Estructura y dinámica de poblaciones

La dinámica de las poblaciones de pez sol depende básicamente del reclutamiento y la mortalidad de la especie. Estas características, a su vez, están influidas por factores ambientales que varían a escala espacial y temporal. Por ejemplo en Canadá, y concretamente en pozas poco profundas, el invierno extremo es un factor regulador importante en la dinámica de las poblaciones (Fox y Keast, 1990). O en el caso de la península Ibérica, los eventos catastróficos naturales tales como avenidas y sequías, también son factores importantes que influyen en su dinámica poblacional (Bernardo et al., 2003). A escala temporal también pueden encontrarse diferencias de la estructura y dinámica poblacional. Por ejemplo, en una misma localidad de la península Ibérica hay años de mayor estabilidad, cuándo las poblaciones de pez sol aumentan y se estructuran, y años de menor estabilidad, caracterizados por una desestructuración de las poblaciones (Bernardo et al., 2003; Nasplada observación personal).

A parte de factores físicos, también hay factores bióticos que controlan la dinámica y estructura de poblaciones de pez sol. Un ejemplo es la presencia de piscívoros (Bolding et al., 1998) que conduce a una menor presencia de individuos de talla pequeña. La estabilidad ambiental va a favor también de la estabilidad poblacional. En Norteamérica las poblaciones de pez sol están bien estructuradas. Presentan múltiples clases de edad (hasta 9 años generalmente), que están asociadas con competidores y predadores. Los distintos estadios vitales (larvas, juveniles y adultos) representan “especies ecológicas” ya que tienen distintas relaciones tróficas. Este grado de estructuración no se ha visto nunca en Europa. En sistemas acuáticos europeos el pez sol presenta una longevidad menor que en sistemas norteamericanos, y la especie raramente sobrepasa los 7 años de edad, excepto por ejemplo el embalse Divor de Portugal (Copp et al., 2004).

Las tallas correspondientes a cada clase de edad son menores en Europa que en Norteamérica, lo cual indica también la alteración de la dinámica poblacional del pez sol. Copp et al. (2004) describe que un individuo de 5 años en Europa mide de media 96 mm de longitud estándar (LE), mientras que en Norteamérica mide 116 mm LE. Las tallas pequeñas son una excepción a esta comparativa, ya que se presentan al revés, debido a mostrar las poblaciones europeas tasas juveniles más altas que las poblaciones nativas.

La estructura poblacional también varía entre poblaciones introducidas. Ríos con mayor grado de perturbación tienen poblaciones menos estructuradas que ríos mejor conservados. Este hecho se ha observado, por ejemplo, en los ríos Estena (natural) y Bullaque (perturbado) en la cuenca del Guadiana, que albergan poblaciones relativamente bien y poco estructuradas,

respectivamente (Almeida et al., 2009). Y también se ha visto en los ríos Fluvià (natural) y Muga (perturbado) (Nasplada et al. datos no publicados).

La clase de edad que domina dentro de las poblaciones introducidas varía entre localidades. Por ejemplo en los embalses Valmayor y Pedrezuela de Madrid predominaron los ejemplares de clase 2+ (García de Jalón et al., 1993). En tres ríos del noreste de España (Muga, Fluvià y Ter) predominan las clases 1+ y 2+. Concretamente en el río Fluvià predominó la clase 1+ en tramos de baja densidad de pez sol, i la clase 2+ en tramos de mayor densidad de la especie (Nasplada et al. datos no publicados), lo que sugiere que en poblaciones introducidas los procesos de competición intraespecífica pueden afectar la estructura poblacional. Dentro de un contexto continental diferente, en un embalse de Brasil, la mayor frecuencia de pez sol se encontraba en los ejemplares maduros y reproductores (Magalhães y Rotton, 2005).

El rango de tallas también varía entre poblaciones introducidas. En los embalses Valmayor, Pedrezuela y Santillana de Madrid se encontraron tallas entre 30 y 160 mm de longitud ahorquillada (LA) (García de Jalón et al., 1993); en tres embalses portugueses (Divor, Maranhão i Montargil) las longitudes de los ejemplares capturados oscilaron entre 80 y 140 mm LE (Brabrand y Saltveit, 1989); en el río Segura las tallas encontradas fueron entre 48 y 88 mm FL (Andreu-Soler et al., 2006); en la parte baja de la cuenca del río Loire (Francia) las capturas fueron entre 26 y 128 mm de longitud total (LT) (Carpentier et al., 2004); y por último el rango de longitudes en Cattesmore (Inglaterra) fue entre 23 y 99 mm LT (Copp et al., 2002).

Las poblaciones introducidas de pez sol proliferan rápidamente, gracias a que la especie adapta bien sus características vitales a nuevos ambientes. Esto queda reflejado en las altas tasas de crecimiento juvenil (Cucherousset et al., 2009) y la maduración sexual precoz (Fox et al., 2007) que tiene la especie en Europa. Pero este éxito invasor del pez sol no va acompañado de una buena estructura y dinámica poblacional, si la comparamos con las poblaciones longevas y bien estructuradas de Norteamérica.

Cabe destacar que se han descrito sobrepoblaciones de pez sol en la península Ibérica, debido a la falta de depredadores piscívoros y otros factores (García de Jalón et al., 1993). Este proceso también afecta negativamente la estructura poblacional de la especie debido al aumento de la competencia intraespecífica. En un contexto de cambio climático también se puede ver alterada la estructura de edades en las poblaciones de pez sol (Dembski et al., 2006).

Interacciones entre especies

Al ser una especie omnívora, el pez sol ocupa una región intermedia-alta en la cadena trófica. Presenta interacciones directas con especies que explotan su mismo recurso trófico (por ejemplo macroinvertebrados bentónicos), y con especies que son sus depredadores (peces piscívoros). Además, hay otro tipo de interacciones competitivas, con especies con las que comparte hábitat o alimentación. Por ejemplo, en poblaciones nativas presenta interacciones con su congénere *L. macrochirus*, con quién presenta solapamiento de hábitat, especialmente durante el período de reproducción, y los primeros estadios vitales (Osenberg et al., 1992b). En poblaciones introducidas se han descrito posibles interacciones negativas con la trucha común (*Salmo trutta*) (Copp et al., 2010), pero faltan estudios en este campo de investigación. En Europa, las fuertes interacciones intraespecíficas que tiene el pez sol, podrían ser una de las causas del crecimiento somático limitado que se observa en la especie (Copp et al., 2004).

Se ha observado mediante buceo en el río Bullaque (Ciudad Real) que *L. gibbosus* muestra comportamiento agresivo hacia cangrejo rojo (*Procambarus clarkii*), *Luciobarbus* sp., *Squalius alburnoides*, *Squalius pyrenaicus*, *Cobitis paludicola*, *Gambusia holbrooki*, *Micropterus salmoides* y *Pelophylax perezii*. Los individuos pequeños de *L. gibbosus* muestran más comportamiento de amenaza a otras especies y menos persecuciones que los individuos de tamaño medio o grande. Los agresores de tamaño pequeño provenían de cardúmenes grandes, mientras que los individuos grandes eran menos gregarios antes de acometer a otras especies (Almeida et al., 2014)¹.

Depredadores

Sus principales depredadores en su área de distribución natural son los peces piscívoros que se encuentran en la misma comunidad. Éstos son básicamente *Micropterus salmoides*, *Micropterus dolomieu*, *Perca flavescens*, *Sander vitreus*, *Ameiurus nebulosus*, *Esox lucius* y *Esox masquinongy* (Hourston 1952; Keast 1978; Fox 1994; McCairns y Fox, 2004). En poblaciones europeas, sus principales depredadores son *Micropterus salmoides*, *Perca fluviatilis*, *Silurus glanis*, *Esox lucius* y *Stizostedion lucioperca* (Carol *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2011). Los individuos juveniles también pueden ser depredados por individuos adultos de la misma especie, presentando canibalismo (Copp *et al.*, 2002). A pesar de que el pez sol tiene el cuerpo alto (o giboso), los ejemplares juveniles pueden ser depredados por la mayoría de especies piscívoras (Scott y Crossman 1973),

Entre los depredadores ibéricos del pez sol se citan la perca americana (*Micropterus salmoides*) (Brabrand y Saltveit, 1989; Nicola *et al.*, 1996; Godinho y Ferreira, 2014¹), el lucio (*Esox lucius*) (García de Jalón *et al.*, 1993), la culebra viperina (*Natrix maura*) (Gutiérrez-Estrada y Bravo, 1997), la garza real (*Ardea cinerea*) (Peris *et al.*, 1995) y la nutria (*Lutra lutra*) (Blanco-Garrido *et al.*, 2008).

Parásitos y patógenos

Se han identificado un mínimo de 21 géneros de parásitos que pueden afectar a las poblaciones nativas del género *Lepomis*, pertenecientes a los grupos Trematoda, Cestoda, Nematoda y Acanthocephala. Estos parásitos pueden ser específicos de un hábitat concreto (litoral o pelágico) y por esto han sido utilizados por varios autores como indicadores del uso del hábitat (Wilson *et al.*, 1996; McCairns y Fox, 2004).

En poblaciones introducidas es posible que el pez sol haya contribuido también a la introducción de parásitos de peces, ya que se ha descrito al menos la especie *Onchocleidus dispar* en Noruega, y otra especie del mismo género (Sterud y Jorgensen, 2006). Por otro lado, en Alemania la especie es posiblemente un huésped secundario del cestodo *Triaenophorus nodulosus* (Brinker y Hamers, 2000).

Se ha citado el Digenea *Posthodiplostomum cf. minimum centrarchi* en Portugal (Kvach *et al.*, 2017)¹.

Actividad

La actividad de la especie presenta variabilidad estacional y circadiana, y está relacionada con su alimentación y período de reproducción. Durante el ciclo diario, las horas de mayor alimentación son los crepúsculos (salida y puesta del sol). Aunque la actividad de alimentación durante el día es mayor que durante la noche, también es importante la alimentación nocturna, sobretodo de zooplancton (Collins y Hinch, 1993). A lo largo del año, la especie está más activa durante los meses cálidos, y baja su actividad durante el período invernal, cuando la temperatura del agua decrece por debajo de los 15°C (Collins y Hinch, 1993).

Durante la reproducción el macho es muy territorial y limita su actividad alrededor del nido, presentando una baja alimentación. Esto hace que pueda perder el 10 % de su peso original después de la reproducción (Colgan y Gross, 1977).

Dominio vital

El tamaño del dominio vital varía entre 0,23 y 1,12 ha (n= 4) (Fish y Savitz, 1983).

Movimientos

Un estudio reciente realizado en un río de Inglaterra ha demostrado que los movimientos de la especie aumentan durante la primavera y verano, y son más pequeños durante el otoño (Copp *et al.*, 2009). En general, la especie se mueve menos y realiza menos movimientos

ascendentes a lo largo del río que la trucha común. Pero, se ha demostrado, que los movimientos ascendentes de la especie pueden ser importantes, sobre todo en primavera, ya que los ejemplares pueden superar rápidos someros con velocidades del agua > 0,7 m/s (Copp et al., 2009). Durante la primavera, el movimiento de los machos se limita a unos pocos metros del nido, tanto en lagos como en ríos donde la especie es introducida (observación personal).

Se han descrito también migraciones diarias de las larvas de pez sol. Éstas son más abundantes en el fondo durante el día, y en la superficie durante la noche (Copp y Cellot, 1988).

Patrón social y comportamiento

Ver apartados de Biología de la reproducción y de Interacciones entre especies.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 23-11-2017

Bibliografía

- Almeida, D., Almodóvar, A., Nicola, G. G., Elvira, B. (2009). Feeding tactics and body condition of two introduced populations of pumpkinseed *Lepomis gibbosus*: taking advantages of human disturbances? *Ecology of Freshwater Fish*, 18: 15-23.
- Almeida, D., Merino-Aguirre, R., Vilizzi, L., Copp, G. H. (2014). Interspecific Aggressive Behaviour of Invasive Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Iberian Fresh Waters. *Plos One*, 9 (2): e88038.
- Almeida, D., Tobes, I., Miranda, R., Copp, G. H. (2012). Cuckoldry features of introduced pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) in contrasting environmental conditions in southern Europe. *Canadian Journal of Zoology*, 90 (8): 1051-1057.
- Andraso, G. M. (2005). Summer food habits of pumpkinseeds (*Lepomis gibbosus*) and bluegills (*Lepomis macrochirus*) in Presque Isle Bay, Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 31: 397-404.
- Angeler, D. G., Alvarez-Cobelas, M., Sánchez-Carrillo, S., Rodrigo, M. A. (2002). Assessment of exotic fish impacts on water quality and zooplankton in a degraded semi-arid floodplain wetland. *Aquatic Sciences*, 64 (1): 76-86.
- Bhagat, Y., Fox, M. G., Ferreira, M. T. (2006). Morphological differentiation in introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (L.) occupying different habitat zones in Portuguese reservoirs. *Journal of Fish Biology*, 69: 79-94.
- Bhagat, Y., Fox, M. G., Ferreira, M. T. (2011a). Trophic polymorphism in introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) inhabiting Iberian reservoirs. *Environmental Biology of Fishes*, 91 (2): 203-217.
- Bhagat, Y., Fox, M. G., Ferreira, M. T. (2011b). Morphological diversification in introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*): assessing truss-based and geometric morphometric approaches. *Fundamental and Applied Limnology*, 178 (4): 341-351.
- Bhagat, Y., Wilson, C. C., Fox, M. G., Ferreira, M. T. (2011). Genetic relationships among pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) ecomorphs in freshwater reservoirs of Portugal. *Ecology of Freshwater Fish*, 20: 287-298.
- Blanco, S., Romo, S., Villena, M. J., Martínez, S. (2003). Fish communities and food web interactions in some shallow Mediterranean lakes. *Hydrobiologia*, 506-509: 473-480.
- Blanco-Garrido, F., Prenda, J., Narváez, M. (2008). Eurasian otter (*Lutra lutra*) diet and prey selection in Mediterranean streams invaded by centrarchid fishes. *Biological Invasions*, 10 (5): 641-648.
- Brinker, A., Hamers, R. (2000). First description of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (L.) as a possible second intermediate host for *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda,

Pseudophyllidea) in Germany. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 20: 83-86.

CABI (2010). *Lepomis gibbosus* [texto original de M. J. Godard & G. H. Copp]. – En: *Invasive Species Compendium*. CABI, Wallingford, UK. www.cabi.org/isc/

Clavero, M., Blanco-Garrido, F., Prenda, J. (2004). Fish fauna in Iberian Mediterranean river basins: biodiversity, introduced species and damming impacts. *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems*, 14: 575-585.

Clavero, M., Garcia-Berthou, E. (2006). Homogenization dynamics and introduction routes of invasive freshwater fish in the Iberian Peninsula. *Ecological Applications*, 16: 2313-2324.

Colgan, P. W., Gross, M. R. (1977). Dynamics of Aggression in Male Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis gibbosus*) Over Reproductive Phase. *Zeitschrift fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology*, 43: 139-151.

Collar, D. C., Near, T. J., Wainwright, P. C. (2005). Comparative analysis of morphological diversity: Does disparity accumulate at the same rate in two lineages of centrarchid fishes? *Evolution*, 59: 1783-1794.

Collins, N. C., Hinch, S. G. (1993). Diel and Seasonal Variation in Foraging Activities of Pumpkinseeds in an Ontario Pond. *Transactions of the American Fisheries Society*, 122: 357-365.

Comesana, J., Ayres, C. (2009). New data on the distribution of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* and largemouth bass *Micropterus salmoides*, and of non endemic Iberian gudgeon *Gobio lozanoi* in the Galicia region (NW Spain). *Aquatic Invasions*, 4 (2): 425-427.

Cooke, S. J., Philipp, D. P., Wahl, D. H., Weatherhead, P. J. (2006). Energetics of parental care in six syntopic centrarchid fishes. *Oecologia*, 148: 235-249.

Copp, G. H., Cellot, B. (1988). Structure and Function of Ecosystems of the French Upper-Rhone River. 51. Drift of Embryonic and Larval Fishes, Especially *Lepomis gibbosus* (L), in the Upper-Rhone River. *Journal of Freshwater Ecology*, 4: 419-424.

Copp, G. H., Fox, M. G., Kovac, V. (2002). Growth, morphology and life history traits of a cool-water European population of pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Archiv fur Hydrobiologie*, 155: 585-614.

Copp, G. H., Fox, M. G., Przybylski, M., Godinho, F. N., Vila-Gispert, A. (2004). Life-time growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to native North American populations. *Folia Zoologica*, 53: 237-254.

Copp, G. H., Stakenas, S., Cucherousset, J. (2010). Alien versus the natives: interactions between introduced *Lepomis gibbosus* and indigenous *Salmo trutta* in small streams of southern England. *American Fisheries Society Symposium*, 73:347-370.

Copp, G., Fox, M. (2007). Growth and life history traits of introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Europe, and the relevance to its potential invasiveness. Pp. 289-306. En: Gherardi, F. (Ed.). *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*. Springer, Netherlands.

Cucherousset, J., Copp, G. H., Fox, M. G., Sterud, E., van Kleef, H. H., Verreycken, H., Zahorska, E. (2009). Life-history traits and potential invasiveness of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* populations in northwestern Europe. *Biological Invasions*, 11: 2171-2180.

De Lope Rebollo, F., de la Cruz Solís, C. (1985). *Lepomis gibbosus* L. (Perciformes, Centrarchidae) nueva especie en la ictiofauna del Guadiana. *Doñana, Acta Vertebrata*, 12 (1): 165.

De Magalhães, A. L. B., Ratton, T. F. (2005). Reproduction of a South American population of pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus* (Linnaeus) (Osteichthyes, Centrarchidae): a

comparison with the European and North American populations. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 477-483.

De Miguel, R. J., Oliva-Paterna, F. J., Gálvez-Bravo, L., Fernández-Delgado, C. (2014). Fish composition in the Guadiamar River basin after one of the worst mining spills in Europe. *Limnetica*, 33 (2): 375-383.

De Sostoa, A. (dir.) (2003). Desenvolupament d'un Índex d'Integritat Biòtica (IBICAT) basat en l'ús dels peixos com a indicadors de la qualitat ambiental dels rius de Catalunya. Aplicació de la Directiva Marc en política d'aigües de la Unió Europea 2000/60/CE. Informe final del Dept. de la UB per a l'Agència Catalana de l'Aigua.

De Sostoa, A., Lobón-Cerviá, J., Fernández-Colomé, V., de Sostoa, F. J. (1987). La distribución del pez-sol (*Lepomis gibbosus* L.) en la Península Ibérica. *Doñana, Acta Vertebrata*, 14: 121-123.

Dembski, S., Masson, G., Monnier, D., Wagner, P., Phan, J. C. (2006). Consequences of elevated temperatures on life-history traits of an introduced fish, pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Journal of Fish Biology*, 69: 331-346.

Dembski, S., Masson, G., Wagner, P., Pihan, J. C. (2008). Habitat use by YOY in the littoral zone of an artificially heated reservoir. *International Review of Hydrobiology*, 93: 243-255.

Dextrase, A. J., Mandrak, N. E. (2006). Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biological Invasions*, 8: 13-24.

Doadrio, I. (Ed.) (2002). *Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España*. Segunda edición. Dirección General de Conservación de la Naturaleza – Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. 374 pp.

Domínguez, J., Pena, J. C., De Soto, J., Luis, E. (2002). Alimentación de dos poblaciones de perca sol (*Lepomis gibbosus*), introducidas en el Norte de España. Resultados preliminares. *Limnetica*, 21 (1-2): 135-144.

Elvira, B., Almodóvar, A., Nicola, G. G. (1998). Fish communities of the middle-upper Tagus River (central Spain): a story of river regulation and exotic introductions. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 45: 165-171.

Ferreira, T., Oliveira, J., Caiola, N., de Sostoa, A., Casals, F., Cortes, R., Economou, A., Zogaris, S., García-Jalón, D., Ilheu, M., Martínez-Capel, F., Pont, D., Rogers, C., Prenda, J. (2007). Ecological traits of fish assemblages from Mediterranean Europe and their responses to human disturbance. *Fisheries Management and Ecology*, 14: 473-481.

Fox, M. G. (1994). Growth, Density, and Interspecific Influences on Pumpkinseed Sunfish Life-Histories. *Ecology*, 75: 1157-1171.

Fox, M. G., Vila-Gispert, A., Copp, G. H. (2007). Life-history traits of introduced Iberian pumpkinseed *Lepomis gibbosus* relative to native populations. Can differences explain colonization success? *Journal of Fish Biology*, 71: 56-69.

Fox, M. G., Villeneuve, F., Copp, G. H. (2011). Seasonal reproductive allocation, local-scale variation and environmental influences on life history traits of introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in southern England. *Fundamental and Applied Limnology*, 178: 231-243.

García-Berthou, E., Moreno-Amich, R. (2000a). Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology*, 57: 29-40.

García-Berthou, E., Moreno-Amich, R. (2000b). Introduction of exotic fish into a Mediterranean lake over a 90-year period. *Archiv fur Hydrobiologie*, 149: 271-284.

Garvey, J. E., Herra, T. P., Leggett, W. C. (2002). Protracted reproduction in sunfish: The temporal dimension in fish recruitment revisited. *Ecological Applications*, 12: 194-205.

Generalitat Valenciana (2010). *Biodiversidad. Banco de Datos de Biodiversidad*. <http://www.cma.gva.es>

Gillespie, G. J., Fox, M. G. (2003). Morphological and life-history differentiation between littoral and pelagic forms of pumpkinseed. *Journal of Fish Biology*, 62: 1099-1115.

Gkenas, C., Magalhaes, M. F., Cucherousset, J., Domingos, I., Ribeiro, F. (2016). Long term patterns in the late summer trophic niche of the invasive pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus*. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 417: 19.

Godinho, F. N., Ferreira, M. T. (1994). Diet composition of largemouth black bass, *Micropterus salmoides* (Lacepede), in southern Portuguese reservoirs: its relation to habitat characteristics. *Fisheries Management and Ecology*, 1 (2): 129-137.

Godinho, F. N., Ferreira, M. T. (1998). Spatial variation in diet composition of pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*, from a Portuguese stream. *Folia Zoologica*, 47: 205-213.

Godinho, F. N., Ferreira, M. T. (2014). Feeding ecology of non-native Centrarchids (Actinopterygii: Perciformes: Centrarchidae) in two Iberian reservoirs with contrasting food resources. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 44 (1): 23-35.

Godinho, F. N., Ferreira, M. T., Cortes, R. V. (1997). The environmental basis of diet variation in pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*, along an Iberian river basin. *Environmental Biology of Fishes*, 50 (1): 105-115.

Gutiérrez-Estrada, J. C., Bravo, R. (1997). Observación de una culebra viperina, *Natrix maura*, alimentándose de una perca sol, *Lepomis gibbosus*. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 8: 37.

Gutiérrez-Estrada, J. C., Pulido-Calvo, I., Prenda, J. (2000). Gonadosomatic index estimates of an introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) population in a Mediterranean stream, using computational neural networks. *Aquatic Sciences*, 62: 350-363.

Huckins, C. J. F. (1997). Functional linkages among morphology, feeding performance, diet, and competitive ability in molluscivorous sunfish. *Ecology*, 78: 2401-2414.

Januszkiewicz, A. J., Robinson, B. W. (2007). Divergent walleye (*Sander vitreus*)-mediated inducible defenses in the centrarchid pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 90: 25-36.

Kassler T. W., Koppelman, J. B., Near, T. J., Dillman, C. B., Levengood, J. A., Swofford, D. L., VanOrman, J. L., Claussen, J. E., Philipp, D. P. (2002). Molecular and morphological analyses of the black basses (*Micropterus*): Implications for taxonomy and conservation. *American Fisheries Society Symposium*, 31: 291-322.

Klaar, M., Copp, G. H., Horsfield, R. (2004). Autumnal habitat use of non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* and associations with native fish species in small English streams. *Folia Zoologica*, 53: 189-202.

Kottelat, M., Freyhof, J. (2007). *Handbook of European Freshwater Fishes*. Publications Kottelat, Cornol.

Kvach, Y., Jurajda, P., Bryjova, A., Trichkova, T., Ribeiro, F., Prikrylova, I., Ondrackova, M. (2017). European distribution for metacercariae of the North American digenean *Posthodiplostomum* cf. *minimum centrarchi* (Strigeiformes: Diplostomidae). *Parasitology International*, 66 (5): 635-642.

Matono, P., Sousa, D., Ilheu, M. (2013). Effects of Land Use Intensification on Fish Assemblages in Mediterranean Climate Streams. *Environmental Management*, 52 (5): 1213-1229.

- McCairns, R. J. S., Fox, M. G. (2004). Habitat and home range fidelity in a trophically dimorphic pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) population. *Oecologia*, 140: 271-279.
- Miller, H. C. (1963). The behavior of the pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus* (Linnaeus), with notes on the behavior of other species of *Lepomis* and the pygmy sunfish, *Elassoma evergladei*. *Behaviour*, 22: 88-51.
- Mittelbach, G. C., Osenberg, C. W., Wainwright, P. C. (1999). Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: Phenotypic plasticity or evolution? *Evolutionary Ecology Research*, 1: 111-128.
- Nasplada, J., Vila-Gispert, A., Fox, M. G., Zamora, L., Ruiz-Navarro, A. (2012). Morphological variation between non-native lake- and stream-dwelling pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in the Iberian Peninsula. *Journal of Fish Biology*, 81 (6): 1915-1935.
- NatureServe (2010). *NatureServe Explorer*. Version 7.1. NatureServe, Arlington, Virginia. <http://www.natureserve.org/explorer>
- Near, T. J., Bolnick, D. I., Wainwright, P. C. (2004). Investigating phylogenetic relationships of sunfishes and black basses (Actinopterygii: Centrarchidae) using DNA sequences from mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32: 344-357.
- Near, T. J., Bolnick, D. I., Wainwright, P. C. (2005). Fossil calibrations and molecular divergence time estimates in centrarchid fishes (Teleostei: Centrarchidae). *Evolution*, 59: 1768-1782.
- Near, T. J., Koppelman, J. B. (2009). Species Diversity, Phylogeny and Phylogeography of Centrarchidae. Pp. 1-38. En: Cooke, S. J., Philipp, D. P. (Eds.). *Centrarchid fishes: Diversity, biology, and conservation*. Blackwell Science.
- Neff, B. D., Clare, E. L. (2008). Temporal variation in cuckoldry and paternity in two sunfish species (*Lepomis* spp.) with alternative reproductive tactics. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne de Zoologie*, 86: 92-98.
- Nicola, G. G., Almodóvar, A., Elvira, B. (1996). The diet of introduced largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in the Natural Park of the Ruidera Lakes, central Spain. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 43 (2): 179-184.
- Oliva-Paterna, F. J., Andreu, A., Verdiell, D., Torralva, M. (2005). First occurrence of *Lepomis gibbosus* (L. 1758) in the Segura river basin (SE Spain). *Limnetica*, 24: 199-202.
- Osenberg, C. W., Mittelbach, G. G., Wainwright, P. C. (1992b). Two-stage life histories in fish: the interaction between juvenile competition and adult performance. *Ecology*, 73: 255-267.
- Osenberg, C. W., Mittelbach, G. G., Wainwright, P. C. (1992a). 2-Stage Life Histories in Fish - the Interaction Between Juvenile Competition and Adult Performance. *Ecology*, 73: 255-267.
- Page, L. M., Burr, B. M. (1991). *A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico*. Houghton Mifflin Company, Boston. 432 pp.
- Pappas, J., Brenner, M., Greven, H. (2006). Field observations of the reproduction of the pumpkinseed *Lepomis gibbosus* using a conventional camcorder. Pp. 255-260. En: Greven, H., Riehl, R. (Eds.). *Biologie der Aquarienfische*. Tetra Verlag, Berlin.
- Pérez-Bote, J. L., Soringuer, M. C., Rodríguez-Jiménez, A. J. (2001). Características de los nidos y áreas de nidificación en el pez sol *Lepomis gibbosus* (L. 1758) (Osteychthyes, Centrarchidae) en la cuenca media del Guadiana: río versus embalse. *Zoología baética*, 12: 3-13.
- Peris, S. J., Briz, F. J., Campos, F. (1995). Shifts in the diet of the grey heron (*Ardea cinerea*) in the Duero basin, central-west Spain, following the introduction of exotic fish species. *Folia Zoologica*, 44 (2): 97-102.

- Ribeiro, F., Collares-Pereira, M. J. (2010). Life-history variability of non-native centrarchids in regulated river systems of the lower River Guadiana drainage (south-west Iberian Peninsula). *Journal of Fish Biology*, 76: 522-537.
- Ribeiro, F., Magalhaes, M. F., Collares-Pereira, M. J. (2013). Spatial and temporal variation in assemblage structure of fish larvae in mediterranean-type streams: contrasts between native and non-native species. *Environmental Biology of Fishes*, 96 (4): 467-480.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S. (1996). Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology*, 10: 631-652.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S., Margosian, A. S. (2000). A pluralistic analysis of character release in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Ecology*, 81: 2799-2812.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S., Margosian, A. S., Lotito, P. T. (1993). Ecological and Morphological Differentiation of Pumpkinseed Sunfish in Lakes Without Bluegill Sunfish. *Evolutionary Ecology*, 7: 451-464.
- Rodríguez Jiménez A. J. (1989). Hábitos alimenticios de *Micropterus salmoides* (Pisces: Centrarchidae), *Lepomis gibbosus* (Pisces: Centrarchidae) y *Gambusia affinis* (Pisces: Poeciliidae) en las orillas del embalse de Proserpina (Extremadura, España). *Limnetica*, 5: 13-20.
- Rooke, A. C., Fox, M. G. (2014). Living a century in warm thermal conditions: introduced populations of Pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) inhabiting the Iberian Peninsula (Spain) show reduced adaptation to North American winter conditions. *Aquatic Sciences*, 76 (4): 497-509.
- Scott, W. B., Crossman, E. J. (1973). Freshwater Fishes of Canada. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 184.
- Sterud, E., Jorgensen, A. (2006). Pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) (Centrarchidae) and associated parasites introduced to Norway. *Aquatic Invasions*, 1: 278-280.
- Uzunova, E., Georgieva, M., Nikolova, M., Studenkov, S., Traykov, I. (2010). Pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) Distribution and Abundance in Litoral Zones of Sand - Pit Lakes. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 16: 275-283.
- Velasco, J. C., Peris, S. J., González-Sánchez, N., Pollo, C. J. (1991). Presencia de *Cobitis maroccana* Pellegrin, 1929 (Osteichthyes, Cobitidae) en la cuenca del Duero. *Miscel.lània Zoológica*, 15: 237-239.
- Vila-Gispert, A., Fox, M. G., Zamora, L., Moreno-Amich, R. (2007). Morphological variation in pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced into Iberian lakes and reservoirs; adaptations to habitat type and diet? *Journal of Fish Biology*, 71: 163-181.
- Vila-Gispert, A., Moreno-Amich, R. (1998). Seasonal abundance and depth distribution of *Blennius fluviatilis* and introduced *Lepomis gibbosus*, in Lake Banyoles (Catalonia, Spain). *Hydrobiologia*, 386: 95-101.
- Vila-Gispert, A., Yavno, S., Naspleda, J., Zamora, L., Moreno-Amich, R., Fox, M. G. (2017). Patterns of morphological variation among native and non-native pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) populations: shared and unique aspects of diversification. *Environmental Biology of Fishes*, 100 (8): 969-980.
- Wainwright, P. C., Osenberg, C. W., Mittelbach, G. G. (1991). Trophic Polymorphism in the Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis gibbosus* Linnaeus) - Effects of Environment on Ontogeny. *Functional Ecology*, 5: 40-55.
- Wilson, D. S., Muzzall, P. M., Ehlinger, T. J. (1996). Parasites, morphology, and habitat use in a bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) population. *Copeia*, 1996 (2):348-354.

Yavno, S., Fox, M. G. (2013). Morphological change and phenotypic plasticity in native and non-native pumpkinseed sunfish in response to sustained water velocities. *Journal of Evolutionary Biology*, 26 (11): 2383-2395.

Yavno, S., Fox, M. G. (2014). Morphological plasticity of native and non-native pumpkinseed sunfish in response to habitat type. *Evolutionary Ecology Research*, 16 (5): 373-395.

Yavno, S., Fox, M. G., Vila-Gispert, A., Bhagat, Y. (2013). Morphological differences between native and non-native pumpkinseed in traits associated with locomotion. *Environmental Biology of Fishes*, 96 (4): 507-518.

Yavno, S., Rooke, A. C., Fox, M. G. (2014). Morphological change and phenotypic plasticity in native and non-native pumpkinseed sunfish in response to competition. *Naturwissenschaften*, 101 (6): 479-492.

Zahorska, E., Balazova, M., Bhagat, Y., Copp, G. H. (2017). Does latitude drive the phenotypic plasticity of morphological traits in non-native pumpkinseed populations from Europe? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 418: 29.