

MARC PUIGCERVER

COMPORTAMENT REPRODUCTIU DELS PEIXOS. DEFINICIÓ DE PATRONS I ACCIONS DE COMPORTAMENT

La reproducció és un procés complex a la majoria de les espècies animals; l'home és potser el màxim exponent d'aquesta complexitat, però els peixos com a grup zoològic, són els màxims exponents de diversitat. En un sentit ampli, la reproducció dels peixos abasta des de la manera d'obtenir parella fins a la cura de la descendència, passant per l'obtenció o construcció del lloc de posta i la posta pròpiament dita. Tanmateix, dins del comportament reproductiu podem trobar dues grans tendències: una representant d'una actitud agressiva i una altra de sexual. Els peixos competeixen per diferents recursos en el decurs del seu procés reproductiu. Hi ha una competència intrasexual per a l'obtenció de cònjuges, que es manifesta en una lluita per l'exclusió d'eventuals competidors sexuals. També hi ha competència pels llocs on fer la posta i criar la progènie, essent molt avantatjós monopolitzar aquests recursos que són essencials per a la supervivència i desenvolupament de la progènie¹. Tot això provoca una resposta general inicial agressiva amb pautes de comportament pròpies i que ja han estat descrites en un estudi precedent², per la qual cosa ací no repetirem.

Hom sap que un mascle posseeix la potencialitat de produir descendència més ràpidament que una femella (els gàmetes masculins són energèticament menys costosos que els femenins). Per això, pels mascles, l'èxit reproductiu es troba limitat a l'accés a les femelles; quantes més femelles pugui aconseguir, més gran serà el seu èxit reproductiu³. Això comporta una sèrie d'unitats de comportament reproductiu especialitzades depenents del sexe. Així, són els mascles els qui acostumen a cercar les femelles, iniciar el ball nupcial i lluitar per la parella. S'atreu el company sexual amb senyals especials (normalment visuals) que simultàniament redueixen la por al contacte. L'atracció d'una parella pot venir donada per la presència d'un niu (inversió prezigòtica), com és el cas de la tilàpia *Oreochromis (Nyasalapia) macrochir*; per apèndix (òrgans) especials, com passa al caràcid cua d'espasa *Corynopoma riisei*; i/o l'exercici de pautes de comportament altament estereotipades que inhibeixen la por i estimulen l'instint sexual (generalment pautes de comportament agonístiques). Un cop arribat a aquest punt, la parella necessitarà d'una preparació per la sincronització de la posta (**ball**

nupcial), que s'esdevindrà seguidament en la **posta** mateix. Tot seguit apareixerà en algunes espècies el comportament especialitzat de la **cura** de la descendència (inversió postzigòtica).

1.1. El lloc de posta

Hi ha una gran varietat de formes de preparació del lloc de posta. Hi ha peixos que no preparen cap lloc especial, produeixen ous pel·làgics surants en aigües obertes i sense cap mena de relació amb el substrate. Però també entre espècies que produeixen ous demersals, no es modifica el lloc de posta: els gàmetes són alliberades simultàniament i els ous fertilitzats queden fixats al substrate. En aquestes espècies és primordial la correcta elecció del lloc, determinat per l'apropiada cobertura vegetal o mineral per a la supervivència de la progènie. De totes formes, la majoria dels peixos territorials preparen el lloc de posta, bé netejant-lo i fent-lo apropiat per a la fixació dels ous o bé modificant-lo per aconseguir una major protecció durant el desenvolupament embrionari. Tenint en compte el tipus de modificació de l'entorn, podem classificar aquestes espècies de la següent manera:

Netejadors de substrate: Algunes espècies fan la posta sobre superfícies fermes com roques, pedres o fulles. Abans de la posta, es retira qualsevol resta orgànica o sediment de la zona en concret. El patró de comportament més usual en aquest grup és el **pessic**.

Utilitzadors de refugis: És una forma més especialitzada de protecció de la descendència, caracteritzada per aquells peixos que introdueixen els ous en cavitats naturals, ja fetes, com per exemple les esclertes del substrate (*Notropis spilopterus*) o a les closques de mol·luscs o crustacis vius (*Rhodeus amarus*).

Excavadors de refugis: Alguns peixos preparen el lloc de posta mitjançant l'excavació d'una depressió, dintre de la qual es pondran els ous. Dintre d'aquest grup de peixos podrem trobar quatre modalitats: ous enterrats (alguns ciprínids), ous exposats (centràrquids i cíclids ponnedors), ous amagats i ous transportats (cíclids incubadors⁴).

Constructors de nius: Algunes espècies es preparen per a la posta recollint i engantxant materials per a la construcció d'un niu, on seran dipositats els ous. Els nius poden ésser flotants (Belontiidae) o ancorats (ex.: l'espinós de tres punxes), fets amb restes vegetals, amb bombolles fetes amb secrecions mucoses dels progenitors (ex.: lluitador de Siam, *Betta splendens*) o mixtos (ex.: gurami nan *Colisa lalia*). El niu és vigi-

lat i reparat fins l'eclosió i dispersió de la progènie. Un cop produïda l'eclosió ens trobem en una situació en què és difícil diferenciar entre les pautes de reparació o manteniment del niu amb les de cura parental, ja que constitueixen un únic grup funcional.

1.2. Patrons i accions de comportament associats a la construcció, reparació i manteniment del niu

Excavar (de l'anglès *digging*): Terme general del domini de funció que engloba tot acte pel qual elements del substracte són agafats i transportats fora, de forma que es crea una depressió al territori. En algunes espècies aquest patró es troba ritualitzat en comportaments agressius i/o del ball nupcial. Les tècniques d'excavació són diverses:

arrossegar (de l'anglès *scooping*): Sistema d'excavació; el peix amb la boca oberta empeny pedres amb cops de cua (a l'estil d'una excavadora).

bufar (de l'anglès *blowing*): Sistema d'excavació que consisteix en l'expulsió d'aigua de la boca. En una espècie de damisella (*Pomacentrus leucoris*) aquest patró s'especialitza: el peix recull sorra que és expulsada contra una paret rocosa amb intenció erosiva.

capbussar (de l'anglès *plunging*): Sistema d'excavació que consisteix en què el peix s'orienta de forma vertical amb la boca oberta, accelerant cap el fons i retrocedint amb la boca plena de grava que és expulsada més enllà de la zona de nidificació.

cop de cua (de l'anglès *body and tail digging*): Sistema d'excavació (no confondre amb el patró d'agressivitat del mateix nom²) pel qual el peix colpeja l'aigua amb l'aleta i peduncle caudal en direcció al substracte provocant el desplaçament de la grava.

estirar (de l'anglès *tugging i pulling*): Sistema d'excavació; el peix, tot mossegant una pedra o branca, realitza uns moviments cap enrera fins dipositar el material fora del niu.

palejar (de l'anglès *pectoral-fin digging*): Sistema d'excavació; propi de peixos altament associats al substracte com el cavilat (*Cottus gobio*). Consisteix en el moviment simultani de les aletes pectorals que lleugerament ensorrades en el substracte empenyen cap enfora la grava.

xuclar-escopir (de l'anglès *sucking-spitting*): És el més comú dels sistemes d'excavació en peixos, format per dos patrons de comportament inespecífics combinats; l'animal neda endavant amb els premaxilars distesos, cospant gran quantitat de grava que és transportada fins la frontera del territori i expulsada.

En les espècies constructores de nius podem dividir aquesta activitat en recerca de material i construcció del niu. Dins les activitats de

recerca obviarem aquelles de caràcter general, com ara: **buscar, aproximar-se, mossegar, transportar, separar, trencar, estirar, robar** i ens centrarem en aquelles més especialitzades. Es comprovarà que molts d'aquests patrons són igualment utilitzats en el comportament tròfic:

Circumdar (de l'anglès *circling*): El peix dona voltes al voltant del niu a certa distància per descobrir trencaments.

Estrebar (de l'anglès *jerking*): El peix selecciona el material escollit, el subjecta amb la boca i realitza fortes estirades cap enrera fins a la seva obtenció.

Retòrcer (de l'anglès *twisting*): Un cop seleccionat el material escollit, aquest és subjectat amb la boca, i el peix realitza aleshores un moviment de rosca fins que allibera la peça desitjada.

Tastar (de l'anglès *testing*): El peix recull un fragment vegetal i l'introdueix a la boca fent moviments maxilars, l'escup i el torna a agafar varies vegades fins que l'escup definitivament o bé l'accepta com a material pel niu.

Foragitar (de l'anglès *shovelling*): El peix remou partícules apropiades per a la construcció del niu mitjançant la formació de corrents d'aigua produïdes amb les aletes. El terme anglès *shovelling*⁵ no sembla que hagi estat escollit apropiadament ja que fa referència al concepte de palejar, terme que no sembla escaient a la definició. Aquest terme pot associar-se més aviat a patrons de comportament tròfics.

Els patrons pròpiament de construcció són els següents:

Ancorar (de l'anglès *arrangement*): El mascle fixa el niu amb restes vegetals llargues a elements ambientals fixes.

Bombollar (de l'alemany *Schaumschöpfen*): El mascle es situa obliquament a la superfície amb la boca a la interfase superficial, inhalant aire i aigua amb un moviment de la mandíbula cap endavant, produint petites bombolles. És característic de peixos que fan nius surants amb bombolles o mixtes d'algues i bombolles (ex.: Belontiidae). D'aquest patró en parteix un altre, **atrapar bombolles** (de l'alemany *Blas-senschnappen*) que és una especialització dels patrons mencionats a l'apartat anterior, consistent en agafar les bombolles creades i transportar-les fins al niu.

Empènyer (de l'anglès *nest pushing*): El mascle pressiona matèria vegetal o escuma contra la part exterior del niu amb la boca. No confondre amb l'empenta (patró de comportament agressiu).

Enganxar (de l'anglès *glueing*): El mascle es dirigeix cap el niu i empeny aquest amb els llavis secretant una substància mucosa, aconseguint una major consolidació del niu.

Foradar (de l'anglès *boring*): Eixamplar l'entrada del niu o realitzar més entrades amb vigorosos moviments del cos i comprimint la massa de matèria vegetal amb el bec.

Perforar (de l'anglès *tunnelling*): El mascle entra a la cavitat central del niu i empeny produint un forat de sortida que forma un túnel sencer. Aquest patró únicament ha estat descrit a l'espínol de tres espines (*Gasterosteus aculeatus*)⁷.

Finalment existeixen els patrons de neteja del niu o del lloc de posta que comparteixen tant les espècies netejadores de substrate com d'altres amb comportament reproductiu més evolucionat:

Amorrar (de l'anglès *nosing*): Empènyer la brutícia amb el morro fora de la zona de posta.

Esmussar (de l'anglès *nipping off*): Amb la boca, el peix realitza un o més tancaments ràpids mentre realitza moviments laterals de baixa freqüència amb el cos.

Fregament (de l'anglès *skimming*): Suau moviment ondulant del cos per sobre del substrate de curta durada i sobre un punt determinat.

Picar (de l'anglès *picking, nipping, grasping, moutbing* o *nibbling*): El peix es dirigeix cap un punt del substrate en concret amb la boca oberta i el rossega amb la part interior dels llavis. En ocasions agafa peces grans o aspira material detrític. Durant aquesta activitat, el cos del peix vibra o tremola vigorosament.

Ventilar (de l'anglès *fanning*): Neteja del lloc de posta amb cops d'aletes pectorals o caudal. Aquest patró de comportament també es dona durant la cura parental amb una funció d'oxigenació dels ous o de les larves.

2.1. El festeig

Es podria definir com un sistema de comunicació reproductiu heterosexual que dona com a resultat la posta. El festeig permet la coordinació temporal i espacial de l'apariament, facilita la identificació de l'espècie i del sexe, redueix les tendències agonístiques o de predació i promou l'excitació sexual⁶. Actualment, alguns autors afirmen que el festeig permet als individus valorar la qualitat de la seva parella potencial i exercir una selecció, possibilitant així un augment de l'èxit reproductiu⁷. L'elecció de parella es basa en allò que la possible parella ofereix per l'èxit en l'obtenció de descendència⁸. Hi ha molts factors que determinen l'èxit reproductiu i els criteris per l'elecció de parella varien amb el sexe de l'individu i amb el sistema reproductiu de l'espècie. En el cas d'espècies monogàmiques, tots dos sexes han d'ésser selectius

malgrat que l'elecció no es basi en els mateixos criteris. Com que cada membre de la parella té únicament un company, aquest ha de posseir les màximes qualitats possibles. Exemples de selecció de parella són: femelles grans i fecundes, femelles verges o amb poques copulacions (família Poeciliidae: vivípars), mascles grans amb nius ben situats, mascles que cuiden d'ous...⁹. Això permet confirmar les observacions d'alguns autors que han constatat que malgrat ésser els mascles els que generalment duen la iniciativa durant el festeig, en cas de poblacions on la relació sexual és netament favorable a les femelles, aquestes han dut la iniciativa del festeig.

La fase del festeig no té la mateixa importància ni la mateixa durada en les diferents espècies de peixos. De vegades és aparentment simple i de curta durada; generalment, però, és complexa i perllongada, encobrint-se amb comportaments que pertanyen a fases de construcció del niu o de posta. Tenim alguns clars exemples a la família dels cíclids: a les espècies polígames del gènere *Apistogramma*, el festeig és curt i simple, amb una durada aproximada de 30 minuts, amb una clara funció d'identificació, estimulació i sincronització amb la parella; a l'altre extrem es troben dues espècies típicament monògames del gènere *Cichlasoma*: *C.citrinellum* i *C.zaliosum*, que requereixen no menys de quatre dies de festeig abans de l'apariament. Un cas curiós és el del cíclid ponedor *Tilapia zilli*, que no fa ús obligat del niu com a lloc de posta; més aviat sembla que la creació de depressions és mutuament estimulants per la parella i que la seva creació forma part d'un perllongat festeig.

Des d'un punt de vista de motivació, la durada del festeig depèn de la força de les tendències agonístiques en comparació amb les tendències sexuals. Així, en moltes espècies agressives, el festeig es divideix en dues fases diferenciades: festeig inicial i festeig terminal. Els patrons motors inicials del festeig són semblants, dintre de cada espècie, als característics del comportament agonístic. Trobem per tant els elements descrits en un treball anterior²: exhibició lateral, exhibició frontal, exhibició perpendicular, caparrada, cop de cua, moure la cua, curvatura sigmoide, pessic, combat bucal, mossegada, lluita circular, persecució, esquivada i positura de submissió. Aquests patrons de comportament ritualitzats tenen una doble funció: la primera és la de transformar un estat emocional agonístic¹⁰ en un altre de sexual i la segona és la de valorar la mida relativa de dos possibles candidats a l'apariament de cara a la seva elecció (de la mateixa manera que l'exhibició lateral agressiva permet valorar la mida respectiva de dos mascles en un encontre agressiu, també l'exhibició lateral sexual permetrà avaluar a una femella la mida relativa de dos mascles). Els patrons de com-

portament de festeig terminal són tots aquells relacionats directament amb un comportament sexual. En molts casos aquests patrons coincideixen quant al terme (ex.: picar) amb patrons propis de preparació del lloc de posta o amb l'apariament, essent la mateixa definició però amb unes funcions i temporalitat diferents.

2.2. Patrons i accions de comportament de festeig

Acariciar (de l'anglès *contacting, nibbling, nipping, nuzzling*): Mentre la femella neda poc a poc, el mascle s'aproxima fregant la part genital de la femella amb el seu morro, i en alguns casos el cap. No confondre amb apunyejar, que seria un patró agressiu, mentre que aquest és un patró d'inducció a la posta. També s'ha descrit com a comportament de posta o inseminació. Un cas molt particular és el descobert recentement per Kohda *i altres* (1995)¹¹ en l'escombriaire (*Corydoras aeneus*), la femella del qual veu l'esperma de la zona genital del mascle; els espermatozoides travessen el digestiu de la femella i van a parar a un sac reproductiu de la zona ventral de la femella on els òvuls són fertilitzats.

Apunyejar (de l'anglès *pummelling*): El mascle s'aproxima primerament a poc a poc per després embestir la femella colpejant-li el cap amb la boca. Encara que és un patró agressiu (festeig inicial), aquest únicament es dona en la fase reproductiva. Podria ésser classificat com un tipus de càrrega.

Atreure (de l'anglès *luring*): El mascle plega totes les seves aletes i encarant la femella es mou lleugerament cap endavant i cap enrera amb una intenció clara d'invitació (veure positura d'invitació).

Baixar en picat (de l'anglès *dipping*): Consisteix en una capbussada i pujada vertical sincronitzada de la parella.

Brandada gonopodial (de l'anglès *gonopodial swinging*): Moviment del gonopodi (òrgan reproductiu característic dels mascles de la família Poeciliidae) endavant, formant un angle de 90° amb el cos o bé enganxat al ventre amb rotació d'aquest en uns 360°.

Copet cefàlic (de l'anglès *headflicking*): El mascle marca una pausa i encarant lateralment la femella, fa un ràpid moviment lateral d'intenció amb el cap.

Corbament (de l'anglès *arching, curving, arcing, c-display, u-bending*): El cos és corbat al llarg de l'eix longitudinal, amb el cap i la cua apuntant cap a l'oponent en els mascles i en sentit contrari en les femelles, exposant-se l'obertura urogenital. Aquesta postura ha estat definida per alguns autors com comportament de posta. És també un

patró de comportament agressiu, però encara que els dominis físics són similars, la funció és marcadament diferent.

Curvatura sigmoide (de l'anglès *sigmoid display, s-curving, sigmoid arching, belly display, s-shaping*): És un patró ja descrit com agressiu, encara que durant el festeig és més específic. El cos del mascle es doblega adoptant una forma de S amb la part ventral dirigida cap a la femella i el cap en altre direcció, oferint el ventre amb la seva màxima superfície. També poden desenvolupar aquest patró les femelles. Aquesta postura ha estat definida per alguns autors com comportament de posta.

Donar voltes (de l'anglès *wheeling*): La femella neda en cercles estrets al voltant del mascle, una mica per sobre d'aquest, amb el cos lleugerament corbat, mostrant la zona genital. Hi ha un patró de comportament de posta descrit en el "gupi" que s'anomena igual, en el qual és el mascle i la femella que fan cercles tancats.

Empenteta (de l'anglès *nudging*): El mascle inclina lleugerament el cos cap el substracte nedant amb aquesta postura d'una manera exagerada cap a la femella, mirant de fregar la zona latero-ventral o el peduncle caudal de la femella amb el morro. No confondre amb l'empenta de comportament agressiu que ve a ser una càrrega de gran intensitat.

Encerclar (de l'anglès *t-circling*): El mascle comença a maniobrar al voltant de la femella mentre aquesta manté una orientació perpendicular amb el costat del mascle. També s'utilitza aquest terme per a l'acció de les femelles de donar voltes al voltant del niu. Es dona un patró de festeig semblant, definit al comportament agressiu (lluïta circular), en què la parella es persegueix mutuament de forma circular.

Espasme cefàlic (de l'anglès *jerking, twitching, head-jerking*): Lenta sacsejada de la meitat anterior del cos o del cap. Aquest terme ja ha estat definit com a patró d'agressivitat i correspon als mateixos dominis físics, encara que la funció és en aquest cas de sincronització d'altres patrons de festeig.

Rissar (de l'anglès *looping*): El mascle es col·loca davant la femella i realitza figures en forma de vuit-oval perpendicular al pla mig de la femella.

Fregar (de l'anglès *chafing*): La femella s'aproxima al mascle i frega la part lateral del seu cos amb la d'aquest.

Guiar al niu (de l'anglès *leading to nest, steering*): Terme del domini de funció descrit en mascles. Qualsevol activitat que clona com a resultat el mascle nedant cap el niu, seguit d'una femella receptiva. Una forma estereotipada de guiar el niu es l'anomenat **moviment de serp** (*snake movements*) del mascle. De vegades és el mascle que provoca una resposta estereotipada en les femelles, fent que aquestes s'apartin

davant la seva proximitat amb moviments espirals o en curvatura en direcció al centre del territori (s'ha descrit amb les espècies *Cyprinodon rubrofluviatilis* i *Tropheus duboisi*).

Inclinar-se (de l'anglès *tilting*): És un patró d'invitació. El mascle o la femella neden enrera o endavant de forma lateral cap a la parella amb moviments de voga. Alguns autors el defineixen com a patró de posta.

Inclinar el cap (de l'anglès *hammering*, *nodding*, *head-nodding*, *head-bobbing*): És una sacsejada del cap en un pla vertical. Ho poden desenvolupar tant les femelles com els mascles.

Lliscar (de l'anglès *gliding*, *sidling*): El mascle es gira per encarar a la femella i realitza una progressió frontal o una mica cap el costat d'aquesta propulsant-se amb les aletes caudal i pectorals, sense fer servir ondulacions laterals del tronc, pròpies de la natació normal. Les femelles dels gupis (*Poecilia reticulata*) també desenvolupen aquest patró de comportament. Alguns autors han definit aquest patró com a propi de la posta.

Pasturar (de l'anglès *herding*): El mascle es manté en una posició posterolateral respecte la femella, entre aquesta i el territori intentant dirigir-la. La resposta típica de la femella és la de fer freqüents moviments de fugida del mascle.

Pellucar (de l'anglès *pecking*, *nipping*): És el mateix moviment que es realitza quan s'absorbeix menjar del substracte, però en lloc de tenir una funció tròfica, és una pauta que serveix per a sincronitzar el festeig.

Planar (de l'anglès *hovering*, *slow rising*): El cos del mascle s'inclina uns 30º amunt, mantenint una posició on el morro es troba just a sota o en semi-contacte amb la zona abdominal de la femella. És el patró precursor d'acariciar. També s'ha descrit en femelles.

Positura d'invitació (de l'anglès *invitation to nest posture*): Terme del domini de funció descrit en mascles de certes espècies de la família Belontiidae. En general, el cap s'inclina lleugerament amunt respecte de la resta de l'eix longitudinal del cos mostrant el coll. S'ha descrit igualment en femelles del cíclid *Herotilapia multispinosa*.

Punyir (de l'anglès *dorsal pricking*): El mascle desplega els seus radis espinosos dorsals i maniobra fins a situar-se sota la femella, movent-se aleshores cap amunt com si volgués punxar el seu ventre amb les espines. Aquest patró de comportament tant sols s'ha descrit en l'espinós (*Gasterosteus aculeatus*).

Rasar (de l'anglès *skimming*): El mascle o la femella freguen el substracte amb la seva zona abdominal.

Recular (de l'anglès *backing*): El mascle s'aproxima a la femella nedant enrera, amb l'aleta caudal per davant. També la femella executa aquest patró.

Sacsejar el cap (de l'anglès *head-shaking*, *nose-wagging*, *snout-*

shaking): El mascle, situat sobre el niu mou el cap de costat a costat a pocs centímetres del morro de la femella mentre belluga el cos amb ajuda de les aletes pectorals, anal i caudal.

Salt senyalitzador (de l'anglès *signal jumping*): El mascle neda cap amunt des del substracte fins a un grup de femelles properes, retornant ràpidament al punt de partida. Té una funció de senyalització de presència. El patró és semblant a baixar en picat descrit anteriorment però en aquest cas només ho fa el mascle. S'ha descrit en diverses espècies de Pomacèntrids entre les que es troba la castanyola mediterrània (*Chromis chromis*).

Seguir (de l'anglès *following*): Els mascles d'espècies amb fecundació interna, realitzen actes de seguiment intentant fertilitzar femelles. En femelles, és el patró de resposta al corresponent dels mascles de guiar al niu.

Tremolor (de l'anglès *quivering, vibrating display, jolting, shivering*): Sacsejades laterals del cos d'alta freqüència des del cap a la cua. Aquest terme ja ha estat definit com a patró d'agressivitat i correspon als mateixos dominis físics, encara que la funció és diferent. Hi ha una modalitat exclusiva dels ciclids i és la de fer tremolar només les aletes. S'ha descrit en comportament de posta com a patró simultani a l'expulsió de l'esperma (*trembling*).

Vagarejar (de l'anglès *meandering*): La femella es deixa veure nedant a poc a poc en la zona mitja de l'aigua o prop de la superfície, canviant de direcció freqüentment sense cap propòsit fixat. És un comportament similar al patró de territorialitat d'algunes espècies o errabundeig¹².

Voltejar (de l'anglès *fluttering*): el mascle inclina el seu cos lateralment entre 20 i 40°, exhibint al màxim les aletes i nedant ràpidament vers la femella. Al xifus espasa (*Xiphophorus helleri*), aquest terme s'ha descrit com a l'acció de posar-se perpendicular a la paret d'un aquari, nedant lateralment o amunt i avall, com si es volgués sortir de l'aquari¹³, però no ho considerarem ací com un comportament social.

Zigzaguejar (de l'anglès *zigzagging*): el mascle s'aproxima a la femella fent canvis bruscs de direcció a dreta i esquerra travessant el propi territori. De vegades aquesta progressió finalitza amb un sobtat salt cap a la femella (*zigzag jumping*). Igualment s'ha descrit en femelles de madrilletes (*Rutilus*) per inhibir l'agressivitat dels mascles.

3.1. La posta o la inseminació

Aquesta és conceptualment la fase reproductiva per excel·lència. En aquest grup s'inclouen tots aquells comportaments relacionats amb

la fecundació externa dels òvuls en les espècies ovulíparas i amb la introducció de l'esperma dins el porus genital de les femelles en les espècies ovíparas, ovovivíparas i vivíparas¹⁴. Es parla d'introducció d'esperma i no de fecundació car les femelles de les espècies amb fecundació interna poden manipular l'espermatòfor (paquet d'esperma) de forma que la fecundació dels òvuls es pot produir mesos després de la introducció dels gàmetes masculins. La posta es troba situada temporalment darrera del festeig, però en el cas d'individus amb estratègies reproductives alternatives¹ suposa el primer contacte mascle-femella. Com ja s'ha comentat a l'apartat anterior, és difícil diferenciar en ocasions si un comportament pertany a una fase del festeig o a la posta, depenent de la perspectiva dels investigadors i l'espècie estudiada. Per això, en alguns casos, es farà referència a patrons definits com a comportaments de festeig.

3.2. Unitats de comportament de posta o d'inseminació

Abraçar (de l'anglès *clasp*ing, *squeezing*): El mascle corba el seu cos i comença a envoltar gradualment la femella apretant-la.

Acorralar (de l'anglès *corralling*, *waltzing*): Comportament de dos components; el mascle realitza una natació endavant i enrera procurant limitar els moviments de la femella. S'ha descrit com a tàctica reproductiva alternativa al gènere *Xiphophorus* (Poeciliidae) que culmina amb una burxada gonopodial a la femella. Alguns autors descriuen aquest comportament més per la seva forma ("*waltzing*") que per la seva funció, que és la que s'ha adaptat al patró definit.

Atrapar (de l'anglès *snapping*, *fin-nibbling*, *grasping*): La femella, després de dipositar els ous sobre el substracte els recull amb la boca i mossega l'ocel que el mascle té dibuixat a l'aleta anal, produint-se aleshores la fertilització dintre la cambra bucal de la femella¹⁵.

Balanceig (de l'anglès *wobbling*, *jumping*): Natació exagerada amb amples moviments laterals del cos produïts un instant després de la copulació o la posta.

Burxada gonopodial (de l'anglès *gonopodial thrusting*, *rape*, *sneak copulation*, *steal copulation*, *ambushing*): Consisteix en intents de copulació dels mascles sense el consentiment de la femella (violació), mitjançant la introducció del gonopodi masculí a l'interior del porus genital de la femella. És una estratègia reproductiva alternativa exclusiva i molt estesa a la família Poeciliidae; tant, que en moltes espècies és l'única forma de reproducció reconeguda. Aquest patró de comportament s'ha anomenat així per la descripció de la seva acció més

que per la finalitat d'aquesta, davant la crítica que Estep i Bruce (19-81)¹⁶ varen fer sobre el concepte antropocèntric del concepte de violació en animals.

Caparrades (de l'anglès *bullying*): Dos mascles es situen a banda i banda de la femella, executant petits cops laterals amb el cap sobre la zona ventral anterior d'aquesta. Té una funció d'estimulació d'expulsió dels òvuls. No confondre amb el comportament agressiu descrit en un altre treball.

Cobrir (de l'anglès *wrapping*): Amb la seva aleta anal, el mascle arreplega la de la femella, deixant ambdues obertures genitals juntes.

Col.locar (de l'anglès *pushing and ramming*): Definit per la seva finalitat consisteix en copets que es donen mascle i femella per a situar-se mutuament sobre els ous.

Copular (de l'anglès *copulation*): La punta del gonopodi o una estructura sexual modificada s'introdueix dins el porus genital femení. Hi ha un sistema de transferència gamètica invers en algunes espècies de peixos agulla i caballets de mar, on la femella introdueix un tub ovopositor prènsil en un sac ventral del mascle, on es suposa que es dona la fertilització.

Espasme (de l'anglès *jerking*): Des d'una postura de curvatura sigmoide o d'una abraçada, es produeix una contracció en forma d'ona que recorre el cos i inverteix la postura de la curvatura. Generalment es produeix simultàniament amb l'alliberament de l'esperma. En peixos de fecundació interna, es produeix posteriorment a la copulació i s'associa a la transferència de l'espermatòfor. No confondre amb el comportament agressiu o el de festeig; espasme cefàlic.

Estremiment (de l'anglès *trembling*): Es produeix una convulsió generalitzada del cos masculí en el moment de l'ejaculació.

Llançar-se (de l'anglès *darting*): El mascle carrega envers una femella. Encara que es tracti d'un comportament inespecífic, és important definir-ho ja que forma part de l'estratègia reproductiva alternativa dels Pecílids i desenvolupa respostes específiques de les femelles.

Planar (de l'anglès *hovering, spawn resting, swimming inhibition*): Terme emprat per definir un comportament de festeig. En aquest cas, l'acció passa després de la posta i la inseminació dels òvuls, moment en què disminueixen la freqüència i amplitud dels moviments operculars i de les aletes pectorals. Generalment la parella cau lentament cap el fons.

Posta (de l'anglès *laying*): Patró de comportament del domini de funció que consisteix en l'expulsió dels ous sobre una superfície preparada.

Pseudo-posta (de l'anglès *skimming, pseudo-laying, pseudo-spa-*

wning): Amb un moviment de posta, els peixos es col·loquen amb els seus ventres o tubs ovopositors sobre el lloc de posta, romanent en aquesta posició durant uns segons. Aquest comportament sembla associat a la neteja del substracte i es dona generalment entre dues sessions de posta consecutives. És un comportament igual que rasar, definit durant el festeig, però el context és diferent.

Punteig (de l'anglès *dotting*): Es refereix de forma figurativa als continuats i breus desplaçaments (una distància menor de dues vegades la seva mida) cap endavant d'una femella, davant el seguiment d'un mascle envers ella.

Tombar-se (de l'anglès *rolling over*): La femella, abraçada pel mascle, és girada de forma que el porus genital és dirigit cap a la superfície. Es dona en espècies els ous de les quals són més lleugers que l'aigua (ex: Família Belontiidae).

4.1. La cura parental

Es defineix com una contribució no gamètica que directament o indirectament contribueix a la supervivència i a l'èxit reproductiu de la descendència. Aquesta definició inclou les activitats preposta com la construcció del niu, neteja del substracte o ambdues. De totes maneres, aquestes activitats de prefertilització s'han tractat en un apartat anterior per la seva pròpia especificitat i trobar-se temporalment separada de les activitats de post-fertilització. Així, el que tractarem en aquest capítol són les activitats que desenvolupen un o els dos progenitors un cop finalitzada la posta, que contribueixen a la supervivència de la progènie. Dues són les funcions principals d'aquestes activitats: l'estimulació del creixement i desenvolupament larvari, i la protecció front dels depredadors. Entre els teleostis, la cura parental dels ous o dels alevins es dona al 16% de totes les famílies que es reproduïxen al mar, però un 57% de les famílies que es reproduïxen a les aigües continentals cuiden de la seva descendència. Segons el grau de cura que els progenitors ténen de la pròpia descendència, es poden fer tres grans grups, reunint les classificacions que en el seu temps varen fer Balon (1975) i Barlow (1984)¹⁷.

No guardadors: Els òvuls són fertilitzats externament i els zigots no són cuidats o portats per cap dels progenitors.

Guardadors: Els zigots són cuidats a través d'un comportament especialitzat per un o els dos progenitors. Aquests comportaments no només es refereixen a actes agressius envers possibles enemics sinó que inclouen oxigenació, neteja, humidificació de la posta i retirada d'ous

infèrtils o infectats. Els zigots poden ésser moguts pels pares, però no són transportats contínuament durant cap període d'aquesta fase.

Incubadors: Els zigots són transportats almenys durant una part del cicle embrionari per un o els dos progenitors. Hi ha dos tipus d'incubadors: a) incubadors externs: els zigots són transportats per fora de la cavitat corporal, sobre la superfície del cos o en cavitats en contacte amb l'exterior com la boca o en òrgans o estructures externes especials; b) incubadors interns: els ous són fertilitzats internament i els zigots es desenvolupen a l'interior de l'aparell reproductiu de la femella.

Segons quin sigui el progenitor que es fa càrrec de la descendència es poden trobar tres tipus de cures: a) monògama (biparental)¹⁸: parelles amb un vincle de llarga durada. Són espècies biparentals en les quals els dos progenitors són capaços de realitzar totes les activitats de cura, encara que de vegades existeix alguna mena d'especialització. En general, però especialment durant els primers estadis de desenvolupament, les femelles s'ocupen més de les activitats d'atenció per les cries, mentre que els mascles s'encarreguen de tasques més relacionades amb la defensa del territori (Cichlidae)¹⁹. b) paterna: quan la cura de la descendència recau exclusivament en el mascle. Es dóna en espècies on la cura es limita a la fase d'ous. c) materna: quan la cura de la descendència recau exclusivament en la femella. Es troba associada amb cicles reproductius curts. El més interessant és que algunes espècies poden presentar tant cura biparental com monoparental tot depenent de les circumstàncies. El comportament dels progenitors cap a la seva descendència depèn de l'estratègia general de l'espècie però es troba influït per l'entorn ambiental: quan el risc de predació és alt, algunes espècies monògames han creat situacions colonials (comportament de rotllana). Com que els mascles són capaços de produir esperma en quantitats suficients més freqüentment que les femelles, la poliginia és freqüent. La deserció del mascle o un sistema de reproducció poligínic permeten l'increment del rendiment reproductiu dels mascles mitjançant la poligàmia, quan les condicions que han permès l'evolució de la monogàmia o la cura biparental es relaxen. Per exemple, en una població que tingui una relació sexual mascle-femella que tendeixi al sexe femení, els mascles es veuran animats a desertar de la seva parella i trobar-ne una altra. Davant d'una deserció, la femella ha de decidir si continua amb la descendència o bé si l'abandona, seguint els mateixos criteris "econòmics" que el mascle.

És evident que la cura parental influeix en la supervivència i l'èxit reproductiu de la descendència. Quan s'han realitzat experiments de retirada del mascle en parelles biparentals (Dominey 1981, Keenleyside 1983, Smith 1991)²⁰ s'ha produït la dràstica reducció de la supervivència

dels ous. Quan ha estat la femella la retirada, aquesta pèrdua ha estat més petita fent apreciar que evolutivament el mascle és l'individu més prescindible. També es va modificar artificialment la proporció sexual; quan hi havia un excés de femelles, els mascles acostumaven a desertar; quan hi havia un excés de mascles, les femelles no desertaven (els mascles fertilitzen com més òvuls millor, mentre que les femelles maximitzen el nombre d'òvuls que poden produir i ésser fertilitzats). Nombrosos estudis indiquen que com més gran (en edat i nombre) és la descendència, més vigorosament defensen els progenitors les seves cries. Així, si un grup de cries és particularment gran (un gran nombre de supervivents), el mascle farà millor de continuar pujant-la i no abandonar la seva actual parella i fins i tot utilitzar-la per a futurs cicles reproductius. Pel contrari, una baixa motivació de cura parental en els mascles d'espècies biparentals pot provocar actes de canibalisme de la pròpia descendència, relacionada amb el baix èxit reproductiu d'aquests. Un cop s'ha arribat al punt en què les cries són independents i tenen possibilitats d'escapar a la predació per si mateixes, els beneficis d'una continuació de la cura van disminuint. Com cal suposar, també en aquesta fase reproductiva, els peixos han establert estratègies alternatives evolutivament justificades a nivell d'espècie o a nivell individual. És l'anomenada **cura aloparental**, és a dir, la cura de descendència no pròpia. Podem trobar diferents estratègies:

Segrest: Els progenitors busquen activament altres parelles amb cries per a incrementar el nombre de descendència pròpia. Les cries són monopolitzades per la parella més agressiva, que desplaça o fa fugir d'altres. L'avantatge evolutiu es basa en l'efecte de dilució davant la predació: quantes més cries pugui tenir una parella, menys possibilitat hi ha que els depredadors es mengin les pròpies. Si a més, les cries adoptades són més petites i/o vulnerables, l'avantatge de l'efecte resulta encara més positiu.

Exportació: Els progenitors transfereixen activament les seves cries a altres adults amb descendència pròpia, transportant-les amb la boca i foragitant-les sobre un grup de cries alienes. Es pot donar a nivell de parelles (*Cichlasoma nigrofasciatum*), com a estratègia alternativa de buscar parelles de la seva espècie per a encolomar-los el "paquet", o també com a estratègia reproductiva única de l'espècie (estratègia del cucut), la qual busca una parella d'una altra espècie a qui encolomar la pròpia descendència (*Perissodus microlepis*, *Xenotilapia flavipinnis*). La cura de la descendència és energèticament costosa, minva les reserves energètiques corporals, retarda l'oportunitat de tornar a reproduir-se i augmenta el risc d'ésser depredat. Per tant, hi ha un benefici obvi en la reducció d'aquest cost sempre que les cries tinguin una possibilitat raonable de supervivència amb pares aliens.

Cessió: Només descrita en el cavilat (*Cottus gobio*). Els mascles dominants abandonen el niu en el que han post per a buscar-ne un de nou i tornar a reproduir-se. Els mascles subdominants es fan càrrec del niu i de la posta, la qual cosa inclou neteja i protecció. Els ous es tornen tant durs a les poques hores de la posta que aquests difícilment podran ésser consumits pel nouvingut. El nou inquilí provarà de pondre en aquest niu. L'avantatge per aquest últim és l'accés a un niu i la millor probabilitat de reproduir-se, doncs un mascle amb ous o desenvolupant una tasca de cura parental és reproductivament més atractiu per les femelles.

Inclusió independent: Les cries abandonades poden unir-se individualment a un altre grup de cries vigilades després de la separació dels seus pares.

Confusió: Dues parelles amb la seva respectiva descendència s'apropen massa i acaben per unir-se. Al separar-se, una part segueix el grup equivocant, donant com a resultat una adopció recíproca. Això pot tenir lloc en espècies sense territoris estables o bé com a conseqüència de la lluita fronterera de dues parelles veïnes.

4.2. Unitats de comportament associats a la cura parental:

Adollar (de l'anglès *spouting, jetting, opercular aeration*): Els mascles dels Belontiids, després d'inspirar aire a la superfície es dirigeixen sota el niu i desprenen una gran quantitat de petites bombolles d'aire per darrere l'opercle, oxigenant el niu. No confondre amb bombollar, que és un patró de construcció del niu.

Alertar (de l'anglès *warning*): Hi ha molts senyals d'alarma dirigits a les cries, específics per a cada espècie. Generalment es produeix un ràpid sacseig lateral del cap o del cos, o bé la ràpida pujada i baixada de les aletes (*fin-flickering, fin-jerking, fin-spreading*). Per a ésser eficient, un senyal d'alarma ha de ser conspicu, així cada espècie utilitza aquella part de cos més acolorida i evident per l'avís (generalment s'utilitzen les aletes, el coll o la boca).

Alimentar (de l'anglès *foraging*): El progenitor pren una peça de menjar, l'esmicola i l'escup en direcció a les cries.

Batiment (de l'anglès *anal fin beating*): L'aleta anal és moguda per assegurar la fertilització dels òvuls i per empènyer els ous a la profunditat de la massa d'algues.

Boquejar (de l'anglès *mouthing*): Encara que molts autors utilitzen aquest terme com a mastegar, ací definirem *mouthing* com l'activitat de neteja dels ous amb la boca sobre el substracte, proporcionant-los una estimulació tàctil i una ajuda per sortir de l'ou en el moment de l'eclosió.

Contactar (de l'anglès *contacting*): El progenitor frega amb una part del seu cos (generalment l'aleta anal) la massa d'ous per a protegir-los amb la deposició d'una baba.

Encastar (de l'anglès *embedment*): El mascle, amb una posició perpendicular al niu, mou els ous embotint-los entre la matèria vegetal i les bombolles.

Enrotllar-se (de l'anglès *coiling*): Es dona en espècies que ponen en zones intermareals. El progenitor envolta la massa d'ous amb el seu cos tot vigilant-los i reduint la exposició a l'aire al mínim.

Escombrar (de l'anglès *tail-sweeping*): L'aleta caudal es mou sobre els ous, amb el cos orientat verticalment.

Esquitxar (de l'anglès *splashing*): El progenitor neda periòdicament a la superfície per sota de la massa d'ous (ous enganxats sota la superfície d'una fulla aèria), corva el seu cos en una positura sigmoïdal i ràpidament es dona la volta dirigint aigua cap a la massa d'ous amb la cua. Aquest comportament reproductiu només es coneix en mascles del caràcid brufador (*Copeina arnoldi*)²¹.

Estremiment (de l'anglès *shudering*): És un tipus de **ventilació**: el progenitor realitza ondulacions a gran ritme que produeixen cops laterals de l'aleta caudal. Per resistir el lògic moviment cap endavant, s'estenen i bateguen les aletes pectorals. Té una funció de neteja i ventilació de la massa d'ous.

Excavar (de l'anglès *fin-digging*): El progenitor fa un contacte ventral amb el substrate movent bruscament les aletes pectorals i caudal al temps que roman estacionari, aixecant partícules del terra que serveixen per alimentar a la progènie.

Expellir (de l'anglès *ejection, spitting, plastering*): Els ous o larves són escupits de la boca en direcció al niu o al centre de la mola de cries.

Inhalar (de l'anglès *inhaling*): Després d'un senyal d'alarma, el progenitor roman amb la boca oberta i les cries es precipiten a l'interior de la cavitat bucal en qüestió de dècimes de segon.

Liderar (de l'anglès *leading*): Moviment enrera del progenitor amb continues sacsejades per atreure i fer-se seguir per les cries.

Mastegar (de l'anglès *chewing, chuming, mumbling, gargling, rolling, probing, testing, swallowing*): En general són moviments de masticació que serveixen per tastar els propis ous o larves recent eclionades i menjar-se aquelles que no són viables, retornant al lloc les que es troben en bon estat. En espècies d'incubació bucal, això comprèn la ràpida protractilitat del premaxilar simultàniament amb el tancament de la boca, passant els ous a la part anterior d'aquesta. És una activitat de neteja i aireació, ja que amb aquest moviment passa un corrent d'aigua fresca que ventila i oxigena els ous o les larves. Tanmateix, també serveix per prevenir la disrupció d'un correcte desenvolupament causat per l'assentament dels lípids pesants del rovell en

una zona del l'ou per manca de rotació d'aquest.

Moviment de crida (de l'anglès *calling movement*): Hi ha tants moviments de crida a les cries com espècies incubadores existeixen. El més usual és la inclinació del cos amb el cap cap avall i la boca a nivell del substrate i a prop de les cries, seguit d'una ràpida successió d'apertures i tancaments de la boca. Encara que és un senyal d'alarma, es distingeix per la resposta de les cries, que en aquest cas consisteix a introduir-se dins la cavitat bucal del progenitor. La resposta de les cries enfront d'un senyal d'alarma inespecífic és **descansar**²².

Planar (de l'anglès *bovering, aerating*): Manteniment d'una postura horitzontal estacionària per sobre dels ous amb un moviment rítmic de les aletes amb la conseqüent producció de corrent d'aigua. L'aleta caudal colpeja lentament l'aigua i les aletes pectorals contrasten el moviment endavant.

Refusar (de l'anglès *refusal*): Manteniment de la boca tancada mentre els alevins neden al voltant d'aquesta.

Rescatar (de l'anglès *retrieving, spitting, collecting, picking, spe-wing*): El progenitor protrusionant les mandíbules, absorbeix l'ou o larva amb la boca per expel·lir-lo seguidament al centre del niu. Un acte de rescat es pot dividir en cinc components: absorbir els ous o larves, nedar cap el niu, fer una pausa, orientar-se i **expel·lir** els ous o larves amb un fort moviment mandibular²³.

Sotragueig (de l'anglès *jolting*): El cap del progenitor és mou lateralment, i una ràpida ondulació travessa el cos de cap a cua, mentre que les aletes pectorals s'utilitzen a modus de fre. Té una funció de reclam cap a les cries.

Tossir (de l'anglès *coughing*): És un moviment semblant a l'estossec humà. Myrberg (1965) i Oppenheimer (1970) utilitzen aquest terme com a sinònim d'**expel·lir**²⁴. En general, és un senyal d'alarma utilitzat pels progenitors per **alertar** la progènie. També existeix com unitat de comportament no social amb una funció de neteja de les brànquies.

Ventilar (de l'anglès *fanning*): el progenitor es situa prop de la massa d'ous i dirigeix un corrent d'aigua sobre aquesta amb el moviment de les seves aletes pectorals, ventrals, anal o caudal, de forma que aquests ous són ventilats i netejats. És el mateix patró de comportament que el definit per la neteja del niu. Es diferencia de **planar** en què aquest és un moviment passiu de manteniment del progenitor aprofitat per a la ventilació dels ous, mentre que ventilar és un moviment actiu amb un ritme més fort.

Marc Puigcerver

Universitat Autònoma de Barcelona

NOTES

¹ La majoria de les espècies sino totes, desenvolupen estratègies reproductives alternatives. La monopolització de recursos pot ésser superada de dues formes: els mascles obtenen les femelles d'altres mascles que han invertit energia per a la seva adquisició o bé miren de parassitar la fertilització. La primera opció l'escullen aquells individus que prenen possessió d'un lloc de posta, niu o forat en el qual l'anterior inquilí ha invertit temps i energia en comportaments com la preparació de la superfície de posta, construcció del niu, defensa i advertència del lloc... Una versió específica d'aquesta tàctica és la de prendre el lloc tant sols per un període curt, abandonar la posta i el lloc i deixar-ho tot al propietari anterior, inclosa la posta (pirateria). També hi ha mascles que s'apropien de femelles dintre del territori d'altres mascles o les intercepten quan aquestes es dirigeixen a un lloc de posta d'un altre mascle (robatori o interceptació de femella). La segona alternativa és l'adopció per part del mascle d'una coloració de femella. Els mascles imitadors semblen femelles tant morfològicament com pel comportament. Neden en petites agregacions de peixos amb femelles, es mantenen pròxims a un niu o fins i tot al costat del mascle dominant, fertilitzant els òvuls posts abans o simultàniament del mascle resident (competició espermàtica). Per a una revisió completa sobre aquest tema, veure: Taborsky, M. 1994. Sneakers, satellites, and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Advances in the study of behavior* 23: 1-100.

² Veure el volum 5 de la *Revista de l'Alguer*: Puigcerver, M. 1994. El comportament agressiu intraespecífic en peixos bentònics. Descripció de patrons d'agressivitat. *Revista de l'Alguer* 5: 13-20.

³ Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man*. B. Campbell (Ed.): pp. 136-179. Aldine, Chicago.

⁴ La majoria dels cíclids incubadors excaven el substrate creant depressions que són utilitzades únicament pel festeig i la posta. Després d'això el mascle o la femella (en pocs casos tots dos) abandonen l'àrea amb els ous a la boca, on romandran incubant-se durant uns dies.

⁵ Baerends, G. P. 1984. The organization of the pre-spawning behaviour in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel). *Netherland Journal of Zoology* 34 (3): 233-366. El Dr. Baerends, en aquest extens article introdueix el concepte de *sbovelling*, creiem nosaltres que d'una manera poc acurada. Tot i que aquest autor és el pare de l'etologia descriptiva en cíclids, el fet que aquest terme no ha estat utilitzat per cap altre autor ens fa renunciar al seu ús, preferint associar aquesta activitat a una variant de **ventar** (*fanning*).

⁶ Veure: Keenleyside, M.H.A. 1979. *Diversity and adaptation in fish behavior*, 208 pp. Springer Verlag, Belin.

⁷ Veure: Rogers, W. 1995. Female choice predicts the best father in biparental fish, the Midas cichlid (*Cichlasoma citrinellum*). *Ethology* 100: 230-241.

⁸ En alguns casos, però, la selecció d'una parella es basa en característiques sexuals secundàries, com és el cas dels mascles del gupi (*Poecilia reticulata*). En aquesta espècie són les femelles les que seleccionen els companys. En general prefereixen els mascles grans, amb grans aletes i el més colorejats possible (les femelles són de color uniforme i amb aletes de mida normal). Aquest fet esdevé un parany evolutiu, ja que es seleccionen unes característiques en aquests mascles que resulten poc adaptatives davant la predació. Per més informació vegeu: Breden, F. & G. Stoner. 1987. Male predation risk determines female preference in the Trinidad guppy. *Nature* 329: 831-833 // Houde, A. E. 1987. Mate choice based upon naturally occurring color-pattern

variation in a guppy population. *Evolution* 41(1): 1-10 // Kodric-Brown, A. 1989. Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: an environmental component to female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 393-401 // Nicoletto, P. F. 1993. Female sexual response to condition-dependent ornaments in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Anim. Behav.* 46: 441-450.

⁹ Per més informació, vegeu: Turner, G. F. 1993. Teleost mating behaviour. A: "Behaviour of teleost fishes". Editor: Pitcher, T.J., pp. 307-331. Fish & Fisheries Series 7, Chapman & Hall, London.

¹⁰ Aquest estat emocional agonístic es vàlid per a tots dos sexes, si bé en els mascles els components agressius són més freqüents que els elements d'evasió i el contrari fóra vàlid per les femelles. Tan sols en les espècies matriarcals com el peix pallasso *Amphiprion bicinctus* els papers s'inverteixen (Fricke, H. W. 1974. Öko-Ethologie des monogamen Anemonenfisches *Amphiprion bicinctus*. Z. Tierpsychol. 36: 429-512 // Moyer, J. T. & A. Nakazono. 1978. Protandrous hermaphroditism in six species of the anemonefish genus *Amphiprion* in Japan. *Jap. J. Ichthyol.* 25: 101-106).

¹¹ Veure: Kohda, M., M. Tanimua, M. Kikue-Nakamura & S. Yamagishi. 1995. Sperm drinking by female catfishes: a novel mode of insemination. *Env. Biol. Fishes* 42: 1-6.

¹² Veure a l'anterior volum de la *Revista de l'Alguer*: Puigcerver, M. 1996. El comportament territorial dels peixos. Descripció de patrons de territorialitat. *Revista de l'Alguer* 7: 88-100.

¹³ Veure: Beaugrand, J. P. 1984. Social organization of small heterosexual groups of green swordtails (*Xiphophorus helleri*, Pisces, Poeciliidae) under conditions of captivity. *Behaviour* 90(1): 24-59.

¹⁴ Les espècies ovulíparas són aquelles en què la fecundació de l'òvul i l'espermatozou es produeix fora de qualsevol òrgan reproductiu femení (no es pot parlar de fecundació externa car en alguns peixos, la femella recull els òvuls amb la boca i en aquest lloc són fecundats pel mascle). Les espècies ovíparas realitzen una fecundació a l'interior dels òrgans reproductius femenins fent posteriorment una posta en forma d'ou. Les espècies ovovivíparas realitzen igualment una fecundació interna, produint-se el desenvolupament embrionari dintre d'òrgans reproductius especials on també es dona l'eclosió seguida de l'expulsió de les larves. Les espècies vivíparas tenen un procés reproductiu semblant a l'anterior però es diferencien pel fet que, les larves no són expulsades després de l'eclosió i que hi ha una mena d'aportament alimentici dels teixits reproductius de la femella cap a les larves.

¹⁵ Aquest tipus d'inseminació es dona en algunes espècies de dues subfamílies de cíclids: Haplochromines i Tilapiïnes. Estrictament parlant, un ocel és un dibuix rodó negre o molt fosc, rodejat d'un halus clar sobre la superfície corporal d'un animal, que simula un ull i té una finalitat de desorientació dels depredadors. En aquest cas concret no podem parlar d'ocel car el dibuix de l'aleta anal dels mascles és clar (groc, blanc o taronja), imitant el color dels ous de cada espècie o població, i rodejat d'un halus fosc, per a resaltar més el dibuix i actuar com estimulador de l'instint femení d'atrapar els òvuls.

¹⁶ Estep, D. Q. & K. E. M. Bruce. 1981. The concept of rape in non-humans: a critique. *Anim. Behav.* 29(4): 1272-1273.

¹⁷ Veure: Balon, E. K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 32: 821-864 // Barlow, G. W. 1984. Pattern of monogamy among fishes. *Arch. Fisch. Wiss.* 35(1): 75-123.

¹⁸ Hi ha tres tipus de monogàmia. **Monogàmia mútua**: és la monogàmia concebuda de forma clàssica. Suposa la fidelitat mútua de la parella: es forma la parella,

es desplacen plegats, ponen repetidament i tenen una relació duradora. **Monogàmia manipulada**: un membre de la parella segresta o monopolitza l'altre, impedit a la parella qualsevol contacte amb membres de sexe contrari dins la població. **Monogàmia circumstancial**: és un harem d'una sola femella. Davant de circumstàncies més favorables, el mascle d'una tal parella crearia un harem.

¹⁹ Hi ha excepcions, com és el cas d'un belòntid lluitador (*Betta brownorum*). En aquesta espècie, les femelles prenen les intenses tasques defensives del territori, mentre que els mascles tenen cura del niu de bombolles, els ous i les larves; en cas d'ésser molestats, el mascle recull els ous amb la boca i els incuba.

²⁰ Veure: Dominey, W. J. 1981. Anti-predator function of bluegill sunfish nesting colonies. *Nature* 290: 586-588 // Keenleyside, M. H. A. 1983. Mate desertion in relation to adult sex ratio in biparental cichlid fish *Herotilapia multispinosa*. *Anim. Behav.* 33:1: 683-688 // Smith, R. J. F. 1991. Social behaviour, homing and migration. A: "Cyprinid fishes. Systematics, biology and exploitation", Winfield, I. J. & J. S. Nelson eds. Fish & Fisheries Series 3. Chapman & Hall, London.

²¹ Veure: Kreckorian, C. O. & D. W. Dunham. 1972. Preliminary observations on the reproductive and parental behaviour of the spraying characid *Copeina arnoldi* Regan. *Z. Tierpsychol.* 31: 419-437.

²² **Descansar** és una unitat de comportament larvari que es dona com a resposta a un senyal d'alarma o la percepció directa d'un perill. Per a més informació, veure: Puigcerver, M. 1995. L'ontogènia del comportament en peixos. Descripció de patrons de comportament (II). *Revista de l'Alguer* 6: 11-19.

²³ Hi ha molta confusió entre els investigadors sobre la utilització d'alguns patrons de cura parental relacionats amb l'ús de la boca per part dels progenitors. Keenleyside (1979, 1991), Kuwamura (1986), Ranguley & Godin (1992), Reels & Colgan (1991), Rogers (1988), Smith-Grayton & Keenleyside (1978), Timms & Keenleyside (1975) utilitzen el terme *mouthbing* per a definir una unitat de comportament de neteja dels ous amb la boca. Alguns d'aquests mateixos autors (Timms & Keenleyside 1975, Smith-Grayton & Keenleyside 1978) defineixen *mouthbing* com aquella activitat produïda amb la boca dels progenitors que ajuda a ecllosionar les cries; la funció és diferent però el moviment físic és el mateix. Mrowka (1984) ho anomenarà *uptake movement*. Altres autors (Bernstein 1980, Lavery 1995a, 1995b, Yanagisawa 1985) utilitzen *mouthbing* com a sinònim d'agafar amb la boca les larves (*snapping, picking-up*). Per últim, *mouthbing* és utilitzat per Kramer (1973) com a sinònim del moviment de masticació dels progenitors amb ous o larves a la boca (*chewing*). Les dues últimes acepcions de *mouthbing* no són correctes, doncs a aquesta definició corresponen noms definits d'una altra manera per nombrosos autors. Els problemes amb el terme *mouthbing* probablement vénen donats per la similitud de certes unitats de comportament produïdes en altres fases del comportament reproductiu (la posta, preparació del niu ...). Colgan & Salmon (1986), Fryer & Iles (1972), Keenleyside (1979), Mrowka (1984), Oppenheimer (1970), Timms & Keenleyside (1978) utilitzen el terme *churning* com l'acció de remoure els ous o larves a dintre de la boca. Keenleyside (1979), Baerends & Baerends van Roon (1950), Kramer (1973) ho anomenen *chewing*. Morris (1954) *mumblng*, Shaw & Aronson (1954) *gargling*, Reid & Atz (1958), Keenleyside (1979) *rolling*. Tots aquests termes estan acceptats i són sinònims (Oppenheimer 1970). Oppenheimer (1970) també accepta com a sinònim d'aquests *swallowing*, terme amb el qual no hi puc estar d'acord pel seu obvi significat (empassar-se). Forselius (1957), utilitza *chewing* en un sentit més ampli: el progenitor agafa els ous o larves amb la boca i realitzant moviments de masticació els escup un altre cop al niu. En aquest cas *chewing* incorporaria els patrons de comportament *pick-up, chewing and spitting*, la qual cosa suposaria la incorrecció de referir-se a una part del comportament descrit.

Blumer (1979), Rogers (1988), Timms & Keenleyside (1978) defineixen *removal* com a retirada d'ous morts o inviables amb la boca. Barlow (1964) fa servir el terme *probing*. En una altra obra Keenleyside (1979) ho anomena *moult-picking*, Chien & Salmon (1972) ho anomenen *egg-nipping*, Baerends (1984) fa servir *snapping* i Fryer & Iles (1972) fan servir el terme *pick-out*. Els termes vàlids en aquest cas serien els dos primers, car els altres es refereixen a una part del comportament descrit. Fryer & Iles (1972), Baldaccini (1973), Oppenheimer (1970), Timms & Keenleyside (1978) parlen de *snapping*, *picking-up* com a prendre els ous o larves pròpies amb la boca. Timms & Keenleyside (1978) descriuen *sucking* com una modalitat de *pick-up*. Blumer (1979), Chen & Salmon (1972), Forselius (1957), Johns & Liley (1970), Kramer (1973), Kramer & Liley (1971), Lavery & Keenleyside (1990), Lavery & Kieffer (1994), Lavery & Reels (1994), Lavery (1995b), McLennan (1993, 1996), McLennan & McPhail (1990), Mrowka (1984), Oppenheimer (1970), Pollack & Thompson (1982), Reels (1994) defineixen *retrieving* com a agafar amb la boca els ous o larves que cauen o s'allunyen del niu o la mola per retornar-los al lloc. Greenberg (1963), Hodges & Behre (1953), Kramer (1973), Stiassny & Gerstner (1992) utilitzen *picking-up* com a sinònim de *retrieving* dividint el terme en dos components: (*picking-up* i *spitting* o *releasing*). Johns & Liley (1970) anomenen aquests dos components *sucking* i *blowing* o *spewing*. Barlow (1964) defineix *carrying* com a sinònim de *retrieving*. Rogers (1988) utilitza *carrying* tant com a sinònim de *retrieving* com de *transferring*. La utilització dels termes *pick-up* i *carrying* com a sinònims de *retrieving* i *transferring*, resulta incorrecta per la pròpia definició del patró de comportament. Brown & Marshall (1978), Baldaccini (1973) i Chen & Salmon (1972), Fryer & Iles (1972), Greenberg (1963), Krischik & Weber (1974), Myrberg (1964), Oppenheimer (1970) utilitzen *transferring* pel transport amb la boca de cries d'un niu a l'altre. Timms & Keenleyside (1978) ho utilitzen com a transferència de les cries d'un progenitor a l'altre. Baylis (1974), Greenberg (1963), Oppenheimer (1970) parlen de *spitting* com a escopir les cries, Forselius (1957) utilitza com a sinònim *ejection*, Kramer (1973) ho anomena *spouting*, Timms & Keenleyside (1978) fan servir *releasing*. Smith-Grayton & Keenleyside (1978) utilitzen *spitting* com a sinònim de *retrieving* i *transferring*, la qual cosa torna a ésser incorrecta. Oppenheimer (1970) finalment, també utilitza el sinònim *expelling*. Baerends, G. P. 1984. The organization of the pre-spawning in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel). *Neth. J. Zool.* 34(3): 233-366. // Baerends, G. P. & J. Baerends van Roon, 1950. An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. *Behaviour Suppl.* 1: 243 pp. Leiden. // Baldaccini, N. E. 1973. An ethological study of reproductive behaviour including the colour patterns of the cichlid fish *Tilapia mariae* (Boulenger). *Monitore Zoologico Italiano* 7: 247-290. // Barlow, G. W. 1964. Ethology of the asian teleost *Badis badis* V. Dynamics of fanning and other parental activities, with comments on the behavior of the larvae and postlarvae. *Z. Tierpsychol.* 21: 99-123. // Bernstein, J. W. 1980. Parental care behavior in the cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Copeia* 1980 (4): 682-686. // Blumer, L. S. 1979. Male parental care in the bony fishes. *Quart. Rev. Biol.* 54: 149-161. // Brown, D. H. & J. A. Marshall. 1979. Reproductive behaviour of the rainbow cichlid, *Herotilapia multispinosa* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour* 67(3-4): 299-321. // Chien, A. K. & M. Salmon. 1972. Reproductive behavior of the angelfish, *Pterophyllum scalare* L. A quantitative analysis of spawning and parental behavior. *Forma et Functio* 5: 45-74. // Colgan, P. W. & A. B. Salmon. 1986. Breeding experience and parental behaviour in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum*). *Behav. Proc.* 13: 101-118. // Forselius, S. 1957. Studies of anabantid fishes I. A qualitative description of the reproductive behaviour in territorial species investigated under laboratory conditions with special regard to the genus *Colisa*. An introduction. *Zool. Bidr. Uppsala* 32: 93-301. // Fryer, G. & T. D. Iles. 1972. The cichlid fishes of the great lakes of Africa. T. F. H. Publishing, Neptune City, New Jersey. // Greenberg, B. 1963. Parental behaviour and imprinting in cichlid fishes. *Behaviour* 21: 127-144. // Hodges, W. R. & E. H. Behre. 1953. Breeding behavior, early embryology, and melanophore development in the anabantid fish, *Trichogaster trichopterus*.

Copeia 1953(2): 100-107. // Johns, L. S. & N. R. Liley. 1970. The effects of gonadectomy and testosterone treatment on the reproductive behavior of the male blue gourami *Trichogaster trichopterus*. Can. J. Zool. 48: 977-987. // Keenleyside, M. H. A. 1979. Diversity and adaptation in fish behavior. Springer Verlag, New York, 208 pp. // Keenleyside, M. H. A. 1991. Parental care. In: Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution. Ed. : M. H. A. Keenleyside, pp. 191-208. Chapman & Hall, New York. // Kramer, D. L. 1973. Parental behaviour in the blue gourami *Trichogaster trichopterus* (Pisces, Belontiidae) and its induction during exposure to varying numbers of conspecifics eggs. Behaviour 47: 14-32. // Kramer, D. L. & N. R. Liley. 1971. The role of spawning behaviour and stimuli from the eggs in the induction of parental response in the blue gourami, *Trichogaster trichopterus* (Pisces, Belontiidae). Anim. Behav. 19: 87-92. // Krischick, V. A. & P. G. Weber. 1974. Induced parental care in male convict cichlid fish. Dev. Psychobiol. 8(1): 1-11. // Kuwamura, T. 1986. Substratum spawning and biparental guarding of the Tanganyikan cichlid *Boulengerochromis microlepis* with notes on its life history. Physiol. Ecol. Japan 23: 31-43. // Lavery, R. J. 1995a. Changes in offspring vulnerability account for the increase in convict cichlid defensive behaviour with brood age: evidence for the nest crypsis hypothesis. Anim. Behav. 49: 1177-1184. // Lavery, R. J. 1995b. Past reproductive effort affects parental behaviour in a cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*: a comparison of inexperienced and experienced breeders with normal and experimentally reduced broods. Behav. Ecol. Sociobiol. 36: 193-199. // Lavery, R. J. & J. D. Kieffer. 1994. Effects of parent and offspring food rations on parental care in the convict cichlid fish (Pisces, Cichlidae). Behaviour 129 (1-2): 63-77. // Lavery, R. J. & S. G. Reeb. 1994. Effect of mate removal on current and subsequent parental care in the convict cichlid fish (Pisces: Cichlidae). Ethology 97: 265-277. // McLennan, D. A. 1996. Integrating phylogenetic and experimental analyses: the evolution of male and female nuptial coloration in the stickleback fishes (Gasterosteidae). Syst. Biol. 45(3): 261-273. // McLennan, D. A. & J. D. McPhail. 1990.

Experimental investigations of the evolutionary significance of sexually dimorphic nuptial coloration in *Gasterosteus aculeatus* (L.): the relationship between male colour and female behaviour. Can. J. Zool. 68: 482-492. // Mrowka, W. 1984. Is the parental-care behaviour of *Aequidens paraguayensis* (Cichlidae) optimal? Behaviour 115: 128-146. // Myrberg, A. A. 1964. An analysis of the preferential care of eggs and young by adult cichlid fishes. Z. Tierpsychol. 21: 53-98. // Oppenheimer, J. R. 1970. Mouthbreeding in fishes. Anim. Behav. 18: 493-503. // Pollak, E. I. & T. Thompson. 1982. Multiple matings and sexual dichromatism in the dwarf gourami, *Colisa lalia*. Anim. Behav. 30(4): 1257-1258. // Rangeley, R. W. & J. -G. J. Godin. 1992. The effects of the trade-off between foraging and brood defense on parental behaviour in the convict cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*. Behaviour 120(1-2): 123-138. // Reeb, S. G. 1994. The anticipation of night by fry-retrieving convict cichlids. Anim. Behav. 48: 89-95. // Reeb, S. G. & P. W. Colgan. 1991. Nocturnal care of eggs and circadian rhythms of fanning activity in two normally diurnal cichlid fishes, *Cichlasoma nigrofasciatum* and *Herotilapia multispinosa*. Anim. Behav. 41: 303-311. // Reid, M. J. & J. W. Atz. 1958. Oral incubation in the cichlid fish *Geophagus jurupari* Heckel. Zoologica 43: 77-88. // Rogers, W. 1988. Parental investment and division of labor in the midas cichlid (*Cichlasoma citrinellum*). Ethology 79: 126-142. // Shaw, E. S. & L. R. Aronson. 1954. Oral incubation in *Tilapia macrocephala*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 103: 378-415. // Smith-Grayton, P. K. & M. H. A. Keenleyside. 1978. Male-female parental roles in *Herotilapia multispinosa* (Pisces: Cichlidae). Anim. Behav. 26: 520-526. // Stassny, M. L. J. & C. L. Gerstner. 1992. The parental care behaviour of *Paratilapia polleni* (Perciformes, Labroidae), a phylogenetically primitive cichlid from Madagascar, with a discussion of the evolution of maternal care in the family Cichlidae. Env. Biol. Fish. 34: 219-233. // Timms, A. M. & M. H. A. Keenleyside. 1975. The reproductive behaviour of *Aequidens paraguayensis* (Pisces: Cichlidae). Z. Tierpsychol. 39: 8-23. // Yanagisawa, Y. 1985.

Parental strategy of the cichlid fish *Perissodius microlepis*, with particular reference to intra-specific brood "farming out". *Env. Biol. Fishes* 12: 241-249.

24 Myrberg, A. A. 1965. A descriptive analysis of the behaviour of the african cichlid fish, *Pelmatochromis guentheri* (Sauvage). *Animal Behaviour* 13(2-3): 312-329. //

Oppenheimer, J. R. 1970. Mouthbreeding in fishes. *Animal Behaviour* 18: 493-503.

Agraïments: Vull agrair al Dr. Lluís Tort, en Manel Domènech i na Montse Carceller, el seu ajut a la revisió final del present manuscrit.