

# CONDUCTA AGRESIVA Y ORGANIZACION SOCIAL EN EL PEZ ANGEL, *PTEROPHYLLUM SCALARE*

LUIS M<sup>o</sup> GÓMEZ LAPLAZA  
Universidad de Oviedo

## Resumen

Se estudiaron las relaciones de dominación-subordinación en peces ángel juveniles mantenidos en grupos de 12 sujetos. Mediante el registro de los ataques dados y recibidos por cada pez se estableció una jerarquía de dominación basada en el índice de ataques. El orden de dominación fue relativamente estable a lo largo de las sesiones, resultando en una organización jerárquica incompleta en la que un pequeño número de peces dominantes instigaron la gran mayoría de ataques. La frecuencia de los ataques disminuyó significativamente durante el período de alimentación frente a los períodos inmediatamente anterior y posterior. Se discuten diversos mecanismos que pueden explicar el patrón de actividad agresiva encontrado.

**Palabras clave:** Conducta agresiva, Dominación, peces

## Abstract

Dominance-subordinancy relationships among juvenile angelfish kept in groups of 12 individuals were investigated. The number of attacks delivered and received by individual fish was noted and a rank-order based on the index of attacks was established. A rather stable dominance-order over sessions existed, resulting in an incomplete hierarchical social organization in which high ranking fish instigated most of the attacks. During the feeding period a significant decrease in attacks was produced relative to both pre- and post-feeding periods. Different mechanisms for the aggressive activity pattern are discussed.

**Key words:** Aggressive behaviour, Dominance, fish

## Introducción

Relaciones de dominación-subordinación se han descrito en muchos vertebrados. Uno de los trabajos pioneros fue el de Schjelderup-Ebbe (1935, citado en Manning, 1977) quien estudió la organización social en grupos de pollos, acuñando el término "orden de picoteo" y desarrollando el concepto de jerarquía. Encontró muchos ejemplos de relaciones de dominación-subordinación, relaciones que se establecían mediante "luchas" de las que iba surgiendo un individuo, el dominante, que dominaba al resto de individuos en el grupo. Por debajo de él había un segundo individuo que podía dominar a todos excepto al primero, y así sucesivamente. Se constituía así una jerarquía de dominación, que se puede definir como "el dominio físico de algunos miembros de un grupo por parte de otros, según modelos relativamente ordenados

y duraderos" (Wilson, 1980, pág. 604). Las jerarquías pueden adoptar diversas formas y pueden no ser lineales, incluso en ocasiones resulta difícil o imposible distinguir rango alguno por debajo del animal dominante.

En peces, la conducta agresiva y su papel en la organización social ha recibido también considerable atención, siendo Noble y sus colaboradores (Noble y Curtis, 1939; Noble, 1939) los que iniciaron el estudio de los rangos sociales especialmente en el pez cíclido, *Hemichromis bimaculatus* y en el poecílido *Xiphophorus helleri*. Posteriormente, se han investigado las relaciones de dominación en diversas especies de peces, mereciendo destacarse los trabajos de Braddock (1945) con el poecílido *Platypoecilus maculatus*, cuya terminología para describir los diversos tipos de organización social que encontró es la que generalmente se emplea en la actualidad.

En la mayoría de las especies estudiadas en grupos pequeños (3-6 individuos), en acuarios de laboratorio, se han encontrado órdenes de dominación del tipo "derecho de mordisco" (ej. Elwood y Rainey, 1983; Gorlick, 1976; Winberg, Nilsson y Olsén, 1991). Parece, por tanto, que la conducta social de muchas especies de peces se caracteriza por el desarrollo de una jerarquía de dominación, un fenómeno que implica conducta agresiva (Noakes, 1980). También en el pez ángel, *Pterophyllum scalare*, mantenido en grupos de 5 individuos, se han encontrado claras relaciones de dominación que permanecen estables a lo largo del tiempo (Gómez-Laplaza y Morgan, 1993). Sin embargo, en grupos mayores rara vez se ha estudiado la posible existencia de una jerarquía de dominación, ni su estabilidad. Algunos resultados sugieren que, a diferencia de lo que ocurre en grupos pequeños, en acuarios de laboratorio es difícil encontrar órdenes de dominación estables, e incluso jerarquías, cuando los grupos son grandes (Baird, 1968; Erickson, 1967; Newman, 1956; véase también Magurran y Seghers, 1991) pero la tarea de confirmar estos hallazgos iniciales y analizar la influencia de esta variable empleando una metodología más adecuada se ha ido relegando. En el presente trabajo se examinan las relaciones de dominación basadas en ataques en peces ángel juveniles mantenidos en grupos mayores que en nuestro trabajo anterior (Gómez-Laplaza y Morgan, 1993). La posible existencia de una jerarquía de dominación y la estabilidad de los rangos individuales en la jerarquía puede servir para dilucidar el efecto del tamaño del grupo sobre este fenómeno.

El pez ángel *Pterophyllum scalare*, es un pez de agua dulce perteneciente a la familia de los cíclidos. Es una especie social que en la naturaleza frecuentemente forma grupos de 15-20 individuos (Praetorius, 1932). Los individuos nadan en grupos desde el momento del nacimiento y esta conducta continúa durante toda su vida excepto en la etapa reproductiva. Los peces ángel presentan todos los elementos característicos de la conducta agresiva de los cíclidos, pero en la etapa de juveniles el ataque es la forma principal de agresión (Bergmann, 1968).

Aunque la conducta agresiva cumple diversas funciones (véase Huntingford y Turner, 1987) en general se manifiesta principalmente en relación con el acceso a recursos escasos (ej. Krebs y Davies, 1984; Ryer y Olla, 1991) razón por la que en el presente trabajo se estudió tal conducta en asociación con la presentación de comida. La posible existencia de diferentes jerarquías en respuesta a la disponibilidad de alimento se examinó registrando la conducta agresiva antes, durante, y después del período de alimentación.

## Materiales y Métodos

### Sujetos y aparatos

Se utilizaron dos grupos de sujetos constituido cada uno por 12 peces *Pterophyllum scalare* juveniles. El segundo grupo se utilizó como replicación del primero. Se alojó a los individuos, de 3-3.5 cm de longitud corporal, en sendos acuarios de 70 litros en una habitación de ambiente

controlado termostáticamente que mantenía la temperatura del agua a  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ . La iluminación se mantuvo en un régimen de 14:10hr luz:oscuridad (véase Gómez-Laplaza y Morgan, 1991). Durante el estudio se alimentó a los peces con Tetramín, dos veces al día, por la mañana (0900-1000hr) y por la tarde (1700-1800hr). La comida se suministró sobre la superficie del agua.

Durante un período de 3 semanas de aclimatación a las condiciones del laboratorio se identificó a los peces individualmente mediante dibujos que indicaban peculiaridades en las aletas y patrones corporales.

Se escogieron peces sexualmente inmaduros para evitar posibles complicaciones resultantes de la conducta sexual, que podían interferir con los patrones registrados.

## **Procedimiento**

Después del período de aclimatación, se registró la conducta agresiva de los individuos en cada uno de los grupos de 12 sujetos mediante observación directa y también con la ayuda de una vídeo cámara para análisis retrospectivo. El observador y la cámara se ocultaron detrás de una cortina, y se añadió un comentario a las observaciones.

La conducta agresiva se midió como el número de ataques. Un ataque se definió como un movimiento de natación acelerado de un pez hacia otro, el cual podía huir y ser perseguido. Un ataque podía ir seguido de un mordisco si el pez atacado no huía suficientemente deprisa. Cuando un pez perseguía a otro haciendo varios movimientos acelerados separados, cada uno de ellos se consideró como un ataque. Se anotó el pez que hacía el ataque y el que lo recibía. El número total de ataques dados y recibidos por cada pez se contó en cada sesión de observación, y sirvió para estudiar la posible dominación en ataques dentro de cada grupo.

Se observó a los peces en sesiones de mañana y tarde, coincidiendo con los períodos alimenticios, a lo largo de 6 días consecutivos y en la mañana del séptimo día. Por tanto, se realizaron 13 sesiones de observación en cada grupo. Cada sesión de observación duró 30 min y se dividió en 3 períodos de 10 min cada uno, el segundo coincidiendo con la presentación de comida. Así, las observaciones se realizaron durante 10 min inmediatamente antes de la comida, 10 min durante la comida y 10 min inmediatamente después de que el período de alimentación hubiera finalizado.

El procedimiento para estudiar la dominación en ataques fue similar en parte al utilizado por Elwood y Rainey (1983), aunque inicialmente se calculó un índice de ataques para cada pez, dividiendo el número de ataques dados entre el número de ataques dados más el número de ataques recibidos (ej. Barlow y Ballin, 1976; Bildsoe, 1988). A cada pez se le asignó luego un rango basado en este índice de ataques; cuanto más próximo estuviera el índice al 1, más alto el rango asignado al pez. Si las puntuaciones eran iguales, se les asignó la media de los rangos que se les habría asignado si no hubiera habido empate. Los rangos se asignaron en cada sesión de observación y la persistencia de los rangos individuales de los peces a lo largo de las sesiones se analizó calculando el coeficiente de concordancia de Kendall (Siegel, 1956). A partir de los rangos basados en las sesiones, se calculó un rango general para cada pez.

En un análisis posterior se utilizó el Friedman ANOVA por rangos, y para las comparaciones 'post-hoc' la prueba de Wilcoxon con el fin de estudiar la distribución de ataques dados por los peces con diferentes posiciones en la jerarquía (Gorlick, 1976).

## **Resultados**

### **Ataques instigados en cada sesión**

Los peces ángel juveniles raramente escalan en sus peleas hasta niveles altos de agresión mutua; la huida suele ser la respuesta más común y la frecuencia de agresión intraespecífica

no es alta. La Figura 1 muestra el número total de ataques instigados por cada grupo en cada sesión. Con el fin de minimizar la heterogeneidad de la varianza se tomaron logaritmos de los datos y éstos fueron sometidos a un análisis de varianza de dos factores (grupos y sesiones) con medidas repetidas en el segundo factor. El análisis no reveló ningún efecto significativo de las sesiones, de los grupos, ni de la interacción ( $p > 0,05$ ) lo que quiere decir que los patrones mostrados por ambos grupos no fueron significativamente diferentes. Sin embargo, el número de ataques varió entre los peces ( $F_{(22,264)} = 15,23, p < 0,01$ ) reflejando la existencia de diferencias individuales en esta conducta.

Al analizar en cada grupo el número de ataques instigados en los tres períodos en que se dividió cada sesión de observación (Fig. 2), se encontraron diferencias significativas entre estos períodos ( $F_{(2,24)} = 90,97$  y  $89,19, p < 0,001$ , en el grupo A y B respectivamente). La partición de la varianza debida al efecto de los períodos en componentes ortogonales reveló que los ataques disminuyeron significativamente durante el período de alimentación ( $F_{(1,24)} = 150$  y  $149,53, p < 0,001$ , respectivamente) y fueron también significativamente menores durante el período previo a la presentación de comida (A-A) que en el período inmediatamente posterior a la comida (D-A) ( $F_{(1,24)} = 32,02$  y  $29,46, p < 0,001$ , respectivamente).

### Conducta agresiva de los peces de alto, medio y bajo rango

Como se mencionó anteriormente, en cada grupo algunos peces fueron claramente más agresivos que otros, y para determinar la posible estabilidad de la dominación en ataques se utilizó el coeficiente de concordancia de Kendall.

En ambos grupos los rangos basados en el índice de ataques fueron estables de sesión a sesión, y el acuerdo entre los rangos de las sesiones fue mayor de lo que cabría esperar por azar (Grupo A:  $W = 0,56, \chi^2_{(11)} = 80,48, p < 0,001$ ; Grupo B:  $W = 0,46, \chi^2_{(11)} = 65,75, p < 0,001$ ). En ningún grupo ningún pez obtuvo el rango más alto en todas las sesiones, aunque en el grupo A los mismos dos peces ocuparon el rango más alto en 12 de las 13 sesiones. En el grupo B, sin embargo, el rango más alto en el mismo número de sesiones fue ocupado por 4 peces diferentes. Así pues, a pesar de algunos cambios de sesión a sesión en la jerarquía, los rangos no fueron esencialmente afectados. Igualmente en ambos grupos existió una correlación significativa entre los rangos asignados en el período inmediatamente anterior a la presentación de comida y los asignados inmediatamente después del período de alimentación ( $p < 0,001$ ). Por tanto, la variación en la disponibilidad de alimento tampoco afectó sustancialmente el orden de dominación.

A partir de los rangos basados en las sesiones se calculó una jerarquía general, y en un análisis posterior se estudió la distribución de ataques dados por los peces en cada posición de esta jerarquía.

En primer lugar, se agrupó a los peces en tres categorías, cada una con 4 individuos, de acuerdo con sus rangos dentro de la jerarquía. A los peces que ocuparon los cuatro rangos más altos se les denominó peces de "RANGO ALTO", los cuales mostraron también las frecuencias más altas de ataques. Los peces de "RANGO BAJO" fueron los 4 peces que ocuparon las posiciones más bajas en la jerarquía, mostrando asimismo las frecuencias más bajas de ataques. A los 4 peces restantes se les denominó, peces de "RANGO MEDIO".

La Tabla I muestra la distribución de ataques dados por las tres categorías de peces. En ambos grupos, A y B, la inmensa mayoría de los ataques fueron instigados por los peces de rango alto (92% y 72%, respectivamente), mientras los peces de rango inferior apenas propinaron ataques (2% y 1%, respectivamente). En cada grupo, por tanto, sólo un número reducido de peces instigaron ataques, a la vez que recibieron únicamente una pequeña pro-

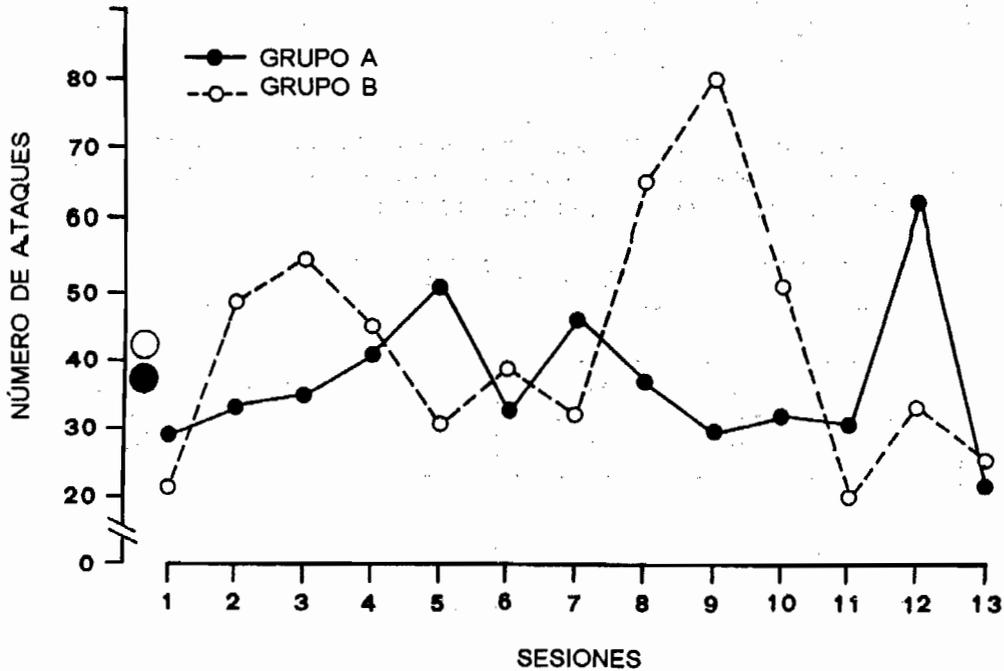
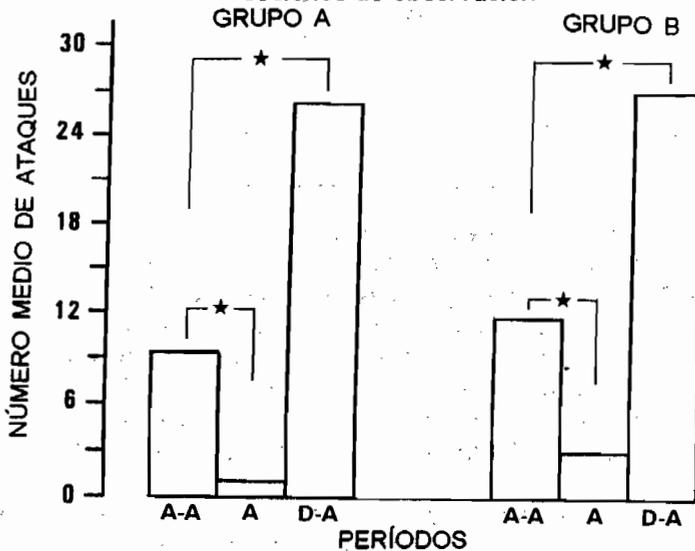


FIGURA 1.- Número de ataques instigados por los peces en los grupos A y B durante las sesiones de observación



A-A= Antes de la Alimentación; A= Período de Alimentación;  
D-A= Después de la Alimentación.

\*=  $p < 0,001$  (Anova de un factor con medidas repetidas, y posterior partición de la suma de cuadrados de los períodos en componentes ortogonales).

FIGURA 2.- Distribución de los ataques instigados por los peces en los grupos A y B durante los tres períodos de 10 min en que se dividió cada sesión de observación

porción de ataques por parte de los otros. Esto fue más acusado en el grupo A. En este grupo, el número de ataques que se intercambiaron entre los peces de rango alto fue incluso mayor que el que instigaron a los peces de rango medio.

**TABLA 1.- Distribución de los ataques dados por los peces en cada posición dentro de la jerarquía basada en el Índice de ataques. Los peces se agruparon en tres categorías: Rango Alto (4 peces), Rango Medio (4 peces), y Rango Bajo (4 peces)**

Ataques recibidos por	Ataques dados por					
	GRUPO A			GRUPO B		
	Peces de Rango Alto	Peces de Rango Medio	Peces de Rango Bajo	Peces de Rango Alto	Peces de Rango Medio	Peces de Rango Bajo
Peces de Rango Alto	142	8	2	102	45	3
Peces de Rango Medio	111	9	5	141	44	1
Peces de Rango Bajo	190	11	4	152	55	3
Total %	443 (92)	28 (6)	11=482 (2)	395 (72)	144 (27)	7=546 (1)
Friedman ANOVA: $\chi^2$ , (g.l.= 2)	6 p<0,05	0,5 n.s	0,5 n.s	4,88 n.s	1,42 n.s	0,35 n.s

Las diferencias en el número de ataques que se dirigieron los peces dentro de la misma categoría y los dirigidos hacia los peces en cada uno de las otras categorías se analizaron usando la prueba de Friedman. En el grupo A, al considerar los peces de rango alto, se encontraron diferencias significativas entre las tres categorías ( $p<0,05$ , véase Tabla I). En este grupo los peces de rango alto atacaron un número de veces significativamente mayor a los peces de rango bajo que a los de rango medio ( $T=9$ ,  $N=13$ ,  $p<0,01$ , Wilcoxon) y que a los otros peces de su mismo rango ( $T=16,5$ ,  $N=13$ ,  $p<0,05$ ). En el grupo B, aunque no se alcanzó el nivel convencional de significación ( $p<0,10$ ), los peces de rango alto también tendieron a atacar más a los peces de rango bajo.

Considerando los dos grupos juntos, aproximadamente el 82% de todos los ataques observados fueron propinados por los peces de rango alto. La mayoría de ellos los dirigieron hacia los de rango inferior, y el número fue significativamente mayor que el que se dirigieron entre sí ( $T=6$ ,  $N=11$ ,  $p<0,02$ ), y hacia los peces de rango medio ( $T=6,5$ ,  $N=13$ ,  $p<0,01$ ).

En general los ataques hacia arriba en la jerarquía fueron infrecuentes; sin embargo, los peces de rango medio en el grupo B atacaron a los de rango alto significativamente más a menudo que lo hicieron los peces de igual rango en el grupo A ( $U=40,5$ ,  $p<0,05$ , Mann-Whitney), lo que sugiere que en el grupo B las posiciones más altas dentro de la jerarquía no estaban tan claramente establecidas como en el grupo A.

### Interrelaciones entre los peces de rango alto

Puesto que en ambos grupos el número de ataques entre los peces de rango superior fue muy elevado y además estos peces fueron atacados principalmente por otros del mismo rango, en un análisis posterior se examinaron las relaciones entre los 4 peces de rango alto en cada grupo (Tabla II). El pez alfa de la jerarquía general fue el que dirigió en total el mayor número de ataques hacia los otros peces, seguido por el pez beta. El número de ataques instigados por los 4 peces varió significativamente en el grupo A ( $H(3)=16,57$ ,  $p<0,001$ , Kruskal-Wallis), el pez delta instigó sólo un pequeño número de ellos. En el grupo B la tendencia fue similar, pero no existieron diferencias significativas.

**TABLA 2.- Distribución de los ataques entre los peces de Rango Alto en la jerarquía basada en el índice de ataques**

Ataques recibidos por	Ataques dados por							
	GRUPO A				GRUPO B			
	Pez Alfa	Pez Beta	Pez Gamma	Pez Delta	Pez Alfa	Pez Beta	Pez Gamma	Pez Delta
Pez Alfa	-	6	10	3	-	3	3	5
Pez Beta	23	-	12	0	19	-	5	5
Pez Gamma	10	25	-	8	11	3	-	7
Pez Delta	18	15	12	-	17	17	7	-
<b>Total</b>	51	46	34	11=142	47	23	15	17=102
<b>%</b>	(36)	(32)	(24)	(8)	(46)	(22)	(15)	(17)
<b>Friedman ANOVA: <math>\chi^2_r</math> (g.l.= 2)</b>	2,25 n.s	4,27 n.s	0,27 n.s	0,50 n.s	1,04 n.s	3,50 n.s	0,73 n.s	0,27 n.s

Los peces alfa de cada grupo no mostraron diferencias significativas en la frecuencia con la que atacaron a los otros peces (Friedman ANOVA), aunque en ambos grupos el número de ataques dados por estos peces hacia el pez beta fue mayor que hacia cualquiera de los otros. Sin embargo, si se consideran los dos grupos juntos, los peces alfa atacaron a los beta un número de veces significativamente mayor que a los gamma ( $T=7,5$ ,  $N=11$ ,  $p<0,05$ , Wilcoxon).

Los ataques hacia arriba en la jerarquía ocurrieron proporcionalmente más a menudo entre estos peces que en el total de los sujetos (cf. Tabla I), pero el porcentaje de la cantidad total fue todavía pequeño (en torno a un 27% en cada grupo). Al considerar los dos grupos juntos, el número de ataques de los peces beta hacia los alfa fue significativamente menor que hacia los gamma ( $T=8$ ,  $N=11$ ,  $p<0,05$ ) y que hacia los delta ( $T=5$ ,  $N=12$ ,  $p<0,01$ ).

## Discusión

### Jerarquía basada en ataques

Los resultados del presente trabajo sugieren que se puede encontrar una jerarquía de dominación basada en ataques en grupos relativamente grandes de peces ángel juveniles. En sentido estricto, el ordeh de dominación encontrado aquí no puede considerarse estable puesto que los rangos cambiaron y ningún pez retuvo el rango alfa durante muchos días consecutivos; sin embargo, los grandes cambios no fueron frecuentes y, cuando se produjeron, ocurrieron sólo en unos pocos peces a la vez, por lo que los rangos basados en el índice de ataques mostraron concordancia entre sesiones (cf. Oliveira y Almada, 1996).

Estos resultados muestran que, al igual que ocurre en otras especies (ej. Blanckenhorn, 1992), el pez ángel, que forma jerarquías estables cuando es mantenido en grupos pequeños (Gómez-Laplaza y Morgan, 1993), forma jerarquías menos estables cuando se mantiene en grupos más grandes. No obstante, en los grupos aquí estudiados se puede hablar de una relativa estabilidad, y en ambos grupos la posición alfa la ocupó uno de los cuatro peces de rango alto en el 100% de las sesiones de observación.

Esto indica la existencia en los grupos de una organización social, en la cual los peces de rango alto propinaron la mayor parte de los ataques, mientras los peces de rango bajo casi nunca atacaron a la vez que recibieron un gran número de agresiones. Los ataques hacia arriba en la jerarquía representaron un pequeño porcentaje de la cantidad total de ataques, lo cual podría indicar la existencia de un "derecho de ataque" por parte de los peces de rango alto sobre los otros. Sin embargo, los cambios en el ranking ya señalados, y el hecho de que en los individuos de rango medio y bajo el número de ataques entre ellos mismos y los dirigidos hacia otros estuvieran distribuidos de manera equivalente, indica que las relaciones establecidas por los peces ángel juveniles en el presente trabajo estuvieron basadas más bien en una "dominación en ataques" (Braddock, 1945). La relación entre los cuatro peces de rango superior confirma lo anterior. Entre ellos ningún pez dirigió significativamente más ataques a los otros, aunque cada individuo interactuó más con su pez adyacente en la jerarquía, especialmente los peces alfa y beta. También en otras especies de peces las peleas entre individuos de un rango próximo son más frecuentes (ej. Andries y Nelissen, 1990). El hecho de que la jerarquía entre peces más subordinados fuera a veces difícil de establecer ya que no iniciaron ataques en todas las sesiones, sugiere que el orden de dominación resultó en una organización jerárquica incompleta (Braddock, 1945), en la cual unos cuantos peces dominantes, implicados en frecuentes interacciones mutuas, atacan también al resto de los miembros del grupo. Se puede concluir, por tanto, que los peces ángel juveniles cuando son mantenidos en grupos más bien grandes forman jerarquías de dominación relativamente estables y de un tipo incompleto.

### Efecto de la disponibilidad de alimento sobre la conducta agresiva

En este trabajo la conducta agresiva no fue generalmente muy frecuente y no se observó territorialidad alimenticia; sin embargo, los ataques parecieron estar relacionados con el hallazgo de partículas de comida. Dichos ataques ocurrieron principalmente cuando los peces parecían buscar alimento cerca del sustrato después del período de alimentación. Un patrón similar, con una reducción de la conducta agresiva mientras la comida estaba presente, se ha encontrado en otras especies de peces (Davis y Olla, 1987). La baja ocurrencia de ataques durante la comida se ha atribuido a la propia existencia de un orden de dominación (Koebele, 1985), aunque otras hipótesis también se han sugerido. Así McNicol y Noakes (1984) encon-

traron en otra especie que al aumentar la densidad de la población, la respuesta de peces juveniles fue reducir las acciones agonísticas abiertas sustituyéndolas por otras formas de intimidación. Claramente cuando la densidad de individuos es alta y/o la comida se dispersa rápidamente por la superficie del agua, es decir, cuando no se puede defender un sitio alimenticio, un aumento de la agresión intraespecífica durante la comida podría reducir las oportunidades de obtener alimento (Davis y Olla, 1987; Grant y Kramer, 1992). No es posible descartar esta posibilidad en el presente trabajo; sin embargo, es difícil explicar basándose en ella el hecho de que algunos peces apenas comieran en la superficie. Tales peces comieron con preferencia de las partículas que caían, lo que indica que algún tipo de inhibición para alimentarse en la zona más ventajosa podía estar operando (Ryer y Olla, 1995). Hodap y Frey (1982) encontraron que, cuando la comida era abundante, los juveniles subordinados del pez ciclido boca de fuego, *Cichlasoma meeki*, comieron predominantemente en el segundo área más ventajosa. Estos autores sugirieron mecanismos de evitación condicionada en esta estrategia, lo que reduciría la competición y, consecuentemente, la conducta agresiva. Un mecanismo similar pudo haber actuado en el pez ángel puesto que la comida fue relativamente abundante, y partículas alimenticias empezaron a caer pronto desde la superficie. Al comer las partículas que caían, los subordinados pudieron minimizar agresión, al tiempo que obtenían suficiente cantidad de alimento.

Un aumento en el nivel de actividad general se hizo evidente en el período anterior al de alimentación, lo cual pudo contribuir al aumento, también observado, en la incidencia de agresión intraespecífica previa a la presentación de comida. Se ha señalado que un régimen fijo de alimentación, comparado con uno *ad lib*, puede suscitar respuestas competitivas en animales (Shelley, 1965). Dado el régimen alimenticio impuesto aquí de dos comidas diarias con un horario fijo, el aumento de la frecuencia de ataques antes de la presentación de la comida y la concordancia entre las jerarquías de dominación antes y después del período de alimentación pueden explicarse como una respuesta aprendida a esta alimentación periódica. La anticipación del período de alimentación por parte de los sujetos parece que se expresó en un aumento de la actividad agresiva, posiblemente para restringir el acceso de los subordinados a las zonas más ventajosas.

Se han propuesto otras hipótesis según las cuales las tasas alimenticias no están necesariamente relacionadas con el rango en la jerarquía (ej. Godin y Keenleyside, 1984). La aparente tendencia de algunos peces ángel a comer en zonas que no fueran la superficie del agua (el área más ventajosa en el presente trabajo), puede así reflejar desigualdades en habilidad competitiva entre los individuos (Milinski, 1982). Los peces menos competitivos, no necesariamente menos agresivos, pudieron comer en zonas inferiores de la columna de agua donde había menos competición por la comida (véase Seghers, 1981), reduciéndose así la probabilidad de que ocurrieran agresiones durante ese período. Un estudio de las diversas hipótesis sugeridas permitirá un mejor entendimiento de los mecanismos que afectaron al patrón de actividad agresiva encontrado aquí.

#### Nota

Agradezco al Dr. Elfed Morgan de la Universidad de Birmingham (Inglaterra) su constante apoyo y consejo. Este trabajo fue posible gracias a una beca de F.P.I.E. del M.E.C., y parte del mismo fue presentado en el IV Congreso Nacional y Iberoamericano de Etología celebrado en Cáceres, Septiembre de 1992.

## Referencias

- Andries, S. y Nelissen, M.H.J. (1990). A study of the dominance hierarchy in four Mbuna-species: *Melanochromis johanni*, *M. auratus*, *Pseudotropheus "ornatus"* and *P. lombardoi* (Teleostei: Cichlidae). *Belgian Journal of Zoology*, 120, 165-193.
- Baird, R.C. (1968). Aggressive behavior and social organization in *Mollienesia latipinna* Le Sueur. *The Texas Journal of Science*, 20, 157-176.
- Barlow, G.W. y Ballin, P.J. (1976). Predicting and assessing dominance from size and coloration in the polychromatic midas cichlid. *Animal Behaviour*, 24, 793-813.
- Bergmann, H.-H. (1968). Eine deskriptive Verhaltensanalyse des Segelflossers (*Pterophyllum scalare* Cuv. & Val., Cichlidae, Pisces). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 25, 559-587.
- Bildsoe, M. (1988). Aggressive, sexual, and foraging behaviour in *Poecilia velifera* (Pisces: Poeciliidae) during captivity. *Ethology*, 79, 1-12.
- Blanckenhorn, W.U. (1992). Group size and the cost of agonistic behavior in pumpkinseed sunfish. *Ethology Ecology & Evolution*, 4, 255-271.
- Braddock, J.C. (1945). Some aspects of the dominance-subordination relationship in the fish *Platyopocilus maculatus*. *Physiological Zoology*, 18, 176-195.
- Davis, M.W. y Olla, B.L. (1987). Aggression and variation in growth of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) juveniles in seawater: effects of limited rations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44, 192-197.
- Elwood, R.W. y Rainey, C.J. (1983). Social organization and aggression within small groups of female Siamese fighting fish, *Betta splendens*. *Aggressive Behavior*, 9, 303-308.
- Erickson, J.G. (1967). Social hierarchy, territoriality, and stress reactions in sunfish. *Physiological Zoology*, 40, 40-48.
- Godin, J.-G.J. y Keenleyside, M.H.A. (1984). Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, Cichlidae): a test of the ideal free distribution theory. *Animal Behaviour*, 32, 120-131.
- Gómez-Laplaza, L.M. y Morgan, E. (1991). Effects of short-term isolation on the locomotor activity of the angelfish (*Pterophyllum scalare*). *Journal of Comparative Psychology*, 105, 366-375.
- Gómez-Laplaza, L.M. y Morgan, E. (1993). Social isolation, aggression, and dominance in attacks in juvenile angelfish, *Pterophyllum scalare*. *Aggressive Behavior*, 19, 213-222.
- Gorlick, D.L. (1976). Dominance hierarchies and factors influencing dominance in the guppy *Poecilia reticulata* (Peters). *Animal Behaviour*, 24, 336-346.
- Grant, J.W.A. y Kramer, D.L. (1992). Temporal clumping of food arrival reduces its monopolization and defence by zebrafish, *Brachydanio rerio*. *Animal Behaviour*, 44, 101-110.
- Hodap, A. y Frey, D. (1982). Optimal foraging by firemouth cichlids, *Cichlasoma meeki*, in a social context. *Animal Behaviour*, 30, 983-989.
- Huntingford, F.A. y Turner, A.K. (1987). *Animal conflict*. London: Chapman and Hall.
- Koebele, B.P. (1985). Growth and the size hierarchy effect: an experimental assessment of three proposed mechanisms; activity differences, disproportional food acquisition, physiological stress. *Environmental Biology of Fishes*, 12, 181-188.
- Krebs, J.R. y Davies, N.B. (1984). *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 2ª ed. Sunderland, MA: Sinauer.
- Magurran, A.E. y Seghers, B.H. (1991). Variation in schooling and aggression amongst guppy (*Poecilia reticulata*) populations in Trinidad. *Behaviour*, 118, 214-234.
- Manning, A. (1977). *Introducción a la conducta animal*. Madrid: Alianza Universidad.
- McNicol, R.E. y Noakes, D.L.G. (1984). Environmental influences on territoriality of juvenile brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in a stream environment. *Environmental Biology of Fishes*, 10, 29-42.
- Milinski, M. (1982). Optimal foraging: the influence of intraspecific competition on diet selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 109-115.
- Noakes, D.L.G. (1980). Social behaviour in young charrs. En E.K. Bacon (Ed.), *Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus*, 683-701. The Hague: Junk Publishers.
- Newman, M.A. (1956). Social behavior and interspecific competition in two trout species. *Physiological Zoology*, 29, 64-81.
- Noble, G.K. (1939). The experimental animal from the naturalist's point of view. *American Naturalist*, 73, 113-126.
- Noble, G.K. y Curtis, B. (1939). The social behavior of the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 76, 1-76.
- Oliveira, R.F. y Almada, V.C. (1996). On the (in)stability of dominance hierarchies in the cichlid fish *Oreochromis mossambicus*. *Aggressive Behavior*, 22, 37-45.
- Praetorius, W. (1932). How the "king" lives at home. *The Aquarium*, 1, 119-120, 141.
- Ryer, C.H. y Olla, B.L. (1991). Agonistic behavior in a schooling fish: form, function and ontogeny. *Environmental Biology of Fishes*, 31, 355-363.
- Ryer, C.H. y Olla, B.L. (1995). Influences of food distribution on fish foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 49, 411-418.
- Seghers, B.N. (1981). Facultative schooling behaviour in the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible costs and benefits. *Environmental Biology of Fishes*, 6, 21-24.
- Shelley, H.P. (1965). Eating behavior: social facilitation or social inhibition?. *Psychonomic Science*, 3, 521-522.
- Siegel, S. (1956). *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*. New York, NY: McGraw Hill.
- Wilson, E.O. (1980). *Sociobiología. La nueva síntesis*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Winberg, S., Nilsson, G.E. y Olsén, K.H. (1991). Social rank and brain levels of monoamines and monoamine metabolites in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.). *Journal of Comparative Physiology A*, 168, 241-246.