

Línea de tiempo de las concentraciones plasmáticas de cortisol y glucosa en lisa (*Mugil cephalus*) categorizados de acuerdo a su estilo de afrontamiento al estrés de tipo proactivo y reactivo

Time-course of cortisol and glucose plasma concentrations in flathead grey mullet (*Mugil cephalus*) categorized according to their proactive and reactive stress coping styles

Martínez-Rodríguez, C. A.¹ , Boglino, A.^{2,3} , Peña-Messina, E.⁴ ,
Linares-Córdova, J. F.⁵ , Ibarra-Zatarain, Z.^{6*} 

¹ Programa de Maestría en Ciencias Biológico Agropecuarias. Universidad Autónoma de Nayarit Ctra. Tepic-Compostela, km 9, C.P. 63780 Xalisco, Nayarit. México.

² Unidad de Tecnología de Alimentos-Secretaría de Investigación y Posgrado, Universidad Autónoma de Nayarit, Ciudad de la Cultura S/N, 63000, Tepic, Nayarit, México.

³ Estancia Posdoctoral UAN-SECIHTI, Ciudad de la Cultura S/N, 63000, Tepic, Nayarit, México.

⁴ Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera, Universidad Autónoma de Nayarit. Bahía de Matanchén km. 12, C.P. 63740, San Blas, Nayarit, México.

⁵ Dirección General de Acuicultura. Ministerio de Producción del Perú. Calle Uno Oeste N° 060, Urbanización Corpac. CP 15036. Lima, Per.

⁶ SECIHTI-UAN-CENITT Blvd. Ave. E. González s/n. C.P. 63155. Tepic, Nayarit. México.

RESUMEN

En vertebrados, el cortisol es una hormona esteroidea de respuesta al estrés que interviene en procesos metabólicos y fisiológicos que preparan a los animales para huir o enfrentar el estrés. En acuicultura, los peces están sometidos a situaciones de estrés constantes que pueden afectar su salud y calidad. El objetivo de este estudio fue analizar concentraciones plasmáticas de cortisol y glucosa en *Mugil cephalus* durante un periodo de 24 horas tras la exposición a un estrés agudo. Adicionalmente, se caracterizaron los estilos de afrontamiento al estrés, y se evaluó el impacto de presentar respuestas reactivas o proactivas sobre la producción de cortisol. La concentración máxima de cortisol se observó a los 15 min post-estrés (145.93 ng·mL⁻¹) y la de glucosa a los 30 min post-estrés (43.00 mg·mL⁻¹). El estado homeostático se recuperó a los 120 min post-estrés, tanto para las concentraciones plasmáticas de cortisol (40.03 ng·mL⁻¹) como de glucosa (30.00 mg·mL⁻¹). Los peces proactivos presentaron niveles significativamente ($p < 0.05$) inferiores de cortisol que los peces reactivos y recuperaron su estado homeostático más rápido que los peces reactivos. Estos resultados pueden ser de interés para la industria acuícola para mejorar protocolos de bienestar y manejo de los organismos.

PALABRAS CLAVE: Corticosteroides, comportamiento, peces, respuestas al estrés



Please cite this article as/Como citar este artículo:

Martínez-Rodríguez, C. A., Boglino, A., Peña-Messina, E., Linares-Córdova J. F., Ibarra-Zatarain, Z. (2025). Time-course of cortisol and glucose plasma concentrations in flathead grey mullet (*Mugil cephalus*) categorized according to their proactive and reactive stress coping styles. *Revista Bio Ciencias*, 12, e1712. <https://doi.org/10.15741/revbio.12.e1712>

Article Info/Información del artículo

Received/Recibido: August 20th 2024.

Accepted/Aceptado: June 27th 2025.

Available on line/Publicado: August 11th 2025.

*Corresponding Author:

Zohar Ibarra-Zatarain. SECIHTI-UAN-CENITT. Av. E González s/n. C.P 63173, Tepic, Nayarit, México. Teléfono: (669) 2407280.
E-mail: zibarra@secihti.mx

ABSTRACT

In vertebrate, cortisol is a steroid hormone related to stress that takes part in metabolic and physiological processes that prepare animals for a possible flight or confrontation. In fish farming, organisms are exposed to stressful conditions that could affect their welfare and quality. In aquaculture, fish are exposed to constant stressful situations that could affect welfare and quality. The objective of this study was to analyze plasma concentrations of cortisol and glucose in *Mugil cephalus* during a period of 24 hours after exposure to an acute stress. Additionally, stress coping styles were characterized to determine the impact of proactive or reactive responses on cortisol production. Cortisol concentration peak appeared at 15 min post-stress ($145.93 \text{ ng}\cdot\text{mL}^{-1}$) and glucose plasma was observed at 30 min post-stress ($43.00 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$). Homeostatic state was re-established at 120 min post-stress for both cortisol ($40.03 \text{ ng}\cdot\text{mL}^{-1}$) and glucose ($30.00 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}$) blood concentrations. Proactive fish presented a significantly lower ($p < 0.05$) cortisol level elevation than reactive fish after stress exposure and brought their homeostatic stage back down faster than reactive fish. These results may be of interest to the aquaculture industry to improve welfare and management protocols.

KEY WORDS: Corticosteroid, behaviour, fish, stress response.

Introducción

La lisa (*M. cephalus*) es una especie de pez cosmopolita que habita en océanos tropicales, subtropicales y templados de todo el mundo. Esta especie de pez eurihalina es capaz de vivir tanto en aguas salobres como salinas y exhibe hábitos alimenticios omnívoros y detritívoros (Saleh, 2008). Según Crosetti y Blader (2016), los principales productores de lisa por acuicultura son Italia, Irán, Israel y Egipto, ya que fueron capaces de completar el ciclo de producción en cautiverio. En México, el mercado de lisa se sustenta principalmente de la pesca comercial. Sin embargo, las capturas de esta especie de pez han incrementado significativamente de 8.600 toneladas anuales en 2014 (DOF, 2015) a más de 12.000 toneladas en 2020 (SADER, 2021), por lo que se podría considerar a la lisa como una especie candidata para diversificar la industria acuícola mexicana, debido a su buena aceptación en los mercados locales, específicamente en Nayarit, Veracruz y Sinaloa, los cuales son los principales consumidores en el país (CONAPESCA, 2018).

La acuicultura se basa en el control de parámetros ambientales y en el uso de alimentos balanceados para la producción de organismos acuáticos, en sistemas abiertos, semicerrados y cerrados (FAO, 2024). Sin embargo, las prácticas acuícolas tradicionales inducen múltiples

condiciones estresantes (por ejemplo, el manejo constante y densidades de población) que podrían afectar importantes parámetros productivos, como el crecimiento o la reproducción (Sopinka *et al.*, 2016). Además, el estrés crónico a largo plazo podría provocar alteraciones fisiológicas con efectos perjudiciales en la productividad (Schreck & Tort, 2016). El estrés se define como la cascada fisiológica de eventos que ocurre cuando un organismo intenta resistir la muerte y restaurar su homeostasis durante situaciones adversas (Schreck & Tort 2016). Según Bordin y Freire (2021), las tres etapas principales de respuesta al estrés son: i) *Respuesta primaria*, es la activación del eje hipotalámico-pituitario-interrenal (HPI) para la secreción y síntesis de hormonas corticoides y catecolaminas; ii) *Respuesta secundaria*, incluye alteraciones cardiovasculares y respiratorias, al promover la movilización de oxígeno y sustratos energéticos hacia el torrente sanguíneo, como la glucosa; y iii) *Respuesta terciaria*, que se relaciona con el estrés crónico, afectando la productividad (crecimiento, resistencia a enfermedades o reproducción). La capacidad de adaptación de los peces a las variaciones en los parámetros ambientales, físicos, químicos y biológicos se ha denominado Estilos de Afrontamiento del Estrés (SCS), definidos como el conjunto coherente de respuestas conductuales y fisiológicas al estrés, que es consistente a lo largo del tiempo y entre contextos y oscila entre dos extremos de comportamiento definidos como: proactivo (o audaz) y reactivo (o tímido) (Koolhaas et al., 1999). En contraste con los reactivos, los organismos proactivos son más propensos a un comportamiento exploratorio y altamente activo, a la toma de riesgos en entornos desconocidos y producen menor cantidad de cortisol (Øverli *et al.*, 2007; Alfonso *et al.*, 2020). En acuicultura, los SCS tiene un impacto en importantes parámetros de producción como la reproducción, la respuesta inmune, el crecimiento, la adaptabilidad y la calidad de los alevines, entre otros (ver la revisión de Castanheira et al., 2017).

El cortisol es considerado como el principal biomarcador de estrés (Sopinka *et al.*, 2016). En los peces, su producción comienza con la activación del eje hipotálamo-hipofisario-interrenal (HPI), con la liberación de dos hormonas por parte del hipotálamo: la hormona liberadora de corticosteroides (CRH) y la hormona liberadora de tiotropina (TRH), que potencian la secreción de hormona adreno-corticotrópica (ACTH) por parte de la glándula pituitaria. El cortisol interviene en diversos tejidos corporales y procesos fisiológicos, particularmente en la inflamación y metabolismo de los lípidos, al promover la gluconeogénesis, que sucesivamente, promueve la producción de energía necesaria para escapar o luchar en situaciones estresantes (James & Tomás, 2023). Además, altas concentraciones de cortisol pueden afectar diversos procesos biológicos en los peces como la reproducción (Faught & Vijayan, 2019) o la resistencia a enfermedades (Guo & Dixon, 2021). También, se sabe que el cortisol se libera en el sistema circulatorio algunos minutos después de una situación de estrés, sin embargo, su regulación o duración en el sistema varía entre las especies de peces en relación con la edad, el sexo y la capacidad de respuesta al estrés (Samaras, 2023). Por lo anterior, el presente trabajo tuvo como objetivo evaluar la regulación de las concentraciones plasmáticas de cortisol y glucosa durante un período de 24 h y después de una situación de estrés agudo en juveniles de lisa (*M. cephalus*). Adicionalmente, los peces se sometieron a diferentes pruebas de estilo de afrontamiento de estrés para caracterizar el comportamiento proactivo y reactivo y se determinó la regulación de la homeostasis de ambos perfiles de comportamiento. Los resultados del presente estudio contribuirán a la comprensión del manejo del estrés en lisa para la mejora de los protocolos de cría.

Material y métodos

Manejo de peces y sistemas de cultivo

Se capturaron un total de 100 lisas del medio silvestre en Mazatlán, México, y posteriormente fueron transportadas al Centro Nayarita de Innovación y Transferencia de Tecnología de Nayarit (CENITT-UAN), México. Los peces fueron adaptados a las condiciones de cautiverio por seis meses. Para el presente experimento se utilizaron un total de 25 organismos, con peso inicial promedio de 257.40 ± 110.00 g y una longitud total de 29.15 ± 4.00 cm. Todos los peces fueron marcados con tags (FRD, 0.5 mmØ; China) para su identificación. Las lisas se mantuvieron en tres tanques rectangulares de 220 L (80 cm de largo, 68 cm de alto, 48 cm de ancho), conectados entre sí a un sistema de recirculación de agua (RAS) y los parámetros del agua se mantuvieron de la siguiente manera: pH (7.3 ± 0.2), salinidad (25.3 ± 0.7 ppm), oxígeno (6.5 ± 0.2 mg·L⁻¹), temperatura (26.4 ± 0.5 °C), amonio (<0.05 mg·L⁻¹), nitritos (<10 mg·L⁻¹), nitratos (<100 mg·L⁻¹) y alcalinidad (>100 mg·L⁻¹). Todos los parámetros se midieron todas las mañanas, a excepción del amonio, los nitritos y los nitratos, que se midieron dos veces por semana (Multiparamétrico HI 83300, HANNA). Tres meses antes del experimento, el fotoperiodo se ajustó a 10 h de luz y 14 h de oscuridad y las luces se encendieron a las 08:00 h y se apagaron a las 18:00 h (Figura 1), con un interruptor electrónico (MyTouchSmart, General Electric®), con el fin de regular el ritmo circadiano del pez lisa a lo largo del experimento, siguiendo las recomendaciones de Kitagawa *et al.*, (2015). Las lisas se alimentaron diariamente, tres veces al día, hasta aparente saciedad con una dieta comercial (proteínas: 35 %, lípidos: 16 %; Skretting®).

Mediciones morfométricas:

Los peces se midieron (ictiómetro Biologika®) y pesaron (balanza electrónica Rhino® modelo BAPRE-3; 3000 g-resolución 0.01 g) dos semanas después de su aclimatación (punto inicial) y tres meses después (punto final), y ambos parámetros se midieron posteriormente a las extracciones de sangre en los peces. La Tasa Específica de Crecimiento (SGR) se calculó con la siguiente fórmula:

$$SGR = \frac{\ln(Wf) - \ln(Wi)}{t} * 100$$

Wi: peso inicial (en g), Wf: peso final (en g), t: duración entre ambas mediciones (en días).

Línea de tiempo entre las concentraciones plasmáticas de cortisol y glucosa.

Se midieron los niveles basales de cortisol y glucosa de los peces no estresados después de un mes de aclimatación y dos meses antes del inicio del experimento. Para ello, se extrajo sangre de la vena caudal (0.5 mL) de 5 lisas no estresadas, seleccionadas aleatoriamente de los diferentes tanques, con una jeringa de insulina (23G; DL Corporativo) recubierta con heparina (Inherpan -Pisa®- 5000 UI/mL). Una vez extraídas las muestras de sangre, todos los peces (n=25) se distribuyeron aleatoriamente en cinco tanques de 220L (cinco peces por tanque) y cada tanque se marcó de acuerdo con los puntos de tiempo evaluados, siendo: 15, 30, 180, 360 y 1440 min

post-estrés, antes de la extracción de sangre. Todos los peces fueron anestesiados (eugenol; 150 ppm) para facilitar su manipulación y extracción de sangre. La metodología previa se basó en Arkert *et al.*, (2020) y Linares-Córdova *et al.*, (2024).

El experimento de la línea de tiempo comenzó a las 08:00 h. En este momento, todos los peces fueron sometidos a una condición de estrés de tres minutos, que consistió en perseguir a los peces (sin capturarlos), con una red de nylon, simultáneamente en todos los tanques, con un movimiento tipo zig-zag (Samaras *et al.*, 2015). Al final de la situación de estrés, se inició la extracción de sangre en cada uno de los ejemplares en los tanques establecidos y en los horarios establecidos. Las muestras de sangre se centrifugaron a 3000 g durante 15 min a 4 °C (1580R GYROZEN®), se colectó el plasma sobrenadante y se obtuvieron dos alícuotas (250 µL para cortisol y 150 µL para glucosa) y se almacenaron a -80 °C (Haier Bio-medical) hasta su análisis. El cortisol se midió por triplicado con un kit comercial de inmunoabsorción enzimática (Cayman Chemical®, USA Cortisol ELISA Kit Item No 500360), con un rango de detección de 6.6 a 4.000 pg·mL⁻¹, un punto de inflexión (50 % B/B₀) de 150 a 210 pg·mL⁻¹, una sensibilidad (80 % B/B₀) de 35 pg·mL⁻¹ y la absorbancia se leyó a 410 nm. La glucosa se midió por triplicado con un kit de ensayo colorimétrico comercial (Cayman Chemical®, USA; rango de detección: 0 – 25 mL/dL) y la absorbancia se determinó a una longitud de onda de 520 nm. Ambas concentraciones se cuantificaron mediante espectrofotómetro (Thermo Scientific®, Multiskan Skyhigh), siguiendo el protocolo descrito por Ibarra-Zatarain *et al.*, (2016) y Jiménez-Rivera *et al.*, (2023).

Evaluación de estilos de afrontamiento del estrés.

Este ensayo se realizó un mes después de finalizar el experimento de la línea de tiempo de cortisol y glucosa. Todos los peces fueron sometidos a una prueba grupal y a tres pruebas individuales de estilo de afrontamiento, definidas a continuación.

Prueba grupal.

La prueba de toma de riesgo evaluó la disposición de la lisa para cruzar desde una zona segura (aislada de la luz) a una zona de riesgo (expuesta a la luz). Para ello, se utilizó un tanque rectangular de fibra de vidrio (77 cm de largo, 50 cm de alto, 48 cm de ancho), provisto de una barrera de plástico que dividió el tanque en dos partes iguales. La barrera contenía una pequeña ventana (10 x 10 cm) central para permitir el paso de los peces entre ambas áreas. La prueba se realizó en cinco ocasiones de forma independiente, una por cada tanque experimental (n = 5). El ensayo inició colocando los peces en el área segura durante una hora para permitir la aclimatación de los peces y, posteriormente, la ventana se abrió durante un periodo de dos horas. Se utilizaron dos cámaras de video (Swann, Smart Security System®) para registrar el comportamiento de los peces y corroborar los resultados. Los peces que cruzaron, de la zona segura a la zona de riesgo, durante las 2 horas del ensayo se clasificaron como proactivos (o audaces), mientras que los peces que permanecieron en la zona segura se identificaron como reactivos (o tímidos). La metodología previa y la caracterización del comportamiento se apoyó en Ferrari *et al.*, (2020) y Jiménez-Rivera *et al.*, (2023).

Pruebas individuales

De restricción: Consistió en capturar peces individualmente con una red de nylon y se mantuvieron dentro del agua por un periodo de 3 min y, durante este tiempo se evaluaron 2 variables conductuales: 1) número de intentos de escape en restricción (NEAR), que se definió como cada movimiento brusco o contorsión realizada por el pez para liberarse de la red y 2) tiempo total de actividad (TATR), definido como el tiempo total (en segundos) que el pez pasó moviéndose en dirección frontal, siguiendo los criterios de Jiménez-Rivera *et al.*, (2023); **b) Confinamiento:** Esta prueba se realizó en un pequeño tanque de plástico (40 cm de largo, 29 cm de alto, 25 cm de ancho) y el fondo del tanque se dividió en cuadrantes (10 cm de largo, 4.5 cm de ancho). Dos variables conductuales se evaluaron durante 3 min: 1) tiempo total de actividad en confinamiento (TATC), definido como el tiempo total (en segundos) que los peces presentaron locomoción hacia adelante y 2) la distancia recorrida en confinamiento (DTC) definida como la distancia total (en cm) recorrida por los peces. Los cuadrantes se contaron focalmente, considerando solo el movimiento cuando el cuerpo entero del pez cruzó de un cuadrante a otro en línea recta y ya sea horizontalmente, verticalmente o en diagonalmente. Se utilizaron dos cámaras de video (Swann, Smart Security System®) para corroborar los resultados. La metodología previa se basó en Ibarra-Zatarain *et al.*, (2015) y Jiménez-Rivera *et al.*, (2023); **c) Nuevo ambiente:** Esta prueba se realizó en un tanque rectangular (77 cm de largo, 50 cm de alto, 48 cm de ancho), cuyo fondo se dividió en cuadrantes (15.5 cm de largo, 12 cm de ancho), y se midieron tres variables de comportamiento durante 3 min: 1) número de intentos de escape en el nuevo ambiente (NEANE), representado como el movimiento que hicieron los peces para escapar del tanque; 2) tiempo total de actividad en el nuevo ambiente (TATNE), definido como el tiempo total (en segundos) de locomoción de los peces hacia adelante y 3) distancia recorrida en el nuevo ambiente (DTNE), cuantificado contando focalmente los cuadrantes (en cm) atravesados por los peces vertical, horizontal y diagonalmente. Se utilizaron dos cámaras de video para corroborar los resultados. La metodología fue adaptada de Ibarra-Zatarain *et al.*, (2015) y Jiménez-Rivera *et al.*, (2023).

Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa IBM SPSS V24. Los datos se presentan como promedio \pm desviación estándar de la media. La normalidad y homocedasticidad de los datos se verificó mediante las pruebas de Shapiro-Wilks y Levene. Se estableció un intervalo de confianza del 95 % ($p > 0.05$) para todos los análisis. Se realizó un análisis de varianza unidireccional (ANOVA) sobre las concentraciones sanguíneas de cortisol y glucosa para comparar los niveles entre los diferentes momentos de extracción sanguínea (0, 15, 30, 120, 360 y 1440 min después de la exposición al estrés agudo), y se aplicó una prueba post-hoc de Bonferroni cuando se detectaron diferencias significativas. Se aplicó una prueba *t* de Student para identificar diferencias en los niveles de cortisol y glucosa en sangre entre peces proactivos y reactivos, en cada uno de los diferentes momentos de la extracción de sangre. La comparación entre las siete variables de comportamiento de las tres pruebas individuales, así como el peso, la longitud y la tasa de crecimiento específico (SGR) entre peces proactivos y reactivos se evaluó con un análisis de varianza multivariado (MANOVA). Por último, se realizó un

análisis de correlación de Pearson entre las variables conductuales (NEAR, TATR, TATC, DTC, NEANE, TATNE, DTNE) y fisiológicas (concentraciones de cortisol y glucosa en sangre), por un lado, y las variables morfológicas de los peces (peso, longitud y SGR) por el otro.

Resultados

Parámetros morfológicos

Las lisas aumentaron significativamente su peso y longitud a lo largo del experimento, con un peso, longitud y SGR final de 394.03 ± 120.00 g, 32.75 ± 3.50 cm y 0.51 ± 0.2 % respectivamente.

Línea de tiempo entre las concentraciones plasmáticas de cortisol y glucosa

Los niveles basales de cortisol y glucosa plasmática en lisa sin estrés fueron de 38.00 ± 7.81 ng·mL⁻¹ y de 25.54 ± 3.06 mg·mL⁻¹, respectivamente (Figura 1 A y B). La concentración plasmática de cortisol presentó un aumento significativo de 3.8 veces desde su nivel basal a los 15 min después de la exposición al estrés agudo, alcanzando en ese punto su valor máximo ($p = 0.001$, Figura 1A). Luego, la concentración de cortisol comenzó a disminuir a los 30 min post-estrés, mostrando una disminución significativa a los 120 min, donde los niveles basales se alcanzaron y se mantuvieron hasta el final del ensayo a los 1440 min. El curso temporal de las concentraciones plasmáticas de glucosa siguió el mismo patrón, con aumentos significativos de 1.5 y 1.6 veces de su nivel basal a los 15 y 30 min después de la exposición al estrés, respectivamente ($p = 0.001$; Figura 1B). Luego, la concentración de glucosa disminuyó significativamente a los 120 min, alcanzando los niveles basales iniciales y manteniéndola de esta manera a los 360 min. Sin embargo, la concentración de glucosa aumentó a los 1440 min post-estrés, siendo significativamente superior a los niveles basales y similar a los niveles a los 15 y 30 min post-estrés.

Evaluación de estilos de afrontamiento del estrés

En la prueba grupal, 10 de 25 peces (42.31 %) cruzaron de la zona segura a la zona de riesgo (proactivos) y 15 de 25 peces (57.69 %) no cruzaron (reactivos). No se detectaron diferencias estadísticas en peso y talla (MANOVA; $p > 0.05$) entre peces proactivos y reactivos (Tabla 1). Cuatro de las 7 (57 %) variables comportamentales registradas en las pruebas individuales presentaron diferencias significativas entre animales proactivos y reactivos caracterizados según la prueba de toma de riesgo grupal: número de intentos de escape ($p = 0.001$) y tiempo de actividad total en la prueba de restricción ($p = 0.001$); tiempo total de actividad total ($p = 0.006$) y distancia total recorrida en confinamiento ($p = 0.026$; Tabla 1).

Comparación de las líneas de tiempo de las concentración plasmática de cortisol y glucosa entre peces proactivos y reactivos.

Las lisas identificadas como reactivos mostraron niveles de cortisol significativamente más altos que los individuos proactivos después de 15 ($p < 0.002$) y 30 ($p = 0.010$) min post estrés (Figura 2A) y niveles de glucosa significativamente más altos que los peces proactivos después de 30 ($p = 0.046$) y 120 min ($p = 0.044$) después del estrés (Figura 2B). No se detectaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en las concentraciones plasmáticas de cortisol ni glucosa, entre peces proactivos y reactivos, en ningún otro tiempo evaluado durante el ensayo. El nivel de cortisol en peces proactivos regresó a niveles basales después de 30 min post estrés, mientras que en peces reactivos la reducción sucedió hasta los 120 min post estrés. En cuanto a los niveles de glucosa, este volvió a nivel basal a los 120 min post estrés en peces proactivos, mientras que en reactivos los niveles se mantuvieron significativamente más altos durante las 24h del experimento. Finalmente, se observó un aumento significativo en la concentración plasmática de cortisol después de 1440 min en los peces reactivos, pero no en los proactivos ($p = 0.001$).

Correlaciones.

Las variables morfológicas (peso, talla, SGR) no se correlacionaron significativamente ni con las 7 variables conductuales, ni con las variables fisiológicas (concentraciones de cortisol y glucosa) ($p > 0.05$; Tabla 2).

Discusión

Líneas de tiempo entre la concentración plasmática de cortisol y glucosa

El nivel basal de cortisol en *Mugil cephalus* registrado en el presente estudio fue similar a otros estudios realizados en la misma especie de pez en la etapa juvenil (Mohamadi *et al.*, 2014; Akbary & Jahanbakhshi, 2016; Jiménez-Rivera *et al.*, 2023) y en otras especies de peces, como la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) (Sadoul & Geffroy, 2019) y el verrugato del Sur (*Argyrosomus japonicus*) (Arkert *et al.*, 2020), con valores oscilando entre 30 y 100 ng·mL⁻¹. No obstante, esta demostrado que los niveles basales de cortisol varían entre las especies de peces (Bordin & Freire, 2021), la etapa de desarrollo (Ibarra-Zatarain *et al.*, 2016) y el sexo (Cowan *et al.*, 2017).

El nivel máximo de cortisol en sangre detectado en lisa fue a los 15 min post estrés, lo que representa el tiempo de latencia que necesita esta especie para producir una respuesta fisiológica óptima a un estrés agudo. Este resultado es similar a lo encontrado en otras especies de peces como el verrugato del Sur (Arkert *et al.*, 2020) y el pez cebra (*Danio rerio*) (Tudorache *et al.*, 2013), que alcanzaron un nivel máximo de cortisol entre 30 a 60 min, así como en otros estudios realizados con la misma especie y con las mismas pruebas de estrés agudo que en el presente estudio (Mohamadi *et al.*, 2014; Akbary & Jahanbakhshi, 2016). Los resultados también fueron

semejantes con otras especies de peces acuícolas como la carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella*) (Jiang *et al.*, 2017) y el verrugato del Sur (Arkert *et al.*, 2020) que presentaron valores máximos después de un estímulo estresante agudo que oscilaron entre 70 y 150 ng·mL⁻¹. La rápida elevación de los niveles de cortisol observada en *Mugil cephalus* después de un estrés agudo, confirmó que esta hormona es la respuesta primaria a las condiciones estresantes, como se demostró en diferentes estudios en peces cultivados, donde se observó que los procedimientos como la manipulación o la colocación de redes conducen a una liberación de cortisol relativamente rápida y alta (Sadoul & Geffroy, 2019; Madaro *et al.*, 2022).

Con relación a la glucosa, aunque el nivel basal en sangre de lisas no estresadas fue diferente al reportado para la misma especie (Thomas *et al.*, 1980; Jiménez-Rivera *et al.*, 2023), coincide con los estudios de Prakoso *et al.*, (2015) y a otras especies de peces acuícolas, como la carpa herbívora (*Ctenopharyngodon Idella*) (Jiang *et al.*, 2017) y la mojarra plateada (*Eucinostomus argenteus*) (Bordin & Freire, 2021), donde la glucosa osciló entre 20 y 40 mg·mL⁻¹. Estas diferencias pueden deberse a variaciones en los protocolos de alimentación, como lo sugirió Thomas *et al.*, (1980), al reportar que alimentar una sola vez al día o tener diferentes etapas de desarrollo en los peces influye en la producción de glucosa, en el presente estudio se utilizaron lisas en una etapa de crecimiento mayor al de los estudios citados anteriormente. Además, se ha demostrado que la demanda de energía es mayor en peces en crecimiento (Moraes & de Almeida, 2020) y los niveles de glucosa difieren de una etapa de desarrollo a otra (Houbrechts *et al.*, 2019). El tiempo de ocurrencia de las concentraciones más altas de glucosa del presente estudio (a los 15 y 30 min) estuvieron en línea con el momento en que se observó el incremento en los niveles de cortisol en sangre. En situaciones amenazantes, el eje HPI se activa y regula procesos neuroendocrinos, como la liberación de cortisol en el torrente sanguíneo, entre otros (Schreck *et al.*, 2016). El alto nivel de glucocorticoides observado durante una respuesta al estrés se hipotetiza que interactúa con la insulina y, así, aumenta la expresión de diferentes enzimas involucradas en las vías metabólicas de la gluconeogénesis y glucogenólisis (Henderson & Small, 2018), lo que aumenta significativamente la concentración de glucosa en sangre (Schreck & Tort, 2016). La movilización metabólica de la glucosa, que se inicia con la segunda respuesta al estrés (Schreck & Tort, 2016), ayuda a los individuos a generar la energía necesaria para enfrentar o escapar de situaciones adversas (Dai *et al.*, 2022). Además, el cortisol convierte las proteínas musculares no esenciales en aminoácidos que se transfieren al hígado para la gluconeogénesis, y también moviliza los lípidos almacenados para las demandas energéticas rápidas, todo esto reportado en teleósteos (Roychowdhury *et al.*, 2024).

En referencia a la regulación de los niveles de cortisol a los niveles basales, los resultados sugirieron que la lisa superó el proceso de estrés a los 120 min post estrés. Este resultado es similar a los reportados por Thomas *et al.*, (1980) en lisas juveniles y en otras especies de peces, como la trucha marrón del Caspio (*Salmo trutta caspius*) (Kenari *et al.*, 2012) y el verrugato del Sur (Arkert *et al.*, 2020). La recuperación de los niveles homeostáticos de cortisol reflejó la adaptación gradual en lisa al estrés inducido, como estrategia compensatoria de los individuos ante situaciones aversivas, como lo sugirió Schreck & Tort (2016). Al igual que el cortisol, la glucosa volvió a los niveles basales después de 120 min, coincidiendo con otros estudios en esta especie (Thomas *et al.*, 1980) y otras especies de peces, como la trucha marrón del Caspio

(Kenari *et al.*, 2012) y la mojarra plateada (Bordin & Freire, 2021), mostrando una regulación de sus niveles de dos a tres horas después de la exposición a un estrés agudo, respectivamente. Esta disminución probablemente se deba a que el pez está recuperando su homeostasis y ya no requiera grandes cantidades de energía para mantener sus mecanismos de defensa (Jiang *et al.*, 2017). Aunque los niveles basales de glucosa se recuperaron a los 120 y 360 min post estrés, se detectó un ligero pero significativo aumento a los 1440 min post estrés, ciertamente relacionado con el hecho de que los peces se mantuvieron en ayunas durante todo el período del estudio. Esto podría haber desencadenado una respuesta para compensar la energía necesaria a través de la movilización de las reservas corporales para mantener las funciones fisiológicas normales, como sugirieron James y Tomas (2023).

Líneas de tiempo de la concentración plástica de cortisol y glucosa entre peces proactivos y reactivos

En este estudio se demostró por primera vez, las diferencias en la amplitud de la variación de los niveles de cortisol y glucosa en sangre entre los peces proactivos y los reactivos. Concretamente, los peces reactivos presentaron niveles plasmáticos de cortisol significativamente más altos a los 15 y 30 min que los peces proactivos, en respuesta al mismo estrés agudo. Por lo tanto, el presente estudio confirmó la mejor regulación del eje HPI en peces proactivos que en individuos reactivos, apoyando la hipótesis de Réale *et al.*, (2010), quienes sugirieron que los SCS pueden variar a partir de los rasgos metabólicos y hormonales que giran en torno a la historia de vida de los individuos y de su genética. Además, los resultados del presente estudio fueron similares con los reportados en lenguado senegalés (*Solea senegalensis*) (Ibarra-Zatarain *et al.*, 2016) y dorada (*Sparus aurata*) (Alfonso *et al.*, 2020), al demostrar diferencias en la producción de cortisol entre individuos proactivos y reactivos en respuesta a situaciones de estrés agudo. Además, se observó que los individuos proactivos recuperaron los niveles basales más rápido que los peces reactivos, lo que puede proporcionar información adicional sobre los aspectos conductuales y fisiológicos del SCS.

El patrón diferencial de elevación del nivel de glucosa después de 15 min post estrés entre peces proactivos y reactivos no fue tan marcado como en cortisol, con una ligera tendencia a ser mayor en los organismos proactivos que en reactivos, pero si fue significativamente mayor a los 30 min post estrés en peces reactivos que en proactivos. Este patrón sugiere una diferencia entre los SCS y el tiempo necesario para alcanzar una respuesta máxima en términos de glucosa tras un estrés agudo (15 min para proactivo y 30 min para reactivo), estando de nuevo en analogía con el concepto de SCS (Koolhaas *et al.*, 1999).

Por otro lado, este estudio también subrayó claras diferencias entre lisas proactivas y reactivas en la regulación del eje HPI para recuperar el estado basal homeostático de las concentraciones sanguíneas de cortisol y glucosa después de la respuesta fisiológica al estrés. En cuanto a los niveles de cortisol, los peces proactivos fueron capaces de recuperar su homeostasis 30 min post estrés, mientras que los peces reactivos lo hicieron a los 120 min post-estrés. En cuanto a la glucosa, los peces proactivos recuperaron sus niveles basales a los 120 minutos después del estrés, mientras que los peces reactivos nunca recuperaron los niveles

basales en las 24 horas que duró el estudio. Esta regulación más rápida del cortisol exhibida por los individuos proactivos puede deberse a una mejor regulación del hipotálamo, que a su vez controla la secreción de hormonas ACTH y otros metabolitos. Esta hipótesis está de acuerdo con Tudorache *et al.*, (2013), quienes reportaron el mismo patrón en el pez cebra: los peces proactivos regulan más rápidamente la concentración de cortisol, después de la respuesta al estrés, y alcanzan más rápido su estado basal que los individuos reactivos.

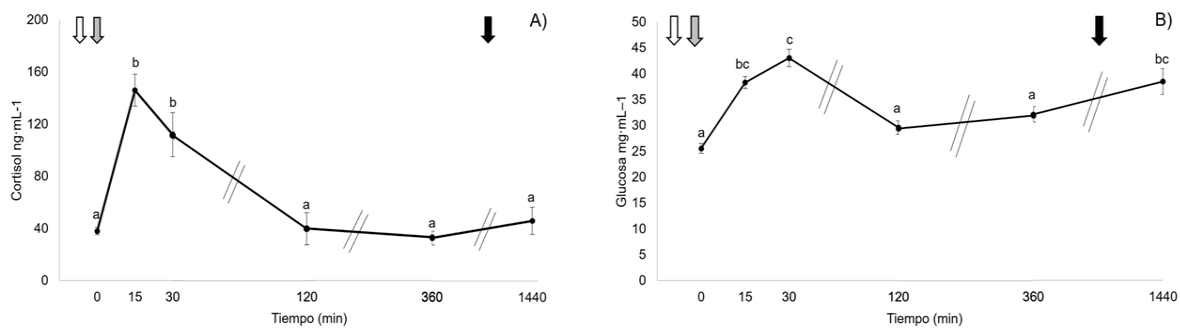


Figura 1. Línea de tiempo de las concentraciones plasmáticas de cortisol (A) y glucosa (B) en lisa.

La flecha (blanca) indica que la luz se encendió, la flecha (gris) indica estrés y la flecha (negra) indica cuándo se apaga la luz. Los datos se expresan como media \pm error estándar de la media.

Tabla 1. Variables morfológicas y comportamentales en lisa, caracterizados por estilos de afrontamiento de estrés de tipo proactivos y reactivos.

Parámetros	Variables	Perfiles de comportamiento		MANOVA ($P < 0.05$)	
		Proactivo	Reactivo	F	P
morfología	Peso(gr)	412.91 \pm 161.20	380.19 \pm 105.40	0.393	0.537
	Longitud (cm)	32.90 \pm 4.10	32.64 \pm 3.20	0.320	0.86
	SGR (gr)	0.66 \pm 0.17	0.84 \pm 0.24	1.979	0.176
Restricción	NEAR	52.91 \pm 16.30	27.73 \pm 10.70	19.851	0.001*
	TATR (s)	65.00 \pm 8.90	29.60 \pm 10.0	87.589	0.001*
Confinamiento	TATC (s)	30.18 \pm 10.80	17.47 \pm 10.60	8.950	0.006*
	DTC (cm)	112.37 \pm 57.10	67.03 \pm 40.05	5.620	0.026*
	NEANE	1.00 \pm 0.90	2.00 \pm 2.00	4.971	0.136
Nuevo ambiente	TATNE (s)	24.27 \pm 15.36	17.33 \pm 12.80	2.380	0.085
	DTNE (cm)	390.24 \pm 134.12	285.73 \pm 130.50	3.975	0.058

Los datos se presentan como media \pm error. * Indica diferencias significativas.

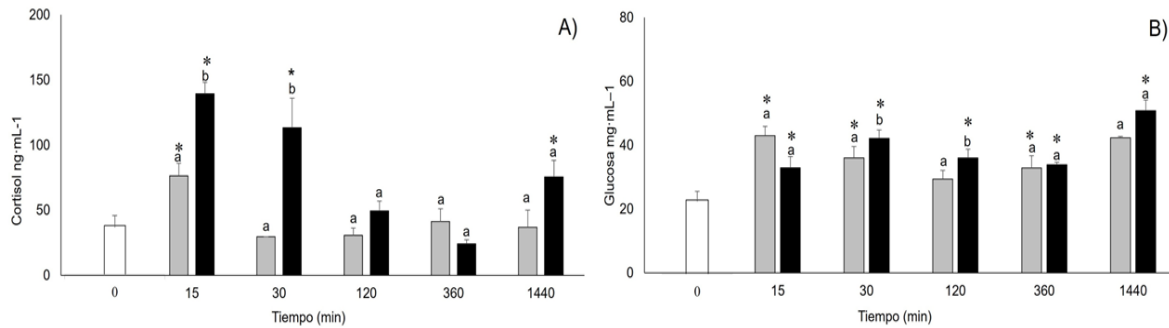


Figura 2. Variación en los niveles plasmáticos de cortisol (A) y glucosa (B) en *Mugil cephalus* caracterizados con SCS de tipo proactivo (barras grises) y reactivo (barras oscuras) durante un período de 24 h. Las letras en superíndice indicaron diferencias en los niveles de cortisol y glucosa, entre peces proactivos y reactivos.

*Indica diferencias significativas entre el nivel basal (barra blanca) y los niveles post-estrés.

Tabla 2. Correlaciones de Pearson entre variables morfológicas, conductuales y fisiológicas de lisa.

Variables										
Variables	SGR (%)		NEAR		TATR (s)		TATC (s)		DTC (cm)	
	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P
Peso (gr)	-0.30	0.13	-0.06	0.75	0.06	0.76	0.10	0.60	0.16	0.43
Longitud (cm)	-0.27	0.17	-0.09	0.64	0.00	0.97	0.08	0.67	0.09	0.64
SGR (%)			-0.38	0.05	-0.30	0.13	0.11	0.57	0.20	0.32

Continuación

Tabla 2. Correlaciones de Pearson entre variables morfológicas, conductuales y fisiológicas de lisa.

Variables										
Variables	NEANE		TATNE (s)		DTNE (cm)		Cortisol (ng·mL ⁻¹)		Glucosa (mg·mL ⁻¹)	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Peso (gr)	-0.15	0.44	-0.29	0.14	-0.07	0.70	-0.29	0.14	0.07	0.72
Longitud (cm)	-0.11	0.58	-0.36	0.06	-0.02	0.91	-0.34	0.08	0.11	0.58
SGR (%)	0.01	0.94	-0.39	0.06	-0.08	0.68	0.17	0.38	-0.27	0.17

Conclusión

El presente estudio mostró una línea de tiempo de concentraciones plasmáticas de cortisol y glucosa durante 24 h después de una exposición aguda de estrés en juveniles de lisa. Las concentraciones más altas de cortisol y glucosa en sangre se encontraron a los 15 y 30 min post estrés, respectivamente, y tanto las concentraciones de cortisol como de glucosa volvieron a niveles homeostáticos a los 120 min post estrés. El resultado más notable fueron las diferencias fisiológicas y endocrinas entre peces proactivos y reactivos, categorizados de acuerdo a sus SCS que fueron evaluados mediante pruebas grupales e individuales. Se constató que los peces proactivos presentaron niveles más bajos de cortisol y glucosa en sangre y recuperaron su estado homeostático más rápido que los peces reactivos durante el período de 24 horas, demostrando una regulación significativamente más eficiente del eje HPI. Estos resultados son de alto interés para comprender los mecanismos de la respuesta fisiológica al estrés y su regulación diferencial entre extremos de SCS, y serán útiles para establecer protocolos de manejo adaptados a esta especie impactando lo menos posible en la salud y bienestar de los peces.

Contribución del autor

Carlos A Martínez-Rodríguez: investigación, redacción del borrador original, análisis de datos; Anaïs Boglino: diseño experimental, revisión, edición y revisión del manuscrito; Emilio Peña-Messina: revisión y corrección del manuscrito; Joel F Linares-Córdova: metodología, revisión del manuscrito; Zohar Ibarra-Zatarain: conceptualización, diseño experimental, supervisión, obtención de fondos, validación y revisión de manuscritos.

Todos los autores han leído y están de acuerdo en publicar el artículo.

Reporte financiero

Este trabajo contó con el apoyo del Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (Proyecto CONAHCYT-SEP-CB-2016-284167) coordinado por ZIZ. También agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONAHCYT) por apoyar los estudios de maestría para CAMR (1151927).

Declaración ética

La Comisión de Bioética de Nayarit, México, aprobó los procedimientos experimentales y los protocolos de manejo para la cría y las pruebas de peces (CEBN number/05/2017). Para la presente investigación se consideraron los criterios del Centro Nacional para el Reemplazo, Refinamiento y Reducción de Animales en Investigación (NC3RS, Reino Unido) y las directrices ARRIVE, utilizando el número mínimo de organismos para las pruebas y análisis (Percie du Sert *et al.*, 2020).

Reconocimientos

Agradecemos a Rafael Nolasco y Oscar Barragán por su apoyo técnico. También agradecemos al Dr. Daniel Espinosa Chaurand (CIBNOR, Tepic) por su asistencia en los análisis de cortisol y glucosa.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Referencias

- Diario Oficial de la Federación [DOF]. (2015). Norma oficial mexicana NOM-016-SAG/PESC-2014, para regular la pesca de lisa y liseta o lebrancha en aguas de jurisdicción federal del golfo de México y mar caribe, así como del océano pacífico, incluyendo el golfo de california índice. https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5402187&fecha=29/07/2015#gsc.tab=0
- Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural [SEDER]. (2021). Norma Oficial Mexicana NOM-016-SAG/PESC-2014. Lisa, especie que alimenta a México. México City: Secretaría de Gobernación. https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5402187&fecha=29/07/2015#gsc.tab=0
- Akbary, P., & Jahanbakhshi, A. (2016). Effect of starvation on growth, biochemical, hematological

- and non-specific immune parameters in two different size groups of grey mullet, *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758). *Acta Ecologica Sinica*, 36 (3), 205–211. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2016.04.008>
- Alfonso, S., Zupa, W., Manfrin, A., Fiocchi, E., Spedicato, M. T., Lembo, G., & Carbonara, P. (2020). Stress coping styles: Do the basal levels of stress physiological indicator is linked to behaviour of sea bream?. *Applied Animal Behaviour Science*, 231, 105085. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2020.105085>
- Arkert, N., Childs, A-R., Duncan, M., Farthing, M., & Potts, W. (2020). Physiological stress response and recovery of an important estuarine fishery species, dusky kob *Argyrosomus japonicus*, after a simulated catch-and-release event. *African Journal of Marine Science*, 42 (3), 339–345. <https://doi.org/10.2989/1814232x.2020.1801505>
- Bordin, D., & Freire, C. A. (2021). Remarkable variability in stress responses among subtropical coastal marine teleost. *Marine Biology*. 168, 122. <https://doi.org/10.1007/s00227-021-03929-5>
- Castanheira, M.F., Conceição L.E.C., Millot, S., Rey, S., Bégout, M.L., Damsgård, B., Kristiansen, T., Höglund, E., Øverli, Ø. & ...Martins C.I.M. (2017). Coping styles in farmed fish: consequences for aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, 9, 23-41. <https://doi.org/10.1111/raq.12100>
- Cowan, M., Azpeleta, C. & López-Olmeda, J. F. (2017). Rhythms in the endocrine system of fish: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 187, 1057–1089. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1094-5>
- Crosetti, D., & Blader, S. (2016). Current state of grey mullet fisheries and culture. In: *Biology, Ecology and Culture of Grey Mullet (Mugilidae)*. Blaber, S.J.M. and Crosetti, D. (Eds.). First edition. CRC Press, (pp.403- 404). <https://doi.org/10.1201/b19927>
- Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca. (2018). *Lisa y Lebrancha, frutos del mar*. CONAPESCA. <https://www.gob.mx/conapesca/articulos/lisa-y-lebrancha-frutos-del-mar?idiom=es>
- Dai, Y., Shen, Y., Guo, J., Yang, H., Chen, F., Zhang, W., ... Li, j. (2022). Glycolysis and gluconeogenesis are involved of glucose metabolism adaptation during fasting and re-feeding in black carp (*Mylopharyngodon piceus*). *Aquaculture and Fisheries*, 9, 2, 226-233. <https://doi.org/10.1016/j.aaf.2022.04.003>
- Fatsini, E., Rey, S., Ibarra-Zatarain, Z., Boltaña, S., Mackenzie, S., & Duncan, N. J. (2019). Linking stress coping styles with brain mRNA abundance of selected transcripts for Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles. *Physiology & Behavior*, 213, 112724. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2019.112724>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations [FAO]. (2024). *The State of World Fisheries and Aquaculture 2024 – Blue Transformation in action*. Rome. <https://doi.org/10.4060/cd0683en>
- Faught, E., & Vijayan M.M. (2018). Maternal stress and fish reproduction: the role of cortisol revisited. *Fish and Fisheries*, 19, 1016-1030. <https://doi.org/10.1111/faf.12309>
- Ferrari, S., Rey, S., Höglund, E., Øverli, Ø., Chatain, B., MacKenzie, S., & Bégout, M-L. (2020). Physiological responses during acute stress recovery depend on stress coping style in European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Physiology & Behavior*, 216, 0031-9384. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2020.112801>
- Guo, H., & Dixon, B. (2021). Understanding acute stress-mediated immunity in teleost fish. *Fish*

- and Shellfish Immunology Reports, 2, 100010. <https://doi.org/10.1016/j.fsirep.2021.100010>
- Henderson, D.W., & Small, B.C. (2018). Rapid acclimation of the cortisol stress response in adult turquoise killifish *Nothobranchius furzeri*. *Laboratory Animals*, 53, 383-393. <https://doi.org/10.1177/0023677218793441>
- Houbrechts, A. M., Beckers, A., Vancamp, P., Sergeys, J., Gysemans, C., Mathieu, C., & Darras, V. M. (2019). Age-dependent changes in glucose homeostasis in male deiodinase type 2 knockout zebrafish. *Endocrinology*, 1, 160(11), 2759-2772. <https://doi.org/10.1210/en.2019-00445>
- Ibarra-Zatarain, Z., Fatsini, E., Rey, S., Chereguini, O., Martin, I., Rasines, I., & Duncan, N. (2016). Characterization of stress coping style in Senegalese sole (*Solea senegalensis*) juveniles and breeders for aquaculture. *Royal Society Open Science*, 3(11), 160495. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160495>
- Ibarra-Zatarain, Z., Morais, S., Bonacic, K., Campoverde, C., & Duncan, N. (2015). Dietary fatty acid composition significantly influenced the proactive-reactive behaviour of Senegalese sole (*Solea senegalensis*) post-larvae. *Applied Animal Behaviour Science*, 171, 233-240. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.08.0007>
- James, D., & Tomas, H. (2023). *Biology and Ecology of Fishes*. John Wiley & Sons, Inc. 111 River Street, Hoboken, NJ 07030, USA. (pp. 560-565), https://books.google.com.mx/books/about/Biology_and_Ecology_of_Fishes.html?id=yMzwAAAAMAAJ&redir_esc=y
- Jiang, D., Wu, Y., Huang, D., Ren, X., & Wang, Y. (2017). Effect of blood glucose level on acute stress response of grass carp *Ctenopharyngodon Idella*. *Fish Physiology and Biochemistry*, 43, 1433-1442. <https://doi.org/10.1007/s10695-017-0383-y>
- Jiménez-Rivera, J., Boglino, A., Linares-Cordova, J., Duncan, N., Ruíz-Gómez, M., Rey, S., & Ibarra-Zatarain, Z. (2022). Characterization of the different behaviours exhibited by juvenile flathead grey mullet (*Mugil cephalus* Linnaeus, 1758) under rearing conditions. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 20(4), 2171-9292. <https://doi.org/10.5424/sjar/2022204-18032>
- Kenari, A. A., Mahmoudi, N., Soltani, M., & Abediankenari, S. (2012). Dietary nucleotide supplements influence the growth, haemato-immunological parameters and stress responses in endangered Caspian brown trout (*Salmo trutta caspius* Kessler, 1877). *Aquaculture Nutrition*, 19, 54-63. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2012.00938.x>
- Kitagawa, A. T., Costa, L. S., Paulino, R. R., Luz, R. K., Rosa, P.V., Guerra-Santos, B., & Fortes-Silva, R. (2015). Feeding behaviour and the effect of photoperiod on the performance and hematological parameters of the pacamã catfish (*Lophiosilurus alexandri*). *Applied Animal Behaviour Science*, 171, 211-218. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.08.025>
- Koolhaas, M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., & Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behaviour and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 23 (7), 925-935. [https://doi.org/10.1016/s0149-7634\(99\)00026-3](https://doi.org/10.1016/s0149-7634(99)00026-3)
- Linares-Cordova, J. F., Rey-Planellas, S., Boglino, A., Jiménez-Rivera, J. A., Duncan, N. J., Rodríguez-Montes de Oca, G. A., & Ibarra-Zatarain, Z. (2024). Flathead grey mullet (*Mugil cephalus*) juveniles exhibit consistent proactive and reactive stress coping styles. *Aquaculture*, 578, 740012. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.740012>
- Madaro, A., Nilsson J., Whatmore, P., Roh, H., Grove, S., Stien, L.H. & Olsen R.E. (2022).

- Acute stress response on Atlantic salmon: a time-course study of the effects on plasma metabolites, mucus cortisol levels, and head kidney transcriptome profile. *Fish Physiology and Biochemistry*, 49, 97-116. <https://doi.org/10.1007/s10695-022-01163-4>
- Mohamadi, M., Bishkoul, G. R., Rastiannasab, A., Khara, H., & Hut, N. (2014). Physiological indicators of salinity stress in the grey mullet, *Mugil cephalus*, Linnaeus, 1758 juveniles. *Comparative Clinical Pathology*, 23, 1453–1456. <https://doi.org/10.1007/s00580-013-1804-7>
- Moraes, G., & de Almeida, L. C. (2020). Nutrition and functional aspects of digestion in fish. *Biology and Physiology of Freshwater Neotropical Fish*, 251–271. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-815872-2.00011-7>
- Øverli, Ø., Sørensen, C., Pulman, K. G. T., Pottinger, T. G., Korzan, W., Summers, C. H., & Nilsson, G. E. (2007). Evolutionary background for stress-coping styles: Relationships between physiological, behavioural and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 31(3), 396-412. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2006.10.006>
- Percie du Sert, N., Ahluwalia, A., Alam, S., Avey, M. T., Baker, M., Browne, W. J., Clark, A., Cuthill, I. C., Dirnagl, U., Emerson, M., Garner, P., Holgate, S. T., Howells, D. W., Hurst, V., Karp, N. A., Lazic, S. E., Lidster, K., MacCallum, C. J., Macleod, M., & ... Würbel, H. (2020). Reporting animal research: Explanation and elaboration for the ARRIVE guidelines 2.0. *PLOS Biology*, 18(7), e3000411. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000411>
- Prakoso, V. A., Kim, K. T., Min, B. H., Gustiano, R., & Chang, Y. J. (2015). Effects of salinity on oxygen consumption and blood properties of young grey mullets *Mugil cephalus*. *Indones. Aquaculture Journal*, 10(2), 143-153. <https://dx.doi.org/10.15578/iaj.10.2.2015.143-153>
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio P-O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365(1560), 4051–4063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- Roychowdhury, P., Aftabuddin, M., & Pati, M. K. (2024). A review on the impact of thermal stress on fish biochemistry. *Aquatic Sciences and Engineering*, 39(2), 121-129. <https://doi.org/10.26650/ASE20231341460>
- Sadoul, B., & Geffroy, B. (2019). Measuring cortisol, the major stress hormone in fishes. *Journal of Fish Biology*, 94 (4), 540-555. <https://doi.org/10.1111/jfb.13904>
- Saleh M. (2008) Capture-based aquaculture of mullets in Egypt. In A. Lovatelli and P.F. Holthuis (eds). *Capture-based aquaculture. Global overview*. FAO Fisheries Technical Paper. No. 508. Rome, FAO. (pp. 109–126). <https://www.fao.org/3/i0254e/i0254e04.pdf>
- Samaras, A. (2023). A Systematic Review and Meta-Analysis of Basal and Post-Stress Circulating Cortisol Concentration in an Important Marine Aquaculture Fish Species, European Sea Bass, *Dicentrarchus labrax*. *Animals*, 13(8) 1340. <https://doi.org/10.3390/ani13081340>
- Samaras, A., Papandroulakis, N., Costari, M., & Pavlidis, M. (2015). Stress and metabolic indicators in a relatively high (European sea bass, *Dicentrarchus labrax*) and a low (meagre, *Argyrosomus regius*) cortisol responsive species, in different water temperatures. *Aquaculture Research*, 47, 3501–3515. <https://doi.org/10.1111/are.12800>
- Schreck, C. B., & Tort, L. (2016). The Concept of Stress in Fish. *Fish physiology*, 35, 1-34. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802728-8.00001-1>
- Schreck, C. B., Tort, L., Farrell, A. P., & Brauner, C. J. (2016). *Biology of stress in fish*. Academic Press. <http://site.ebrary.com/id/11293867>

- Sopinka, N. M., Donaldson, M. R., O'Connor, C. M., Suski, C. D., & Cooke, S. J. (2016). Stress Indicators in Fish: In *Biology of Stress in Fish*. Eds Schreck, C.B., Tort, L., Farrell, A.P. and Brauner, C. Associated Press, pp. 405-462. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-802728-8.00011-4>
- Thomas, P., Woodin, B. R., & Neff, J. M. (1980). Biochemical responses of the striped mullet *Mugil cephalus* to oil exposure I. Acute responses? Interrenal activations and secondary stress responses. *Marine Biology*, 59, 141–149. <https://doi.org/10.1007/BF00396861>
- Tudorache, C., Schaaf, M. J. M., & Slabbekoorn, H. (2013). Covariation between behaviour and physiology indicators of coping style in zebrafish (*Danio rerio*). *International Journal of Endocrinology*, 219(3), 251–258. <https://doi.org/10.1530/joe-13-0225>