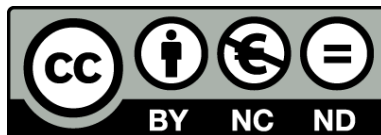




UNIVERSITAT^{DE}
BARCELONA

Efecte de les condicions ambientals en el moviment col·lectiu coordinat en peixos

Núria Santosjuanes Carrión



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència **Reconeixement- NoComercial – SenseObraDerivada 4.0. Espanya de Creative Commons.**

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia **Reconocimiento - NoComercial – SinObraDerivada 4.0. España de Creative Commons.**

This doctoral thesis is licensed under the **Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivs 4.0. Spain License.**



TESI DOCTORAL

**Efecte de les condicions
ambientals en el moviment
col·lectiu coordinat en peixos**

Nuria Santosjuanes Carrión



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Departament de Psicologia Social i Psicologia Quantitativa, Secció de
Psicologia Quantitativa, Facultat de Psicologia, Universitat de
Barcelona

Efecte de les condicions ambientals en el moviment col·lectiu coordinat en peixos

Memòria presentada per
Núria Santosjuanes Carrión

Programa de Doctorat en Biodiversitat
Línia de Recerca d'Antropologia Biològica

Doctoranda

Núria Santosjuanes Carrión



Director de tesi/Tutor

Dr. Vicenç Quera Jordana



Barcelona, abril de 2023

*“No acceptes la derrota
fins que no trobes que
sortiràs guanyant”*

Joan Fuster

AGRAÏMENTS

En primer lloc, agrair el seu temps i dedicació al meu director de tesi, el Dr. Vicenç Quera, sense la seva guia i suport no hagués estat possible concloure amb aquest treball. He après moltes coses durant aquest llarg viatge i ell m'ha acompanyat en tot moment, ajudant-me en aquells casos en que m'he quedat bloquejada o no sabia quines passes seguir. Gràcies de tot cor per la teva paciència infinita, per haver comprès la problemàtica de compaginar aquesta tesis doctoral amb una feina de 40 hores setmanals, i per haver seguit endavant malgrat les complicacions.

També agrair al Dr. Francesc S. Beltrán i la Dra. Ruth Dolado, del mateix grup de recerca, directores del meu TFM, amb els quals em vaig posar en contacte per començar aquesta aventura i em van recomanar aquesta temàtica que ha acabat semblant-me molt apassionant. A més, han estat sempre disposats a solucionar qualsevol dubte que m'anés sorgint.

No em puc oblidar tampoc de la Dra. Elisabet Gimeno, qui em va passar el relleu i em va explicar tot el funcionament del manteniment i cura dels peixos a l'estabulari. La seva recerca prèvia en aquest camp m'ha facilitat el camí i m'ha alliberat de hores de treball referents al processament de les dades. Gràcies de tot cor, Eli, la teva disposició no ha estat en cap moment desmerescuda.

M'agradaria també fer una dedicatòria molt especial, al grup d'Unitat d'Experimentació Animal de Psicologia i Diagonal. En concret a la Dra. Laia Oliva, qui va ser l'encarregada de l'estabulari de Psicologia quan estava fent aquesta recerca, i temps després s'ha acabat convertit en la meva cap del departament a Diagonal. Gràcies Laia, per ajudar-me amb totes les qüestions protocol·làries. Gràcies per ensenyar-me tantíssimes coses en la meva carrera professional. I a les meves companyes i companys de Diagonal, perquè feu una feina extraordinària i a vegades com a investigadors no ho valorem com cal, i en molts casos, no es podrien portar avant projectes sense la vostra meravellosa labor.

Voldria expressar també la meva gratitud als integrants de la meva banda de rock, als *Vintage Bastards*, al Jordi, Julio, Marc (Pisuke) i Dídac. Gràcies per totes les experiències i il·lusions viscudes, sense aquests moments de desconexió potser no hauria tingut el coratge de seguir endavant. Una dedicatòria a banda ha d'anar pel Dídac; ens hem rigut i hem plorat, però d'una manera o altra sempre tindràs un racó especial al meu cor.

També als amics de Barcelona, Corbera, Benigànim i Alacant. Amb especial dedicació a l'Oscar, qui m'acompanyava en molts casos a treballar a la biblioteca, em donava forces per continuar i m'escoltava i entenia amb qualsevol problema de caràcter personal.

No em puc oblidar tampoc de donar les gràcies a la meva família, als pares, Maria i Juan, qui possiblement han estat els més patidors de tots. Al pare per inculcar-me la passió per la ciència, la naturalesa, la història i la política. I a la mare perquè és el millor exemple que puc tenir de no rendir-se mai i lluitar sempre pels teus somnis. A la meva germana també, qui s'ha fet càrrec de tot el disseny de la portada i les imatges que apareixen en aquesta tesi doctoral. Laura, moltes gràcies per poder retratar i interpretar tant bé, els jeroglífics que t'enviava. I per ser a banda de germana, amiga. No et podré agrair mai la teva col·laboració en aquest projecte.

Per últim, donar les gràcies a la Universitat de Barcelona per avalar aquest treball, a la Comissió Acadèmica i als coordinadors del programa de Doctorat en Biodiversitat, Dra. Dolors Vinyoles i Dr. Raül Ramos, i a la Secretaria de Psicologia, en concret a Fina Galvez, per totes les gestions.

RESUM

El moviment col·lectiu coordinat (MCC) és una adaptació de molts grups d'éssers vius que afavoreix la supervivència. Aquesta és una característica emergent i auto-organitzada que sorgeix d'unes regles simples d'interacció entre els diferents individus que formen un grup. Les pressions selectives de l'entorn poden modular aquestes regles simples i, en conseqüència, canviar els paràmetres del moviment grupal.

En aquest estudi s'investiga com una sèrie de factors ecològics i ambientals que ocorren a la natura poden afectar de manera directa al MCC de dues espècies de peixos d'aigua dolça, que en estat salvatge estan sotmeses a diferents pressions selectives.

Es van dissenyar tres experiments en els que es modificaven diversos factors ambientals i, a més, es va realitzar una comparativa entre dues espècies i dues mides grupals diferents per a cada espècie. Al primer estudi es comparava l'efecte que té l'espai disponible sobre el MCC d'un banc de peixos; cada grup d'estudi va ser sotmès a una condició experimental diferent, una amb una mida de tanc gran i l'altra amb una mida de tanc petit, que mesurava aproximadament la meitat de l'àrea del tanc gran. Al segon experiment, es pretenia esbrinar com afectava la intensitat lumínica al MCC i en aquest cas els grups es van sotmetre a dues condicions de llum diferents, una amb intensitat lumínica alta (entre 100 i 140 luxes) i l'altra amb intensitat lumínica baixa, és a dir, amb la quantitat de llum indispensable per poder realitzar les gravacions sense la necessitat de fer servir infrarojos. Per últim, es volia observar l'efecte de la velocitat del corrent d'aigua sobre el MCC; en aquest experiment interessava saber no només com el corrent afectava a la conducta global del banc de peixos, sinó quin efecte tenia sobre el nivell metabòlic individual, perquè la força del flux de l'aigua exercia un cost extra d'energia als peixos que havien de mantenir les posicions. En aquest últim experiment es van mesurar tres condicions diferents: sense corrent d'aigua, amb corrent baix i amb corrent alt.

Els resultats van indicar que aquells factors ambientals poden modificar els moviments dels bancs de peixos, que donat un mateix condicionant ecològic espècies diferents poden actuar de maneres totalment oposades i que la mida del grup té un efecte interactiu amb els diferents factors ambientals.

ABSTRACT

Coordinated collective movement (CCM) is an adaptation of many groups of living beings that favors survival. This is an emergent and self-organized characteristic that arises from simple rules of interaction between the different individuals that make up a group. Selective pressures from the environment can modulate these simple rules and, consequently, change the parameters of group movement.

This study investigates how a series of ecological and environmental factors that occur in nature can directly affect the MCC of two freshwater fish species, which in the wild are subject to different selective pressures.

Three experiments were designed in which several environmental factors were modified and, in addition, a comparison was made between two species and two different group sizes for each species. The first study compared the effect of available space on the MCC of a school of fish; each study group was subjected to a different experimental condition, one with a large tank size and the other with a small tank size, which measured approximately half the area of the large tank. In the second experiment, the aim was to find out how the light intensity affected the MCC and in this case the groups were subjected to two different light conditions, one with high light intensity (between 100 and 140 lux) and the other with low light intensity, that is to say, with the amount of light essential to be able to make the recordings without the need to use infrared. Finally, we wanted to observe the effect of the speed of the water current on the MCC; in this experiment we wanted to know not only how the current affected the overall behavior of the fish bank, but what effect it had on the individual metabolic level, because the force of the water flow exerted an extra energy cost on the fish that had to maintain positions. In this last experiment, three different conditions were measured: no water current, low current and high current.

The results indicated that those environmental factors can modify the movements of schools of fish, that given the same ecological conditioning different species can

act in completely opposite ways and that the size of the group has an interactive effect with the different environmental factors.

ÍNDEX

1 INTRODUCCIÓ	1
1.1 Nomenclatura relativa al MCC en peixos	3
1.2 Sistemes sensorials implicats en el MCC en peixos	5
1.3 Funcions principals del MCC	7
1.3.1 <i>Funcions de protecció: capacitat antidepredatòria.</i>	7
1.3.2 <i>Funcions de farratge</i>	12
1.3.3 <i>Hidrodinamisme</i>	12
1.3.4 <i>Altres funcions</i>	13
1.3.5 <i>Costos</i>	14
1.4 Biologia i ecologia de les espècies d'estudi	15
1.4.1 <i>Característiques del peix zebra (D. rerio)</i>	15
1.4.2 <i>Característiques del peix tetra neó negre (H. herbertaxelrodi)</i>	16
1.5 Factors intrínsecs que modulen el MCC dels peixos	16
1.6 Factors extrínsecs que modulen el MCC en peixos	17
1.6.1 <i>Ecosistema, nínxol ecològic i espai disponible</i>	18
1.6.2 <i>Il·luminació i visibilitat</i>	18
1.6.3 <i>Moviments de l'aigua: fluxos, mares i corrents</i>	20
1.6.4 <i>Altres factors</i>	21
1.7 Estressors ambientals: impacte en el MCC	22
2 OBJECTIUS	25
3 TÈCNiques DE REGISTRE	29
3.1 Dificultats de l'estudi empíric	29
3.2 Selecció dels vídeos	30
3.3 Binarització de vídeos	32
3.4 Resolució d'oclusions	33
3.5 Anàlisi de les trajectòries	36

3.6 Mesures.....	39
4 ESTUDI COMPARATIU DE L'EFECTE DE LA MIDA DEL TANC SOBRE EL MCC EN DUES ESPÈCIES DE PEIXOS	43
4.1 Introducció.....	43
4.2 Mètode.....	46
4.2.1 Subjectes	46
4.2.2 Aparell	47
4.2.3 Procediment	47
4.3 Disseny i anàlisi de dades.....	48
4.4 Resultats.....	49
5 ESTUDI COMPARATIU DE L'EFECTE DE LA INTENSITAT LUMÍNICA SOBRE EL MCC EN DUES ESPÈCIES DE PEIXOS	59
5.1 Introducció.....	59
5.2 Mètode.....	62
5.2.1 Subjectes	62
5.2.2 Aparell	62
5.2.3 Procediment	64
5.3 Disseny i anàlisi de dades.....	66
5.4 Resultats.....	66
6 ESTUDI COMPARATIU DE L'EFECTE DE LA VELOCITAT DEL CORRENT D'AIGUA SOBRE EL MCC EN DUES ESPÈCIES DE PEIXOS.....	73
6.1 Introducció.....	73
6.2 Mètode.....	76
6.2.1 Subjectes	76
6.2.2 Aparell	76
6.2.3 Procediment	78
6.3 Disseny i anàlisi de dades.....	80
6.4 Resultats.....	80
7 DISCUSSIÓ	93

7.1 Efecte de la mida del tanc	93
7.2 Efecte de la intensitat lumínica	101
7.3 Efecte de la velocitat del corrent d'aigua	110
7.4 Discussió general.....	119
7.5 Futures línies d'investigació	121
8 CONCLUSIONS.....	125
REFERÈNCIES	127
Annex A. Resultats de la comparativa per al factor mida de tanc	153
Annex B. Resultats de la comparativa per al factor intensitat lumínica	161
Annex C. Resultats de la comparativa per al factor velocitat del corrent d'aigua	169
Annex D. Paràmetres globals segons els diferents factors ambientals d'estudi	181

LLISTA DE FIGURES

- Figura 1.1.** Esquema gràfic de les maniobres evasives més comunes per a un grup de peixos. Les fletxes negres indiquen la direcció del depredador. a) Escissió. b) Gir en flash. c) Ramat. d) Relloctge de sorra. e) Expansió en flash. f) Vacuola. g) Efecte font o maniobra en F. Adaptació de Inada i Kawachi (2002).11
- Figura 3.1.** a) Fotograma en nivells de gris a 8 bits de 12 neons. b) Transformació del fotograma en binari, s'elimina el soroll i s'aplica el filtre de la mediana.32
- Figura 3.2.** a) Funció *watershed*; d'esquerra a dreta, en la primera imatge hi ha una oclusió de dos peixos, a la següent imatge s'erosionen els peixos fins donar un únic píxel per cada peix, a la imatge de la dilatació s'observa com el programa reconstrueix els peixos al voltant d'aquests dos punts, fins que s'atura la reconstrucció abans de que les dues figures arribin a tocar-se, quedant com la imatge de resolució resolta. b) Funció *el·lipse*; d'esquerra a dreta, hi ha una oclusió entre dos peixos, es crea l'el·lipse entre els dos peixos i es divideixen a partir de l'eix menor (línia vermella) de l'el·lipse, l'occlusió queda resolta amb soroll, i després el programa elimina els bordes estranys quedant resolta sense soroll. Adaptat de Gimeno Rosell (2018).34
- Figura 3.3.** Script de R que identifica els fotogrames on hi ha oclusions. A la línia 2 s'introdueix el nombre d'individus que es van utilitzar a les gravacions, en el cas de l'exemple, 8 individus (que detecta com a objectes de color negre). Si l'script detecta algun fotograma on el nombre d'individus és diferent a la quantitat senyalitzada, ens mostrarà el número del fotograma erroni en la finestra de sortida.35
- Figura 3.4.** Representació gràfica d'una resolució d'occlusió manual. La figura gris representa l'individu 1 i la figura negra representa l'individu 2. Les fletxes discontinues indiquen la direcció dels peixos. La línia vermella representaria la línia de tall que separa les dues figures.36
- Figura 3.5.** Exemple de resolució d'un canvi d'identitats per a dos individus. Les línies de color vermell representen les trajectòries del individus: T1 és la trajectòria del peix gris i T2 és la trajectòria del peix negre. El punt central és la coordenada exacta on es troba l'individu. a) Representació dels dos peixos al fotograma 6, que nedem en sentit oposat; les línies vermelles indiquen la trajectòria que han recorregut fins al moment i els triangles indiquen on estaven els peixos al fotograma 1. b) Aquesta imatge correspon al fotograma 7, en aquest cas, l'IPP ha calculat erròniament les trajectòries i les ha intercanviat, la T1 s'ha canviat per al peix negre i la T2 per al peix gris. c) Per corregir l'error, es torna manualment al fotograma

6 i es retallen les trajectòries que havien estat intercanviades en el fotograma 7, que ara es representen amb línies discontinues. d) Correcció manual de les trajectòries al fotograma 7, unint la T1 al peix gris i la T2, al negre.38

Figura 3.6. Exemple de trajectòria fantasma. La figura en gris representa un peix. La fletxa indica la trajectòria del peix. a) El programa detecta la direcció cap on es mou el peix i l'indica amb la numeració 1. b) Es crea una segona trajectòria (fantasma) per al mateix individu amb la numeració 2. c) Es corregeix manualment la trajectòria del peix, fusionant la trajectòria 1 i 2, donant com a resultat la trajectòria 3.....39

Figura 3.7. Exemple d'envolupant convexa. Les figures grises representen els peixos dintre del grup i la línia discontinua delimita l'àrea de l'envolupant convexa.42

Figura 4.1. Representació gràfica del model d'Aoki (1982). A la llegenda s'indiquen les diferents zones esmentades al text. La figura central en negre representa un peix, i l'angle que es forma a la part posterior del peix (aleta caudal) correspon al punt cec on l'individu és incapaç de percebre altres individus.44

Figura 4.2. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per a un grup de 5 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 10 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.50

Figura 4.3. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per al tanc petit (barres de color gris fosc) i per al tanc gran (barres de color blanc), per a un grup de 5 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 10 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.50

Figura 4.4. Valors de les mitjanes de la distància al veí més proper (NND) per a un grup de 5 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 10 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.51

Figura 4.5. Valors de les mitjanes de les distàncies interindividuals (IID) per a un grup de 5 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 10 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per peixos zebra (panell la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.52

Figura 4.6. Progressió temporal de les mitjanes de la distància al veí més proper (NND) en cm durant els 10 dies que va durar l'experiment, per a un grup de 5 neons (línia de color blau), per a un grup de 10 neons (línia de color taronja), per a un grup de 5 peixos zebra

(línia de color gris), i per a un grup de 10 peixos zebra (línia de color groc). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.53

Figura 4.7. Progressió temporal de les mitjanes de les distàncies interindividuals (IID) en cm durant els 10 dies que va durar l'experiment, per a un grup de 5 neons (línia de color blau), per a un grup de 10 neons (línia de color taronja), per a un grup de 5 peixos zebra (línia de color gris), i per a un grup de 10 peixos zebra (línia de color groc). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.53

Figura 4.8. Valors de les mitjanes de les distàncies al veí més proper (NND) dels 5 primers dies d'experimentació, per als grups de neons (barres de color gris fosc) i per als grups de peix zebra (barres de color blanc), per al tanc petit (panell de l'esquerra) i per al tanc gran (panell la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.55

Figura 4.9. Valors de les mitjanes de les distàncies interindividuals (IID) dels 5 primer dies per als grups de neons (barres de color gris fosc) i per als grups de peix zebra (barres de color blanc), per al tanc petit (panell de l'esquerra) i per al tanc gran (panell la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.55

Figura 4.10. Valors mitjans del coeficient de variació de les distàncies interindividuals (CV_{IID}), per a neons (barra de color gris fosc) i per a peixos zebra (barra de color blanc). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.56

Figura 4.11. Valors mitjans de la densitat per a un grup de 5 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 10 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.57

Figura 4.12. Valors mitjans de la circularitat per al tanc petit (barres de color gris fosc) i per al tanc gran (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.58

Figura 5.1. Disposició dels diferents elements del disseny experimental. 1. Tanc d'experimentació. 2. Trípod. 3. Làmpada. 4. Paret de la sala. 5. Terra.63

Figura 5.2. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per a grups de 4 i 12 individus amb intensitat lumínica baixa (barres de color gris fosc) i intensitat lumínica alta (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.67

Figura 5.3. Valors de les mitjanes de la distància al veí més proper (NND) per a un grup de 4 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 12 individus (barres de color blanc),

per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.68

Figura 5.4. Valors mitjans de les distàncies interindividuals (IID) per a un grup de 4 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 12 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra), i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.69

Figura 5.5. Valors mitjans de l'àrea total ocupada per a grups de 4 i 12 individus amb intensitat lumínica baixa (barres de color gris fosc) i intensitat lumínica alta (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%. 700

Figura 5.6. Valors mitjans de la densitat de compactació per a grups de 4 i 12 individus amb intensitat lumínica baixa (barres de color gris fosc) i intensitat lumínica alta (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%. 71

Figura 5.7. Valors mitjans de la circularitat per a grups de 4 i 12 individus amb intensitat lumínica baixa (barres de color gris fosc) i intensitat lumínica alta (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.72

Figura 6.1. Exemple de les configuracions més habituals en presència de corrent d'aigua per a un banc de peixos. a) Configuració tipus tàndem o diamant. b) Configuració en falange; si són dos individus s'anomena també *side-by-side*.74

Figura 6.2. Representació gràfica del tanc experimental en 2D vist des d'una perspectiva zenital. a) Paret del tanc circular. b) Tela mosquitera que separa les dues meitats. c) Bombes d'aigua impulsores del corrent. d) Peixos. El punts 1, 2, 3 i 4 indiquen les zones on es van prendre les mesures de l'anemòmetre.78

Figura 6.3. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per a peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.81

Figura 6.4. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per a neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per

a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.82

Figura 6.5. Valors de les mitjanes de les distàncies al veí més proper (NND) per a neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.84

Figura 6.6. Valors de les mitjanes de la distància al veí més proper (NND) per a peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.84

Figura 6.7. Valors de les mitjanes de les distàncies interindividuais (IID) per a neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.85

Figura 6.8. Valors de les mitjanes de les distàncies interindividuais (IID) per a peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.86

Figura 6.9. Valors mitjans de l'àrea per a neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%. 87

Figura 6.10. Valors mitjans de l'àrea per a peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.88

Figura 6.11. Valors mitjans de la densitat en neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup

de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.....89

Figura 6.12. Valors mitjans de la densitat en peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.....90

Figura 6.13. Valors mitjans de la circularitat mitjana en neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.....91

Figura 6.14. Valors mitjans de la circularitat mitjana en peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.....92

LLISTA DE TAULES

Taula 3.1. Paràmetres utilitzats en la funció autotracking (rastreig de funció múltiple) de l'Image Pro Premier 9.1®.	37
Taula 6.1. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable polarització ajustada.	82
Taula 6.2. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable NND.	83
Taula 6.3. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable IID.	86
Taula 6.4. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable àrea total ocupada.	88
Taula 6.5. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable densitat de compactació.	90
Taula 6.6. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable circularitat.	92
Taula A.1. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable polarització ajustada.	153
Taula A.2. Comparacions per parells de la mitjana de la polarització ajustada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.	153
Taula A.3. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable NND.	154
Taula A.4. Comparacions per parells de la mitjana de la NND en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit).	154
Taula A.5. Resultats de l'ANOVA mixt Dia (D) × Espècies (SP) × Mida de grup (MG) per a la variable NND.	154
Taula A.6. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable NND, per als 5 primers dies.	155
Taula A.7. Comparacions per parells de la mitjana de la NND en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit), per als 5 primers dies.	155
Taula A.8. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable IID.	156

Taula A.9. Comparacions per parells de la mitjana de la IID en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit).....	156
Taula A.10. Resultats de l'ANOVA mixt Dia (D) × Espècies (SP) × Mida de grup (MG) per a la variable IID.....	156
Taula A.11. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable IID, per als 5 primers dies.	157
Taula A.12. Comparacions per parells de la mitjana de la IID en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit), per als 5 primers dies.....	157
Taula A.13. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable densitat.....	158
Taula A.14. Comparacions per parells de la mitjana de la densitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.01.....	158
Taula A.15. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable circularitat.....	159
Taula A.16. Comparacions per parells de la mitjana de la circularitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.....	159
Taula B.1. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable polarització ajustada.....	161
Taula B.2. Comparacions per parells de la mitjana de la polarització ajustada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.....	162
Taula B.3. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable NND.....	162
Taula B.4. Comparacions per parells de la mitjana de la NND en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA).....	163
Taula B.5. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable IID.....	163
Taula B.6. Comparacions per parells de la mitjana de la IID en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA).....	164
Taula B.7. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable àrea total ocupada.....	164

Taula B.8. Comparacions per parells de la mitjana de l'àrea total ocupada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA).....	165
Taula B.9. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable densitat.	165
Taula B.10. Comparacions per parells de la mitjana de la densitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.01.	166
Taula B.11. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable circularitat.	166
Taula B.12. Comparacions per parells de la mitjana de la circularitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.	167
Taula C.1. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable polarització ajustada.....	169
Taula C.2. Comparacions per parells de la mitjana de la polarització ajustada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.....	169
Taula C.3. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable NND.....	171
Taula C.4. Comparacions per parells de la mitjana de la NND en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA).....	171
Taula C.5. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable IID.	172
Taula C.6. Comparacions per parells de la mitjana de la IID en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA).....	173
Taula C.7. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable àrea total ocupada.....	174
Taula C.8. Comparacions per parells de la mitjana de l'àrea total ocupada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA).	175
Taula C.9. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable densitat.....	176

Taula C.10. Comparacions per parells de la mitjana de la densitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.01.....	177
Taula C.11. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable circularitat.....	178
Taula C.12. Comparacions per parells de la mitjana de la circularitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.....	179
Taula D.1. Estadístics descriptius per a la variable polarització ajustada per a les dues espècies (neons, zebres) i mides de grup (4-5, 10-12), segons els factors ambientals mida de tanc, intensitat lumínica i velocitat del corrent de l'aigua.....	181
Taula D.2. Estadístics descriptius per a la variable NND per a les dues espècies (neons, zebres) i mides de grup (4-5, 10-12), segons els factors ambientals mida de tanc, intensitat lumínica i velocitat del corrent de l'aigua.....	181
Taula D.3. Estadístics descriptius per a la variable IID per a les dues espècies (neons, zebres) i mides de grup (4-5, 10-12), segons els factors ambientals mida de tanc, intensitat lumínica i velocitat del corrent de l'aigua.....	182
Taula D.4. Estadístics descriptius per a la variable circularitat per a les dues espècies (neons, zebres) i mides de grup (4-5, 10-12), segons els factors ambientals mida de tanc, intensitat lumínica i velocitat del corrent de l'aigua.....	182

1 INTRODUCCIÓ

El gregarisme és una adaptació biològica, àmpliament estesa en molts dels éssers vius actuals, que consisteix en l'agregació de diferents individus de la mateixa espècie (Hamilton, 1971). Les espècies que viuen en grup són aquelles que estan formades per individus de la mateixa espècie i que han de romandre juntes, almenys durant un període de temps determinat (Wilson, 1975). Tanmateix, existeix un nivell organitzatiu més complex, on individus de la mateixa espècie no només s'ajunten sinó que es transmeten informació entre ells, participant en la presa de decisions del grup, i movent-se en conseqüència. En resum, actuen com un superindividu conjuntament. Aquest fenomen es coneix com moviment col·lectiu coordinat (MCC). El MCC és comú en espècies que poden trobar-se molt allunyades filogenèticament entre sí. Observem alguns exemples en un ampli espectre d'organismes dispars tals com bandades d'ocells (Emlen, 1952; Nagy et al., 2010), ramats d'ungulats (Gueron et al., 1996), bancs de peixos (Breder, 1954; Couzin et al., 2007; Pitcher i Parrish, 1993), eixams d'insectes (Buhl et al., 2006; Deneubourg et al., 1989), colònies bacterianes (Rabani et al., 2013), i multituds d'éssers humans (Warren, 2018). Però aquest fenomen, no només pot arribar a ser natural, sinó que en els últims anys s'han creat MCC artificials basats en patrons que trobem a la naturalesa per a desenvolupar intel·ligència artificial col·lectiva (Ha i Tang, 2022), o per exemple, per tal de desenvolupar i coordinar un sistema de moviment col·lectiu en drons (Vásárhelyi et al., 2018), entre d'altres.

El MCC és un fenomen auto-organitzatiu emergent que es basa en la interacció entre individus del mateix grup mitjançant una sèrie de patrons i regles simples que donen lloc a un comportament complex global que no necessita d'intermediaris per al seu control extern, és a dir, no es necessita d'un lideratge establert per arribar a aquest tipus de comportament. En els darrers anys, s'ha observat que el MCC podria ser producte d'una presa de "decisions democràtiques" (Strandburg-Peshkin et al., 2015). Segons aquest estudi, s'observa que en tribus de papions, el grup no es mou segons indiquen els individus més dominants sinó que la direcció escollida, quan hi

ha un conflicte entre dues vies que ha provocat una escissió entre dos subgrups iniciadors, és la que han triat més individus, i la resta del grup segueix la direcció de la majoria, independentment del seu rang jeràrquic.

Llavors, si no hi ha elements de control centralitzat, com aconsegueixen coordinar-se els individus? En primer lloc, hem de tenir en compte que el MCC es pot analitzar en dos nivells diferents: el nivell global o macroscòpic, que analitza el patró de moviments del grup en general, i el nivell local o microscòpic, on s'analitza el moviment individual de cada integrant respecte al moviment dels altres individus del grup. Hem de tenir en compte que els individus no necessàriament han de tenir informació sobre aquest comportament global, sinó que reben informació del seu entorn més immediat i responen segons les accions del seus veïns més propers (Vicsek i Zafeiris, 2012). Aquest conjunt de patrons i regles simples tenen característiques comunes en diferents espècies (Couzin, 2018; Couzin i Krause, 2003; Emlen, 1952; Quera et al., 2013; Reynolds, 1987).

En aquesta tesi ens centrarem en l'estudi del MCC de dues espècies de peixos: el peix zebra (*Danio rerio*) y el tetra neó negre (*Hyphessobrycon herbertaxelrodi*). Tot i que existeixen molts treballs de caràcter empíric (Herbert-Read et al., 2011; Katz et al., 2011; Schaerf et al., 2021; Strandburg-Peshkin et al., 2018), algunes qüestions no estan del tot clares. En general, el MCC s'ha estudiat en peixos perquè són espècies més fàcils de manipular i estabular que la resta de grups animals, com poden ser aus o mamífers. A més, el coneixement del MCC dels peixos podria ser de gran ajut en altres àmbits en els que són utilitzats com a subjectes experimentals, com per exemple, la genètica, la embriologia, la toxicologia i la neurobiologia. Per això mateix, és rellevant entendre el funcionament i les claus del seu comportament.

D'altra banda, el MCC és una adaptació de les espècies per la pressió selectiva a la que estan sotmesos constantment i aconsegueix una sèrie de funcions que són fonamentals per a la supervivència dels individus del grup. Moltes espècies han aconseguit el seu èxit evolutiu gràcies al MCC, però s'ha observat que els canvis ecològics i ambientals podrien alterar aquest moviment global, i per tant, podrien veure's en perill si no aconsegueixen mantenir les posicions dins del grup (Halfwerk

i Jerem, 2021; Kaeuffer et al., 2012; King et al, 2018; Reuter et al., 2016). En els darrers anys, l'acceleració del canvi climàtic ha estat motiu de preocupació perquè les espècies no tenen la capacitat d'adaptar-se a nous entorns de manera tan ràpida. En aquest estudi en concret, el que volem és observar si els individus són capaços de modificar el patró de moviment global en funció de diferents condicions ambientals i si aquestes variacions són més accentuades depenent de cadascuna de les espècies, ja que demostraria que tindrien una capacitat adaptativa diferent. El nombre d'individus dins d'un grup també pot ser un factor important perquè ens aporta informació de si en funció de la mida del grup, el banc de peixos té una variabilitat diferent.

1.1 Nomenclatura relativa al MCC en peixos

Tenint en compte la gran quantitat d'espècies de peixos que habiten en el planeta i les diferències geogràfiques i d'habitat que es troben d'unes a altres, podem suposar que les formacions de bancs variaran segons el tipus de condicions ambientals i les pressions selectives a les que estiguin exposades (Pavlov i Kasumyan, 2000; Pitcher, 1998).

La nomenclatura més utilitzada a dia d'avui és la de Pitcher (1983). Fins al moment, s'havia fet servir el terme *school* per caracteritzar tots els bancs de peixos, però Pitcher diferencia entre dues classes de moviment col·lectiu segons el grau i nivell de sincronització i orientació en paral·lel que presenta el grup:

- *School*: un grup d'individus que es desplacen d'una manera coordinada i amb una polarització alta, és a dir, els individus estan posicionats en paral·lel entre sí.
- *Shoal*: és el que comunament es correspon al terme banc. Un conjunt d'individus que romanen units temporalment i es caracteritza principalment pel grau de cohesió que existeix entre els individus.

Més endavant, Delcourt i Poncin (2012) redefeixen aquests dos termes i afegeixen un nou concepte anomenat *tor*, que consisteix en un banc de peixos que es desplacen formant una circumferència, és a dir, tenen un moment angular alt, els nivells de cohesió del grup també són alts, però l'alineació general entre individus és petita.

Per tal de diferenciar entre aquests conceptes existeix una sèrie de paràmetres i indicadors globals que són fàcilment mesurables. A continuació, definirem de manera detallada quines són les més emprades i a les que estarem fent referència en aquest treball:

- **Cohesió:** és el nexa espacial que existeix entre els individus del grup. Normalment es mesura mitjançant la distància al veí més proper, o *Nearest Neighbour Distance* (NND_x , habitualment $x = 1$) van Olst i Hunter, 1970), o a partir del promig de les distàncies interindividuales (IID o D_i ; (Masuda i Tsukamoto, 1998).
- **Sincronització:** és el nivell d'alineació que existeix entre els individus; serà més elevada si els peixos es desplacen en paral·lel uns respecte als altres. Existeixen diverses maneres de quantificar aquest indicador, però en aquest estudi mesurarem la polarització o paràmetre d'ordre (p o v_a ; Vicsek et al., 1995); quan més alts són els valors de polarització, més sincronia presenta el grup. A més, podem parlar de dos tipus de polarització, la polarització local i la polarització global (Delcourt i Poncin, 2012). La polarització local només té en compte els individus que es troben més a prop. En canvi, la polarització global és la de tot el grup en conjunt.
- **Moment angular:** és el grau de rotació dels individus sobre el punt central del grup (m ; Romey, 1996).

Al present estudi s'utilitzaran bàsicament els termes definits per Pitcher (1983), ja que sabem que una de les espècies que utilitzarem té tendència a formar *shoals* (peix zebra) i l'altra tendeix a formar *schools* (neons), tal i com demostren estudis anteriors (Gimeno et al., 2016; Quera et al., 2019). No obstant, hi haurà moments que podrem parlar de "*school* obligatori" que representa un grup de peixos que té nivells de polarització constants i de "*school* facultatiu" quan el banc de peixos

transitòriament augmenta el seus valors de polarització (Breder, 1959). El concepte “banc de peixos” s'utilitzarà per definir al grup d'individus indistintament de si la formació és tipus *shoal* o *school*.

1.2 Sistemes sensorials implicats en el MCC en peixos

Per tal de desplaçar-se i moure's en conseqüència, els peixos han de ser capaços de transmetre informació de manera ràpida i eficaç, ja que la seva supervivència pot dependre d'aquesta velocitat de transmissió (Couzin et al., 2006; MacGregor et al., 2020). Els òrgans sensorials juguen un paper clau en el desenvolupament d'alguna de les seves principals conductes, ja que reben els estímuls de l'exterior i fan que l'individu respongui a aquest canvi. Els principals mecanismes que fan servir els peixos són la visió i la línia lateral (Bastien i Romanczuk, 2020; Faucher et al., 2010; Partridge i Pitcher, 1980), però també s'ha estudiat el paper de l'olfacte en la formació dels bancs de peixos (Stephenson et al., 2011). En molts casos, les senyals químiques proporcionen informació de gran importància que pot fer que la seva conducta canviï (Wyatt, 2003). S'han fet estudis de com aquestes senyals químiques afecten als moviments dels bancs de peixos (Herbert-Read et al., 2010; Ward et al., 2008; Ward i Currie, 2013; Webster et al., 2007). Per exemple, en peixos d'aigua dolça els individus es poden veure atrets per les senyals químiques dels altres integrants del grup; no passa el mateix que amb els d'aigua marina (Herbert-Read et al., 2010). Tot apunta a que la salinitat podria afectar el reconeixement de les feromones dels altres individus. Per tant, la visió i la línia lateral entenem que són els principals mecanismes (si bé no els únics) per mantenir el grup cohesionat.

Els ulls dels peixos són uns dels òrgans principals pels quals perceben la realitat del que els envolta, encara que les condicions de la visibilitat en l'aigua no siguin especialment adients degut a la seva viscositat, la llum solar que arriba fins la termoclina, la turbiditat de l'aigua, els corrents, etc. (Guthrie, 1986). Durant l'evolució, els peixos teleostis van augmentar l'àrea de la retina afegint nou teixit retinal al voltant. També es van afegir noves cèl·lules anomenades bastons (Fernald, 1990), que són les cèl·lules encarregades de que els éssers vius siguin capaços

d'apreciar formes i contrastos amb condicions d'obscuritat. D'aquesta manera, els peixos a l'igual que espècies que contenen bastons, poden adaptar la visió inclús en ambients amb poca visibilitat (Brown et al., 1986). Una retina més gran junt amb la quantitat de bastons ha fet que la visió sigui un dels principals factors d'adaptació al medi dels peixos (Fernald, 1990).

D'altra banda, la línia lateral és un òrgan sensorial que també transmet molta informació. Són un grup de mecanorreceptors distribuïts als dos laterals dels peixos, que s'encarreguen de detectar les vibracions que es produeixen a l'entorn aquàtic (Schellart i Wubbels, 1998). Considerat el "sisè sentit" dels peixos, participa en les funcions d'orientació, localització i evita col·lisions dintre del grup entre altres individus (Partridge i Pitcher, 1980), entre d'altres. La línia lateral juga un paper important per tot el que acabem d'anomenar, però a més de tot això, en absència de bona visibilitat, els peixos són capaços de conèixer la posició relativa dels altres integrants gràcies a aquest òrgan. Pitcher i Partridge (1980) ho van demostrar quan van desproveir temporalment de la visió a un grup de *Pollachius virens* i van observar que eren capaços de mantenir la formació. D'altra banda, Faucher et al. (2010), en un experiment on anul·laven també temporalment la línia lateral d'un grup d'*Hemigrammus bleheri*, van observar que el grup seguia mantenint-se cohesionat, però disminuïa el nivell de coordinació, la velocitat i la capacitat de canviar de direcció, alhora que augmentava el nombre de col·lisions. Per tant, si bé la visió té un paper primordial per a mantenir la cohesió del grup, la línia lateral podria estar més relacionada amb la seva coordinació i orientació.

Tanmateix, s'ha observat en un estudi recent on es manipulaven diferents intensitats lumíniques (McKee et al., 2020) que només amb la visió, un grup d'*Hemigrammus rhodostomus* era capaç de mantenir la cohesió i sincronia quan se'ls administrava un antibiòtic que anul·la la percepció del sistema lateral. No obstant, la dominància d'un sistema sensorial sobre un altre podria variar entre espècies.

1.3 Funcions principals del MCC

Dintre del regne animal, el grup de peixos és el més abundant i divers. De les 34.000 espècies de peixos ossis (Osteïcti), un gran percentatge d'ells, viu en grup en algun moment de la seva etapa vital (Pitcher, 1998). No està clar quan van sorgir les primeres agrupacions en bancs de peixos coordinats, però tot indica que foren ja amb els primers teleostis (Kasumyan i Pavlov, 2018). En qualsevol cas, el fet de que existeixen un gran percentatge d'espècies gregàries es deu a que la vida en grup ofereix una sèrie d'avantatges evolutius.

D'entre els peixos ossis, els teleostis són els peixos amb major diversitat d'espècies. Bàsicament, la formació de grups que es mouen en sincronia i coordinació suposa una despesa energètica donat que mantenir la formació suposa nedar en conseqüència del grup (Partridge i Pitcher, 1979). Llavors, quin és l'avantatge de moure's en grup que de forma individual no obtindrien?

El moviment col·lectiu coordinat és una adaptació dels éssers vius a certes pressions ecològiques que tenen com a funció principal la supervivència del grup. Aquestes pressions poden tenir un origen biòtic o abiòtic. Com per exemple, la funció antipredatòria i el farratge com a factors biòtics; i la temperatura i canvis de fluctuacions marines com a factors abiòtics.

1.3.1 Funcions de protecció: capacitat antidepredatòria.

La relació depredador-presa és una de les pressions selectives que més afecten a l'evolució de les espècies. Es produeix una carrera armamentista entre depredadors i preses, de manera que la necessitat que tenen els primers de caçar entra en conflicte amb la que tenen les segones de no ser caçades (Abrams, 2000; Beauchamp, 2007; Heithaus i Vaudo, 2012). En qualsevol cas, aquesta coevolució no funciona a la mateixa velocitat per a les dues espècies, doncs el cost del fracàs per al depredador és molt menor que el cost del fracàs per a la presa. El depredador potser tingui una altra oportunitat d'èxit. Per aquest motiu, les adaptacions defensives

s'han produït a un ritme més accelerat que les adaptacions d'atac. Entre aquests mecanismes de defensa es troben les estratègies adoptades en el moviment col·lectiu, ja que una de les seves funcions principals és la defensa contra els depredadors potencials.

S'ha observat en nombrosos estudis que quan més gran és el nombre d'individus dins del grup, menor és la probabilitat de que un individu concret sigui capturat; aquest fenomen es coneix com *efecte de dilució* (Lehtonen i Jaatinen, 2016; Pitcher, 1998). Sembla ser que la quantitat de peixos del grup redueix el risc de ser depredat, pel fet d'haver-hi més individus disponibles. De fet, quan més gran és el grup, menys vulnerable és cada peix i més funció protectora té el grup (Neill i Cullen, 1974). Això es tradueix en que les probabilitats de supervivència d'un peix en solitari en un encontre amb un depredador solen ser mínimes. No només això, sinó que la probabilitat de trobada amb un depredador és menor en grups amb una bona agregació que en grups disgregats (Pavlov i Kasumyan, 2000). Els moviments produïts per les aletes d'un únic peix provoquen una sèrie d'ones que gradualment poden arribar a ser un element pel qual els depredadors poden detectar fàcilment a les seves preses. La formació de tipus *school* pot reduir aquest gradient, ja que el moviment d'una multitud de peixos pot arribar a confondre la percepció en la línia lateral del depredador (Larsson, 2009). Tot i que un gran nombre d'individus produeixen moltes senyals de detecció que poden atraure els depredadors, els peixos en formació de tipus *school* es mouen de manera sincronitzada, el tipus d'ona emesa pel conjunt d'individus té l'efecte d'una ona que emet un animal de grans dimensions, dissuadint d'aquesta manera al depredador.

D'altra banda, la probabilitat de que el grup detecti un depredador és més alta segons la teoria dels "*many eyes*": quant més gran sigui el nombre d'individus que tingui el grup, major serà la probabilitat de que algun individu del grup detecti al depredador amb temps per poder evitar l'atac (Godin et al., 1988). Si el grup detecta l'arribada d'un depredador amb avançament tenen més temps de reacció i, per tant, més temps per preparar una estratègia. En conseqüència, la probabilitat d'èxit del grup serà més alta. Algunes espècies de peixos també desenvolupen una sèrie de comportaments exploratoris, que consisteixen en que un grup reduït d'individus

s'apropi al depredador per poder observar les seves característiques amb més grau de detall, com ara la seva mida o el tipus de moviments, entre d'altres, i després tornen al grup i són capaços de transmetre aquesta informació a la resta del grup (Shier i Owings, 2007). Aquesta informació es pot transmetre mitjançant moviments corporals o a través de senyals químiques de perill, com poden ser les feromones d'alerta (Camacho-Cervantes et al., 2015; Franks i Marshall, 2013).

A més, s'ha observat que la formació de bancs provoca el que es coneix com *efecte de confusió* (Landeau i Terborgh, 1986; Milinski, 1984), conseqüència de la homogeneïtat dels individus dins del grup, tenint en compte aspectes com la mida, el color i la forma. D'aquesta manera, el depredador té més dificultats per fixar un objectiu concret, reduint l'eficiència de l'atac. Aquest efecte és directament proporcional a la mida del grup (Hoare et al., 2004), és a dir, els grups amb més nombre d'individus tendeixen a confondre més al depredador. Si a aquesta característica li afegim el fet de que el grup sigui homogeni, és a dir, que els individus siguin morfològicament similars, la probabilitat d'èxit del depredador caurà dràsticament (Pitcher i Parrish, 1993). És comú que els depredadors ataquin individus amb malformacions o amb característiques morfològiques diferents; aquest fenomen es coneix com "*oddity effect*" (Landeau i Terborgh, 1986; Pavlov i Kasumyan, 2000; Pitcher i Parrish, 1993).

Existeixen nombrosos mecanismes que adopten els bancs de peixos per defensar-se. Per exemple, tenim el "*fountain effect*" o *maniobra en F* (Pavlov i Kasumyan, 2000), que consisteix en que quan el depredador s'apropa al grup, la meitat del individus es disgreguen cap a un costat i l'altra meitat cap al costat contrari, rodejant al depredador i tornant a ajuntar el grup quan han deixat enrere el perill (veure Figura 1.1). Per a que aquesta maniobra sigui efectiva, han de començar-la quan la distància del grup respecte al depredador és més elevada que la distància a la que el depredador comença l'atac, és a dir, el grup ha d'efectuar l'evasió abans de que comenci l'atac del depredador (Pavlov i Kasumyan, 2000; Pitcher i Parrish, 1993).

La forma que adopta el grup de manera global també pot afectar a la supervivència davant d'un atac, depenent de la maniobrabilitat dels individus, del temps de reacció

i del nivell de sincronia. Per aquest motiu, els bancs de peixos tenen un ampli ventall d'estratègies a les que poden accedir per tal d'esquivar al depredador (Pitcher i Parrish, 1993). A la Figura 1.1 trobem diversos exemples.

Però com hem enunciat abans, molts depredadors han desenvolupat estratègies per caçar els peixos quan van en grup. La clau de l'èxit per evitar l'atac del depredador radica llavors en la cohesió dels individus: quan el grup detecta un depredador, els individus redueixen la distància entre ells. D'aquesta manera poden sincronitzar-se millor i elaborar una sèrie de maniobres que els permetrà escapar del depredador, en el cas que la transmissió de la informació entre els integrants del grup sigui superior a la velocitat a la que s'aproxima el depredador, permetent la fugida a temps; això es coneix com *efecte de Trafalgar* (Pitcher i Parrish, 1993). S'ha de tenir en compte també el tipus de depredador; per exemple, el grup té gran possibilitats d'èxit quan es tracta d'un depredador que només es pot menjar una presa a la vegada, però el grup no té tanta eficàcia quan el depredador pot menjar varies preses a la vegada (per exemple, taurons o balenes), o quan els depredadors també van en grup (Major, 1978).

El principal desavantatge d'anar en grups grans és que, depenent de la visibilitat de l'aigua, són més fàcils de detectar. De fet, s'ha observat que en ambients on generalment hi ha vegetació i tenen elements que poden servir d'amagatall, tendeixen a separar-se, perquè no tenen la necessitat de formar part d'un grup per protegir-se dels depredadors (Ghoshal i Bhat, 2021). També, si naden a prop de la superfície són més fàcils de detectar per les aus depredadores i en aquest cas moltes vegades tendeixen a separar-se, però en canvi augmenten els seus nivells de polarització (terme que ja hem introduït a l'apartat 1.1), tendeixen a ocupar més espai a través de la columna d'aigua, i el grup s'expandeix amb moviments coordinats. Aquesta barreja d'elements provoca que l'au depredadora es confongui perquè en el seu camp visual sembla que hi hagin més peixos; aquest efecte es coneix com "*plane of confusion*" o confusió de la visió plana (Litvak, 1993).

En resum, els valors de cohesió i polarització del grup suposen una enorme avantatge en la defensa contra possibles depredadors potencials.

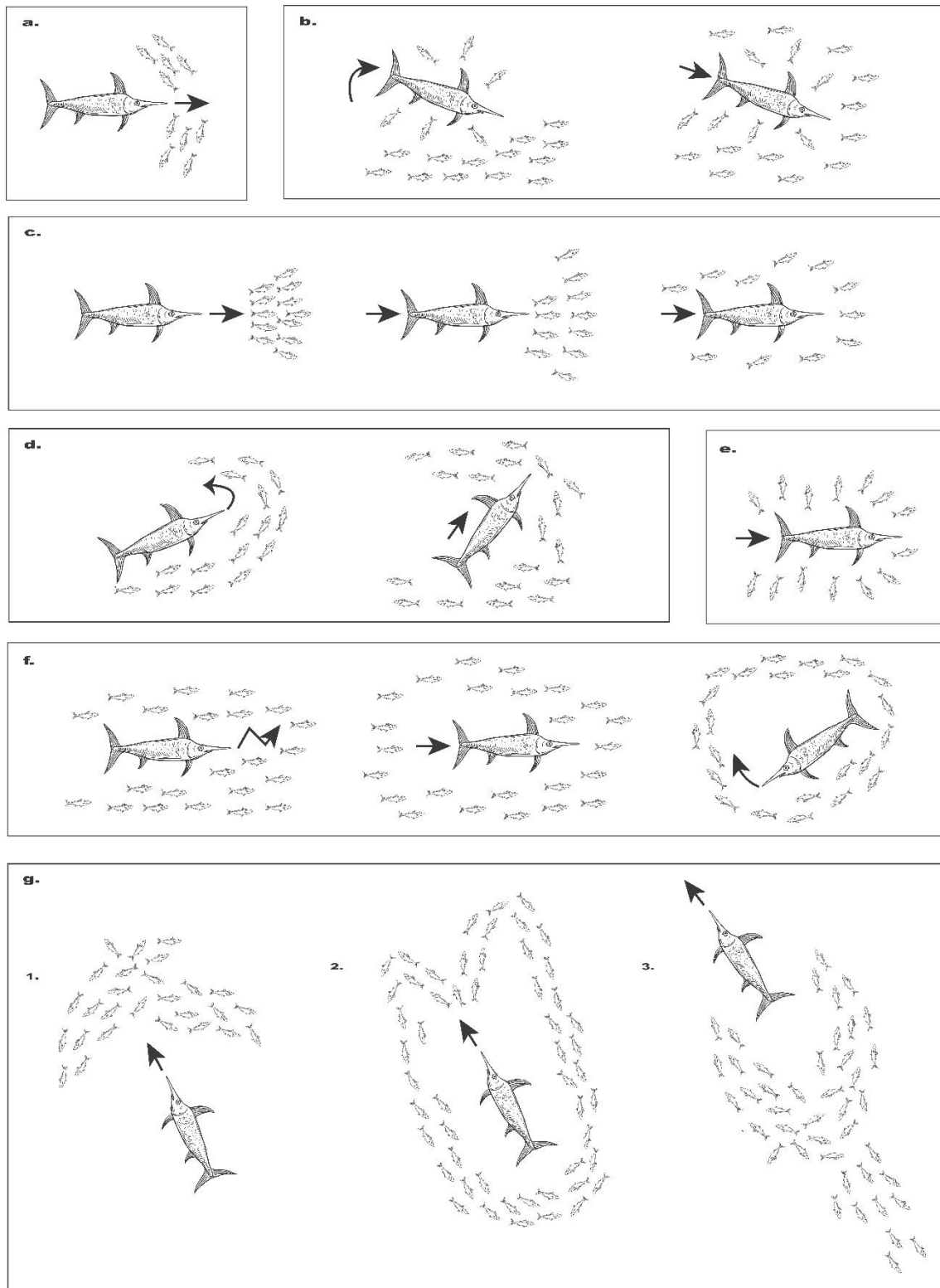


Figura 1.1. Esquema gràfic de les maniobres evasives més comunes per a un grup de peixos. Les fletxes negres indiquen la direcció del depredador. **a)** Escissió. **b)** Gir en flash. **c)** Ramat. **d)** Rellotge de sorra. **e)** Expansió en flash. **f)** Vacuola. **g)** Efecte font o maniobra en F. Adaptació de Inada i Kawachi (2002).

1.3.2 Funcions de farratge

La millora de la cerca de menjar és, indiscutiblement, un dels motius pel que molts dels éssers vius viuen en societat. Tot i que viure en grups comporta un sèrie de desavantatges, com per exemple, l'augment de la competència intraespecífica per l'accés al menjar (Krause i Ruxton, 2002), la probabilitat de trobar aliments de manera més ràpida augmenta amb el nombre d'individus que hi ha al grup (Pitcher et al., 1982), de manera anàloga a l'efecte de "*many eyes*" (Godin et al., 1988). A més, els individus es transmeten informació a través de moviments corporals com canvis en la velocitat o en la direcció (Webster i Laland, 2012) i, per tant, la cerca d'aliments resulta més eficient, perquè passen menys temps explorant en busca de menjar i, en conseqüència, estalvien més recursos energètics (Pitcher, 1998).

A més, un gran nombre d'individus en un banc de peixos permet que cada individu pugui passar més temps dedicant-se al farratge, pel fet de que hi ha més individus que li dediquen temps a la vigilància i per tant, més oportunitats de detectar un depredador (Pavlov i Kasumyan, 2000; Pitcher, 1998).

1.3.3 Hidrodinamisme

La resposta optomotora és el mecanisme bàsic pel qual els peixos es poden orientar en un corrent d'aigua (Arnold, 1974), i té importància per al seu moviment col·lectiu, ja que permet corregir el rumb de la direcció davant una alteració en el medi pel que naveguen (Imada et al., 2010; Pavlov i Kasumyan, 2000). Aquesta resposta consisteix en mantenir la direcció del comportament de l'individu segons l'estímul visual que rep del camp visual complet, és a dir, si l'estímul que rep prové de l'esquerra, l'individu virarà cap a l'esquerra i si l'estímul ve de la dreta, girarà cap a la dreta. En larves del peix zebra (*D. rerio*), els patrons de coloració que presenten al cos són línies sinusoidals en blanc i negre de tal manera que poden rebre la direcció del moviment del altres individus i desplaçar-se en conseqüència (Fleisch i Neuhauss, 2006).

En ambients turbulents, la velocitat natatòria dels individus disminueix i, en aquest cas, per millorar el rendiment hidrodinàmic, els peixos del banc tendeixen a distribuir-se com peces d'escacs, si tenim en compte que els quadres negres representarien els individus, i els quadres blancs el medi que els envolta; aquest fenomen es coneix com a *moviment isotrònic*, sent la base per a la hipòtesi hidrodinàmica del banc de peixos (Fish, 1994), que pretén explicar els patrons de distribució dels peixos en bancs mitjançant principis físics. D'acord amb aquesta hipòtesi, quan hi ha una força física que s'aplica sobre el cos dels organismes, com en aquest cas el corrent d'aigua, el malbaratament energètic de la mobilitat dels peixos és menor quan van en grups que quan són individus solitaris. Tanmateix, els grups no tenen perquè organitzar-se només en aigües turbulentes ja que existeixen bancs de peixos ben organitzats en aigües tranquil·les, com estancs i llacunes. Però sembla ser un enorme avantatge en aigües agitadaes, com cascades i torrents fluvials o durant una tempesta tropical. A més, se sap que per facilitar que els individus nadin a contracorrent, els bancs es tornen més compactes (Suriyampola et al., 2017) i que la seva polarització augmenta proporcionalment amb la velocitat del corrent (Chicoli et al., 2014).

1.3.4 Altres funcions

Un altre avantatge de moure's en grup és la facilitat per trobar una parella sexual (Krause i Ruxton, 2002). L'accés que tenen els individus per reproduir-se i assegurar la seva descendència és major conforme augmenta el nombre d'individus i, a la vegada, aquest fet provoca que hi hagi una disminució de la competència sexual.

En un estudi genètic en una població de *Prochilodus lineatus*, Ribolli et al. (2020) van descobrir que la població era polígama mitjançant un mètode de genotips microsatèl·lits que se'ls hi aplicava a les larves, de tal manera que observaren que gairebé la meitat de mascles i femelles eren responsables de la descendència; aquesta ràtio indica que tots els membres dels grups participen en el procés de reproducció. Observaren també que aquesta espècie s'agrega en *shoals* per tal de facilitar aquest tipus de reproducció.

Altres estudis també apunten que la formació de *shoals* en algunes espècies de peixos de la família Poeciliidae proporcionen als individus menys experimentats informació sobre l'aparellament a través de l'observació i imitació de les interaccions sexuals que es produeixen dintre del seu ambient social (Dugatkin, 1996; Dugatkin i Godin, 1992; Sommer-Trembo et al., 2017; Witte i Ryan, 2002).

Algunes teories afirmen que la vida en grup aporta beneficis als individus a nivell fisiològic. S'ha demostrat que els individus s'agrupen per similituds morfològiques (Croft et al., 2009; Farine, 2014; Krause et al., 2000), i aquests trets podrien estar correlacionats amb característiques fisiològiques (Brown et al., 2004; Glazier, 2005; Killen et al., 2010). Els requeriments energètics estan íntimament relacionats amb la millora de la capacitat locomotora, el risc de ser depredat i la cerca de menjar (Killen et al., 2017). Per exemple, en els bancs els peixos solen agrupar-se segons mides corporals (Krause et al., 2000; Ranta et al., 1992) i la mida corporal influeix en la velocitat òptima i màxima dels peixos (Domenici, 2001; Videler, 1993). Un banc de peixos amb petites variacions corporals no té perquè veure afectada la velocitat natatòria. No obstant, peixos de diverses mides tenen diferents velocitats òptimes, el que pot afectar els nivells de sincronització del grup (Videler, 1993).

1.3.5 Costos

Com hem fet referència abans, conviure dins d'un grup també comporta una sèrie de desavantatges. En primer lloc, l'obtenció de recursos tròfics pot augmentar la competència entre els individus del grup (Krause i Ruxton, 2002), i la facilitat de ser detectat pels depredadors.

A més, el contagi per ectoparàsits es veu afavorit amb l'augment d'individus dintre del grup (Krause i Ruxton, 2002), tot i que en molts casos, si el paràsit provoca una malformació o pigmentació estranya en la pell, els altres individus tendiran a aïllar a l'animal contagiats (Barber et al., 1998). Aquestes infeccions no només provoquen canvis interns en la fisiologia dels peixos sinó que afecten també a la seva conducta, fent que, per exemple, siguin incapaços d'activar una resposta adequada per escapar

(Demandt et al., 2020), o es mostrin agressius contra els altres integrants (Barber et al., 1998, 2017), entre d'altres.

Al final, l'estratègia de moure's en grup o no dependrà majoritàriament del balanç entre els costos i els beneficis. Per una banda, els bancs de peixos no solen ser elements estàtics que romanen units durant tot el temps (Pavlov i Kasumyan, 2000; Pitcher, 1998) i, per altra, la tendència a moure's en grup varia segons el tipus d'espècies, n'hi ha que es mouen en formació quasi de manera obligada, mentre que altres només van en formació en determinades condicions (Breder, 1959; Pitcher, 1983).

1.4 Biologia i ecologia de les espècies d'estudi

1.4.1 Característiques del peix zebra (*D. rerio*)

Els peixos zebra són peixos tropicals de la família Cyprinidae, de mida petita i d'aigua dolça que es distribueixen pel Pakistan, l'Índia, Bangladesh, el Nepal i Myanmar (Lawrence, 2007). Són peixos bentopelàgics que viuen en afluents, canals, rierols, estancs, i inclús sèquies, camps d'arròs i zones amb forts corrents d'aigua (Bhat, 2004). Encara que poden viure en una ampla varietat d'hàbitats, tenen preferència per zones amb vegetació aquàtica (Spence et al., 2008).

Els bancs de peixos que forma aquesta espècie són els anomenats *shoal*, és a dir, que la cohesió és inestable i no existeix molta polarització. Preferentment formen grups petits d'entre 5 i 20 individus en aigües tranquil·les o amb un corrent lleu (Pritchard et al., 2001).

El peix zebra és una de les espècies pel qual ha existit un ampli interès en els últims anys en els camps de la genètica, per la clara expressió fenotípica dels seus caràcters genètics, i la neurobiologia (per exemple, del Bene i Wyart, 2012). A més, s'han realitzat diferents estudis del seu MCC (Gimeno et al., 2016; Suriyampola et al.,

2016). Això, conjuntament amb la seva fàcil estabulació i manipulació en laboratoris la converteix en una espècie adequada per al nostre estudi.

1.4.2 Característiques del peix tetra neó negre (H. herbertaxelrodi)

L'altra espècie emprada en aquest estudi és el peix tetra neó negre (*H. herbertaxelrodi*), que per abreujar anomenarem neó. A diferència del peix zebra, quasi no existeixen estudis sobre la seva biologia i ecologia, i molt menys sobre el seu MCC. Són animals tropicals d'aigua dolça que es distribueixen geogràficament des de Paraguai fins al nord de Brasil. Viuen en les bases dels rius i canals (Burgess, 2004). A l'igual que els peixos zebra, són bentopelàgics però, a diferència d'ells, viuen en grups de tipus *school*, és a dir, mantenen un gran nivell de cohesió i polarització (Gimeno et al., 2016).

La seva dieta consisteix en petits crustacis, cucs i restes de plantes. En captivitat es recomana mantenir els peixos en grups de 5 o més individus, la qualitat de l'aigua ha de ser similar a la del seu hàbitat natural, tot i que suporta ser estabulat en aigües més dures i alcalines (Froese i Pauly, 2023).

Presenta dimorfisme sexual, sent les femelles més grans i rodones que els mascles. Les femelles poden engendrar centenars d'ous que solen enganxar-se en la vegetació. En aquaris els progenitors es mengen els seus propis ous, pel que es recomana separar-los (Parr et al., 2014).

1.5 Factors intrínsecs que modulen el MCC dels peixos

En les espècies de peixos que formen bancs, els individus tenen una clara tendència a agrupar-se segons mides, formes i característiques morfològiques similars (Pavlov i Kasumyan, 2000).

Però aquest fenomen no només és intraespecífic sinó que també pot ser interespecífic. Per exemple, Ward i Currie (2013) van descobrir que existeixen formacions de bancs de peixos d'espècies mixtes que es regeixen per les substàncies químiques presents en l'aigua, és a dir, fan servir l'olfacte per escollir als seus companys desitjables, de tal manera que amb aquestes substàncies, són capaços de reconèixer la mida relativa dels altres integrants del grup.

Un altre factor a tenir en compte és la coloració corporal, ja que els individus es basen en escollir companys amb els que comparteixin un mateix patró de coloració (Blakeslee et al., 2009; Krause et al., 1996; Ledesma i McRobert, 2008). En alguns casos, la coloració també aporta un altre tipus d'informació, com en *Fundulus diaphanus*, que s'escollen companys en funció de si els manquen unes petites taques negres en la part lateral del cos, que indiquen infecció d'un paràsit i, per tant, tendeixen a agrupar-se amb aquells que no estan infectats (Krause et al., 1996). La coloració és, doncs, un tret important, ja que facilita l'agregació i la cohesió del grup. D'altra banda, compartir patrons de coloració, mida i altres característiques similars ajuda a evitar la depredació, afavorint l'*efecte de confusió*, doncs el depredador té més dificultats per escollir un blanc a causa d'aquesta similitud (Pavlov i Kasumyan, 2000; Welty, 1934). Tot això recolza la tesi de que el sistema visual juga un paper primordial en la formació de bancs de peixos, tal i com hem comentat en l'apartat 1.2.

En resum, donat que la coloració i la forma del cos són aspectes fonamentals que afecten la formació dels bancs, la seva activitat i el seu comportament, i faciliten els seus moviments sincrònics i coordinats, podem pensar que factors ambientals com la turbiditat de l'aigua o els cicles diürns, poden afectar la percepció de la forma corporal i la coloració, i en conseqüència, afectaran a la formació del banc de peixos.

1.6 Factors extrínsecs que modulen el MCC en peixos

Els factors extrínsecs són aquells condicionants físics, aliens a la fisiologia i morfologia dels individus, que poden modificar el comportament del grup.

Generalment, aquests factors solen ser de caràcter abiòtic, però també en podem trobar de biòtics, és a dir, que provenen de components vius. Per exemple: la depredació seria un factor biòtic i extrínsec que modula el MCC dels peixos.

També hem de tenir en compte que aquests factors extrínsecs poden ser de caràcter natural o artificial. Per exemple, algunes substàncies tòxiques poden afectar a la formació dels grups (Kaplan et al., 2013; Wibe et al., 2002), de manera que, a major nombre d'individus, més gran és la probabilitat de que es detectin concentracions baixes de substàncies tòxiques (com materials pesats) i, per tant, que el grup tingui avantatge en aquest aspecte sobre els individus solitaris (McNicol et al., 1996; Wibe et al., 2002).

1.6.1 Ecosistema, nínxol ecològic i espai disponible

Se sap que les condicions ecològiques afecten a la formació de bancs de peixos. En grups de *Tanichrys albonubes*, la reducció de l'hàbitat provoca que els bancs se separin i els individus es tornin territorials (Magurran i Bendelow, 1990). S'ha observat que els ambients més heterogenis produeixen la disminució de la integritat dels bancs de peixos, ja que els hàbitats més heterogenis faciliten l'ocultació dels peixos davant depredadors potencials i, a més, aquest tipus d'hàbitats solen ser més rics en nutrients (Mikheev et al., 2010). Però les condicions ambientals no només influeixen en la formació de bancs durant la fase adulta, sinó que poden influir des de l'inici de la fase embrionària i durant diverses etapes de la seva vida, és a dir, influeixen durant tota la seva ontogènia. Per exemple, en peixos d'aigua dolça, les espècies que habiten en rius solen formar bancs en estats larvaris més d'hora que els que viuen en aigües estancades (Pavlov i Kasumyan, 2000).

1.6.2 Il·luminació i visibilitat

La visibilitat de l'aigua també és un factor a tenir en compte, ja que en condicions de poca lluminositat els peixos solen adoptar estratègies més solitàries que formacions en grup; per exemple, els cicles diürns afecten directament al MCC dels peixos, ja

que aquests moviments es produeixen generalment de dia (Pavlov i Kasumyan, 2000). Aquest fenomen està provocat principalment per la visió, doncs és un dels sistemes sensorials més importants per a la formació de bancs, perquè conèixer la posició relativa dels altres individus és indispensable per sincronitzar el moviment (Pitcher i Parrish, 1993). Malgrat que es creia que era l'únic sistema que exercia aquesta funció (Morrow, 1948), més recentment s'ha observat que la línia lateral i el sistema olfatiu i auditiu poden tenir un paper clau per a la formació dels bancs (Faucher et al., 2010; Mekdara et al., 2018; Ward et al., 2008; Ward i Currie, 2013). S'ha vist que els peixos que viuen en aigües amb poca visibilitat han desenvolupat aquests sistemes sensorials que permeten detectar la posició relativa dels altres individus (Brown i Godin, 1999; Partridge i Pitcher, 1980).

S'ha observat que nombroses espècies de peixos no romanen durant tot el dia en grup, sinó que el seu grau d'agregació o cohesió depèn del cicle diürn. Durant, el crepuscle, els bancs de peixos comencen a perdre la seva forma característica i al caure la nit romanen en petits grups dispersos (Pavlov i Kasumyan, 2000). Per exemple, en grups de *Pollachius virens* observaren que les distàncies mitjanes entre individus eren dues vegades més grans durant la nit que durant el dia (Smith et al., 1993). L'estratègia de separar-se a certs nivells d'intensitat lumínica es pot veure afectada per la presència de depredadors. Per exemple, en poblacions de perques (*Perca flavescens*) el llindar d'intensitat lumínica que provoca la desintegració del grup varia en funció de la pressió que exerceixen els depredadors (Helfman, 1979). Durant la nit, són els peixos piscívors els que tenen l'avantatge sobre les seves preses, perquè poden caçar valent-se de l'olfacte o la línia lateral, i aquests sistemes estan més desenvolupats en els depredadors que en les preses (Gerking, 1994). Llavors, podem dir que la capacitat d'èxit del depredador o la efectivitat del grup evitant ser depredat està relacionada amb el nivell d'il·luminació. Els depredadors solen tenir més èxit durant la matinada i capvespre, quan surt i se'n va el sol respectivament, doncs les preses potencials triguen més en detectar el perill i, per tant, tenen menys capacitat de reacció (Helfman, 1986). A més, existeix un llindar d'intensitat lumínica a partir del qual el grup disminueix considerablement el grau de sincronització i, per tant, les maniobres d'evasió no són tan efectives durant la nit que durant el dia (Pavlov i Kasumyan, 2000).

Els cicles diürns també poden afectar als moviments de farratge dels bancs de peixos. En un estudi amb carpes dorades (*Notemigonus crysoleucas*), Reeb (2000) va utilitzar un tanc que tenia una meitat il·luminada i l'altra meitat fosca, i va entrenar uns individus alimentant-los a una hora determinada del dia en la zona il·luminada. Els peixos passaven la major part del temps en la zona fosca, però es movien a la zona il·luminada durant el farratge. El resultat va ser que aquests individus entrenats podien anticipar l'hora a la que els subministrarien l'aliment, i la resta d'individus, no entrenats, seguia a aquets individus informats.

1.6.3 Moviments de l'aigua: fluxos, mares i corrents

Altres factors que influeixen en el MCC són els corrents d'aigua, que fan que els peixos d'aigua dolça estiguin més temps polaritzats, o que en espècies d'aigua dolça el nombre d'individus del banc sigui significativament menor que en peixos pelàgics marins (Pitcher i Parrish, 1993), que es desplacen en un hàbitat de majors dimensions.

Suriyampola et al. (2016), en un estudi de camp realitzat en peixos zebra, van descobrir que segons l'hàbitat on es desenvolupaven tenien un comportament social diferent. També van trobar que en les zones d'aigües tranquil·les com llacunes o desembocadures, els peixos zebra mostraven un caràcter menys agressiu, formant grups més cohesionats i amb més individus, que els que viuen en aigües amb un corrent lleuger; en zones de forts corrents, els zebra exhibeixen un comportament grupal molt més coordinat i el nombre d'individus del grup és major. Tant en les zones d'aigües tranquil·les com en les de corrent moderat, van trobar una relació amb la pressió dels depredadors de la zona, donat que en les aigües amb corrent moderat hi havia menys presència de depredadors, el que permetia als peixos zebra formar grups menys coordinats i tornar-se més territorials.

No obstant, enfrontar-se a corrents més forts suposa un gran cost fisiològic (Hockley, Wilson, Brew, et al., 2014; Taylor et al., 2012), i aquesta pressió selectiva repercuteix en la mida i les formes corporals dels peixos (Suriyampola et al., 2016). La formació de grups grans i ben orientats en aigües ràpides és una adaptació del

comportament que minimitza el cost del manteniment de la posició (Allouche i Gaudin, 2001; Chicoli et al., 2014), millora la detecció de senyals (Arnold, 1974; Chicoli et al., 2014; Montgomery et al., 1997) i redueix el risc de depredació (Axelsen et al., 2011; Gerlotto et al., 2006).

1.6.4 Altres factors

Existeixen nombrosos factors ambientals que afecten al MCC dels peixos, més enllà dels que s'han exposat prèviament.

Per exemple, la temperatura de l'aigua és un factor a tenir en compte. En un estudi amb peix zebra, observaren que amb l'augment de la temperatura, els peixos nedaven més propers uns dels altres (Pritchard et al., 2001). Tanmateix, en un altre estudi amb danio gegant (*Devario aequipinnatus*) la cohesió del grup disminuïa a l'igual que ho feia la polarització (Bartolini et al., 2015), tot i que aquests resultats, expliquen, podien haver-se vist afectats perquè aquest experiment es va fer amb condicions de corrent d'aigua.

La turbiditat de l'aigua, en canvi, és un factor que afecta a la percepció visual dels peixos i, per tant, també té un efecte directe en el moviment col·lectiu, com indiquen molts estudis (Aspbury et al., 2019; Benfield i Minello, 1996; Chamberlain i Ioannou, 2019; Figueiredo et al., 2019, 2020; Ortega et al., 2020; Sohel i Lindström, 2015). Per exemple, en un estudi amb *Etheostoma fonticola*, una espècie en perill d'extinció que sol agrupar-se en *shoals* segons sexe i mida corporal, Aspbury et al. (2019) van observar que amb una turbiditat alta els individus eren incapaços de mantenir aquestes preferències, que en canvi sí tenien quan l'aigua era nítida.

D'altra banda, la contaminació acústica és un factor a tenir en compte en els últims anys, ja que s'han dissenyat un munt de sistemes i aparells que produeixen sorolls artificials (presses, centrals hidràuliques, vaixells, etc.) i s'ha observat que poden afectar al MCC (Chan et al., 2010; Halfwerk i Jerem, 2021; Hang et al., 2021; Jhawar et al., 2020; Purser i Radford, 2011). Per exemple, en un estudi amb peix espinós

(*Gasterosteus aculeatus*), l'estructura i la configuració del grup variaven en funció del soroll de l'entorn (Ginnaw et al., 2020).

1.7 Estressors ambientals: impacte en el MCC

Quan els factors que hem enumerat abans afecten de tal manera al grup que poden provocar una disminució en la seva capacitat de supervivència, direm que actuen com a estressors.

Considerem estressor qualsevol agent químic o biològic, estímul extern, canvi a l'entorn o esdeveniment, que produeixi una situació d'angoixa o estrès a qualsevol organisme (Orr et al., 2020; Sato et al., 2006). En el nostre cas, podríem considerar el banc de peixos com a un únic organisme, encara que si ens cenyim a la terminologia exacta i considerem a cada individu del grup com a organisme independent, continuaria sent correcte l'ús del terme *estressor*, perquè la inestabilitat del banc de peixos pot arribar a ser un factor estressant en els individus, per la sensació de manca de protecció que tenen.

L'efecte que tenen aquests estressors en el MCC dels peixos pot provocar que hi hagi una alteració en l'estructura (referida a la forma que presenta el grup, per exemple si és més circular o no, si la densitat de compactació entre individus és elevada, o si l'àrea que formen els individus és gran o petita, entre d'altres; aquestes mesures s'explicaran amb més detall a l'apartat 3.6), la cohesió i coordinació del grup, fent que la transmissió d'informació entre veïns s'interrompi mitjançant el que en psicologia cognitiva s'anomena *masking* o emmascarament (McNett et al., 2010). L'emascarament és la interferència entre dos estímuls simultanis que produeix un error en el procés de percepció visual (Mrosovsky, 1999). Per exemple, l'atenció que poden tenir en observar el comportament dels altres integrants del grup es pot veure afectada si les condicions ambientals canvien de tal manera que els individus han d'estar més focalitzats en altres tasques (Chan et al., 2010), com detectar depredadors en condicions de poca visibilitat (Sohel i Lindström, 2015). També s'ha demostrat que els canvis en l'entorn poden provocar que els animals segreguin

cortisol (Wysocki et al., 2006), que és un indicador dels nivells d'estrès en els vertebrats. Llavors, els estressors, l'emascament i els nivells de cortisol estarien relacionats d'alguna manera; per exemple, Sutherland et al. (2008) observen que l'aigua amb una elevada turbiditat (estressor) augmenta el nivell d'estrès (cortisol) dels individus al no ser capaços de detectar als depredadors potencials (emascament). Però, no tots els estressors han de produir un efecte d'emascament visual en el comportament col·lectiu; hi ha d'altres que el que poden fer és simplement produir distraccions o estrès i, en conseqüència, alterar la integritat i estabilitat del grup. Alguns exemples d'estressors que no produeixen emascament visual són els canvis en la temperatura (Bartolini et al., 2015), les partícules contaminants com el diòxid de carboni (Duteil et al., 2016) i el soroll acústic (Purser i Radford, 2011; Wysocki et al., 2006).

2 OBJECTIUS

La present recerca pretén comprovar l'efecte del canvi de certes variables ambientals que poden produir-se per condicionants naturals (estacionalitat, pluges torrencials, marejades, etc.) o artificials (per exemple, la contaminació i desforestació) en el moviment col·lectiu de dues espècies d'aigua dolça: el peix zebra (*D. rerio*) i el tetra neó negre (*H. herbertaxelrodi*). Per aquest motiu, mesurarem uns paràmetres ambientals que podrem modificar en condicions controlades de laboratori, ja que en estudis de camp no seriem capaços de controlar altres variables que podrien afectar als resultats del nostre estudi. Per exemple, l'estacionalitat pot afectar la velocitat del corrent d'aigua, com en el cas dels monsons que afecten a les zones geogràfiques on habita el peix zebra; la desforestació que provoca la fragmentació i reducció de l'hàbitat i el torna més heterogeni, afecta la turbiditat i el flux d'aigua. Per tant, escollirem aquelles variables independents que millor es puguin simular en condicions controlades de laboratori, que en aquest cas són la mida del tanc, la intensitat lumínica i la velocitat del corrent.

Encara que en la naturalesa influeixen diversos factors més, como ara la quantitat de vegetació, la turbiditat de l'aigua, la profunditat, la densitat de depredadors i competidors, etc., creiem que és interessant estudiar fins a quin punt influeix l'espai disponible en la formació de bancs de peixos. A més, sent els peixos zebra subjectes experimentals comuns en diverses disciplines de la ciència, predir el seu MCC en funció de les variables proposades serà d'especial utilitat.

Un altre aspecte molt interessant per estudiar en aquest camp és l'efecte de la intensitat lumínica, ja que en molts casos aquest factor té a veure amb la formació/disgregació del banc de peixos, degut a que els canvis en els nivells de llum es produeixen al llarg del cicle diürn i l'estratègia que adopta el grup depenent d'aquesta condició ambiental és diferent (Glass et al., 1986; Halfwerk i Jerem, 2021; Harden Jones, 1956; McCartt et al., 1997; Miyazaki et al., 2000; Schlosser, 1990; Shafiei Sabet et al., 2016; Smith et al., 1993; Stephenson et al., 2011; Valdimarsson i Metcalfe, 2001; Weston i Andrews, 1990; Woodhead, 1956).

El tercer experiment consistirà en modificar la velocitat del corrent de l'aigua en diversos graus per tal d'analitzar l'impacte que té sobre el MCC. De fet, el flux de l'aigua és una de les principals característiques que defineix el comportament dels peixos d'aigua dolça (Hemelrijk et al., 2015). A més, no només influeix en el comportament dels peixos sinó també en la seva morfologia i fisiologia (Kaeuffer et al., 2012; Theis et al., 2014). Per exemple, poblacions que habiten en zones amb forts corrents d'aigua tendeixen a tenir mides corporals menors, que redueixen el consum d'oxigen, ja que la velocitat del corrent augmenta les condicions d'hipòxia a l'aigua (Nadler et al., 2018; Schlosser, 1990). Encara que molts peixos d'aigua dolça poden viure tant en aigües tranquil·les com en zones amb poc corrent o amb corrent moderat (Arunachalam et al., 2013; Bhat, 2004), molts estudis es realitzen en aigües tranquil·les (Engeszer et al., 2007; Spence et al., 2008) perquè pot afectar l'habilitat per a evadir atacs o escapar de depredadors. Per exemple, el danio gegant (*Devario aequipinnatus*) detecta més fàcilment als depredadors quan hi ha corrent, però és menys efectiu si té que evadir-los (Chicoli et al., 2014).

Per tant, donada la importància que tenen tots aquests factors en la supervivència de la espècie degut a que poden alterar la forma i estructura dels bancs de peixos, els objectius principals del present estudi són: a) esbrinar en quina mesura els paràmetres abiòtics mencionats abans afecten al MCC de les dues espècies, en concret si existeixen diferències en els nivells dels seus indicadors (cohesió, polarització i distàncies entre individus); b) comparar els efectes d'aquestes variables en les dues espècies d'estudi; i c) saber si una de les dues és més sensible al canvi d'aquestes variables que l'altra.

Com la regió geogràfica on habiten els peixos zebra es troba sota la pressió dels monsons, que provoquen que hi hagi una època seca i una altra plujosa, la qual cosa afecta profundament als paràmetres ambientals (Lawrence, 2007), podem suposar que els peixos zebra tenen més flexibilitat a l'hora d'enfrontar-se als canvis. Per altra banda, els neons habiten en regions geogràfiques tropicals, però més estables (Bonetto, 1975) i s'ha observat que els grups que formen són de "school obligatori" (Gimeno et al., 2016, Gimeno Rosell, 2018; Quera et al., 2019); en conseqüència,

esperem observar una major variabilitat en els indicadors del MCC en els peixos zebra que en els neons, per la seva capacitat adaptativa arran de les pressions selectives de l'entorn. Tanmateix, els possibles canvis bruscos en el MCC dels neons ens indicarien que el factor d'estudi afecta negativament a aquesta espècie, ja que en estudis anteriors no s'ha observat la mateixa flexibilitat que tenen els peixos zebra per modular el comportament grupal. Per tant, resulta idoni estudiar aquestes dues espècies amb la fi de comparar l'efecte dels canvis ambientals en condicions controlades de laboratori. Tot i que entre espècies esperem que la cohesió i polarització del neons serà més alta que en els peixos zebra, és possible que en certes condicions d'estrès ecològic, la cohesió i la polarització, així com la forma i estructura del grup dels peixos zebra podrien apropar-se als nivells dels neons.

3 TÈCNIQUES DE REGISTRE

Abans de posar-nos a resumir i explicar els resultats obtinguts en els distints experiments, hem d'explicar detalladament el procés d'obtenció de dades. Aquest va ser un procés llarg i costós. Per entendre bé els estudis d'aquestes característiques hem de posar en context les dificultats que ens podem arribar a trobar en l'obtenció de dades empíriques. Tot i que el desenvolupament de noves tecnologies ha facilitat el procés de recollida, no hem d'oblidar que l'interès per estudiar el MCC dels peixos i d'altres animals ha estat intensificat en els últims anys, però fins al moment no s'havien tractat de solucionar algunes de les següents qüestions.

3.1 Dificultats de l'estudi empíric

La gran majoria d'estudis de caràcter empíric sobre el MCC dels peixos que es realitzen en laboratoris en l'actualitat consisteixen en posar els peixos en tancs i filmar-los mitjançant una càmera col·locada en posició zenital al sostre, aconseguint d'aquesta manera imatges en 2D (Gimeno et al., 2016; Kotrschal i Essler, 1995; Quera et al., 2019). Tot i que els peixos es mouen en 3D, s'ha vist que imatges en 2D aporten informació molt similar i resultats acceptables (Vivancos et al., 2017; Watts et al., 2017). Després, aquestes gravacions es fragmenten en fotogrames per tal de poder mesurar les variables d'interès de cada estudi.

En els últims anys, s'han publicat softwares informàtics específics per rastrejar les trajectòries individuals del peixos (Franco-Restrepo et al., 2019; Rodriguez et al., 2018; Walter i Couzin, 2021). Aquestes aplicacions són conegudes com a programes de *tracking*. Però hi ha un enorme problema que molts d'aquests programes informàtics intenten minimitzar i és la presència de les oclusions.

Considerem una oclusió quan dos o més peixos s'entrecreuen i donen lloc a un únic punt en la imatge gravada, que el programa de *tracking* detecta com a un únic peix,

fet que provoca que posteriorment no es detectin les trajectòries d'alguns animals i que aquestes dades es perdin.

Tot i que alguns grups de recerca han desenvolupat programes que poden arribar a resoldre aquest problema automàticament, com per exemple, l'idtracker® (Pérez-Escudero et al., 2014) i la seva versió millorada idtracker.ai® (Romero-Ferrero et al., 2019), en molts casos els requeriments (memòria i velocitat dels ordinadors) que es necessiten per processar els vídeos correctament són molt alts; per altra banda, aquest software no sempre proporciona dades precises i sol produir errors d'intercanvis d'identitat quan obté les trajectòries d'alguns animals. En el nostre cas concret, vàrem provar idtracker®, el ToxTrac® (Rodríguez et al., 2018) i altres similars, però no vam aconseguir que els programes detectessin sempre totes les trajectòries individuals i, en conseqüència, es reduïa la quantitat de dades registrades.

Per tant, el procés que vam seguir va consistir primerament en resoldre les oclusions manualment (activitat que va requerir una gran quantitat d'hores) i, a continuació, obtenir les trajectòries dels peixos de forma automàtica mitjançant el software de rastreig Image Pro Premier 9.1® (Media Cybernetics Inc., 2015). No obstant, durant el procés de rastreig automàtic, el software intercanviava de vegades algunes identitats dels animals; en aquells casos, es podien fer les correccions manualment amb el mateix software.

A continuació, passarem a explicar amb més detall els passos que és van seguir per netejar i filtrar els fotogrames, per tal d'aconseguir uns resultats el més fiables possible.

3.2 Selecció dels vídeos

S'ha de tenir en compte que el volum de fotogrames creat en tots tres experiments va ser molt alt (120,000 fotogrames als dos primers per a cadascun d'ells, i 324,000 al tercer; per al conjunt de totes les gravacions). Un primer pas va ser reduir la

quantitat de fotogrames que s'analitzarien perquè no era viable analitzar-los tots, doncs es requeririen moltes hores de processament. Per tant, es va optar per dividir els vídeos en fragments i seleccionar a l'atzar una mica més de la meitat, considerant que eren una mostra prou representativa del conjunt de vídeos gravats.

Totes les gravacions es van fer en 2D amb una càmera situada al sostre del laboratori. Els vídeos obtinguts estaven en una escala de gris a 8 bits i tenien una resolució de 20 fxs (fotogrames per segon), és a dir, a raó de 1200 fotogrames per minut, a excepció de l'últim experiment que es va fer amb una resolució de 30 fxs (1,800 fotogrames per minut). El motiu pel qual es va augmentar la resolució a l'últim experiment fou perquè es pretenia utilitzar un software diferent, en aquest cas l'idtracker®, però finalment no va ser possible pel volum d'error que donava a les nostres gravacions i es va utilitzar l'Image Pro Premier 9.1®, tal i com s'havia fet amb els anteriors experiments; per tal de no repetir la totalitat del tercer experiment, es van fer servir els vídeos gravats amb aquesta resolució. El següent pas va ser separar cada fragment de vídeos en fotogrames mitjançant el programa VirtualDub® (Lee, 2013) i seleccionar lots de 501 fotogrames a l'atzar mitjançant un script de R (R Core Development Team, 2014). El motiu pel qual es van utilitzar 501 fotogrames és per evitar un biaix en les dades, pensem que 501 fotogrames és una mostra més representativa que 499 i no suposa un excés molt més elevat de feina extra.

Per tal de seleccionar els lots, li indicarem a l'script de R els fragment que volíem que hi haguessin en el lot de fotogrames (*frames.stack*; per exemple, 501), la quantitat de lots que es volien seleccionar (*stacks.replica*; per exemple, 6), el nombre màxim de fotogrames que té el vídeo (*max.frames*; per exemple, 6000), i finalment la quantitat de dies que es volien seleccionar (*dia*; per exemple, c(1:10)).

El següent pas va ser la binarització dels vídeos previ a la resolució d'oclusions, i que es va dur a terme mitjançant el programa ImageJ (Rasband, 2012).

3.3 Binarització de vídeos

Aquest procediment consisteix en eliminar del fons del fotograma tot el soroll que hi pugui haver i obtenir una sèrie de fotogrames només amb dos colors, blanc (el fons) i negre (els peixos) (veure Figura 3.1).

En primer lloc, s'eliminen les interferències i el soroll. Com que el fotograma en nivells de gris no és nítid, el programa de *tracking* podria interpretar erròniament alguns elements estàtics obscurs com peixos i obtenir trajectòries fictícies. Hi ha dues maneres principals d'eliminar el fons del fotograma: o bé calculant un fotograma que sigui la mediana de tots els fotogrames seleccionats de la gravació (Miller i Gerlai, 2012a); o bé obtenint una imatge del tanc abans de la introducció dels peixos. Aquesta imatge es restarà després de cadascun dels fotogrames, fent que els elements estàtics desapareguin. En el nostre cas es va utilitzar la primera opció, ja que en el tercer experiment on se simulen diferents velocitats de corrent d'aigua les ones que creaven interferències en la superfície de l'aigua no eren homogènies durant tot el transcurs del temps que durava la gravació.

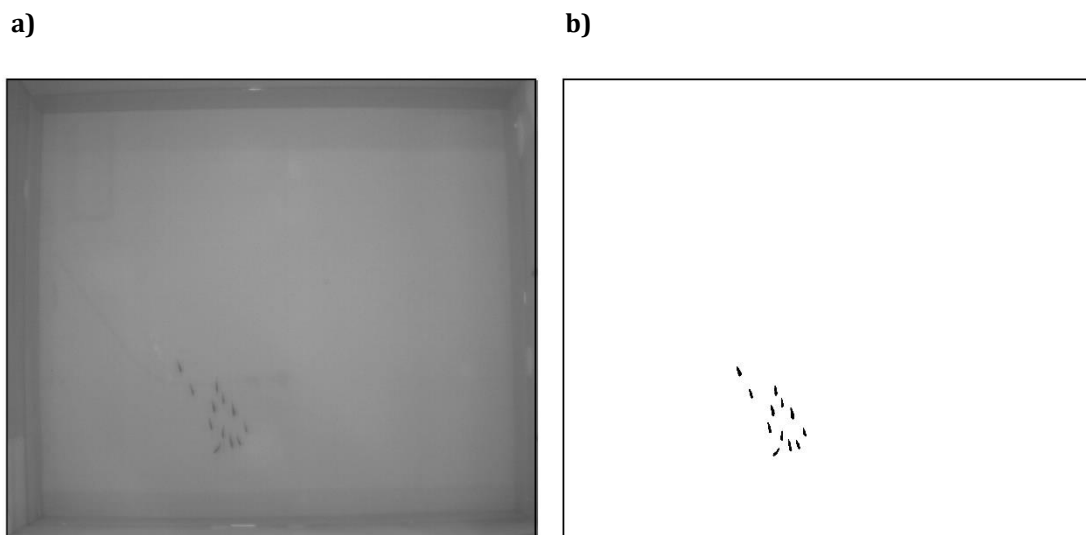


Figura 3.1. **a)** Fotograma en nivells de gris a 8 bits de 12 neons. **b)** Transformació del fotograma en binari, s'elimina el soroll i s'aplica el filtre de la mediana.

A continuació s'aplica als fotogrames el filtre de la mediana (no confondre amb la mediana dels fotogrames que utilitzarem al pas anterior), que elimina en un radi de

2 píxels les tonalitats de gris que hi poden aparèixer al voltant dels peixos degut a la pròpia silueta dels individus i al moviment realitzat per l'aleta caudal. El resultat és tornar més nítids i homogenis els píxels que representen cada individu i, d'aquesta manera, es facilita el següent procediment, que és la binarització o segmentació dels fotogrames.

Per segmentar els fotogrames s'utilitza una variació del mètode IsoData, que es basa en fer servir el valor més alt i més petit de la escala de grisos de l'histograma de nivells de gris (Haralick i Shapiro, 1985). Així, el nivell de gris dels píxels que estiguin per sobre i per sota d'aquest llindar es canvia per negre o per blanc, donant com a resultat un fotograma on els píxels estan representats en dos colors: els peixos seran de color negre i el fons del tanc de color blanc.

Tot i així, després de binaritzar pot continuar havent soroll en els fotogrames com, per exemple, grups de píxels negres que representen partícules en suspensió en l'aigua del tanc i es mouen durant les gravacions. Aquestes partícules poden afectar al resultat de les obtencions de les trajectòries degut a que es confonen amb els peixos. Per eliminar aquestes interferències s'aplica un filtre que esborra tots els grups de píxels negres aïllats que tinguin un àrea més petita que 15 píxels, ja que l'àrea mínima ocupada per un peix supera aquest llindar i s'entén que totes les àrees negres que estiguin per sota seran elements aliens als peixos que no interessa registrar.

3.4 Resolució d'oclusions

Una oclusió és el solapament de l'àrea entre dos o més individus. Aquest fet provoca que el programa de *tracking* Image Pro Premier 9.1® (Media Cybernetics Inc., 2015), detecti un sol individu en comptes dels que realment són. Si bé es cert que el nostre grup de recerca va desenvolupar una macro de ImageJ, i que vam utilitzar en els dos primers experiments, per a l'últim experiment (sobre l'efecte de diferents velocitats de corrent d'aigua en el MCC dels peixos) no es va poder utilitzar aquesta macro degut a que les ones creades durant la pulsació de les bombes d'aigua que

simulaven els corrents provocaven en les gravacions interferències en forma d'ombres que feien que el programa de *tracking* detectés un animal on no n'hi havia o en feia desaparèixer la imatge d'un altre.

Per resoldre oclusions de forma automàtica, la macro de ImageJ aplica dues funcions, *watershed* i *el·lipse* (veure Figura 3.2). La funció *watershed* separa dos objectes fusionats. Considerem objectes a un grup de píxels negres contigus. Aquesta funció va erosionant la imatge dels dos objectes fusionats fins arribar a l'últim píxel de cada objecte i a partir d'aquí va afegint píxels negres al voltant de cadascun d'ells. parant la reconstrucció abans de que el dos objectes arribin a tocar-se (Pertusa, 2010). La funció *el·lipse* consisteix en trobar l'el·lipse que millor s'ajustaria a l'objecte desitjat de tal manera que aquelles formes que no coincideixin amb l'el·lipse se separen mitjançant una línia blanca de píxels. D'aquesta manera al crear una frontera blanca entre els dos objectes el programa de *tracking* els detecta com a dos elements independents.

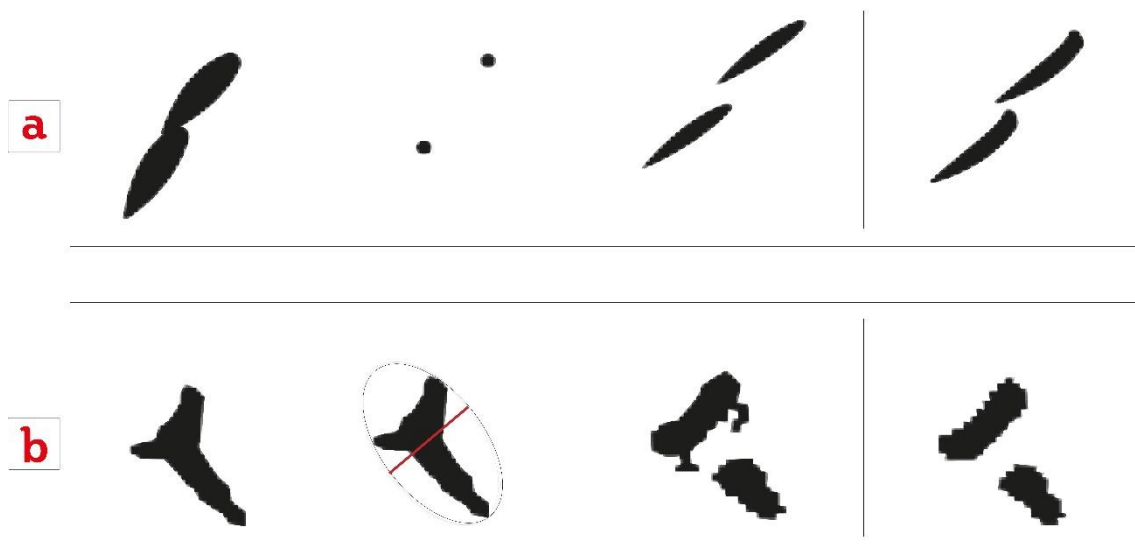


Figura 3.2. a) Funció *watershed*; d'esquerra a dreta, en la primera imatge hi ha una oclusió de dos peixos, a la següent imatge s'erosionen els peixos fins donar un únic píxel per cada peix, a la imatge de la dilatació s'observa com el programa reconstrueix els peixos al voltant d'aquests dos punts, fins que s'atura la reconstrucció abans de que les dues figures arribin a tocar-se, quedant com resulta a l'última imatge. **b)** Funció *el·lipse*; d'esquerra a dreta, hi ha una oclusió entre dos peixos, es crea l'el·lipse entre els dos peixos i es divideixen a partir de l'eix menor (línia vermella) de l'el·lipse, l'occlusió queda resolta amb soroll, i després el programa elimina els bordes estranys quedant resolta sense soroll. Adaptat de Gimeno Rosell (2018).

Aquesta macro funciona bastant bé amb els peixos neons, eliminant una nombrosa quantitat d'oclusions, però no tan bé amb els peixos zebra, que solen realitzar moviments més caòtics que els anteriors i produir més oclusions. Quan aplicant aquesta macro queden oclusions per resoldre, les oclusions s'han de resoldre editant les imatges manualment. Durant l'últim experiment, la gran part de les resolucions foren de caràcter manual.

Per detectar en quins fotogrames es troben les oclusions no resoltes, es pot utilitzar un script de R (R Core Development Team, 2014) que busqui els fotogrames on el nombre d'individus detectats no quadra amb el nombre real d'individus (veure Figura 3.3).

```

1 #Escriure el número de subjectes (10, 20, etc)
2 n <- 8
3
4 #####
5 imagej <- read.delim(file.choose(), dec=".")
6 compta <- table(imagej$Slice)
7
8 max.area <- c()
9 for (i in 1:max(imagej$Slice)) {
10   if (!is.na(compta[as.character(i)]) & (compta[as.character(i)] == n)) {
11     max.area[i] <- max(imagej$Area[imagej$Slice == i], na.rm = T)
12   } else {
13     max.area[i] <- NA
14   }
15 }
16
17 maxima <- max(max.area[compta == n], na.rm = T)
18 print(paste0("Threshold: ", maxima+1))
19 #Frames amb possibles oclusions:
20 which(is.na(max.area))
21
22
23

```

Figura 3.3. Script de R que identifica els fotogrames on hi ha oclusions. A la línia 2 s'introdueix el nombre d'individus que es van utilitzar a les gravacions, en el cas de l'exemple, 8 individus (que detecta com a objectes de color negre). Si l'script detecta algun fotograma on el nombre d'individus és diferent a la quantitat senyalitzada, ens mostrarà el número del fotograma erroni en la finestra de sortida.

Els errors així trobats per l'script poden ser causats per: a) soroll al fotograma, b) animals no detectats, o c) oclusions. Si el procés de segmentació no ha eliminat totes les interferències de manera automàtica, la solució és corregir-les de forma manual, pintant de color blanc sobre els píxels negres que se sàpiga de manera segura que no corresponen a peixos. Si durant el procés de resolució d'oclusions automàtica s'ha esborrat un grup de píxels que corresponen a un peix per causa de solapament de dos objectes o perquè durant la binarització dels fotogrames un peix ha estat estàtic durant un temps determinat i la mitjana dels fotogrames ha acabat per suprimir l'objecte, s'ha de dibuixar manualment de color negre estimant la posició

del peix en el fotograma actual en funció de la seva posició en els fotogrames immediatament anterior i posterior. En cas de que es tracti d'una oclusió, es dibuixa una línia de píxels blancs de tal manera que separi els dos objectes, tal i com fa la funció *el-llipse* de manera automàtica (veure Figura 3.4).

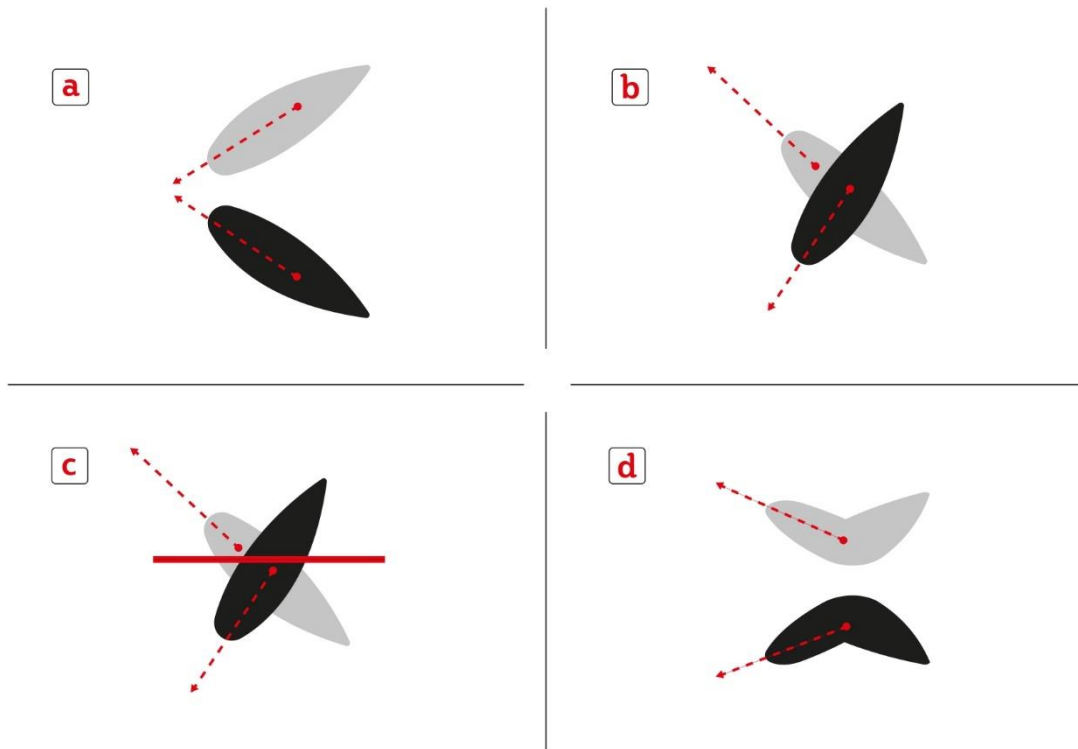


Figura 3.4. Representació gràfica d'una resolució d'occlusió manual. La figura gris representa l'individu 1 i la figura negra representa l'individu 2. Les fletxes discontinues indiquen la direcció dels peixos. La línia vermella representaria la línia de tall que separa les dues figures.

3.5 Anàlisi de les trajectòries

A partir dels fotogrames binaritzats i amb oclusions resoltes, l'anàlisi de les trajectòries es fa mitjançant *Image Pro Premier 9.1*® (Media Cybernetics Inc., 2015), que anomenarem IPP per abreviar. L'IPP és un programari comercial que és capaç de calcular les coordenades de cada individu en cada fotograma i obtenir la trajectòria unint les seves coordenades de fotogrames successius, entre altres funcions.

El procés previ de binarització i resolució d'oclusions és necessari, doncs si els vídeos no estan filtrats, IPP tendeix a calcular trajectòries errònies. D'aquesta manera, amb la binarització i la resolució d'oclusions es minimitza l'impacte de l'error.

Per obtenir les coordenades dels peixos s'utilitza l'opció *autotracking* de l'IPP amb la configuració que es mostra a la taula 3.1. El paràmetre de la profunditat de la predicció del rastreig (*tracking prediction depth*) és molt important; la finalitat és predir la trajectòria d'un individu a partir de les seves coordenades en els fotogrames anteriors, de tal manera que quan més gran és aquest valor, major és la probabilitat de que es calculin les trajectòries dels individus correctament. En contra, si el valor d'aquest paràmetre és molt alt, la velocitat de rastreig minva considerablement, i en aquest cas és necessari utilitzar un ordinador de molt alt rendiment i gran mida de RAM.

Taula 3.1. Paràmetres utilitzats en la funció autotracking (rastreig de funció múltiple) de l'Image Pro Premier 9.1®.

PARÀMETRES	VALORS
Paràmetres de rastreig	
Límit de velocitat	100 píxels/fotograma
Límit d'acceleració	101 píxels/fotograma ²
Llargada mínima de la trajectòria final	10 píxels
Tipus de moviment predominant	Direccional
Paràmetres de les trajectòries	
Permetre trajectòries parcials, llargada mínima	20 fotogrames
Profunditat de la predicció del rastreig	6 fotogrames

Durant el *tracking* de les trajectòries, en alguns casos cal fer un reajustament manual quan es produeixen errors en el *tracking* automàtic, en concret quan hi ha canvi d'identitats i càlcul de trajectòries fantasma.

Es produeix un canvi d'identitats quan una trajectòria d'un individu es bescanvia erròniament per la d'un altre, generalment proper. Llavors, cal anar al fotograma anterior, tallar aquesta trajectòria errònia i reconduir-la fins la posició actual del peix adequat. A la Figura 3.5 es mostra un esquema gràfic del mètode per reordenar els canvis d'identitats.

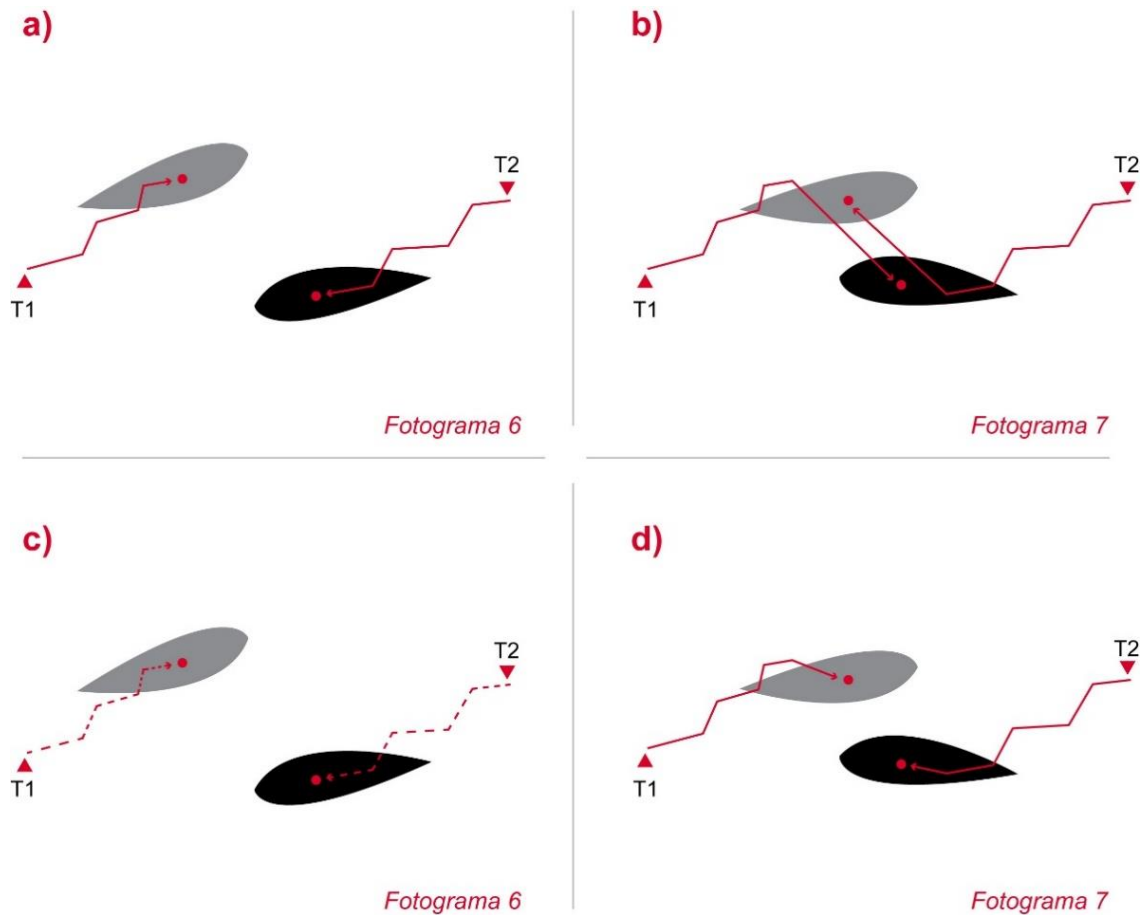


Figura 3.5. Exemple de resolució d'un canvi d'identitats per a dos individus. Les línies de color vermell representen les trajectòries dels individus: T1 és la trajectòria del peix gris i T2 és la trajectòria del peix negre. El punt central és la coordenada exacta on es troba l'individu. **a)** Representació dels dos peixos al fotograma 6, que naden en sentit oposat; les línies vermelles indiquen la trajectòria que han recorregut fins al moment i els triangles indiquen on estaven els peixos al fotograma 1. **b)** Aquesta imatge correspon al fotograma 7, en aquest cas, l'IPP ha calculat erròniament les trajectòries i les ha intercanviat, la T1 s'ha canviat per al peix negre i la T2 per al peix gris. **c)** Per corregir l'error, es torna manualment al fotograma 6 i es retallen les trajectòries que havien estat intercanviades en el fotograma 7, que ara es representen amb línies discontinues. **d)** Correcció manual de les trajectòries al fotograma 7, unint la T1 al peix gris i la T2, al negre.

Les trajectòries fantasmes es produeixen quan, per exemple, hi ha 4 individus i l'IPP calcula 5 o més trajectòries. En aquest cas el que ha passat és que la velocitat del moviment d'un peix s'ha accelerat i la distància recorreguda d'un individu d'un fotograma al fotograma immediatament posterior ha augmentat, de tal manera que l'IPP no ha estat capaç de seguir el moviment. Per tant, s'han creat dues trajectòries per a un mateix individu, una fins al punt on l'IPP prediu que havia d'estar l'individu i l'altra fins al punt on realment es troba l'individu. Per tal de solucionar aquest error

només s'han de fusionar les dues trajectòries manualment. Aquest pas no afecta a la resta de trajectòries. Es mostra un exemple a la Figura 3.6.

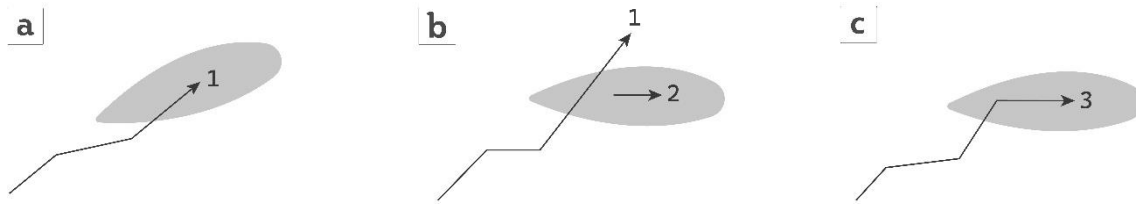


Figura 3.6. Exemple de trajectòria fantasma. La figura en gris representa un peix. La fletxa indica la trajectòria del peix. **a)** El programa detecta la direcció cap on es mou el peix i l'indica amb la numeració 1. **b)** Es crea una segona trajectòria (fantasma) per al mateix individu amb la numeració 2. **c)** Es corregeix manualment la trajectòria del peix, fusionant la trajectòria 1 i 2, donant com a resultat la trajectòria 3.

Després de corregir els errors en l'assignació de trajectòries, si és que n'hi ha hagut, la funció *autotracking* proporciona les coordenades de cada animal en cada fotograma i es desen en un arxiu .txt.

3.6 Mesures

Les dades obtingudes en el *tracking* corresponen doncs a les coordenades en 2D (x , y) de cadascun dels individus en cada unitat de temps (fotograma), inclòs el primer fotograma de la sèrie ($t-1$), on t indica la unitat de temps, que seria el fotograma 0 on el programa comença les mesures, el següent fotograma seria el fotograma 1 ($t = 1$); a partir de les quals es calculen les mitjanes de cada variable d'interès per a cada unitat de temps i per al grup d'individus mitjançant scripts de R.

Una de les mesures més emprades en l'estudi del MCC dels peixos és la cohesió del grup. En el nostre cas utilitzem la mitjana de la distància al veí més proper (NND, per les sigles en anglès *Nearest Neighbour Distance*) i la mitjana de les distàncies interindividuais (IID), tot i que aquestes mesures poden ser molt semblants si no hi ha formacions de subgrups. Per exemple, si tenim un banc de peixos de 6 individus i dos d'ells s'allunyen de la resta del grup direm que s'han format dos subgrups (un

de 4 individus i l'altre de 2). En aquest cas, la NND no té perquè variar de quan nedaven els 6 peixos junts; en canvi, sí que ho farà la IID, que augmentarà al separar-se en dos subgrups.

Distància al veí més proper (NND). Es tracta de la distància euclidiana mitjana entre un individu i l'individu immediatament més pròxim. Els valors de les distàncies s'obtenen inicialment en píxels, i posteriorment es fa la conversió en centímetres. Aquesta conversió es calcula tenint en compte la mida de l'àrea del tanc i la mida en píxels de l'àrea dels fotogrames dels vídeos, de tal manera que es divideix l'altura en centímetres per l'altura en píxels i es suma a la divisió entre l'amplària en centímetres per l'amplària en píxels. Com que de mitjana els peixos zebra tenen una mida corporal superior a la dels neons, s'unifiquen les unitats amb la llargada corporal o *Body Length* (BL), dividint les quantitats expressades en centímetres per la mitjana de la llargada de cada espècie de peixos en centímetres. D'aquesta manera, quan més alts són els valors de la NND, menys cohesió hi ha al grup.

Interdistàncies individuals (IID) i Coeficient de variació de les interdistàncies individuals (CV_{IID}). La IID és la distància euclidiana mitjana d'un individu amb la resta del grup (Miller i Gerlai, 2012b). El CV_{IID} indica la tendència del grup a formar subgrups; com més elevat sigui el valor de la CV_{IID}, més probabilitat de que existeixin subgrups i, per tant, menys cohesió global. Per exemple, si no hi ha formació de subgrups, la distància entre els individus serà més homogènia que en el cas de formació de subgrups, ja que un individu tindrà una distància menor als individus que formen part del seu mateix subgrup i una distància major amb individus de diferent subgrup i, per tant, la variabilitat de les distàncies interindividuais augmentarà.

Polarització. Una altra característica que defineix el MCC d'un grup de peixos és la sincronia en el moviment, és a dir, la capacitat que tenen els individus de nedar polaritzats o alineats seguint la mateixa direcció (Miller i Gerlai, 2012a). La polarització es defineix com la magnitud de la mitjana del vector de moviment de cada individu del grup (Miller i Gerlai, 2012a):

$$P(t) = \left| \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n v_i(t) \right|$$

On $v_i(t)$ és el vector de moviment unitari del peix i a la unitat de temps t , el qual va des de la seva posició immediatament anterior $t - 1$ fins a la seva posició actual a la unitat t , i n és la quantitat de peixos del grup. Els valors de la polarització varien entre 0 i 1, sent 1 la màxima alineació possible entre tots els peixos i 0, un moviment on els vectors de tots els individus s'anul·len entre ells. Mitjançant el coeficient *kappa* de Cohen (1960) es comparen els valors de polarització obtinguts amb els que s'obtindrien els animals si es moguessin de manera completament uniforme i aleatòria (polarització esperada). Aquesta nova variable s'anomena polarització ajustada. Per obtenir aquesta mesura s'ha de calcular la ràtio de la diferència entre la polarització observada i la esperada amb la màxima diferència possible, i s'expressa de la següent manera:

$$k_p(t) = \frac{P(t) - E[P]}{1 - E[P]}$$

Per estimar la polarització esperada es creen n vectors de moviment aleatoris i es calcula la seva polarització; després es repeteix el mateix procediment un gran nombre de vegades (per exemple 10,000) i es calcula la mitjana de totes les polaritzacions.

Àrea. És l'espai bidimensional que ocupa el grup de peixos en la seva envolupant convexa (veure Figura 3.7), en cada unitat de temps.

Densitat del grup. Aquest és un bon indicador per saber si el grup es mou de manera compacta o no. A cada unitat de temps, la densitat es calcula dividint el nombre d'individus per l'àrea del polígon convex mínim o envolupant convexa (veure Figura 3.7). Cal destacar que la compactació no és igual a la cohesió del grup, sinó que és una mesura que ens dona informació sobre la forma i estructura del grup. Per exemple, si els individus es posen en fila, bé uns al costats dels altres o en fila índia, la densitat serà menor que si els individus es distribueixen de manera més circular

o en forma piramidal, però la distància entre individus pot ser la mateixa en els dos casos.

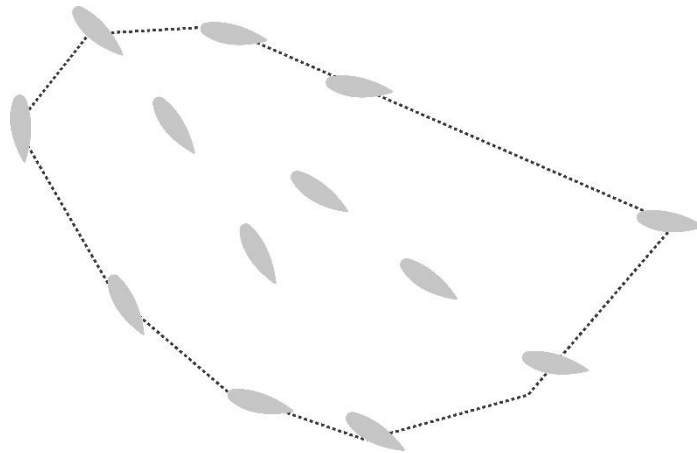


Figura 3.7. Exemple d'envolupant convexa. Les figures grises representen els peixos dintre del grup i la línia discontinua delimita l'àrea de l'envolupant convexa.

Circularitat. És una mesura definida primerament per Wadell (1935) per descriure la forma de grans de sorra. Aplicada al MCC, indica el grau en que el grup en conjunt adopta una forma circular. Es calcula amb la següent fórmula:

$$C(t) = \sqrt{\frac{4\pi A(t)}{p(t)^2}}$$

On $A(t)$ és l'àrea de l'envolupant convexa en una unitat determinada de temps i $p(t)$ és el perímetre de l'envolupant. Els valors que comprèn la circularitat varien de 0 a 1, sent 1 una forma rodona perfecta i s'aproxima a 0 conforme es va difuminant aquesta forma. Tot i que, depenent de la relació entre l'amplada i la llargada, el valor pot oscil·lar entre 0.3 i 0.8.

4 ESTUDI COMPARATIU DE L'EFECTE DE LA MIDA DEL TANC SOBRE EL MCC EN DUES ESPÈCIES DE PEIXOS

4.1 Introducció

Els animals que es mouen en grans formacions estan limitats per l'entorn i l'espai disponible. Els mecanismes d'aproximació-repulsió que mantenen el grup unit depenen en gran mesura de l'espai físic i els factors ambientals (Bode et al., 2010; Hemelrijk i Hildenbrandt, 2012). Per exemple, pollastres en captiveri tendeixen a disgregar-se i mantenir més distàncies amb els veïns (Leone et al., 2010), i allunyar-se cap als límits del recinte (Buijs et al., 2010), cap a l'exterior del grup en comptes de al centre, però dintre sempre de la seva zona d'interacció. En un estudi amb peixos zebra, Shelton et al. (2015a) van observar que les distàncies entre individus depenien en gran mesura de la quantitat d'espai disponible, de tal manera que quan més gran eren les dimensions del tanc, més es separaven els individus, la qual cosa indicava que els peixos ajustaven les seves proximitats als veïns segons la quantitat d'espai disponible.

En les espècies de peixos que naden en grup, la zona d'interacció és l'àrea en la qual un individu és capaç de captar i reaccionar a la informació social (Sumpter, 2010) i consisteix en una zona imaginària quasi circular al voltant del peix dividida en tres parts (zona de repulsió, zona d'atracció i zona d'alineació; veure Figura 4.1) (Aoki, 1982). El model d'Aoki defineix que els individus es mouen en funció de tres regles principals (Reynolds, 1987): la regla de repulsió, la regla d'atracció i la regla d'alineació. La regla de repulsió consisteix en que si un veí està posicionat molt a prop, l'individu tendirà a allunyar-se per tal d'evitar una col·lisió. La regla d'atracció, en que si els seus veïns estan molt allunyats, el peix tendirà a apropar-se per mantenir la cohesió. I la regla d'alineació, en que si els veïns es troben en una posició adequada (ni molt lluny ni molt propers), l'individu tractarà de mantenir la mateixa

direcció que ells. La mida d'aquesta zona d'interacció defineix el nombre de veïns que poden transmetre informació social a un individu (Fernández-Juricic et al., 2007).

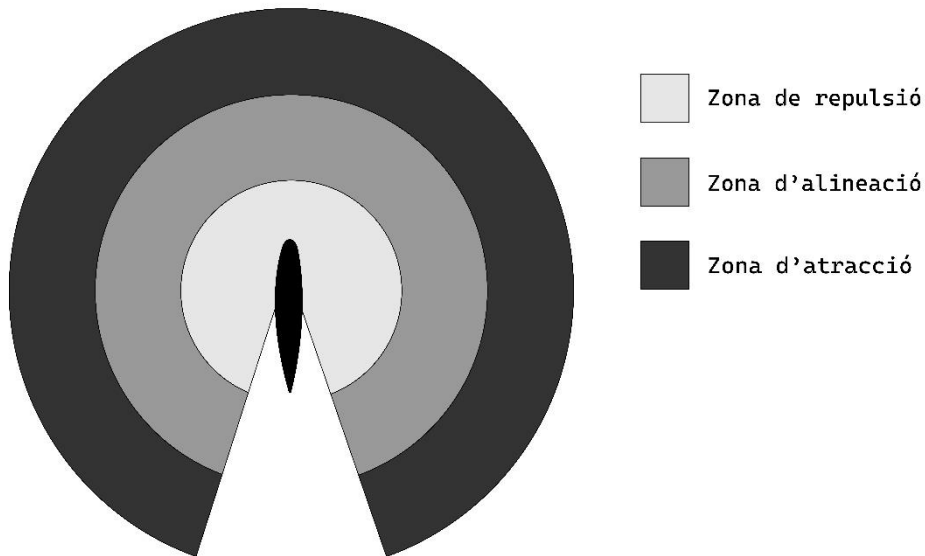


Figura 4.1. Representació gràfica del model d'Aoki (1982). A la llegenda s'indiquen les diferents zones esmentades al text. La figura central en negre representa un peix, i l'angle que es forma a la part posterior del peix (aleta caudal) correspon al punt cec on l'individu és incapaç de percebre altres individus.

Com hem comentat en l'apartat 1.2, la visió és un dels principals mecanismes (conjuntament amb la línia lateral) per al manteniment d'aquesta zona d'interacció. Els peixos depenen en gran mesura del que poden captar visualment per tal de mantenir la posició i l'alineació adequades. Per exemple, en un grup de peixos zebra, els peixos mantien unes distàncies interindividuales més grans quan eren capaços de captar un horitzó finit que quan no ho eren (Pita i Fernández-Juricic, 2019).

Se sap que canviar les condicions físiques de l'entorn dels peixos pot arribar a modificar el seu comportament col·lectiu i individual. Per exemple, els peixos zebra tendeixen a distribuir-se verticalment a l'augmentar l'altura de la columna d'aigua (Gimeno et al., 2016; Spence et al., 2006). De la mateixa manera, l'espai disponible pot arribar a influir en el comportament i la forma del MCC. Per exemple, Shelton et al. (2015b) observen que tant les dimensions de l'espai disponible com les

dimensions del propi grup poden afectar a la cohesió, però no passa el mateix amb l'orientació i la sincronització dels individus (polarització).

La variació d'algunes condicions ambientals també comporta més competició intragrup i per tant, augmenta les conductes d'agressió (Shelton et al., 2020). Per exemple, en peixos zebra la presència de vegetació provoca que els animals es dispersin i augmenten aquests tipus de conductes (Suriyampola et al., 2016), doncs la vegetació fa que es tornin més territorials i la pressió selectiva dels depredadors no és tan alta. Encara que en el cas dels peixos zebra la conducta d'agressió sembla tenir una base genètica i dependre de la personalitat de l'individu (Martins i Bhat, 2014), entesa com les diferències del comportament que hi ha entre individus d'un mateix grup (Hasenjager et al., 2020). Per exemple, poblacions amb una altra pressió selectiva de depredadors contenen individus més "atrevids" que aquelles poblacions amb baix risc de depredació (Brown et al., 2005; Chiba et al., 2007; Fraser i Gilliam, 1987), i sembla que hi ha una correlació positiva entre agressió i individus "atrevids" (Bell i Sih, 2007; Dingemanse et al., 2009; Herczeg et al., 2009).

La mida del grup també és un factor a tenir en compte, perquè els grups grans poden dedicar menys temps a la vigilància que els grups petits (d'acord amb la teoria de "many eyes" explicada en l'apartat 1.3.1) i, per tant, dedicar-li més temps al farratge (Godin et al., 1988), tot i que l'eficàcia de la mida del grup també depèn de la distància promig al veí més proper (NND). Per exemple, en un estudi amb tords, Fernández-Juricic et al. (2007), observen que en grups grans els individus que estan més allunyats uns dels altres tenen un temps de reacció menor que els que es troben més propers, degut a que l'habilitat de transmissió social disminueix amb la distància entre individus. En un altre estudi amb sardineta de quilla (*Notemigonus crysoleuca*), Davidson et al. (2021), observaren que en grups petits, els individus eren capaços de detectar el que passava en totes les direccions properes; en canvi, en grups grans, les oclusions que es produïen entre els veïns feien variar la capacitat de detecció visual dels individus segons la posició en la que es trobaven dintre del grup.

A banda de totes les raons ecològiques exposades anteriorment, l'espai disponible també pot ser un factor a tenir en compte en les poblacions de peixos que es mantenen en captivitat, per diversos motius. No hem d'oblidar que els peixos zebra són extensament utilitzats en laboratoris i que la mida dels aquaris o tancs experimentals podria influir en el seu MCC (Sbragaglia et al., 2022) i, per tant, podria alterar els resultats d'alguns experiments (sobretot dels conductuals). D'altra banda, els neons tenen un enorme potencial com a subjectes experimentals en estudis del MCC degut a que mantenen una formació de *school* molt estable, com s'ha demostrat en estudis anteriors (Gimeno et al., 2016; Quera et al., 2019);, per tant, conèixer si la mida del tanc experimental condiciona el seu comportament col·lectiu podria ser de gran ajut en futures investigacions.

En resum, l'habilitat de romandre en grups més o menys grans, més o menys coordinats, depèn de les condicions ambientals, de les característiques del grup i d'un conjunt de factors com el risc de ser depredat o la quantitat d'aliment disponible en el medi (Pitcher i Parrish, 1993).

4.2 Mètode

4.2.1 Subjectes

Es van fer servir dos grups amb diferents mides de mostra per a cadascuna de les dues espècies d'estudi: un grup de 5 individus i un grup de 10 de peix zebra adults *wild type* (*D. rerio*, mida corporal mitjana: 3 cm). De la mateixa manera, es va fer servir un grup de 5 i un altre de 10 individus de tetra neons negres adults *wild type* (*H. herbertaxelrodi*, mida corporal mitjana: 2.5 cm), en ambdós casos sense experiència experimental prèvia. Els peixos es van obtenir mitjançant un venedor local (Corallus, Gavà, Barcelona), encara que originalment van ser criats en una granja de peixos de Malàisia. Cadascun dels 4 grups descrits es van mantenir separats en quatre aquaris idèntics (40 x 43 x 30 cm) i els individus de cada grup van estar tots plegats durant tot l'experiment fins a la finalització del mateix. El

control de la qualitat de l'aigua es va realitzar cada 15 dies. Els aquaris van estar sotmesos a un cicle de llum regular de llum/foscor (12:12), la temperatura de l'aigua va ser de 25 ± 2 °C, el pH a 7.8-8, la duresa total i carbonatada va ser de 8-14^o dH. I les concentracions d'amoni i nitrats van estar pròximes a 0, sempre que els nivells de nitrat no superessin els 50 mg/L. Per mantenir aquests valors optimitzats es va realitzar el manteniment dels aquaris setmanalment realitzant canvis del 15% del volum d'aigua. Els peixos van ser alimentats *ad libitum* amb Community Formula Flakes de Ocean Nutrition™ (Ocean Nutrition Europe, Bèlgica).

4.2.2 Aparell

Per a l'experiment es va utilitzar un tanc de 100 x 93 x 40 cm (llargada/amplada/alçada), encara que la mida es va manipular segons la condició experimental concreta: tanc gran o petit. En el cas del tanc gran no es van alterar aquestes mesures, però per al tanc petit es va construir una cerca de metacrilat feta a mida, la qual cosa reduïa la superfície de l'aigua del tanc a les mides 70 x 70 x 40 cm, aproximadament la meitat de l'àrea del tanc gran. L'altura de l'aigua es va situar en 15 cm en ambdós casos. Es van fer servir sis làmpades de baixa intensitat distribuïdes al voltant del tanc per il·luminar de manera indirecta i homogènia la superfície de l'aigua. Els vídeos van ser gravats amb una càmera digital (uEye UI-1640LE®) col·locada en posició zenital just en el centre del tanc a 2.2 m d'altura. La càmera estava connectada a un ordinador (HP Z420, Intel® Xeon® E5-1620) i la senyal es recollia mitjançant el software uEye Cockpit® (IDS GmbH, 2010). Els vídeos van ser gravats a 20 fps, amb 8 nivells de gris i una resolució de 1176 x 1016 píxels per al tanc gran i una resolució de 848 x 856 per al tanc petit, de tal manera que coincidís l'àrea ocupada pels subjectes d'estudi en ambdós casos.

4.2.3 Procediment

Es van escollir a l'atzar 15 individus de peix zebra i 15 de neons de grups més grans i es van separar en 4 grups, de 5 i de 10 individus de cada espècie. El procediment es va replicar durant 10 dies, dels quals 5 van ser amb el tanc gran i els altres 5 amb

el tanc petit; l'ordre dels dies en que es va escollir una de les dues condicions anteriors va ser aleatori (veure apartat 3.2). Tots els grups van ser gravats durant els 10 dies que va durar l'experiment. Cada dia, abans de realitzar la gravació, els animals necessitaven un període d'habitució a l'aigua de tanc. D'aquesta manera, s'omplia un cubell amb aigua del tanc i aigua de l'aquari d'on procedien els peixos, a parts iguals. Després s'introduïen els peixos en el cubell durant 5 minuts i, passat aquest temps, es transferien al tanc, la temperatura del qual era de 25°C, similar a la temperatura dels aquaris. S'esperava uns altres 5 minuts per tal que els peixos s'habituessin al nou ambient. Finalment, es gravava la seva activitat durant 5 minuts. En cada cas es va realitzar una gravació d'uns pocs segons del tanc sense els peixos abans del començament de l'experiment per poder utilitzar-lo posteriorment com imatge de fons quan s'analitzessin els vídeos. Després de realitzar la gravació, els peixos es retornaven al seu aquari respectiu, al que s'afegia una mica d'aigua del tanc per facilitar la seva aclimatació. Finalment, s'afegia aigua al tanc per compensar la manca d'aigua utilitzada per omplir els aquaris.

En total, es van gravar 80 vídeos amb un total de 6 h i 40 min. Cadascun dels vídeos es va descompondre en fragments mitjançant el software VirtualDub 1.19.11 (Lee, 2013), i es van obtenir un total de 6.000 fotogrames per cada un dels vídeos. Es van escollir a l'atzar 6 paquets de 501 fotogrames consecutius per a cada fragment, que va donar lloc a 6 rèpliques de 25 s per grup i dia, obtenint un total de 60 rèpliques per grup. Després es van resoldre les oclusions utilitzant el mètode esmentat a l'apartat 3.4. A continuació, es van calcular les trajectòries de cadascun dels individus utilitzant el mètode explicat a l'apartat 3.5.

4.3 Disseny i anàlisi de dades

Es va realitzar una ANOVA factorial 2 x 2 x 2, on els factors van ser l'espècie (neons vs. zebres), la mida del grup (5 vs. 10) i la mida del tanc (gran vs. petit). Es van fer 5 rèpliques per a cada condició experimental segons la mida del tanc, és a dir, 5 rèpliques amb el tanc gran i 5 rèpliques amb el petit.

Es van utilitzar paquets de R (R Core Development Team, 2014) per calcular les variables dependents d'interès, esmentades en l'apartat 3.6; en concret, els paquets "circular" (Agostinelli i Lund, 2022) per calcular la polarització i "geometry" (Barber et al., 2014) per calcular l'envolupant convexa. Les anàlisis estadístiques es van realitzar mitjançant SPSS 27 (IBM Corp., 2020) amb proves *t* i ANOVA per contrastar les hipòtesis sobre els efectes principals i les interaccions entre les variables a partir dels efectes simples.

4.4 Resultats

Es van trobar diferències significatives en la polarització depenent de la espècie, la mida de grup i la mida del tanc. Els neons presentaven una polarització més alta que els peixos zebra ($M = .75$, $DT = .12$, i $M = .53$, $DT = .12$, respectivament); els grups amb 5 individus estaven més polaritzats que els de 10 ($M = .66$, $DT = .15$, i $M = .63$, $DT = .18$, respectivament); i hi havia més polarització quan el tanc era gran i no pas petit ($M = .67$, $DT = .16$, i $M = .61$, $DT = .17$, respectivament). L'ANOVA factorial mostra que aquestes diferències eren estadísticament significatives entre les dues espècies ($F(1, 232) = 235.59$, $p < .001$, $\eta^2 = .462$), que hi havia diferències en quant a la mida del grup ($F(1, 232) = 5.43$, $p = .021$, $\eta^2 = .011$), i segons la mida del tanc ($F(1, 232) = 18.35$, $p < .001$, $\eta^2 = .036$); a més, la interacció espècie \times mida de grup fou significativa ($F(1, 232) = 12.43$, $p < .001$, $\eta^2 = .024$) a l'igual que la interacció mida del grup \times mida del tanc ($F(1, 232) = 4.98$, $p = .027$, $\eta^2 = .01$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que en neons no hi havia diferències significatives en la polarització del grup segons nombre d'individus ($F(1, 118) = 0.59$, $p = .446$), però el grup de 5 zebres estava més polaritzat que el de 10 ($F(1, 118) = 18.04$, $p < .001$, $\eta^2 = .133$; veure Figura 4.2). I que quan el grup constava de 5 individus, la polarització era més alta en el tanc gran que en el petit ($F(1, 118) = 13.14$, $p < .001$, $\eta^2 = .1$). En canvi, aquestes diferències no foren significatives per al grup de 10 individus ($F(1, 118) = 0.86$, $p = .356$), però sembla que tenien la mateixa tendència (veure Figura 4.3).

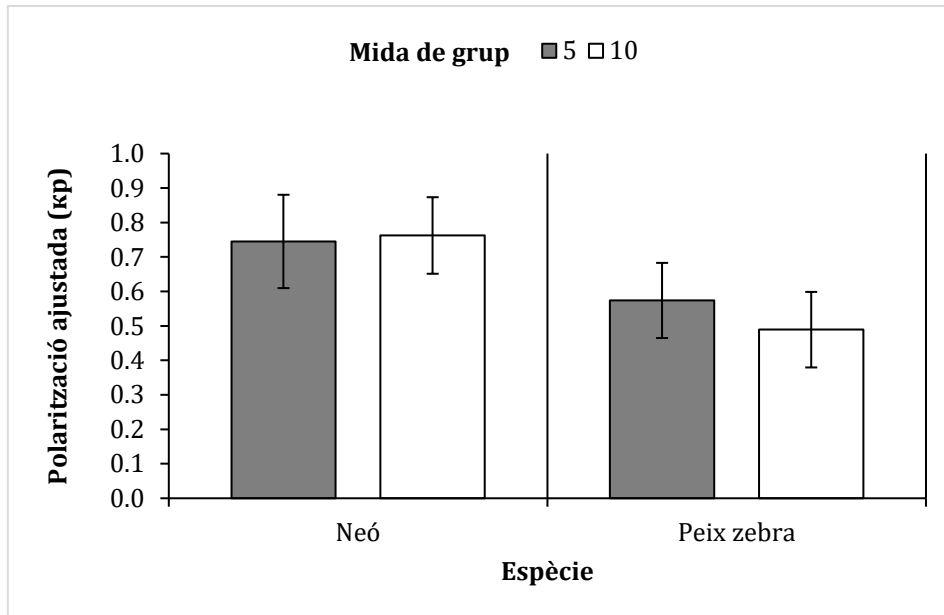


Figura 4.2. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per a un grup de 5 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 10 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

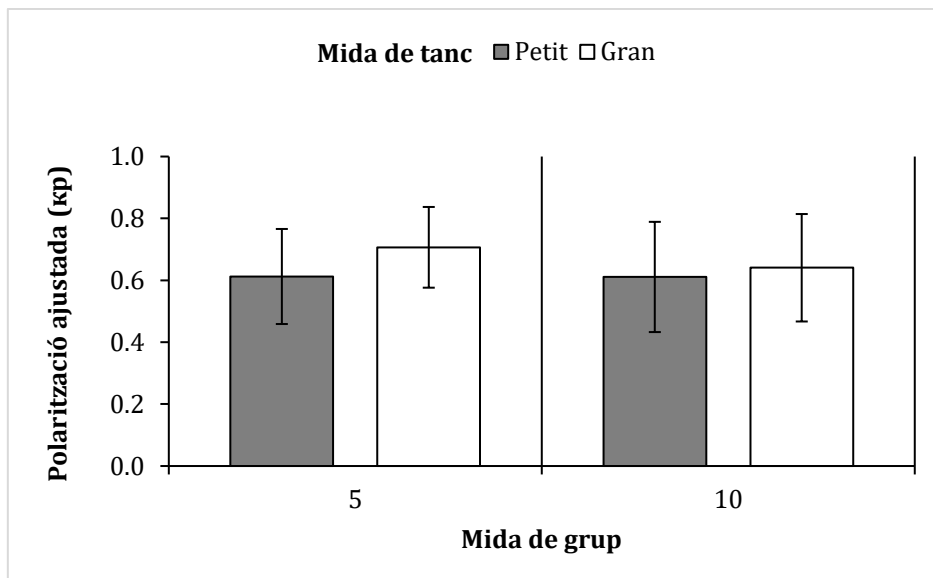


Figura 4.3. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per al tanc petit (barres de color gris fosc) i per al tanc gran (barres de color blanc), per a un grup de 5 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 10 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Respecte a les mesures de cohesió, es va trobar que les distàncies van ser menors en el cas del neons que dels peixos zebra, tant la mitjana de la NND ($M = 1.99$ cm, $DT =$

0.51 cm, i $M = 3.1$ cm, $DT = 1.97$ cm, respectivament), com la mitjana de la IID ($M = 4.4$ cm, $DT = 1.45$, i $M = 7.79$ cm, $DT = 4.46$ cm, respectivament). Una ANOVA factorial $2 \times 2 \times 2$ va indicar que les diferències entre espècies per a les variables NND i IID eren significatives ($F(1, 232) = 48.26$, $p < .001$, $\eta^2 = .129$; $F(1, 232) = 71.87$, $p < .001$, $\eta^2 = .209$, respectivament). En canvi, per a la mida de grup només es van trobar diferències significatives en la mitjana de les NND ($F(1, 232) = 47.01$, $p < .001$, $\eta^2 = .126$), i no per a la mitjana de les IID ($F(1, 232) = 3.17$, $p = .076$). La mida del tanc tampoc va afectar a la cohesió del grup ($F(1, 232) = 0.51$, $p = .477$ per a NND, i $F(1, 232) = 1.42$, $p = .235$ per a IID).

Es va observar una interacció per als factors espècie \times mida del grup en la variable NND ($F(1, 232) = 44.02$, $p < .001$, $\eta^2 = .159$). L'anàlisi dels efectes simples de la interacció va mostrar que hi havia diferències significatives en la NND dels peixos zebra ($F(1, 118) = 50.17$, $p < .001$, $\eta^2 = .298$), havent-hi més distància entre individus quan el grup era menor (veure Figura 4.4), però no es van trobar diferències entre els dos grups de neons ($F(1, 118) = 0.14$, $p = .705$).

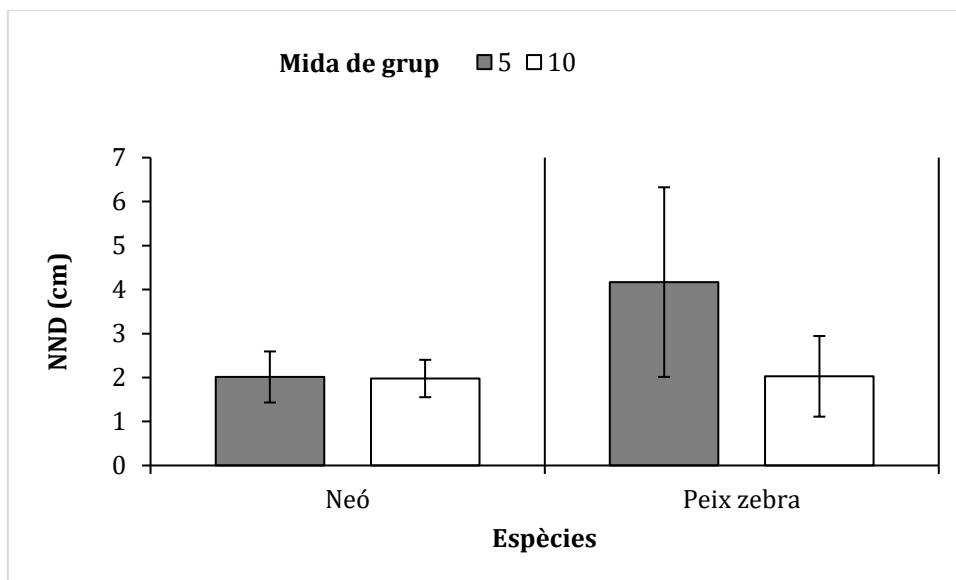


Figura 4.4. Valors de les mitjanes de la distància al veí més proper (NND) per a un grup de 5 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 10 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Però, en canvi, els efectes simples de la interacció espècie × mida del grup en les IID sí que van ser significatius tant per als neons ($F(1, 118) = 55.17, p < .001, \eta^2 = .319$), com per als peixos zebra ($F(1, 118) = 15.81, p < .001, \eta^2 = .118$). Mentre que en el cas dels zebra les IID segueixen la mateixa tendència que les NND, és a dir, les distàncies disminueixen amb un grup nombrós d'individus. en el cas del neons succeeix el contrari, les distàncies augmenten a l'augmentar la mida del grup (veure Figura 4.5).

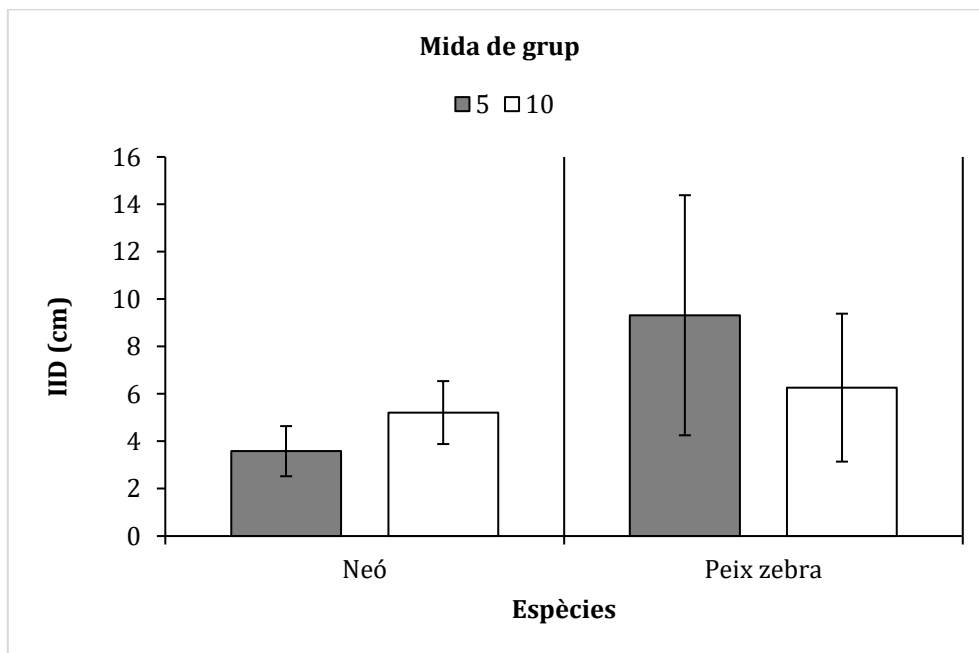


Figura 4.5. Valors de les mitjanes de les distàncies interindividuais (IID) per a un grup de 5 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 10 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per peixos zebra (panell la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Es va observar que hi havia certa tendència a que els individus se separessin amb el pas dels dies (veure Figura 4.6 per a NND i Figura 4.7 per a IID). Per saber si les distàncies entre els individus canviaven amb el pas dels dies es va realitzar una ANOVA factorial mixta 2 x 2 x 10 per a la variable NND, amb les variables espècie (neó vs. peix zebra) i mida de grup (5 vs. 10) com a variables intergrupals, i la variable dia com a variable intragrup, i una altra ANOVA de les mateixes característiques per a la variable IID. El factor mida de tanc no es va tenir en compte perquè cada dia només es feia servir una condició experimental (tanc petit o gran).

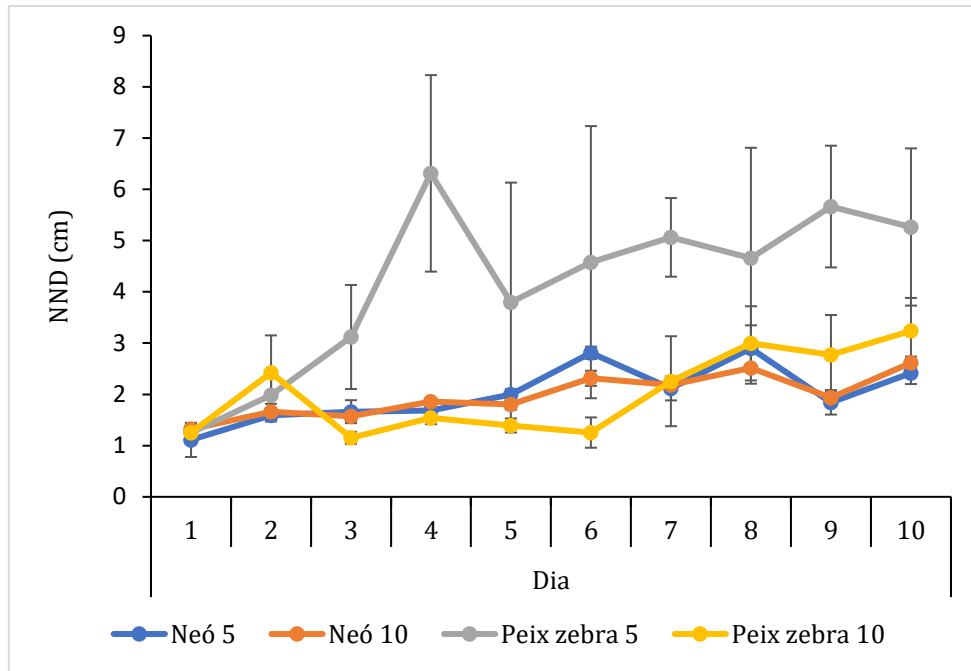


Figura 4.6. Progressió temporal de les mitjanes de la distància al veí més proper (NND) en cm durant els 10 dies que va durar l'experiment, per a un grup de 5 neons (línia de color blau), per a un grup de 10 neons (línia de color taronja), per a un grup de 5 peixos zebra (línia de color gris), i per a un grup de 10 peixos zebra (línia de color groc). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

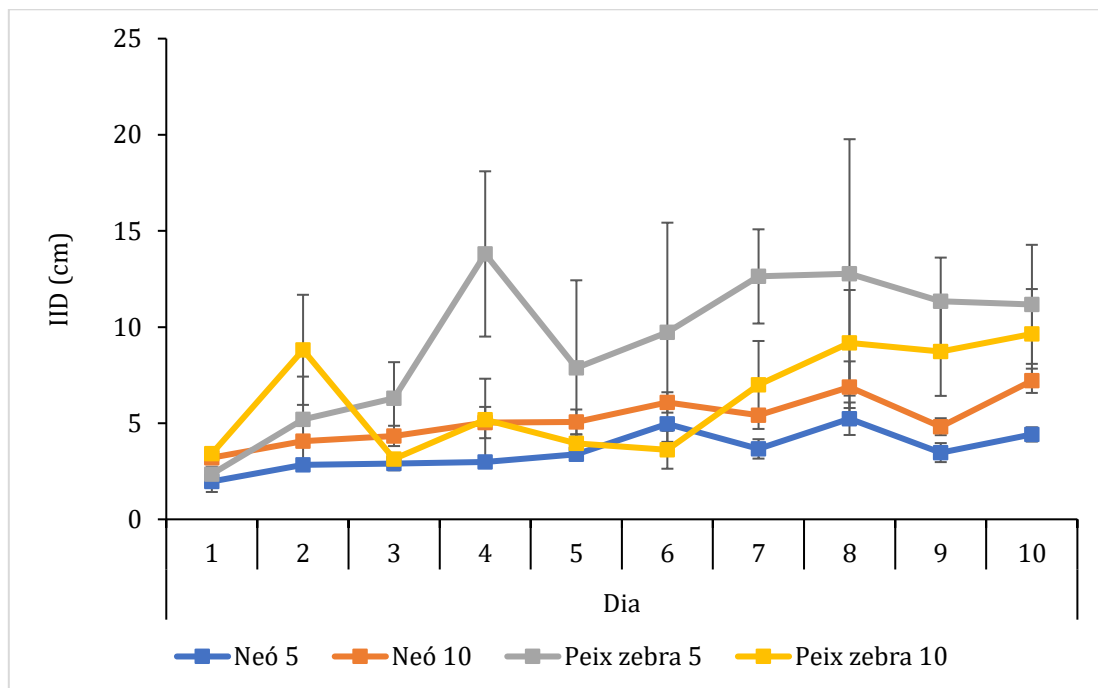


Figura 4.7. Progressió temporal de les mitjanes de les distàncies interindividuals (IID) en cm durant els 10 dies que va durar l'experiment, per a un grup de 5 neons (línia de color blau), per a un grup de 10 neons (línia de color taronja), per a un grup de 5 peixos zebra (línia de color gris), i per a un grup de 10 peixos zebra (línia de color groc). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

L'ANOVA mostra que hi ha diferències significatives entre la NND segons el dia que es van fer les mesures ($F(9, 180) = 14.69, p < .001, \eta^2 = .182$). A més, es va trobar una interacció significativa entre les variables dia \times espècie ($F(9, 180) = 4.73, p < .001, \eta^2 = .059$), entre les variables dia \times mida de grup ($F(9, 180) = 4.73, p < .001, \eta^2 = .058$), i entre les variables dia \times espècie \times mida de grup ($F(9, 180) = 4.27, p < .001, \eta^2 = .053$).

També es van trobar diferències estadísticament significatives en la IID dels diferents dies d'experimentació ($F(9, 180) = 15.64, p < .001, \eta^2 = .204$). A més, es va trobar una interacció significativa entre les variables dia \times espècie ($F(9, 180) = 5.43, p < .001, \eta^2 = .071$), entre les variables dia \times mida de grup ($F(9, 180) = 3.57, p < .001, \eta^2 = .047$), i entre les variables dia \times espècie \times mida de grup ($F(9, 180) = 4.06, p < .001, \eta^2 = .053$).

Si s'observen les Figures 4.6 i 4.7, es veu clarament com durant els primers dies i per als 4 grups les distàncies entre individus són baixes i similars i al llarg dels dies aquests valors augmenten al temps que ho fan les diferències entre els distints grups.

Un cop vist que les distàncies entre individus varien amb el pas dels dies, es va realitzar una ANOVA factorial $2 \times 2 \times 2$ amb les dades dels 5 primers dies. En aquest cas sí que hi havia diferències significatives a la NND entre les dues mides del tanc ($F(1, 112) = 15.35, p < .001, \eta^2 = .084$), i també interacció significativa espècie \times mida del tanc ($F(1, 112) = 4.7, p = .032, \eta^2 = .026$). L'anàlisi dels efectes simples de les interaccions (Figura 4.8) indica que hi havia diferències significatives entre les NND de les dues espècies quan es trobaven al tanc gran ($F(1, 70) = 10.54, p = .002, \eta^2 = .131$), però no quan el tanc era petit ($F(1, 46) = 1.78, p = .189$).

Utilitzant només les dades dels 5 primers dies, també hi havia diferència significativa en les IID segons la mida del tanc ($F(1, 112) = 23.48, p < .001, \eta^2 = .128$), encara que no segons la mida grupal ($F(1, 112) = 0.321; p = .572$). També es van trobar diferències significatives en la interacció espècie \times mida del tanc ($F(1, 112) = 9.79, p = .002, \eta^2 = .053$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que hi havia

diferències significatives entre les dues espècies quan el tanc era gran ($F(1, 70) = 22.63, p < .001, \eta^2 = .244$; veure Figura 4.9), però no hi havia diferències entre les espècies quan el tanc era petit ($F(1, 46) = 2.85, p = .098$).

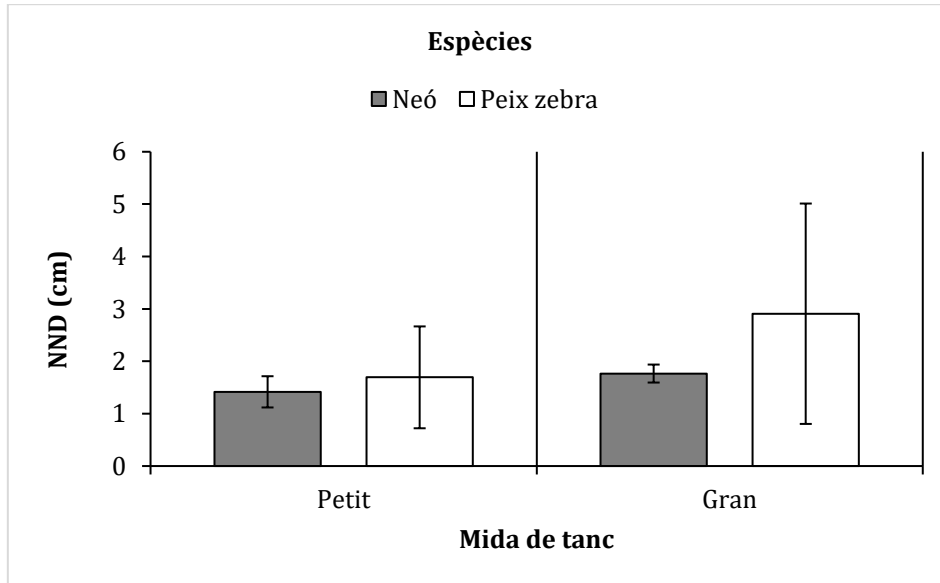


Figura 4.8. Valors de les mitjanes de les distàncies al veí més proper (NND) dels 5 primers dies d'experimentació, per als grups de neons (barres de color gris fosc) i per als grups de peix zebra (barres de color blanc), per al tanc petit (panell de l'esquerra) i per al tanc gran (panell la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

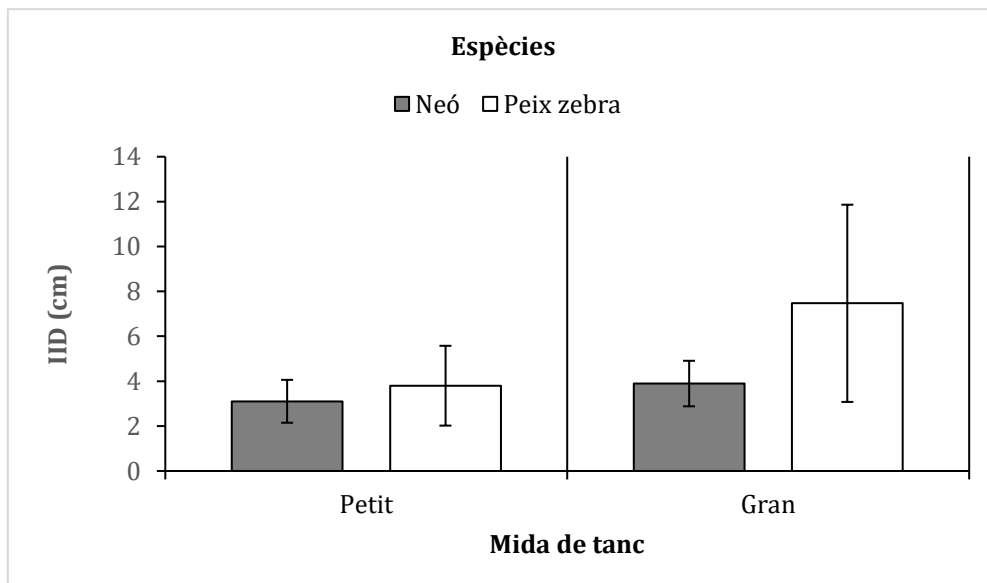


Figura 4.9. Valors de les mitjanes de les distàncies interindividuals (IID) dels 5 primers dies per als grups de neons (barres de color gris fosc) i per als grups de peix zebra (barres de color blanc), per al tanc petit (panell de l'esquerra) i per al tanc gran (panell la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Seguidament, es va calcular el CV_{ID} per a les dues espècies (en aquest cas, férem servir els resultats del volum total de dades), sent més gran en els peixos zebra ($M = .3$, $DT = .15$) que en els neons ($M = .11$, $DT = .06$). La prova t de Welch per a variàncies diferents indica que existeix una diferència significativa entre espècies $t(24.57) = -5.32$, $p < .001$ (veure Figura 4.10).

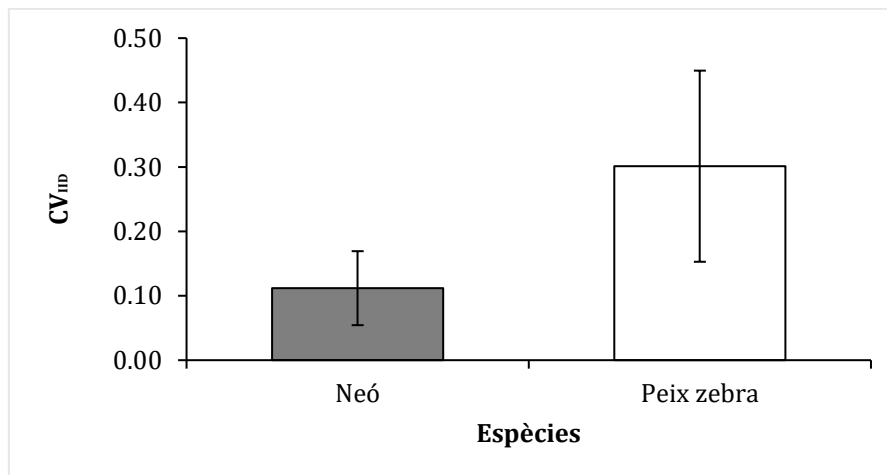


Figura 4.10. Valors mitjans del coeficient de variació de les distàncies interindividuales (CV_{ID}), per a neons (barra de color gris fosc) i per a peixos zebra (barra de color blanc). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

A partir d'aquí, passarem a analitzar les variables que ens donen informació sobre la forma i estructura del grup. Per analitzar aquestes variables es va utilitzar el conjunt global de dades, és a dir, les dades recollides durant els 10 dies d'experimentació.

Referent a la densitat grupal, amb una ANOVA factorial amb l'espècie, la mida de grup i la mida de tanc com a factors principals no es va trobar diferència significativa entre les dues espècies ($F(1, 232) = 2.79$, $p = .096$), però en canvi sí entre les mides de grup ($F(1, 232) = 21.44$, $p < .001$, $\eta^2 = .076$) i entre les mides del tanc ($F(1, 232) = 4.42$, $p = .037$, $\eta^2 = .016$). Es va trobar també una interacció significativa espècie \times mida del grup ($F(1, 232) = 13.97$, $p < .001$, $\eta^2 = .05$). Analitzant els efectes simples d'aquesta interacció es va veure que en el cas dels neons la densitat era més alta quan menys individus hi havia en el grup ($F(1, 118) = 28.34$, $p < .001$, $\eta^2 = .194$; veure Figura 4.11); en canvi, no es van trobar diferències en la densitat del grup dels peixos zebra segons mida de grup ($F(1, 118) = 0.48$, $p = .489$).

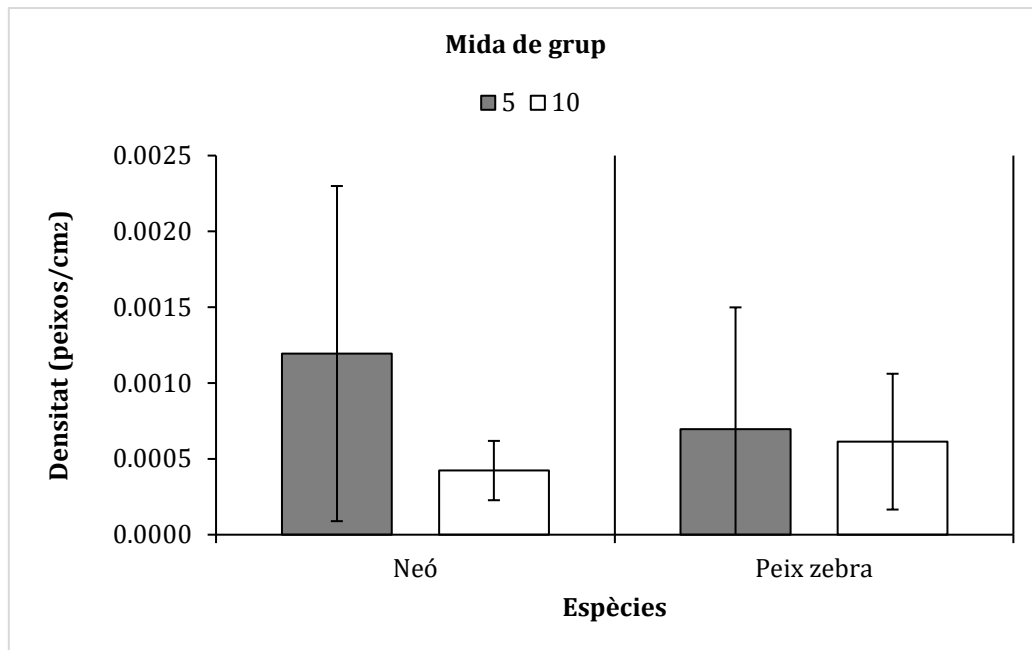


Figura 4.11. Valors mitjans de la densitat per a un grup de 5 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 10 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

De mitjana, els neons tenen una circularitat més elevada que els zebra ($M = .77$, $DT = .06$, i $M = .69$, $DT = .08$, respectivament). Amb una ANOVA factorial amb els valors de circularitat com a variable dependent i la espècie, mida del grup i mida del tanc com a independents, es van observar diferències significatives entre les dues espècies ($F(1, 232) = 143.92$, $p < .001$, $\eta^2 = .239$), entre les diferents mides de grup ($F(1, 232) = 202.24$, $p < .001$, $\eta^2 = .335$) i entre les dues mides de tanc ($F(1, 232) = 12.14$, $p < .001$, $\eta^2 = .02$). A més, es va observar una interacció espècie \times mida del tanc ($F(1, 232) = 9.35$, $p = .002$, $\eta^2 = .015$). L'anàlisi dels efectes simples d'aquesta interacció va mostrar que hi havia menys circularitat en els peixos zebra quan el tanc era gran ($F(1, 118) = 8.99$, $p = .003$, $\eta^2 = .071$; veure Figura 4.12), però no hi havia diferències significatives en la circularitat dels neons segons mida de tanc ($F(1, 118) = 0.07$, $p = .793$).

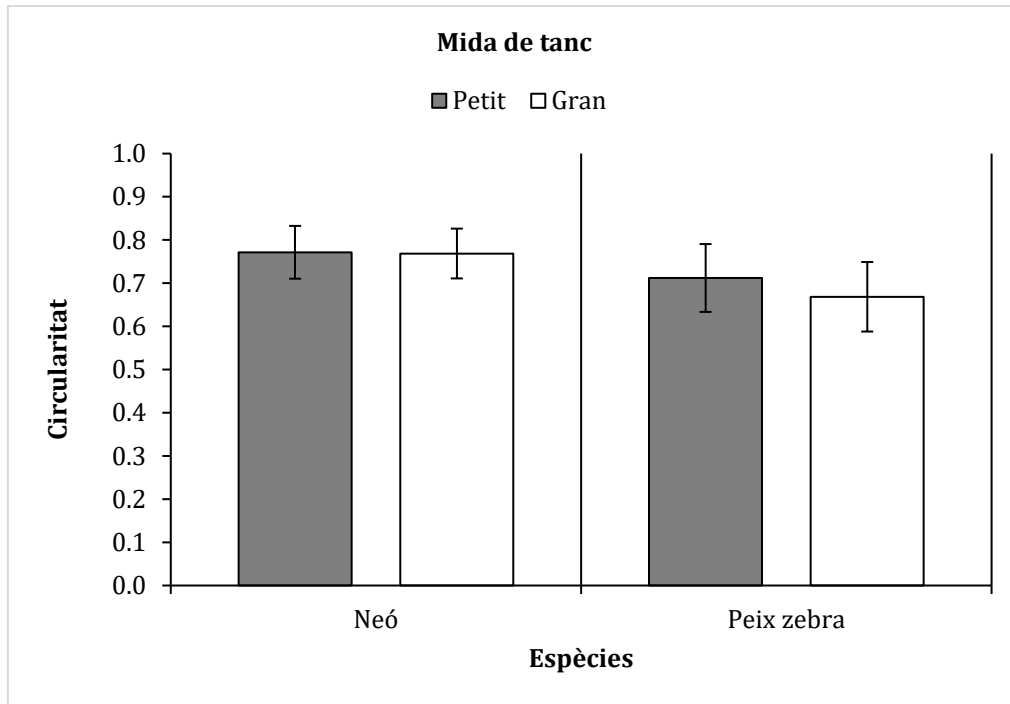


Figura 4.12. Valors mitjans de la circularitat per al tanc petit (barres de color gris fosc) i per al tanc gran (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

5 ESTUDI COMPARATIU DE L'EFECTE DE LA INTENSITAT LUMÍNICA SOBRE EL MCC EN DUES ESPÈCIES DE PEIXOS

5.1 Introducció

La gran majoria d'éssers vius es regeixen per un rellotge biològic que regula alguns processos endògens, que poden ser canvis físics o conductuals, que anomenem ritmes circadianis, des dels bacteris més primitius fins als humans (Bhadra et al., 2017). Els ritmes circadianis estan condicionats per una sèrie d'estímuls o paràmetres de caràcter exogen que anomenarem *zeitgeber* (Aschoff, 1960). Els *zeitgeber* són variables externes que se sincronitzen amb el rellotge intern dels organismes i produeixen una sèrie de canvis a nivell molecular que fan que es mantingui l'estabilitat entre les hores reals diàries i el rellotge intern. Podríem dir que el *zeitgeber* principal i que afecta gairebé a tots els éssers vius és la llum. Es troben molts exemples en la literatura, per exemple en la regulació dels processos de fotosíntesi en cianobacteris (Yen et al., 2004), en l'obertura de la flor en hores de llum i el tancament dels pètals durant la nit en algunes espècies de plantes (McClung, 2006), en la regulació de les feromones en insectes (Bloch et al., 2013) i dels cicles de son-vigília dels mamífers (Reppert i Weaver, 2002), entre d'altres. També s'ha observat que els ritmes circadianis podrien estar relacionats amb el MCC dels peixos (Godin, 1981; Kavaliers, 1980; Krylov et al., 2021; Kujur et al., 2021; Paciorek i McRobert, 2013).

La intensitat lumínica està estretament relacionada amb els cicles diürns que es produeixen en la naturalesa en la conducta dels bancs de peixos. Per exemple, durant el crepuscle i la matinada, els depredadors augmenten el pic de depredació i això provoca que els bancs de peixos es mantinguin units com a estratègia de supervivència. Tanmateix, l'avantatge visual que els ofereix les hores de llum solar disminueix considerablement al no ser capaços de percebre visualment a la resta del

grup, i per tant, no poden mantenir la cohesió i el temps de reacció davant un perill augmenta (Pitcher i Parrish, 1993). Si a aquest fet li sumem que els depredadors solen tenir altres sistemes perceptius més desenvolupats com l'olfacte i/o la línia lateral (Gerking, 1994), que els permet detectar a les seves preses sense estímul visual, ens trobem que aquesta estratègia deixa de ser efectiva durant la nit i per tant, es més probable que els individus dels grups se separin, provocant la disgregació del banc de peixos durant la caiguda de la nit (Pavlov i Kasumyan, 2000).

Aquesta pèrdua de la capacitat visual dels peixos que produeix la disminució de la llum solar dificulta el reconeixement dels membres del grup entre sí (Miyazaki et al., 2000), la qual cosa pot provocar la dispersió del banc. Per exemple, en un grups de cavalles (*Scomber scombrus*) que es mantienien en *school* obligatori, Glass et al. (1986) havien demostrat que en intensitats lumíniques per davall de 10^{-5} lx els individus eren incapaços de mantenir-se en grups; això s'explicava perquè, en aquesta espècie en concret, la visió era l'únic mecanisme que jugava un paper important en el rol del MCC, i cap altre òrgan sensorial prenia el lloc en absència de la visió.

Altres estudis que s'han fet amb relació a la intensitat lumínica i l'efecte que provoca en el MCC dels peixos suggereixen també que els grups es mantenen quan hi ha les condicions òptimes de llum i que durant el període de foscor, tendeixen a disgregar-se (Paciorek i McRobert, 2013). Això es podria explicar perquè el manteniment del grup depèn en gran mesura de la capacitat per detectar visualment als altres individus (Pavlov i Kasumyan, 2000), i també pel pic de depredació que es produeix durant la nit, ja que llavors els depredadors són més difícils de detectar per les seves preses (McKaye et al., 1979). En un estudi amb peixos zebra, Paciorek i McRobert (2012) van observar que en grups que tenien 12 hores llum i 12 hores d'obscuritat hi havia diferències significatives en les mesures del MCC i, en canvi, en els grups que es mantienien o bé durant les 24 hores en la foscor o bé durant les 24 hores amb llum, no observaren diferències significatives en aquestes mateixes variables, sent el moment on el grup es mostrava més cohesionat les 20h del vespre, i quan estaven més separats, les 00h de la nit. Aquestes dades suggereixen que els peixos zebra, considerats fins al moment peixos diürns, mostrarien certa activitat crepuscular, el

que els conferiria certa protecció davant de potencials depredadors en condicions de baixa lluminositat. No obstant, en un estudi posterior aquells autors es contradiuen, i observen que el grup és manté més temps unit a les 08h del matí. En aquest cas, tots el individus van estar exposats a un cicle de 12:12 i s'anava modificant la intensitat lumínica en 4 franges horàries distintes (a les 08:00h, 12:00h, 20:00h i 00:00h) fins completar un cicle de 72h (Paciorek i McRobert, 2013). Llavors, no es pot afirmar que el MCC depèn completament d'un ritme circadiari, perquè s'haurien d'estudiar els marcadors genètics que s'expressen a certes hores del dia, però sí conclouen que el grup es comporta de manera distinta segons intensitats de llum diferents, perquè es van observar diferències significatives en les mesures de cohesió entre les diferents franges horàries. Aquests autors també van observar que el banc de peixos no es disgregava completament quan hi havia menys llum, el que suggereix que els bancs de peixos zebra podrien mantenir cert nivell d'agregació durant les hores nocturnes, per tal de reconèixer visualment als altres individus en aparèixer les primeres hores de sol, però mantenint el grup més dispers quan no hi havia llum.

D'altra banda, Kujur et al. (2021), observen que els nivells d'intensitat lumínica afecten al ritme circadiari de l'activitat locomotora d'un grup de bagres (*Heteropneustes fossilis*), però no pas la mida del grup.

També s'han realitzat altres estudis sobre les preferències dels peixos zebra per ambients lluminosos o foscos, i dos estudis principals es contradiuen. D'una banda, segons Gerlai et al. (2000), els zebra prefereixen els tancs amb més llum, mentre que, segons Serra et al. (1999), prefereixen ambients més foscos. Per tal de clarificar aquestes contradiccions, Stephenson et al. (2011), van realitzar un experiment sobre el temps que passaven els peixos zebra en un tanc que tenia un part il·luminada i una part fosca, amb diferents parets de tanc, una clara i una fosca. Al final, van concloure que les discordances entre aquests dos estudis previs es devien segurament a que el tipus de metodologia emprat fou diferent, i que la preferència entre un ambient o altre no estava del tot clara, ja que depenia en gran mesura del color de les parets del tanc. Sembla que els peixos preferien aquelles parets que

tenien més contrast entre la quantitat de llum i el color de la paret del tanc, perquè la visió dels peixos trigava menys en adaptar-se.

En aquest estudi, es pretén esbrinar si la intensitat lumínica té un efecte directe en el MCC dels peixos, i si hi ha variacions segons l'espècie i la mida del grup.

5.2 Mètode

5.2.1 Subjectes

Es van fer servir dos grups amb mides de grup diferents per a cadascuna de les espècies d'estudi: un grup de 4 individus i un altre de 12 de peixos zebra adults *wild type* (*D. rerio*, mida corporal mitjana: 3 cm), i un grup de 4 i un altre de 12 de tetra neons negres adults, també *wild type* (*H. herbertaxelrodi*, mida corporal mitjana: 2.5 cm). Per a cada condició experimental s'escollien aleatòriament els individus d'un aquari d'establació de mida 40 x 43 x 30 cm; d'aquesta manera intentàrem evitar l'habitució a la condició experimental si fèiem servir el mateix grup durant tot l'experiment, tal i com creiem que va passar a l'experiment de l'efecte de la mida del tanc. La procedència, les condicions d'establació, la nutrició i les propietats de l'aigua, foren les mateixes que a l'experiment anterior (veure apartat 4.2.1).

5.2.2 Aparell

Per a l'experiment es va utilitzar un tanc quadrat que mesurava 100 x 93 x 40 cm (llargada/amplada/alçada). Per il·luminar el tanc es van col·locar 3 làmpades que havien d'il·luminar la superfície del tanc de manera indirecta i homogènia, cadascuna d'elles subjecta a un trípode a cadascun dels costats del tanc, mentre que el costat restant quedava recolzat a la paret de la sala (veure Figura 5.1). La intensitat lumínica es va mesurar en lux (lx) mitjançant un luxímetre manual *Sekonic Handy Lumi* (Sekonic Ltd). Segons la condició ambiental necessària il·luminàrem el tanc de la següent manera:

- Intensitat baixa (IB): no s'il·luminava el tanc amb cap làmpada, l'única llum que quedava restant era la llum residual dels aquaris d'establació, distants aproximadament 1 m del tanc d'experimentació. No es pot considerar que aquesta condició fos obscuritat absoluta perquè llavors la càmera no hagués sigut capaç de gravar cap imatge. Tot i així, el luxímetre va marcar 0 lxs en totes les zones del tanc que es van mesurar.
- Intensitat moderada (IM): s'il·luminava amb una única làmpada de les tres que hi havia col·locades. Per tal d'evitar ombres i reflexos en l'aigua, no es va fer amb la llum central, tot i que semblava el més lògic, sinó que es va fer amb la làmpada que quedava més a la dreta de la Figura 5.1. El rang d'intensitat lumínica que vam aconseguir aquí fou de 20-40 lxs.
- Intensitat alta (IA): s'il·luminava el tanc amb les 3 làmpades per tal d'aconseguir el màxim rang d'intensitat, que fou entre 100-140 lxs.

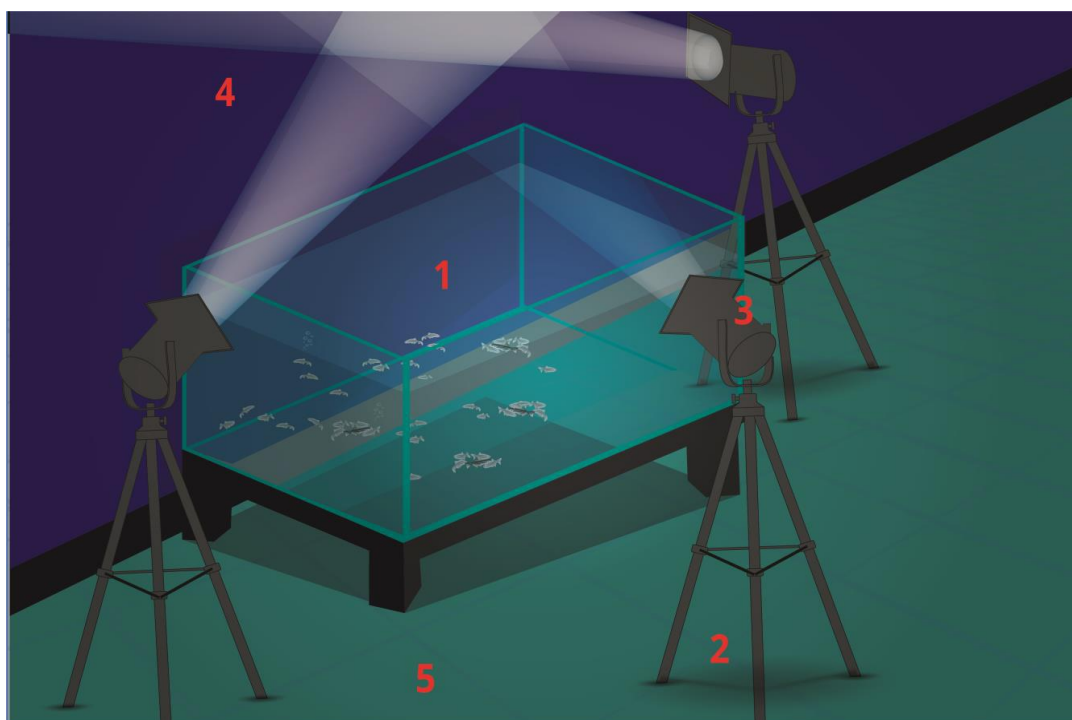


Figura 5.1. Disposició dels diferents elements del disseny experimental. **1.** Tanc d'experimentació. **2.** Trípode. **3.** Làmpada. **4.** Paret de la sala. **5.** Terra.

L'altura de la columna d'aigua es va situar en 15 cm. Els vídeos van ser gravats en les mateixes condicions que a l'experiment anterior i la resolució dels vídeos fou la mateixa que amb el tanc gran d'aquell experiment (veure apartat 4.2.2).

5.2.3 Procediment

Abans de començar l'experiment principal es va realitzar un experiment pilot per tal de saber si les condicions de lluminositat que s'havien plantejat podrien produir realment efectes visibles en el moviment dels peixos. En primer lloc, es va realitzar un experiment amb els tetra neó negres degut a que amb aquesta espècie és més ràpid en general processar els vídeos i realitzar l'anàlisi de les trajectòries que amb els peixos zebra. En total es van escollir 3 grups de 4 individus a l'atzar. Els integrants d'un mateix grup havien de ser, en qualsevol cas, del mateix aquari d'establació. Cada grup va ser exposat als tres tractaments diferents (intensitat de llum baixa, alta i moderada). Es van gravar vídeos d'1 minut i 15 segons per a cada una de les proves. En total, van ser 11 minuts i 15 segons de gravacions. Després es van processar les imatges tal i com s'especifica a l'apartat 3.3 i es van calcular les variables distància al veí més proper (NND), distàncies interindividuals (IID) i polarització. No obstant, després d'analitzar els resultats, no es van trobar diferències estadísticament significatives degudes a les diferents intensitats lumíniques.

Abans de descartar o replantejar l'estudi, es va optar per repetir el mateix experiment pilot, però aquesta vegada amb els peixos zebra perquè, tal i com apuntaven les nostres hipòtesis, aquesta espècie tindria una major variabilitat en les mesures del MCC quan es modifiquessin les condicions ambientals. En aquest cas, es va augmentar el temps de cadascuna de les gravacions, obtenint un total de 15 minuts. Aquesta vegada sí que es van obtenir diferències significatives en la polarització, però no es van trobar diferències en les mesures de cohesió. D'altra banda, i després de la realització de l'experiment pilot, es va decidir prescindir del tractament de la intensitat de llum moderada ja que no es van veure diferències significatives entre aquesta condició i la d'intensitat de llum alta, i es va considerar convenient focalitzar-nos entre els contrastos més alts de les dues condicions

lumíniques principals. Llavors, aquestes dades ens avalaren per seguir endavant amb l'experiment proposat.

Es van escollir a l'atzar 16 individus de peix zebra i 16 de neons, aproximadament el 20% de peixos que hi havia establats, i es van separar en 4 grups, de 4 i de 12 individus per a cadascuna de les espècies. Aquests individus s'escollien cada dia aleatòriament des d'un mateix aquari d'establació. En total, hi havia 8 aquaris d'establació (4 de peixos zebra i 4 de neons) i en cada aquari hi havia un total de 20-25 peixos. El procediment es va replicar durant 10 dies, 5 setmanes consecutives en dies alterns, cada dimarts i dijous entre els mesos de novembre i desembre de 2019, dels quals 5 dies van ser amb intensitat lumínica alta (IA) i els altres 5 amb intensitat lumínica baixa (IB); l'ordre dels dies en que es va escollir una de les dues condicions anteriors va ser aleatori (veure apartat 3.2). Tots els grups van ser gravats durant els 10 dies. Cada dia, abans de realitzar l'experiment, per tal de que els animals poguessin aclimatar-se al nou entorn del tanc experimental, s'omplia un cubell amb aigua del tanc i aigua dels aquaris a parts iguals. Després s'introduïen els peixos al cubell durant 5 minuts i, passat aquest temps, es transferien al tanc. S'esperava uns altres 5 minuts per a que els peixos s'habituessin al nou ambient. Finalment, es gravava la seva activitat durant 5 minuts. En cada cas es va realitzar una gravació d'uns pocs segons del tanc sense els peixos abans del començament de l'experiment per poder utilitzar-lo posteriorment com imatge de fons quan s'analitzessin els vídeos. Després de realitzar les gravacions, els peixos es retornaven al seu aquari respectiu, al que s'afegia una mica d'aigua del tanc per tal de millorar la seva aclimatació. Finalment, s'afegia aigua al tanc per compensar la manca d'aigua utilitzada per omplir els aquaris.

En total, es van gravar 40 vídeos amb un total de 3 h i 20 min. Cadascun dels vídeos es va descompondre en fragments mitjançant el software VirtualDub 1.19.11 (Lee, 2013), i es van obtenir un total de 6.000 fotogrames per vídeo. Es van escollir a l'atzar 6 paquets de 501 fotogrames consecutius de cada fragment, que va donar lloc a 6 rèpliques de 25s per grup i dia, obtenint un total de 60 rèpliques per grup. Després es van resoldre les oclusions utilitzat el mètode esmentat a l'apartat 3.4. A

continuació, es van calcular les trajectòries de cadascun dels individus utilitzant el mètode explicat a l'apartat 3.5.

5.3 Disseny i anàlisi de dades

Es va realitzar una ANOVA factorial de 2 x 2 x 2, on els factors van ser espècie (neons vs. zebres), mida del grup (4 vs. 12) i intensitat lumínica (IA vs. IB).

Es van fer servir els paquets de R (R Core Development Team, 2014) per calcular les variables d'interès, esmentades en l'apartat 3.6 anterior, amb els paquets "circular" (Agostinelli i Lund, 2022), per calcular la polarització, i "geometry" (Barber et al., 2014), per calcular l'envolupant convexa. Les anàlisis estadístiques es van realitzar mitjançant SPSS 27 (IBM Corp., 2020) amb ANOVA per avaluar les hipòtesis principals, i les interaccions entre les variables a partir dels efectes simples.

5.4 Resultats

Es van trobar diferències significatives en la polarització dels peixos depenent de l'espècie, mida de grup i intensitat lumínica. Els neons presentaven una polarització més alta que els peixos zebra ($M = .69$, $DT = .17$, i $M = .55$, $DT = .14$, respectivament); els grups amb 4 individus estaven més polaritzats que els de 12 ($M = .65$, $DT = .14$, i $M = .59$, $DT = .19$, respectivament), i hi havia més polarització quan la intensitat lumínica era baixa i no alta ($M = .66$, $DT = .15$, i $M = .59$, $DT = .18$, respectivament). L'ANOVA factorial mostra que aquestes diferències eren estadísticament significatives entre les dues espècies ($F(1, 232) = 52.15$, $p < .001$, $\eta^2 = .159$), que hi havia diferències en quant a la mida del grup ($F(1, 232) = 8.27$, $p = .004$, $\eta^2 = .025$), i segons la intensitat lumínica ($F(1, 232) = 13.95$, $p < .001$, $\eta^2 = .043$); a més la interacció espècie × mida de grup fou significativa ($F(1, 232) = 10.02$, $p < .002$, $\eta^2 = .031$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que els peixos zebra disminuïen considerablement la polarització en augmentar la mida del grup ($F(1, 118) = 16.73$,

$p < .001$, $\eta^2 = .161$). En canvi, aquestes diferències no foren significatives per a neons, que van mantenir constant el nivell de polarització ($F(1, 118) = 0.03$, $p = .861$), però sembla que tenien la mateixa tendència (veure Figura 5.2). També es van trobar diferències significatives a la interacció mida de grup \times intensitat lumínica ($F(1, 232) = 9.37$, $p = .002$, $\eta^2 = .029$). L'anàlisi dels efectes simples (veure Figura 5.2) va mostrar que quan el grup estava format per 12 individus, la polarització augmentava amb intensitat lumínica baixa ($F(1, 118) = 15$, $p < .001$, $\eta^2 = .113$). En canvi, quan el grup estava format per 4 individus la polarització es mantenia constant independentment de la intensitat lumínica ($F(1, 118) = 0.23$, $p = .629$).

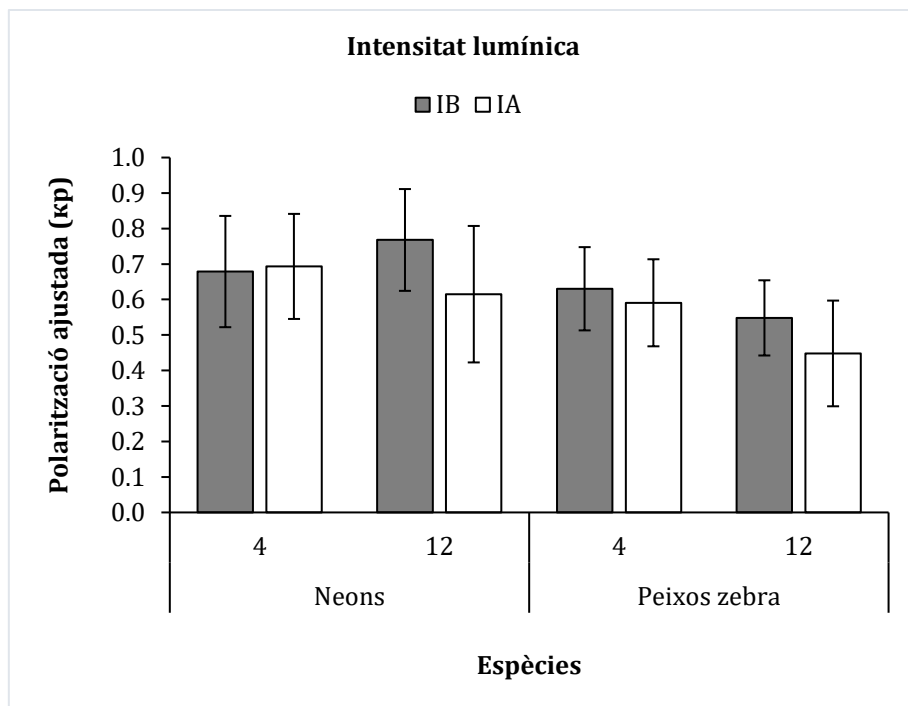


Figura 5.2. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per a grups de 4 i 12 individus amb intensitat lumínica baixa (barres de color gris fosc) i intensitat lumínica alta (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Respecte a les mesures de cohesió, es va trobar que la mitjana de les distàncies al veí més proper (NND) era més baixa en el cas dels neons que dels zebra ($M = 2.21$ cm, $DT = 1.83$ cm; i $M = 3.66$ cm, $DT = 1.15$, respectivament), de la mateixa manera que passava amb les distàncies interindividuais ($M = 4.6$ cm, $DT = 3.37$ cm; i $M = 8.93$ cm, $DT = 4.86$ cm, respectivament). Una ANOVA factorial $2 \times 2 \times 2$ va indicar que les diferències entre espècies per a les NND i les IID eren significatives ($F(1, 232) =$

31.69, $p < .001$, $\eta^2 = .101$; $F(1, 232) = 65.35$, $p < .001$, $\eta^2 = .213$, respectivament). En canvi, per a la mida de grup només es van trobar diferències significatives en les NND ($F(1, 232) = 46.68$, $p < .001$, $\eta^2 = .148$), i no en les IID ($F(1, 232) = 0.76$, $p = .386$). La intensitat lumínica tampoc va afectar a la cohesió del grup ($F(1, 232) = 0.41$, $p = .525$, per a NND; i $F(1, 232) = 1.76$, $p = .186$, per a IID). Tampoc es va trobar cap interacció significativa entre els factors. A la Figura 5.3 es poden observar les diferències entre les NND de les dues espècies segons mides de grup, mentre que a la Figura 5.4 hi ha una comparativa de les IID entre espècies.

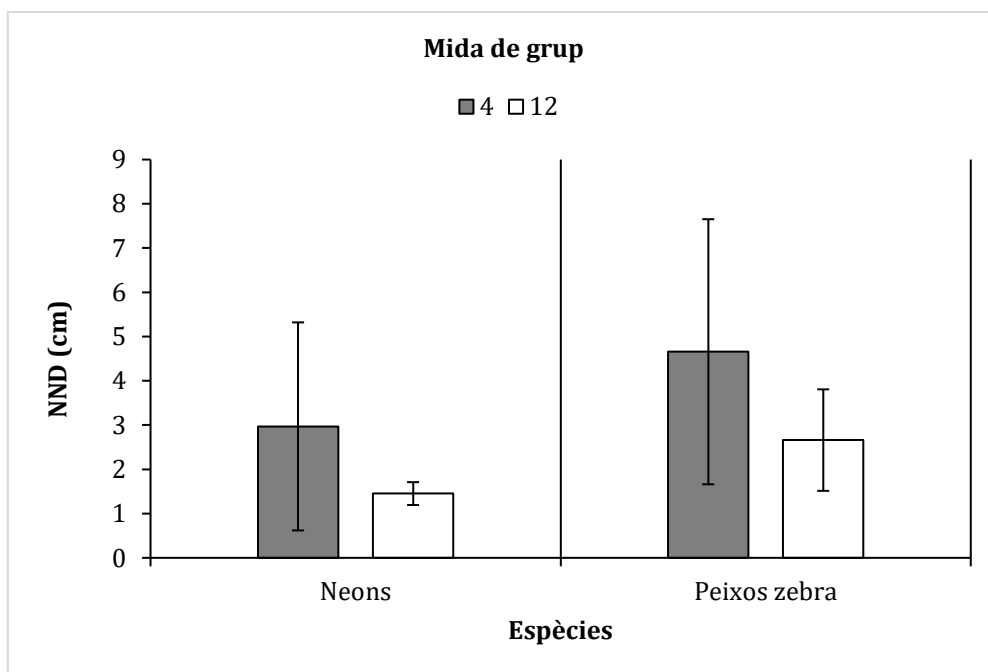


Figura 5.3. Valors de les mitjanes de la distància al veí més proper (NND) per a un grup de 4 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 12 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

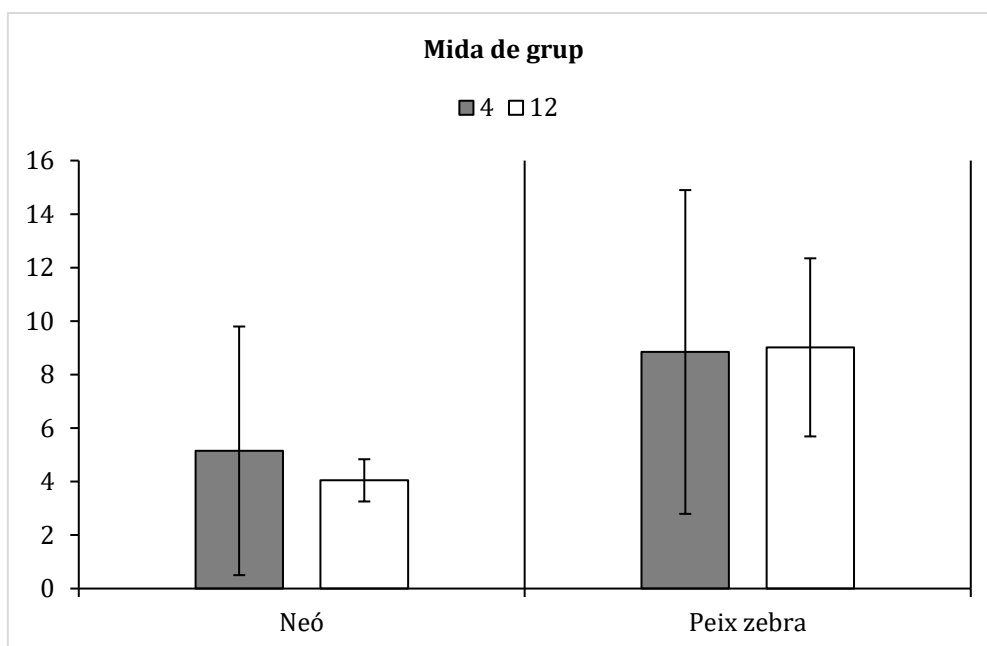


Figura 5.4. Valors mitjans de les distàncies interindividuals (IID) per a un grup de 4 individus (barres de color gris fosc) i per a un grup de 12 individus (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra), i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

En quant a l'àrea total ocupada pels individus, es va realitzar una altra ANOVA factorial 2 x 2 x 2 i es va trobar que hi havia diferències significatives tant entre espècies ($F(1, 232) = 115.97, p < .001, \eta^2 = .224$) com entre mida del grup ($F(1, 232) = 83.77, p < .001, \eta^2 = .162$) i com entre diferents intensitats lumíniques ($F(1, 232) = 6.97, p = .009, \eta^2 = .013$). A més, es van trobar interaccions significatives entre espècie x mida del grup ($F(1, 232) = 39.52, p < .001, \eta^2 = .077$), entre mida de grup x intensitat lumínica ($F(1, 232) = 21.75, p < .001, \eta^2 = .042$), i entre espècie x mida de grup x intensitat lumínica ($F(1, 232) = 13.97, p < .001, \eta^2 = .027$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que en peixos neons, l'àrea ocupada era més elevada en el grup de 12 individus que en el grup de 4 ($F(1, 118) = 63.6, p < .001, \eta^2 = .35$), a l'igual que passava amb els peixos zebra ($F(1, 118) = 52.1, p < .001, \eta^2 = .306$), però la diferència que hi havia entre els dos grups era força més elevada en els peixos zebra que en neons (veure Figura 5.5); i que en el grup de 12 individus l'àrea ocupada pels peixos era més gran amb intensitat lumínica baixa que alta ($F(1, 118) = 10.4, p = .002, \eta^2 = .081$; veure Figura 5.5), però en canvi no s'observava cap efecte de la intensitat lumínica sobre els grups de 4 individus ($F(1, 118) = 2.4, p = .124$).

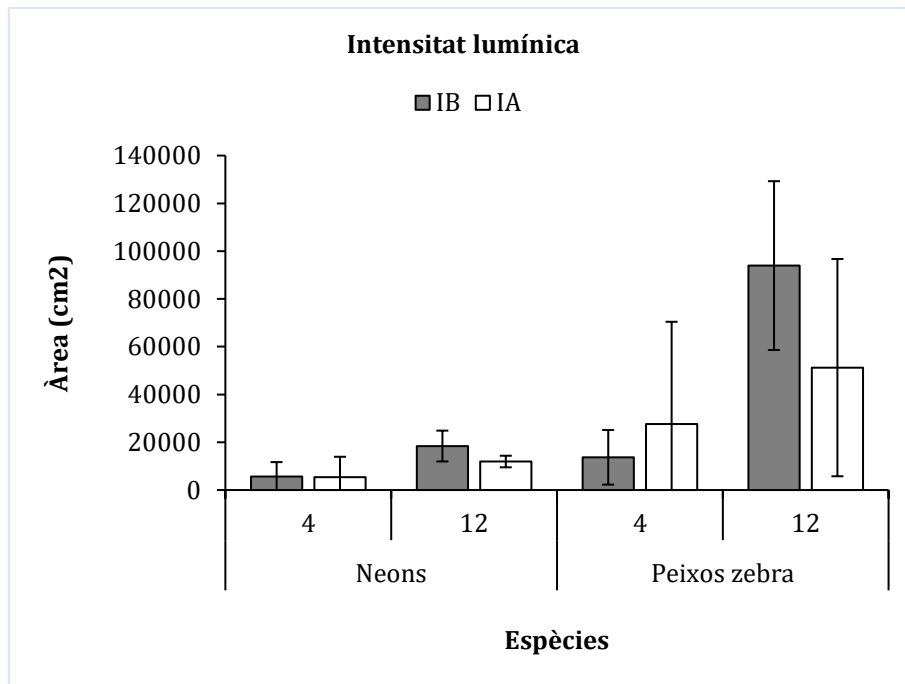


Figura 5.5. Valors mitjans de l'àrea total ocupada per a grups de 4 i 12 individus amb intensitat lumínica baixa (barres de color gris fosc) i intensitat lumínica alta (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Referent a la densitat grupal, amb una ANOVA factorial amb la espècie, la mida de grup i la intensitat lumínica com a factors principals, es van trobar diferències significatives entre les dues espècies ($F(1, 232) = 27.3, p < .001, \eta^2 = .077$) i respecte la mida de grup ($F(1, 232) = 80.62, p < .001, \eta^2 = .228$), però en canvi no es van trobar diferències significatives entre les diferents intensitats lumíniques ($F(1, 232) = 0.25, p = .619$). Es va trobar també una interacció significativa mida del grup \times intensitat lumínica ($F(1, 232) = 12.35, p < .001, \eta^2 = .035$). Analitzant els efectes simples d'aquesta interacció (veure Figura 5.6) es va veure que en el cas dels grups de 4 individus no hi havia diferències significatives en la densitat segons intensitats lumíniques distintes ($F(1, 118) = 2.43, p = .122$); en canvi quan eren grups de 12 individus la densitat era més alta amb intensitat lumínica alta ($F(1, 118) = 24.3, p < .001, \eta^2 = .171$).

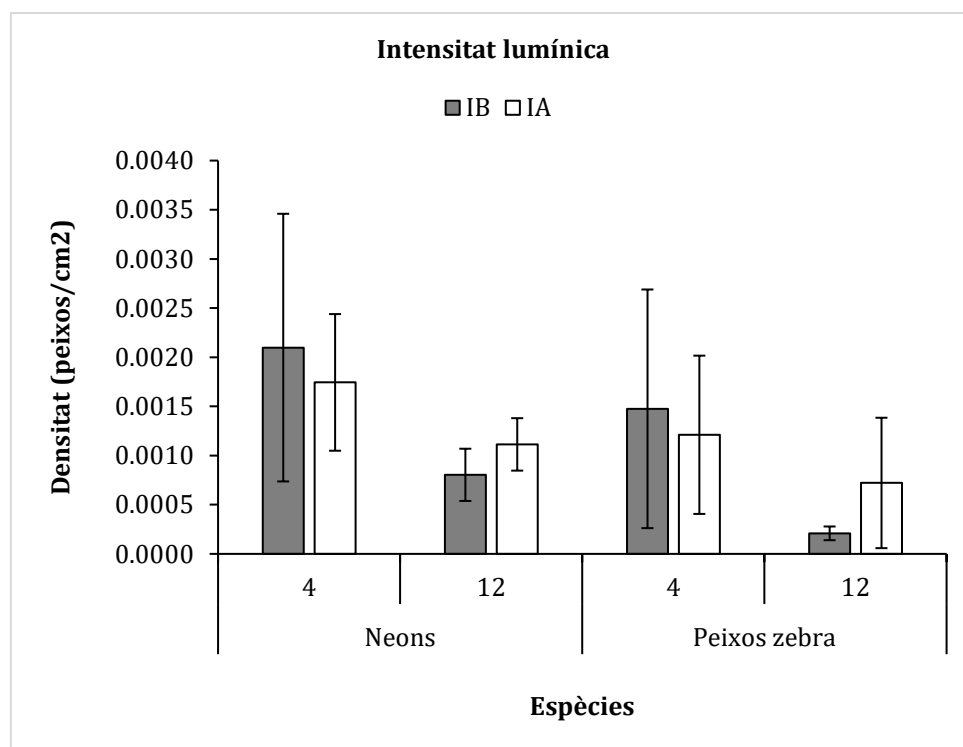


Figura 5.6. Valors mitjans de la densitat de compactació per a grups de 4 i 12 individus amb intensitat lumínica baixa (barres de color gris fosc) i intensitat lumínica alta (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

De mitjana els neons tenen una circularitat més alta que els peixos zebra ($M = .73$, $DT = .15$, i $M = .64$, $DT = .12$, respectivament). Amb una ANOVA factorial per als 3 factors principals es van trobar diferències significatives entre les espècies ($F(1, 232) = 49.05$, $p < .001$, $\eta^2 = .099$) i entre les dues mides grupals ($F(1, 232) = 185.76$, $p < .001$, $\eta^2 = .375$); però en canvi no es van trobar diferències significatives entre les intensitats lumíniques ($F(1, 232) = 0.09$, $p = .761$). També es van trobar les interaccions significatives espècie \times mida de grup ($F(1, 232) = 9.56$, $p = .002$, $\eta^2 = .019$), espècie \times intensitat lumínica ($F(1, 232) = 9.62$, $p = .002$, $\eta^2 = .019$) i mida de grup \times intensitat lumínica ($F(1, 232) = 6.6$, $p = .011$, $\eta^2 = .013$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que en augmentar el nombre d'individus dintre del grup, augmentava la circularitat tant en neons com en peixos zebra ($F(1, 118) = 125$, $p < .001$, $\eta^2 = .513$; i $F(1, 118) = 55.4$, $p < .001$, $\eta^2 = .319$), tot i que si observem la Figura 5.7 veiem que hi ha una diferència de magnitud bastant evident, en la que la circularitat es veu molt més afectada per la mida del grup en el cas dels neons que en el dels peixos zebra. Es van observar uns resultats similars en els efectes simples

de les interaccions espècie × intensitat lumínica, es va observar que la circularitat dels peixos zebra es veia modificada per la intensitat lumínica ($F(1, 118) = 4.07, p = .046, \eta^2 = .033$; veure Figura 5.7), en canvi no es van trobar diferències significatives en la circularitat dels neons segons intensitat lumínica ($F(1, 118) = 1.72, p = .192$). Per últim, l'anàlisi dels efectes simples de mida de grup × intensitat lumínica, indicava l'efecte contrari, les diferències en la circularitat respecte mida de grup foren més dràstiques en el cas de la intensitat lumínica baixa que alta, tot i que es van trobar diferències significatives en totes dues intensitats lumíniques ($F(1, 118) = 130, p < .001, \eta^2 = .524$; i $F(1, 118) = 39.3, p < .001, \eta^2 = .25$, respectivament), de tal manera que els grups perdien menys circularitat quan hi havia intensitat lumínica alta (veure Figura 5.7).

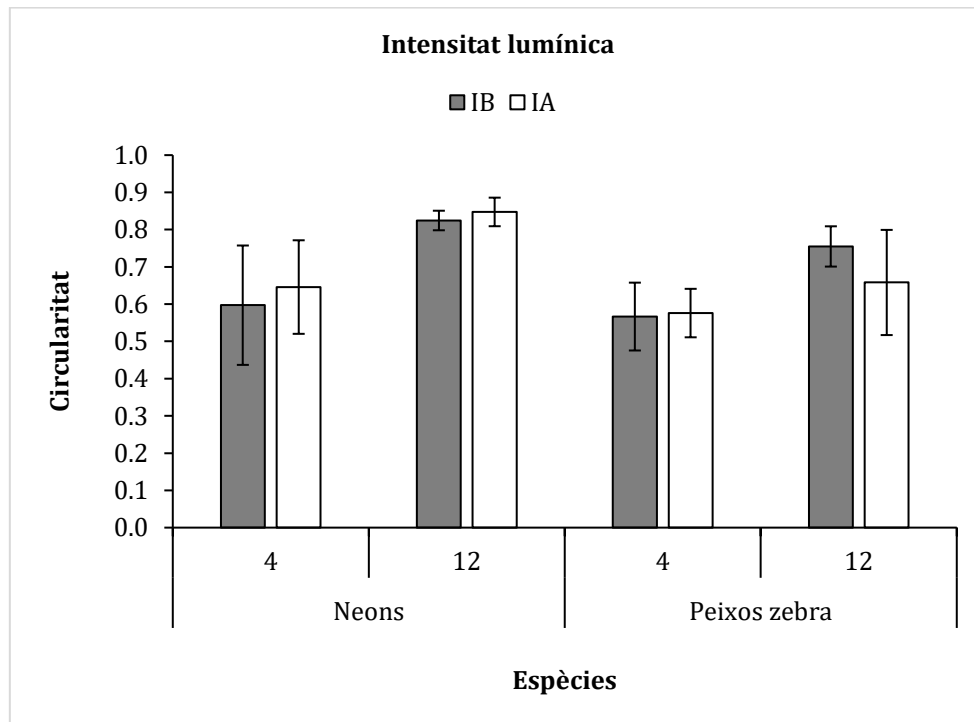


Figura 5.7. Valors mitjans de la circularitat per a grups de 4 i 12 individus amb intensitat lumínica baixa (barres de color gris fosc) i intensitat lumínica alta (barres de color blanc), per a neons (panell de l'esquerra) i per a peixos zebra (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

6 ESTUDI COMPARATIU DE L'EFECTE DE LA VELOCITAT DEL CORRENT D'AIGUA SOBRE EL MCC EN DUES ESPÈCIES DE PEIXOS

6.1 Introducció

L'ecosistema aquàtic engloba un conjunt de biotips constituïts per grans masses d'aigua on les condicions del medi poden tenir característiques diferents i, per tant, albergar espècies diferents (Alexander i Fairbridge, 1999). Un dels elements comuns en la gran majoria d'ecosistemes aquàtics és el flux d'aigua, a excepció dels ecosistemes lenítics, que són zones d'aigües tancades com, per exemple, llacs, llacunes i estancs (Dodds i Whiles, 2010), on el moviment d'entrada es limita per les pluges i la condensació i la sortida, pel fenomen d'evaporació. Aquests corrents d'aigua afecten directament al moviment locomotor del peix perquè ha de fer un esforç extra a la natació gastant recursos energètics per tal de compensar aquesta resistència hidrodinàmica (Liao, 2007). L'habilitat del peix per mantenir l'estabilitat en aquest context depèn en gran mesura tant dels seus propis moviments actius com dels passius per la posició relativa del cos o la postura de les aletes (Jindrich i Full, 2002; Liao, 2002; Webb, 2004; Webb i Weihs, 1994). I, pel que mostren les evidències, nadar en grup aporta una sèrie de beneficis a nivell hidrodinàmic (Hemelrijk et al., 2015). Per exemple, els individus que van en formació de *school* passen més temps nadant que aquells que van en solitari i, de la mateixa manera s'observa una disminució del consum d'oxigen i de la freqüència de moviments en l'aleta caudal (Fitzsimmons i Warburton, 1992; Herskin i Steffensen, 1998; Ross et al., 1992; Svendsen et al., 2003; Webb, 2004). Un inconvenient de nedar en grup són els vòrtexs que generen els cossos dels peixos al propulsar-se pel corrent, i els veïns més propers es veuen afectats per aquestes turbulències que poden alterar el seu propi moviment intrínsec (Breder, 1954; Liao, 2007). No obstant, els grups tenen alguns mecanismes per tal de disminuir l'impacte d'aquests vòrtexs. Per exemple, el

model de Weihs (1973) prediu que si un hipotètic banc de peixos va en formació de tipus diamant (en dues dimensions), és a dir, un individu que va darrere es col·loca enmig de dos peixos que van davant seu, però sense individus que vagin per dalt i per sota (veure Figura 6.1a), l'estalvi d'energia serà cinc vegades més gran que en un banc de peixos sense aquesta estructura. El xoc entre les ones dels dos peixos que van al davant produeix el que s'anomena remolins de von Kármán, de tal manera que l'individu situat al darrere pot aprofitar aquests remolins per propulsar-se i millorar la seva velocitat mitjana sense cap cost metabòlic extra, ja que el flux d'aigua en la zona perifèrica d'aquestes ones és menor que el corrent d'aigua en la zona central.

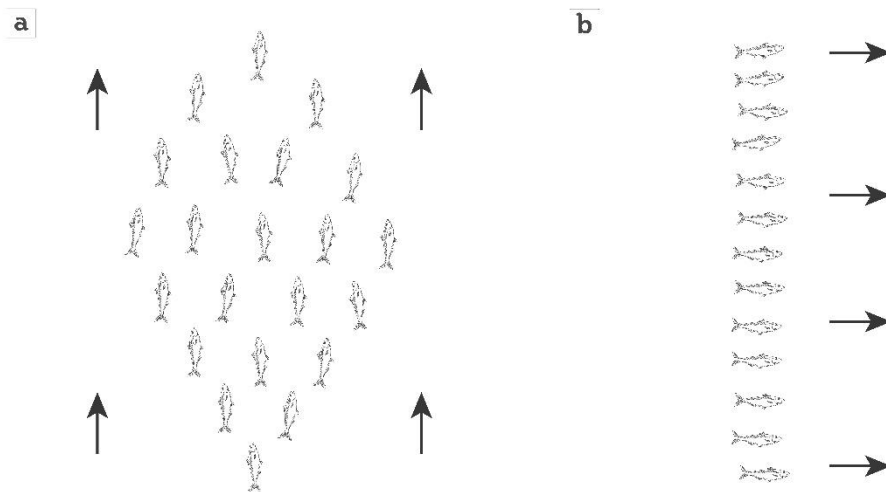


Figura 6.1. Exemple de les configuracions més habituals en presència de corrent d'aigua per a un banc de peixos. **a)** Configuració tipus tàndem o diamant. **b)** Configuració en falange; si són dos individus s'anomena també *side-by-side*.

Tot i així, demostrar empíricament aquest model és complicat, ja que les mesures d'espirometria són difícils d'obtenir en aquestes condicions: es necessita un volum d'aigua molt elevat i per calcular el cost metabòlic dels peixos s'ha de mesurar la freqüència del moviment de l'aleta caudal (*tail-beat*), on a menor freqüència de *tail-beats*, menor serà aquest consum energètic (Herskin i Steffensen, 1998). Tanmateix, s'ha de tenir cura en extrapolar aquestes dades, segons les situacions de cada grup (Bégout Anras et al., 1997; Tang i Boisclair, 1993). En un estudi amb un grup de dos individus *Hemigrammus bleheri*, Ashraf et al. (2016) observen, sota condicions de

corrents d'aigua, una configuració diferent a la descrita pel model de Wheis, anomenada *side-by-side*, on els animals es col·loquen en paral·lel. En aquell estudi la distància entre els dos individus no es va veure afectada per la velocitat del corrent, però en canvi adoptaren una natació molt sincronitzada, velocitats altes i un considerable estalvi energètic. Repetiren aquest experiment amb diferents mides de grup (de 3 a 9 individus) i en aquest cas si veieren que la distància al veí més proper (NND) disminuïa, a l'igual que exhibiren un grau més elevat de sincronització i una freqüència menor de *tail-beats* a velocitats de corrent més elevades (Ashraf et al., 2017). La configuració adoptada pels individus va ser també la mateixa que a l'experiment anterior; amb més de dos individus, aquesta configuració s'anomena *falange* (veure Figura 6.1b).

Però els beneficis hidrodinàmics no són els únics avantatges d'anar en grup quan hi ha corrent d'aigua. Per exemple, la transmissió d'informació entre individus es pot veure millorada també depenent de l'estructura del banc de peixos (de Bie et al., 2020). La transmissió de la informació entre individus té diverses funcions, com per exemple la detecció d'un depredador (Domenici i Batty, 1997; Godin et al., 1988; Rieucau et al., 2016) o la cerca d'aliments (Reebs, 2000). Per exemple, Chicoli et al. (2014), observen que la probabilitat de que almenys un dels individus del grup detecti un depredador és més elevada en presència de corrent d'aigua que sense ell. Aquest fet s'explica perquè les senyals (sobretot les químiques) que desprèn un depredador són més fàcilment detectades pels individus si el grup està orientat en reotaxis, és a dir, si neden a contracorrent, sempre que el depredador estigui al davant del grup i no pas al darrere. Tanmateix, la transmissió interna de la informació entre individus disminueix notablement en presència de corrent d'aigua ja que, pel que observaren, menys individus responien davant l'estímul visual presentat, que foren una sèrie d'imatges computeritzades que donava la sensació d'un objecte que s'apropava a certa velocitat. La propagació d'una resposta de pànic entre els veïns es pot veure emmascarada pel flux d'aigua. A més, la posició adoptada de falange que és la habitual en situació de corrent dificulta més encara aquesta transmissió entre el grup, però pel que sembla augmenta de manera notòria l'eficiència natatòria a velocitats elevades (Ashraf et al., 2016, 2017). No obstant, en un estudi recent amb parelles de *Phoxinus phoxinus*, de Bie et al. (2020) observen

que la propagació d'aquesta informació entre el grup sí que es veu millorada amb una velocitat de corrent d'aigua elevada i que aquesta transmissió és bidireccional, és a dir, qualsevol dels dos individus pot transmetre informació i l'altre la rebrà. En canvi, en absència de flux d'aigua, els animals es col·locaven en tàndem, és a dir, un darrere de l'altre, i d'aquesta manera la informació que és transmet és només unidireccional, o el que és el mateix, el que transmet la informació és l'individu que va al davant i el de darrere el que rep la informació, però no a la inversa.

En aquest estudi es pretén observar l'efecte que tenen distintes velocitats d'aigua (una baixa i l'altra alta) en el MCC de les dues espècies d'estudi i comparar aquest efecte amb absència de flux d'aigua. S'espera observar una elevada sincronització entre el grup i que les distàncies entre els individus disminueixin. En canvi, en absència de corrent esperem observar un moviment més desordenat i que les distàncies entre individus augmentin de manera substancial.

6.2 Mètode

6.2.1 Subjectes

Es van fer servir dos grups de peixos amb dues mides de grup per a cadascuna de les espècies d'estudi. Un grup de 4 i un altre de 12 adults de peix zebra adult *wild type* (*D. rerio*, mida corporal mitjana: 3 cm) i un grup de 4 adults i un altre de 12 adults tetra neons negres, també *wild type* (*H. herbertaxelrodi*, mida corporal mitjana: 2.5 cm), en tots els casos sense experiència experimental prèvia. La procedència, les condicions d'estabulació, la nutrició i les propietats de l'aigua, foren les mateixes que als experiments anteriors (veure apartat 4.2.1).

6.2.2 Aparell

Per a l'experiment es va fer servir un tanc cilíndric de parets opaques que mesurava un metre de diàmetre. La columna d'aigua es va situar en 10 cm. Per il·luminar el

tanc es va posar una única làmpada enfocada a la paret on estava recolzat el tanc, per tal d'aplicar una llum indirecta i evitar així ombres i reflexos; la intensitat de llum que arribava fins a la superfície del tanc era la mínima per poder gravar bé els peixos. Es va dividir el tanc en dues meitats pel seu diàmetre mitjançant una tela mosquitera, de tal manera que, els peixos es moguessin en una àrea semicircular; en l'altra meitat del tanc es van col·locar bombes d'aigua per produir corrents d'aigua amb diferents velocitats. Les bombes utilitzades foren de la marca Wave Motion 8000 (Blau Aquaristic). El motiu pel qual se separaren aquestes dues parts del tanc era per evitar que els peixos es fessin mal en cas que s'aproparen massa a les hèlixs de les bombes d'aigua. Un anemòmetre Flowatch (JDC Electronics SA) captava la mitjana de la velocitat de l'aigua en cm/s. Es va calcular la mitjana en 4 punts de l'àrea semicircular on es movien els peixos. Els punts 1 i 2 eren els de major velocitat, en el punt 3 la velocitat es reduïa una mica i en el punt 4, disminuïa considerablement (veure Figura 6.2). Les mitjanes de les velocitats del flux de l'aigua foren les següents:

- Sense corrent (SC): 0 cm/s.
- Corrent baix (CB): 4.34 cm/s.
- Corrent alt (CA): 10.16 cm/s.

Els peixos sempre eren introduïts en el mateix punt (amb menys corrent) i es deixaven 5 minuts per aclimatar-se abans de començar amb les gravacions. Els vídeos van ser gravats en les mateixes condicions que en els experiments anteriors (veure apartat 4.2.2), però a 30 fps, 8 nivells de gris i una resolució de 1136 x 570 píxels que concordava amb l'àrea ocupada pels subjectes d'estudi.

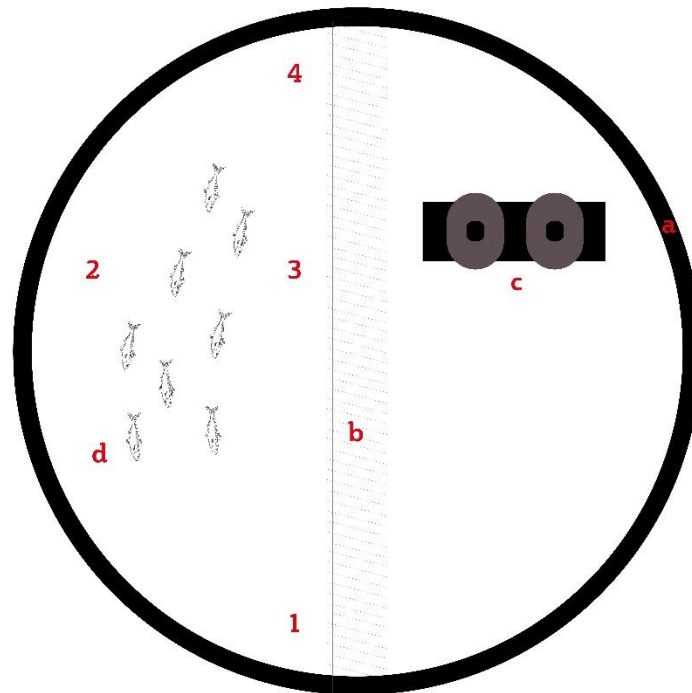


Figura 6.2. Representació gràfica del tanc experimental en 2D vist des d'una perspectiva zenital. **a)** Paret del tanc circular. **b)** Tela mosquitera que separa les dues meitats. **c)** Bombes d'aigua impulsors del corrent. **d)** Peixos. Els punts 1, 2, 3 i 4 indiquen les zones on es van prendre les mesures de l'anemòmetre.

6.2.3 Procediment

Abans de començar amb l'experiment principal es va realitzar un experiment pilot per tal de veure si hi havia una base consistent per poder seguir endavant amb l'estudi principal, és a dir, si canvis en el flux de l'aigua provocaven modificacions en el MCC dels peixos. Aquest experiment pilot es va fer amb 4 peixos zebra (*D. rerio*) escollits a l'atzar del mateix aquari d'estabulació. Els peixos van ser exposats als tres tractaments diferents (sense corrent d'aigua, amb corrent baix i amb corrent alt). Es van gravar vídeos de 5 minuts per a cada una de les proves, es van processar les imatges tal i com s'especifica a l'apartat 3.3 i es van calcular les distàncies al veí més proper (NND), les distàncies interindividuais (IID) i la polarització.

Es van trobar diferències significatives en els nivells de polarització del grup i es va decidir portar a terme l'estudi principal, amb una mida de mostra superior. Per tant, es van escollir a l'atzar 16 individus de peix zebra i 16 de neons i es van separar en 4 grups, de 4 i de 12 per a cadascuna de les espècies, tal i com es va fer a l'estudi

anterior. Aquests individus s'escollien cada dia aleatòriament des d'un mateix aquari d'estabulació. El procediment es va replicar durant 9 dies; l'ordre dels dies en que es va escollir una de les tres condicions anteriors va ser aleatori (veure apartat 3.2). Tots els grups van ser gravats durant els 9 dies. Es van realitzar 3 rèpliques per a cada condició experimental, és a dir, 3 dies es van gravar sense corrent d'aigua, els altres 3 amb velocitat baixa i la resta amb velocitat alta. El procés d'aclimatació va ser el mateix que s'havia fet als experiments anteriors (veure apartat 4.2.3).

Es van gravar 36 vídeos amb un total de 3 h, la resolució dels quals va ser de 30 fps en comptes dels 20 fps que havíem estat utilitzant fins al moment; aquesta modificació es va fer en un principi perquè la intenció era utilitzar un altre programa de *tracking* que requeria resolucions per damunt de 25 fps; i tot i que al final es va descartar aquest programa per dificultats tècniques, es van aprofitar aquestes gravacions igualment. Cadascun dels vídeos es va descompondre en fragments mitjançant el software VirtualDub 1.19.11 (Lee, 2013) i es van obtenir un total de 9000 fotogrames per vídeo. Es van escollir a l'atzar 6 paquets de 751 fotogrames consecutius per a cada fragment, que va donar lloc a 6 rèpliques de 25 s per grup i dia, és a dir, un total de 54 rèpliques per grup. Després es van resoldre les oclusions utilitzat el mètode esmentat a l'apartat 3.4. A continuació, es van calcular les trajectòries de cadascun dels individus utilitzant el mètode explicat a l'apartat 3.5.

En aclariment, hem de comentar el fet que a l'inici de l'experiment hi va haver un augment en la mortalitat dels neons. Es va haver d'aturar l'experiment per tal d'observar si les morts estaven lligades directament a les condicions experimentals, potser perquè una alta velocitat del corrent d'aigua pogués causar-los un elevat cost energètic, encara que no semblava l'opció més probable, ja que aquesta velocitat no era extrema i a més, se'ls hi va administrar un suplement alimentari a cada grup, després de cada experiment. Es va canviar l'aquari d'estabulació d'aquests peixos i la mortalitat es va reduir a nivells anteriors, propis de la típica mortalitat que hi pot haver en una colònia de peixos, que està entre 0-1 peix per setmana, tot i que també es pot veure afectada per l'edat dels peixos de la colònia.

6.3 Disseny i anàlisi de dades

Es va realitzar una ANOVA factorial 2 x 2 x 3, amb els factors espècie (neons vs. zebres), mida del grup (4 vs. 12) i velocitat del flux de l'aigua (SC vs. CB vs. CA).

Es van fer servir scripts de R (R Core Development Team, 2014) per calcular les variables d'interès esmentades en l'apartat 3.6 mitjançant els paquets “circular” (Agostinelli i Lund, 2022), per calcular la polarització, i “geometry” (Barber et al., 2014), per calcular l'envolupant convexa. Les anàlisis estadístiques es van realitzar mitjançant SPSS 27 (IBM Corp., 2020) amb ANOVA per avaluar les hipòtesis principals i les interaccions entre les variables a partir dels efectes simples. Per últim, es van realitzar proves post hoc de Tukey per comparar les diferències entre les diferents velocitats de corrent de l'aigua.

6.4 Resultats

Es van trobar diferències significatives en la polarització dels peixos depenent de la espècie, mida de grup i diferents velocitats de corrent d'aigua. Els neons presentaven una polarització més alta que els peixos zebra ($M = .56$, $DT = .14$; i $M = .47$, $DT = .11$, respectivament); els grups amb 4 individus estaven més polaritzats que els de 12 ($M = .53$, $DT = .09$; i $M = .5$, $DT = .17$, respectivament), i els nivells de polarització van ser més alts quan no hi havia corrent d'aigua que quan n'hi havia ($M = .57$, $DT = .16$ per SC; $M = .51$, $DT = .12$ per CB; i $M = .46$; $DT = .09$ per CA). L'ANOVA factorial mostra que aquestes diferències eren estadísticament significatives entre les dues espècies ($F(1, 204) = 44.47$, $p < .001$, $\eta^2 = .112$, que hi havia diferències en quant a la mida del grup ($F(1, 204) = 6.35$, $p = .012$, $\eta^2 = .016$), i segons la velocitat de l'aigua ($F(2, 204) = 24.1$, $p < .001$, $\eta^2 = .121$); a més la interacció espècie x mida de grup fou significativa ($F(1, 204) = 62.28$, $p < .001$, $\eta^2 = .157$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que els peixos zebra disminuïen considerablement la polarització a l'augmentar la mida del grup ($F(1, 106) = 69.6$,

$p < .001$, $\eta^2 = .396$); en canvi, en els neons passava just al contrari, la polarització augmentava amb la mida del grup ($F(1, 106) = 7.59$, $p = .007$, $\eta^2 = .067$).

També es van trobar diferències significatives a la interacció mida de grup \times velocitat ($F(2, 204) = 6.59$, $p = .002$, $\eta^2 = .033$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que quan el grup estava format per 12 individus (sense tenir en compte el factor espècie), la polarització disminuïa quan hi havia corrent d'aigua ($F(2, 105) = 11.3$, $p < .001$, $\eta^2 = .177$). El mateix passava amb el grup de 4 individus, però les diferències no eren tan accentuades (veure Figura 6.3 per a peixos zebra i Figura 6.4 per a peixos neons).

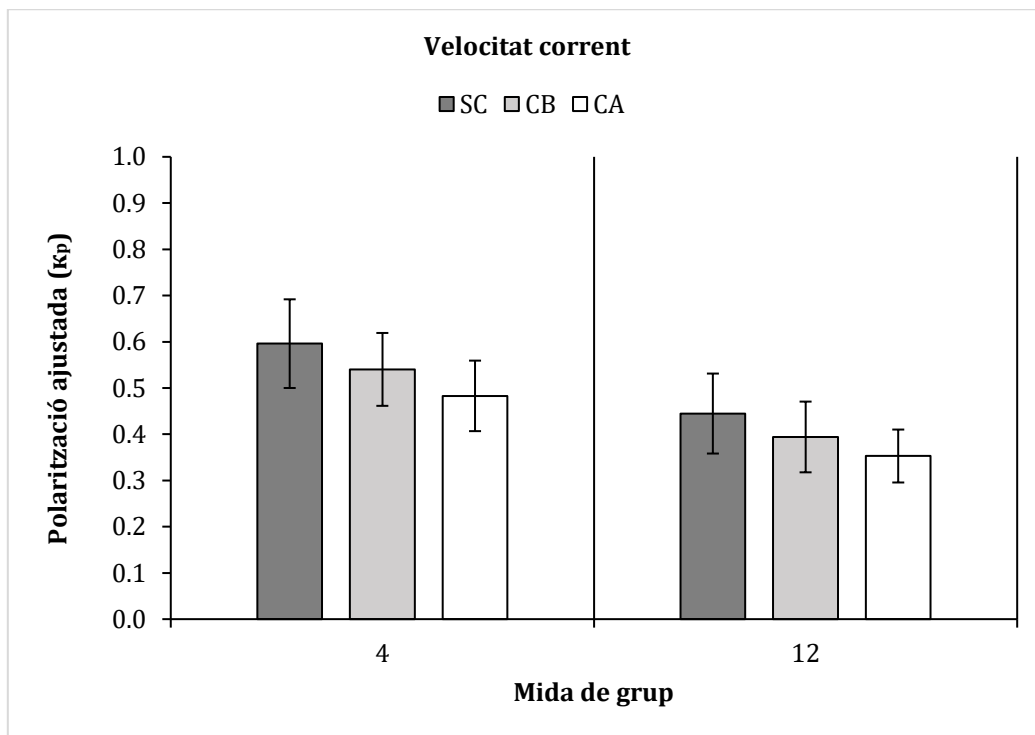


Figura 6.3. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per a peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

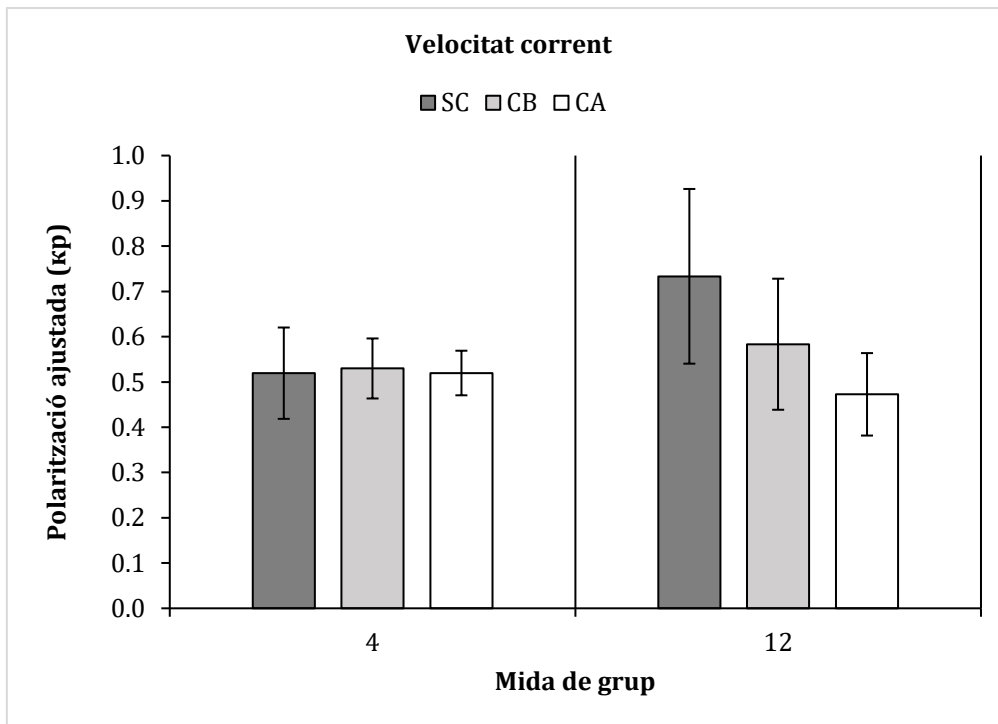


Figura 6.4. Valors de les mitjanes de polarització ajustada per a neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Es va trobar un efecte de la interacció espècie × mida de grup × velocitat ($F(2, 204) = 8.95, p < .001, \eta^2 = .045$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que en el cas dels peixos zebra, tant per al grup de 4 individus com per al grup de 12 individus, hi havia diferències significatives segons diferents velocitats de corrent d'aigua ($F(2, 51) = 8.12, p < .001, \eta^2 = .242$; i $F(2, 51) = 6.88, p = .002, \eta^2 = .212$, respectivament; veure Figura 6.3). El mateix passava en el grup de 12 neons ($F(2, 51) = 13.9, p < .001, \eta^2 = .353$; veure Figura 6.4). Però en canvi no es van trobar diferències significatives segons la velocitat en el grup de 4 neons ($F(2, 51) = 0.11, p = .895$; veure Figura 6.4).

Es van realitzar posteriorment proves post hoc (Tukey) de les diferències de polarització entre els 3 grups del factor velocitat del flux de l'aigua i es va observar que la polarització va ser significativament més alta en el grup SC que en el grup CB ($p < .001$) i que en el grup CA ($p < .001$), i més alta en el grup CB que en el grup CA ($p = .004$). A la tabla 6.1 es mostren els resultats.

Taula 6.1. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable polarització ajustada.

Variable		<i>M</i>	Diferència de les mitjanes	<i>p</i>	IC95%
Velocitat de l'aigua	SC ^a	.573 ^a	0.061 ^(a-b)	<.001	[.022, .101]
	CB ^b	.512 ^b	0.116 ^(a-c)	<.001	[.077, .156]
	CA ^c	.457 ^c	0.054 ^(b-c)	.004	[.015, .094]

Respecte a les mesures de cohesió, es va trobar que la mitjana de la distància al veí més proper (NND) era més baixa en els neons que en els zebra ($M = 2.18$ cm, $DT = 2.11$ cm; i $M = 2.57$ cm, $DT = 1.37$ cm, respectivament); no obstant, una ANOVA factorial $2 \times 2 \times 3$ va indicar que les diferències de NND entre espècies no eren estadísticament significatives ($F(1, 204) = 3.34$, $p = .069$). En canvi, es van trobar diferències significatives entre les NND segons les mides grupals ($F(1, 204) = 53.07$, $p < .001$, $\eta^2 = .191$), sent les distàncies més grans en el grup de 4 individus que en el de 12 ($M = 3.15$ cm, $DT = 2.18$ cm; i $M = 1.59$ cm, $DT = 0.64$ cm), i segons les diferents velocitats de corrent d'aigua ($F(2, 204) = 5.36$, $p = .005$, $\eta^2 = .039$), amb NNDs més grans quan la velocitat de l'aigua també era més gran ($M = 1.9$ cm, $DT = 1.25$ cm per a SC; $M = 2.48$ cm, $DT = 2.1$ cm per a CB; i $M = 2.74$ cm, $DT = 1.83$ per a CA). No es van trobar interaccions significatives dels diferents factors. A la Figura 6.5 es poden apreciar aquestes diferències per a neons, mentre que a la Figura 6.6 s'observen les diferències per a peix zebra.

Les proves post hoc (Tukey) van mostrar que només hi havia diferències significatives entre les NNDs quan no hi havia corrent d'aigua i quan el corrent era alta, sent les distàncies majors en el segon cas ($p = .005$). A la taula 6.2 es mostren els contrastos entre els diferents tractaments.

Taula 6.2. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable NND.

Variable		<i>M</i>	Diferència de les mitjanes	<i>p</i>	IC95%
Velocitat de l'aigua	SC ^a	1.9 ^a	-0.581 ^(a-b)	.071	[-1.199, 0.038]
	CB ^b	2.48 ^b	-0.837 ^(a-c)	.005	[-1.456, -0.219]
	CA ^c	2.74 ^c	-0.257 ^(b-c)	.59	[-0.362, 0.875]

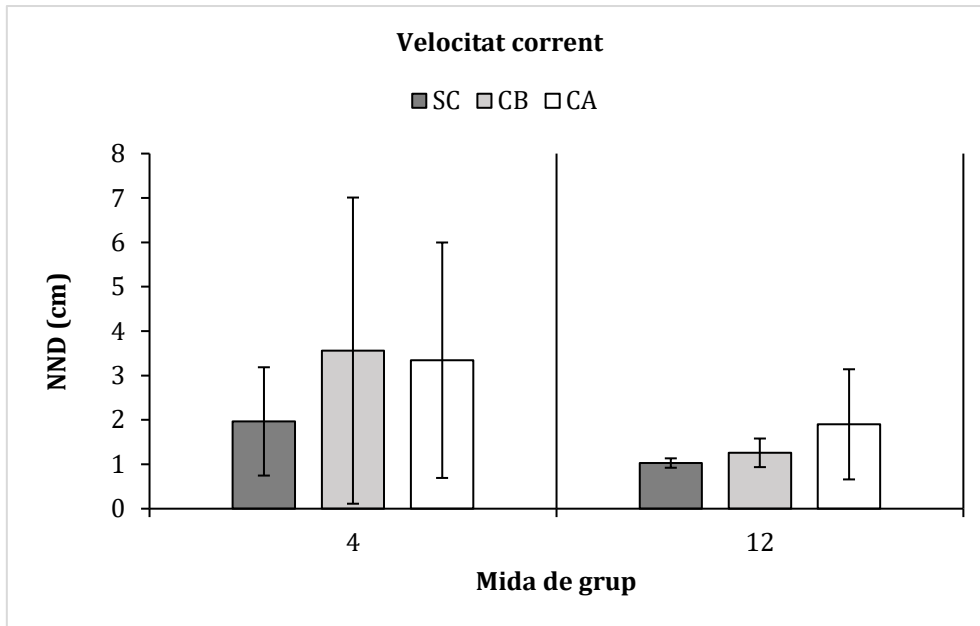


Figura 6.5. Valors de les mitjanes de les distàncies al veí més proper (NND) per a neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

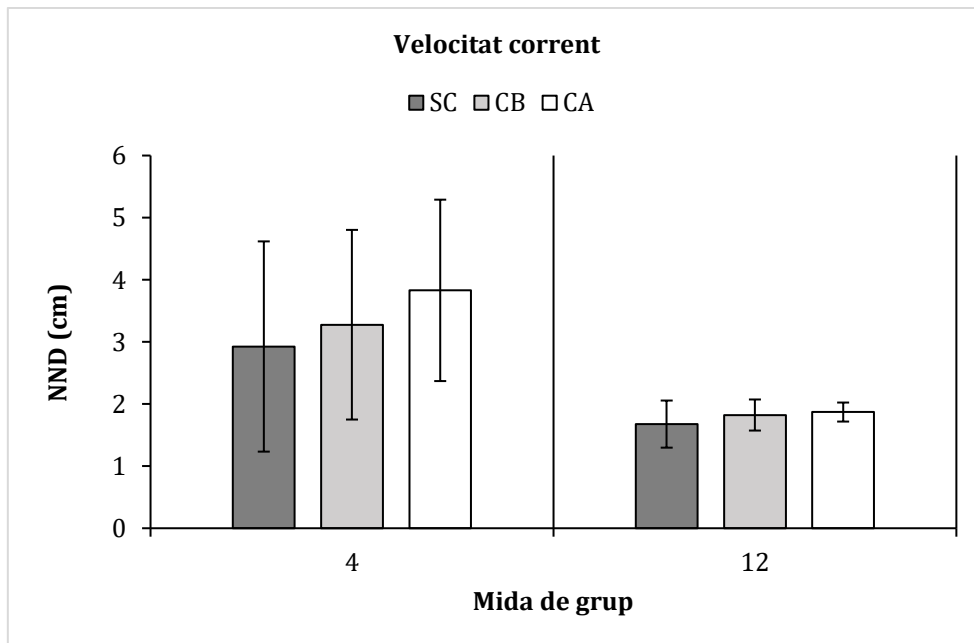


Figura 6.6. Valors de les mitjanes de la distància al veí més proper (NND) per a peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Es va aplicar el mateix disseny per tal d'avaluar les distàncies interindividuais (IID), les quals van ser més elevades en el casos del peix zebra que dels neons ($M = 7.62$ cm, $DT = 3.19$ cm; i $M = 6.18$ cm, $DT = 5.92$ cm, respectivament). L'ANOVA factorial ens va mostrar que aquestes diferències van ser significatives entre les dues espècies ($F(1, 204) = 6.27$; $p = .013$; $\eta^2 = .023$), més elevades en els grups de 4 individus que en els de 12 ($F(1, 204) = 7.66$; $p = .006$; $\eta^2 = .028$), i que augmentaven amb la velocitat del corrent de l'aigua ($F(2, 204) = 17.65$, $p < .001$, $\eta^2 = .128$). També es va trobar que les interaccions espècie \times mida de grup ($F(1, 204) = 9.71$, $p = .002$, $\eta^2 = .035$) i mida de grup \times velocitat ($F(2, 204) = 3.92$, $p = .021$, $\eta^2 = .029$) eren significatives. L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que hi havia diferències significatives entre les diferents mides grupals als neons ($F(1, 106) = 9.61$; $p = .002$, $\eta^2 = .083$; veure Figura 6.7), però no entre els diferents grups de peixos zebra ($F(1, 106) = 0.11$, $p = .745$; veure Figura 6.8).

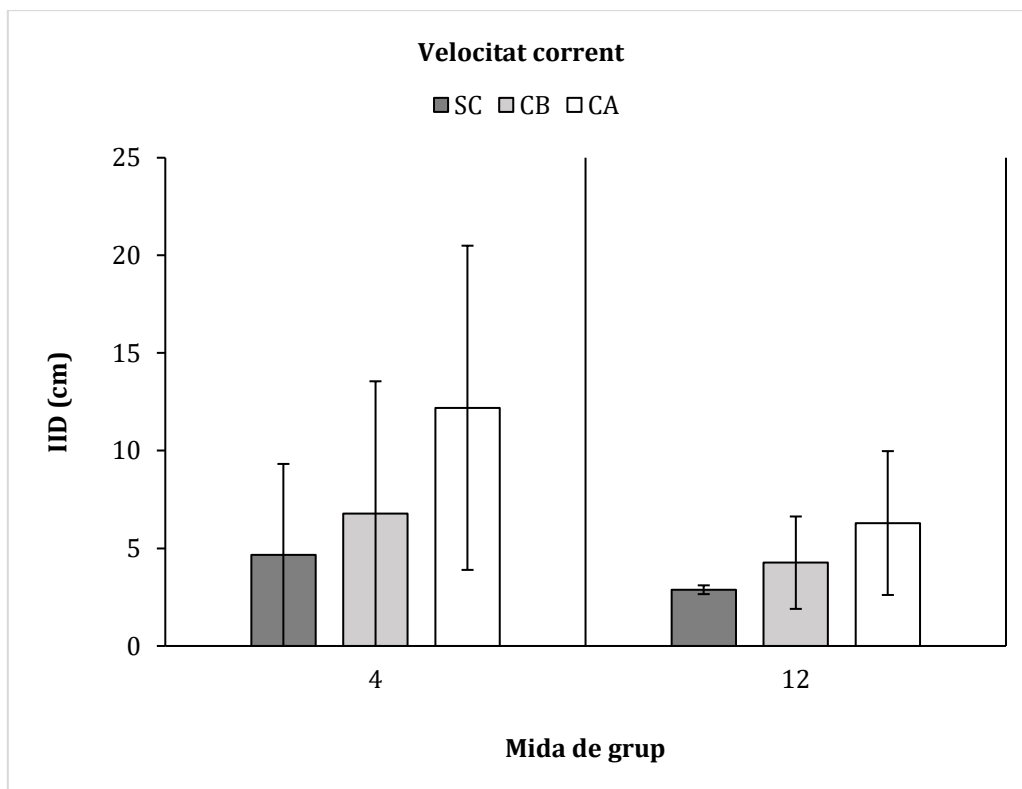


Figura 6.7. Valors de les mitjanes de les distàncies interindividuais (IID) per a neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

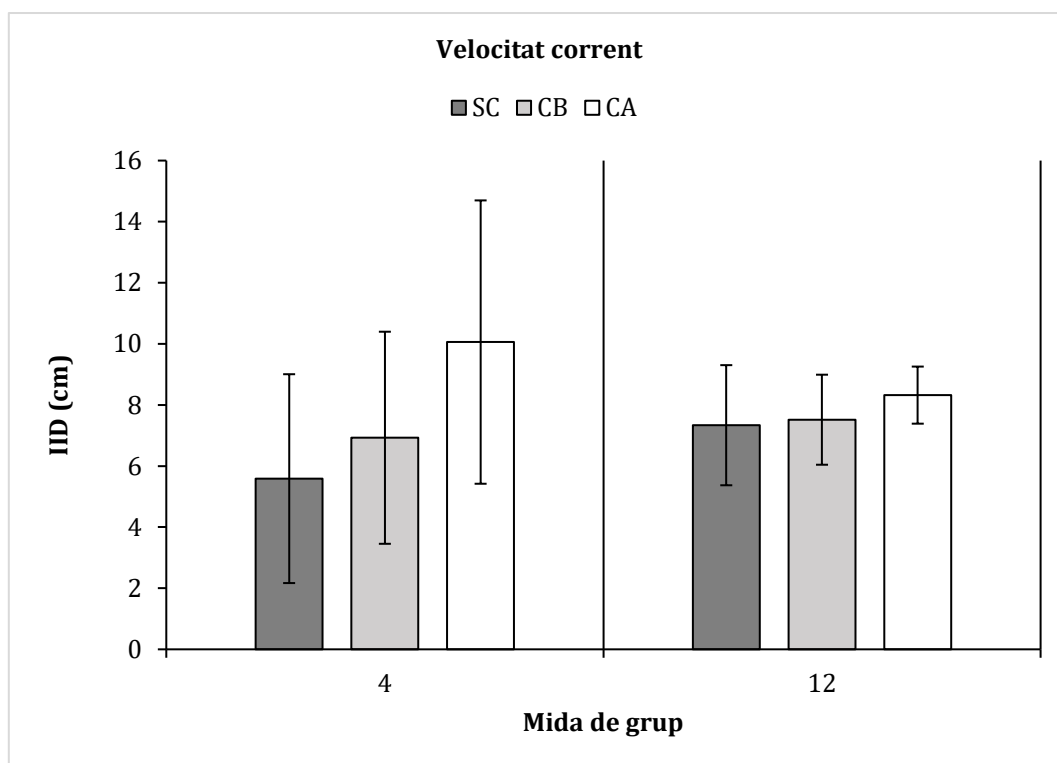


Figura 6.8. Valors de les mitjanes de les distàncies interindividuals (IID) per a peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Les proves post hoc (Tukey) van mostrar diferències significatives en les IIDs entre corrent alt i no corrent ($p < .001$), i corrents alt i baix ($p < .001$), sent les IIDs majors amb velocitat de corrent alt. A la taula 6.3 es mostren els contrastos entre els diferents tractaments.

Taula 6.3. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable IID.

Variable		<i>M</i>	Diferència de les mitjanes	<i>p</i>	IC95%
Velocitat de l'aigua	SC ^a	5.12 ^a	-1.254 ^(a-b)	.181	[-2.925, 0.416]
	CB ^b	6.37 ^b	-4.101 ^(a-c)	< .001	[-5.772, -2.431]
	CA ^c	9.22 ^c	-2.847 ^(b-c)	< .001	[1.177, 4.517]

En quant a l'àrea total ocupada pels individus, es va realitzar una altra ANOVA factorial 2 x 2 x 3 i es va trobar que hi havia diferències significatives tant entre espècies ($F(1, 204) = 23, p < .001, \eta^2 = .065$), com entre mida del grup ($F(1, 204) = 83.03, p < .001, \eta^2 = .233$), com entre diferents velocitats de corrents ($F(2, 204) = 6.73, p = .001, \eta^2 = .038$). A més, es van trobar interaccions significatives d'espècie x

mida del grup ($F(1, 204) = 5.65, p = .018, \eta^2 = .016$), espècie \times velocitat ($F(2, 204) = 5.52, p = .005, \eta^2 = .031$) i espècie \times mida de grup \times velocitat ($F(2, 204) = 5.99, p = .003, \eta^2 = .034$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que hi havia diferències significatives en el grup de neons segons les diferents velocitats de corrents ($F(2, 105) = 7.24, p = .001, \eta^2 = .121$), però en canvi no s'observava cap efecte de la velocitat del corrent en els peixos zebra ($F(2, 105) = 0.07, p = .928$). A la Figura 6.9 s'observen les diferències en l'àrea de l'envolupant convexa del grup per als dos grups de neons (de 4 i de 12 individus), mentre que a la Figura 6.10 s'observen per a peixos zebra.

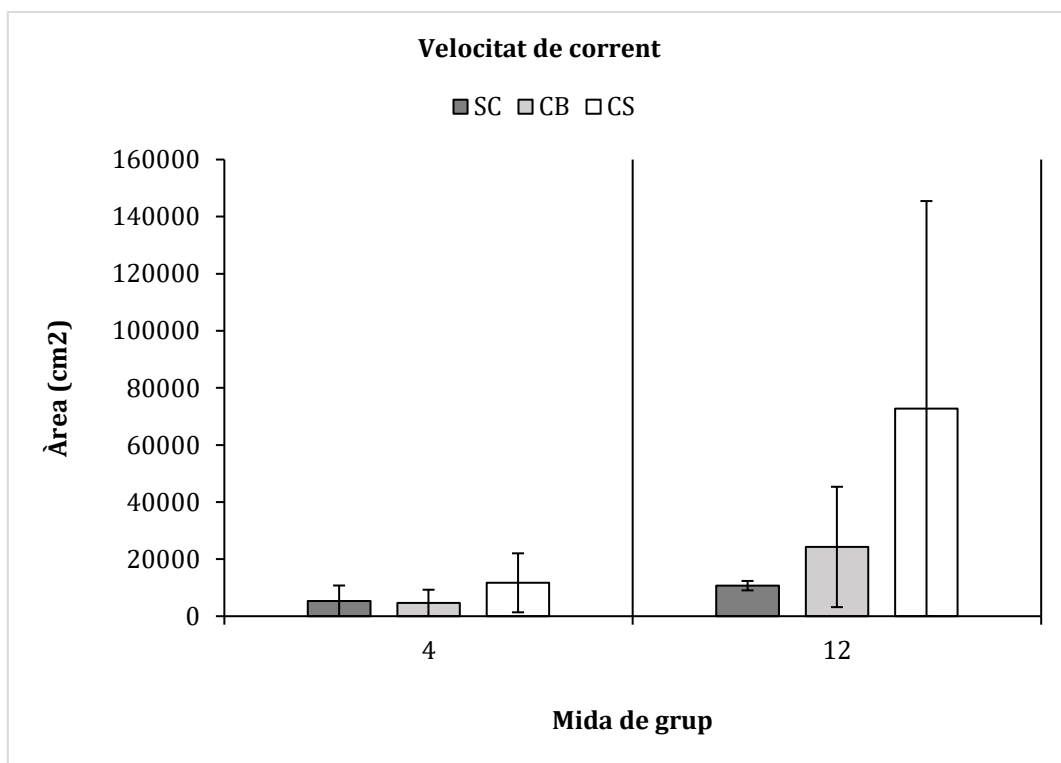


Figura 6.9. Valors mitjans de l'àrea per a neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Les proves post hoc (Tukey) van mostrar que hi havia diferències significatives en l'àrea ocupada entre corrent alt i no corrent ($p = .003$), i corrents alt i baix ($p = .01$), sent l'àrea ocupada més gran amb velocitat de corrent alt. A la taula 6.4 es mostren els contrastes entre els diferents tractaments.

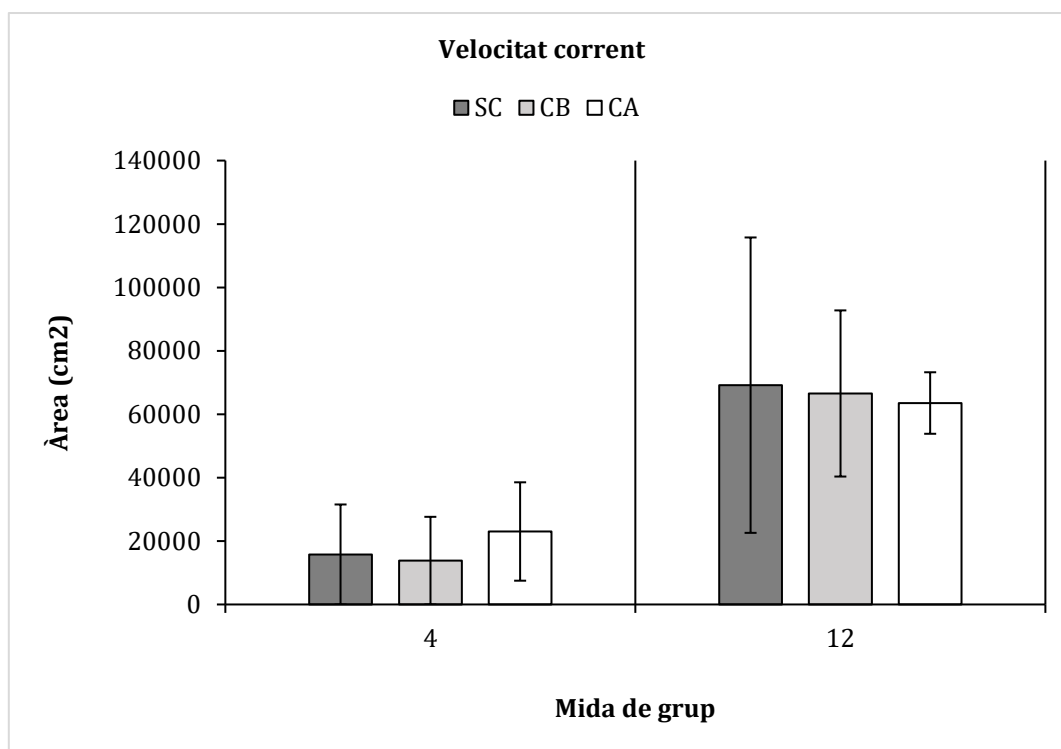


Figura 6.10. Valors mitjans de l'àrea per a peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Taula 6.4. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable àrea total ocupada.

Variable		<i>M</i>	Diferència de les mitjanes	<i>p</i>	IC95%
Velocitat de l'aigua	SC ^a	25254 ^a	-2063.61 ^(a-b)	.917	[-14367, 109740]
	CB ^b	27318 ^b	-17487.4 ^(a-c)	.003	[-29791, -5184]
	CA ^c	42742 ^c	-15423.8 ^(b-c)	.01	[-27727, -3120]

Referent a la densitat grupal, amb una ANOVA factorial 2 x 2 x 3, amb l'espècie, la mida de grup i la velocitat del corrent com a factors principals, es van trobar diferències significatives en la densitat entre les dues espècies ($F(1, 204) = 5.23, p = .023, \eta^2 = .016$), respecte la mida de grup ($F(1, 204) = 66.15, p < .001, \eta^2 = .202$) i respecte les diferents velocitats de corrents ($F(2, 204) = 13.36, p < .001, \eta^2 = .082$). Es va trobar també una interacció significativa mida del grup x velocitat ($F(2, 204) = 7.16, p < .001, \eta^2 = .044$). Analitzant els efectes simples d'aquesta interacció es va veure que en el cas dels grups de 4 individus la densitat era més alta quan no hi havia corrent que amb corrent alt ($F(2, 105) = 10, p < .001, \eta^2 = .16$), per als grups de 12 individus també es van trobar diferències significatives entre les diferents velocitats

($F(2, 105) = 5.81, p = .004, \eta^2 = .1$), però aquestes no foren de la mateixa magnitud que amb els grups de 4 (veure Figura 6.11 per a neons, i Figura 6.12 per a peixos zebra). També es va observar una interacció estadísticament significativa entre els tres factors ($F(2, 204) = 3.17, p = .044, \eta^2 = .019$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que la densitat variava en funció de la velocitat de la corrent d'aigua en els quatre grups d'estudi ($F(2, 51) = 4.2, p = .021, \eta^2 = .141$ per al grup de 4 neons; $F(2, 51) = 7.73, p = .001, \eta^2 = .233$ per al grup de 12 neons; $F(2, 51) = 7.73, p = .001, \eta^2 = .233$ per al grup de 4 peixos zebra; i $F(2, 51) = 5.89, p = .005, \eta^2 = .188$ per al grup de 12 peixos zebra). No obstant, en el grup de 4 neons, la densitat més alta es va observar amb corrent baix i, en canvi, per al grup de 12 neons la densitat va disminuir quan hi havia corrent d'aigua (veure Figura 6.11). El grup de 4 i 12 zebres segueixen també la mateixa tendència de disminuir la densitat de compactació quan hi havia corrent, però en el grup de 4 individus les diferències són més accentuades (veure Figura 6.12).

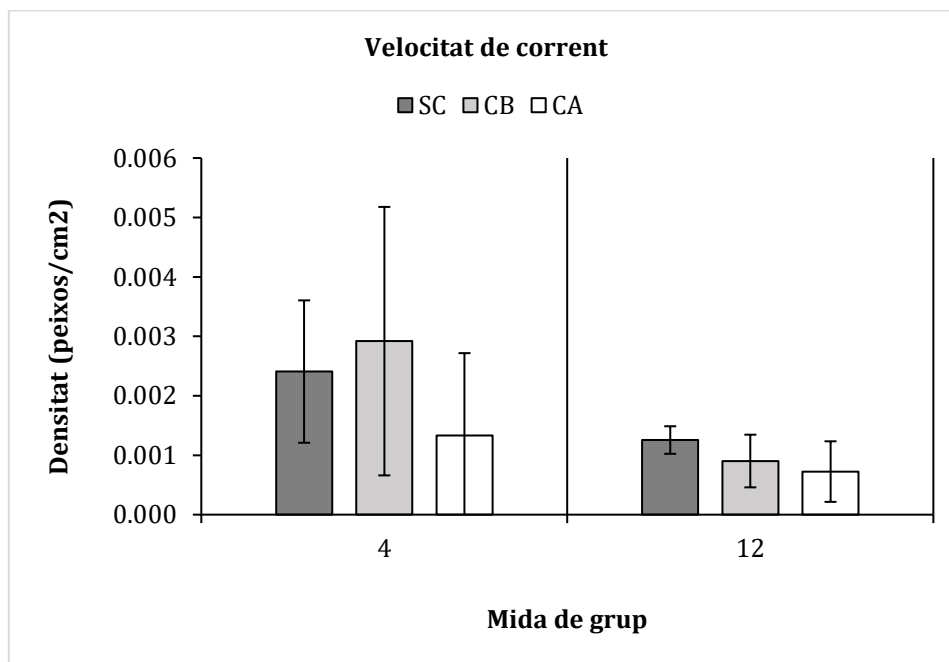


Figura 6.11. Valors mitjans de la densitat en neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

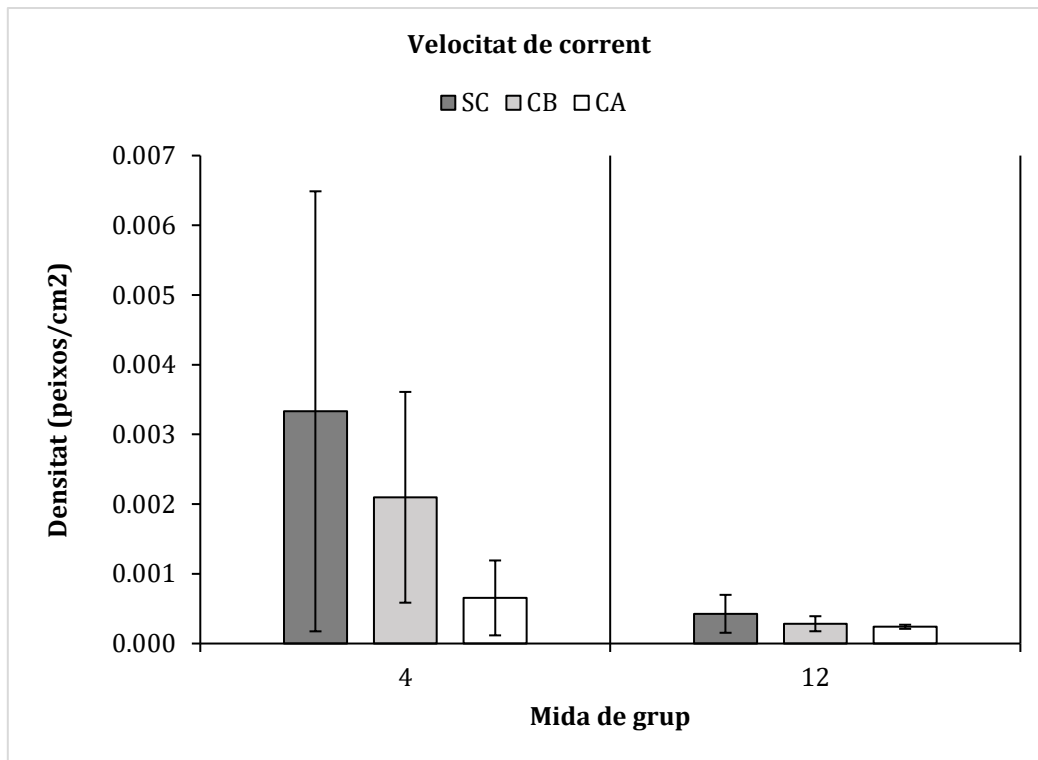


Figura 6.12. Valors mitjans de la densitat en peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Les proves post hoc (Tukey) van mostrar diferències significatives de la densitat grupal entre corrent alt i no corrent ($p < .001$), i corrents alt i baix ($p = .001$), sent la densitat grupal més baixa amb velocitat de corrent alta. A la taula 6.5 es mostren els contrastos entre els diferents tractaments.

Taula 6.5. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable densitat de compactació.

Variable		<i>M</i>	Diferència de les mitjanes	<i>p</i>	IC95%
Velocitat de l'aigua	SC ^a	0.00186 ^a	0.0003 ^(a-b)	.363	[-0.0002, 0.0008]
	CB ^b	0.00155 ^b	0.00112 ^(a-c)	< .001	[0.0006, 0.0016]
	CA ^c	0.000738 ^c	0.00081 ^(b-c)	.001	[0.0003, 0.0013]

Respecte a la circularitat del grup, de mitjana es més alta en els neons que en els peixos zebra ($M = .79, DT = .07$; i $M = .59, DT = .08$, respectivament). Amb una ANOVA factorial per als tres factors principals es van trobar diferències significatives entre les diferents espècies ($F(1, 204) = 42.74, p < .001, \eta^2 = .1$), les dues mides grupals ($F(1, 204) = 137.59, p < .001, \eta^2 = .322$), i també per a les diferents velocitats de corrent

($F(2, 204) = 7.71, p < .001, \eta^2 = .036$). També es van trobar diferències significatives en les interaccions espècie \times mida de grup ($F(1, 204) = 21.08, p < .001, \eta^2 = .049$). L'anàlisi dels efectes simples va mostrar que hi havia diferències estadísticament significatives entre els dos grups de neons ($F(1, 106) = 82.1, p < .001, \eta^2 = .436$), i també en els dos grups de peixos zebra ($F(1, 106) = 50.1, p < .001, \eta^2 = .321$), però el grup de 4 neons perdia més circularitat quan hi havia corrent d'aigua que en el grup de 12 (veure Figura 6.13), i en els peixos zebra el grup de 4 mantenen una circularitat baixa, en canvi el grup de 12 individus té la circularitat més elevada amb corrent baix (veure Figura 6.14).

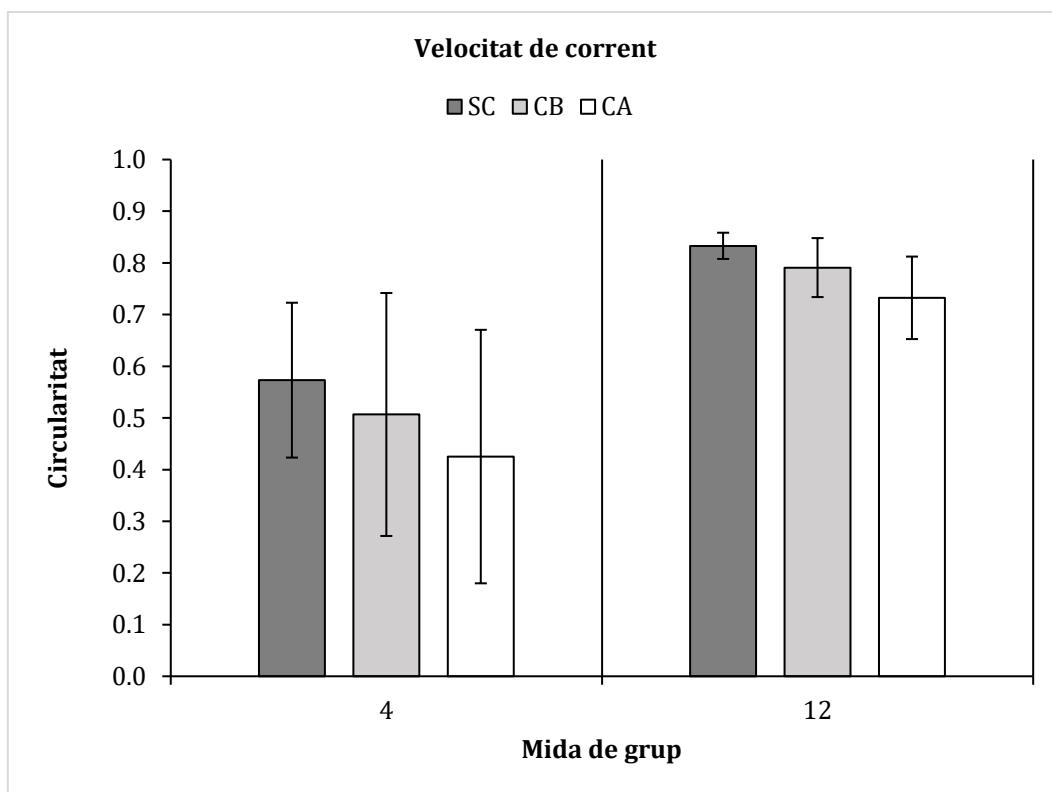


Figura 6.13. Valors mitjans de la circularitat mitjana en neons segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Les proves post hoc (Tukey) van mostrar diferències significatives de la circularitat entre corrent alt i no corrent ($p < .001$), sent el grup més circular amb absència de corrent d'aigua. A la taula 6.6 es mostren els contrastos entre els diferents tractaments.

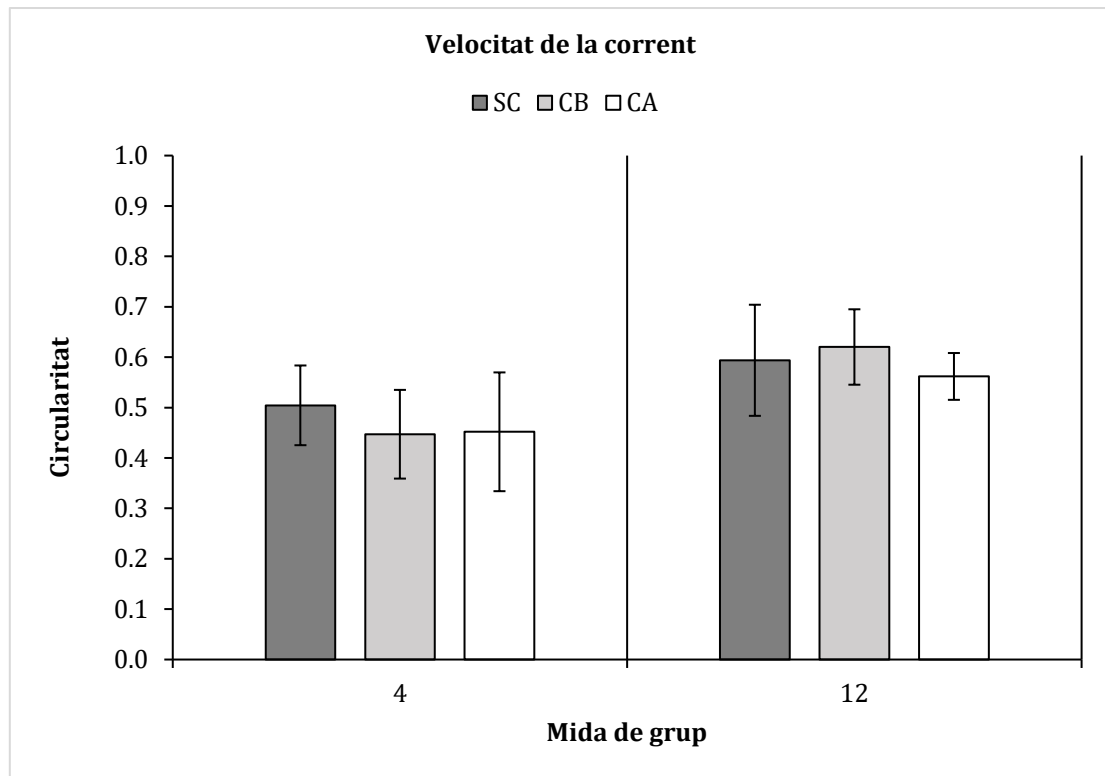


Figura 6.14. Valors mitjans de la circularitat mitjana en peixos zebra segons absència de corrent d'aigua (barres de color gris fosc), amb corrent baix (barres de color gris clar) i amb corrent alt (barres de color blanc), per a un grup de 4 individus (panell de l'esquerra) i per a un grup de 12 individus (panell de la dreta). Les barres d'error mostren l'interval de confiança al 95%.

Taula 6.6. Resultats de les proves a posteriori (Tukey), per a la variable circularitat.

Variable		<i>M</i>	Diferència de les mitjanes	<i>p</i>	IC95%
Velocitat de l'aigua	SC ^a	.626 ^a	0.0349 ^(a-b)	.467	[-.035, .105]
	CB ^b	.591 ^b	0.0833 ^(a-c)	.0015	[.013, .153]
	CA ^c	.543 ^c	0.0484 ^(b-c)	.234	[-.022, .118]

7 DISCUSSIÓ

L'objectiu principal d'aquesta recerca ha estat evidenciar i tractar de demostrar que les variacions en l'entorn i condicions ambientals poden modular el MCC dels peixos que formen bancs i tenir un efecte directe en les regles d'interacció entre els individus que conformen el grup. Per aconseguir-ho s'han dut a terme tres estudis diferents en condicions controlades de laboratori. Al primer estudi hem tractat de comprovar l'efecte que tenen les variacions en les dimensions de l'entorn, basant-nos en un estudi amb diferents mides del tanc experimental (Capítol 4). Al segon estudi ens hem centrat en els canvis que provoquen els cicles de llum i foscor utilitzant diferents mesures d'intensitat lumínica (Capítol 5). I a l'últim experiment hem fet variar la velocitat del corrent d'aigua per tal d'observar l'efecte del flux (Capítol 6).

7.1 Efecte de la mida del tanc

Els resultats obtinguts en aquest experiment recolzen altres estudis en el que s'observa que el MCC dels neons negres i els peixos zebra es comporten de manera diferent. D'una banda obtenim que els tetra neó negres són animals que formen bancs amb un elevat grau de cohesió i polarització i, per tant, podríem anomenar que aquests grups són més tipus *school*; i, d'altra banda, els peixos zebra formen bancs més dispersos i amb menor alineació i, per tant, són més tipus *shoal* (Gimeno et al., 2016; Gimeno Rosell, 2018; Quera et al., 2013, 2019). Les variacions entre les distàncies interindividuals dels peixos zebra també foren més altes que en el cas dels neons, la qual cosa indica que el grup tenia una major probabilitat de dividir-se; per contra, en el cas de neons, els resultats són relativament baixos, així que fou més probable que el grup es mantingués junt. La circularitat dels neons també va ser relativament més alta que la dels peixos zebra, potser perquè la forma que tenen de moure's els neons és més homogènia; en canvi, els peixos zebra solen adoptar

formacions més fusiformes (allargades en comptes de rodones). No es van veure diferències en la densitat de compactació entre les dues espècies.

La mida del grup també va aportar informació interessant. Es va observar que els grups de 5 individus estaven més polaritzats que els de 10 individus en el cas dels peixos zebra, però en el cas dels neons no es van observar diferències en l'alineació segons la mida de grup. Algunes evidències mostren que els nivells de polarització augmenten amb la mida del grup, sempre que no hi hagi cap altre factor extern com ara el risc de ser depredat, les fonts d'aliment o el corrent d'aigua (Hoare et al., 2004). No obstant, Quera et al. (2019) observen que la polarització disminueix amb la mida del grup, tant en peixos zebra com en neons, i que la variabilitat de la polarització és més accentuada en el cas dels peixos zebra que en els neons. Soria et al. (2007), en un estudi comparatiu entre dues espècies de peixos, una catalogada com a espècie gregària obligatòria (*Selar cumenophthalmus*) i l'altra com a espècie gregària facultativa (*Kuhlia mugil*) (veure apartat 1.1 per a recordar aquests termes), observa que si bé en el primer cas formen un banc de peixos tipus *school* que mostra un augment de la coordinació quan la mida del grup és més gran, en el segon cas la polarització disminueix amb la mida del grup, perquè els grups que solen formar en la naturalesa són grups reduïts i de tipus *shoal*. D'altra banda, els grups petits tenen una major probabilitat de ser grups "familiars", és a dir, al ser un nombre d'individus menor els peixos tenen una capacitat de reconeixement més alta entre ells (Griffiths i Magurran, 1997a). Posteriorment s'ha observat que els grups "familiars" en guppys (*Poecilia reticulata*) són capaços de sincronitzar-se millor que aquells grups que no són familiars (Davis et al., 2017). D'altra banda, Delcourt i Poncin (2012) expliquen que els paràmetres locals i globals poden ser sensiblement diferents depenent de la mida del grup. Com a exemple, expliquen que, grups petits tenen un nivell de polarització local similar al nivell de polarització global (veure apartat 1.1). En canvi, grups grans tenen un nivell de polarització global relativament menor al nivell de polarització local. Aquest fet podria explicar perquè vam trobar nivells de polarització més alts quan el grup d'individus era menor.

En el cas dels peixos zebra, les distàncies al veí més proper (NND) i les distàncies interindividuals (IID) foren més altes en els grups de 5 individus que en els de 10,

és a dir, el grup petit estava més dispers. Aquests resultats no concorden amb estudis anteriors (Gimeno et al., 2016; Quera et al., 2013, 2019). Els nostres resultats es podrien veure afectats per la presència d'algun peix *outlier*, és a dir, un peix que estigués allunyat a la resta del grup, bé per ser fenotípicament diferent (Cattelan i Griggio, 2018; Kaeuffer et al., 2012; Krause et al., 1996), o per tenir alguna malaltia o paràsit que no es va detectar en el moment del procediment experimental (Barber et al., 1998, 2017; Demandt et al., 2020). Les evidències també mostren que els bancs de peixos dels zebra són més del tipus *shoal*. S'ha de tenir en compte, a més a més, que els peixos zebra, depenent de les condicions del medi, poden ser més territorials (Martins i Bhat, 2014; Pritchard et al., 2001; Shelton et al., 2020; Spence et al., 2008; Suriyampola et al., 2016). Per exemple, la territorialitat és un element que augmenta la agressió dels individus, que provoca que els peixos es dispersin de manera més evident (Martins i Bhat, 2014; Valdimarsson i Metcalfe, 2001). Normalment la territorialitat és un mecanisme que sorgeix per l'efecte combinat d'uns nivells baixos de depredació i escassos recursos, de tal manera que en aquest cas, el cost de desplaçar-se en grup és major que els beneficis (Kasumyan i Pavlov, 2018). També, la proporció entre mascles i femelles podria afectar al manteniment del banc de peixos (Ghoshal i Bhat, 2021). En el cas dels peixos zebra, Spence i Smith (2005) van observar que quan hi havia més densitat de mascles, els nivells d'agressió augmentaven, i ja hem explicat que els nivells alts d'agressió provoquen la disgregació del grup.

En els neons no es van observar diferències en el NND dels grups de 5 i 10, però sí en les distàncies interindividuales, contràriament als peixos zebra: quan més individus hi havia al grup, majors eren les distàncies entre ells. Els resultats són semblants pel que respecta a la densitat del grup, que és més alta quan menor és el nombre d'individus. Totes aquestes dades indiquen que el grup de 5 individus es desplaçava de manera més cohesionada. Quera et al. (2019) també observen la tendència dels grups grans a perdre cohesió, en comparació amb els grups petits, tant en neons com en zebres. De la mateixa manera que en el cas de la polarització, les diferències entre paràmetres locals i globals es veu més afectada en grups grans que en grups petits. Això explicaria perquè en el cas dels neons, es troben diferències significatives en les IID, que comprenen les distàncies entre tots els individus del

grup, i no en les NND, que només tenen en compte les distàncies a l'individu més proper. Tanmateix, s'haurien d'analitzar aquestes dades amb més profunditat, perquè es podria donar el cas que els neons, en grups grans, com en aquest cas, en grups de 10 individus o més, poden tenir la tendència a formar subgrups (fissió-fusió), la qual cosa també podria explicar el motiu perquè no es van trobar diferències en NND i sí en IID, però s'hauria de fer un estudi a banda per poder avalar aquestes afirmacions.

Referent a la circularitat, observem que aquesta fou més alta en els neons que en els peixos zebra. Aquest resultat està d'acord amb Gimeno et al. (2016), que observen una formació més circular en neons i una formació més fusiforme en zebres, sent la formació fusiforme provocada probablement per individus amb conductes exploratòries i baix nivell d'alineament. D'altra banda, els grups petits també tendien a ser més circulars, segurament pel fet de que un banc de peixos tendeix a redistribuir-se segons el nombre d'animals (Shelton et al., 2015a; Suriyampola et al., 2022). Potser una posició més circular suposa tenir millor perspectiva dels estímuls que poden venir del exterior i la informació es pot transmetre més ràpidament que en una formació fusiforme.

Respecte a l'efecte de la mida del tanc sobre el MCC, d'acord amb les nostres hipòtesis, la polarització es va veure afectada tant en el grup dels zebra com en els dels neons. La polarització era més alta en el tanc gran que en el petit, el que concorda amb alguns estudis que mostren que els peixos tendeixen a alinear-se quan no són capaços de veure més enllà d'un espai finit (Sovrano et al., 2005). Quan l'espai es més ampli, els individus tenen més dificultat per percebre els depredadors que estan més lluny del seu camp de visió, per tant, han d'estar més a l'aguait per tal de ser capaços de detectar a temps qualsevol perill; això explicaria l'augment de la polarització en el tanc gran, tot i que Shelton et al. (2015) no van trobar diferències en quant a la coordinació, però sí referents a la cohesió del grup, és a dir, els animals mantenien més distàncies entre ells quan el tanc era gran.

Encara que esperàvem que hi hagués més cohesió amb una mida de tanc més gran, no vam detectar cap diferència ni en NND ni en IID. Tanmateix, vam observar un

augment de les distàncies entre els individus amb el pas dels dies, tant a les IID com a les NND. Això es podria explicar per un procés d'habitació al nou tanc. En alguns estudis s'observa que els peixos són més porucs en habitats que no coneixen (Spence et al., 2006). El primer dia els peixos mantienien un nivell de cohesió més alt que l'últim, fent que la variància entre les dades d'un mateix grup (per a cada espècie i mida de grup) fos més elevada segons anaven passant els dies. Tenint en compte aquest procés d'habitació i que els peixos se sentien més segurs al no detectar cap perill (ni visualment, ni detectant rastre de feromones de depredadors), aquests resultats es poden deure a la variabilitat de les distàncies entre els dies, amb una tendència del grup a disgregar-se en absència d'altres estímuls.

Si tenim en compte només els 5 primers dies, sí que observem diferències en les distàncies segons la mida del tanc en els peixos zebra, que es mantienien de manera més separada amb el tanc gran. Aquests resultats són similars als trobats per Shelton et al. (2015), segons els quals les distàncies entre els individus tendien a augmentar per tal d'ajustar-se a la mida del tanc. No obstant, Miller i Gerlai (2007) van obtenir que en espai oberts els peixos zebra tendien a augmentar la cohesió perquè estaven més exposats a depredadors aeris.

D'altra banda i al contrari del que nosaltres esperàvem, vam observar diferències en la densitat del grup en neons quan augmentàvem la mida del tanc, però no passava el mateix amb els peixos zebra. Amb una densitat alta la informació es pot transmetre dins del grup de manera més ràpida (Shelton et al., 2015a); per contra, disminueix l'avantatge de tenir un rang de visibilitat més ampli i ser capaç de detectar un perill amb més rapidesa (Pita i Fernández-Juricic, 2019; Rountree i Sedberry, 2009). En el nostre estudi, el fet que els neons tinguessin una menor densitat en el tanc més gran es podia deure a que les dimensions del tanc els permetien augmentar el seu rang de visió. Tot i que els peixos zebra van seguir la mateixa tendència, no es van observar diferències significatives segons la mida del tanc.

Per últim, la circularitat va disminuir considerablement en el tanc gran, però només en els peixos zebra. Tot sembla indicar que la circularitat es perd depenent de les

conductes exploratòries dels individus (Gimeno et al., 2016; Gimeno Rosell, 2018) i que la mida del tanc gran provoca que es produeixin més conductes d'aquestes característiques amb el peix zebra.

En resum, podem dir que els bancs de peixos neons mostren un comportament de tipus *school*, mantenint una formació bastant robusta en comparació amb la dels peixos zebra, que és més sensible als canvis físics i socials de l'entorn, encara que en els neons també s'observen diferències quan es modifica la mida del grup i la mida del tanc, sobretot en l'alineació del grup i principalment en la densitat, on es produeix el canvi més accentuat arribant a ser menor que en el cas dels peixos zebra amb el tanc gran. A excepció de la densitat, en neons totes les variables es van mantenir per damunt dels nivells dels peixos zebra. D'altra banda, d'acord amb les nostres hipòtesis, es va observar una major variabilitat en els resultats del peixos zebra si tenim en compte l'efecte de la mida del tanc. La cohesió del grup en cap de les dues espècies es va veure afectada tampoc per la mida del tanc, encara que va variar en el transcurs dels dies. Aquesta suposició ens fa pensar que s'hauria d'avaluar millor l'impacte que té el pas de temps en aquests tipus d'experiments, doncs podria afavorir l'habitució i l'aprenentatge dels subjectes experimentals i, en conseqüència, tenir un efecte important en mesures com la cohesió.

L'objectiu d'aquest estudi era demostrar que els canvis en les dimensions de l'entorn poden afectar als patrons de moviments d'un banc de peixos i que aquestes variacions poden ser diferents segons l'espècie d'estudi, de tal manera que, a banda d'estudiar l'efecte directe d'aquesta condició ambiental, tinguéssim també un estudi comparatiu entre dues espècies d'aigua dolça diferents.

Els resultats assolits mostren que, en les dues espècies d'estudi, aquestes variacions en les dimensions de l'entorn tenen un efecte directe en els nivells d'alineament i en la forma i estructura del grup, però no pas en els nivells de cohesió del grup. Aquests resultats apunten que el nivell de percepció de perill és diferent en hàbitats amb espais més oberts o tancats (Buske i Gerlai, 2011; Miller i Gerlai, 2007; Spence et al., 2006), ja que la configuració del MCC fou distinta en el tanc gran i en el petit. Els animals tendeixen a alinear-se més en espais oberts, augmenten l'àrea ocupada

possiblement per tal d'expandir el camp de visió o disminuir la densitat del grup; per contra, la circularitat augmenta de tal manera que els peixos poden englobar un espai més gran, sense tenir que perdre la cohesió del grup (Pita i Fernández-Juricic, 2019; Rountree i Sedberry, 2009). Aquesta estratègia és útil perquè fa que les probabilitats de detectar un estímul a temps, bé sigui la presència d'un depredador o una nova font d'aliment, augmentin notablement i, a la vegada, la informació que rep un individu pugui transmetre's de manera més ràpida en el grup quan adopta la formació de tipus *school*. Per contra, en una zona més delimitada on els peixos són capaços de detectar el que els envolta i, per tant, poden tenir major seguretat, els patrons de moviment tendeixen a estar més desorganitzats ja que les condicions del medi són les propícies perquè els moviments siguin de caràcter més individualista i, per tant, es mouen en formacions de tipus *shoal*. En aquest tipus de formacions, el banc de peixos es manté cohesionat, però la polarització global disminueix (Delcourt i Poncin, 2012). D'aquesta manera, si un peix detecta alguna pertorbació en l'ambient, el grup pot canviar d'una formació de tipus *shoal* a una tipus *school* ràpidament (Breder, 1959).

A més, els nostres resultats apunten que, si bé variacions en l'ambient com la mida del tanc, que en la naturalesa es podria veure representada com una alteració en els límits dels hàbitats ocupats per aquestes espècies, afecten al MCC de les dues espècies estudiades, aquestes afectacions no actuen per igual en cadascuna d'elles. En el cas dels neons, l'estratègia adquirida amb l'augment de la mida del tanc fou una reducció de la densitat grupal, possiblement per un augment del camp de visió; tot i que amb aquesta formació es perd temps de reacció davant un perill, l'avantatge és que aquest pot ser detectat de manera més ràpida (Shelton et al., 2015a). En canvi, en un tanc gran els peixos zebra no modifiquen la densitat però sí la circularitat del grup i les formacions són més de caràcter fusiforme. Aquest tret podria indicar que els peixos zebra augmenten les conductes exploratòries en espai més oberts, per cerca de noves fonts d'aliments, per exemple, en hàbitats més espaiosos o amb una major altura de la columna d'aigua (Gimeno et al., 2016; Gimeno et al., 2018). D'altra banda, els neons mantenen una formació més circular independentment de la mida del tanc.

Els nivells de coordinació del grup depenen en gran mesura de la distància a la que es trobi el veí més proper, de tal manera que davant un canvi direccional brusca, l'individu sigui capaç de seguir el moviment grupal. No obstant, l'àrea ocupada pel grup sencer no es va veure modificada depenent de la mida del tanc, en ninguna de les espècies d'estudi, possiblement perquè l'espai disponible era suficientment gran per tal es poguessin mantenir les distàncies adequades entre individus. Per tant, podem suposar que les diferències entre els efectes de les variables que s'han manipulat no es deuen tant a una constricció física sinó a altres condicionants com la percepció del perill o la cerca d'aliment o de refugi.

La major part dels estudis d'aquestes característiques es centren en l'efecte de les variacions en una única espècie d'estudi. El nostre estudi indica que quan s'estudia l'efecte de l'entorn físic en les interaccions grupals s'ha de tenir en compte el factor espècie com a determinant. Aquest fet pot provocar que estudis de les mateixes característiques donin resultats tan dispars en espècies diferents si no tenim en compte que l'hàbitat d'origen de cadascuna d'elles pot determinar la predisposició a adoptar una estratègia o una altra en funció dels requeriments que els hi hagi imposat la selecció natural per a cadascuna d'elles.

La dificultat principal d'aquest estudi es va deure a que les variables dependents que mesuren el MCC del banc de peixos van variar al llarg dels dies i no tinguérem en compte el factor temps com a possible variable intragrup. Aquest fet indicaria que els peixos solen utilitzar una estratègia diferent segons el nivell de coneixement del medi que els envolta (Spence et al., 2006), és a dir, en zones inhòspites els peixos tendiran a augmentar la cohesió del grup i l'alineament entre individus; en canvi, en zones habituals on tenen un cert coneixement de l'hàbitat que els envolta serien capaços de modular el moviment grupal en funció de factors com, per exemple, la quantitat o el tipus de depredadors, les zones de farratge, les espècies competidores, etc. Això ens indicaria que els peixos són capaços de processar la informació que reben de l'entorn i tenir certa capacitat d'aprenentatge, per tal de poder modificar les seves conductes tan a nivell individual com a nivell grupal.

Les futures línies de recerca haurien d'estar enfocades en estudis de conducta grupal on es mesurin variables de l'entorn que poden afectar-la, per observar quin és el nivell de plasticitat del grup quan es modifiquen aquestes variables, i realitzar comparacions entre espècies que cohabitin en les mateixes zones. Sobretot seria important considerar zones on hi ha una forta pressió antropogènica que degrada i deteriora l'hàbitat, per estimar quina capacitat d'adaptació té cadascuna de les espècies, ja que el grau de modulació del MCC pot afectar a la seva capacitat de supervivència. D'aquesta manera, es podrien dissenyar estratègies de millora per evitar l'extinció d'algunes espècies aquàtiques.

7.2 Efecte de la intensitat lumínica

En primer lloc, les dades de polarització referents a espècie i mides grupals van mostrar resultats similars als obtinguts en l'experiment de l'efecte de la mida del tanc, de manera que els neons continuen tenint uns nivells de polarització més elevats que els peixos zebra i que en augmentar la mida del grup disminueixen els nivells de polarització. Tot i que els neons mostraren un nivell de polarització similar independentment de la mida del grup, en canvi en els peixos zebra la polarització sí que va disminuir considerablement en el grup de 12 individus. Això encaixa amb la hipòtesi de que els neons tenen un moviment més tipus *school* i els peixos zebra poden alternar una formació de *school* o *shoal* depenent d'algunes condicions de l'entorn, tal i com indiquen també altres estudis de característiques similars (Miller i Gerlai, 2012b; Quera et al., 2019).

De la mateixa manera que passava amb les mesures de distància entre individus a l'experiment anterior, aquestes distàncies foren més curtes en el cas dels neons que dels zebra, la qual cosa ens mostrava una cohesió més alta en la primera espècie. Contradictòriament, les distàncies entre el veí més proper (NND) disminuïen amb la mida del grup, ja que haguéssim esperat que passés el contrari (Gimeno et al., 2016; Quera et al., 2019). Però tal i com passava a l'experiment anterior amb els peixos zebra, podria explicar-se per la presència d'un individu *outlier*, que podria estar practicant una conducta exploratòria (Miller i Gerlai, 2011), o bé tenir alguna

alteració morfològica, malaltia i/o presència de paràsits (Barber et al., 1998, 2017; Kaeuffer et al., 2012). D'altra banda, no es van observar diferències significatives respecte les distàncies interindividuals (IID) segons mida de grup, de la mateixa manera que tampoc ho feren amb l'experiment sobre la mida del tanc. El motiu pel qual la NND variava segons el nombre d'individus que hi havia al grup i les IID no, es podria explicar en cas que els grups de 12 individus haguessin format subgrups; per exemple, hi ha evidències de que en grups nombrosos els peixos d'un mateix grup poden separar-se segons mides corporals dels individus o característiques fenotípiques (Bessa et al., 2021; Blakeslee et al., 2009; Ledesma i McRobert, 2008). Una altra consideració a tenir en compte són les conductes de lideratge que s'han observat en les dues espècies, tant en neons (Gimeno et al. 2018), com en peixos zebra (Collignon et al., 2019). Aquesta conducta pot provocar la ruptura parcial en grups grans on s'observa que alguns individus seguiran al "líder" i d'altres no ho faran.

En general, els resultats mostren també que l'àrea total ocupada (tenint en compte l'envolupant convexa) és més elevada en peixos zebra que en neons, i que el grup de 12 individus va ocupar més àrea també. Aquests resultats es poden explicar per les diferents estratègies que utilitzen cada espècie o per les diferents pressions selectives a les que estan sotmeses. Per exemple, si els peixos zebra tenen més pressió de depredadors aeris, potser és millor estratègia mantenir-se dispers i augmentar la visió perifèrica del grup (Litvak, 1993). En canvi, que els neons es mantinguin més units pot ser indicador de que tenen més pressió selectiva de depredadors aquàtics com cocodrils o peixos piscívors (Axelsen et al., 2011).

A l'igual que ens hem trobat en l'experiment anterior, la circularitat és més elevada en els neons que en els zebra, perquè el moviment grupal d'aquestes dues espècies és diferent (Gimeno et al., 2016; Gimeno Rosell, 2018).

Aquestes dades sobre els efectes dels factors espècie i mida de grup concorden amb els resultats anteriors obtinguts en l'experiment de la mida del tanc. Però, què ocorre quan modifiquem la intensitat lumínica que arriba fins a la superfície del tanc?

D'acord amb altres estudis que s'han fet mesurant aquesta variable, la intensitat lumínica afecta de manera directa als peixos tant a nivell individual, com per exemple, si hi ha un efecte directe en el creixement dels peixos o la capacitat reproductiva (Boeuf i le Bail, 1999), com a nivell grupal (Glass et al., 1986; McCartt et al., 1997; Miyazaki et al., 2000; Ryer i Olla, 1998; Sebesta et al., 2018; Torisawa et al., 2007). No obstant, aquests estudis s'han centrat més en variables com el temps que passa el grup unit o com les NND. D'altra banda, no hem trobat molts estudis empírics en la literatura sobre l'efecte de la intensitat lumínica en les variables que quantifiquen el grau de coordinació del banc de peixos. Per exemple, la variable més comunament utilitzada per mesurar la coordinació del grup i, per tant, de discernir entre si el grup es mou en formació de *school* o de *shoal*, és el nivell de polarització. En un estudi amb peix espinós (*Gasterosteus aculeatus*), Ginnaw et al. (2020) varen tenir en consideració aquesta variable i observaren que la coordinació disminueix de manera proporcional als nivells d'intensitat lumínica o, el que és el mateix, que els nivells de polarització són més baixos en absència de llum. En el nostre cas no va ser així, ja que l'efecte principal del factor intensitat lumínica ens va revelar que, en termes generals, els peixos tendien a augmentar la seva polarització amb intensitats lumíniques baixes, contràriament al que podíem pensar. Tanmateix, al nostre experiment no es va poder gravar amb condicions d'obscuritat absoluta perquè no teníem els mitjans per fer-ho, de tal manera que tot i que en condicions de baixa intensitat lumínica el luxímetre no va ser capaç de detectar cap rastre de llum, visualment nosaltres sí que fórem capaços de fer-ho i si nosaltres teníem aquesta capacitat, possiblement els peixos també. Una altra consideració que hauríem de tenir en compte es si, en aquestes espècies en concret, la pèrdua de visibilitat provoca que la línia lateral ocupi el rol principal en el MCC. Hi ha estudis que afirmen que la línia lateral té més a veure amb detectar la posició relativa dels veïns més propers per tal d'evitar col·lisions (Mekdara et al., 2018, 2021; Montgomery et al., 1997; Partridge i Pitcher, 1980). Llavors, estaríem parlant de que aquest mecanisme sensorial podria intensificar-se per la falta de visió, o ens podríem replantejar la qüestió des d'un altre punt de vista: podrien les condicions de bona visibilitat actuar com a emmascarament de la informació que reben de la línia lateral i en conseqüència, disminuir els nivells de polarització?

D'altra banda, algunes investigacions afirmen que els depredadors augmenten la seva activitat quan clareja i a la caiguda de la nit (Gerking, 1994; Pavlov i Kasumyan, 2000). Durant aquests períodes del dia la intensitat lumínica que arriba del sol és escassa però no es tracta de la foscor de la nit. Si durant aquestes primeres i últimes hores de sol els peixos són més vulnerables a l'atac dels depredadors, una de les possibles solucions antipredatòries seria augmentar els nivells de polarització. Si el grup està ben coordinat en formació de *school*, la informació es transmet més ràpidament i les possibilitats d'èxit del grup augmenten (Couzin et al., 2006; Miller i Gerlai, 2012b; Morrow, 1948; Pavlov i Kasumyan, 2000; Pitcher, 1998). Si els patrons horaris que ocorren a la natura afecten el MCC dels peixos, podríem afirmar que aquest es regeix per un ritme circadiari? I que el *zeitgeber* principal és la llum? Llençar aquestes afirmacions és bastant arriscat ja que si bé és cert que en alguns casos s'esdevé aquest cicle horari, hem de tenir en compte una sèrie de factors externs i no només les hores diürnes. També s'ha de valorar si existeixen interaccions entre diferents factors per activar aquest ritme circadiari, en cas que fos així. S'haurien de dur a terme estudis de caràcter genètic per poder fer aquestes comprovacions.

D'altra banda, Paciorek i McRobert (2012) troben algunes evidències que podrien apuntar a un possible cicle circadiari en el seu estudi amb peixos zebra, però tampoc observen una disgregació total del grup a cap franja horària. En canvi, sí que observen una variació segons diferents patrons de llum. Malauradament, en un estudi posterior, observen que els patrons horaris eren diferents, en el sentit que la franja horària en la que el grup es mantenia més unit no concordava amb la del estudi anterior (Paciorek i McRobert, 2013). Aquestes diferències, segons els mateixos autors, es podrien explicar perquè la metodologia emprada en ambdós casos fou diferent. Una altra consideració a tenir en compte és el tipus de subjectes experimentals. En els dos casos especifiquen que foren peixos zebra adults *wild type* provinents del mateix proveïdor, però no diuen si van fer servir els mateixos espècimens que a l'experiment anterior; la variabilitat genètica i de personalitat també podria ser un factor a tenir en compte o, si aquests mateixos animals s'havien fet servir en experiments anteriors, caldria considerar el possible entrenament, aprenentatge o habituació.

Alguns estudis empírics han observat que la cohesió del banc de peixos disminueix en condicions de foscor o amb aigua tèrbola, perquè la falta de visibilitat provoca que els peixos tinguin més dificultats per trobar als altres integrants del grup (Chamberlain i Ioannou, 2019; Pitcher i Turner, 1986). En canvi, en aquest estudi no es va observar cap diferència significativa en les mesures de cohesió del grup en funció de la lluminositat, tot i que s'esperava que les distàncies fossin més elevades en condicions de baixa lluminositat perquè els individus tindrien més dificultats per trobar la posició dels altres. Per exemple, Ginnaw et al. (2020) van observar la tendència a augmentar les NND en condicions de baixa lluminositat, tot i que les condicions del seu experiment eren llum/foscor i per gravar als animals en condicions de foscor feren servir llum infraroja, que no era percebuda pels peixos. Que en el nostre cas no augmentessin les NND ni les IID en condicions de baixa intensitat lumínica podria indicar que els peixos encara no havien perdut tota la capacitat per percebre visualment a la resta d'integrants, i per tant, les distàncies entre els individus podrien haver-se mantingut intactes.

D'altra banda i segons el que es va observar a l'experiment anterior, els resultats apuntaven a que les mesures de distància i la polarització dels peixos zebra i els neons eren molt diferents, és a dir, distàncies més curtes i polarització més alta en el cas dels neons. No obstant, observarem que en el grup de 4 individus els peixos zebra ocupaven una àrea més elevada quan la intensitat lumínica era alta i, en canvi, l'àrea va disminuir considerablement quan la intensitat lumínica era baixa, arribant a valors similars als dels neons. És evident que l'àrea ocupada tendirà a ser més elevada amb l'augment del nombre d'individus dintre del grup, però esperàvem trobar que els peixos zebra ocuparien una àrea més elevada que els neons, ja que els peixos zebra tendeixen a separar-se més i aquest fet provoca que l'àrea de l'envolupant convexa augmenti. Tanmateix, quan disminuïa la intensitat de llum, en el grup de 4 peixos zebra els valors s'igualaren als dels neons. Un dels motius podria ser que els peixos zebra fossin més sensibles als canvis en l'ambient i adoptessin diferents estratègies segons el context ecològic. Les aus depredadores solen atacar en períodes diürns i, per tant, això podria provocar que augmentés l'àrea i disminuís la densitat del grup, fent que la capacitat dels depredadores aeris de detectar les preses sigui menor, degut a l'efecte de la visió plana (Litvak, 1993). Les aus

piscívores presenten visió estereoscòpica, que és aquella en la que el cervell és capaç de percebre una imatge tridimensional per la superposició i el processament de dues imatges en 2D (Julesz, 1986); quan hi ha una incapacitat per captar les imatges tridimensionals, es diu que presenten visió plana i, en conseqüència, no els és possible detectar la profunditat i el relleu de les imatges, el que es tradueix en una major probabilitat de fracàs en l'atac als peixos. En canvi, a la nit, el tipus de depredadors pot canviar i ser més de caràcter aquàtic; per tant, augmentar la densitat i disminuir l'àrea ocupada permet al grup reaccionar més ràpidament davant l'atac d'un depredador d'aquestes característiques. Aquesta hipòtesi quadraria amb els resultats obtinguts referents a la densitat grupal, ja que la densitat va augmentar en el grup de 4 individus amb intensitat lumínica baixa; per contra, en els grups de 12 individus la densitat augmentava amb intensitat lumínica alta. A major nombre d'individus també es poden repartir més fàcilment per tota la columna d'aigua i aprofitar aquests espais pot afavorir l'efecte de la visió plana de les aus, que com bé hem dit, solen ser depredadors diürns.

L'última mesura que férem servir fou la circularitat, que, tal i com hem explicat abans, va mostrar que els grups de neons tenien més circularitat que els peixos zebra i els grups de 12 individus (independentment de la espècie) en tenien més que els de 4. Però com afecta la intensitat lumínica a la circularitat del grup? No es va observar cap efecte principal de la intensitat lumínica sobre el MCC però en canvi sí que va afectar de manera diferent segons l'espècie seleccionada i la mida del grup.

En el primer cas, la diferència de circularitat entre les dues espècies fou més elevada amb intensitat lumínica alta que amb intensitat baixa. Això podria significar que els peixos zebra poden tendir a una formació més circular quan les condicions de lluminositat no són favorables.

En el segon cas, la diferència més elevada fou amb intensitat lumínica baixa, entre els grups de 4 i 12 individus. Un grup nombrós d'individus podria tenir més èxit amb una formació més circular, sent capaços d'arribar a observar més individus del grup al seu voltant.

En la majoria d'espècies, les formacions de bancs no són constants i varien en funció de les condicions de l'entorn. Un dels factors que sembla tenir un efecte més evident en l'agregació/disgregació del grup són els cicles de llum i foscor (Godin, 1981; Kavaliers, 1980; Krylov et al., 2021; Kujur et al., 2021; Paciorek i McRobert, 2012, 2013). El manteniment de la cohesió del grup depèn en gran mesura de la percepció visual dels veïns més propers que tinguin els individus (Glass et al., 1986; Miyazaki et al., 2000), doncs en molts casos, en absència de visibilitat, la línia lateral hi juga un paper molt important i pot contribuir a que el grup es mantingui unit (Mekdara et al., 2018, 2021; Montgomery et al., 1997; Partridge i Pitcher, 1980). Al nostre estudi preteníem observar l'efecte en el MCC de dues intensitats lumíniques diferents, però sense tenir en compte l'absència total de llum.

Els nostres resultats apunten que hi ha un efecte clar de les dues intensitats lumíniques emprades, que afecta a les dues espècies, però no de manera igualitària. Si bé els resultats són diferents als que cabria esperar segons les nostres hipòtesis inicials, la literatura actual referent al tema no s'hi posa d'acord tampoc, ja que depenent del tipus i característiques dels estudis, els resultats apunten teories diferents, com les comentades anteriorment

Primerament, pensàvem que la constricció de la visió entre els individus deguda a una baixa intensitat lumínica faria disminuir els nivells de cohesió i coordinació del grup; en canvi, l'alineament dels individus va ser més elevat quan la intensitat lumínica era menor, però la cohesió no es va veure afectada. Si la cohesió del grup no varia amb diferents intensitats lumíniques, perquè la sincronització i la forma i estructura del grup sí que ho fan quan disminueix la intensitat de la llum?

Una de les possibles raons és el paper de la línia lateral. Com hem explicat abans, la visió té més a veure amb mantenir les distàncies entre els individus i la línia lateral amb la sincronització del grup, tot i que amb alguns matisos, ja que aquests mecanismes sensorials actuen de manera més complexa. En condicions desfavorables de visibilitat, la línia lateral podria adquirir més importància que la visió, fet que contribuiria a un augment en la coordinació del grup. S'ha demostrat que quan algun mecanisme sensorial es veu minvat per algun condicionant, un altre

sentit s'intensifica i el compensa. Per exemple, en humans, en els individus cecs augmenta la seva capacitat auditiva (Nilsson i Schenkman, 2016). En el cas dels peixos, Partridge i Pitcher (1980), observaren que amb escassa visibilitat el grup es podia mantenir unit, però quan es combinava aquesta condició amb l'ablació de la línia lateral, els peixos no eren capaços de conèixer la posició relativa dels altres individus.

L'altra explicació de l'augment de la polarització quan disminueix la intensitat lumínica és que, a la naturalesa, la disminució de llum coincideix amb la caiguda del sol, moment on els depredadors augmenten la seva activitat (Gerking, 1994); en aquestes condicions, un grup ben coordinat podrà respondre millor davant un atac.

Curiosament, s'observa tant en peixos zebra com en neons que la densitat de compactació dels grups de 12 individus augmenta amb menys intensitat lumínica, quan són capaços d'apreciar millor els moviments dels veïns més propers. En canvi, en els grups de 4 individus passa just el contrari, possiblement perquè un grup reduït és més vulnerable davant un atac i mantenir-se allunyat és la forma més segura davant condicions de poca lluminositat. D'altra banda, la circularitat es va veure reduïda també en condicions de baixa intensitat lumínica excepte en el grup de 12 individus zebra. Una forma més circular permet que cada individu pugui percebre més individus al voltant i augmentar el temps de reacció. En canvi, en els grups amb pocs individus no és tan necessària aquesta circularitat. El grup de 12 neons va mantenir una circularitat molt elevada en les dues condicions.

La nostra aportació dona a entendre que la baixa intensitat lumínica pot causar en el grup la percepció d'un augment del risc davant el possible atac d'un depredador i, per aquest motiu, el grau de coordinació del grup es modifica, de la mateixa manera que ho fan la forma i estructura. Però no podem afirmar que el MCC dels peixos estigui definit per un ritme circadiari, doncs la franja horària en la que es va realitzar aquest procediment experimental fou sempre la mateixa.

Malgrat els nostres esforços, tampoc vàrem tenir els mitjans per gravar els grups en condicions d'obscuritat absoluta, que podrien haver aportat uns resultats més

robustos i clarificadors. Podríem establir la hipòtesi de que en condicions de foscor el MCC dels peixos canviaria bruscament, amb una disminució clara de la polarització. No obstant, probablement no es disgregaria per complet; altres estudis apunten que durant la nit els peixos se solen mantenir a una distància prudencial respecte als altres integrants del grup (Paciorek i Mcrobert, 2012, 2013) i, d'aquesta manera, a la matinada, quan hi ha un altre pic d'activitat depredadora, són capaços d'agregar-se de manera ràpida per tal de respondre a temps a qualsevol perill.

En el futur s'haurien de realitzar més estudis dels cicles diürns per estimar com afecten al MCC dels peixos. El problema real detectat durant aquesta recerca és que no hi ha una metodologia clara consensuada de com s'han de plantejar aquests tipus d'experiments. En primer lloc, s'haurien de revisar els principals problemes que generen aquests d'estudis per poder dissenyar un mètode que realment sigui suficientment robust i consistent per tal d'obtenir uns resultats els més extrapolables possible als que s'obtindrien en bancs de peixos en estat salvatge.

En resum, i amb tot el que s'ha exposat en aquest apartat, les conclusions a les que es van arribar són que els diferents factors de l'experiment actuen sobre les variables que corresponen a la cohesió, coordinació i estructura del MCC de les dues espècies. Els bancs de neons tenen un grau de cohesió i coordinació més elevat que els peixos zebra i l'estructura dels bancs de peixos (referida a l'àrea, densitat i circularitat dels peixos) és diferent en les dues espècies. Els peixos zebra tenen una variabilitat més accentuada en gairebé totes les variables que es van mesurar, i els canvis en l'entorn els afecten de manera més notòria. D'altra banda, aquests resultats apunten a que la coordinació i l'estructura del grup es veuen afectades directament pel factor principal de l'estudi, la intensitat lumínica, doncs els peixos tendeixen a alinear-se en condicions de poca visibilitat. En la natura, aquesta disminució de la visibilitat pot comportar un augment del risc de ser depredat, tot i que s'hauria d'estudiar amb més profunditat aquest augment del risc *versus* la capacitat dels individus per detectar visualment la resta del grup. S'haurien de portar a terme altres estudis de característiques similars per determinar si la intensitat lumínica és més un element que determina un període cíclic de formació-disgregació del banc de peixos o si, per contra, té una relació causal, és a dir, si

simplement és un element que constreny la percepció visual dels individus i impedeix el manteniment del grup.

7.3 Efecte de la velocitat del corrent d'aigua

Existeix una enorme controvèrsia en quant als estudis que s'han fet per observar els efectes de la velocitat de l'aigua en el MCC dels peixos. D'una banda tenim estudis que ens indiquen que el grup tendeix a augmentar els nivells de cohesió i coordinació en condicions amb corrent d'aigua (Allouche i Gaudin, 2001; de Bie et al., 2020; Burbano Lombana i Porfiri, 2022; Shelton et al., 2020); d'altra banda tenim estudis que suggereixen just el contrari (Garner, 1997; Hockley, Wilson, Brew, et al., 2014; Reynolds et al., 2019; Sneddon et al., 2006; Suriyampola et al., 2017); però també hi ha d'altres en els que els valors de les variables del MCC no es veuen afectats pel flux d'aigua (Nadler et al., 2018; Suriyampola et al., 2022). Els resultats del present estudi apunten que l'efecte de la velocitat del corrent d'aigua tendeix a emascarar la posició relativa de la resta d'integrants i, per tant, impedeix que el grup es mantingui en grups cohesionats i sincronitzats.

En primer lloc, s'observa una clara disminució de la polarització quan hi ha corrent d'aigua. Aquestes diferències són bastant evidents entre les tres condicions experimentals distintes, tot i que podríem arribar a pensar que l'opció més adequada per evitar el cost metabòlic és la de moure's amb una alineació alta i amb reotaxis negativa (Hemelrijk et al., 2015; Liao, 2002; Weihs, 1973), és a dir, a favor del corrent. No obstant, s'han de valorar altres opcions que hagin pogut interferir en les nostres prediccions. Per exemple, les turbulències creades pel corrent d'aigua poden alterar els sistemes sensorials encarregats de mantenir el banc de peixos de tal manera que no siguin capaços de reconèixer la posició relativa dels veïns més propers i facin disminuir la seva capacitat de reacció (Mogdans i Bleckmann, 2012). El tipus de corrent també podria alterar aquestes capacitats; és a dir, si el flux d'aigua és continu o intermitent, les senyals químiques expressades pels individus poden no ser captades de la mateixa manera i, en qualsevol cas, la presència de corrent d'aigua pot provocar una reducció de la visibilitat dels individus (Reynolds

et al., 2019). També s'ha de tenir en compte el circuit d'aigua que, en el nostre cas és un circuit tancat, on el corrent generat per les bombes d'aigua xoca i crea vòrtexs que poden alterar els moviments en l'aigua; però en la majoria d'estudis existeix una entrada i sortida d'aigua constant en el tanc experimental, fent que el corrent d'aigua sigui més continu (Allouche i Gaudin, 2001; de Bie et al., 2020; Nadler et al., 2018; Reynolds et al., 2019). En qualsevol cas, i a l'igual que en la resta d'experiments que vam realitzar, la polarització va ser més alta en el cas dels neons que en el cas dels peixos zebra. I, a diferència dels altres dos experiments, en aquest cas sí que es va veure una disminució de la polarització segons s'augmentava el nombre d'individus, fet que concorda amb estudis de característiques similars (Gimeno et al., 2016; Gimeno Rosell, 2018; Quera et al., 2019). S'ha de tenir en compte també el rol de la línia lateral que, com ja hem comentat en apartats anteriors, té un paper important per a la sincronització del grup; al ser un òrgan que rep informació d'estímuls segons les variacions en les vibracions de l'aigua, el corrent d'aigua pot interferir en la detecció dels neuromasts de la línia lateral (Larsson, 2009) i, per tant, aquest fet podria explicar perquè ens trobarem nivells de polarització molt baixos quan la velocitat del corrent d'aigua augmentava.

Pel que fa a les mesures de cohesió, tant les IIDs com les NNDs mostraren que existia una tendència dels grups a disgregar-se en condicions de velocitat d'aigua més elevades, respecte a les condicions de no corrent d'aigua i corrent baix. Aquests resultats contradiuen estudis anteriors que observen que les distàncies entre individus tendeixen a disminuir quan augmenta la velocitat de l'aigua per tal de millorar la seva capacitat hidrodinàmica (Hemelrijk et al., 2015; Pavlov i Kasumyan, 2000; Webb i Weihs, 1994; Weihs, 1973), doncs mantenir-se molt separats els podria ocasionar un cost extra d'energia.

Una de les possibles explicacions dels nivells baixos d'IID, NND i també de polarització en ambients on hi ha més corrent d'aigua podria trobar-se en l'escassa visibilitat que produeixen les ondulacions del moviment de l'aigua (Burbano Lombana i Porfiri, 2022; Sneddon et al., 2006), les disrupcions en la captació de les senyals químiques (Reynolds et al., 2019) i l'esforç que suposa mantenir la posició relativa del cos en reotaxis positiva (de Bie et al., 2020). És a dir, la presa de decisions

per al manteniment de la cohesió i alineació del grup es podria veure modificada, doncs en condicions on no hi ha aquesta pressió selectiva els individus poden tenir més temps de reacció davant els estímuls dels altres peixos i, en canvi, l'esforç físic que suposa mantenir-se nedant a contracorrent podria provocar que aquest temps de reacció disminuís considerablement, fet que produiria que el grup no es pogués mantenir cohesionat (Liao, 2007). D'altra banda, existeixen altres factors que, combinats amb la velocitat del corrent d'aigua, podrien afectar als valors d'aquestes variables. Per exemple, Reynolds et al. (2019), al seu estudi amb guppys (*Poecilia reticulata*), observaren que, segons el tipus de moviment d'aigua, els peixos es movien de manera més separada o no, i aquesta variable estava relacionada amb la prevalença d'un paràsit (*Gyrodactylus sp.*) en el grup i la seva capacitat infectiva. En el nostre cas, es va observar un augment de la mortalitat els primers dies d'estudi; els paràsits són agents oportunistes que tendeixen a infectar els peixos quan aquests tenen nivells elevats d'estrès (Hansen et al., 2007) i moltes vegades l'investigador no és capaç de detectar la presència d'aquests paràsits fins que la malaltia no està en estat avançat i es comencen a veure els primers símptomes, encara que, en la majoria de casos, els peixos sí són capaços de detectar als individus infectats (Croft et al., 2011; Hockley, Wilson, Graham, et al., 2014). En cas d'haver-se produït una infecció parasitària, podria haver afectat els nostres resultats. S'hauria de realitzar un estudi posterior amb un elevat control sanitari en les colònies per tal de veure si obtindríem uns resultats diferents. Contradictòriament a estudis publicats anteriorment, no es van trobar diferències estadísticament significatives entre les distàncies al veí més proper en les dues espècies, en canvi sí que hi va haver aquesta diferència entre les distàncies interindividuals. En qualsevol cas, les IID dels 4 grups foren similars a excepció del grup de 12 neons on les distàncies es van veure reduïdes notablement. En general, quan el grup estava format per 12 individus les distàncies entre els veïns eren menys elevades que en el grup de 4 individus, possiblement perquè els grups petits tendeixen a ser més vulnerables a variacions estocàstiques en l'ambient (Leclerc i Detrain, 2018; Suriyampola et al., 2022).

D'altra banda, i analitzant l'estructura i la forma del grup, els nostres resultats mostraren diferències en l'àrea ocupada, la densitat i la circularitat dels bancs de peixos.

En primer lloc, l'àrea ocupada pels peixos zebra va ser més elevada que la dels neons; aquestes dades són fàcilment enteses pel fet que els peixos zebra tenen una mida corporal mitjana més elevada que la de neons. El mateix ocorre amb el nombre d'individus, doncs els grups de 12 individus van ocupar una àrea més elevada que els de 4. L'àrea ocupada també fou més elevada quan hi havia corrent d'aigua. Curiosament, ens trobàrem que l'àrea ocupada pels peixos zebra es va mantenir constant independentment de la condició del flux de l'aigua, en canvi els neons augmentaren la seva àrea total ocupada quan hi havia corrent, fins al punt que en la condició experimental de corrent alt, els valors de l'àrea ocupada arribaren a valors similars als que tenien els peixos zebra. Aquests resultats es podrien explicar pel tipus d'estratègia que utilitza cada espècie tal i com s'ha mostrat en els experiments anteriors. Analitzant el cas dels neons, ens trobem que el grup de 12 individus ocupa una àrea més elevada amb la condició experimental de corrent alt; aquestes dades no van ser les esperades, doncs amb condició de poca visibilitat el que s'esperava era que els individus del grup tendiren a ocupar una àrea més petita per tal de no perdre de vista als veïns més propers (Pita i Fernández-Juricic, 2019; Rountree i Sedberry, 2009). En canvi, els nostres resultats apunten que els neons decideixen expandir l'envolupant convexa quan hi ha corrent d'aigua. Però abans de precipitar-nos en les nostres conclusions, passem a analitzar les dades de densitat i circularitat dels peixos, perquè podrien explicar els nostres resultats.

En general, les dades apunten que la densitat i la circularitat dels bancs de peixos tendeixen a disminuir quan hi ha corrent d'aigua. Aquests resultats concorden amb estudis d'altres característiques, on es demostra que la formació més freqüent és la formació de tipus falange (Ashraf et al., 2016, 2017; de Bie et al., 2020); en el nostre cas, l'adopció de la formació de falange podria explicar perquè la circularitat del grup disminueix amb la velocitat del corrent; tot i que s'hauria de fer un estudi a banda per analitzar la forma del grup, sembla que aquesta podria ser una explicació coherent per als valors baixos que es van trobar en la circularitat tant en neons com en peixos zebra, sobretot al grup de 4 neons (observació personal). En canvi, si la formació del grup hagués estat en forma de tàndem o diamant (veure Figura 6.1a), els valors de circularitat haguessin estat més alts. De la mateixa manera podem

explicar els valors de densitat, que disminueixen notablement quan els individus es distribueixen en formació de falange i les dades de l'àrea ocupada, ja que augmentaria l'envolupant convexa. Però com ja hem explicat, es requereix un estudi que analitzi l'estructura del grup amb més profunditat.

En resum, quan hi ha corrent d'aigua es produeix la disgregació dels grups, disminueixen els nivells de polarització, augmenta l'àrea ocupada i disminueixen la densitat i la circularitat del banc de peixos, tot i que les nostres prediccions van ser les contràries en quan als nivells de cohesió i polarització del grup. La pressió a la que estan sotmesos quan la velocitat de l'aigua és alta hauria d'haver produït uns nivells de cohesió més alts en el grup i la polarització havia d'haver augmentat considerablement, fet que milloraria l'hidrodinamisme dels peixos, segons alguns estudis (Ashraf et al., 2016; Hemelrijk et al., 2015; Webb i Weihs, 1994; Weihs, 1973). Tanmateix, s'ha de tenir en compte que la majoria d'estudis on s'han trobat aquests resultat van ser realitzats en estat natural (Shelton et al., 2020; Suriyampola et al., 2016) i que resultats més similars als nostres es produeixen en zones seminaturals, amb grans pressions antropogèniques, o en laboratoris (Garner, 1997; Sneddon et al., 2006). En un estudi recent, Rodriguez-Pinto et al. (2022) varen estudiar dues poblacions de *Brevortia patronus*, una espècie de peix clupèid, una de les quals vivia en estat natural i l'altra residia en un embassament artificial, i van observar que, a l'embassament, el grup de clupèids es movia de manera més desorganitzada i caòtica i, en canvi, les poblacions en estat natural es movien més en formacions de tipus *school*, sempre que no hi hagués presència d'altres estímuls, com la presència de depredadors. Al nostre experiment, tenim aquests dos factors que poden provocar la disminució en la tendència a formar bancs de tipus *school*: d'una banda són condicions de flux artificials i, d'altra, hi ha absència d'altres estímuls que podrien alterar els nostres resultats, perquè també s'ha de tenir en compte que, de vegades, l'efecte combinat entre dos o més factors pot provocar resultats dispars (Halfwerk i Jerem, 2021; Hockley, Wilson, Graham, et al., 2014; Burbano Lombana i Porfiri, 2022). D'altra banda, la presència de possibles paràsits dins de les poblacions que conformen el nostre experiment podria haver alterat els resultats. S'ha observat que l'efecte combinat entre el corrent d'aigua i la presència d'ectoparàsits provoca la disgregació del grup per tal d'evitar contagis (Barber et al.,

1998; Demandt et al., 2020; Hockley, Wilson, Brew, et al., 2014; Hockley, Wilson, Graham, et al., 2014; Reynolds et al., 2019).

En contraposició, l'estructura i la forma del grup que adopta amb velocitats altes de corrent d'aigua sí que són les esperades, tal i com indiquen els valors de l'àrea, la densitat i la circularitat, i estan d'acord amb estudis que observen la disposició dels individus. Aquest tipus d'estructura millora la comunicació i transmissió entre individus amb presència de corrent d'aigua, de tal manera que poden reaccionar al comportament dels veïns més propers més ràpidament i eficientment (Ashraf et al., 2016; de Bie et al., 2020). A més, aquesta informació es transmet de manera bidireccional, és a dir, l'individu A és capaç de transmetre a l'individu B, i viceversa si tenen una configuració *side-by-side* o de tipus falange. En canvi, si l'individu A va al davant i l'individu B al darrere, la transmissió de la informació serà unidireccional perquè l'individu B serà capaç de respondre als canvis de comportament de l'individu A, però no a la inversa. Per tant, disminuir la circularitat per adoptar una configuració de tipus falange podria millorar la transmissió d'informació entre individus.

No hem d'oblidar tampoc de l'efecte de les bombes d'aigua, les quals produeixen soroll, el qual pot alterar el moviment grupal. La contaminació acústica pot arribar a ser molt molesta per als peixos; en un estudi que feren per estimar com afectava el soroll al MCC dels peixos, Halfwerk i Jerem (2021) van observar que en presència de soroll hi havia una disminució en la tendència a formar grups de tipus *school*. Aquest soroll, combinat amb la velocitat del corrent, podria haver afectat als resultats dels nostres experiments. A més, si tenim en compte que en la condició de no corrent, les turbines de les bombes no estaven en funcionament i, per tant, a banda de que no tenien corrent d'aigua, no hi havia cap soroll disruptor, i que en la condició de corrent alt el soroll era més potent que en la condició de corrent baix, estaríem parlant de que aquest factor que no havíem tingut en compte abans podria estar emmascarant els nostres resultats. Per tant, s'hauria de realitzar un estudi posterior per analitzar l'efecte combinat del soroll amb la velocitat del corrent d'aigua.

En conclusió, els nostres resultats apunten que la falta de visibilitat provocada pel moviment de l'aigua és una possible responsable de disgregar el grup i provocar un baix alineament perquè l'estrès provocat per aquesta condició impedeix la capacitat de percebre la posició relativa dels altres integrants del grup. També, que la forma i la estructura que adopta el grup podria ser una manera de millorar la comunicació entre individus davant condicions adverses i que, al contrari del que passava als experiments de la mida del tanc i la intensitat lumínica, aquesta vegada sí que la variable principal que es va manipular en aquest experiment (la velocitat del corrent d'aigua) va tenir un efecte en els neons. S'hauria de dissenyar un experiment alternatiu que tingués en compte altres factors ambientals de manera combinada (com els proposats en els experiments anteriors) o tenir en compte la variable de presència/absència de paràsits i/o depredadors. Altres variables s'haurien de tenir en compte també per tal d'analitzar de manera més directa la forma i estructura del grup i poder explicar la funcionalitat hidrodinàmica del MCC en peixos. Aquestes variables tindrien que veure amb la transmissió de la informació i permetrien calcular nivells d'espirometria, mesura que donaria informació sobre els nivells d'oxigen consumit pels peixos. Valors alts de consum serien indicadors d'un alt cost metabòlic i, per tant, es podria indagar si aquests valors canvien en funció de la velocitat de l'aigua i si, en conseqüència, els peixos adopten posicions que tenen l'efecte de disminuir aquest consum. A més, l'estudi de l'efecte de la velocitat del corrent d'aigua en el MCC dels peixos és molt interessant perquè, segons algunes prediccions, el canvi climàtic tindrà un enorme efecte sobre els corrents d'aigua, tant marins com d'aigua dolça (McDonald et al., 2011). Conèixer les possibles reaccions dels bancs de peixos davant aquests canvis ambientals podria ajudar-nos a estimar la supervivència d'una espècie o tenir temps per dissenyar una estratègia que combati previsions sobre la seva extinció.

L'objectiu principal d'aquest darrer experiment fou estudiar l'efecte de diferents velocitats del corrent d'aigua en el moviment grupal de les dues espècies de peixos, donat que als seus hàbitats naturals les variacions dels corrents d'aigua ocorren constantment (Bonetto i Sioli, 1975; Spence et al., 2008; Suriyampola et al., 2016).

La nostra hipòtesi fou que els bancs de peixos es mourien de manera més cohesionada i sincronitzada amb l'augment de la velocitat del corrent, per una qüestió merament de millora de la capacitat hidrodinàmica (Hemelrijk et al., 2015; Pavlov i Kasumyan, 2000; Webb i Weihs, 1994; Weihs, 1973). Tanmateix, els resultats van ser totalment contraris a les nostres prediccions.

Primerament es va observar que els nivells de polarització eren molt més baixos en la condició de corrent alt que en qualsevol altra condició experimental anterior d'aquest estudi (veure taula D.1, Annex D). Sobretot en el cas dels neons negres, que normalment sempre tenen valors molt alts de polarització, aquests es van reduir pràcticament a nivells similars dels peixos zebra, passant d'una formació més tipus *school* a una altra més tipus *shoal*, tal i com hem comentat també a l'apartat 6.1. Aquests resultats no els havíem observat abans en aquesta espècie.

Els nivells de cohesió (IID i NND) també foren més baixos del que esperàvem, en les dues espècies, però destaquen els nivells de cohesió dels neons, amb unes distàncies molt més elevades que en qualsevol altra condició experimental quan hi havia presència de corrent (veure taula D.2 per NND i taula D.3 per IID, Annex D). Tot apunta que un conjunt de factors produïts per la velocitat del corrent d'aigua, com la disminució de la visibilitat per les ondulacions produïdes a l'aigua (Burbano Lombana i Porfiri, 2022; Sneddon et al., 2006), les pertorbacions de les senyals químiques (Reynolds et al., 2019), les ones i els vòrtexs que afecten a la línia lateral dels individus (Breder, 1954; Liao, 2007) i el cost metabòlic que suposa mantenir-se nedant a contracorrent (de Bie et al., 2020) podrien haver contribuït a que el grup no es mantingués unit. El conjunt de tots aquests factors fa afectar a la conducta individual i, en conseqüència, van fer disminuir el temps de reacció dels individus als estímuls transmesos pels altres integrants del grup, fet que provocaria la disminució de la cohesió grupal.

Pensem també que, per tal de compensar aquests inconvenients a les dues espècies, els canvis en la forma del grup podrien ser una adaptació que millora la capacitat de transmissió d'informació entre individus. Per exemple, s'observa clarament una disminució de la circularitat en ambdues espècies, el que podria estar indicant que

la configuració que adopta el grup és la de *side-by-side* o configuració de tipus falange, és a dir, els individus es posicionen lateralment un al costat de l'altre en comptes de posicionar-se un al davant i l'altre al darrere; d'aquesta manera, la informació que es transmet és bidireccional, tal i com hem comentat abans. Aquesta estratègia és bastant freqüent en condicions desfavorables on la velocitat del corrent d'aigua impedeix la transmissió de la informació (de Bie et al., 2020).

Una de les aportacions d'aquest estudi fou, en primer lloc, la comparació de diferents velocitats del corrent de l'aigua entre dues espècies que es mouen en hàbitats diferents si ens referim en termes de moviments d'aigua. Per exemple, els peixos zebra viuen en zones on tenen temporades de monsons, que són tempestes tropicals que afecten greument els corrents d'aigua per la formació de grans trombes provocades per les pluges torrencials (Spence et al., 2008). En canvi, l'hàbitat dels neons, tot i ser d'ambient tropical també, no té tantes alteracions a nivell ecològic, ja que la regió geogràfica on habiten, els rius Matto Grosso i Paraguai, tenen un flux d'aigua bastant regular (Bonetto, 1975).

L'altre punt innovador en l'estudi dels efectes de la velocitat del corrent d'aigua sobre el MCC és el nombre d'individus que férem servir en aquest experiment, grups de 4 i 12 individus. En molts estudis similars en condicions de laboratori s'utilitzen normalment grups de molt pocs individus, en molts casos de només dos, que és el mínim amb el que es pot formar un *shoal* i, en altres, grups bastant reduïts, però no n'hem trobat cap a la literatura amb mides grupals de més de 10 individus. Òbviament, un factor potencialment important és la mida del grup de peixos. Per exemple, a la naturalesa, els peixos zebra que viuen en zones amb forts corrents d'aigua s'agrupen en bancs molt nombrosos, de fins a 300 individus (Suriyampola et al., 2016), possiblement com a mesura d'estalvi energètic; és a dir, no és l'estructura ni la forma del grup la que determinaria la millora de la capacitat hidrodinàmica, sinó la quantitat d'individus que formen el grup, ja que el corrent que colpeja el cos d'uns individus crea vòrtexs que disminueixen la força física que han d'aplicar els individus propers, tal com hem vist a l'apartat 6.1. Per tal d'avaluar aquestes suposicions, s'haurien de realitzar estudis d'espirometria que mesuressin els nivells d'oxigenació dels peixos en corrent d'aigua i comparar grups grans i petits.

Cal destacar que en aquest darrer experiment va ser on més problemes tècnics i logístics es van tenir, tal i com expliquem al Capítol 6, com la poca intensitat lumínica que se li va aplicar al tanc rodó per evitar ombres i que disminuïria la qualitat dels vídeos posteriors, la presència de possibles paràsits i el soroll que feien les bombes generadores de corrent. Aquests, són factors que haurien pogut alterar també el MCC dels peixos.

Malgrat totes aquestes limitacions, pensem que aquest estudi pot aportar pistes de cap on hauran de seguir les futures línies de recerca en aquest camp. Serà convenient posar el focus en la forma i l'estructura del grup en estudis que tracten de mesurar l'impacte que té la velocitat del corrent, que semblen fer que millori la capacitat de transmissió de la informació, en comptes d'analitzar com afecta la velocitat del corrent als nivells de cohesió i sincronització del grup, que semblen tenir menys importància en aquestes condicions. No obstant, tampoc podem descartar l'opció de la teoria hidrodinàmica, encara que possiblement no té tan a veure amb els nivells de cohesió i polarització del grup sinó més bé amb altres variables com, per exemple, el nombre d'individus dintre del grup.

7.4 Discussió general

Al llarg dels darrers anys, nombrosos estudis han demostrat que el moviment col·lectiu coordinat dels peixos suposa una adaptació biològica a les pressions selectives de l'entorn i es considera una estratègia evolutiva amb múltiples funcions que millora la capacitat de supervivència dels individus de les espècies gregàries. Per tant, la capacitat de modulació d'aquest comportament segons les variacions ambientals i ecològiques del medi pot afectar a aquesta capacitat de supervivència.

El canvi climàtic que s'està accelerant any rere any ha estat modificant dràsticament aquests factors ambientals i els experts preveuen que es produirà una extinció massiva d'organismes vius que no seran capaços d'adaptar-se a les noves condicions tan ràpidament.

El present estudi apunta que hi ha una clara relació entre els factors ambientals i les variables que afecten al MCC dels peixos. A més, hem realitzat un estudi comparatiu de dues espècies que es comporten de manera diferent, amb tendència a formar *schools* (*H. herbertaxelrodi*) o *shoals* (*D. rerio*), i hem observat que els factors ambientals afecten a les dues espècies però no per igual.

D'una banda tenim els peixos zebra, en els quals s'han vist afectades gairebé totes les variables que es van mesurar del seu MCC en cadascun dels experiments. Malgrat que no podem afirmar que els canvis en els patrons de moviment suposin un avantatge o inconvenient per a la seva supervivència, la seva plasticitat en el MCC implica que aquesta espècie té una capacitat adaptativa bastant elevada, ja que tenim cert indicadors que així ens fan pensar. Alguns exemples serien que el seu hàbitat natural estigui en zones on hi ha una forta pressió selectiva dels factors ecològics, que l'espècie hagi colonitzat zones fora de la seva regió geogràfica i hagi prosperat, que sigui una espècie de fàcil establulació en aquaris i que tingui un rang de tolerància bastant elevat a variacions en les propietats físiques de l'aigua.

En canvi, els neons han vist alterada la seva formació típica de *school* obligat sobretot quan la velocitat del corrent d'aigua era alta, amb els valors de polarització disminuint a nivells d'una formació típica de *shoal*. De la mateixa manera que en l'altra espècie, no podem afirmar si aquesta modificació del seu patró de moviment afavoreix la seva supervivència en certes condicions o ecològiques o si és un limitació física que disminueix el temps de reacció davant un perill. Però tot sembla indicar que si aquesta espècie manté la estratègia de romandre en formacions de tipus *school* en condicions normals, perdre el grau de cohesió i coordinació que mantenen habitualment els pot suposar un gran desavantatge. Els resultats indiquen que els neons són més sensible als canvis en l'ambient que els peixos zebra. L'augment en els nivells de mortalitat observats en els primers dies de l'experiment del corrent d'aigua podria haver estat ocasionat per una infecció parasitària, per un excés d'esforç físic o potser va estar ocasionat per l'estrès que produïa no poder mantenir el grup unit.

En definitiva, podem afirmar que les variables ambientals afecten al MCC dels peixos, i que varien en funció de l'espècie d'estudi i també del nombre d'individus que hi ha al banc de peixos. Aquesta troballa obre un gran ventall de noves possibilitats, ja que conèixer com respondran les espècies a les futures variacions climàtiques ens podrà ajudar a fer una previsió sobre la prevalença de cadascuna d'elles. S'haurà de tenir especial cura amb les espècies de *school* obligatori, doncs, segons les prediccions d'aquest estudi, són les que tenen major sensibilitat als canvis i menys capacitat adaptativa.

7.5 Futures línies d'investigació

Existeixen més factors ambientals que poden alterar el MCC que els inclosos en aquest estudi, com la temperatura de l'aigua, la turbiditat i la contaminació acústica, entre d'altres. A la literatura trobem bastants d'estudis que relacionen l'efecte d'aquestes variables amb el moviment col·lectiu, i hi ha estudis recents de l'efecte combinat de més d'una d'aquestes variables (per exemple, de Bie et al., 2020; Halfwerk i Jerem, 2021; Paciorek i McRobert, 2013; Shelton et al., 2015a; Suriyampola et al., 2017). Tanmateix, no existeix una metodologia definida, clara i consensuada, i aquest seria el primer punt de partida per realitzar aquestes recerques, ja que existeixen estudis de la mateixa índole amb resultats totalment contradictoris. Per exemple, les variables que es mesuren en molts estudis no són les mateixes, i per tant no es poden comparar. Quan s'analitza la cohesió, en molts estudis s'utilitzen únicament les NND, però aquesta informació és incompleta en cas de que es formin subgrups i, a més, existeix la possibilitat de mesurar aquestes distàncies en centímetres o segons mida corporal (BL); les mesures en centímetres dificulten la comparativa entre resultats de diferents espècies perquè la mida corporal pot variar molt, per exemple, entre una perca i un peix zebra. Els programaris informàtics que calculen les trajectòries continuen en desenvolupament; en molts casos necessiten processar imatges molt nítides o amb resolucions molt elevades per tal de rastrejar correctament les trajectòries i no sempre es tenen els recursos necessaris als laboratoris per poder gravar en aquestes condicions. A més, els dissenys experimentals poden canviar molt d'uns estudis a

altres. Tenim que la mida de grup no sempre és la mateixa, ni la espècie; els tancs experimentals poden ser quadrats, rodons, ovalats, etc. Tots aquests condicionants provoquen que hi hagi tanta variabilitat en els resultats de diferents estudis. Per tant, el primer pas seria definir un mètode universal (amb possibilitat de modificacions segons cada cas) per tractar de minimitzar la variància de l'error en el procés experimental.

A més, s'hauran de realitzar estudis de camp per observar *in situ* quines són les variables ecològiques que més probabilitats tenen de sofrir canvis bruscos en els propers anys, i estudiar com afecten aquests canvis a les espècies en estat salvatge. Aquests estudis s'hauran de comparar amb altres fets en condicions controlades de laboratori però amb un disseny el més extrapolable possible als nivells trobats a la naturalesa. S'ha de tenir en compte, però, la dificultat de controlar en els estudis de camp les variables que poden afectar al MCC dels peixos. Moltes vegades la climatologia pot impedir la presa de mostres, la qual cosa pot endarrerir o inclús malbaratar directament l'experiment. Les tècniques emprades per rastrejar les trajectòries dels peixos en estudis de camp tampoc poden ser les mateixes que en el laboratori, i encara no s'ha desenvolupat una tecnologia apropiada per a fer aquests treballs en la naturalesa.

Un cop estudiat l'efecte que tenen les variables ecològiques i ambientals i es coneguin les regles i patrons que poden arribar a modificar el MCC d'una espècie en concret, seria interessant també desenvolupar models computacionals per tal de, per exemple, poder fer prediccions sobre com afectaran a les poblacions en el futur, integrant diversos factors en la mateixa equació i analitzar també els canvis temporals que es produiran en el MCC d'una espècie.

Per últim, és necessari conèixer de quina manera l'efecte de les variables ambientals en el MCC dels peixos afecta a les seves funcions principals (funció antipredatòria, cerca d'aliment, hidrodinamisme, etc.), és a dir, si els canvis en el MCC suposen un avantatge evolutiu o simplement és un element restrictiu i perjudicial que dificultarà la seva supervivència. Per exemple, nedar a contracorrent suposa un malbaratament energètic, però a la vegada, els peixos són capaços de detectar abans les senyals químiques que provenen d'un depredador; en aquest cas concret el canvi

en el patró de moviment suposa una avantatge en aquesta condició ambiental. En canvi, el soroll artificial que poden produir per exemple, l'activitat industrial propera a rius, pot fer disminuir la sincronització del grup, fent al banc de peixos més vulnerable davant l'atac d'un depredador; en aquest cas, la modificació del MCC suposaria un desavantatge per a la seva supervivència. La realització d'estudis combinats serà indispensable per extreure una conclusió més detall.

8 CONCLUSIONS

Del present estudi, amb els resultats obtinguts de cada procés experimental i les justificacions que s'expliquen en les discussions específiques i la discussió general, es poden extreure una sèrie de conclusions:

1. Les variables ecològiques emprades en el estudi, afecten al MCC dels peixos, amb diferents efectes, i no afecten de la mateixa manera a les dues espècies, neons i peixos zebra. A més, varien en funció del nombre d'individus.
2. En general, al llarg dels tres estudis, es corrobora que els nivells de cohesió i polarització del grup es mantenen més alts en el cas dels neons, que en el cas dels peixos zebra.
3. La mida del tanc, que simula l'espai disponible, afecta als nivells de polarització, sent més alta en la configuració del tanc gran, però no altera la cohesió del grup. No obstant, s'observa una tendència amb el pas dels dies a augmentar les distàncies entre els individus del grup.
4. L'espai disponible determina la densitat grupal dels neons, que és menor en el tanc gran, però no altera la dels peixos zebra.
5. L'espai disponible determina la forma del banc de peixos zebra, que es torna més circular en espais petits, però no altera la circularitat dels neons.
6. Tant en neons com en peixos zebra s'observa un augment de la polarització en condicions de baixa intensitat lumínica, però no s'altera la cohesió dels grups.
7. La intensitat lumínica afecta a la densitat del banc de peixos de manera diferent depenent del nombre d'individus. En el grup de 12 individus la densitat augmenta amb intensitat lumínica alta, en canvi en el grup de 4 individus, la densitat augmenta amb intensitat lumínica baixa.
8. En els peixos zebra augmenta la circularitat del grup en condicions desfavorables de visibilitat.
9. Els grups grans (de 12 individus) tendeixen a tenir una circularitat més elevada quan la intensitat lumínica és baixa que quan és alta.
10. Les diferents velocitats del corrent d'aigua tenen efecte en el MCC de les dues espècies.

11. Els neons són més sensibles a les diferents velocitats del corrent d'aigua que a qualsevol dels altres factors ambientals.
12. La polarització de les dues espècies disminueix dràsticament quan la velocitat del corrent d'aigua és alta.
13. Els nivells de polarització dels neons s'apropen als valors baixos de polarització dels peixos zebra quan la velocitat del corrent és alta; en els neons, aquesta baixa polarització no s'havia donat en cap altre dels experiments realitzats fins al moment.
14. La cohesió del grup d'ambdues espècies disminueix quan la velocitat del corrent d'aigua és alta.
15. L'àrea total ocupada pels grups de neons augmenta quan la velocitat del corrent d'aigua és alta però no es veu modificada en el cas dels peixos zebra.
16. En general, quan la velocitat del corrent és alta disminueixen els valors de densitat i circularitat de les dues espècies.

REFERÈNCIES

- Abrams, P. A. (2000). The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 79–105. <https://www-jstor-org.sire.ub.edu/stable/221726>
- Agostinelli, C., i Lund, U. (2022). R package “circular”: Circular statistics (version 0.4-95).
- Alexander, D. E., i Fairbridge, R. W. (Eds.) (1999). *Encyclopedia of environmental science*. Kluwer Academic Publishers.
- Allouche, S., i Gaudin, P. (2001). Effects of avian predation threat, water flow and cover on growth and habitat use by chub, *Leuciscus cephalus*, in an experimental stream. *Oikos*, 94(3), 481–492. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.940310.x>
- Aoki, I. (1982). A simulation study on the schooling mechanism in fish. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, 48(8), 1081–1088. <https://doi.org/10.2331/suisan.48.1081>
- Arnold, G. P. (1974). Rheotropism in fishes. *Biological Reviews*, 49(4), 515–576. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1974.tb01173.x>
- Arunachalam, M., Raja, M., Vijayakumar, C., Malaiammal, P., i Mayden, R. L. (2013). Natural history of zebrafish (*Danio rerio*) in India. *Zebrafish* 10(1), 1–14. <https://doi.org/10.1089/zeb.2012.0803>
- Aschoff, J. (1960). Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 25, 11–28. <https://doi.org/10.1101/SQB.1960.025.01.004>
- Ashraf, I., Bradshaw, H., Ha, T.-T., Halloy, J., Godoy-Diana, R., i Thiria, B. (2017). Simple phalanx pattern leads to energy saving in cohesive fish schooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(36), 9599–9604. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706503114>
- Ashraf, I., Godoy-Diana, R., Halloy, J., Collignon, B., i Thiria, B. (2016). Synchronization and collective swimming patterns in fish (*Hemigrammus bleheri*). *Journal of The Royal Society Interface*, 13(123), 20160734. <https://doi.org/10.1098/rsif.2016.0734>
- Aspbury, A. S., DeColo, S. L., Goff, C. B., i Gabor, C. R. (2019). Turbidity affects association behavior in the endangered fountain darter (Actinopterygii, Perciformes). *Hydrobiologia*, 838, 45–54. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-03975-7>

- Axelsen, B. E., Anker-Nilssen, T., Fossum, P., Kvamme, C., i Nøttestad, L. (2001). Pretty patterns but a simple strategy: Predator-prey interactions between juvenile herring and Atlantic puffins observed with multibeam sonar. *Canadian Journal of Zoology*, 79(9), 1586–1596. <https://doi.org/10.1139/z01-113>
- Barber, C. B., Habel, K., Grasman, R., Gramacy, R. B., Stahel, A., i Sterratt, D. C. (2014). Geometry: Mesh generation and surface tessellation. R Package (version 0.3-1).
- Barber, I., Downey, L. C., i Braithwaite, V. A. (1998). Parasitism, oddity and the mechanism of shoal choice. *Journal of Fish Biology*, 53(6), 1365–1368. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00256.x>
- Barber, I., Mora, A. B., Payne, E. M., Weinersmith, K. L., i Sih, A. (2017). Parasitism, personality and cognition in fish. *Behavioural Processes*, 141(2), 205–219. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.11.012>
- Bartolini, T., Butail, S., i Porfiri, M. (2015). Temperature influences sociality and activity of freshwater fish. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 825–832. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0318-8>
- Bastien, R., i Romanczuk, P. (2020). A model of collective behavior based purely on vision. *Science Advances*, 6(6), eaay0792. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aay0792>
- Beauchamp, D. (2007). Predator-prey interactions. En C.S. Guy, i M. J. Brown (Eds.), *Analysis and interpretation of inland fisheries data* (pp. 765-842). American Fisheries Society.
- Bégout Anras, M. L., Lagardère, J. P., i Lafaye, J. Y. (1997). Diel activity rhythm of seabass tracked in a natural environment: Group effects on swimming patterns and amplitudes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(3), 162-168. <https://doi.org/10.1139/f96-253>
- Bell, A. M., i Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10(9), 828–834. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x>
- Benfield, M. C., i Minello, T. J. (1996). Relative effects of turbidity and light intensity on reactive distance and feeding of an estuarine fish. *Environmental Biology of Fishes* 46(2), 211–216. <https://doi.org/10.1007/BF00005223>
- Bessa, E., Sadoul, B., Mckenzie, D. J., i Geffroy, B. (2021). Group size, temperature and body size modulate the effects of social hierarchy on basal cortisol levels in fishes. *Hormones and Behavior*, 136, 105077. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2021.105077>

- Bhadra, U., Thakkar, N., Das, P., i Bhadra, M. P. (2017). Evolution of circadian rhythms: From bacteria to human. *Sleep Medicine*, 35, 49–61. <https://doi.org/10.1016/j.sleep.2017.04.008>
- Bhat, A. (2004). Patterns in the distribution of freshwater fishes in rivers of Central Western Ghats, India and their associations with environmental gradients. *Hydrobiologia*, 529, 83–97. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-4949-1>
- Blakeslee, C., McRobert, S. P., Brown, A. C., i Clotfelter, E. D. (2009). The effect of body coloration and group size on social partner preferences in female fighting fish (*Betta splendens*). *Behavioural Processes*, 80(2), 157–161. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.11.005>
- Bloch, G., Hazan, E., i Rafaeli, A. (2013). Circadian rhythms and endocrine functions in adult insects. *Journal of Insect Physiology*, 59(1), 56–69. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.10.012>
- Boeuf, G., i Le Bail, P.-Y. (1999). Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture*, 177(1–4), 129–152. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00074-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00074-5)
- Bonetto, A. A. (1975). Hydrologic regime of the Parana River and its influence on ecosystems. *Ecological Studies: Analysis and Synthesis*, 10, 175–197.
- Bonetto, A. A., i Sioli, H. (1975). Landscapes of river basins (South America). En A. D. Hasler (Ed.), *Coupling of land and water systems. Ecological studies* (Vol. 10) (pp. 173–213). Springer.
- Breder, C. M. (1954). Equations descriptive of fish schools and other animal aggregations. *Ecology*, 35(3), 361–370. <https://doi.org/10.2307/1930099>
- Breder, C. M. (1959). Studies on social groupings in fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 117(6), 393–482.
- Brown, B., Adams, A. J., Coletta, N. J., i Haegerstrom-Portnoy, G. (1986). Dark adaptation in age-related maculopathy. *Ophthalmic and Physiological Optics*, 6(1), 81–84. <https://doi.org/10.1111/j.1475-1313.1986.tb00704.x>
- Brown, C., Jones, F., i Braithwaite, V. (2005). In situ examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyraphis episcopi*. *Animal Behaviour*, 70(5), 1003–1009. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.12.022>
- Brown, G. E., i Godin, J. -G. J. (1999). Who dares, learns: Chemical inspection behaviour and acquired predator recognition in a characin fish. *Animal Behaviour*, 57(2), 475–481. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.1017>

- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., i West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, *85*(7), 1771–1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Buhl, J., Sumpter, D. J. T., Couzin, I. D., Hale, J. J., Despland, E., Miller, E. R., i Simpson, S. J. (2006). From disorder to order in marching locusts. *Science*, *312*(5778), 1402–1406. <https://doi.org/10.1126/science.1125142>
- Buijs, S., Keeling, L. J., Vangestel, C., Baert, J., Vangeyte, J., i Tuytens, F. A. M. (2010). Resting or hiding? Why broiler chickens stay near walls and how density affects this. *Applied Animal Behaviour Science*, *124*(3–4), 97–103. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2010.02.007>
- Burbano Lombana, D. A., i Porfiri, M. (2022). Collective response of fish to combined manipulations of illumination and flow. *Behavioural Processes*, *203*, 104767. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2022.104767>
- Burgess, W. E. (2004). *Check list of the freshwater fishes of south and central america*. *Copeia*, *3*, 714–716. <https://doi.org/10.1643/OT-04-142>
- Buske, C., i Gerlai, R. (2011). Shoaling develops with age in zebrafish (*Danio rerio*). *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry*, *35*(6), 1409–1415. <https://doi.org/10.1016/j.pnpbp.2010.09.003>
- Camacho-Cervantes, M., Ojanguren, A. F., i Magurran, A. E. (2015). Exploratory behaviour and transmission of information between the invasive guppy and native Mexican topminnows. *Animal Behaviour*, *106*, 115–120. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.012>
- Cattelan, S., i Griggio, M. (2018). Within-shoal phenotypic homogeneity affects shoaling preference in a killifish. *Biology Letters*, *14*, 20180293. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0293>
- Chamberlain, A. C., i Ioannou, C. C. (2019). Turbidity increases risk perception but constrains collective behaviour during foraging by fish shoals. *Animal Behaviour*, *156*, 129–138. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.08.012>
- Chan, A. A. Y. -H., Giraldo-Perez, P., Smith, S., i Blumstein, D. T. (2010). Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: The distracted prey hypothesis. *Biology Letters*, *6*(4), 458–461. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.1081>
- Chiba, S., Arnott, S. A., i Conover, D. O. (2007). Coevolution of foraging behavior with intrinsic growth rate: Risk-taking in naturally and artificially selected growth

- genotypes of *Menidia menidia*. *Oecologia*, 154, 237–246.
<https://doi.org/10.1007/s00442-007-0825-9>
- Chicoli, A., Butail, S., Lun, Y., Bak-Coleman, J., Coombs, S., i Paley, D. A. (2014). The effects of flow on schooling *Devario aequipinnatus*: School structure, startle response and information transmission. *Journal of Fish Biology*, 84(5), 1401–1421.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12365>
- Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20(1), 37–46.
<https://doi.org/10.1177/001316446002000104>
- Collignon, B., Séguret, A., Chemtob, Y., Cazenille, L., i Halloy, J. (2019). Collective departures and leadership in zebrafish. *PLoS ONE*, 14(5), e0216798.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216798>
- Couzin, I. D. (2018). Synchronization: The key to effective communication in animal collectives. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(10), 844–846.
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2018.08.001>
- Couzin, I. D., James, R., Mawdsley, D., Croft, D. P., i Krause, J. (2006). Social organisation and information transfer in schooling fish. En C. Brown, K. Laland, i J. Krause (Eds.), *Fish cognition and behavior* (pp. 217–239).
<https://doi.org/10.1002/9780470996058.ch9>
- Couzin, I. D., i Krause, J. (2003). Self-organization and collective behavior in vertebrates. *Advances in the Study of Behavior*, 32, 1–75. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(03\)01001-5](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(03)01001-5)
- Croft, D. P., Darden, S. K., i Ruxton, G. D. (2009). Predation risk as a driving force for phenotypic assortment: A cross-population comparison. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1663), 1899–1904.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1928>
- Croft, D. P., Edenbrow, M., Darden, S. K., Ramnarine, I. W., van Oosterhout, C., i Cable, J. (2011). Effect of gyrodactylid ectoparasites on host behaviour and social network structure in guppies *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(12), 2219–2227. <https://doi.org/10.1007/s00265-011-1230-2>
- Davidson, J. D., Sosna, M. M. G., Twomey, C. R., Sridhar, V. H., Leblanc, S. P., i Couzin, I. D. (2021). Collective detection based on visual information in animal groups. *Journal*

- of the *Royal Society Interface*, 18(180), 20210142.
<https://doi.org/10.1098/RSIF.2021.0142>
- Davis, S., Lukeman, R., Schaerf, T. M., i Ward, A. J. W. (2017). Familiarity affects collective motion in shoals of guppies (*Poecilia reticulata*). *Royal Society Open Science*, 4(9), 170312. <https://doi.org/10.1098/rsos.170312>
- de Bie, J., Manes, C., i Kemp, P. S. (2020). Collective behaviour of fish in the presence and absence of flow. *Animal Behaviour*, 167, 151–159.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.07.003>
- del Bene, F., i Wyart, C. (2012). Optogenetics: A new enlightenment age for zebrafish neurobiology. *Developmental Neurobiology*, 72(3), 404–414.
<https://doi.org/10.1002/dneu.20914>
- Delcourt, J., i Poncin, P. (2012). Shoals and schools: Back to the heuristic definitions and quantitative references. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22(3), 595–619.
<https://doi.org/10.1007/s11160-012-9260-z>
- Demandt, N., Praetz, M., Kurvers, R. H. J. M., Krause, J., Kurtz, J., i Scharsack, J. P. (2020). Parasite infection disrupts escape behaviours in fish shoals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1938), 20201158.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1158>
- Deneubourg, J. L., Goss, S., Franks, N., i Pasteels, J. M. (1989). The blind leading the blind: Modeling chemically mediated army ant raid patterns. *Journal of Insect Behavior*, 2(5), 719–725. <https://doi.org/10.1007/BF01065789>
- Dingemanse, N. J., van der Plas, F., Wright, J., Réale, D., Schrama, M., Roff, D. A., van der Zee, E., i Barber, I. (2009). Individual experience and evolutionary history of predation affect expression of heritable variation in fish personality and morphology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1660), 1285–1293.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1555>
- Dodds, W. K., i Whiles, M. R. (2010). *Freshwater Ecosystems. Concepts and environmental applications of limnology* (2^a ed.). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-01718-8>
- Dolado, R., Gimeno, E., Beltran, F. S., Quera, V., i Pertusa, J. F. (2015). A method for resolving occlusions when multitracking individuals in a shoal. *Behavior Research Methods*, 47(4), 1032–1043. <https://doi.org/10.3758/s13428-014-0520-9>

- Domenici, P. (2001). The scaling of locomotor performance in predator–prey encounters: From fish to killer whales. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 131(1), 169–182. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(01\)00465-2](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(01)00465-2)
- Domenici, P., i Batty, R. (1997). Escape behaviour of solitary herring (*Clupea harengus*) and comparisons with schooling individuals. *Marine Biology*, 128(1), 29–38. <https://doi.org/10.1007/s002270050065>
- Dugatkin, L. A. (1996). Interface between culturally based preferences and genetic preferences: Female mate choice in *Poecilia reticulata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(7), 2770–2773. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.7.2770>
- Dugatkin, L. A., i Godin, J. -G. J. (1992). Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 249(1325), 179–184. <https://doi.org/10.1098/rspb.1992.0101>
- Duteil, M., Pope, E. C., Pérez-Escudero, A., de Polavieja, G. G., Fürtbauer, I., Brown, M. R., i King, A. J. (2016). European sea bass show behavioural resilience to near-future ocean acidification. *Royal Society Open Science*, 3(11). <https://doi.org/10.1098/rsos.160656>
- Emlen, J. T. (1952). Flocking behavior in birds. *The Auk*, 69(2), 160–170. <https://doi.org/10.2307/4081266>
- Engeszer, R. E., Patterson, L. B., Rao, A. A., i Parichy, D. M. (2007). Zebrafish in the wild: A review of natural history and new notes from the field. *Zebrafish*, 4(1), 21–40. <https://doi.org/10.1089/zeb.2006.9997>
- Farine, D. R. (2014). Measuring phenotypic assortment in animal social networks: Weighted associations are more robust than binary edges. *Animal Behaviour*, 89, 141–153. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.01.001>
- Faucher, K., Parmentier, E., Becco, C., Vandewalle, N., i Vandewalle, P. (2010). Fish lateral system is required for accurate control of shoaling behaviour. *Animal Behaviour*, 79(3), 679–687. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.020>
- Fernald, R. D. (1990). Teleost vision: Seeing while growing. *Journal of Experimental Zoology*, 256(S5), 167–180. <https://doi.org/10.1002/jez.1402560521>
- Fernández-Juricic, E., Beauchamp, G., i Bastain, B. (2007). Group-size and distance-to-neighbour effects on feeding and vigilance in brown-headed cowbirds. *Animal Behaviour*, 73(5), 771–778. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.014>

- Figueiredo, B. R. S., Calvo, C., López-Rodríguez, A., Mormul, R. P., Teixeira-de Mello, F., Benedito, E., i Meerhoff, M. (2019). Short-term interactive effects of experimental heat waves and turbidity pulses on the foraging success of a subtropical invertivorous fish. *Water*, 11(10), 2109. <https://doi.org/10.3390/w11102109>
- Figueiredo, B. R. S., Granzotti, R. V., Fiori, L. F., Nieman, C. L., i Benedito, E. (2020). Cascading effects of predation risk under high organic and inorganic turbidity: Impacts on individuals and shoals of a mesopredator fish. *Aquatic Ecology*, 54(3), 855–868. <https://doi.org/10.1007/s10452-020-09782-w>
- Fish, F. E. (1994). Energy conservation by formation swimming: Metabolic evidence from ducklings. En L. Maddock, Q. Bone i J. Rayner (Eds.) *The Mechanics and physiology of animal swimming* (pp. 193–204). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511983641.014>
- Fitzsimmons, S. D., i Warburton, K. (1992). Fish movement behaviour: Variability within and between groups. *Behavioural Processes*, 26(2–3), 211–216. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(92\)90015-6](https://doi.org/10.1016/0376-6357(92)90015-6)
- Fleisch, V. C., i Neuhauss, S. C. F. (2006). Visual behavior in zebrafish. *Zebrafish*, 3(2), 191–201. <https://doi.org/10.1089/zeb.2006.3.191>
- Franco-Restrepo, J. E., Forero, D. A., i Vargas, R. A. (2019). A review of freely available, open-source software for the automated analysis of the behavior of adult zebrafish. *Zebrafish*, 16(3), 223–232. <https://doi.org/10.1089/zeb.2018.1662>
- Franks, V. R., i Marshall, R. C. (2013). Mechanisms and extent of information transfer in socially foraging guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 85(1), 103–108. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.013>
- Fraser, D. F., i Gilliam, J. F. (1987). Feeding under predation hazard: Response of the guppy and Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(4), 203–209. <https://doi.org/10.1007/BF00292500>
- Froese, R., i Pauly, D. (febrero, 2023). *FishBase*. <https://www.fishbase.se/search.php>
- Garner, P. (1997). Effects of variable discharge on the velocity use and shoaling behaviour of *Phoxinus phoxinus*. *Journal of Fish Biology*, 50(6), 1214–1220. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb01649.x>
- Gerking, S. D. (1994). *Feeding ecology of fish*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-03283-8>

- Gerlai, R., Lahav, M., Guo, S., i Rosenthal, A. (2000). Drinks like a fish: Zebrafish (*Danio rerio*) as a behavior genetic model to study alcohol effects. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 67(4), 773–782. [https://doi.org/10.1016/S0091-3057\(00\)00422-6](https://doi.org/10.1016/S0091-3057(00)00422-6)
- Gerlotto, F., Bertrand, S., Bez, N., i Gutierrez, M. (2006). Waves of agitation inside anchovy schools observed with multibeam sonar: A way to transmit information in response to predation. *ICES Journal of Marine Science*, 63(8), 1405–1417. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.04.023>
- Ghoshal, A., i Bhat, A. (2021). Group size and aquatic vegetation modulates male preferences for female shoals in wild zebrafish, *Danio rerio*. *Scientific Reports* 11(1), 1236. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80913-x>
- Gimeno, E., Beltran, F. S., Dolado, R., i Quera, V. (2018). Leadership and collective motion in black neon tetra schools: Does the task matter? *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 51(6), 359–373. <https://doi.org/10.1080/10236244.2019.1604069>
- Gimeno, E., Quera, V., Beltran, F. S., i Dolado, R. (2016). Differences in shoaling behavior in two species of freshwater fish (*Danio rerio* and *Hyphessobrycon herbertaxelrodi*). *Journal of Comparative Psychology*, 130(4), 358–368. <https://doi.org/10.1037/com0000041>
- Gimeno Rosell, E. (2018). *El moviment col·lectiu coordinat dels bancs de peixos: Anàlisi des d'una perspectiva empírica i computacional*. [Tesis doctoral, Universitat de Barcelona].
- Ginnaw, G. M., Davidson, I. K., Harding, H. R., Simpson, S. D., Roberts, N. W., Radford, A. N., i Ioannou, C. C. (2020). Effects of multiple stressors on fish shoal collective motion are independent and vary with shoaling metric. *Animal Behaviour*, 168, 7–17. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.07.024>
- Glass, C. W., Wardle, C. S., i Mojsiewicz, W. R. (1986). A light intensity threshold for schooling in the Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*. *Journal of Fish Biology*, 29(sA), 71–81. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05000.x>
- Glazier, D. S. (2005). Beyond the '3/4-power law': Variation in the intra-and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological Reviews*, 80(4), 611–662. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006834>
- Godin, J. -G. J. (1981). Circadian rhythm of swimming activity in juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Marine Biology* 64(3), 341–349. <https://doi.org/10.1007/BF00393635>

- Godin, J. -G. J., Classon, L. J., i Abrahams, M. V. (1988). Group vigilance and shoal size in a small characin fish. *Behaviour*, 104(1-2), 29-40. <https://doi.org/10.1163/156853988X00584>
- Griffiths, S. W., i Magurran, A. E. (1997). Schooling preferences for familiar fish vary with group size in a wild guppy population. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 264(1381), 547-551. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0078>
- Gueron, S., Levin, S. A., i Rubenstein, D. I. (1996). The dynamics of herds: From individuals to aggregations. *Journal of Theoretical Biology*, 182(1), 85-98. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1996.0144>
- Guthrie, D. M. (1986). Role of vision in fish behaviour. En T.J. Pitcher (Ed.), *The behaviour of teleost fishes* (pp. 75-113). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_4
- Halfwerk, W., i Jerem, P. (2021). A systematic review of research investigating the combined ecological impact of anthropogenic noise and artificial light at night. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 765950. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.765950>
- Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31(2), 295-311. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(71\)90189-5](https://doi.org/10.1016/0022-5193(71)90189-5)
- Hang, S., Zhao, J., Ji, B., Li, H., Zhang, Y., Peng, Z., Zhou, F., Ding, X., i Ye, Z. (2021). Impact of underwater noise on the growth, physiology and behavior of *Micropterus salmoides* in industrial recirculating aquaculture systems. *Environmental Pollution*, 291, 118152. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118152>
- Hansen, H., Bakke, T. A., i Bachmann, L. (2007). DNA taxonomy and barcoding of monogenean parasites: Lessons from *Gyrodactylus*. *Trends in Parasitology*, 23(8), 363-367. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2007.06.007>
- Haralick, R. M., i Shapiro, L. G. (1985). Image segmentation techniques. *Computer Vision, Graphics, and Image Processing*, 29(1), 100-132. [https://doi.org/10.1016/S0734-189X\(85\)90153-7](https://doi.org/10.1016/S0734-189X(85)90153-7)
- Hasenjager, M. J., Hoppitt, W., i Dugatkin, L. A. (2020). Personality composition determines social learning pathways within shoaling fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1936). <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1871>

- Ha, D., i Tang, Y. (2022). Collective intelligence for deep learning: A survey of recent developments. *Collective Intelligence* 1(1).
<https://doi.org/10.1177/26339137221114874>
- Heithaus, M. R., i Vaudo, J. J. (2012). Predator–prey interactions. En J. C. Carrier, J. A. Musick, i M. R. Heithaus (Eds.), *Biology of sharks and their relatives* (2^a ed.) (pp. 521–562). CRC Press.
- Helfman, G. S. (1979). Twilight activities of yellow perch, *Perca flavescens*. *Journal of the Fisheries Research Board Canada*, 36(2), 173–179. <https://doi.org/10.1139/f79-027>
- Helfman, G. S. (1986). Fish behaviour by day, night and twilight. En T. J. Pitcher (Ed.), *The behaviour of teleost fishes* (pp. 366–387). https://doi.org/10.1007/978-1-4684-8261-4_14
- Hemelrijk, C. K., i Hildenbrandt, H. (2012). Schools of fish and flocks of birds: Their shape and internal structure by self-organization. *Interface Focus*, 2(6), 726–737. <https://doi.org/10.1098/rsfs.2012.0025>
- Hemelrijk, C. K., Reid, D. A. P., Hildenbrandt, H., i Padding, J. T. (2015). The increased efficiency of fish swimming in a school. *Fish and Fisheries*, 16(3), 511–521. <https://doi.org/10.1111/faf.12072>
- Herbert-Read, J. E., Logendran, D., i Ward, A. J. W. (2010). Sensory ecology in a changing world: Salinity alters conspecific recognition in an amphidromous fish, *Pseudomugil signifer*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(7), 1107–1115. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-0925-0>
- Herbert-Read, J. E., Perna, A., Mann, R. P., Schaerf, T. M., Sumpter, D. J. T., i Ward, A. J. W. (2011). Inferring the rules of interaction of shoaling fish. *Proceedings of the National Academy*, 108(46), 18726–18731. <https://doi.org/10.1073/pnas.1109355108>
- Herczeg, G., Gonda, A., i Merilä, J. (2009). Predation mediated population divergence in complex behaviour of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*). *Journal of Evolutionary Biology*, 22(3), 544–552. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01674.x>
- Herskin, J., i Steffensen, J. F. (1998). Energy savings in sea bass swimming in a school: Measurements of tail beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds. *Journal of Fish Biology*, 53(2), 366–376. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00986.x>

- Hoare, D. J., Couzin, I. D., Godin, J. -G. J., i Krause, J. (2004). Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour*, 67(1), 155–164. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.04.004>
- Hockley, F. A., Wilson, C. A. M. E., Brew, A., i Cable, J. (2014). Fish responses to flow velocity and turbulence in relation to size, sex and parasite load. *Journal of the Royal Society Interface*, 11(91), 20130814. <https://doi.org/10.1098/rsif.2013.0814>
- Hockley, F. A., Wilson, C. A. M. E., Graham, N., i Cable, J. (2014). Combined effects of flow condition and parasitism on shoaling behaviour of female guppies *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(9), 1513–1520. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1760-5>
- IBM Corp. (2020). *IBM SPSS Statistics for Windows*. (versión 27.0) [software].
- Imada, H., Hoki, M., Suehiro, Y., Okuyama, T., Kurabayashi, D., Shimada, A., Naruse, K., Takeda, H., Kubo, T., i Takeuchi, H. (2010). Coordinated and cohesive movement of two small conspecific fish induced by eliciting a simultaneous optomotor response. *PLOS ONE*, 5(6), e11248. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011248>
- Inada, Y., i Kawachi, K. (2002). Order and flexibility in the motion of fish schools. *Journal of Theoretical Biology*, 214(3), 371–387. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2449>
- Jhavar, J., Morris, R. G., Amith-Kumar, U. R., Danny Raj, M., Rogers, T., Rajendran, H., i Guttal, V. (2020). Noise-induced schooling of fish. *Nature Physics*, 16(4), 488–493. <https://doi.org/10.1038/s41567-020-0787-y>
- Jindrich, D. L., i Full, R. J. (2002). Dynamic stabilization of rapid hexapedal locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 205(18), 2803–2823. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.18.2803>
- Harden Jones, F. R. (1956). The behaviour of minnows in relation to light intensity. *Journal of Experimental Biology*, 33(2), 271–281. <https://doi.org/10.1242/jeb.33.2.271>
- Julesz, B. (1986). Stereoscopic vision. *Vision Research*, 26(9), 1601–1612. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(86\)90178-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(86)90178-1)
- Kaeuffer, R., Peichel, C. L., Bolnick, D. I., i Hendry, A. P. (2012). Parallel and nonparallel aspects of ecological, phenotypic, and genetic divergence across replicate population pairs of lake and stream stickleback. *Evolution*, 66(2), 402–418. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01440.x>
- Kaplan, L. A. E., Nabel, M., van Cleef-Toedt, K., Proffitt, A. R., i Pylypiw, H. M. (2013). Impact of benzyl butyl phthalate on shoaling behavior in *Fundulus heteroclitus*

- (mummichog) populations. *Marine Environmental Research*, 86, 70–75.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2013.02.014>
- Kasumyan, A. O., i Pavlov, D. S. (2018). Evolution of schooling behavior in fish. *Journal of Ichthyology*, 58(5), 670–678. <https://doi.org/10.1134/S0032945218050090>
- Katz, Y., Tunstrøm, K., Ioannou, C. C., Huepe, C., i Couzin, I. D. (2011). Inferring the structure and dynamics of interactions in schooling fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(46), 18720–18725. <https://doi.org/10.1073/pnas.1107583108>
- Kavaliers, M. (1980). Circadian activity of the white sucker, *Catostomus commersoni*: Comparison of individual and shoaling fish. *Canadian Journal of Zoology*, 58(8), 1399–1403. <https://doi.org/10.1139/z80-192>
- Killen, S. S., Atkinson, D., i Glazier, D. S. (2010). The intraspecific scaling of metabolic rate with body mass in fishes depends on lifestyle and temperature. *Ecology Letters*, 13(2), 184–193. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01415.x>
- Killen, S. S., Marras, S., Nadler, L., i Domenici, P. (2017). The role of physiological traits in assortment among and within fish shoals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1727). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0233>
- King, A. J., Felmann, G., Biro, D., Ward, A. J., i Fürtbauer, I. (2018). Re-wilding collective behaviour: An ecological perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(5), 347–357. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.03.004>
- Kotrschal, K., i Essler, H. (1995). Goals and approaches in the analysis of locomotion in fish, with a focus on laboratory studies. *Reviews in Fisheries Science*, 3(2), 171–200. <https://doi.org/10.1080/10641269509388571>
- Krause, J., Godin, J. -G. J., i Brown, D. (1996). Phenotypic variability within and between fish shoals. *Ecology*, 77(5), 1586–1591. <https://doi.org/10.2307/2265553>
- Krause, J., Hoare, D. J., Croft, D., Lawrence, J., Ward, A., Ruxton, G. D., Godin, J. -G. J., i James, R. (2000). Fish shoal composition: Mechanisms and constraints. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1456), 2011–2017. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1243>
- Krause, J., i Ruxton, G. D. (2002). *Living in groups*. Oxford University Press.
- Krylov, V. V., Izvekov, E. I., Pavlova, V. V., Pankova, N. A., i Osipova, E. A. (2021). Circadian rhythms in zebrafish (*Danio rerio*) behaviour and the sources of their variability. *Biological Reviews*, 96(3), 785–797. <https://doi.org/10.1111/brv.12678>

- Kujur, P., Pati, A. K., i Parganiha, A. (2021). Locomotor activity rhythm in catfish *Heteropneustes fossilis* as a function of shoal size under different light regimens. *Chronobiology International*, 38(12), 1726–1737. <https://doi.org/10.1080/07420528.2021.1945073>
- Landeau, L., i Terborgh, J. (1986). Oddity and the ‘confusion effect’ in predation. *Animal Behaviour*, 34(5), 1372–1380. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80208-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80208-1)
- Larsson, M. (2009). Possible functions of the octavolateralis system in fish schooling. *Fish and Fisheries*, 10(3), 344–353. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2009.00330.x>
- Lawrence, C. (2007). The husbandry of zebrafish (*Danio rerio*): A review. *Aquaculture*, 269(1–4), 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.04.077>
- Leclerc, J.-B., i Detrain, C. (2018). Impact of colony size on survival and sanitary strategies in fungus-infected ant colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(1), 3. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2415-0>
- Ledesma, J. M., i McRobert, S. P. (2008). Innate and learned shoaling preferences based on body coloration in juvenile mollies, *Poecilia latipinna*. *Ethology*, 114(11), 1044–1048. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01560.x>
- Lee, A. (2013). *VirtualDub*. (versió 1.19. 11)[software].
- Lehtonen, J., i Jaatinen, K. (2016). Safety in numbers: The dilution effect and other drivers of group life in the face of danger. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(4), 449–458. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2075-5>
- Leone, E. H., Christman, M. C., Douglass, L., i Estevez, I. (2010). Separating the impact of group size, density, and enclosure size on broiler movement and space use at a decreasing perimeter to area ratio. *Behavioural Processes*, 83(1), 16–22. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2009.08.009>
- Liao, J. C. (2002). Swimming in needlefish (Belonidae): Anguilliform locomotion with fins. *Journal of Experimental Biology*, 205(18), 2875–2884. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.18.2875>
- Liao, J. C. (2007). A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1487), 1973–1993. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2082>
- Litvak, M. K. (1993). Response of shoaling fish to the threat of aerial predation. *Environmental Biology of Fishes* 36(2), 183–192. <https://doi.org/10.1007/BF00002798>

- MacGregor, H. E. A., Herbert-Read, J. E., i Ioannou, C. C. (2020). Information can explain the dynamics of group order in animal collective behaviour. *Nature Communications*, *11*, 2737. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16578-x>
- Magurran, A. E., i Bendelow, J. A. (1990). Conflict and co-operation in White Cloud Mountain minnow schools. *Journal of Fish Biology*, *37*(1), 77–83. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05929.x>
- Major, P. F. (1978). Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Animal Behaviour*, *26*(3), 760–777. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(78\)90142-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(78)90142-2)
- Martins, E. P., i Bhat, A. (2014). Population-level personalities in zebrafish: Aggression-boldness across but not within populations. *Behavioral Ecology*, *25*(2), 368–373. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru007>
- Masuda, R., i Tsukamoto, K. (1998). Stock enhancement in Japan: Review and perspective. *Bulletin of Marine Science*, *62*(2), 337-358.
- McCartt, A. L., Lynch, W. E., i Johnson, D. L. (1997). How light, a predator, and experience influence bluegill use of shade and schooling. *Environmental Biology of Fishes*, *49*(1), 79–87. <https://doi.org/10.1023/A:1007353314602>
- McClung, C. R. (2006). Plant circadian rhythms. *The Plant Cell*, *18*(4), 792–803. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.040980>
- McDonald, R. I., Green, P., Balk, D., Fekete, B. M., Revenga, C., Todd, M., i Montgomery, M. (2011). Urban growth, climate change, and freshwater availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(15), 6312–6317. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011615108>
- McKaye, K. R., Weiland, D. J., i Lim, T. M. (1979). The effect of luminance upon the distribution and behavior of the Eleotrid fish *Gobiomorus dormitor*, and its prey. *Revue Canadienne de Biologie*, *38*(1), 27–36.
- McKee, A., Soto, A. P., Chen, P., i McHenry, M. J. (2020). The sensory basis of schooling by intermittent swimming in the rummy-nose tetra (*Hemigrammus rhodostomus*). *Proceedings of the Royal Society B*, *287*(1937), 20200568. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0568>
- McNett, G. D., Luan, L. H., i Cocroft, R. B. (2010). Wind-induced noise alters signaler and receiver behavior in vibrational communication. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(12), 2043–2051. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1018-9>

- McNicol, R. E., Scherer, E., i Gee, J. H. (1996). Shoaling enhances cadmium avoidance by lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*. *Environmental Biology of Fishes* 47(3), 311–319. <https://doi.org/10.1007/BF00000503>
- Media Cybernetics Inc. (2015). *Image-Pro Premier*. (versió 9.1) [software].
- Mekdara, P. J., Nasimi, F., Schwalbe, M. A. B., i Tytell, E. D. (2021). Tail beat synchronization during schooling requires a functional posterior lateral line system in giant danios, *Devario aequipinnatus*. *Integrative and Comparative Biology*, 61(2), 427–441. <https://doi.org/10.1093/icb/icab071>
- Mekdara, P. J., Schwalbe, M. A. B., Coughlin, L. L., i Tytell, E. D. (2018). The effects of lateral line ablation and regeneration in schooling giant danios. *Journal of Experimental Biology*, 221(8), jeb175166. <https://doi.org/10.1242/jeb.175166>
- Mikheev, V. N., Afonina, M. O., i Pavlov, D. S. (2010). Habitat heterogeneity and fish behavior: Units of heterogeneity as a resource and as a source of information. *Journal of Ichthyology* 50(5), 386–395. <https://doi.org/10.1134/S0032945210050048>
- Milinski, M. (1984). A predator's costs of overcoming the confusion-effect of swarming prey. *Animal Behaviour*, 32(4), 1157–1162. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80232-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80232-8)
- Miller, N., i Gerlai, R. (2007). Quantification of shoaling behaviour in zebrafish (*Danio rerio*). *Behavioural Brain Research*, 184(2), 157–166. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2007.07.007>
- Miller, N., i Gerlai, R. (2011). Redefining membership in animal groups. *Behavior Research Methods*, 43(4), 964–970. <https://doi.org/10.3758/s13428-011-0090-z>
- Miller, N., i Gerlai, R. (2012a). Automated tracking of zebrafish shoals and the analysis of shoaling behavior. En A. Kalueff, i A. Stewart (Eds.), *Zebrafish protocols for neurobehavioral research*. *Neuromethods* (Vol. 66) (pp. 217–230). Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-597-8_16
- Miller, N., i Gerlai, R. (2012b). From schooling to shoaling: Patterns of collective motion in zebrafish (*Danio rerio*). *PLOS ONE*, 7(11), e48865. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048865>
- Miyazaki, T., Shiozawa, S., Kogane, T., Masuda, R., Maruyama, K., i Tsukamoto, K. (2000). Developmental changes of the light intensity threshold for school formation in the striped jack *Pseudocaranx dentex*. *Marine Ecology Progress Series*, 192, 267–275. <https://doi.org/10.3354/meps192267>

- Mogdans, J., i Bleckmann, H. (2012). Coping with flow: Behavior, neurophysiology and modeling of the fish lateral line system. *Biological Cybernetics*, 106(11–12), 627–642. <https://doi.org/10.1007/s00422-012-0525-3>
- Montgomery, J. C., Baker, C. F., i Carton, A. G. (1997). The lateral line can mediate rheotaxis in fish. *Nature* 389(6654), 960–963. <https://doi.org/10.1038/40135>
- Morrow, J. E. (1948). Schooling behavior in fishes. *The Quarterly Review of Biology*, 23(1), 27–38. <https://doi.org/10.1086/396078>
- Mrosovsky, N. (1999). Masking: History, definitions, and measurement. *Chronobiology International*, 16(4), 415–429. <https://doi.org/10.3109/07420529908998717>
- Nadler, L. E., Killen, S. S., Domenici, P., i McCormick, M. I. (2018). Role of water flow regime in the swimming behaviour and escape performance of a schooling fish. *Biology Open*, 7(10), bio031997. <https://doi.org/10.1242/bio.031997>
- Nagy, M., Ákos, Z., Biro, D., i Vicsek, T. (2010). Hierarchical group dynamics in pigeon flocks. *Nature*, 464(7290), 890–893. <https://doi.org/10.1038/nature08891>
- Neill, S. R. J., i Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *Journal of Zoology*, 172(4), 549–569. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1974.tb04385.x>
- Nilsson, M. E., i Schenkman, B. N. (2016). Blind people are more sensitive than sighted people to binaural sound-location cues, particularly inter-aural level differences. *Hearing Research*, 332, 223–232. <https://doi.org/10.1016/j.heares.2015.09.012>
- Orr, J. A., Vinebrooke, R. D., Jackson, M. C., Kroeker, K. J., Kordas, R. L., Mantyka-Pringle, C., van den Brink, P. J., de Laender, F., Stoks, R., Holmstrup, M., Matthaei, C. D., Monk, W. A., Penk, M. R., Leuzinger, S., Schäfer, R. B., i Piggott, J. J. (2020). Towards a unified study of multiple stressors: Divisions and common goals across research disciplines. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1926), 20200421. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0421>
- Ortega, J. C. G., Figueiredo, B. R. S., da Graça, W. J., Agostinho, A. A., i Bini, L. M. (2020). Negative effect of turbidity on prey capture for both visual and non-visual aquatic predators. *Journal of Animal Ecology*, 89(11), 2427–2439. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13329>
- Paciorek, T., i McRobert, S. (2012). Daily variation in the shoaling behavior of zebrafish *Danio rerio*. *Current Zoology*, 58(1), 129–137. <https://doi.org/10.1093/czoolo/58.1.129>

- Paciorek, T., i McRobert, S. (2013). Daily shoaling patterns in the zebrafish *Danio rerio*. *Current Zoology*, 59(6), 754–760. <https://doi.org/10.1093/czoolo/59.6.754>
- Parr, C. S., Wilson, N., Leary, P., Schulz, K. S., Lans, K., Walley, L., Hammock, J. A., Goddard, A., Rice, J., Holmes, T. G., i Corrigan Jr., R. J. (2014). The encyclopedia of life v2: Providing global access to knowledge about life on earth. *Biodiversity Data Journal*, 2, e1079, doi:10.3897/BDJ.2.e.1079
- Partridge, B. L., i Pitcher, T. J. (1979). Evidence against a hydrodynamic function for fish schools. *Nature* 279(5712), 418–419. <https://doi.org/10.1038/279418a0>
- Partridge, B. L., i Pitcher, T. J. (1980). The sensory basis of fish schools: Relative roles of lateral line and vision. *Journal of Comparative Physiology*, 135(4), 315–325. <https://doi.org/10.1007/BF00657647>
- Pavlov, D. S., i Kasumyan, A. O. (2000). Patterns and mechanisms of schooling behaviour in fish: A review. *Journal of Ichthyology*, 40(2), 163–231.
- Pérez-Escudero, A., Vicente-Page, J., Hinz, R. C., Arganda, S., i de Polavieja, G. G. (2014). idTracker: Tracking individuals in a group by automatic identification of unmarked animals. *Nature Methods* 11(7), 743–748. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2994>
- Pertusa, J. F. (2010). *Técnicas de análisis de imagen. Aplicaciones en biología [Image analysis techniques. Applications in biology]* (2ª ed.). Universitat de València.
- Pita, D., i Fernández-Juricic, E. (2019). The visual social environment affects non-additively neighbor spacing and interaction time in zebrafish. *bioRxiv*, 511972. <https://doi.org/10.1101/511972>
- Pitcher, T. J. (1983). Heuristic definitions of fish shoaling behaviour. *Animal Behaviour*, 31(2), 611–613. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(83\)80087-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(83)80087-6)
- Pitcher, T. J. (1998). Shoaling and schooling in fishes. En G. Greenberg i M. M. Haraway (Eds.), *Comparative psychology: A handbook* (pp. 748–760). Garland.
- Pitcher, T. J., Magurran, A. E., i Winfield, I. J. (1982). Fish in larger shoals find food faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10(2), 149–151. <https://doi.org/10.1007/BF00300175>
- Pitcher, T. J., i Parrish, J. K. (1993). Functions of shoaling behaviour in teleosts. En T. J. Pitcher (Ed.) *Behaviour of teleost fishes* (2ª ed.) (pp. 294-337). Chapman i Hall.
- Pitcher, T. J., i Turner, J. R. (1986). Danger at dawn: Experimental support for the twilight hypothesis in shoaling minnows. *Journal of Fish Biology*, 29, 59–70. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb04999.x>

- Pritchard, V. L., Lawrence, J., Butlin, R. K., i Krause, J. (2001). Shoal choice in zebrafish, *Danio rerio*: The influence of shoal size and activity. *Animal Behaviour*, 62(6), 1085–1088. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1858>
- Purser, J., i Radford, A. N. (2011). Acoustic noise induces attention shifts and reduces foraging performance in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *PLOS ONE*, 6(2), e17478. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017478>
- Quera, V., Beltran, F. S., Givoni, I. E. i Dolado, R. (2013). Determining shoal membership using affinity propagation. *Behavioural Brain Research*, 241, 38-49. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.11.031>
- Quera, V., Gimeno, E., Beltran, F. S., i Dolado, R. (2019). Local interaction rules and collective motion in black neon tetra (*Hyphessobrycon herbertaxelrodi*) and zebrafish (*Danio rerio*). *Journal of Comparative Psychology*, 133(2), 143–155. <https://doi.org/10.1037/com0000172>
- R Core Development Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. (versió 3.1.0) [software]. <https://www.gbif.org/tool/81287/r-a-language-and-environment-for-statistical-computing>
- Rabani, A., Ariel, G., i Be'er, A. (2013). Collective motion of spherical bacteria. *PLOS ONE*, 8(12), e83760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083760>
- Ranta, E., Lindström, K., i Peuhkuri, N. (1992). Size matters when three-spined sticklebacks go to school. *Animal Behaviour*, 43(1), 160–162. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80082-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80082-X)
- Rasband, S., W. (2012). ImageJ: Image processing and analysis in Java. (versió 1.45s) [software]
- Reebs, S. G. (2000). Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour*, 59(2), 403–409. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1314>
- Reppert, S. M., i Weaver, D. R. (2002). Coordination of circadian timing in mammals. *Nature* 418(6901), 935–941. <https://doi.org/10.1038/nature00965>
- Reuter, H., Kruse, M., Rovellini, A., i Breckling, B. (2016). Evolutionary trends in fish schools in heterogeneous environments. *Ecological Modelling*, 326, 23-35. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.09.008>

- Reynolds, C. W. (1987). Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. *Association for Computing Machinery*, 21(4), 25–34. <https://doi.org/10.1145/37402.37406>
- Reynolds, M., Hockley, F. A., Wilson, C. A. M. E., i Cable, J. (2019). Assessing the effects of water flow rate on parasite transmission amongst a social host. *Hydrobiologia*, 830(1), 201–212. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3863-x>
- Ribolli, J., Miño, C. I., Soares Scaranto, B. M., Reynalte-Tataje, D. A., i Filho, E. Z. (2020). Genetic evidence supports polygamous mating system in a wild population of *Prochilodus lineatus* (Characiformes: Prochilodontidae), a Neotropical shoal spawner fish. *Neotropical Ichthyology*, 18(2), 190123. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2019-0123>
- Rieucou, G., Holmin, A. J., Castillo, J. C., Couzin, I. D., i Handegard, N. O. (2016). School level structural and dynamic adjustments to risk promote information transfer and collective evasion in herring. *Animal Behaviour*, 117, 69–78. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.05.002>
- Rodriguez, A., Zhang, H., Klaminder, J., Brodin, T., Andersson, P. L., i Andersson, M. (2018). ToxTrac: A fast and robust software for tracking organisms. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(3), 460–464. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12874>
- Rodriguez-Pinto, I. I., Rieucou, G., Handegard, N. O., Kimball, M. E., i Boswell, K. M. (2022). Anthropogenic marsh impoundments alter collective tendency in schooling fish. *Estuaries and Coasts*, 45(3), 856–865. <https://doi.org/10.1007/s12237-021-00961-y>
- Romero-Ferrero, F., Bergomi, M. G., Hinz, R. C., Heras, F. J. H., i de Polavieja, G. G. (2019). idtracker.ai: Tracking all individuals in small or large collectives of unmarked animals. *Nature Methods* 16(2), 179–182. <https://doi.org/10.1038/s41592-018-0295-5>
- Romey, W. L. (1996). Individual differences make a difference in the trajectories of simulated schools of fish. *Ecological Modelling*, 92(1), 65–77. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(95\)00202-2](https://doi.org/10.1016/0304-3800(95)00202-2)
- Ross, R. M., Backman, T. W. H., i Limburg, K. E. (1992). Notes: Group-size-mediated metabolic rate reduction in American shad. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121(3), 385–390. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1992\)121<0385:NGMRRI>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0385:NGMRRI>2.3.CO;2)

- Rountree, R. A., i Sedberry, G. R. (2009). A theoretical model of shoaling behavior based on a consideration of patterns of overlap among the visual fields of individual members. *Acta Ethologica*, 12(2), 61–70. <https://doi.org/10.1007/s10211-009-0057-6>
- Ryer, C. H., i Olla, B. L. (1998). Effect of light on juvenile walleye pollock shoaling and their interaction with predators. *Marine Ecology Progress Series*, 167, 215–226. <https://doi.org/10.3354/meps167215>
- Sato, T., Yamamoto, H., Sawada, N., Nashiki, K., Tsuji, M., Muto, K., Kume, H., Sasaki, H., Arai, H., Nikawa, T., Taketani, Y., i Takeda, E. (2006). Restraint stress alters the duodenal expression of genes important for lipid metabolism in rat. *Toxicology*, 227(3), 248–261. <https://doi.org/10.1016/j.tox.2006.08.009>
- Sbragaglia, V., Klamsner, P. P., Romanczuk, P., i Arlinghaus, R. (2022). Evolutionary impact of size-selective harvesting on shoaling behavior: Individual-level mechanisms and possible consequences for natural and fishing mortality. *The American Naturalist*, 199(4), 480–495. <https://doi.org/10.1086/718591>
- Schaerf, T. M., Herbert-Read, J. E., i Ward, A. J. W. (2021). A statistical method for identifying different rules of interaction between individuals in moving animal groups. *Journal of the Royal Society Interface*, 18(176), 20200925. <https://doi.org/10.1098/rsif.2020.0925>
- Schellart, N. A. M., i Wubbels, R. J. (1998). The auditory and mechanosensory lateral line system. En D. H. Evans (Ed.), *The Physiology of Fishes* (2nd ed.) (pp. 283-312). CRC Press.
- Schlosser, I. J. (1990). Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fishes: Implications for environmental management and assessment. *Environmental Management*, 14(5), 621–628. <https://doi.org/10.1007/BF02394713>
- Sebesta, R., Stejskal, V., Matousek, J., i Lundova, K. (2018). The effect of light intensity and tank wall colour on survival and growth of peled *Coregonus peled* Gmelin 1788 larvae. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 19(7), 541–549. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_7_01
- Serra, E. L., Medalha, C. C., i Mattioli, R. (1999). Natural preference of zebrafish (*Danio rerio*) for a dark environment. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*, 32(12), 1551–1553. <https://doi.org/10.1590/S0100-879X1999001200016>

- Shafiei Sabet, S., van Dooren, D., i Slabbekoorn, H. (2016). Son et lumière: Sound and light effects on spatial distribution and swimming behavior in captive zebrafish. *Environmental Pollution*, 212, 480–488. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.02.046>
- Shelton, D. S., Price, B. C., Ocasio, K. M., i Martins, E. P. (2015a). Density and group size influence shoal cohesion, but not coordination in zebrafish (*Danio rerio*). *Journal of Comparative Psychology*, 129(1), 72–77. <https://doi.org/10.1037/a0038382>
- Shelton, D. S., Price, B. C., Ocasio, K. M., i Martins, E. P. (2015b). Density and group size influence shoal cohesion, but not coordination in zebrafish (*Danio rerio*). *Journal of Comparative Psychology*, 129(1), 72–77. <https://doi.org/10.1037/a0038382>
- Shelton, D. S., Shelton, S. G., Daniel, D. K., Raja, M., Bhat, A., Tanguay, R. L., Higgs, D. M., i Martins, E. P. (2020). Collective behavior in wild zebrafish. *Zebrafish*, 17(4), 243–252. <https://doi.org/10.1089/zeb.2019.1851>
- Shier, D. M., i Owings, D. H. (2007). Effects of social learning on predator training and postrelease survival in juvenile black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour*, 73(4), 567–577. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.009>
- Smith, G. W., Glass, C. W., Johnstone, A. D. F., i Mojsiewicz, W. R. (1993). Diurnal patterns in the spatial relationships between saithe, *Pollachius virens*, schooling in the wild. *Journal of Fish Biology*, 43, 315–325. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb01195.x>
- Sneddon, L. U., Hawkesworth, S., Braithwaite, V. A., i Yerbury, J. (2006). Impact of environmental disturbance on the stability and benefits of individual status within dominance hierarchies. *Ethology*, 112(5), 437–447. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2005.01192.x>
- Sohel, S., i Lindström, K. (2015). Algal turbidity reduces risk assessment ability of the three-spined stickleback. *Ethology*, 121(6), 548–555. <https://doi.org/10.1111/eth.12370>
- Sommer-Trembo, C., Plath, M., Gismann, J., Helfrich, C., i Bierbach, D. (2017). Context-dependent female mate choice maintains variation in male sexual activity. *Royal Society Open Science*, 4(7), 170303. <https://doi.org/10.1098/rsos.170303>
- Soria, M., Fréon, P., i Chabanet, P. (2007). Schooling properties of an obligate and a facultative fish species. *Journal of Fish Biology*, 71(5), 1257–1269. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01554.x>

- Sovrano, V. A., Bisazza, A., i Vallortigara, G. (2005). Animals' use of landmarks and metric information to reorient: Effects of the size of the experimental space. *Cognition*, 97(2), 121–133. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2004.08.003>
- Spence, R., Fatema, M. K., Reichard, M., Huq, K. A., Wahab, M. A., Ahmed, Z. F., i Smith, C. (2006). The distribution and habitat preferences of the zebrafish in Bangladesh. *Journal of Fish Biology*, 69(5), 1435–1448. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01206.x>
- Spence, R., Gerlach, G., Lawrence, C., i Smith, C. (2008). The behaviour and ecology of the zebrafish, *Danio rerio*. *Biological Reviews*, 83(1), 13–34. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2007.00030.x>
- Spence, R., i Smith, C. (2005). Male territoriality mediates density and sex ratio effects on oviposition in the zebrafish, *Danio rerio*. *Animal Behaviour*, 69(6), 1317–1323. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.010>
- Stephenson, J. F., Whitlock, K. E., i Partridge, J. C. (2011). Zebrafish preference for light or dark is dependent on ambient light levels and olfactory stimulation. *Zebrafish*, 8(1), 17–22. <https://doi.org/10.1089/zeb.2010.0671>
- Strandburg-Peshkin, A., Farine, D. R., Couzin, I. D., i Crofoot, M. C. (2015). Shared decision-making drives collective movement in wild baboons. *Science*, 348(6241), 1358–1361. <https://doi.org/10.1126/science.aaa5099>
- Strandburg-Peshkin, A., Papageorgiou, D., Crofoot, M. C., i Farine, D. R. (2018). Inferring influence and leadership in moving animal groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 373(1746). <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0006>
- Sumpter, D. J. T. (2010). *Collective animal behavior*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400837106>
- Suriyampola, P. S., Iruri-Tucker, A. A., Padilla-Veléz, L., Enriquez, A., Shelton, D. S., i Martins, E. P. (2022). Small increases in group size improve small shoals' response to water flow in zebrafish. *Journal of Zoology*, 316(4), 271–281. <https://doi.org/10.1111/jzo.12952>
- Suriyampola, P. S., Shelton, D. S., Shukla, R., Roy, T., Bhat, A., i Martins, E. P. (2016). Zebrafish social behavior in the wild. *Zebrafish*, 13(1), 1–8. <https://doi.org/10.1089/zeb.2015.1159>

- Suriyampola, P. S., Sykes, D. J., Khemka, A., Shelton, D. S., Bhat, A., i Martins, E. P. (2017). Water flow impacts group behavior in zebrafish (*Danio rerio*). *Behavioral Ecology*, 28(1), 94–100. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw138>
- Sutherland, A. B., Maki, J., i Vaughan, V. (2008). Effects of suspended sediment on whole-body cortisol stress response of two southern appalachian minnows, *Erimonax monachus* and *Cyprinella galactura*. *Copeia*, 1, 234–244. <https://doi.org/10.1643/CP-07-092>
- Svendsen, J. C., Skov, J., Bildsoe, M., i Steffensen, J. F. (2003). Intra-school positional preference and reduced tail beat frequency in trailing positions in schooling roach under experimental conditions. *Journal of Fish Biology*, 62(4), 834–846. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00068.x>
- Tang, M. i Boisclair, D. (1993). Influence of the size of enclosures on the swimming characteristics of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(8), 1786–1793. <https://doi.org/10.1139/f93-200>
- Taylor, M. K., Cook, K. V., Hasler, C. T., Schmidt, D. C., i Cooke, S. J. (2012). Behaviour and physiology of mountain whitefish (*Prosopium williamsoni*) relative to short-term changes in river flow. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(4), 609–616. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2012.00582.x>
- Theis, A., Ronco, F., Indermaur, A., Salzburger, W., i Egger, B. (2014). Adaptive divergence between lake and stream populations of an East African cichlid fish. *Molecular Ecology*, 23(21), 5304–5322. <https://doi.org/10.1111/mec.12939>
- Torisawa, S., Takagi, T., Fukuda, H., Ishibashi, Y., Sawada, Y., Okada, T., Miyashita, S., Suzuki, K., i Yamane, T. (2007). Schooling behaviour and retinomotor response of juvenile Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* under different light intensities. *Journal of Fish Biology*, 71(2), 411–420. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01498.x>
- Valdimarsson, S. K., i Metcalfe, N. B. (2001). Is the level of aggression and dispersion in territorial fish dependent on light intensity? *Animal Behaviour*, 61(6), 1143–1149. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1710>
- van Olst, J. C., i Hunter, J. R. (1970). Some aspects of the organization of fish schools. *Research Board of Canada*, 27(7), 1225–1238. <https://doi.org/10.1139/f70-145>
- Vásárhelyi, G., Virágh, C., Somorjai, G., Nepusz, T., Eiben, A. E., i Vicsek, T. (2018). Optimized flocking of autonomous drones in confined environments. *Science Robotics*, 3(20). <https://doi.org/10.1126/scirobotics.aat3536>

- Vicsek, T., Czirak, A., Ben-Jacob, E., Cohen, I., i Shochet, O. (1995). Novel type of phase transition in a system of self-driven particles. *Physical Review Letters*, 75(6), 1226-1229. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.75.1226>
- Vicsek, T., i Zafeiris, A. (2012). Collective motion. *Physics Reports*, 517(3-4), 71-140. <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2012.03.004>
- Videler, J. J. (1993). *Fish swimming*. Chapman i Hall. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-1580-3>
- Vivancos, A., Closs, G., i Tentelier, C. (2017). Are 2D space-use analyses adapted to animals living in 3D environments? A case study on a fish shoal. *Behavioral Ecology*, 28(2), 485-493. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw175>
- Wadell, H. (1935). Volume, shape, and roundness of quartz particles. *The Journal of Geology*, 43(3), 250-280. <https://doi.org/10.1086/624298>
- Walter, T., i Couzin, I. D. (2021). TRex, a fast multi-animal tracking system with markerless identification, and 2D estimation of posture and visual fields. *eLife*, 10, e6400. <https://doi.org/10.7554/eLife.64000>
- Ward, A. J. W., i Currie, S. (2013). Shoaling fish can size-assort by chemical cues alone. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(4), 667-673. <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1486-9>
- Ward, A. J. W., Duff, A. J., Horsfall, J. S., i Currie, S. (2008). Scents and scents-ability: Pollution disrupts chemical social recognition and shoaling in fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1630), 101-105. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1283>
- Warren, W. H. (2018). Collective motion in human crowds. *Current Directions in Psychological Science*, 27(4), 232-240. <https://doi.org/10.1177/0963721417746743>
- Webb, P. W. (2004). Response latencies to postural disturbances in three species of teleostean fishes. *Journal of Experimental Biology*, 207(6), 955-961. <https://doi.org/10.1242/jeb.00854>
- Webb, P. W., i Weihs, D. (1994). Hydrostatic stability of fish with swim bladders: Not all fish are unstable. *Canadian Journal of Zoology*, 72(6), 1149-1154. <https://doi.org/10.1139/z94-153>
- Webster, M. M., Goldsmith, J., Ward, A. J. W., i Hart, P. J. B. (2007). Habitat-specific chemical cues influence association preferences and shoal cohesion in fish. *Behavioral*

- Ecology and Sociobiology*, 62(2), 273–280. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0462-7>
- Webster, M. M., i Laland, K. N. (2012). Social information, conformity and the opportunity costs paid by foraging fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(5), 797–809. <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1328-1>
- Weihs, D. (1973). Hydromechanics of fish schooling. *Nature* 241(5387), 290–291. <https://doi.org/10.1038/241290a0>
- Welty, J. C. (1934). Experiments in group behavior of fishes. *Physiological Zoology*, 7(1), 85–128. <https://doi.org/10.1086/physzool.7.1.30151215>
- Weston, D. E., i Andrews, H. W. (1990). Seasonal sonar observations of the diurnal shoaling times of fish. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 87(2), 673–680. <https://doi.org/10.1121/1.398937>
- Wibe, Å. E., Billing, A., Rosenqvist, G., i Jenssen, B. M. (2002). Butyl benzyl phthalate affects shoaling behavior and bottom-dwelling behavior in threespine stickleback. *Environmental Research*, 89(2), 180–187. <https://doi.org/10.1006/enrs.2002.4360>
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology: The new synthesis*. Harvard University Press, Belknap Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvjnrtd>
- Witte, K., i Ryan, M. J. (2002). Mate choice copying in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*, in the wild. *Animal Behaviour*, 63(5), 943–949. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1982>
- Woodhead, P. M. J. (1956). The behaviour of minnows (*Phoxinus phoxinus* L.) in a light gradient. *Journal of Experimental Biology*, 33(2), 257–270. <https://doi.org/10.1242/jeb.33.2.257>
- Wyatt, T. D. (2003). *Pheromones and animal behaviour: Communication by smell and taste*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511615061.002>
- Wysocki, L. E., Dittami, J. P., i Ladich, F. (2006). Ship noise and cortisol secretion in European freshwater fishes. *Biological Conservation*, 128(4), 501–508. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.020>
- Yen, U. -C., Huang, T. -C., i Yen, T. -C. (2004). Observation of the circadian photosynthetic rhythm in cyanobacteria with a dissolved-oxygen meter. *Plant Science*, 166(4), 949–952. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2003.12.005>

Annex A. Resultats de la comparativa per al factor mida de tanc

Taula A.1. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable polarització ajustada.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	2.96	2.96	235.59	<.001	.462
MG	1	0.07	0.07	5.43	.021	.011
MT	1	0.23	0.23	18.35	<.001	.036
SP × MG	1	0.16	0.16	12.43	<.001	.024
SP × MT	1	0.01	0.01	0.5	.478	.001
MG × MT	1	0.06	0.06	4.98	.027	.01
SP × MG × MT	1	0.002	0.002	0.19	.666	0
Error	232	2.92	0.01			

Taula A.2. Comparacions per parells de la mitjana de la polarització ajustada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.

Comparació Espècie × Mida de grup × Mida de tanc	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó × 5 × Petit – Neó × 5 × Gran	-0.098	-3.4	.018	-0.88
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Petit	-0.043	-1.5	.809	-0.39
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.09	-3.09	.045	-0.8
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Petit	0.167	5.77	<.001	1.49
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	0.077	2.66	.142	0.69
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	0.213	7.37	<.001	1.9
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.2	6.92	<.001	1.79
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Petit	0.055	1.9	.553	-0.49
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Gran	0.009	0.3	1	0.08
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Petit	0.265	9.17	<.001	-2.37
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Gran	0.175	6.05	<.001	1.56
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	0.312	10.77	<.001	-2.78
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	0.299	10.31	<.001	2.66
Neó × 10 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.046	-1.6	.751	-0.41
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Petit	0.21	7.27	<.001	-1.88
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Gran	0.12	4.15	.001	1.07
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Petit	0.257	8.87	<.001	2.29
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.244	8.41	<.001	2.17
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Petit	0.257	8.87	<.001	-2.29
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Gran	0.166	5.75	<.001	-1.48
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Petit	0.303	10.46	<.001	-2.7
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Gran	0.29	10.01	<.001	2.58
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-0.09	-3.12	.042	-0.8
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	0.046	1.6	0.752	0.41
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.033	1.14	.947	0.29
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	0.137	4.72	<.001	-1.22
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	0.123	4.26	<.001	1.1
Zebra × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-0.013	-0.46	1	-0.12

Taula A.3. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable NND.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	73.02	73.02	48.26	<.001	.129
MG	1	71.14	71.14	47.01	<.001	.126
MT	1	0.77	0.77	0.51	.477	.001
SP × MG	1	66.61	66.61	44.02	<.001	.118
SP × MT	1	0.9	0.9	0.6	.44	.002
MG × MT	1	1.67	1.67	1.1	.295	.003
SP × MG × MT	1	0.08	0.08	0.05	.82	0
Error	232	351.06	1.51			

Taula A.4. Comparacions per parells de la mitjana de la NND en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit).

Comparació Espècie × Mida de grup × Mida de tanc	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó × 5 × Petit – Neó × 5 × Gran	-0.366	-1.15	.944	-0.3
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Petit	-0.095	-0.3	1	-0.08
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.201	-0.63	.998	-0.16
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-2.243	-7.06	<.001	-1.82
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-2.437	-7.67	<.001	-1.98
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	-0.304	-0.96	.98	-0.25
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-0.092	-0.29	1	-0.07
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Petit	0.271	0.85	.99	-0.22
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Gran	0.166	0.52	1	0.13
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Petit	-1.877	-5.91	<.001	1.53
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-2.07	-6.52	<.001	-1.68
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	0.062	0.2	1	-0.05
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	0.275	0.87	.989	0.22
Neó × 10 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.105	-0.33	1	-0.09
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-2.148	-6.76	<.001	1.75
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-2.341	-7.37	<.001	-1.9
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Petit	-0.209	-0.66	.998	-0.17
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.004	0.01	1	0.003
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Petit	-2.043	-6.43	<.001	1.66
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-2.236	-7.04	<.001	1.82
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Petit	-0.103	-0.33	1	0.08
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Gran	0.109	0.35	1	0.09
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-0.193	-0.61	.999	-0.16
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	1.94	6.11	<.001	1.58
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	2.152	6.78	<.001	1.75
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	2.133	6.72	<.001	-1.73
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	2.345	7.39	<.001	1.91
Zebra × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.213	0.67	.998	0.17

Taula A.5. Resultats de l'ANOVA mixt Dia (D) × Espècies (SP) × Mida de grup (MG) per a la variable NND.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
D	9	105.4	11.72	14.69	<.001	.182
D × SP	9	34	3.77	4.73	<.001	.059
D × MG	9	33.7	3.74	4.69	<.001	.058
D × SP × MG	9	30.7	3.41	4.27	<.001	.053
Error	180	143.5	0.8			

Taula A.6. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable NND, per als 5 primers dies.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	14.5	14.5	12.64	<.001	.069
MG	1	17.89	17.89	15.6	<.001	.085
MT	1	17.6	17.6	15.35	<.001	.084
SP × MG	1	19.69	19.69	17.17	<.001	.094
SP × MT	1	5.39	5.39	4.7	.032	.026
MG × MT	1	3.07	3.07	2.68	.104	.015
SP × MG × MT	1	2.68	2.68	2.33	.129	.013
Error	112	128.45	1.15			

Taula A.7. Comparacions per parells de la mitjana de la NND en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit), per als 5 primers dies.

Comparació Espècie × Mida de grup × Mida de tanc	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó × 5 × Petit – Neó × 5 × Gran	-0.371	-0.93	.983	-0.35
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Petit	-0.061	-0.14	1	-0.06
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.388	-0.97	.978	-0.36
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-0.799	-1.83	.603	-0.75
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-2.645	-6.63	<.001	-2.47
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	0.185	0.42	1	0.17
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-0.398	-1	.974	-0.37
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Petit	0.3104	0.78	.994	-0.29
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Gran	-0.017	-0.05	1	-0.02
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Petit	-0.428	-1.07	.961	0.4
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-2.274	-6.37	<.001	-2.12
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	0.556	1.39	.859	-0.52
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-0.027	-0.08	1	-0.03
Neó × 10 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.327	-0.82	.992	-0.31
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-0.738	-1.69	.694	0.69
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-2.584	-6.48	<.001	-2.41
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Petit	0.245	0.56	.999	0.23
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-0.338	-0.85	.99	-0.32
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Petit	-0.411	-1.03	.969	0.38
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-2.257	-6.32	<.001	2.11
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Petit	0.572	1.43	.839	-0.53
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-0.011	-0.03	1	-0.01
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-1.846	-4.63	<.001	-1.72
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	0.984	2.25	.331	0.92
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.401	1	.973	0.37
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	2.83	7.09	<.001	-2.64
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	2.247	6.29	<.001	2.1
Zebra × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-0.583	-1.46	.826	-0.54

Taula A.8. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable IID.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	691.6	691.6	71.87	<.001	.209
MG	1	30.54	30.54	3.17	.076	.009
MT	1	13.62	13.62	1.42	.235	.004
SP × MG	1	329.11	329.11	34.2	<.001	.099
SP × MT	1	0.07	0.07	0.01	.931	0
MG × MT	1	8.62	8.62	0.9	.345	.003
SP × MG × MT	1	5.24	5.24	0.54	.461	.002
Error	232	2232.56	9.62			

Taula A.9. Comparacions per parells de la mitjana de la IID en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit).

Comparació Espècie × Mida de grup × Mida de tanc	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	d de Cohen
Neó × 5 × Petit – Neó × 5 × Gran	-0.595	-0.74	.996	-0.19
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Petit	-1.712	-2.14	.394	-0.55
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Gran	-2.14	-2.67	.137	-0.69
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-5.476	-6.84	<.001	-1.77
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-6.593	-8.23	<.001	-2.13
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	-3.096	-3.87	.004	-1
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-2.863	-3.57	.01	-0.92
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Petit	-1.117	-1.4	.859	0.36
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Gran	-1.545	-1.93	.532	-0.5
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Petit	-4.882	-6.1	<.001	1.57
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-5.998	-7.49	<.001	-1.93
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	-2.501	-3.12	.042	0.81
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-2.268	-2.83	.092	-0.73
Neó × 10 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.428	-0.53	.999	-0.14
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-3.765	-4.7	<.001	1.21
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-4.881	-6.09	<.001	-1.57
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Petit	-1.384	-1.73	.669	-0.45
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-1.151	-1.44	.839	-0.37
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Petit	-3.337	-4.17	.001	1.08
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-4.453	-5.56	<.001	1.44
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Petit	-0.956	-1.19	.933	0.31
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-0.723	-0.9	.986	-0.23
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-1.116	-1.39	.86	-0.36
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	2.381	2.97	.064	0.77
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	2.614	3.26	.027	0.84
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	3.497	4.37	<.001	-1.13
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	3.73	4.66	<.001	1.2
Zebra × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.233	0.29	1	0.08

Taula A.10. Resultats de l'ANOVA mixt Dia (D) × Espècies (SP) × Mida de grup (MG) per a la variable IID.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
D	9	704	78.2	15.64	<.001	.204
D × SP	9	244	27.15	5.43	<.001	.071
D × MG	9	161	17.84	3.57	<.001	.047
D × SP × MG	9	183	20.28	4.06	<.001	.053
Error	180	900	5			

Taula A.11. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable IID, per als 5 primers dies.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	131.24	131.24	21.51	<.001	.117
MG	1	1.96	1.96	0.32	.572	.002
MT	1	143.23	143.23	23.48	<.001	.128
SP × MG	1	88.74	88.74	14.55	<.001	.079
SP × MT	1	59.7	59.7	9.79	.002	.053
MG × MT	1	4.68	4.68	0.767	.383	.004
SP × MG × MT	1	9.07	9.07	1.486	.225	.008
Error	112	683.22	6.1			

Taula A.12. Comparacions per parells de la mitjana de la IID en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit), per als 5 primers dies.

Comparació Espècie × Mida de grup × Mida de tanc	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó × 5 × Petit – Neó × 5 × Gran	-0.632	-0.69	.997	-0.26
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Petit	-1.337	-1.33	.887	-0.54
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Gran	-2.285	-2.48	.214	-0.93
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-1.889	-1.87	.572	-0.76
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-6.523	-7.09	<.001	-2.64
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	-0.837	-0.83	.991	-0.34
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-3.543	-3.85	.005	-1.43
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Petit	-0.704	-0.77	.995	0.29
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Gran	-1.653	-2.01	.481	-0.67
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Petit	-1.257	-1.37	.871	0.51
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-5.891	-7.16	<.001	-2.39
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	-0.205	-0.22	1	0.08
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-2.911	-3.54	.013	-1.18
Neó × 10 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.948	-1.03	.969	-0.38
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-0.553	-0.55	.999	0.22
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-5.186	-5.64	<.001	-2.1
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Petit	0.499	0.5	1	0.2
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-2.206	-2.4	.253	-0.89
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Petit	0.396	0.43	1	-0.16
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-4.238	-5.15	<.001	1.72
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Petit	1.448	1.57	.765	-0.59
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-1.258	-1.53	.791	-0.51
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-4.634	-5.03	<.001	-1.88
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	1.052	1.04	.967	0.43
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-1.654	-1.8	.624	-0.67
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	5.686	6.18	<.001	-2.3
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	2.98	3.62	.01	1.21
Zebra × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-2.706	-2.94	.074	-1.1

Taula A.13. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable densitat.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	1.42e-6	1.42e-6	2.79	.096	.01
MG	1	1.09e-5	1.09e-5	21.44	<.001	.076
MT	1	2.25e-6	2.25e-6	4.42	.037	.016
SP × MG	1	7.12e-6	7.12e-6	13.97	<.001	.05
SP × MT	1	1.39e-6	1.39e-6	2.73	.1	.01
MG × MT	1	1.9e-6	1.9e-6	3.74	0.054	.013
SP × MG × MT	1	3.99e-7	3.99e-7	0.78	.377	.003
Error	232	1.18e-4	5.1e-7			

Taula A.14. Comparacions per parells de la mitjana de la densitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.01.

Comparació Espècie × Mida de grup × Mida de tanc	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó × 5 × Petit – Neó × 5 × Gran	6.06e-4	3.29	.025	0.85
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Petit	0.00103	5.59	<.001	1.44
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Gran	0.00112	6.06	<.001	1.57
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Petit	7.32e-4	3.97	.002	1.03
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	8.70e-4	4.72	<.001	1.22
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	9.11e-4	4.94	<.001	1.28
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	8.56e-4	4.64	<.001	1.2
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Petit	4.25e-4	2.31	.294	-0.6
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Gran	5.12e-4	2.78	.106	0.72
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Petit	1.26e-4	0.69	.997	-0.18
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Gran	2.65e-4	1.44	.84	0.37
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	3.05e-4	1.66	.715	-0.43
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	2.50e-4	1.36	.875	0.35
Neó × 10 × Petit – Neó × 10 × Gran	8.64e-5	0.47	1	0.12
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Petit	-2.99e-4	-1.62	.737	0.42
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Gran	-1.61e-4	-0.88	.988	-0.23
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Petit	-1.20e-4	-0.65	.998	-0.17
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-1.75e-4	-0.95	.981	-0.25
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Petit	-3.85e-4	-2.09	.425	0.54
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Gran	-2.47e-4	-1.34	.882	0.35
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Petit	-2.06e-4	-1.12	.952	0.29
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-2.61e-4	-1.42	.848	-0.37
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	1.38e-4	0.75	.995	0.19
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	1.79e-4	0.97	.978	0.25
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	1.24e-4	0.67	.998	0.17
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	4.09e-5	0.22	1	-0.06
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-1.43e-5	-0.08	1	-0.02
Zebra × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-5.52e-5	-0.3	1	-0.08

Taula A.15. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Mida de tanc (MT) per a la variable circularitat.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	0.38	0.38	143.92	<.001	.239
MG	1	0.54	0.54	202.24	<.001	.335
MT	1	0.03	0.03	12.14	<.001	.02
SP × MG	1	4.23e-4	4.23e-4	0.16	.69	0
SP × MT	1	0.02	0.02	9.34	.002	.015
MG × MT	1	1.24e-4	1.24e-4	0.05	.829	0
SP × MG × MT	1	0.01	0.001	3.24	.073	.005
Error	232	0.62	0.003			

Taula A.16. Comparacions per parells de la mitjana de la circularitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Mida de tanc (Gran, Petit). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.

Comparació Espècie × Mida de grup × Mida de tanc	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó × 5 × Petit – Neó × 5 × Gran	-0.011	-0.79	.993	-0.21
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Petit	-0.105	-7.92	<.001	-2.05
Neó × 5 × Petit – Neó × 10 × Gran	-0.089	-6.7	<.001	-1.73
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Petit	0.05	3.77	.005	0.97
Neó × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	0.104	7.83	<.001	2.02
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	-0.037	-2.75	.114	-0.71
Neó × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-0.004	-0.27	1	-0.07
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Petit	-0.095	-7.13	<.001	1.84
Neó × 5 × Gran – Neó × 10 × Gran	-0.079	-5.9	<.001	-1.52
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Petit	0.061	4.56	<.001	-1.18
Neó × 5 × Gran – Zebra × 5 × Gran	0.115	8.63	<.001	2.23
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	-0.026	-1.96	.515	0.50
Neó × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	0.007	0.52	1	0.14
Neó × 10 × Petit – Neó × 10 × Gran	0.016	1.22	.925	0.32
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Petit	0.156	11.69	<.001	-3.02
Neó × 10 × Petit – Zebra × 5 × Gran	0.21	15.75	<.001	4.07
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Petit	0.069	5.17	<.001	1.34
Neó × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.102	7.65	<.001	1.98
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Petit	0.139	10.47	<.001	-2.7
Neó × 10 × Gran – Zebra × 5 × Gran	0.193	14.53	<.001	-3.75
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Petit	0.053	3.95	.003	-1.02
Neó × 10 × Gran – Zebra × 10 × Gran	0.086	6.43	<.001	1.66
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 5 × Gran	0.054	4.06	.002	1.05
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Petit	-0.087	-6.52	<.001	-1.68
Zebra × 5 × Petit – Zebra × 10 × Gran	-0.054	-4.04	.002	-1.04
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Petit	-0.141	-10.58	<.001	2.73
Zebra × 5 × Gran – Zebra × 10 × Gran	-0.108	-8.1	<.001	-2.09
Zebra × 10 × Petit – Zebra × 10 × Gran	0.033	2.48	.21	0.64

Annex B. Resultats de la comparativa per al factor intensitat lumínica

Taula B.1. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable polarització ajustada.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	1.08	1.08	52.15	<.001	.159
MG	1	0.17	0.17	8.27	.004	.025
IL	1	0.29	0.29	13.95	<.001	.043
SP × MG	1	0.21	0.21	10.02	.002	.031
SP × IL	1	7.09e-6	7.09e-6	3.41e-4	.985	0
MG × IL	1	0.19	0.19	9.37	.002	.029
SP × MG × IL	1	0.04	0.04	2.05	.153	.006
Error	232	4.82	0.02			

Taula B.2. Comparacions per parells de la mitjana de la polarització ajustada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.

Comparació Espècie × Mida de grup × Intensitat lumínica	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó x 4 x IB - Neó x 4 x IA	-0.015	-0.39	1	-0.1
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IB	-0.089	-2.39	.25	-0.62
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IA	0.064	1.71	.679	0.44
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IB	0.049	1.3	.897	0.34
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	0.088	2.37	.264	0.61
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	0.131	3.51	.012	0.91
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	0.231	6.2	<.001	1.6
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IB	-0.075	-2	.482	0.52
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IA	0.078	2.1	.417	0.54
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IB	0.063	1.69	.693	-0.44
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IA	0.103	2.75	.112	0.71
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	0.145	3.9	.003	-1.01
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	0.245	6.59	<.001	1.7
Neó x 12 x IB - Neó x 12 x IA	0.153	4.11	.001	1.06
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IB	0.138	3.7	.007	-0.95
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IA	0.177	4.76	<.001	1.23
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IB	0.22	5.9	<.001	1.52
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	0.32	8.59	<.001	2.22
Neó x12x IA-Zebra x4x IB	-0.015	-0.41	1	0.11
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IA	0.024	0.65	.998	-0.17
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IB	0.067	1.8	.624	-0.46
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IA	0.167	4.49	<.001	1.16
Zebra x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	0.04	1.06	.964	0.27
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	0.082	2.21	.352	0.57
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	0.182	4.9	<.001	1.26
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	0.043	1.14	.946	-0.3
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	0.143	3.83	.004	0.99
Zebra x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	0.1	2.69	.131	0.7

Taula B.3. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable NND.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	125.75	125.75	31.69	<.001	.101
MG	1	185.25	185.25	46.68	<.001	.148
IL	1	1.61	1.61	0.41	.525	.001
SP × MG	1	3.43	3.43	0.87	.353	.003
SP × IL	1	2.91	2.91	0.73	.392	.002
MG × IL	1	3.52	3.52	0.89	.347	.003
SP × MG × IL	1	8.03	8.03	2.02	.156	.006
Error	232	920.63	3.97			

Taula B.4. Comparacions per parells de la mitjana de la NND en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA).

Comparació Espècie × Mida de grup × Intensitat lumínica	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó x 4 x IB - Neó x 4 x IA	0.507	0.99	.976	0.26
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IB	1.641	3.19	.034	0.82
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IA	1.902	3.7	.007	0.96
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IB	-1.101	-2.14	.392	-0.55
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	-1.766	-3.43	.016	-0.89
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	0.288	0.56	.999	0.14
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	0.839	1.63	.731	0.42
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IB	1.134	2.21	.353	-0.57
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IA	1.395	2.71	.124	0.7
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IB	-1.608	-3.13	.041	0.81
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IA	-2.273	-4.42	<.001	-1.14
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	-0.22	-0.43	1	0.11
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	0.331	0.64	.998	0.17
Neó x 12 x IB - Neó x 12 x IA	0.261	0.51	1	0.13
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IB	-2.742	-5.33	<.001	1.38
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IA	-3.407	-6.62	<.001	-1.71
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IB	-1.354	-2.63	.15	-0.68
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	-0.803	-1.56	.773	-0.4
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IB	-3.003	-5.84	<.001	1.51
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IA	-3.667	-7.13	<.001	1.84
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IB	-1.614	-3.14	.04	0.81
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IA	-1.063	-2.07	.439	-0.53
Zebra x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	-0.665	-1.29	.901	-0.33
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	1.388	2.7	.128	0.7
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	1.94	3.77	.005	0.97
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	2.053	3.99	.002	-1.03
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	2.604	5.06	<.001	1.31
Zebra x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	0.551	1.07	.962	0.28

Taula B.5. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable IID.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	1127.06	1127.06	65.35	<.001	.213
MG	1	13.03	13.03	0.76	.386	.002
IL	1	30.34	30.34	1.76	.186	.006
SP × MG	1	24.4	24.4	1.42	.236	.005
SP × IL	1	3.88	3.88	0.23	.636	.001
MG × IL	1	41.41	41.41	2.4	.123	.008
SP × MG × IL	1	49.82	49.82	2.89	.091	.009
Error	232	4001.1	17.25			

Taula B.6. Comparacions per parells de la mitjana de la IID en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA).

Comparació Espècie × Mida de grup × Intensitat lumínica	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó x 4 x IB - Neó x 4 x IA	1.046	0.98	.977	0.25
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IB	1.184	1.1	.955	0.29
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IA	2.069	1.93	.532	0.5
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IB	-2.531	-2.36	.266	-0.61
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	-3.816	-3.56	.011	-0.92
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	-4.444	-4.15	.001	-1.07
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	-2.246	-2.09	.422	-0.54
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IB	0.138	0.13	1	-0.03
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IA	1.023	0.95	.98	0.25
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IB	-3.577	-3.34	.022	0.86
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IA	-4.862	-4.53	<.001	-1.17
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	-5.49	-5.12	<.001	1.32
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	-3.292	-3.07	.048	-0.79
Neó x 12 x IB - Neó x 12 x IA	0.885	0.83	.992	0.21
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IB	-3.715	-3.47	.014	0.89
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IA	-5	-4.66	<.001	-1.2
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IB	-5.629	-5.25	<.001	-1.36
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	-3.43	-3.2	.033	-0.83
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IB	-4.6	-4.29	<.001	1.11
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IA	-5.885	-5.49	<.001	1.42
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IB	-6.514	-6.08	<.001	1.57
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IA	-4.315	-4.02	.002	-1.04
Zebra x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	-1.285	-1.2	.932	-0.31
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	-1.914	-1.79	.631	-0.46
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	0.285	0.27	1	0.07
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	-0.628	-0.59	.999	0.15
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	1.57	1.47	.825	0.38
Zebra x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	2.199	2.05	.45	0.53

Taula B.7. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable àrea total ocupada.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	7.89e+10	7.89e+10	115.97	<.001	.224
MG	1	5.69e+10	5.69e+10	83.68	<.001	.162
IL	1	4.74e+9	4.74e+9	6.97	.009	.013
SP × MG	1	2.69e+10	2.69e+10	39.52	<.001	.077
SP × IL	1	1.84e+9	1.84e+9	2.7	.102	.005
MG × IL	1	1.48e+10	1.48e+10	21.75	<.001	.042
SP × MG × IL	1	9.5e+9	9.5e+9	13.97	<.001	.027
Error	232	1.58e+11	6.8e+8			

Taula B.8. Comparacions per parells de la mitjana de l'àrea total ocupada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA).

Comparació Espècie × Mida de grup × Intensitat lumínica	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó x 4 x IB - Neó x 4 x IA	236	0.04	1	0.01
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IB	-12750	-1.89	.557	-0.49
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IA	-6277	-0.93	.983	-0.24
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IB	-8039	-1.19	.933	-0.31
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	-21905	-3.25	.028	-0.84
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	-88287	-13.11	<.001	-3.39
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	-45580	-6.77	<.001	-1.75
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IB	-12986	-1.93	.533	0.5
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IA	-6513	-0.97	.979	-0.25
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IB	-8275	-1.23	.923	0.32
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IA	-22141	-3.29	.025	-0.85
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	-88523	-13.15	<.001	3.39
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	-45817	-6.8	<.001	-1.76
Neó x 12 x IB - Neó x 12 x IA	6473	0.96	.979	0.25
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IB	4711	0.7	.997	-0.18
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IA	-9155	-1.36	.874	-0.35
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IB	-75537	-11.22	<.001	-2.9
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	-32830	-4.88	<.001	-1.26
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IB	-1762	-0.26	1	0.07
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IA	-15628	-2.32	.287	0.6
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IB	-82010	-12.18	<.001	3.14
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IA	-39303	-5.84	<.001	-1.51
Zebra x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	-13866	-2.06	.445	-0.53
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	-80248	-11.92	<.001	-3.08
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	-37542	-5.58	<.001	-1.44
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	-66382	-9.86	<.001	2.55
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	-23676	-3.52	.012	-0.91
Zebra x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	42706	6.34	<.001	1.64

Taula B.9. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable densitat.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	1.72e-5	1.72e-5	27.3	<.001	.077
MG	1	5.08e-5	5.08e-5	80.62	<.001	.228
IL	1	1.56e-7	1.56e-7	0.25	.619	.001
SP × MG	1	1.06e-7	1.06e-7	0.17	.682	0
SP × IL	1	3.21e-7	3.21e-7	0.51	.476	.001
MG × IL	1	7.78e-6	7.78e-6	12.35	<.001	.035
SP × MG × IL	1	4.8e-8	4.8e-8	0.08	.783	0
Error	232	1.46e-4	6.3e-7			

Taula B.10. Comparacions per parells de la mitjana de la densitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.01.

Comparació Espècie × Mida de grup × Intensitat lumínica	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó x 4 x IB - Neó x 4 x IA	3.5e-4	1.73	.067	0.45
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IB	0.0013	6.31	<.001	1.63
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IA	0.001	4.8	<.001	1.24
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IB	0.0006	3.04	.053	0.78
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	0.0009	4.33	<.001	1.12
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	0.0019	9.22	<.001	2.38
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	0.0014	6.72	<.001	1.73
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IB	0.0009	4.59	<.001	-1.18
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IA	0.0006	3.08	.048	0.79
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IB	0.0003	1.31	.894	-0.34
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IA	0.0005	2.6	.162	0.67
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	0.0015	7.49	<.001	-1.93
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	0.001	4.99	<.001	1.29
Neó x 12 x IB - Neó x 12 x IA	-3.10e-4	-1.51	.801	-0.39
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IB	-6.72e-4	-3.28	.026	0.85
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IA	-4.07e-4	-1.99	.492	-0.51
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IB	0.0006	2.9	.077	0.75
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	0.0001	0.4	1	0.1
Neó x12x IA-Zebra x4x IB	-3.62e-4	-1.77	.644	0.46
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IA	-9.77e-5	-0.48	1	0.12
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IB	0.0009	4.41	<.001	-1.14
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IA	0.0004	1.91	.543	0.49
Zebra x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	0.0003	1.29	.902	0.33
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	0.0013	6.18	<.001	1.6
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	0.0008	3.68	.007	0.95
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	0.001	4.89	<.001	-1.26
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	0.0005	2.39	.251	0.62
Zebra x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	-5.13e-4	-2.5	0.2	-0.65

Taula B.11. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Intensitat lumínica (IL) per a la variable circularitat.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	0.48	0.48	49.05	<.001	.099
MG	1	1.83	1.83	185.76	<.001	.375
IL	1	9.15e-4	9.15e-4	0.09	.761	0
SP × MG	1	0.09	0.09	9.57	.002	.019
SP × IL	1	0.09	0.09	9.61	.002	.019
MG × IL	1	0.07	0.07	6.6	.011	.013
SP × MG × IL	1	0.02	0.02	2.45	.119	.005
Error	232	2.29	0.01			

Taula B.12. Comparacions per parells de la mitjana de la circularitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Intensitat lumínica (IB, IA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.

Comparació Espècie × Mida de grup × Intensitat lumínica	Diferència	t	p	d de Cohen
Neó x 4 x IB - Neó x 4 x IA	-0.049	-1.9	.552	-0.49
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IB	-0.227	-8.86	<.001	-2.29
Neó x 4 x IB - Neó x 12 x IA	-0.25	-9.76	<.001	-2.52
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IB	0.03	1.19	.935	0.31
Neó x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	0.021	0.82	.992	0.21
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	-0.158	-6.15	<.001	-1.59
Neó x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	-0.061	-2.38	.257	-0.61
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IB	-0.179	-6.96	<.001	1.8
Neó x 4 x IA - Neó x 12 x IA	-0.202	-7.86	<.001	-2.03
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IB	0.079	3.09	.046	-0.8
Neó x 4 x IA - Zebra x 4 x IA	0.07	2.72	.121	0.7
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	-0.109	-4.25	<.001	1.1
Neó x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	-0.012	-0.48	1	-0.12
Neó x 12 x IB - Neó x 12 x IA	-0.023	-0.9	.986	-0.23
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IB	0.258	10.05	<.001	-2.6
Neó x 12 x IB - Zebra x 4 x IA	0.249	9.69	<.001	2.5
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IB	0.07	2.72	.123	0.7
Neó x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	0.166	6.49	<.001	1.67
Neó x12x IA-Zebra x4x IB	0.281	10.95	<.001	-2.83
Neó x 12 x IA - Zebra x 4 x IA	0.272	10.58	<.001	-2.73
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IB	0.093	3.61	.009	-0.93
Neó x 12 x IA - Zebra x 12 x IA	0.189	7.38	<.001	1.91
Zebra x 4 x IB - Zebra x 4 x IA	-0.009	-0.37	1	-0.09
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IB	-0.188	-7.34	<.001	-1.89
Zebra x 4 x IB - Zebra x 12 x IA	-0.091	-3.57	.01	-0.92
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IB	-0.179	-6.97	<.001	1.8
Zebra x 4 x IA - Zebra x 12 x IA	-0.082	-3.2	.033	-0.83
Zebra x 12 x IB - Zebra x 12 x IA	0.097	3.77	.005	0.97

Annex C. Resultats de la comparativa per al factor velocitat del corrent d'aigua

Taula C.1. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable polarització ajustada.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	0.45	0.45	44.47	<.001	.112
MG	1	0.06	0.06	6.35	.012	.016
VC	2	0.48	0.48	24.1	<.001	.121
SP × MG	1	0.63	0.63	62.28	<.001	.157
SP × VC	2	0.01	0.004	0.35	.707	.002
MG × VC	2	0.13	0.07	6.59	.002	.033
SP × MG × VC	2	0.18	0.09	8.95	<.001	.045
Error	204	2.06	0.01			

Taula C.2. Comparacions per parells de la mitjana de la polarització ajustada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.

Comparació	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent				
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CB	-0.01	-0.31	1	-0.1
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CA	-3.89e-4	-0.01	1	-0.004
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x SC	-0.214	-6.39	<.001	-2.13
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CB	-0.064	-1.91	.753	-0.64
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CA	0.047	1.39	.964	0.46
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x SC	-0.077	-2.29	.491	-0.76
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	-0.021	-0.62	1	-0.21
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	0.036	1.09	.995	0.36
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	0.075	2.23	.533	0.74
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	0.125	3.74	.013	1.25
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	0.167	4.97	<.001	1.66
Neó x 4 x CB - Neó x 4 x CA	0.01	0.3	1	0.1
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x SC	-0.204	-6.07	<.001	2.02
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CB	-0.054	-1.6	.908	-0.53
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CA	0.057	1.7	.864	0.57
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x SC	-0.066	-1.97	.711	0.66
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CB	-0.011	-0.31	1	-0.1
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	0.047	1.4	.963	0.47
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	0.085	2.54	.323	-0.85
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	0.136	4.05	.004	1.35
Neó x 4 x CB - Zebra x 12x CA	0.177	5.28	<.001	1.76

Comparació Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent	Diferència	t	p	d de Cohen
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x SC	-0.214	-6.37	<.001	2.12
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CB	-0.064	-1.9	.76	0.63
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CA	0.047	1.41	.961	0.47
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x SC	-0.076	-2.27	.499	0.76
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CB	-0.021	-0.61	1	0.2
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CA	0.037	1.1	.994	0.37
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	0.075	2.24	.524	-0.75
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	0.126	3.75	.012	-1.25
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	0.167	4.98	<.001	1.66
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CB	0.15	4.48	<.001	1.49
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CA	0.261	7.78	<.001	2.59
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x SC	0.137	4.1	.003	-1.37
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CB	0.193	5.76	<.001	1.92
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CA	0.25	7.47	<.001	2.49
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x SC	0.289	8.61	<.001	2.87
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	0.339	10.12	<.001	3.37
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	0.381	11.35	<.001	3.78
Neó x 12 x CB - Neó x 12 x CA	0.111	3.3	.051	1.1
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x SC	-0.013	-0.37	1	0.13
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CB	0.043	1.29	.98	-0.43
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CA	0.1	3	.118	1
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x SC	0.139	4.14	.003	-1.38
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CB	0.189	5.65	<.001	1.88
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	0.23	6.88	<.001	2.29
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x SC	-0.123	-3.68	.015	1.23
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x CB	-0.068	-2.02	.682	0.67
Neó x 12 x CA - Zebra x 4x CA	-0.01	-0.31	1	0.1
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x SC	0.028	0.83	1	-0.28
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CB	0.079	2.35	.449	-0.78
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CA	0.12	3.57	.022	1.19
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	0.056	1.66	.883	0.55
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	0.113	3.37	.041	1.12
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	0.151	4.51	<.001	1.5
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	0.202	6.02	<.001	2.01
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	0.243	7.25	<.001	2.42
Zebra x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	0.057	1.71	.862	0.57
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	0.096	2.85	.168	-0.95
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	0.146	4.36	.001	1.45
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CA	0.187	5.59	<.001	1.86
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	0.038	1.14	.992	-0.38
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	0.089	2.65	.259	-0.88
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	0.13	3.88	.008	1.29
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	0.051	1.51	.936	0.5
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	0.092	2.74	.214	0.91
Zebra x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	0.041	1.23	.986	0.41

Taula C.3. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable NND.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	8.25	8.25	3.34	.069	.012
MG	1	131.05	131.05	53.07	<.001	.191
VC	2	26.49	26.49	5.36	.005	.039
SP × MG	1	7.84e-4	7.84e-4	3.17e-4	.986	0
SP × VC	2	4.68	2.34	0.95	.389	.007
MG × VC	2	6.1	3.05	1.24	.293	.009
SP × MG × VC	2	4.87	2.43	0.99	.375	.007
Error	204	503.73	2.47			

Taula C.4. Comparacions per parells de la mitjana de la NND en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA).

Comparació Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent	Diferència	t	p	d de Cohen
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CB	-1.595	-3.05	.104	-1.01
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CA	-1.379	-2.63	.269	-0.88
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x SC	0.938	1.79	.821	0.6
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CB	0.708	1.35	.971	0.45
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CA	0.066	0.13	1	0.04
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x SC	-0.96	-1.83	.798	-0.61
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	-1.311	-2.5	.344	-0.83
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	-1.864	-3.56	.023	-1.19
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	0.289	0.55	1	0.18
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	0.143	0.27	1	0.09
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	0.095	0.18	1	0.06
Neó x 4 x CB - Neó x 4 x CA	0.216	0.41	1	0.14
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x SC	2.533	4.84	<.001	-1.61
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CB	2.302	4.4	.001	1.47
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CA	1.661	3.17	.074	1.06
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x SC	0.635	1.21	.988	-0.4
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CB	0.284	0.54	1	0.18
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	-0.269	-0.51	1	-0.17
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	1.884	3.6	.02	-1.2
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	1.738	3.32	.048	1.11
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x CA	1.69	3.22	.063	1.08
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x SC	2.317	4.42	<.001	-1.47
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CB	2.087	3.98	.005	-1.33
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CA	1.445	2.76	.206	0.92
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x SC	0.419	0.8	1	-0.27
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CB	0.068	0.13	1	-0.04
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CA	-0.485	-0.93	.999	-0.31
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	1.668	3.18	.071	-1.06
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	1.522	2.91	.147	-0.97
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	1.474	2.81	.182	0.94
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CB	-0.23	-0.44	1	-0.15

Comparació Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CA	-0.872	-1.67	.882	-0.56
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x SC	-1.898	-3.62	.019	1.21
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CB	-2.249	-4.29	.002	-1.43
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CA	-2.802	-5.35	<.001	-1.78
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x SC	-0.649	-1.24	.985	-0.41
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	-0.795	-1.52	.934	-0.51
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	-0.843	-1.61	.904	-0.54
Neó x 12 x CB - Neó x 12 x CA	-0.642	-1.23	.986	-0.41
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x SC	-1.668	-3.18	.071	1.06
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CB	-2.019	-3.85	.008	1.28
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CA	-2.572	-4.91	<.001	-1.64
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x SC	-0.419	-0.8	1	0.27
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CB	-0.565	-1.08	.995	-0.36
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	-0.612	-1.17	.991	-0.39
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x SC	-1.026	-1.96	.721	0.65
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x CB	-1.377	-2.63	.271	0.88
Neó x 12 x CA - Zebra x 4x CA	-1.93	-3.68	.015	1.23
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x SC	0.223	0.43	1	-0.14
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CB	0.077	0.15	1	-0.05
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CA	0.029	0.06	1	0.02
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	-0.351	-0.67	1	-0.22
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	-0.904	-1.73	.854	-0.58
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	1.249	2.39	.421	0.79
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	1.103	2.11	.619	0.7
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	1.055	2.02	.683	0.67
Zebra x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	-0.553	-1.06	.996	-0.35
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	1.6	3.06	.101	-1.02
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	1.454	2.78	.199	0.93
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CA	1.406	2.69	.242	0.89
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	2.153	4.11	.003	-1.37
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	2.007	3.83	.009	-1.28
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	1.959	3.74	.012	1.25
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	-0.146	-0.28	1	-0.09
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	-0.194	-0.37	1	-0.12
Zebra x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	-0.048	-0.09	1	-0.03

Taula C.5. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable IID.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	112.98	112.98	6.27	.013	.023
MG	1	137.99	137.99	7.66	.006	.028
VC	2	635.98	635.98	17.65	<.001	.128
SP × MG	1	174.91	174.91	9.71	.002	.035
SP × VC	2	69.71	34.85	1.93	.147	.014
MG × VC	2	141.17	70.58	3.92	.021	.029
SP × MG × VC	2	2.57	1.28	0.07	.931	.001
Error	204	3675.15	18.02			

Taula C.6. Comparacions per parells de la mitjana de la IID en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA).

Comparació Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent	Diferència	t	p	d de Cohen
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CB	-2.116	-1.5	.94	-0.5
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CA	-7.535	-5.33	<.001	-1.78
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x SC	1.781	1.26	.983	0.42
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CB	0.397	0.28	1	0.09
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CA	-1.634	-1.16	.992	-0.39
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x SC	-0.927	-0.66	1	-0.22
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	-2.266	-1.6	.907	-0.53
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	-5.398	-3.82	.01	-1.27
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	-2.677	-1.89	.763	-0.63
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	-2.857	-2.02	.68	-0.67
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	-3.661	-2.59	.294	-0.86
Neó x 4 x CB - Neó x 4 x CA	-5.42	-3.83	.009	-1.28
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x SC	3.897	2.75	.208	-0.92
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CB	2.513	1.78	.829	0.59
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CA	0.482	0.34	1	0.11
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x SC	1.188	0.84	1	-0.28
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CB	-0.15	-0.11	1	-0.04
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	-3.282	-2.32	.466	-0.77
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	-0.561	-0.5	1	0.13
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	-0.741	-0.52	1	-0.17
Neó x 4 x CB - Zebra x 12x CA	-1.545	-1.09	.995	-0.36
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x SC	9.316	6.59	<.001	-2.20
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CB	7.932	5.61	<.001	-1.87
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CA	5.901	4.17	.003	1.39
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x SC	6.608	4.67	<.001	-1.56
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CB	5.27	3.73	.013	-1.24
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CA	2.137	1.51	.936	0.5
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	4.859	3.43	.034	-1.14
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	4.679	3.31	.05	-1.1
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	3.874	2.74	.216	0.91
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CB	-1.384	-0.98	.998	-0.33
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CA	-3.415	-2.41	.402	-0.8
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x SC	-2.709	-1.91	.749	0.64
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CB	-4.047	-2.86	.164	-0.95
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CA	-7.179	-5.07	<.001	-1.69
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x SC	-4.458	-3.15	.078	-1.05
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	-4.638	-3.28	.054	-1.09
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	-5.442	-3.85	.009	-1.28
Neó x 12 x CB - Neó x 12 x CA	-2.031	-1.44	.955	-0.48
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x SC	-1.324	-0.94	.999	0.31
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CB	-2.662	-1.88	.769	0.63
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CA	-5.795	-4.1	.003	-1.37
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x SC	-3.074	-2.17	.572	0.72
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CB	-3.253	-2.3	.48	-0.77

Comparació	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent				
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	-4.058	-2.87	.161	-0.96
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x SC	0.707	0.5	1	-0.17
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x CB	-0.632	-0.45	1	0.15
Neó x 12 x CA - Zebra x 4x CA	-3.764	-2.66	.254	0.89
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x SC	-1.043	-0.74	1	0.25
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CB	-1.223	-0.86	.999	0.29
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CA	-2.027	-1.43	.956	-0.48
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	-1.338	-0.95	.999	-0.32
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	-4.471	-3.16	.076	-1.05
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	-1.749	-1.24	.985	-0.41
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	-1.929	-1.36	.969	-0.45
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	-2.734	-1.93	.738	-0.64
Zebra x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	-3.132	-2.21	.542	-0.74
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	-0.411	-0.29	1	0.1
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	-0.591	-0.42	1	-0.14
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CA	-1.395	-0.99	.998	-0.33
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	2.721	1.92	.743	-0.64
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	2.541	1.8	.818	-0.6
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	1.737	1.23	.986	0.41
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	-0.18	-0.13	1	-0.04
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	-0.984	-0.7	1	-0.23
Zebra x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	-0.804	-0.57	1	-0.19

Taula C.7. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable àrea total ocupada.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	2.25e+10	2.25e+10	23	<.001	.065
MG	1	8.12e+10	8.12e+10	83.03	<.001	.233
VC	2	1.32e+10	1.32e+10	6.73	.001	.038
SP × MG	1	5.52e+9	5.52e+9	5.65	.018	.016
SP × VC	2	1.08e+10	5.39e+9	5.52	.005	.031
MG × VC	2	4.31e+9	2.15e+9	2.2	.113	.012
SP × MG × VC	2	1.17e+10	5.85e+9	5.98	.003	.034
Error	204	1.99e+11	9.78e+8			

Taula C.8. Comparacions per parells de la mitjana de l'àrea total ocupada en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA).

Comparació Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CB	739	0.07	1	0.02
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CA	-6318	-0.61	1	-0.2
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x SC	-5327	-0.51	1	-0.17
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CB	-18889	-1.81	.81	-0.6
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CA	-67348	-6.46	<.001	-2.15
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x SC	-10389	-1	.998	-0.33
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	-8439	-0.81	1	-0.27
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	-17632	-1.69	.87	-0.56
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	-63787	-6.12	<.001	-2.04
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	-61168	-5.87	<.001	-1.96
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	-58154	-5.58	<.001	-1.86
Neó x 4 x CB - Neó x 4 x CA	-7057	-0.68	1	-0.23
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x SC	-6066	-0.58	1	0.19
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CB	-19628	-1.88	.768	-0.63
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CA	-68087	-6.53	<.001	-2.18
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x SC	-11128	-1.07	.996	0.36
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CB	-9179	-0.88	.999	-0.29
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	-18371	-1.76	.836	-0.59
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	-64526	-6.19	<.001	2.06
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	-61907	-5.94	<.001	-1.98
Neó x 4 x CB - Zebra x 12x CA	-58893	-5.65	<.001	-1.88
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x SC	991	0.1	1	-0.03
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CB	-12571	-1.21	.988	0.4
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CA	-61030	-5.86	<.001	-1.95
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x SC	-4071	-0.39	1	0.13
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CB	-2121	-0.2	1	0.07
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CA	-11314	-1.09	.995	-0.36
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	-57469	-5.51	<.001	1.84
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	-54850	-5.26	<.001	1.75
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	-51836	-4.97	<.001	-1.66
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CB	-13562	-1.3	.978	-0.43
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CA	-62021	-5.95	<.001	-1.98
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x SC	-5062	-0.49	1	0.16
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CB	-3113	-0.3	1	-0.1
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CA	-12305	-1.18	.99	-0.39
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x SC	-58460	-5.61	<.001	-1.87
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	-55841	-5.36	<.001	-1.79
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	-52827	-5.07	<.001	-1.69
Neó x 12 x CB - Neó x 12 x CA	-48459	-4.65	<.001	-1.55
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x SC	8500	0.82	1	-0.27
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CB	10449	1	.998	-0.33
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CA	1256	0.12	1	0.04
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x SC	-44898	-4.31	.002	1.44
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CB	-42279	-4.06	.004	-1.35

Comparació	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent				
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	-39265	-3.77	.011	-1.26
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x SC	56959	5.47	<.001	-1.82
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x CB	58909	5.65	<.001	-1.88
Neó x 12 x CA - Zebra x 4x CA	49716	4.77	<.001	-1.59
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x SC	3561	0.34	1	-0.11
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CB	6180	0.59	1	-0.2
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CA	9194	0.88	.999	0.29
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	1950	0.19	1	0.06
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	-7243	-0.7	1	-0.23
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	-53398	-5.12	<.001	-1.71
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	-50779	-4.87	<.001	-1.62
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	-47765	-4.58	<.001	-1.53
Zebra x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	-9193	-0.88	.999	-0.29
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	-55347	-5.31	<.001	1.77
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	-52729	-5.06	<.001	-1.69
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CA	-49715	-4.77	<.001	-1.59
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	-46155	-4.43	<.001	1.48
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	-43536	-4.18	.003	1.39
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	-40522	-3.89	.007	-1.3
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	2619	0.25	1	0.08
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	5633	0.54	1	0.18
Zebra x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	3014	0.29	1	0.1

Taula C.9. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable densitat.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	9.42e-6	9.42e-6	5.23	.023	.016
MG	1	1.19e-4	1.19e-4	66.15	<.001	.202
VC	2	4.81e-5	4.81e-5	13.36	<.001	.082
SP × MG	1	2.77e-6	2.77e-6	1.54	.216	.005
SP × VC	2	6.01e-6	3.01e-6	1.67	.191	.01
MG × VC	2	2.58e-5	1.29e-5	7.16	<.001	.044
SP × MG × VC	2	1.14e-5	5.71e-6	3.17	.044	.019
Error	204	3.67e-4	1.8e-6			

Taula C.10. Comparacions per parells de la mitjana de la densitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.01.

Comparació Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent	Diferència	t	p	d de Cohen
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CB	-5.11e-4	-1.14	.992	-0.38
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CA	0.00108	2.41	.406	0.8
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x SC	0.00115	2.58	.3	0.86
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CB	0.0015	3.37	.042	1.12
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CA	0.00168	3.76	.012	1.25
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x SC	-9.24e-4	-2.07	.647	-0.69
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	0.00031	0.69	1	0.23
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	0.00175	3.92	.007	1.31
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	0.00198	4.43	<.001	1.48
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	0.00212	4.75	<.001	1.58
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	0.00217	4.85	<.001	1.62
Neó x 4 x CB - Neó x 4 x CA	0.00159	3.55	.023	1.18
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x SC	0.00166	3.72	.013	-1.24
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CB	0.00202	4.51	<.001	1.5
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CA	0.00219	4.91	<.001	1.64
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x SC	-4.12e-4	-0.92	.999	0.31
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CB	0.00082	1.84	.796	0.61
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	0.00226	5.07	<.001	1.69
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	0.00249	5.58	<.001	-1.86
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	0.00263	5.89	<.001	1.96
Neó x 4 x CB - Zebra x 12x CA	0.00268	5.99	<.001	2
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x SC	0.00008	0.17	1	-0.06
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CB	0.00043	0.96	.998	-0.32
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CA	0.00061	1.36	.97	0.45
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x SC	-0.002	-4.47	<.001	1.49
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CB	-7.67e-4	-1.72	.859	0.57
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CA	0.00068	1.51	.935	0.5
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	0.00091	2.02	.677	-0.67
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	0.00105	2.34	.451	-0.78
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	0.00109	2.44	.385	0.81
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CB	0.00035	0.79	1	0.26
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CA	0.00053	1.19	.989	0.4
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x SC	-0.00208	-4.64	<.001	1.55
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CB	-8.42e-4	-1.88	.768	-0.63
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CA	0.0006	1.34	.972	0.45
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x SC	0.00083	1.85	.786	0.62
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	0.00097	2.17	.571	0.72
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	0.00101	2.27	.502	0.76
Neó x 12 x CB - Neó x 12 x CA	0.00018	0.4	1	0.13
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x SC	-0.00243	-5.43	<.001	1.81
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CB	-0.0012	-2.67	.247	0.89
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CA	0.00025	0.56	1	0.19
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x SC	0.00048	1.07	.996	-0.36

Comparació	Diferència	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>d</i> de Cohen
Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent				
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CB	0.00062	1.38	.966	0.46
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	0.00066	1.48	.944	0.49
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x SC	-0.00261	-5.83	<.001	1.94
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x CB	-0.00137	-3.07	.097	1.02
Neó x 12 x CA - Zebra x 4x CA	0.00007	0.16	1	-0.05
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x SC	0.0003	0.67	1	-0.22
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CB	0.00044	0.99	.998	-0.33
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CA	0.00048	1.08	.995	0.36
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	0.00123	2.76	.206	0.92
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	0.00268	5.99	<.001	2
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	0.00291	6.5	<.001	2.17
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	0.00305	6.82	<.001	2.27
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	0.00309	6.91	<.001	2.3
Zebra x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	0.00144	3.23	.063	1.08
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	0.00167	3.74	.013	-1.25
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	0.00181	4.06	.004	1.35
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CA	0.00186	4.15	.003	1.38
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	0.00023	0.51	1	-0.17
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	0.00037	0.83	1	-0.28
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	0.00041	0.93	.999	0.31
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	0.00014	0.32	1	0.11
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	0.00019	0.42	1	0.14
Zebra x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	0.00004	0.1	1	0.03

Taula C.11. Resultats de l'ANOVA Espècies (SP) × Mida de grup (MG) × Velocitat del corrent (VC) per a la variable circularitat.

	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2
SP	1	0.7	0.7	42.74	<.001	.01
MG	1	2.25	2.25	137.59	<.001	.322
VC	2	0.25	0.13	7.71	<.001	.036
SP × MG	1	0.34	0.34	21.08	<.001	.049
SP × VC	2	0.06	0.03	1.85	.159	.009
MG × VC	2	0.03	0.01	0.82	.441	.004
SP × MG × VC	2	0.02	0.01	0.54	.586	.003
Error	204	3.33	0.02			

Taula C.12. Comparacions per parells de la mitjana de la circularitat en termes de la interacció Espècie (Neó, Zebra) × Mida de grup (5,10) × Velocitat del corrent (SC, CB, CA). Totes les diferències tenien errors estàndards menors a 0.05.

Comparació Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent	Diferència	t	p	d de Cohen
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CB	0.066	1.56	.921	0.52
Neó x 4 x SC - Neó x 4 x CA	0.148	3.47	.03	1.16
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x SC	-0.26	-6.1	<.001	-2.03
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CB	-0.218	-5.11	<.001	-1.7
Neó x 4 x SC - Neó x 12 x CA	-0.159	-3.74	.012	-1.25
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x SC	0.069	1.61	.903	0.54
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	0.126	2.96	.129	0.99
Neó x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	0.121	2.85	.17	0.95
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	-0.021	-0.49	1	-0.16
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	-0.047	-1.11	.994	-0.37
Neó x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	0.011	0.27	1	0.09
Neó x 4 x CB - Neó x 4 x CA	0.081	1.91	.751	0.64
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x SC	-0.326	-7.66	<.001	2.55
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CB	-0.284	-6.67	<.001	-2.22
Neó x 4 x CB - Neó x 12 x CA	-0.226	-5.3	<.001	-1.77
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x SC	0.002	0.05	1	-0.02
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CB	0.06	1.4	.963	0.47
Neó x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	0.055	1.29	.98	0.43
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	-0.087	-2.05	.661	0.68
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	-0.114	-2.67	.251	-0.89
Neó x 4 x CB - Zebra x 12 x CA	-0.055	-1.3	.979	-0.43
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x SC	-0.408	-9.58	<.001	3.19
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CB	-0.366	-8.59	<.001	2.86
Neó x 4 x CA - Neó x 12 x CA	-0.307	-7.21	<.001	-2.4
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x SC	-0.079	-1.86	.782	0.62
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CB	-0.022	-0.51	1	0.17
Neó x 4 x CA - Zebra x 4 x CA	-0.027	-0.63	1	-0.21
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	-0.169	-3.96	.006	1.32
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	-0.195	-4.58	<.001	1.53
Neó x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	-0.137	-3.21	.067	-1.07
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CB	0.042	0.99	.998	0.33
Neó x 12 x SC - Neó x 12 x CA	0.101	2.36	.436	0.79
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x SC	0.329	7.72	<.001	-2.57
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CB	0.386	9.06	<.001	3.02
Neó x 12 x SC - Zebra x 4 x CA	0.381	8.95	<.001	2.98
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x SC	0.239	5.62	<.001	1.87
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	0.213	5	<.001	1.67
Neó x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	0.271	6.37	<.001	2.12
Neó x 12 x CB - Neó x 12 x CA	0.059	1.37	.967	0.46
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x SC	0.286	6.73	<.001	-2.24
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CB	0.344	8.07	<.001	-2.69
Neó x 12 x CB - Zebra x 4 x CA	0.339	7.96	<.001	2.65
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x SC	0.197	4.63	<.001	-1.54

Comparació Espècie × Mida de grup × Velocitat corrent	Diferència	t	p	d de Cohen
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CB	0.171	4.01	.005	1.34
Neó x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	0.229	5.38	<.001	1.79
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x SC	0.228	5.35	<.001	-1.78
Neó x 12 x CA - Zebra x 4 x CB	0.285	6.7	<.001	-2.23
Neó x 12 x CA - Zebra x 4x CA	0.28	6.59	<.001	-2.2
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x SC	0.139	3.25	.058	-1.08
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CB	0.112	2.64	.268	-0.88
Neó x 12 x CA - Zebra x 12 x CA	0.171	4.01	.005	1.34
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CB	0.057	1.35	.972	0.45
Zebra x 4 x SC - Zebra x 4 x CA	0.053	1.23	.986	0.41
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x SC	-0.089	-2.1	.624	-0.7
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CB	-0.116	-2.72	.225	-0.91
Zebra x 4 x SC - Zebra x 12 x CA	-0.057	-1.35	.972	-0.45
Zebra x 4 x CB - Zebra x 4 x CA	-0.005	-0.11	1	-0.04
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x SC	-0.147	-3.45	.033	1.15
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CB	-0.173	-4.06	.004	-1.35
Zebra x 4 x CB - Zebra x 12 x CA	-0.115	-2.69	.237	-0.9
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x SC	-0.142	-3.33	.046	1.11
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CB	-0.168	-3.95	.006	1.32
Zebra x 4 x CA - Zebra x 12 x CA	-0.11	-2.58	.298	-0.86
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CB	-0.026	-0.62	1	-0.21
Zebra x 12 x SC - Zebra x 12 x CA	0.032	0.75	1	0.25
Zebra x 12 x CB - Zebra x 12 x CA	0.058	1.37	.968	0.46

Annex D. Paràmetres globals segons els diferents factors ambientals d'estudi

Taula D.1. Estadístics descriptius per a la variable polarització ajustada per a les dues espècies (neons, zebres) i mides de grup (4-5, 10-12), segons els factors ambientals mida de tanc, intensitat lumínica i velocitat del corrent de l'aigua.

	Mida de tanc				Intensitat lumínica				Velocitat corrent					
	Petit		Gran		IB		IA		SC		CB		CA	
	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>
Neons 4-5	.7	.15	.79	.09	.68	.16	.69	.15	.52	.1	.53	.07	.52	.05
Neons 10-12	.74	.12	.79	.09	.77	.14	.61	.19	.73	.19	.58	.14	.47	.09
Zebres 4-5	.53	.1	.62	.1	.63	.12	.59	.12	.6	.1	.54	.08	.48	.08
Zebres 10-12	.48	.12	.5	.1	.55	.11	.45	.15	.44	.09	.39	.08	.35	.06

Taula D.2. Estadístics descriptius per a la variable NND en cm per a les dues espècies (neons, zebres) i mides de grup (4-5, 10-12), segons els factors ambientals mida de tanc, intensitat lumínica i velocitat del corrent de l'aigua.

	Mida de tanc				Intensitat lumínica				Velocitat corrent					
	Petit		Gran		IB		IA		SC		CB		CA	
	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>
Neons 4-5	1.83	0.51	2.20	0.60	3.22	2.62	2.72	2.06	1.97	1.22	1.26	0.32	3.83	1.46
Neons 10-12	1.92	0.47	2.03	0.37	1.58	0.28	1.32	0.14	3.56	3.45	1.90	1.24	1.68	0.38
Zebres 4-5	4.07	1.95	4.27	2.38	4.32	2.63	4.99	3.34	3.34	2.65	2.93	1.69	1.82	0.25
Zebres 10-12	2.13	1.01	1.92	0.82	2.94	0.45	2.38	1.52	1.03	0.11	3.28	1.53	1.87	0.15

Taula D.3. Estadístics descriptius per a la variable IID en cm per a les dues espècies (neons, zebres) i mides de grup (4-5, 10-12), segons els factors ambientals mida de tanc, intensitat lumínica i velocitat del corrent de l'aigua.

	Mida de tanc				Intensitat lumínica				Velocitat corrent					
	Petit		Gran		IB		IA		SC		CB		CA	
	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>
Neons 4-5	3.28	0.93	8.76	4.43	5.67	5.18	4.63	4.06	4.66	5.30	4.26	2.37	10.06	4.64
Neons 10-12	3.88	1.11	9.88	5.65	4.49	0.82	3.60	0.43	6.78	6.92	6.29	3.68	7.34	1.97
Zebres 4-5	5.00	1.40	6.38	3.19	8.20	5.22	9.49	6.81	12.20	8.30	5.59	3.42	7.52	1.47
Zebres 10-12	5.42	1.24	6.15	3.10	10.12	2.02	7.92	3.99	2.88	0.23	6.93	3.47	8.32	0.93

Taula D.4. Estadístics descriptius per a la variable circularitat per a les dues espècies (neons, zebres) i mides de grup (4-5, 10-12), segons els factors ambientals mida de tanc, intensitat lumínica i velocitat del corrent de l'aigua.

	Mida de tanc				Intensitat lumínica				Velocitat corrent					
	Petit		Gran		IB		IA		SC		CB		CA	
	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>	<i>M</i>	<i>DT</i>
Neons 4-5	.72	.03	.67	.07	.6	.16	.65	.13	.57	.15	.79	.06	.45	.12
Neons 10-12	.73	.04	.61	.06	.82	.03	.85	.04	.51	.24	.73	.08	.59	.11
Zebres 4-5	.82	.03	.76	.06	.57	.09	.58	.07	.43	.25	.5	.08	.62	.07
Zebres 10-12	.81	.05	.72	.06	.75	.05	.66	.14	.83	.03	.45	.09	.56	.05