

## **Fúndulo - *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766)**

**Juan Diego Alcaraz-Hernández**

GRECO, Instituto de Ecología Acuática, Universitat de Girona

**Carlos Fernández-Delgado**

Grupo de Investigación "Aphanius", Departamento de Zoología,  
Universidad de Córdoba

Versión 15-06-2020



De NOAA - NOAA, Dominio público, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=1549976>

## Sinónimos

*Cobitis heteroclitus* Linnaeus, 1766; *Cobitis macrolepidota* Walbaum, 1792; *Valencia lozanoi* Gómez Caruana, Peiró Gómez y Sánchez Artal, 1984.

Todas las asignaciones a *Valencia hispanica* del suroeste atlántico español deben ser consideradas como pertenecientes a esta especie (Fernández-Delgado et al., 1986).

## Descripción

Pez de cuerpo robusto, algo más convexo en la zona dorsal que en la ventral; pedúnculo caudal largo y estrecho. Cabeza aplanada, con morro chato donde se ubica la boca súpera con dientes unicúspides dispuestos irregularmente en varias hileras; maxilar inferior ligeramente más desarrollado que el superior; 4 poros sensoriales en cada mandíbula. Cabeza y cuerpo cubiertos con escamas cicloideas pentagonales y relativamente grandes; de 32 a 37 escamas en la línea lateral. Una sola aleta dorsal con 10-14 radios blandos situada en la mitad posterior del cuerpo, y ligeramente adelantada respecto de la anal que posee 11 radios blandos. Las aletas pélvicas están algo retrasadas y muy cerca de la anal. Las aletas pectorales presentan entre 10-21 radios. Aleta caudal redondeada sin furca.

## Dimorfismo sexual

Presenta claro dimorfismo sexual. Fuera de la temporada de reproducción, los machos muestran un fondo negro sobre el que se detecta multitud de ocelos azul turquesa y el vientre presenta un tono amarillento. El mismo patrón de coloración se extiende por las aletas dorsal, anal y caudal cuyos bordes rematan con una banda amarillenta. En el momento del desove, la pigmentación del macho generalmente se intensifica, la parte posterior y los lados superiores se oscurecen casi hasta el negro, mientras que el amarillo del vientre se vuelve más brillante y el cuerpo generalmente adquiere reflejos de azul turquesa. Las hembras reproductoras (mucho más pálidas que los machos) son de color verde oliva con el vientre amarillento, en los laterales aparecen bandas oscuras y verticales plateadas. Los inmaduros presentan pequeñas bandas verticales oscuras y alargadas en las zonas laterales, que se pierden conforme alcanzan la madurez sexual.

## Tamaño

La longitud total máxima alcanzable oscila entre los 90 mm y los 150 mm (Wright, 1972; Fritz y Garside, 1975; Kneib y Stiven, 1978; Penczak, 1985; Huber, 1996), adquiriendo las hembras tallas superiores a las de los machos. En España, Fernández-Delgado (1989) cita tallas totales máximas de 132 mm en las marismas del Guadalquivir y Gisbert y López (2007) de 104 mm en el delta del Ebro.

En la mayoría de las poblaciones estudiadas aparecen cuatro grupos de edades (0+, 1+, 2+ y 3+) (Wright, 1972; Fritz y Garside, 1975; Valiela et al., 1977; Kneib y Stiven, 1978; Meredith y Lotrich, 1979; Penczak, 1985; Fernández-Delgado, 1989; Gisbert y López, 2007), siendo muy abundantes las dos primeras y decreciendo notablemente en las dos últimas, así Fernández-Delgado (1989) encuentra en las marismas del Guadalquivir los siguientes porcentajes: 67.4 % (0+), 29.1 % (1+), 2.5 % (2+) y 1.1 % (3+), mientras que Gisbert y López (2007) en el delta del Ebro encuentran: 94.9 % (0+), 4.1 % (1+), 0.5 % (2+) y 0.5 % (3+).

## Variación geográfica

El área original de la especie es la costa este de Norteamérica desde el suroeste de Newfoundland (Leim y Scott, 1966) al noreste de Florida (Relyea, 1983). A lo largo de este rango se han descrito dos subespecies: *F. h. heteroclitus* que se distribuiría desde New Jersey al sur de Florida y *F. h. macrolepidotus* que se distribuiría desde el norte de Connecticut hasta Newfoundland (Morin y Able, 1983; Able y Felley, 1986; Brown y Chapman, 1991). En la zona intermedia se han encontrado híbridos entre ambas subespecies (Fangue et al., 2006). El análisis de la secuencia del citocromo b ha demostrado que las poblaciones del sur y noroeste de la península ibérica derivan de las del norte de América (Bernardi et al., 1995; Morim et al., 2019) y, por lo tanto, de *F. h. heteroclitus*.

## Hábitat

Especie eurihalina de gran tolerancia a los cambios de salinidad (de 0 a 120.3 ppm; Griffith, 1974), y temperatura (-1.5 °C a 36.3 °C; Umminger, 1972; Garside y Chin-Yuen-Kee, 1972). En su región de origen habita las áreas intermareales de marismas y estuarios y en ocasiones aparece en aguas dulces próximas a masas salobre (Robins y Ray 1986). Son capaces de respirar aire fuera del agua (Martin y Bridges, 1999). En la península ibérica, el fúndulo se encuentra en marismas y sistemas lagunares intermareales, incluidas las explotaciones salinas y los canales de desagüe de los arrozales (Gutiérrez-Estrada et al., 1998; Gisbert y López, 2007; Pou i Rovira, 2008).

## Abundancia

El fúndulo es una de las especies más abundantes de las zonas intermareales de la costa atlántica de Estados Unidos (Teo y Able, 2003). Allí, la densidad de individuos en los meses de verano oscila entre 0.35 y 6.04 individuos por m<sup>2</sup> (Abraham, 1985). Densidades muy elevadas se han detectado igualmente en zonas intermareales del suroeste atlántico español (Gutiérrez-Estrada et al., 1998). En las marismas de Doñana, Moreno-Valcárcel et al. (2013) obtuvieron, para un conjunto de tres redes de diferente malla que cubrían aproximadamente 100 m<sup>2</sup> durante 24 horas, unas abundancias (CPUE) y biomásas (BPUE) estandarizadas de 24.412 y 41.665, respectivamente.

## Estatus de conservación

Globalmente la especie está catalogada como de “Preocupación Menor” con una tendencia estable en sus poblaciones (NatureServe, 2013). Por el contrario, está incluida en el Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras (RD 630/2013).

## Factores de amenazas

La competencia por el espacio y el alimento, la depredación y la propagación de enfermedades hacen que el fúndulo represente una seria amenaza para las poblaciones endémicas ibéricas de ciprinodontiformes *Aphanius iberus* (Valenciennes, 1846), *Aphanius baeticus* Doadrio, Carmona y Fernández-Delgado, 2006 y *Valencia hispanica* (Valenciennes, 1846), ya que ocupan un nicho ecológico similar.

El fúndulo se utiliza como especie ornamental, como cebo en la pesca deportiva y como agente de control biológico de larvas de mosquitos (FAO, 2016). Al mismo tiempo, es capaz de tolerar condiciones ambientales extremas, así como elevados niveles de contaminación en el medio. Es, así mismo, fácil de reproducir en cautividad (Hardy Jr, 1978; Bulger, 1984). Finalmente es muy utilizado en la experimentación científica (Atz, 1986), hasta el punto que ha sido la primera especie piscícola utilizada en un experimento espacial (Hoffman et al., 1977). Todas estas características favorecen su presencia en áreas fuera de su distribución natural.

Sin embargo, el U.S. Fish and Wildlife Service (2017) considera a la especie como de “invasión incierta” en sus análisis de riesgos al no estar bien documentada la invasibilidad de la especie. En España, se han desarrollado dos análisis sobre su capacidad invasora, Clavero (2011) asigna valores intermedios mientras que Almeida et al. (2013) asignan una capacidad “moderadamente alta” de invasión. En Turquía, donde la especie todavía no está presente, se le asigna un riesgo “moderado” de invasión (Tarkan et al., 2017).

## Medidas de conservación

Especie incluida en el Catálogo Español de Especies Exóticas Invasoras (RD 630/2013). Por lo tanto, no se contempla ninguna medida de conservación, sino todo lo contrario. Tal como prevé el Real Decreto (RD 630/2013), queda prohibida la posesión, transporte, tráfico y comercio de ejemplares vivos, así como la introducción de especies invasoras en el medio natural del ámbito del territorio nacional. Además, los ejemplares de las especies que sean extraídos de la naturaleza por cualquier procedimiento no podrán ser devueltos al medio natural y en ningún caso, se podrán contemplar actuaciones o comportamientos destinados al fomento de las especies incluidas en el catálogo.

## Medidas de gestión y erradicación

En la península ibérica, se ha extendido lentamente desde su introducción en la década de los 70 del siglo pasado hasta ocupar todo el suratlántico ibérico. No se ha detectado la especie más allá del estrecho de Gibraltar, por lo tanto, la aparición de la especie en zonas como el delta del Ebro, debe ser considerada como una introducción puntual utilizando otros vectores de dispersión más allá de los naturales (Morim et al., 2019).

En zonas donde la especie se ha establecido presenta efectivos muy numerosos. Sus características biológicas hacen de él un pez difícil de erradicar. Por ello, las experiencias de control mediante métodos pasivos (i.e. redes) han fracasado (Pou i Rovira, 2008).

## Distribución geográfica

El fúndulo es una especie que vive de manera natural en las marismas de la costa este de Norteamérica (Hardy Jr, 1978). Desde su área original se han producido diversas introducciones en otras zonas, por ejemplo, en New Hampshire (Scarola et al., 1987) y en Pensilvania occidental (Trautman, 1981). En recientes publicaciones sobre especies invasoras, el fúndulo no ha sido incluido (Englund, 2000, 2002; Joshi, 2006) ya que no se considera establecido.

En la península ibérica la especie fue detectada por primera vez en la desembocadura del Guadalquivir donde se piensa que se pudo introducir a principios de la década de los 70 del siglo XX (Fernández-Delgado, 1989), ya en los 90 se la podía encontrar desde la desembocadura del Guadiana hasta las marismas de Barbate (Gutiérrez-Estrada et al., 1998). En 2005 la especie se detecta en el delta del Ebro (Gisbert y López, 2007). En 2017 se capturó en el nordeste de Marruecos (Taybi et al. 2020).

Los vectores de introducción de la especie en la península ibérica no están claros (Gutiérrez-Estrada et al., 1998). En el sur, la introducción podría deberse al vaciado del agua de lastre de los barcos en los puertos de Sevilla o Huelva (García-Revilla y Fernández-Delgado, 2009). En la desembocadura del Ebro, su presencia podría deberse al envío y suelta de peces de acuario provenientes del sur contaminado con esta especie (Gisbert y López, 2007). La especie fue utilizada, desde 2001 hasta 2004, para estudiar la estructura molecular de las proteínas en el Centro de Investigación de Acuicultura del Instituto de Investigación y Tecnología Agroalimentaria (IRTA), desde cuyas instalaciones pudo escapar al medio natural. Un reciente estudio comparó el citocromo b de las poblaciones ibéricas y con las poblaciones nativas de América del Norte (Morim et al., 2019). Los resultados revelaron un solo haplotipo procedente de la región norte del rango nativo de la especie, concretamente de la franja de costa entre Nueva York y Nueva Escocia. Además, la falta de estructura genética dentro de las poblaciones ibéricas indicó una invasión reciente con una fuerte reducción de la variabilidad genética (o efecto fundador). Por otro lado, Morim et al. (2019) sugirieron que el vector de introducción más probable en las poblaciones del sur de la península esté asociado con el comercio de peces de acuarios y que en el delta del Ebro la especie se estableciera por acciones humanas ya que no existen hábitats adecuados que unan Cádiz y el delta del Ebro. Aunque la especie tiene una alta tolerancia a la salinidad y la temperatura, los modelos ecológicos de nicho indicaron que las restricciones del hábitat bentónico evitan la colonización a lo largo de la costa, lo que sugiere que la introducción de la especie en el delta del Ebro vendría motivada por la acción humana.

## Ecología trófica

El fúndulo es oportunista y se alimenta principalmente en la columna de agua durante las pleamares (Abraham, 1985). Su alimentación está compuesta de pequeños crustáceos, poliquetos, copépodos, diatomeas, insectos, ostrácodos y quironómidos (James-Pirri et al., 2001). Se sabe que esta especie puede comer alevines de otros peces e incluso huevos de su misma e

especie (Able et al., 2007). Los ejemplares de más de 30 mm de longitud también pueden ingerir pequeñas plantas (Kneib y Stiven, 1978). Se ha comprobado que el fitoplancton y el detritus de las marismas contribuyen a una mayor producción de estos peces; sin embargo, los detritus de plantas terrestres no se consideran un componente importante de su dieta (McMahon et al., 2005). Los experimentos de Kneib y Parker (1991) sobre el alimento de las larvas sugieren que la concentración de presas es decisiva para su supervivencia y crecimiento.

Existe un estudio en el Parque Nacional de Doñana que aporta datos sobre la dieta del fúndulo (Walton et al., 2015). La especie consumió una amplia gama de alimentos con proporciones relativas según el nivel de agua o caudal de las lagunas, como indicó la composición isotópica de carbono y nitrógeno en los estómagos (Tablas 1 y 2).

**Tabla 1.** Mediana e intervalos bayesianos (95%) del porcentaje de composición de especies en la alimentación del fúndulo en lagunas de Doñana con bajo y alto nivel de agua, como lo sugiere el análisis de composición isotópica (Walton et al., 2015).

Presa	Caudal bajo			Caudal alto		
	Bajo 95%	Alto 95%	Mediana	Bajo 95%	Alto 95%	Mediana
<i>Palaemon macrodactylus</i>	-	-	-	0.6	40.4	11.1
<i>Palaemon varians</i>	0.3	33.9	8.4	0.4	35.2	9.7
Misidáceos	0.7	40.1	10.9	0.4	36.6	9.1
Quironómidos	0.3	37.7	9.2	0.4	33.0	8.1
Copépodos	0.4	34.1	8.4	0.3	30.4	8.1
Cladóceros	0.5	39.2	11.3	0.4	31.8	7.8
Anfípodos	0.3	33.6	7.7	0.3	31.0	6.9
<i>Trichocorixa verticalis</i>	0.3	36.1	8.7	0.3	27.7	5.9
Isópodos	0.3	31.4	6.8	0.2	26.7	5.8
Ostrácodos	0.2	30.0	6.2	0.2	25.8	5.5

**Tabla 2.** Mediana e intervalos bayesianos (95%) del porcentaje de composición de cada uno de los productores primarios en la cadena trófica del fúndulo en lagunas de Doñana con bajo y alto nivel de agua, como lo sugiere el análisis de composición isotópica (Walton et al., 2015).

Presa	Caudal bajo			Caudal alto		
	Bajo 95%	Alto 95%	Mediana	Bajo 95%	Alto 95%	Mediana
SPOM	9.4	42.8	25.0	19.4	51.0	34.6
Biofilm	4.7	44.5	22.5	10.8	47.0	28.5
<i>Phragmites</i>	3.0	31.7	14.8	6.4	35.2	18.5
<i>Spartina</i>	11.0	43.7	26.9	1.4	21.7	9.9
<i>Ruppia</i>	0.4	24.3	8.0	0.6	18.4	6.5

## Biología de la reproducción

El mayor crecimiento de la especie se produce entre los meses de abril y septiembre. El periodo reproductivo se centra en primavera y comienzos de verano. Una vez que eclosiona el huevo, los alevines crecen rápidamente. Se han observado hembras de 31 mm (longitud estándar) con algunos huevos maduros (Kneib y Stiven, 1978), aunque su aportación al stock reproductivo es muy baja. La reproducción máxima se alcanza en los individuos que han superado el primer invierno, individuos de edades superiores poseen mayor tasa reproductiva, pero su número es igualmente escaso en la población (Fernández-Delgado, 1989). En las marismas del Guadalquivir, la edad mínima reproductiva de los machos fue de 45 mm y la de las hembras de 60 mm (longitud total). Una vez llevada a cabo la primera reproducción la mayoría de los individuos mueren (Kneib y Stiven, 1978).

En su área nativa, se ha descrito un modelo reproductivo en estrecha sintonía con ciclos semilunares (lunas llena y nueva) (Hsiao et al., 1994). La especie tiene dos puestas al año, la primera y más abundante en primavera, seguida de una más pequeña a finales del verano (Kneib y Stiven, 1978). La especie desova en pleamares máximas, quedando los siguientes días en incubación aérea hasta la siguiente pleamar, que al ser cubiertos de nuevo por las aguas eclosionan. El sustrato más frecuente es arena o vegetación (Taylor, 1986; Hsiao et al., 1994). Este modelo no ha sido observado por



ejemplo en las marismas del Guadalquivir donde la especie se reproduce con intensidad en zonas ausentes de mareas (Fernández-Delgado, 1989).

La disminución en la salinidad de las lluvias de primavera puede disminuir el éxito de la fertilización y aumentar la mortalidad de las larvas (Able y Palmer, 1988). El fúndulo en acuarios puede poner hasta 40 huevos/día dependiendo del tamaño (Foster, 1967). En poblaciones de campo, las condiciones raramente son óptimas, por lo que se reduce el número de huevos generados por día (Kneib y Stiven, 1978).

### Estructura y dinámica de poblaciones

El mayor crecimiento individual de la especie se produce entre los meses de abril y septiembre. Una vez que eclosiona el huevo, los alevines crecen rápidamente y en cinco o seis meses, las hembras alcanzan la madurez sexual con un tamaño entre los 30 y los 35 mm de longitud total. No obstante, la mortalidad de las hembras aumenta drásticamente después de la primera puesta (Kneib y Stiven, 1978).

En España, el factor de condición K de Fulton en el mes de mayo fue de 0.92 y en septiembre de 1.40. Los machos y las hembras tuvieron diferentes patrones de la condición debido al desarrollo reproductivo (Fernández-Delgado, 1989). Por otro lado, el principal desarrollo gonadal se dio entre marzo y abril, con el 100% de los individuos maduros en el mes de mayo y con una marcada diferencia de tamaño entre machos y hembras (Fernández-Delgado, 1989). Moreno-Valcárcel et al. (2012) calcularon la relación longitud-peso ( $\log P = \log(a) + b \log(L)$ ) con valores para la ordenada al origen (a) y la pendiente (b) de 0.007 y 3.34, respectivamente. En el delta del Ebro se ha observado una clara superposición de cohortes, con una elevada supervivencia de los reproductores que ocupan o abandonan las distintas masas de agua debido al cambio de salinidad en los arrozales por la inundación o desagüe del agua (Pou i Rovira et al., sin publicar).

### Interacciones entre especies

El fúndulo suele ser un pez predominante en abundancia, tanto en su área nativa como en el área introducida de la península ibérica (Gutiérrez-Estrada et al., 1998). Su ecología, conocida y bien estudiada, podría amenazar a especies endémicas de los estuarios o marismas españolas como el salinete (*Aphanius baeticus*), el fartet (*Aphanius iberus*) o el samaruc (*Valencia hispanica*). El pez momia es una amenaza potencial para las especies endémicas por competencia y depredación, y puede actuar de forma sinérgica con la destrucción del hábitat ahondando en su impacto negativo (Bernardi et al., 1995; Doadrio et al., 2002; Elvira, 1996; Elvira y Almodóvar, 2001; Fernández-Delgado, 1989; García-Berthou et al., 2007; García-Llorente et al., 2008; Leunda, 2010; Oliva-Paterna et al., 2006; Planelles y Reyna, 1996; López et al., 2012). Gutiérrez-Estrada et al. (1998) afirma que la depredación directa del pez sobre las especies endémicas no parece ser un factor determinante porque principalmente consume invertebrados y plantas (Hernando, 1975; Arias y Drake, 1986). Tampoco la competencia por la comida ya que los ecosistemas donde habitan son enormemente productivos. Por lo tanto, tal vez la competencia por el espacio podría ser la mejor explicación para la aparente segregación observada entre el fúndulo y las otras especies de peces.

### Depredadores

El fúndulo es presa de muchas especies con las que coexiste, principalmente peces y aves, pero en su área nativa es el cangrejo azul (*Callinectes sapidus*) el gran depredador de los adultos (Kneib 1986). Weisberg (1986) revisa detalladamente la competencia y coexistencia entre esta y otras especies en el laboratorio y concluye que *F. heteroclitus*, *F. majalis*, *F. diaphanus* y *F. luciae* están separados espacialmente debido a la competencia por la alimentación.

Gutiérrez-Estrada et al. (1998) afirman que, en el suroeste atlántico español, especies de elevado valor comercial como *Sparus aurata* y *Dicentrarchus labrax* lo consumen en grandes cantidades. Además, el cangrejo azul (*Callinectes sapidus*) está en expansión en el delta del Ebro como especie invasora (Mancinelli et al., 2017), por lo que se espera que depreda al pez momia como en su lugar de origen.

## Parásitos y patógenos

Harris y Vogelbein (2006) encontraron 22 taxones de parásitos en los fúndulos del río York de Virginia. *Trichodina* spp., *Ambiphrya* sp., *Myzobdella lugubris*, *Ergasilus funduli*, Gyrodactylinae y *Dichelyne bullocki* aparecían en más del 60% de los peces examinados. El fúndulo es portador del oomiceto *Aphanomyces invadans* (síndrome ulcerante epizoótico) y del virus ectoparásito de la septicemia hemorrágica viral (Johnson et al., 2004; Gagné et al., 2007; Bailly, 2009) que afectan a muchas otras especies de peces. Los efectos de todos estos parásitos sobre los humanos son nulos (Froese y Pauly, 2018). Aún no hay estudios de parásitos y patógenos en las poblaciones establecidas en la península ibérica.

## Actividad

La especie presenta un ritmo circadiano de actividad y alimentación que depende tanto del tamaño del cardumen como de la luz solar. La mayor actividad la realiza, en grupo o individualmente, durante el orto y el ocaso. La actividad decrece conforme aumenta la intensidad lumínica pero también varía según la edad y época del año (Kavaliers, 1980). A mayor luminosidad se observa un cambio en la pigmentación del pez con colores más pálidos (Kavaliers et al., 1980). También se conoce la existencia de un ciclo semilunar relacionado con el patrón reproductivo de la especie (ver apartado Biología de la reproducción). En la península ibérica, aún no se han realizado estudios de actividad en esta especie.

## Dominio vital

Los desplazamientos vitales suelen ser limitados, en un arroyo mareal se observó que individuos > 60 mm (LT) mantenían, en verano, un dominio vital medio de 36-38 m si bien hubo desplazamientos excepcionales de hasta 375 m (Abraham, 1985; Lotrich, 1975). En otro estudio de marcaje-recaptura se observó que el 97% de los peces recapturados se encontraban a 200 m del punto de liberación inicial, mientras que el resto se movió a distancias que iban de 600 a 3600 m (Skinner et al., 2005). Otros autores han calculado un dominio vital de 15 ha en marea alta, con una fuerte fidelidad al sitio durante la marea baja (Teo y Able, 2003).

## Movimientos

En su área nativa (América del Norte), *F. heteroclitus* se considera un pez territorial y sedentario. No se han detectado diferencias en los movimientos para distintos tipos de hábitat (Crum et al., 2017). Sin embargo, Smith y Able (1994) comprobaron que, en las marismas, el hábitat más profundo de verano se cambia por otro más superficial en invierno que permite un rápido aumento de la temperatura del agua en días soleados. La adaptación a diferentes ambientes térmicos es una constante en la especie y opera en su mayor parte sobre diferentes genes del fúndulo (Dayan et al., 2015).

También se han observado pequeños desplazamientos diarios desde sus hábitats de refugio en bajamar más salinos (marismas y estuarios) hacia otros adyacentes más dulces, como canales de riego o estanques, durante la pleamar (Butner y Brattstrom, 1960; Weisberg y Lotrich, 1982), desempeñando un papel importante en la transferencia de energía entre ecosistemas (Kneib, 1997). En este sentido, un estudio en una marisma salina recién restaurada, se observó que, durante la pleamar, tanto jóvenes como adultos se desplazaban hacia los hábitats superficiales de la nueva marisma restaurada. Por lo tanto, la elevación y el hidroperiodo entre mareas es un factor clave en la preferencia de uso del pez a nivel de microhábitat. En el delta del Ebro se ha observado que la especie realiza movimientos postreproductivos, desplazándose los cardúmenes de alevines a distintos tipos de hábitats. Estos movimientos se ven favorecidos principalmente por la gestión del agua vinculada al cultivo del arroz (Pou i Rovira et al., sin publicar).

## Patrón social y comportamiento

El fúndulo es un pez eurihalino que se agrupa en cardúmenes de diferentes tamaños (Salierno et al., 2008). Vivir agrupados puede aumentar el éxito y la eficiencia en la alimentación, la reproducción, el cuidado parental y la vigilancia contra los depredadores, al tiempo que disminuye los efectos

perjudiciales de la fluctuación ambiental. Sin embargo, la agrupación en cardúmenes puede atraer a depredadores, incrementando la probabilidad de captura (Salierno et al., 2008).

El comportamiento de cortejo ha sido observado por Able y Hata (1984). Si la hembra es receptiva no presenta un comportamiento agresivo y nada lentamente mientras que el macho gira alrededor de ella. Con frecuencia, este toca con su cabeza la superficie lateral o ventral de la hembra y ocasionalmente hace vibrar el cuerpo mientras cruza frente a ella. En ese punto, la hembra inspecciona el sustrato en busca de posibles zonas de freza. Si se produce el desove, la pareja vibra durante unos segundos depositando los óvulos al tiempo que el macho libera el semen. Después del desove, los padres ingieren los huevos que no han quedado ocultos (Able y Hata, 1984).

## Bibliografía

Able, K. W., Hata, D. (1984). Reproductive behavior in the *Fundulus heteroclitus*-*F. grandis* complex. *Copeia*, 1984: 820-825.

Able, K. W., Felley, J. D. (1986). Geographical variation in *Fundulus heteroclitus*: tests for concordance between egg and adult morphologies. *American Zoologist*, 26 (1): 145-157.

Able, K. W., Hagan, S. M., Kovitvongsa, K., Brown, S. A., Lamonaca, J. C. (2007). Piscivory by the mummichog (*Fundulus heteroclitus*): evidence from the laboratory and salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 345 (1): 26-37.

Able, K. W., Palmer, R. E. (1988). Salinity effects on fertilization success and larval mortality of *Fundulus heteroclitus*. *Copeia*, 1988: 345-350.

Abraham, B. J. (1985). Species Profiles. Life Histories and Environmental Requirements of Coastal Fishes and Invertebrates (Mid-Atlantic). Mummichog and striped killifish. U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report 82 (11.40).

Almeida, D., Ribeiro, F., Leunda, P. M., Vilizzi, L., Copp, G. H. (2013). Effectiveness of FISK, an Invasiveness Screening Tool for Non-Native Freshwater Fishes, to Perform Risk Identification Assessments in the Iberian Peninsula. *Risk Analysis*, 33 (8): 1404-1413.

Arias, A. M., Drake, P. (1986). Contribución al conocimiento de la biología de *Valencia hispanica* Val., 1846 (Pisces, Ciprinodontidae), en el SO ibérico. *Inv. Pesq.*, 50 (1): 23-26.

Atz, J. W. (1986). *Fundulus heteroclitus* in the laboratory: a history. *American Zoologist*, 26 (1): 111-120.

Bailly, N. (2009). *Fundulus heteroclitus heteroclitus* (Linnaeus, 1766). World Register of Marine Species. <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=293599>.

Bernardi, G., Fernandez-Delgado, C., Gomez-Chiarri, M., Powers, D. (1995) Origin of a Spanish population of *Fundulus heteroclitus* inferred by cytochrome b sequence analysis. *Journal of Fish Biology*, 47: 737-740.

Brown, B. L., Chapman, R. W. (1991). Gene flow and mitochondrial DNA variation in the killifish, *Fundulus heteroclitus*. *Evolution*, 45 (5): 1147-1161.

Bulger, A. J. (1984). A daily rhythm in heat tolerance in the salt marsh fish *Fundulus heteroclitus*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 230 (1): 11-16.

Butner, A., Brattstrom, B. H. (1960). Local movement in *Menidia* and *Fundulus*. *Copeia*, 1960 (2): 139-141.

Clavero, M. (2011). Assessing the risk of freshwater fish introductions into the Iberian Peninsula. *Freshwater Biology*, 56 (10): 2145-2155.

Crum, K. P., Balouskus, R. G., Targett, T. E. (2018). Growth and movements of mummichogs (*Fundulus heteroclitus*) along armored and vegetated estuarine shorelines. *Estuaries and Coasts*, 41: 131-143.



- Dayan, D. I., Crawford, D. L., Oleksiak, M. F. (2015). Phenotypic plasticity in gene expression contributes to divergence of locally adapted populations of *Fundulus heteroclitus*. *Molecular Ecology*, 24 (13): 3345-3359.
- Doadrio, I., Carmona, J.A., Fernández-Delgado, C. (2002). Morphometric study of the Iberian *Aphanius* (Actinopterygii, Cyprinodontiformes), with description of a new species. *Folia Zoologica*, 51: 67-80.
- Elvira, B. (1996). Endangered freshwater fish of Spain. Pp. 55-61. En: *Conservation of endangered freshwater fish in Europe*. Birkhäuser, Basel.
- Elvira, B., Almodóvar, A. (2001). Freshwater fish introductions in Spain: facts and figures at the beginning of the 21st century. *Journal of Fish Biology*, 59: 323-331.
- Englund, R. A. (2000). Nonindigenous freshwater and estuarine species introductions and their potential to affect sportfishing in the lower stream and estuarine regions of the south and west shores of Oahu, Hawaii: final report prepared for the Hawaii Department of Land and Natural Resources, Division of Aquatic Resources (No. 17). Bishop Museum Press.
- Englund, R. A. (2002). The loss of native biodiversity and continuing nonindigenous species introductions in freshwater, estuarine, and wetland communities of Pearl Harbor, Oahu, Hawaiian Islands. *Estuaries*, 25 (3): 418-430.
- Fangue, N. A., Hofmeister, M., Schulte, P. M. (2006). Intraspecific variation in thermal tolerance and heat shock protein gene expression in common killifish, *Fundulus heteroclitus*. *Journal of Experimental Biology*, 209 (15): 2859-2872.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). (2016). Database on introductions of aquatic species. Fisheries and Aquaculture Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations. Available at: <http://www.fao.org/fishery/introsp/search/en>.
- Fernández-Delgado, C. (1989). Life-history patterns of the salt-marsh killifish *Fundulus heteroclitus* (L.) introduced in the estuary of the Guadalquivir River (South West Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 29: 573-582.
- Fernández-Delgado, C., Hernando, J.A., Herrera, M., Bellido, M. (1986). Sobre el status taxonómico del género *Valencia* Myers, 1928 en el suroeste de Iberia. *Doñana, Acta Vertebrata*, 13: 161-163.
- Foster, N. R. (1967). Trends in the evolution of reproductive behaviour in killifishes. *Studies in Tropical Oceanography*, 5: 549-566.
- Fritz, E. S., Garside, E. T. (1975). Comparison of age composition, growth, and fecundity between two populations each of *Fundulus heteroclitus* and *F. diaphanus* (Pisces: Cyprinodontidae). *Canadian Journal of Zoology*, 53 (4): 361-369.
- Froese, R., Pauly, D. (2018). *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus, 1766). FishBase. at: <http://fishbase.org/Summary/SpeciesSummary.php?ID=3192&AT=Fundulus>.
- Gagné, N., MacKinnon, A. M., Boston, L., Souter, B., Cook-Versloot, M., Griffiths, S., Olivier, G. (2007). Isolation of viral haemorrhagic septicaemia virus from mummichog, stickleback, striped bass and brown trout in eastern Canada. *Journal of Fish Diseases*, 30 (4): 213-223.
- García-Berthou, E., Boix, D., Clavero, M. (2007). Non-indigenous animal species naturalized in Iberian inland waters. Pp. 123-140. En: *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*. Springer, Dordrecht.
- García-Llorente, M., Martín-López, B., González, J.A., Alcorlo, P., Montes, C. (2008). Social perceptions of the impacts and benefits of invasive alien species: Implications for management. *Biological Conservation*, 141: 2969-2983.
- García-Revilla, M., Fernández-Delgado, C. (2009). *La introducción por mar de especies exóticas invasoras a través del agua de lastre de los barcos. El caso de Doñana*. Servicio de Publicaciones, Universidad de Córdoba, Córdoba. 176 p.

- Garside, E. T., Chin-Yuen-Kee, Z. K. (1972). Influence of osmotic stress on upper lethal temperatures in the cyprinodontid fish *Fundulus heteroclitus* (L.). *Canadian Journal of Zoology*, 50 (6): 787-791.
- Gisbert, E., López, M. (2007) First record of a population of the exotic mummichog *Fundulus heteroclitus* (L., 1766) in the Mediterranean Sea basin (Ebro River delta). *Journal of Fish Biology*, 71: 1220-1224.
- Griffith, R. W. (1974). Environment and salinity tolerance in the genus *Fundulus*. *Copeia*, 1974: 319-331.
- Gutiérrez-Estrada, J., Prenda, J., Oliva, F., Fernández-Delgado, C. (1998). Distribution and habitat preferences of the introduced mummichog *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) in southwestern Spain. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 46: 827-835.
- Hardy Jr, J. D. (1978). Development of fishes of the mid-Atlantic Bight: an atlas of egg, larval, and juvenile stages. In: *Anguillidae through Syngnathidae*. Vol. II. US Fish and Wildlife Service Publication FWS/OBS-78/12.
- Harris, C. E., Vogelbein, W. K. (2006). Parasites of mummichogs, *Fundulus heteroclitus*, from the York River, Virginia, USA, with a checklist of parasites of Atlantic Coast *Fundulus* spp. *Comparative Parasitology*, 73 (1): 72-110.
- Hernando, J. (1975) Nuevas localidades de *Valencia hispanica* (Pisces: Cyprinodontidae) en el suroeste de España. *Doñana, Acta Vertebrata*, 2: 265-267.
- Hoffman, R. B., Salinas, G. A., Baky, A. A. (1977). Behavioral analyses of killifish exposed to weightlessness in the Apollo-Soyuz test project. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, 48 (8): 712-717.
- Hsiao, S. M., Greeley Jr, M. S., Wallace, R. A. (1994). Reproductive cycling in female *Fundulus heteroclitus*. *The Biological Bulletin*, 186 (3): 271-284.
- Huber, J. H. (1996). *Killi-Data 1996. Updated checklist of taxonomic names, collecting localities and bibliographic references of oviparous Cyprinodont fishes (Atherinomorpha, Pisces)*. Société Française d'Ichtyologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
- James-Pirri, M. J., Raposa, K. B., Catena, J. G. (2001). Diet composition of mummichogs, *Fundulus heteroclitus*, from restoring and unrestricted regions of a New England (USA) salt marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53 (2): 205-213.
- Johnson, R. A., Zabrecky, J., Kiryu, Y., Shields, J. D. (2004). Infection experiments with *Aphanomyces invadans* in four species of estuarine fish. *Journal of Fish Diseases*, 27 (5): 287-295.
- Joshi, R. C. (2006). Invasive alien species (IAS): concerns and status in the Philippines. pp. 1-23. En: *Proceedings of the International Workshop on the Development of Database (APASD) for Biological Invasion*. FFTC, Taichung, Taiwan, China.
- Kavaliers, M. (1980). Social groupings and circadian activity of the killifish, *Fundulus heteroclitus*. *The Biological Bulletin*, 158 (1): 69-76.
- Kavaliers, M., Firth, B. T., Ralph, C. L. (1980). Pineal control of the circadian rhythm of colour change in the killifish (*Fundulus heteroclitus*). *Canadian Journal of Zoology*, 58 (3): 456-460.
- Kneib, R. T. (1986). The role of *Fundulus heteroclitus* in salt marsh trophic dynamics. *American Zoologist*, 26 (1): 259-269.
- Kneib, R. T. (1997). Early life stages of resident nekton in intertidal marshes. *Estuaries*, 20 (1): 214-230.
- Kneib, R. T., Parker, J. H. (1991). Gross conversion efficiencies of mummichog and spotfin killifish larvae from a Georgia salt marsh. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120 (6): 803-809.
- Kneib, R. T., Stiven, A. E. (1978). Growth, reproduction, and feeding of *Fundulus heteroclitus* (L.) on a North Carolina salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 31 (2): 121-140.

- Leim, A. H., W. B. Scott. (1966). *Fishes of the Atlantic coast of Canada*. Fish. Res. Bd. Can. Bull.No. 155.
- Leunda, P. M. (2010). Impacts of non-native fishes on Iberian freshwater ichthyofauna: current knowledge and gaps. *Aquatic Invasions*, 5 (3): 239-262.
- López, V., Franch, N., Pou-Rovira, Q., Clavero, M., Gaya, N., Qeral, J.M. (2012). *Atlas dels peixos del Delta de l'Ebre*. Col·lecció tècnica, 3. Generalitat de Catalunya, Departament d'Agricultura, Ramaderia, Pesca i Medi Natural. Parc Natural del Delta de l'Ebre. 224 pp.
- Lotrich, V. A. (1975). Summer home range and movements of *Fundulus heteroclitus* (Pisces: Cyprinodontidae) in a tidal creek. *Ecology*, 56 (1): 191-198.
- Mancinelli, G., Chainho, P., Cilenti, L., Falco, S., Kapiris, K., Katselis, G., Ribeiro, F. (2017). The Atlantic blue crab *Callinectes sapidus* in southern European coastal waters: Distribution, impact and prospective invasion management strategies. *Marine Pollution Bulletin*, 119 (1): 5-11.
- Martin, K. L. M., Bridges, C. R. (1999). Respiration in water and air. Pp. 54-78. En: Horn, M. H., Martin, K. L. M., Chotkowski, M. A. (Eds.). *Intertidal fishes. Life in two worlds*. Academic Press.
- McMahon, K. W., Johnson, B. J., Ambrose, W. G. (2005). Diet and movement of the killifish, *Fundulus heteroclitus*, in a Maine salt marsh assessed using gut contents and stable isotope analyses. *Estuaries*, 28 (6): 966-973.
- Meredith, W. H., Lotrich, V. A. (1979). Production dynamics of a tidal creek population of *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus). *Estuarine and Coastal Marine Science*, 8 (2): 99-118.
- Moreno-Valcárcel, R., Oliva-Paterna, F. J., Arribas, C., Fernández-Delgado, C. (2013). Fish composition and assemblage in the anthropogenic-modified tidally-restricted Doñana (Spain) marshlands. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 119: 54-63.
- Moreno-Valcárcel, R., Oliva-Paterna, F. J., Arribas, C., Fernández-Delgado, C. (2012). Length–weight relationships for 13 fish species collected in the Doñana marshlands (Guadalquivir estuary, SW Spain). *Journal of Applied Ichthyology*, 28 (4): 663-664.
- Morim, T., Bigg, G.R., Madeira, P.M., Palma, J., Duvernell, D.D., Gisbert, E., Cunha, R.L., Castilho, R. (2019). Invasion genetics of the mummichog (*Fundulus heteroclitus*): recent anthropogenic introduction in Iberia. *PeerJ*, 7: e6155.
- Morin, R. P., Able, K. W. (1983). Patterns of geographic variation in the egg morphology of the fundulid fish, *Fundulus heteroclitus*. *Copeia*, 1983: 726-740.
- NatureServe (2013). *Fundulus heteroclitus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2013*: e.T189824A18236919.
- Oliva-Paterna, F. J., Doadrio, I., Fernández-Delgado, C. (2006). Threatened fishes of the world: *Aphanius baeticus* (Doadrio, Carmona & Fernández Delgado, 2002) (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes*, 75 (4): 415-417.
- Penczak, T. (1985). Trophic ecology and fecundity of *Fundulus heteroclitus* in Chezzetcook Inlet, Nova Scotia. *Marine Biology*, 89 (3):235-243.
- Planelles, M., Reyna, S. (1996). Conservation of samaruc, *Valencia hispanica* (Valenciennes, 1846), (Pisces: Cyprinodontidae), an endemic and endangered species, in the community of Valencia (east Spain). Pp. 329-335. En: *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. Birkhäuser, Basel.
- Pou i Rovira, Q. (2008). *Seguiment i estudi del nucli de fúdul (Fundulus heteroclitus) al delta de l'ebre*. Sorelló estudis al medi aquàtic. 57 pp.
- Real Decreto 630/2013, de 2 de agosto, por el que se regula el Catálogo español de especies exóticas invasoras. BOE, 185, 56764-56786.
- Relyea, K. (1983). A systematic study of two species complexes of the genus *Fundulus* (Pisces: Cyprinodontidae). *Bull. Fla. St. Mus. Biol. Sci.*, 29 (1): 1-64.

- Robins, C. R., Ray, G. C. (1986). *A field guide to Atlantic coast fishes of North America*. Houghton Mifflin Company, Boston.
- Salierno, J. D., Gipson, G. T., Kane, A. S. (2008). Quantitative movement analysis of social behavior in mummichog, *Fundulus heteroclitus*. *Journal of Ethology*, 26 (1): 35-42.
- Scarola, J. F., Cloutier, J. C., Smith, A. (1987). *Freshwater Fishes of New Hampshire*.
- Skinner, M. A., Courtenay, S. C., Parker, W. R., Curry, R. A. (2005). Site Fidelity of Mummichogs (*Fundulus heteroclitus*) in an Atlantic Canadian Estuary. *Water Quality Research Journal of Canada*, 40 (3): 288-298.
- Smith, K. J., Able, K. W. (1994). Salt-marsh tide pools as winter refuges for the mummichog, *Fundulus heteroclitus*, in New Jersey. *Estuaries*, 17 (1): 226-234.
- Tarkan, A. S., Vilizzi, L., Top, N., Ekmekçi, F. G., Stebbing, P. D., Copp, G. H. (2017). Identification of potentially invasive freshwater fishes, including translocated species, in Turkey using the Aquatic Species Invasiveness Screening Kit (AS-ISK). *International Review of Hydrobiology*, 102 (1-2): 47-56.
- Taybi, A. F., Mabrouki, Y., Doadrio, I. (2020) The occurrence, distribution and biology of invasive fish species in fresh and brackish water bodies of NE Morocco. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 18: 59-73.
- Taylor, M. H. (1986). Environmental and endocrine influences on reproduction of *Fundulus heteroclitus*. *American Zoologist*, 26 (1): 159-171.
- Teo, S. L. H., Able, K. W. (2003). Habitat use and movement of the mummichog (*Fundulus heteroclitus*) in a restored salt marsh. *Estuaries*, 26 (3): 720-730.
- Trautman, M. B. (1981). *The fishes of Ohio: with illustrated keys*. Ohio State University Press.
- U.S. Fish y Wildlife Service (2017). Mummichog (*Fundulus heteroclitus*) Ecological Risk Screening Summary. <https://www.fws.gov/fisheries/ans/erss/uncertainrisk/Fundulus-heteroclitus-ERSS-FINAL-Sept-2017.pdf>
- Umminger, B. L. (1972). Physiological studies on supercooled killifish (*Fundulus heteroclitus*). IV. Carbohydrate metabolism in hypophysectomized killifish at subzero temperatures. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 181 (2): 217-222.
- Valiela, I., Wright, J. E., Teal, J. M., Volkmann, S. B. (1977). Growth, production and energy transformations in the salt-marsh killifish *Fundulus heteroclitus*. *Marine Biology*, 40 (2): 135-144.
- Walton, M. E. M., Vilas, C., Coccia, C., Green, A. J., Cañavate, J. P., Prieto, A., van Bergeijk, S.A., Medialdea, J.M., Kennedy, H., King, J., Le Vay, L. (2015). The effect of water management on extensive aquaculture food webs in the reconstructed wetlands of the Doñana Natural Park, Southern Spain. *Aquaculture*, 448: 451-463.
- Weisberg, S. B. (1986). Competition and coexistence among four estuarine species of *Fundulus*. *American Zoologist*, 26 (1): 249-257.
- Weisberg, S. B., Lotrich, V. A. (1982). The importance of an infrequently flooded intertidal marsh surface as an energy source for the mummichog *Fundulus heteroclitus*: an experimental approach. *Marine Biology*, 66 (3): 307-310.
- Wright, J. H. (1972). *Growth, Mortality, Production and Consumption of a Population of the Salt Marsh Killifish, Fundulus heteroclitus Linnaeus*. Doctoral dissertation. Boston University.