

MARC PUIGCERVER

EL COMPORTAMENT AGRESSIU INTRAESPECÍFIC  
EN PEIXOS BENTÒNICS. DESCRIPCIÓ DE PATRONS  
D'AGRESSIVITAT.

**1. Introducció**

La reproducció exitosa és la finalitat biològica de tota espècie i de tot individu. En els peixos, l'èxit reproductiu és també resultat de l'agressivitat i de les lluites dintre d'una mateixa espècie. Per una banda diferenciem les lluites o l'agressivitat per motius tròfics, que estableixen una relació jeràrquica en el grup. Per una altra, les lluites per a l'èxit reproductiu, que determinen la formació de territoris. Els territoris es delimiten entorn una situació de privilegi respecte a l'estratègia reproductiva de l'espècie; i els recursos essencials de l'èxit reproductiu dintre d'aquest territori, seran defensats en proporció a la disponibilitat d'aquests. Per exemple, en el peix *Rhodeus amarus*, l'agressivitat té lloc prop de la proximitat dels musclos *Anodonta*, imprescindibles per a la seva reproducció. D'aquesta manera els reproductors i els seus descendents es reparteixen proporcionalment l'espai disponible i els recursos tròfics, no permetent la superpoblació en un determinat biotop.

Aquest conjunt de fenòmens són estudiats per l'etologia (ciència del comportament). Malgrat que la concepció de l'etologia com a ciència és força recent, es poden apreciar diverses fases al llarg dels anys. Els primers treballs amb peixos, que daten del 1935 al 1950, varen ésser de caràcter descriptiu. D'aquests, l'obra de Baerends & Baerends van Roon (1950) és referència insalvable en tot estudi de comportament de peixos. Ja cap els anys 60, es popularitzà l'obra de dos dels pares de l'etologia moderna, Tinbergen i Lorenz, que treballaren més sobre els aspectes causals intrínsecs del comportament animal (psicologia animal). A finals d'aquesta dècada i principis de la següent però, comencen els treballs específics en comportament agonístic dels peixos. Tot i que continuaven essent bàsicament descriptius, incorporaren nous mètodes i objectius, com la utilització de models inerts i l'estudi de causalitats externes (sociologia animal). A mitjans dels 70, començà l'estudi comparat de l'agressivitat en peixos tot mirant d'establir una relació filogenètica entre diverses espècies (Ewing 1975) però fou un camp amb poca continuïtat. Prop dels 80, sorgiren els primers treballs sobre anàlisi

d'exhibicions agonístiques, tot observant la seqüència de les lluites ritualitzades. També s'estudià la influència de desigualtats (tamany, sexe...) dels adversaris sobre la dinàmica de les lluites i es començà a treballar en fisiologia del comportament. En aquests darrers quatre anys, tot seguint la mateixa línia, es treballa més en les respostes de diferents estímuls enfront la història vital de l'individu.

Tot i aquesta evolució en l'estudi del comportament, la part descriptiva ha quedat poc definida i encara resta força cosa a fer, tenint en compte la importància que té com a base per estudis més avançats dintre l'etologia. Els aspectes que tractarem a continuació pretenen ésser una eina introductòria en el coneixement del comportament agressiu dels peixos.

## 2. Exhibicions agonístiques

Mentre que el comportament agonístic ocupa una gran part del temps de vida dels peixos madurs, les lluites es donen en poques ocasions. Això és degut al fet que el patiment de danys o bé la mort poden disminuir l'èxit reproductiu d'un individu. Per tant s'ha desenvolupat una estratègia que permet als peixos conèixer l'habilitat combativa de l'adversari sense el risc de patir danys: les exhibicions. Durant els anys 60 es comprovà que aquestes exhibicions o lluites ritualitzades estan adaptades a les característiques vitals dels individus que les practiquen. A la subfamília dels **Tilapiine** es lluita de forma diferent si l'espècie incuba la progènie a la boca o sobre el substrate. En el primer cas les lluites es realitzen amb les boques obertes, sense tancarles, perquè la incubació oral requereix una boca sensible i això no és compatible amb la **lluita de boca**.

Un dels casos de comportament agonístic (que engloba exhibicions i lluita) més estudiats és el del cíclid *Nannacara anomala*, del qual s'han descrit tres fases, cadascuna amb un o més patrons de comportament (veure taula 1).

*Fase 1.* Els peixos canvien de color i s'apropen l'un a l'altre amb les aletes desplegadas i realitzen **exhibicions laterals** que tenen la funció de determinar la mida de l'oponent (exhibició d'amenaça).

*Fase 2.* Continuada a l'anterior, hi ha una fase d'intercanvi de **cops de cua**, que vénen a indicar la força dels contrincants.

*Fase 3.* L'atac directe i lluita perillosa, que demostra l'habilitat com-

bativa dels contendents: el guanyador i el perdedor. L'habilitat combativa s'aprecia directament i no hi ha cap tipus d'informació en la resposta del contrari; els actes es realitzen per a inflingir mal a l'adversari. Mentre que la fase 1 i 2 són reversibles, un cop es comença la fase 3, no hi ha retorn possible i el perdedor acostuma a sortir força malparat. En els casos en que les desigualtats de tamany són apreciables pels propis adversaris (s'ha calculat que és al voltant del 5%), el comportament agonístic no sobrepasa la primera fase. Ja en la segona fase, els individus aprecien el seu grau de força (coeficient de condició) simultanejat amb patrons de comportament de la fase 1. En cas que la igualtat entre els dos contendents sigui molt gran, s'entra a la tercera fase on existeix un veritable dany físic per ambdós adversaris. Quan un dels peixos en alguna de les fases considera que el seu contrincant és més poderós adopta una **postura d'apaivagament** o bé realitza un **esquivament**.

Els factors que afecten la durada, la intensitat i el vencedor d'un encontre agonístic són variats. Influeix el fet d'ésser al propi territori o al contrari, els anteriors encontres i el rang jeràrquic que n'ocupava, coneixement de l'adversari, coloració, habilitat, gosadia, tamany, edat i/o sexe. En tots els casos, quan més simètriques siguin les característiques dels contendents, més fases i més temps consumiran els encontres.

- Un individu en el seu territori serà estimulat per atacar qualsevol individu amb trets rivals i un individu fora del seu territori serà estimulat per fugir en semblants circumstàncies. Només quan els dos individus tenen el mateix impuls, com per exemple a la frontera de dos territoris, poden esdevenir-se llargues exhibicions agonístiques.

- El coneixement individual pot donar avantatge a aquell membre dominant o bé a aquell amb més victòries sobre els altres.

- Les lluites entre sexes d'una mateixa espècie estan inhibides en la majoria dels casos, bé pel dimorfisme sexual o bé per pautes de conducta sexual diferents. De totes maneres es poden donar en aquells casos en què la parella reproductora és monopaternal.

- El tamany és indubtablement el factor més significatiu. Segons tots els estudis realitzats fins ara, es troba per davant de qualsevol altre factor. Tal i com s'ha mencionat anteriorment, una diferència del 5 % en pes pot ésser determinant.

- L'edat es troba associada directament amb el tamany. En condicions semblants d'alimentació i temperatura, quan més edat té un peix, més tamany té.

- En casos molt particulars es donen varietats naturals de coloració dintre d'una mateixa espècie. En aquesta situació una de les varietats, generalment aquella que és "especial" (albina, apigmentada, dorada...)

té aventatges sobre la varietat original, ja que aquesta no resulta provocada per la coloració agonística de la varietat: "especial", mentre que aquesta última (al contenir la informació original dels colors agònics de l'espècie) sí que resulta provocada per la coloració dels seus adversaris.

### 3. Inhibicions

El coneixement de les inhibicions és interessant des del punt de vista del comportament descriptiu. Així com les paraules tenen diferents interpretacions segons el context, una mateixa acció d'un peix pot tenir diferent significació segons la situació. D'aquesta manera, malgrat que l'exhibició frontal té un significat obvi al utilitzar-se amb un mascle rival, també s'utilitza en l'establiment d'un vincle amb la femella, essent el seu significat prou diferent.

Podem establir dos tipus d'inhibicions segons el seu origen: les que provenen de l'estat anímic del propi individu i les que venen condicionades per factors externs.

Una lluita pot resultar inhibida per certs factors interns, diferents segons l'espècie i el sexe. Per exemple, en els mascles de la família **Cichlidae**, l'**esquivament** (com a patró de comportament) inhibeix els comportaments agressius i reproductius; en aquest cas, l'èxit reproductiu i lluitador estan directament relacionats. Per contra, la lluita inhibeix el comportament sexual a les femelles d'aquesta família. D'una altra banda, a l'espinós (*Gasterosteus aculeatus*), el comportament reproductiu inhibeix el comportament mossegador.

Els factors externs són igualment variats, com per exemple la inhibició a l'acció de mossegar quan un grup d'individus neda en mola (*Pelvicachromis ocellatus*). Igual succeix amb un altre cíclid, *Tropheus moorii*, en què la inhibició del comportament agressiu prové de la franja groga que presenten quan formen moles i durant la parada nupcial i la posta. En aquest mateix sentit, una femella amb cries de l'espècie *Thoracochromis wingatii* no atacarà cap dels seus descendents mentre presentin franges longitudinals, però els atacarà en el moment en què estableixin un territori i presentin franges verticals.

### 4. Patrons de comportament agressiu dels peixos

Per introduir-nos en el tema del comportament agressiu dels peixos s'ha de tenir clar el concepte dels patrons de comportament més usualment emprats pels actuals científics. Aquests termes no han tingut

cap revisió en llengua anglesa desde l'any 1950 per Baerends & Baerends van Roon. Actualment, a la Unitat de Fisiologia Animal de la Universitat Autònoma de Barcelona estem duent a terme aquesta tasca. En aquest capítol donem a conèixer una versió reduïda de la recopilació d'aquests termes, traduïda al català, que des de 1950 fins ara encara tenen vigència.

El comportament agressiu es divideix en dos complexos principals que contenen varios elements:

Complex de l'**exhibició lateral** (orientació paral·lela): els peixos orientant-se costat a costat, generalment amb les aletes desplegadas. Pot anar acompanyat d'un feble moviment cap endavant, vibracions o tremolors. El sentit d'un peix respecte l'altre pot ésser de cara-cua (pot desencadenar lluita circular) o cara-cara.

Els patrons de comportament que pertanyen a aquest complex són:

**Ullprendre.** Els dos peixos s'orienten paral·lelament, ull amb ull i en sentit invers; aproximadament a una distància de mitja longitud de cos l'un de l'altre.

**Corbament.** El cos d'un o dels dos contrincants adopta una forma de C amb la part concavada de cara a l'altre peix.

**Curvatura sigmoide.** El mascle torça el seu cos adoptant una forma de una S estirada pels extrems.

**Cop de cua.** Un dels peixos colpeja l'aigua amb l'aleta caudal en direcció a l'altre. La posició dels adversaris pot ésser cap-cua o cap-cap. Igualment es pot donar que els desplaçaments d'aigua estiguin dirigits cap el fons.

**Moure la cua.** Continu moviment amunt i avall del peduncle i l'aleta caudal executat davant el cap de l'adversari.

**LLuita circular.** Els dos adversaris comencen a perseguir-se mutuament de forma circular, a gran velocitat i mantenint l'orientació cap-cua. Generalment l'orientació de l'eix dorso-ventral és vertical respecte a la superfície però en ocasions també resulta paral·lel amb aquesta. Complex de l'**exhibició frontal**: els peixos s'orienten cara a cara, frontalment, amb les aletes desplegadas, els opercles alçats i freqüentment amb la boca oberta.

Els patrons de comportament que pertanyen en aquest complex són:

**Encarar.** Els peixos s'aproximen cap amb cap tot aturant-se a un cos de distància.

**Espetegar.** El peix s'orienta amb el cap cap avall i orientat cap a l'adversari, tancant i obrint la boca ràpidament. Generalment es produeixen sons audibles fora de l'aigua.

**Cop d'aletes ventrals.** Nomès es dona a la família **Belontiidae**. El adversari es colpeixen amb les dues aletes ventrals filiformes.

**Moviment pendular.** Alternança entre dos peixos d'avanc i retirada.

**Escomesa.** Escometre a l'adversari però finalitzant sense contacte.

**Càrrega.** Escomesa amb contacte.

**Caparrada.** El peix neda ràpidament cap a l'adversari i el colpeja en un costat amb els llavis.

**Empenta.** Similar a una caparrada però més ràpid i més violent.

**Pessic.** Un mos ràpid i no damnós dirigit al cos de l'adversari.

**Mossegada.** Una porció de l'anatomia del peix és abarcada per la boca de l'adversari mantenint-la però tancada.

**Combat bucal.** Dos peixos s'orienten l'un al l'altre, cara a cara i a poc a poc, amb les boques obertes mirant de mossegar els llavis de l'adversari mentre realitzen moviments ondulants cap els costats o empenyent i/o estirant.

Els següents elements pertanyen tant a un com a l'altre complex, i es donen independentment de la disposició que els contendents tenen l'un respecte de l'altre:

**Badall.** La boca es manté oberta al màxim durant força estona.

**Espasme cefàlic.** Moviment de gran amplitud del cap en un sentit.

**Tremolor.** Una sèrie de ràpids i continuats moviments que sacsegen tot el cos.

**Sotregada.** Espasme acompanyat d'un moviment d'ona que travessa el cos.

**Natació exagerada.** El peix es desplaça cap endavant amb moviments ondulatoris de gran amplitud.

**Natació estacionària.** Es produeixen moviments natatoris cap endavant al mateix temps que les aletes pectorals impulsen al peix en sentit contrari.

**Positura de submissió** (postura d'apaivagament). El peix s'inclina en angle amb el cap en direcció a la superfície i les aletes plegades, oferint la part ventral a l'adversari. Generalment ve acompanyada d'un canvi de coloració.

**Persecució.** L'adversari és encaçat amb ràpids moviments.

**Esquivada.** Fuita, ocasionalment a poc a poc, al temps que s'adopta una postura de submissió, però generalment ràpida, prenent el camí més curt d'escapada de l'adversari més fort. Implica una persecució per part de l'adversari.

**Evasió.** El peix es precipita cap al fons i s'enterra i roman sense moviment.

Hi ha descrit un tercer complex que ve a ser un híbrid dels dos anteriors i que té només una importància puntual:

**Exhibició perpendicular.** Un dels contendents se situa perpen-

dicular al flanc de l'altre individu, amb les aletes desplegades i els opercles alçats.

## 5. Conclusions

El coneixement del comportament agressiu, igual que els comportaments territorial i sexual (comportament social) i els seus patrons de conducta, té una gran importància en ell mateix així com per a d'altres disciplines dintre de la biologia. Els evolucionistes es basen en trets del comportament per fer les seves classificacions filogenètiques. Els taxònoms es nodreixen en ocasions dels patrons de comportament per a la classificació de les espècies. També els ecòlegs i els biòlegs pesquers estan interessats en conèixer determinats comportaments dels peixos. Però on més pot influir aquest coneixement és en la fisiologia.

Des dels seus inicis, l'estudi de la fisiologia dels peixos ha tingut en compte en les seves anàlisis factors com ara el sexe, l'edat i el tamany entre d'altres, però només recentment i en pocs casos, s'han considerat factors de comportament social en individus d'un mateix grup experimental. Així, s'han pogut constatar diferències fisiològiques en peixos, segons l'estatus social de l'individu, la seva tendència agressiva, sexual, territorial... És per això que cal començar aquesta tasca des de la base, la qual cosa ha estat l'objectiu del present treball.

**Marc Puigcerver**

*Universitat Autònoma de Barcelona*

### *Agraïments*

Agraïm al Termcat la seva supervisió tècnica en l'adaptació dels termes etològics inclosos en el cos d'aquest treball i al Dr. L. Tort pels útils comentaris en la revisió del manuscrit.

## BIBLIOGRAFIA

Alguns treballs que poden servir per ampliar la informació sobre el comportament agressiu dels peixos són els següents:

Barlow, G.W. 1983. Do Gold Midas cichlid fish win fights because of their color, or because they lack normal coloration? A logistic solution. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 197-204.

Barlow, G.W., W.Rogers & N. Fraley. 1986. Do Midas cichlids win through prowess or daring? It depends. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 1-8.

Denight, M.L. & J.A. Ward. 1982. Relationship of chin spot size to dominance in the black-chinned mouthbrooding cichlid fish (*Sarotherodon melanotheron*). *Animal Behaviour* 30: 1099-1104.

Echelle, A.A. 1973. Behavior of the pupfish, *Cyprinodon rubrofluvialilis*. *Copeia* 1973 (1): 68-76.

Enquist, M., T. Ljungberg & A. Zandor. 1987. Visual assessment of fighting ability in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* 35 (4): 1262-1263.

Enquist, M., O. Leimar, T. Ljungberg, Y. Mallner & N. Segerdahl. 1990. A test of the sequential assessment games: fighting in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behaviour* 40 (1): 1-14.

Franck, D. & A. Ribowski. 1989. Escalating fights for rank-order position between male swordtails (*Xiphophorus helleri*): Effects of prior rank-order experience and information transfer. *Behav.Ecol.Sociobiol.* 24: 133-143.

Koops, M.A. & J.W. A. Grant. 1993. Weight asymmetry and sequential assessment in convict cichlid contests. *Canadian Journal of Zoology* 71: 475-479.

Ribowski, A. & D. Franck. 1993. Demonstration of strength and concealment of weakness in escalating fights of male swordtails (*Xiphophorus helleri*). *Ethology* 93: 265-274.

Watanabe, M., T. Kobayashi & H. Terami. 1984. Changes in eye color during aggressive interaction in the chocolate cichlid, *Cichlasoma coryphaenoides*. *Zoological Science* 1 (5): 787-793.

Wazlavek, B.E. & M.H. Figler. 1989. Territorial prior residence, size asymmetry, and escalation of aggression in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Günther). *Aggressive Behavior* 15: 235-244.

Taula 1. *Classificació dels patrons de comportament agressiu en peixos segons la fase de lluita seqüencial.*

	<b>Fase 1</b>	<b>Fase 2</b>	<b>Fase 3</b>	<b>Final</b>
Complex exhibició lateral	Ullprendre Corbament	Corvatura sigmoide Cop de cua Moure la cua	Lluita circular	
Complex exhibició frontal	Encarar	Espetegar Cop d'aletes Moviment pendular Escomesa Pessic	Càrrega Caparrada Empenta Mossegada Combat bucal	
Complex mixt	Badall Tremolor Sotregada	Espasme Natació exagerada Natació estacionària		Positura submissiva Persecució Esquivada Evasió