

MARC PUIGCERVER

## EL COMPORTAMENT TERRITORIAL DELS PEIXOS. DESCRIPCIÓ DE PATRONS DE TERRITORIALITAT.

La territorialitat, la formació de territoris pels animals en general i dels peixos en particular, es dona com a resultat de la voluntat d'acaparar recursos. Aquests poden ésser recursos reproductius (en qualsevol de les seves fases, des de la recerca de parella fins a la monopolització d'avantatges per a la pròpia descendència), tròfics o simples refugis. D'altra banda, per a la defensa d'un territori i dels recursos que conté, es fa necessari l'ús de pautes de comportament agressiu. Com es pot apreciar en aquestes primeres ratlles i es comprovarà al llarg del present treball, el comportament territorial es troba íntimament relacionat amb el comportament reproductiu i el comportament agressiu.

Per una més fàcil anàlisi del complex que comprèn el comportament territorial definirem en primer terme què és un territori i comentarem seguidament els passos de la seva formació. Parlarem després dels territoris tròfics i de la reproducció associada als territoris (des d'un punt de vista evolutiu, per *causa* de la seva existència) i finalment el comportament agressiu (*mecanismes* de defensa d'un territori) inherent a la territorialitat.

En qualsevol cas, es difícil parlar de territorialitat sense parlar directa o indirectament de comportament agressiu o comportament reproductiu ja que el comportament territorial incorpora pocs elements socials propis i dissociats d'aquests dos. Això es veurà reflectit al llarg de tots els apartats del treball. A l'últim capítol, definirem quatre patrons de comportament territorial específics, ometent tots aquells que es troben relacionats amb el comportament agressiu (ja definits en un treball anterior<sup>1</sup>) i amb el comportament reproductiu, que serà matèria d'un altre article.

### El territori

El Doctors Noble & Curtis (1939)<sup>2</sup> van **definir** d'una manera original i breu el que és un territori: qualsevol àrea defensada. Posteriorment, amb la importància que va anar agafant la eto-ecologia,

el terme territori va adoptar una altra definició: accés exclusiu dels recursos en una zona determinada (Pitelka 1959)<sup>3</sup>. La primera definició es basa en els mecanismes etològics necessaris per a l'aparició d'un territori: primer, l'animal ha de trobar-se en una àrea determinada; segon, aquesta ha d'ésser defensada agressivament. La segona definició apareix com a conseqüència de la primera: defensant el territori, el propietari té accés als recursos que el territori conté: aliment, refugi, lloc de posta o parella potencial. Com sigui que la territorialitat en peixos es troba relacionada amb espècies bentòniques (no s'ha descrit territorialitat en espècies pelàgiques<sup>4</sup>), és a dir, associades al substrate, ampliarem la definició de territori dient que és una porció de volum d'aigua que té com a referència elements del substrat i que és defensada per un individu dominant, una parella reproductora o un "harem".

Hi han diversos factors externs que influeixen sobre un peix a l'hora d'escollir el territori i que determinen la **mida** d'aquest. Aquests són principalment: la naturalesa del substrate, la topografia (incloent la presència de vegetació) i la presència de conspecífics (competència). Per una altra banda, el principal factor intern que ho determina és el nivell d'agressivitat de l'individu. Això es pot comprovar observant la correlació positiva entre la mida de la possessió i el nombre d'interaccions agressives contra d'altres conspecífics. En un ambient homogeni, en què els factors externs són iguals, l'èxit reproductiu pot estar correlacionat amb la mida del territori; per tant, pot assegurar-se que l'èxit reproductiu està directament relacionat amb l'agressivitat.

La topografia determina el lloc on s'ubicarà el centre del territori (el niu en el cas de territoris reproductius) que pot tenir barreres físiques que facin que dos competidors puguin ésser més a prop en no poder veure's. També el substrate com a element topogràfic, pot influir en la mida final del territori, com és el cas observat en parelles del cíclid<sup>5</sup> *Xenotilapia flavipinnis*, que ocupen territoris més grans si les zones sorrenques escassegen. Això probablement té una raó de fons tròfica: aquesta espècie s'alimenta enfonsant el seu cap a la sorra, tamisant-la a través de les brànquies i retenint els copèpodes (harpacticoides i ciclopoides) i ostràcodes dels què s'alimenta. El seu territori per tant, ha de poder regenerar recursos tròfics per mantenir una parella reproductora i la seva descendència. Sobtadament, un factor ecològic que també influeix en la mida del territori és el de la sincronia estacional (es dona més acusadament en zones templades) d'una població amb semblants necessitats territorials a l'hora de prendre el seu territori. Quan això succeix, es

pot trobar una major densitat d'individus en una àrea donada.

Fins ara hem mencionat els territoris amb una **delimitació topogràfica**, que és l'habitual a la majoria dels casos. En ocasions però, els territoris reproductius són canviants i sense cap referència topogràfica com en el cas del ciprinodòntid<sup>6</sup> *Floridichthys sp.* o dels cíclids *Aequidens vittatus*, *A.coeruleopunctatus*, *A.paraguayensis* i *Geophagus jurupari*, que en viure en rius amb ràpides fluctuacions de nivell no poden arriscar-se a mantenir una posta fixa que pot quedar descoberta o ésser arrossegada per un fort corrent. Per a sol·licitar aquest inconvenient, els peixos fan la posta sobre una plataforma mòbil, generalment sobre fulles mortes, al voltant de la qual es defensa un territori. Aquestes fulles són transportades pels progenitors segons les necessitats. En tots els casos, els peixos territorials semblen retenir, al menys per un curt període, la ubicació del seu territori. Totes les evidències suggereixen que aquests es familiaritzen amb la topografia del seu territori i la posició del niu, de manera que el poden trobar de forma ràpida i precisa<sup>7</sup>.

Els territoris dels peixos d'aigua dolça tenen un **caràcter temporal** i cíclic (de la mateixa manera que el seu hàbitat), i es troben relacionats amb l'activació dels instints reproductius o tròfics, que depenen de les condicions ambientals. En algunes espècies, s'abandona el territori a la nit i es recupera a l'endemà o bé en el cas dels fundulins<sup>8</sup> (*Fundulus*), els territoris només són defensats mentre dura la reproducció. El més habitual però, és que pertanyin al mateix individu durant llargs períodes de temps (per exemple en els cíclids centroamericans duren entre 6 i 12 setmanes), si no són expulsats prèviament per un altre peix, conspecífic o heterospecífic. Alguns ciprinodòntids del gènere *Cyprinodon* de les zones àrides dels EEUU, mantenen territoris des de l'albada fins que el sol toca de ple la bassa, moment en què tota la població es retira a les aigües més profundes i roman amb moles fins l'endemà. Els territoris dels peixos coral·lins, al contrari, són permanents (dins d'una escala biològica) i més relacionats amb el que hom entén per territori. El territori, en aquest cas, ofereix tots els recursos necessaris per a la vida i reproducció de l'individu. Un cop una larva (estat mòbil) ha trobat un lloc idoni per al seu desenvolupament esdevé adulta en poques hores, creant un territori del qual ja no en sortirà més.

## Model general de formació d'un territori

Experiments realitzats amb mascles de l'espínós (*Gasterosteus*

*aculeatus*)<sup>9</sup> en captivitat, indiquen còm el comportament dels mascles d'aquesta espècie canvia a mida que mostren vincles amb una determinada zona. Inicialment, quan un mascle és introduït en un tanc, tendeix a nedar de principi a fi al llarg de l'aquari, girant-se molt infreqüentment. Però aquesta cadència canvia gradualment, i el mascle fa moviments cada vegada més curts, girant-se cada cop més sovint, de manera que es troba la major part del seu temps en una meitat del tanc. Aquesta és la meitat on el mascle crearà el seu territori.

D'una manera general, l'associació d'un individu a un territori, la podríem dividir en tres fases:

*Fase d'agrupació:* Es forma una mola amb peixos uniformes, sense coloracions conspicúes, bé per no haver arribat encara a la maduresa, bé perquè les condicions medi-ambientals no són propícies a la reproducció. Exemples d'aquesta fase els tenim a gairebé totes les espècies de peixos, des del ja abans esmentat espinós fins a les espècies típicament territorials com ara el cíclid *Herotilapia multispinosa*. L'agressió territorial en aquesta fase és nul·la.

*Fase de pre-ocupació:* En aquesta fase el peix no defensa una àrea específica, encara que roman amb preferència en els límits d'una ampla zona. S'ha separat de la mola i comencen a produir-se encontres agressius amb d'altres conspecífics. Típicament es donen els següents patrons agressius: exhibició lateral, lluita circular, cop de cua, espetegar.

*Fase d'ocupació:* Correspon al clàssic concepte de comportament territorial. Un mascle i/o una femella defensen una àrea determinada amb exhibicions orientades o atacs directes. Quan els dos o un dels dos ha arribat a un determinat valor llindar, comencen a exhibir una tendència activa que es manifesta amb l'acció de **patrullar** (definit més endavant). L'apropament s'inicia des del centre del territori, que sovint és el lloc on es troba situat el niu, amb el mascle nedant directament, de forma més o menys ràpida, cap a l'intrús. En la seva manifestació més lleu, l'apropament és observat com una lleugera intenció. Quan la motivació agressiva és molt elevada, el mascle neda directament cap a l'estrany i, o bé aquest fuig, o bé entren ambdós en combat.

En el cas dels territoris reproductius establerts, els propietaris no es limiten a utilitzar els recursos topogràfics, sinó que modifiquen el seu entorn, amb la intenció d'afavorir al màxim la

supervivència de la seva descendència. La descripció del tipus de territori escollit, la neteja, les modificacions aplicades, així com les pautes de comportament associades amb la construcció de depressions, promontoris, coves i nius serà extensament desenvolupada en un altre treball que tractarà del comportament reproductiu en peixos.

### **Els territoris tròfics**

Els territoris tròfics han estat àmpliament descrits entre els peixos marins associats al substrate però són poc nombrosos entre els peixos d'aigües dolces. No obstant això, és entre aquests darrers on es troben els casos més ben documentats: els salmònids<sup>10</sup>.

En aigües dolces, també s'han descrit territoris tròfics pels cíclids harèmics del gènere *Lamprologus*. En aquestes espècies, el mascle manté un gran territori que inclou d'altres més petits dominats per unes poques femelles. S'ha observat que aquestes femelles crien contínuament, produint una altra posta tant aviat com l'anterior ha arribat a la independència. Les femelles romanen en el territori, així que han d'alimentar-se en ell. Per tant, sembla que l'alimentació ha aparegut com a conseqüència secundària a la permanència en un territori reproductiu. Entre altres espècies de cíclids es donen exemples similars, però tots tenen en comú que el territori tròfic no existeix sense el territori reproductiu. Al contrari, existeixen territoris reproductius sense territoris tròfics. La raó per la qual no hi ha gaires exemples de territoris tròfics entre peixos d'aigua dolça és que resulta poc econòmic (es gasta més que no pas s'estalvia), accentuant-se aquest fet per la distribució irregular de les preses respecte a l'espai i al temps. En general, entre els peixos, una font d'alimentació només és econòmicament defensable si es troba molt concentrada.

La territorialitat tròfica en sentit estricte, s'observa generalment en individus solitaris que han anat definint un territori respecte la font d'alimentació. S'intensifica a certes hores que corresponen a l'increment de l'activitat alimentària i vé determinada pel bioritme de l'individu o l'espècie o bé per l'afluència de preses en moments puntuals. La territorialitat no reproductiva, associada a la defensa de zones tròfiques, és freqüent en espècies que es troben molt amunt en la cadena alimentària, com per exemple el caràcid<sup>11</sup> *Catoprion mento*. Entre les espècies naturals i introduïdes de les aigües continentals catalanes, que es troben al capdamunt de la cadena tròfica

podem anomenar els salmònids i el lluç de riu (*Esox lucius*).

Respecte als peixos marins, poc més cal afegir a l'últim paràgraf de l'apartat de territori, ja que malgrat la gran quantitat d'espècies que mantenen territoris tròfics (en tota l'escala de la cadena alimentària, des dels herbívors i coral·lívors fins als omnívors i carnívors), aquests no presenten gaires singularitats, degut probablement a la uniformitat dels esculls rocosos i coral·lins.

## La reproducció i la seva vinculació amb la territorialitat

Alguns autors afirmen que l'evolució cap a una protecció de la descendència, ha produït una evolució cap a la formació de territoris (p.ex. Barlow 1993)<sup>12</sup>, el desenvolupament d'un comportament territorial i un comportament reproductiu cada cop més complex<sup>13</sup>. Actualment, de fet, en les espècies de peixos bentònics que tenen cura de la descendència, la posta no té lloc en absència de territori, i en alguns casos, com a la Tilàpia del Congo (*Oreochromis macrochir*), el niu i el territori són una mateixa cosa. El primer pas evolutiu per al comportament parentiu després de preparar el lloc de la posta és el de romandre amb aquesta sense menjar-se-la. Això encara es dóna en algunes espècies com a resposta de la motivació sexual dels mascles, que provoca la defensa del territori en espera d'altres femelles. Aquesta defensa del territori s'ha anat extenent posteriorment a la posta donant pas a un comportament parentiu més evolucionat.

Així, amb aquesta co-evolució, els territoris reproductius han arribat a ésser molt complexos auspiciats sobretot pel desenvolupament de diferents estratègies reproductives d'una mateixa espècie: els mascles dominants i constructors de nius, els mascles satèl·lits i els mascles furtius ("sneakers")<sup>14</sup> tal com ha estat descrit en *Cyprinodon macularius*. També tenen una estructura complexa els territoris dels mascles de cíclids incubadors de boca africans, en la qual un mascle ocupa un gran territori que comparteix amb les seves femelles (amb la descendència en diferents estadis de desenvolupament) cada una d'elles amb el seu propi sub-territori, que és defensat de les altres components de l'harem i envers qualsevol conspecific que ultrapassi el territori.

Un dels casos més extrems a l'hora de parlar de competència sexual i territorialitat és el que en anglés es denomina "lekking" o **comportament de rotllana**. S'ha descrit en els següents ordres taxonòmics: Atherinoformes, Cypriniformes, Cyprinodontiformes,

Gasterosteiformes i Perciformes. Es defineix com l'agregació temporal de mascles sexualment actius amb finalitat reproductiva. Aquesta agregació és visitada per les femelles, de manera singular o en grup. Un cop s'ha produït la posta, la femella abandona el lloc. Les espècies que desenvolupen aquest comportament es caracteritzen per la sincronia de l'activitat reproductiva d'una part substancial de la població, la mobilitat de l'espècie, cura monoparental (per un dels dos progenitors) i finalment, absència d'alimentació a la rotllana, o només incidentalment. La femella realitza diverses postes, emetent part de la seva càrrega cada vegada. Aquesta femella acostuma a nedar de mascle en mascle, deixant uns quants ous a cada un. Hi ha poca informació sobre els mecanismes que determinen l'accés als territoris més favorables al comportament de rotllana. L'evidència suggereix que la competència és intensa, diferenciant-se clarament entre territoris perifèrics i centrals. Per un costat s'ha descrit la formació d'una rotllana al voltant d'un primer mascle amb una posta i per un altre, al voltant del mascle més agressiu<sup>14</sup>. Per part de la femella, l'estratègia adequada seria escollir el mascle que pot oferir major protecció a la seva descendència i això es dona a la part central de la rotllana. En aquesta zona, el mascle central es beneficia incidentalment de la protecció donada pels mascles perifèrics amb les seves interaccions amb els intrusos. Com que tenen menys predadors amb qui combatre, els residents centrals poden oferir una defensa més efectiva de la seva posta dels pocs intrusos que penetren els territoris dels mascles perifèrics o satèl·lits. Al mateix temps poden dedicar una més gran quantitat de temps i d'energia al festejament, donant així un altre mecanisme a la femella per a la tria. Tal com passa amb els territoris més senzills, també s'han descrit casos de rotllanes intermitents (temporals), essent ocupades part del dia. Aquestes són rotllanes característiques de les famílies dels aterínids, ciprinodòntids i melanotaènids (Atheriniformes y Cypriniformes). La formació de rotllanes de forma permanent és més habitual en aquelles espècies que practiquen alguna mena de cura de la posta.

En general, els territoris reproductius són establerts pels mascles, tal com passa en els cíclids incubadors orals africans, els ciprinodòntids (*Jordanella*, *Aphanius* i *Cyprinodon*) o als gasteroideids. En aquests casos, els recursos que els mascles d'aquestes espècies miren de captar són en una primera fase, les femelles i seguidament, la protecció de la pròpia descendència (a càrrec exclusiu del mascle). De vegades però, les parelles es formen abans de prendre un territori i aleshores el recurs que miren de captar és únicament

un lloc per protegir les cries: és el cas dels cíclids ponedors. En aquests cíclids, la parella ocupa i defensa una àrea radial, establint-se en àrees prèviament desocupades o fent fora una altra parella. Aquestes parelles són monògames i tots dos tenen cura de la seva progènie fins al desenvolupament d'una coloració adulta en les cries. La femella comparteix amb el mascle la funció de defensar el territori o el niu, fent-ho tots dos alhora o per torns. En general, però, cal observar un cert grau d'especialització segons el sexe. A la família dels cíclids i en alguns membres de la família dels belòntids, el mascle és molt selectiu a l'hora de defensar el territori. Ell el defensa contra d'altres mascles conspecífics, però les femelles de la seva espècie, són moltes vegades ben vingudes, com si el mascle no es trobés aparellat. La femella defèn el territori d'altres conspecífics: Encara que en ocasions és més virulenta contra altres femelles, no deixa d'ésser hostil als mascles intrusos, sobretot si tenen un tamany similar al d'ella. Així, encara que el mascle doni la benvinguda a parelles potencials, la femella no té res a guanyar amb la presència de mascles addicionals; per a ella, els mascles o femelles addicionals a la pròpia parella, són competidors per gàmetes (reproducció) i aliment, i per tant no desitjats.

### El comportament agressiu associat al territori

L'agressió és un component essencial del comportament territorial i reproductiu. Si un individu o parella reproductora no és prou agressiu i no pot ocupar o defensar territoris, no es reproduirà. Aquesta és una màxima general en els treballs de comportament: l'observació general és que quan més agressiu és l'animal, més gran és l'àrea que defensa<sup>15</sup>.

La defensa seriada d'àrees de diferent mida dintre d'un únic territori, ha suggerit els investigadors que un territori no és una àrea uniformement defensada, sinó un espai estructurat internament. Un exemple ens el dona Tresher (1978)<sup>16</sup> amb el peix damisel·la *Eupomacentrus planifrons*. Aquest autor ens descriu el territori d'aquesta espècie com una sèrie de perímetres concèntrics centrats al voltant del lloc de residència o de posta. Aquests perímetres vénen definits per les distàncies d'atac envers les diferents espècies. Així, d'una forma general, dintre un mateix territori es poden distingir tres **zones** respecte al grau **d'agressivitat**: una petita zona al voltant del lloc de la posta on la defensa és més forta; una zona intermitja defensada contra tota mena de peixos i; una gran zona de reproducció



defensada d'altres conspecifics. En general, el nivell d'agressió és en funció de la distància de l'individu respecte al centre del territori o respecte al niu; el nivell d'agressió disminueix amb la distància. Així, segons Baerends & Baerends van Roon (1950)<sup>17</sup> hi ha tres tipus de comportament agressiu relacionat amb el territori: persecució, lluita a les fronteres del territori i lluites a l'interior del territori. A les lluites frontereres, dos veïns desenvolupen simulacions d'atac, en cas d'ésser d'igual mida i força i subjectes a una gran intensitat agressiva. Finalment, un dels dos forçarà l'altre a retirar-se a un racó del seu territori, i en alguns casos prenen possessió de part d'aquest. Les lluites intraterritorials es donen sempre i quan un peix amb un territori detecta un intrús en els seus dominis. Quan un peix travessa un territori, s'observa una altra mena de comportament. El mascle o la femella prenen una posició paral·lela i a pocs centímetres de l'intrús. Aquest i el defensor del territori neden paral·lelament l'un al costat de l'altre fins a la frontera del territori, on el propietari del territori dóna la volta mentre l'intrús s'allunya.

El concepte segons el qual els nivells més alts d'agressió es produeixen al voltant del niu o del centre del territori, amb gradients decreixents d'agressió respecte a la distància amb aquest punt, dóna les bases per a una explicació del què passa quan més d'un individu del mateix sexe construeix un niu o modifica el seu territori, amb vistes a la reproducció, en una àrea reduïda. Tant en el cas del medi natural com en aquaris, la distribució dels individus és força regular. Un exemple clarificador ens el dóna els experiments realitzats per Wootton (1976)<sup>18</sup> amb mascles de l'espínós. Quan un mascle d'aquesta espècie construeix un niu en un tanc de grans dimensions, es crea una àrea de 30-40 centímetres al voltant del niu on el mascle es mostra molt agressiu. En punts molt distants del niu, l'agressivitat és molt baixa. Un altre mascle podria formar un territori en la zona on l'agressivitat del primer mascle és baixa. Al voltant del niu del segon mascle, hi ha una àrea on aquest és molt agressiu; així, quan s'afegeix un tercer mascle, aquest tendirà a formar el seu territori allà on la interacció agressiva dels altres dos mascles sigui mínima. D'aquesta manera, altres mascles poden crear territoris fins que tots aquests arriben a una dimensió mínima de tolerància per part del propietari. A partir d'aquest moment, cap altre mascle pot crear un nou territori. Un nouvingut només pot aconseguir un territori fent fora a l'antic propietari (cosa molt difícil)<sup>19</sup>, o bé que un o més mascles acceptin la reducció del seu territori (cas que només es dóna en una fase determinada de la cura paterna). En definitiva, no està clara encara la raó de la relació dis-

tància del territori o del niu i nivell d'agressivitat. Fins i tot, quan un mascle es troba isolat en un aquari i mai entra en contacte amb cap altre mascle, aquesta relació és present. Potser la por o la timidesa d'un individu augmenta amb la distància envers el niu i això inhibeix el comportament agressiu. Una altra possibilitat és que els mascles només es preocupin del niu quan són massa lluny d'aquest, perquè aquest temps emprat en nedar cap a un oponent o lluitant, és temps que es treu de la custòdia de la descendència.

Normalment, més d'un individu o parella territorial són presents en una zona donada, lluitant per a l'obtenció de territoris, però un cop la parella o individu s'han instal·lat en un territori (fase d'ocupació), semblaria avantatjós, almenys intuitivament, que l'individu o parella territorials reduïssin el seu nivell d'agressivitat envers els altres individus amb territoris veïns, tot i conservant l'agressivitat cap a qualsevol intrús. Si les possibilitats de lluites entre veïns es reduïxen, també es reduirà la possibilitat de sortir ferit en un encontre; els individus estaran menys temps lluitant i tindran més temps per cuidar-se del niu i la progènie, alimentar-se o reproduir-se i conservar energia que d'una altra manera es perdria en una activitat febril, característica de les disputes territorials. Amb la simple observació es pot constatar la reducció de lluites entre veïns. Alguns autors han argumentat que és l'**habituació**<sup>20</sup>, la causa que progressivament les lluites disminueixin. Però, pel manteniment d'un territori, l'individu o parella reproductora, han de continuar responnent de forma agressiva als intrusos o usurpadors potencials. Això implica que l'habituació ha d'ésser específica als veïns i no a d'altres conspecifics<sup>21</sup>. Aquesta especificitat pot haver estat aconseguida o bé perquè s'enquadra als veïns en una zona topogràfica o geogràfica respecte al territori de l'individu en qüestió o perquè aquests aprenen a reconèixer als veïns de forma individual. De totes formes, encara queden preguntes per respondre. La més important prové de l'observació que són precisament els veïns els qui amb més freqüència intenten introduir-se al territori. Davant d'aquesta situació, l'habituació es configura com un desavantatge, llevat que aquesta habituació sigui específica per veure el veí al seu propi territori. L'habituació esdevé en part, regulada per la **sensibilització**, fenomen invers, que consisteix en l'augment de la resposta agressiva davant d'un nou estímul. Però així com l'habituació es específica segons l'estímul, la sensibilització provoca una resposta general no dirigida. D'aquesta manera, quan un individu forani no conegut penetra en un territori provoca en el mascle territorial una pujada del nivell d'agressivitat envers l'intrús però alhora envers els

veïns (es trenca l'habitació que haurà de tornar-se a formar) i envers la parella (encara que amb la parella es tracta d'inhibició i les conseqüències duren pocs segons). Així, quan un individu territorial és atacat i perd part o totalment el seu territori, recupera els nivells d'agressivitat suficients envers els seus veïns per tal de redistribuir el "mapa territorial" de la zona.

### **Patrons de territorialitat dels peixos**

La definició dels patrons de comportament des de la classificació que Baerends & Baerends van Roon (1950) van fer sobre els cíclids, ha estat molt individualitzada, amb nombrosos autors creant nous termes o confonent d'altres ja definits. Tenint en compte que en els últims anys els treballs d'etologia moderna s'han multiplicat i l'ús dels peixos com a eina de treball ha crescut en popularitat entre la comunitat científica, sembla arribat el moment d'intentar fer una aproximació a la unificació terminològica. En el cas concret del comportament territorial, es troben pocs patrons propis, ja que la majoria venen definits per un comportament classificat com a agressiu (en el cas concret de la defensa del territori) i de vegades també per un comportament definit com a reproductiu (en el cas concret de construcció o neteja del lloc de la posta).

D'aquesta manera, els patrons de territorialitat específics que hem recopilat són quatre:

**errabundeig** (de l'anglès "wandering"): el mascle surt totalment del seu cau (niu, cova, depressió, elevació...), nedant de forma normal dins el territori amb una funció tròfica o de vigilància. Alguns autors diferencien aquest patró del terme anglès "fluttering": un errabundeig perllongat, però no especifiquen clarament unitats de temps o altra forma de diferenciació objectiva.

**patrullar** (de l'anglès "patrolling"): el mascle al seu territori ne da endavant amb moviments ràpids i curts, amb les aletes plegades (natació d'exhibició). En alguns casos, al final del moviment colpeja l'aigua amb les aletes pectorals de forma alternativa (exhibició d'amenaça). Es diferencia de l'anterior pel seu ritualisme (exageració dels moviments). Té una funció de vigilància, però generalment es dona en peixos fortament agressius degut a un estímul recent.

**giravoltar** (de l'anglès "circling"): el mascle gira al voltant del

niu dintre del perímetre intraterritorial més petit amb una funció de vigilància territorial.

El darrer patró de comportament necessita de la participació d'un estímul extern i d'un veí rival:

**oscil·lar** (de l'anglès "oscilating"): cada individu és dominant en el seu propi territori però subordinat en el del rival. Així un mascle que en un moment persegueix vigorosament a un altre, fugirà al moment següent quan la seva persecució l'hagi conduït més enllà dels límits del seu territori cap al territori veí. Aquest fenomen es pot repetir de manera continuada força vegades. Funció de defensa i de delimitació del territori.

**Marc Puigcerver Hieronimi**

*Universitat Autònoma de Barcelona.*

## NOTES

<sup>1</sup> Vegeu el treball: PUIGSERVER, M. 1994. *El comportament agressiu intraespecífic en peixos bentònics. Descripció de patrons d'agressivitat*. Revista de l'Alguer 5 (5): 13-20.

<sup>2</sup> NOBLE, G. K. & B. CURTIS. 1939. *The social behavior of the jewel fish, Hemichromis bimaculatus Gill*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 76: 1-46.

<sup>3</sup> PITEJKA, F.A. 1959. *Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska*. Condor 61: 233-264.

<sup>4</sup> Els animals pelàgics són aquells que no tenen cap mena de relació amb les barres geogràfiques del seu hàbitat. Viuen en el que comunament es denomina "mur blau". De totes maneres alguns autors es plantegen l'existència de territoris a la zona pelàgica en peixos petits associats a salpes o meduses, encara que és un tema no gens estudiat.

<sup>5</sup> Els ciclids pertanyen al subordre dels Percoideus. És una extensa família amb més de mil espècies descrites. Es distribueixen per Àfrica, Sudest asiàtic i Amèrica tropical i subtropical. També han estat elements clàssics de l'estudi del comportament. Per més informació vegeu: KEENLEYSIDE, M.H.A. 1991. *Cichlid fishes. Behaviour, ecology and evolution*. Fish & Fisheries Series 2. Chapman & Hall. Regne Unit.

<sup>6</sup> La família Ciprinodòntids pertany a l'ordre dels ciprinodontiformes. Conté al voltant de 650 espècies repartides en 80 gèneres nominals. Són peixos d'aigües dolces o salobres amb una distribució pantropical i lauràsica templada. Es divideixen en 8 subfamílies de les quals els fundulins i els ciprinodontins són les més emprades per estudis etològics. Els gèneres *Fundulus* i *Valencia*, entre d'altres, són típics fundulins. Entre els ciprinodontins destaquen els gèneres *Cyprinodon*, *Floridichthys*, *Jordanella* i *Aphanius*. Els gèneres *Aphanius* i *Valencia* tenen representants als països catalans i en general a tota la conca mediterrània. A Catalunya i València hi ha dues espècies endè-

miques de ciprinodòntids, que es troben actualment en perill d'extinció: *Aphanius iberus* i *Valencia hispanica*. Per a més informació vegeu: PARENTI, L. R. 1981. *A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha)*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 168 (4): 557 pp. // DE SOSTOA, A. i al. 1990. *Peixos*. A: Història Natural dels Països Catalans vol.11. R. Folch Eds. Enciclopedia Catalana.// SEEGER, L. 1980. *Killifische. Eierlegende Zahnkarpfen im Aquarium*. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart.

<sup>7</sup> Encara resta per demostrar que l'exercici de memorització o la capacitat d'aprenentatge d'aquests peixos és més desenvolupada que els que posseeixen territoris fixos.

<sup>8</sup> L'espínol és un peix de reduïdes dimensions (fins a 8 cm) que colonitza les aigües dolces y salobres de tot l'hemisferi nord, trobant-se als països catalans. És un dels animals clàssics en els estudis del comportament. Per a més informació sobre la seva biologia, vegeu: DE SOSTOA, A. i al. 1990. *Peixos*. A: Història Natural dels Països Catalans vol.11. R. Folch Eds. Enciclopedia Catalana. // WOOTON, R. J. 1976. *The biology of the sticklebacks*. Academic Press. London. 371 pp.

<sup>9</sup> Entre els salmònids comuns de terres catalanes trobem la truita comuna (*Salmo trutta fario*) i els introduïts salmó del Danubi (*Hucho hucho*), truita "arc-iris" (*Oncorhynchus mykiss*) i la truita de rierol (*Salvelinus fontinalis*). Els aficionats a la pesca ja coneixen la seva territorialitat.

<sup>10</sup> Els caràcids són una família de peixos gregaris de l'ordre dels cipriniformes. Es distribueixen per les aigües dolces d'Àfrica i Amèrica neotropicals. Hi ha aproximadament uns 100 gèneres repartits en 280 espècies.

<sup>11</sup> BARLOW, G. W. 1993. *The puzzling paucity of feeding territories among freshwater fishes*. Mar. Behav. Physiol. 23: 155-174.

<sup>12</sup> De la mateixa manera, les espècies monogàmiques biparentals necessiten un cert lloc específic, tenen la necessitat d'organitzar la seva relació de parella al voltant d'un lloc, i aquest lloc és un territori. Així, el primer requeriment per a la monogàmia és l'associació amb el substrate, preferiblement un de complex, com el creat en els esculls oceànics o lacustres o entre la vegetació aquàtica o les ribes dels rius. Així doncs, evolutivament parlant, també la fixació en un lloc és el pas previ a la formació de la monogàmia.

<sup>13</sup> Els satèl·lits són aquells mascles que defenen petites fraccions de territori dintre del territori d'un mascle dominant. Són tolerats pel mascle dominant sempre que no es deixin veure d'una forma conspicua, especialment en el moment de la cort i la posta. El mascle dominant surt beneficiat perquè el seu territori és defensat per una multitud d'individus davant d'un possible competidor o bé davant d'un predador. Per l'altre costat, els satèl·lits es beneficien de l'atracció que exerceix el mascle dominant sobre les femelles i sovint en el moment de l'aparellament tenen ocasió de fecundar alguns òvuls. Els mascles furtius (sneakers) imiten la coloració de les femelles de l'espècie, aproximant-se al mascle dominant acompanyat d'una o varies femelles. El furtiu prova de sincronitzar l'emissió dels gàmetes de la parella, provant de fecundar part dels òvuls amb l'emissió d'esperma.

<sup>14</sup> FIEDLER, K. 1964. *Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung Crenilabrus (Labridae, Periformes)*. Z. Tierpsychol. 21: 521-591. // LOISELLE, P. V. & G. W. BARLOW. 1991. *Do fishes lek like birds?* pp. 31-75 (referència incompleta).

<sup>15</sup> Aquesta agressivitat ve induïda per causes ambientals (factors externs), però també influïdes per diferències genètiques (factors interns). Són les diferències genètiques les que poden ésser seleccionables a l'hora de la reproducció. Així, una femella (en peixos és generalment el sexe que tria parella) preferirà que el seu company sigui un individu que domini el territori més gran i que per tant sigui el més agressiu, la qual cosa vol dir que indirectament té més fàcil accés a d'altres recursos, com els ali-

ments, que donaran una major probabilitat de dur a bon terme el projecte de descendència comuna, que heretarà aquests caràcters.

<sup>16</sup> TRESHER, R. E. 1978. *Territoriality and aggression in the threespot damselfish (Pisces, Pomacentridae): an experimental study of causation*. Z. Tierpsychol. 46: 401-434.

<sup>17</sup> BAERENDS, G. P. & J. Baerends van Roon. 1950. *An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes*. Behaviour, Suppl. I, 243 pp. Leiden.

<sup>18</sup> WOOTON, R. J. 1976. *The biology of the sticklebacks*. Academic Press. London. 371 pp.

<sup>19</sup> Un aspecte interessant en el comportament territorial sobre la dinàmica agressiva és l'efecte de la residència prèvia: el peix resident al territori (el propietari) generalment és capaç de dominar o de rebutjar els intrusos conspecifics. De totes maneres sempre hi ha altres aspectes que poden anul·lar la influència d'avantatge de residència prèvia com ara són: la relació de mida favorable a l'intrús (una diferència del 5% al 15% segons l'espècie), experiència i estadi de desenvolupament entre d'altres.

<sup>20</sup> Vegeu els treballs de: PEEKE, H. V. S. 1984. *Habituation and the maintenance of territorial boundaries*. In: "Habituation, sensitization and behavior". Peeke, H.V. S. & L. Petrinovich eds. Academic Press, New York, pp: 393-421. // PEEKE, H.V. S. & K. A. DARK. 1990. *The effects of isolation on the sensitization and habituation of aggression in the threespine stickleback (Gasterosteus aculeatus)*. Ethology 85: 35-42. // ROWLAND, W. J. 1988. *Aggression versus courtship in three-spined sticklebacks and the role of habituation to neighbours*. Anim. Behav. 36: 348-357. // VAN DEN ASSEM, J. & J. N. VAN DER MOLEN. 1969. *Waning of the aggressive response in the three-spined stickleback upon constant exposure to a conspecific. I. A preliminary analysis of the phenomenon*. Behaviour 34: 286-324.

<sup>21</sup> Vegeu: WAAS, J. R. & P. W. COLGAN. 1994. *Male sticklebacks can distinguish between familiar rivals on the basis of visual cues alone*. Anim. Behav. 47: 7-13. // Segon aquests autors, els mascles de l'espinós poden distingir els seus rivals pròxims per subtils diferències físiques o be comportamentals. Aquesta distinció suposa un aprenentatge que té una duració de quatre a sis dies. Amb el reconeixement dels seus oponents, els espinosos són capaços de fer servir la seva memòria per retenir interaccions agressives passades com a referència per tal de seleccionar les millors opcions per tractar a un rival determinat en futures interaccions.

*Agraïments.* Els meus sincers agraïments al Dr. J. Altimiras pels seus comentaris sobre el contingut científic del present treball i al Sr. Manel Domènech i al Dr. L. Tort per la revisió final del manuscrit.