

MARC PUIGCERVER

L'ONTOGÈNIA DEL COMPORTAMENT EN PEIXOS. DESCRIPCIÓ DE PATRONS DE COMPORTAMENT LARVARI (II).

Aquest treball forma part d'un conjunt d'articles que tenen l'objectiu de categoritzar, classificar i definir els patrons de comportament social en peixos; procés que s'està duent a terme al nostre Departament. El comportament social es defineix com aquell comportament en què interaccionen dos o més individus de una mateixa espècie, generalment d'un tamany o edat similars o bé amb lligams parentius. En el comportament social s'inclouen la reproducció, la territorialitat i l'agressivitat i s'exclouen, entre d'altres, el comportament tròfic. El comportament social, per definició, és present a totes les espècies encara que aquestes no siguin espècies gregàries.

Com a continuació del treball sobre comportament agressiu en peixos, en aquest article ens introduïrem en l'estudi de l'ontogènia del comportament o evolució del comportament dintre les diferents parts del desenvolupament de l'individu, tenint una especial cura en la descripció del comportament larvari com a període diferencial. Molts autors classifiquen aquest període vital com una part del comportament reproductiu, quedant d'aquesta manera molts aspectes del comportament larvari sense profunditzar. Tot i així, el nostre grup, malgrat reconèixer el comportament larvari associat i vinculat al comportament reproductiu, prefereix definir-ho i classificar-ho com un tema apart. En molts casos resulta força complicat establir una separació d'ambdós comportaments. Com a primera aproximació, direm que les respostes que donen les cries als progenitors les considerarem pròpies del comportament larvari, i les respostes que donen els progenitors a les cries, pròpies del comportament reproductiu de cura de la progènie. El coneixement de l'ontogènia del comportament és una eina fonamental en l'estudi de l'embriologia i, juntament amb el comportament larvari, senten les bases del coneixement del comportament social dels individus adults.

1. Ontogènia del comportament

Les vies que suporten els processos d'aprenentatge i les estructures

del sistema nerviós central i sensorial necessàries per a executar-los, necessiten tenir el grau de desenvolupament i maduresa perquè puguin funcionar i establir-se; és a dir, qualsevol resposta social de les larves necessita sistemes sensorials i motors suficientment desenvolupats per a permetre al peix detectar, localitzar i respondre apropiadament a l'estímul correcte.

Quan un peix ecllosiona es troba més o menys desenvolupat; no arriba a ésser una versió en miniatura dels pares com als rèptils, però tampoc no és totalment diferent, com als insectes. Els nous patrons de comportament s'aniran formant a partir dels processos de maduració i aprenentatge i alhora els comportaments larvaris es destruiran total o parcialment. S'observa així que no només maduren les activitats motores, sinó que també maduren els mecanismes desencadenadors innats, adquirint-se, fins i tot, nous mecanismes desencadenadors.

Els patrons de comportament larvari són poc i inespecífics però amb el desenvolupament i creixement de l'individu aquests van evolucionant i especialitzant-se amb patrons més complexes. Per exemple, un estudi dels anys setanta¹ sobre el comportament d'un cíclid asiàtic (*Etroplus suratensis*) provà que a partir de dos patrons de comportament larvari es desenvolupen 10 patrons de comportament agressiu (vegeu figura 1). Del **micropessic** i del **rebot** es desenvolupen, en ordre ontogènic i de complexitat, els següents patrons de comportament: **freu**, tremolor, càrrega, empenta, lluita circular, exhibició lateral, cop de cua, exhibició frontal, lluita de boca i **vibració d'aletes**². Aquests canvis són resultat de les influències ambientals descrites a la figura 1.

2. L'embriologia

El comportament als primers períodes de la vida d'un individu forma part del camp d'estudi de l'embriologia. L'evolució dels patrons de comportament es realitza, com ja hem dit, més o menys al mateix temps que el desenvolupament dels mecanismes neurals i la coordinació neuro-muscular. El estudiosos del desenvolupament embrionari no separen els diferents processos que afecten les primeres fases de la vida d'un individu. Els canvis morfològics, físics, químics, fisiològics o etològics formen un tot dintre d'aquesta branca.

L'estudi de l'embriologia en els peixos engloba no només la fase d'ou, sovint confós amb el terme òvul³, sinó també la fase de larva vitel·lina i per extensió, les fases d'eleuteroembrió i juvenil⁴. D'aquesta manera, aspectes com ara: el color, tamany i forma del ou, si són de-

mersals o flotants, adhesius o no, tenen interès pels treballs de comportament descriptiu. Els temps i tamanyes de les diferents fases de desenvolupament: òvul, ou, embrió, larva, juvenil i adult també són importants, així com l'aparició de l'hàbit de respirar aire entre els peixos pulmonats o els laberíntids (**Anabantoidei**) i el temps que els alevins romanen sobre el substrat ensorrats, engantxats, surant o prenent refugi a la cavitat bucal dels pares.

L'eclosió és un fenomen complex, que incorpora aspectes no només etològics sinó també bioquímics i fisiològics. És un procés físic, amb moviments musculars de l'embrió per trencar l'enbolcall de l'ou però que també incorpora processos químics: la secreció d'enzims proteolítics per part de glàndules especials de l'embrió que desfan l'enbolcall. L'activitat metabòlica també canvia poc abans de l'eclosió. Aquest canvi fa incrementar el nombre de moviments espontanis, la qual cosa produirà l'eclosió. Igualment, la més gran demanda d'oxigen pot fer baixar els nivells d'oxigen perivitelins, fent que l'embrió incrementi els seus moviments per sortir i culminant en l'eclosió.

3. L'estudi del comportament larvari als peixos dels Països Catalans

La part més purament etològica del comportament social es dona al període larvari i posteriors. Això és així perquè no és fins aquesta fase que les larves no miren de comunicar-se entre elles o amb els seus progenitors, és a dir, no inicien el seu comportament social. Per això, la complexitat més gran i la més estudiada es dona en aquelles espècies que tenen cura de la seva descendència (altricials o precocials). Segons Balon (1975)⁵ podem dividir aquestes espècies en dos grans grups: els ponedors i els nidificadors. Als Països Catalans trobem entre els ponedors, el silur (*Silurus glanis*) i el peix gat (*Ictalurus melas*). Entre els nidificadors trobem les espècies següents: la perca americana (*Micropterus salmoides*), el burret de l'herba (*Gobius ophiocephalus*), la sandra (*Stizostedion lucioperca*) (fitòfil); la bavosa de riu (*Blennius fluviatilis*), el gòbit de sorra (*Pomatoschistus microps*), el cavilat (*Cottus gobio*) (espeleòfil); el peix sol (*Lepomis gibbosus*) (polífil) i l'espinós (*Gasterosteus aculeatus*) (ariadnòfil). Amb l'excepció de l'espinós y el peix sol, la biologia de moltes d'aquestes espècies no ha estat gaire estudiada i probablement les accions envers la cura de la progeie acaben amb el període embrionari. A més, com es pot observar, són només nou espècies d'un total d'unes 470 que es coneixen als Països Catalans. A causa d'aquesta pobresa a la fauna íctica de les nostres

contrades, els estudiosos en comportament de peixos a Catalunya han dirigit la seva investigació envers espècies forànies, altrament més assolibles.

4. El comportament larvari

Entre les espècies amb comportament larvari més estudiat trobem la família **Cichlidae**⁶. En els individus d'aquesta família es dona una de les comunicacions més complexes conegudes en peixos entre progenitors i descendència. La comunicació pot donar-se de diverses formes: visual (per canvis de coloració o per moviments conspicus), tàctil, química i sonora. Les més evidents són la comunicació visual i la comunicació tàctil. Encara que s'ha demostrat l'existència de les comunicacions química i sonora, ningú fins ara ha fet un intent de definir-les i classificar-les, incloent-les com a patrons de comportament.

Quant a la comunicació visual, generalment el grup de cries roman espacialment per sota del pares i per tant són les combinacions de colors brillants de la part ventral dels progenitors les que serveixen per a guiar els moviments del cardumen. Igualment, és aquesta part la més utilitzada a l'hora de fer moviments conspicus d'avís: moviments d'ondulació amb l'aleta caudal o bé **vibració de les aletes** ventrals. Aquest tipus de comunicació és emprada únicament pels adults. Els patrons de comportament tàctils, són els utilitzats per les cries amb funcions molt diverses (pel seu tamany, la comunicació mitjançant moviments o colors conspicus seria poc efectiva). Els patrons de comportament tàctils, dirigits cap els progenitors tenen la funció de mantenir la motivació paterna i inhibir el desenvolupament de comportaments sexuals.

Un aspecte interessant en el reconeixement individual de progenitors i cries és el de la **empremta**. L'**empremta** es dona especialment en espècies on el contacte pares-fills és prou llarg. De totes formes és un aspecte del comportament encara no massa definit en peixos. S'han fet estudis d'**empremta** amb alevins i models artificials, models que representaven el progenitor (a l'estil dels estudis realitzats per K. Lorenz amb les seves oques), donant respostes positives de patrons de comportament dirigits cap el model. Encara resta molt per estudiar sobre aquest tema. Sigui com sigui, el que sí s'ha demostrat, és la capacitat de reconeixement individual entre progenitors i cries com a resultat de l'estreta associació durant la cura parental.

Hi ha un tipus de comportament interessant, descrit en alguns cíclids monògams i en alguns helòntids, en què les cries d'una posta,

retardant la seva independència, ajuden a pujar les cries de la posta següent dels pares. S'anomena **cura parentiva** ("kinship care"). El sentit evolutiu d'aquest comportament ha estat força estudiat. Es dona en aquells biotops on la competència i la predació són molt altes. Els pares surten guanyant amb l'ajut dels "fills grans" per poder fer sobreviure un més gran nombre d'alevins. Per altra banda, aquests "fills grans" es beneficien d'una perllongada protecció per part dels pares i del territori, la qual cosa els suposarà un major creixement, així com beneficis per a l'adquisició d'experiència de cura de les cries. Amb aquesta dedicació als "germans petits" aquests peixos aconseguiran la maduresa amb un tamany superior a la d'aquells que han fugit del territori i una més gran experiència. Això els permetrà aconseguir més fàcilment una parella, obtenir una posta més nombrosa (per la major quantitat de gàmetes femenins) i dur-la, amb més probabilitat que d'altres, a bon terme. En les espècies en què es produeix la cura parental, es dona paradoxalment també canibalisme entre peixos de la mateixa ventregada. Des del punt de vista evolutiu totes dues estratègies (canibalisme i cura parentiva) són complementàries i tenen la mateixa finalitat: la pervivència de l'espècie. La primera s'ocupa de la qualitat i la segona de la quantitat. És interessant notar que l'inici del canibalisme dintre del mateix banc de cries es dona quan el creixement de les cries és força desigual. Això planteja una qüestió interessant a l'hora d'interpretar l'evolució de la relació social entre membres d'una mateixa posta. S'inicia amb una fase d'igualtat, per a passar a una relació jeràrquica o de dominància-submissió i finalment a una relació de depredador-presa. Tot això, no només depèn d'uns estats anatòmics o fisiològics concrets sinó del comportament social als primers temps de la vida d'un individu, que afecten l'anatomia i la fisiologia d'aquest.

5. Patrons de comportament

Com ja hem dit abans, molts dels patrons de comportament en larves han estat descrits com a patrons d'agressivitat: exhibició frontal, moviment pendular, exhibició lateral, lluita circular, càrrega, cop de cua, combat bucal...

Descartant aquests darrers, els patrons de comportament social propis dels estats larvaris i juvenils estan relacionats amb interaccions entre cries i progenitors o entre "germans":

***contactar** (contacting): la cria s'aproxima al cap de la mare fins que aquesta pren contacte amb la boca. Es dona particularment entre

cíclids criadors de boca. Té una funció de comunicació.

***rebot** (glancing, bouncing, skimming): contacte del cos lateral de la cria amb el cos lateral del progenitor. Té una funció de comunicació.

***fregar** (chafing): semblant al rebot però executat sobre un objecte inanimat. És un moviment de confort.

***micropessic** (micronipping): els joves mosseguen els flancs dels pares, menjant-se la seva mucosa. Té una funció tròfica.

***pessic** (nipping): és semblant al micropessic però executat sobre un objecte inanimat. Té una funció tròfica.

Els patrons relacionats amb les primeres fases del desenvolupament són simplement descripcions de l'estat i posició relativa on es desenvolupen les cries fins a aconseguir un moviment natatori dirigit.

***adherir-se**: les larves un cop eclosionades s'uneixen a objectes verticals amb ajuda de les glàndules cimenteres.

***agitar-se** (wriggling): és un moviment de tot el cos de forma serpentejant combinat amb un moviment de les aletes ventrals. Es produeix en embrions que es troben fixats al substrate i té una funció d'oxigenació.

***surar**: les larves un cop eclosionades, es situen just per sota el nivell de l'interfase aire-aigua.

***ensorrar**: les larves només eclosionar, s'introdueixen per sota el substrate.

Així mateix, quan les larves posseeixen un moviment dirigit se les pot observar desenvolupant altres tres patrons larvaris associats a la protecció enfront un perill. Els joves cíclids poden percebre el perill per l'avís dels progenitors o per ells mateixos, exhibint a continuació una resposta característica de defensa. La percepció larvària pot venir causada per moviments vigorosos de la proximitat, especialment moviments d'absorció, com els emprats pels depredadors per a capturar petits.

***descansar** (resting): les larves es deixen caure o bé neden

activament cap el fons i romanen immòbils.

***formar mola** (swarming): les larves s'ajunten formant un núvol de cries.

***moviments sobtats** (dashing): són una sèrie de moviments de ràpids desplaçaments, asincrònics i adireccionals.

6. Conclusions

L'estudi de l'ontogènia del comportament al període embrionari es troba íntimament lligat a l'estudi de l'embriologia. El comportament, la fisiologia, els processos físico-químics de l'embrió, formen un tot estudiat per l'embriologia. El període larvari, següent etapa de desenvolupament, resulta molt interessant des del punt de vista etològic, ja que es desenvolupen els primers patrons de comportament socials que evolucionaran durant el període juvenil i arribaran a crear l'ampli ventall de patrons de comportament socials dels adults. Aquest recull de patrons de comportament larvari és complet des del punt de vista que enumera aquells patrons sensibles d'observar-se amb l'ull humà. Però queda encara molt a fer per poder analitzar etogrames complets en peixos que incorporin comunicació social per mitjans químics i/o sonors. Encara que hi ha treballs pioners sobre el tema, aquests no arriben a definir ni caracteritzar, a nivell general de tots els peixos, els diferents patrons que d'aquesta comunicació es deriven. Tenint en compte que els mitjans tècnics milloren dia a dia és de preveure que en un futur no gaire llunyà sigui aquest un camp en el que es donaran avenços ràpids.

Marc Puigcerver

Universitat Autònoma de Barcelona

Agraïments. Vull agrair al Dr. L. Tort i al Dr. J. Altiriras la seva supervisió científica i els útils comentaris en la revisió del present manuscrit.

NOTES

¹ WYMAN R. L. & WARD J. A., 1973. *The development of behavior in the cichlid fish ETROPLUS MACULATUS (Bloch)*. Z.Tierpsychol. 33: 461-491.

² En tota obra de revisió, sempre es perden alguns elements que no s'integren dintre del cos del treball. És el cas de la definició d'un altre patró de comportament agressiu no descrit a l'article: M. PUIGSERVER M., 1994. *El comportament agressiu intraespecífic en peixos bentònics. Descripció de patrons d'agressivitat*, dins *Revista de l'Alguer*, 5 (5): 13-20. Aquest patró és:

Vibració d'aletes (prové de l'anglès "fin-flickering"): descrit per Wyman & Ward (1973) a l'espècie *Etroplus maculatus*. Les aletes ventrals són obertes i tancades varies vegades amb freqüència variable. Aquest patró es troba associat als següents: cop de cua, lluita circular i moviment pendular.

³ L'ou és l'òvul fecundat. La fecundació és la conjugació del pronucli de l'espermatozoide i l'òvul. De totes maneres, la fertilització no pot ésser considerada l'únic punt de partida de l'ontogènia perquè és absent en organismes ginogenètics i partenogenètics (*Poecilia formosa*, *Poeciliopsis sp.*), i s'esdevé després de la polispèrmia, reacció cortical, enduriment de l'envoltura de l'òvul i la formació del blastodisc.

⁴ El període embrionari comença amb la fertilització o activació de l'òvul i finalitza amb la transició de l'alimentació endògena a l'exògena. Continua el període larvari que acaba quan la columna vertebral es troba totalment diferenciada i calcificada. Després ve el període juvenil que finalitza amb la primera maduració dels gàmetes. Totes les espècies passen al menys per un període embrionari i adult per definició, però els períodes larvaris i juvenils poden no trobar-se en el desenvolupament de algunes espècies.

⁵ Vegeu BALON, E.K. 1975. *Reproductive guilds of fishes: A proposal and definition*. J.Fish. Res. Board Can. 32: 821-864.

⁶ Els cíclids pertanyen al subordre dels Percoides. 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.

Representació esquemàtica del desenvolupament de patrons de comportament dels peixos respecte dels canvis ambientals

