

CONDUCTA SOCIOESPACIAL FRENTE A UN AMBIENTE NUEVO DE *PSEUDOTROPHEUS TROPHEOPS* REGAN, 1921 (TELEOSTEI, CICHLIDAE)

T. REDONDO & R. MEDINA

Redondo, T. & Medina, R., 1985. Conducta socioespacial frente a un ambiente nuevo de *Pseudotropheus tropheops* Regan, 1921 (Teleostei, Cichlidae). *Misc. Zool.*, 9: 273-285.

Sociospatial behaviour of Pseudotropheus tropheops Reagan, 1921 in a new environment (Teleostei, Cichlidae).— The relationships between agonistic behaviour and spatial variables within a group of six captive immature *Pseudotropheus tropheops* is studied. Data on frequency of fights and spatial positions are analysed during three periods of time within the 24 hours following modification of the medium. Three phases of social behaviour are established: 1) exploration, performed by the group in schooling; 2) development of Dominance Hierarchy, characterised by a stable and medium sized activity area; 3) dispersal, which includes a regular, territory-like, pattern of spatial distribution. Several details of these phases are discussed.

Key words: Social spacing, *Pseudotropheus tropheops*, Dominance, Groups.

(Rebut: 18-III-85)

Tomás Redondo & Rosario Medina, Lab. de Etología, Cát. de Fisiología Animal, Fac. de Ciencias, Univ. de Córdoba, 14071 Córdoba, Spain.

INTRODUCCIÓN

Pseudotropheus tropheops es un pequeño cíclido endémico del lago Malawi (Tanzania/Malawi). Habita las orillas rocosas del lago, donde establece territorios destinados a la reproducción (AXELROD, 1978). Acaso debido a su reciente descripción, los estudios en el género *Pseudotropheus* Regan, 1921 son escasos. Por su peculiar comportamiento reproductor (los huevos y alevines pasan por un período de incubación de alrededor de 30 días en la cavidad bucal de la madre) (AXELROD, 1978), abundan trabajos puramente descriptivos (BRUEHLMAYER & FROTZLER, 1969; STAECK, 1980) y de su biología de reproducción en acuarios (JAEGER, 1968; BRUEHLMAYER & FROTZLER, 1969). Los estudios ecológicos de campo se han centrado principalmente sobre aspectos tróficos (ZIHLENER, 1982; MCKAYE & MARSH, 1983). En lo referente a su comportamiento socioespacial encontramos trabajos de campo que aportan conclu-

siones acerca del uso del espacio (HOLZBERG, 1978) y selección de hábitat (RIBBINK et al., 1983). VODEGEL (1978) ha estudiado a fondo el comportamiento en cautividad de *Pseudotropheus zebra* pero sus trabajos publicados no hacen referencia alguna a aspectos relacionados con la conducta socioespacial en esta especie. A lo largo de toda la bibliografía consultada no se ha encontrado ningún trabajo específico sobre *P. tropheops*. A la vista de la escasez de información existente sobre esta especie, se han considerado de interés los resultados obtenidos en este trabajo, aun teniendo presente las limitaciones impuestas por la cautividad y el pequeño tamaño de la muestra. Por otro lado, el estudio de grupos de peces se ha ceñido muy estrechamente al análisis de la conducta de formación de bancos ("Schooling"), existiendo una copiosa bibliografía sobre el tema (BREder, 1959; WILLIAMS, 1964; BREder, 1967; INAGAKI et al., 1976; SHAW, 1978; PARTRIDGE, 1982; PITCHER, 1983; HELFMAN, 1984, etc.)

que contrasta con la relativa escasez de trabajos centrados sobre la propia interacción entre variables sociales y espaciales (FRICKE, 1975 a, 1975 b; RUBENSTEIN, 1981) y de su modificación en el transcurso del establecimiento grupal (GOLDSTEIN, 1975).

Dentro de la familia Cichlidae, el estudio de la organización espacial de grupos se ha centrado sobre todo en aspectos territoriales (COECKELBERGHS, 1975; LOISELLE, 1977; MISHRIGI & KUBO, 1978; PEEKE & PEEKE, 1979). Los amplios estudios de FERNALD (1977) y FERNALD & HIRATA (1977, 1979) sobre *Haplochromis burtoni* y algunos trabajos sobre maduración del comportamiento social (RUSSOCK & SCHEIN, 1977, 1978; HAY, 1978) y sobre dinámica de formación de grupos (HATTINGH & COETZEE, 1975; SCHROEDER, 1980) constituyen ejemplos recientes de los escasos trabajos realizados sobre la conducta socioespacial de Cíclidos.

El objetivo de este estudio es el análisis de la dinámica socioespacial de un grupo de *Pseudotropheus tropheops* mediante el análisis por separado de variables espaciales y del comportamiento social cuando el grupo se enfrenta a drásticas modificaciones en el entorno del acuario. Se pretende aportar algunos datos acerca de la biología de esta especie, a la vez que combinar algunas técnicas de reciente desarrollo que permitan la definición y cuantificación de diversas variables a partir del mismo cuerpo original de datos. La diferente interacción en el tiempo de dichas variables pondrá de manifiesto sucesivos estados o fases en el sistema por ellas descrito. Un grupo social, en opinión de MACBRIDE (1957), constituye un sistema dinámico, capaz de experimentar diversas fases estructurales que incrementen el valor adaptativo del mismo en respuesta a condiciones ambientales cambiantes.

MATERIAL Y MÉTODOS

Un grupo de seis individuos inmaduros de *Pseudotropheus tropheops* adquiridos en un

local comercial fue mantenido en un gran acuario (200 x 40 x 30 cm) a $26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ de temperatura y con un fotoperíodo aproximado de 12:12. Los individuos eran alimentados una vez al día, en horas centrales entre dos períodos de observación.

El grupo permaneció 11 días en el acuario dispuesto con tres medios diferenciados, constituidos por plantas, grava libre y rocas. Antes de comenzar la toma de datos (día 12) el grupo fue aislado mediante un vidrio opaco en uno de los laterales del acuario (10 x 40 x 30) mientras se introducían las siguientes modificaciones.

El acuario se dispuso con un lecho de grava sobre el que se colocaron tres paredes perforadas de ladrillo (40 x 5 x 10) separadas 50 cm. entre sí, de forma que delimitaban cuatro áreas de grava libre (40 x 30) entre ellas y los márgenes de acuario. Para permitir la localización de los individuos se estableció una cuadrícula de casillas de 10 x 10 cm sobre el fondo del acuario. Dado que durante los períodos de observación los individuos sólo permanecieron a una distancia máxima de 15 cm de fondo, se excluyó la medida de profundidad y las posiciones de los individuos fueron asimiladas a las coordenadas de los mismos en proyección sobre el fondo del acuario.

Se realizaron tres períodos de observación, de media hora cada uno. El primero comenzó inmediatamente después de liberar al grupo (Período 1 h). El segundo se estableció doce horas más tarde (Período 12 h) y el tercero doce horas después (Período 24 h). Durante cada período se registraron las posiciones de todos los individuos a intervalos de un minuto, así como el instante al que correspondían. Las coordenadas de un individuo se establecieron como las coordenadas del centro de la casilla que ocupaba en ese instante. Para los casos en que dos cuadros fueran ocupados simultáneamente, se consideró aquél que contenía el extremo bucal del pez.

Finalmente, se registraron las interacciones agresivas como el número de combates observados durante cinco intervalos de un

minuto cada uno, tomados a las 0, 1, 12 y 24 horas de permanencia del grupo en el acuario modificado, contabilizando en total 20 minutos de observación. El etograma de combate considerado incluía siete pautas: *Alejarse, Display Frontal, Embestir, Golpe de Cola, Lucha Circular, Morder y Temblar* (para una descripción detallada de las pautas ver BAERENDS & BAERENDS VAN ROON, 1950; OEHLERT, 1956; NELISEN, 1976; VODEGEL, 1978; JAKOBSSON et al., 1979). Un combate era tenido en cuenta sólo si ambos participantes mostraban claramente al menos una de estas pautas.

Con tales datos se dieron valores a las siguientes variables:

1. Uso del Espacio: Considerado sobre la extensión (proporción respecto del total) e intensidad (frecuencia relativa de uso) con que el total de cuadros era utilizado.

2. Selección de Medio: Estudiada sobre la extensión e intensidad con que eran utilizados tres tipos diferentes de casillas: Áreas de Refugios, que incluían las tres áreas de seis casillas ocupadas por las paredes de ladrillo; Áreas Marginales, correspondientes a las dos áreas de tres casillas que constituían los márgenes laterales del acuario y Áreas de Agua Libre, que incluían las tres áreas de 18 casillas ocupadas por grava que separaban a las áreas anteriores.

3. Actividad Grupal: Estimada sobre las distancias recorridas por el centroide grupal entre dos minutos consecutivos.

4. Cohesión Grupal: Estimada en base al patrón de distribución espacial exhibido por los individuos, al tamaño del área grupal y al grado de asociación (ocupación simultánea del mismo cuadro) que mantenían.

5. Tasa de Interacciones Agresivas: Calculada sobre la frecuencia de combates por minuto y el número de individuos que participaban en los mismos.

Los test de ensayo de hipótesis y significación empleados fueron el test de comparación de rangos muestrales "U" de Mann-Whitney (SPIEGEL, 1956), el test de Diferencias de Proporciones (SPIEGEL, 1970), el test de Kolmogorov-Smirnov para distribu-

ciones de frecuencia no paramétricas y el test "F-Max" de Homogeneidad de Varianza (LEHNER, 1979), de acuerdo con el propósito del ensayo y la naturaleza de los datos. Para el estudio de las relaciones espaciales se utilizaron medidas de correlación ("Rho" de Spearman, LEHNER, 1979) y estimas del patrón de distribución espacial (CLARK & EVANS, 1954).

En la determinación del modo de Uso del Espacio se emplearon medidas proporcionadas por la Teoría de la Información (SHANNON & WEAVER, 1954) con el fin de detectar usos diferenciales del mismo. El número de cuadros usados y la frecuencia relativa de uso de cada uno de ellos encuentra su expresión en la diversidad. Una mayor diversidad representa una mayor incertidumbre en la localización espacial de los individuos y, en consecuencia, un espacio más amplio utilizado y/o una escasa preferencia por el uso de determinados cuadros (CORVILLO et al., 1984). Esto último puede evidenciarse tras el cálculo de la uniformidad (MARGALEF, 1974) como la relación entre la diversidad observada y la diversidad máxima esperada suponiendo todas las casillas equiprobables. A este mismo fin se empleó el método de las Elipses de Igual Frecuencia (SOKAL & ROHLF, 1979) propuesto por CORVILLO et al. (1984), calculadas sobre la totalidad de las posiciones de los individuos en cada período. Dado que los puntos que componen la nube de dispersión coinciden con las coordenadas de los individuos y que cada nube consta de igual número de puntos ($N=180$), la posición de la elipse corresponde a las coordenadas medias resultantes y su área es proporcional a la varianza de la nube de dispersión (SOKAL & ROHLF, 1979). Ello permitió precisar el centro de actividad durante cada período y detectar preferencias por el uso de determinadas zonas del acuario. El mismo método fue utilizado para determinar el Área Grupal como el área de la elipse de igual frecuencia calculada sobre las coordenadas de los seis individuos en cada minuto. Tales áreas se obtuvieron mediante cálculo diferencial y, dado que son propor-

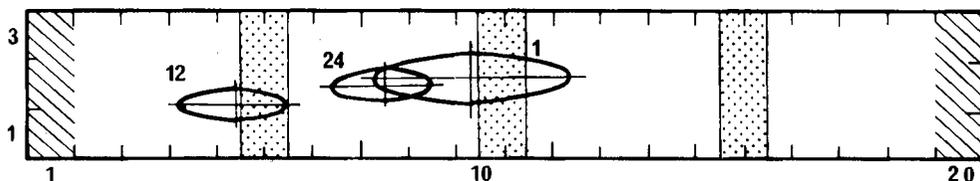


Fig. 1. Elipses de Igual Frecuencia calculadas para todas las posiciones de los individuos en cada período. Las Áreas de Refugios aparecen punteadas. Los números al margen indican los valores de coordenada del fondo del acuario.

Equal Frequency Ellipses obtained for the whole of the individual coordinates during each period. Sheltered Areas are spotted. Margin numbers are coordinate values for the bottom of the aquarium.

cionales al número de individuos (constante) y a la varianza de sus coordenadas, constituyen un indicador de las distancias mantenidas por los individuos a su respectivo centroide grupal.

La actividad Grupal se estimó como la diferencia de posición del centroide entre dos minutos consecutivos, sobre el espacio del fondo del acuario. Las diferencias observadas entre períodos para cada variable fueron ensayadas con el fin de apreciar el grado de significación de las mismas.

RESULTADOS

Uso del espacio

En la figura 1 aparecen las Elipses de Igual Frecuencia al 95%, calculadas para la totalidad de las posiciones de los individuos en cada Período. Se aprecia una utilización general del espacio disponible durante el Período 1 h, un uso restringido del Área de Refugios izquierda (en la figura) durante el Período 12 h y una situación intermedia durante el Período 24 h. El cálculo de los valores de Diversidad y Uniformidad (fig. 2) permite ver un poco el uso uniforme del espacio durante los Períodos 1 h y 24 h frente al uso altamente selectivo durante el Período 12 h.

Tales diferencias mostraron significación tanto en lo referente a la extensión (proporción) de cuadros utilizados (Test de Diferencias de Proporciones: $Z = 2,22$, $p < 0,05$ entre los Períodos 1 h y 12 h; $Z = 1,84$,

$p < 0,05$ entre los Períodos 12 h y 24 h; $Z = 0,387$, NS entre los Períodos 1 h y 24 h) como en lo referente a la intensidad de uso de los mismos (Test "F-Max" de Homogeneidad de Varianza aplicado a las distribuciones de frecuencia de uso: $F = 3,09$, $p < 0,05$, gl 30 y 42, entre los Períodos 1 h y 12 h; $F = 3,08$, $p < 0,05$, gl 30 y 40, entre los Períodos 12 h y 24 h; $F = 1,002$, NS, gl 40 y 42, entre los Períodos 12 h y 24 h).

Selección del Medio

Las diferencias existentes en cuanto a intensidad de uso y proporción de cuadros utilizados de cada tipo de medio durante los tres

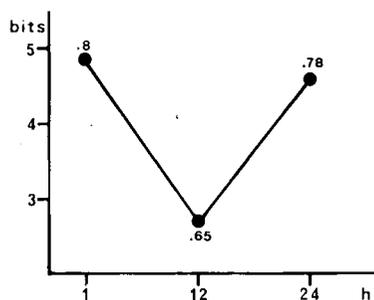


Fig. 2. Valores de diversidad obtenidos para cada período. Junto a ellos se dan los valores de uniformidad (Uniformidad máxima = 1).

Diversity values obtained for each period, together with their Uniformity values (Maximum value = 1).

períodos, aparecen representadas en la figura 3. Tales diferencias fueron comparadas a fin de apreciar el grado de significación de las mismas, tanto en lo referente a proporción de cuadros (Test de Diferencias de Proporciones) como a la intensidad de uso de los mismos (Test "U" de Mann-Whitney; Test "F-Max" de Homogeneidad de Varianza) durante cada Período (fig. 4).

Durante el Período 1 h, las Áreas de Refugios son usadas con una intensidad y extensión superiores a las de los medios restantes. A su vez, la intensidad de uso de las Áreas de Agua Libre es inferior a la de las Áreas Marginales, pero ambas son utilizadas en una proporción semejante, próxima al

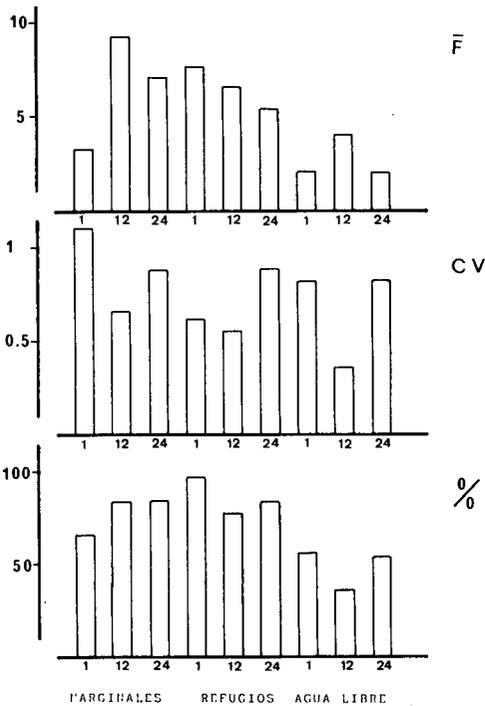


Fig. 3. Porcentaje de casillas (%), Frecuencia media de utilización (F) y Coeficiente de variación de la misma (CV) obtenidos para cada período y tipo de medio.

Percentage of squares (%), Mean scores (F) and its Coefficients of variation (CV) obtained for each type of medium during each period.

	M 1	R 1	L 1	M 12	R 12	L 12	M 24	R 24	L 24
M 1	ns	**	ns	ns			ns		
R 1	**	—	***	ns			***		
L 1	**	—	***	ns			ns		ns
M 12				ns	**		ns		ns
R 12				ns	—		ns		ns
L 12				ns	—		ns		ns
M 24						**	—		**
R 24						**	—		**
L 24						**	—		**

U
 F
 Z

.. 95%
 ... 99%

Fig. 4. Niveles de significación obtenidos en los tests de comparación entre tipos de medio y períodos de la Frecuencia de uso ("U"), Varianza de ésta ("F") y Porcentaje de cuadros utilizados ("Z"). Dado que en los casos en que el test "U" muestra significación también lo hace el test "F", éste ha sido omitido en los mismos (raya horizontal). M. Áreas Marginales, R. Areas de Refugios, L. Áreas de Agua Libre.

Significative values obtained from the comparison tests between periods and types of media of the Frequency of use ("U"), its Variance ("F") and Percentage of used squares ("Z"). Horizontal lines indicate that "F" test has been omitted in those cases in which "U" test was significant. M. Marginal Areas, R. Sheltered Areas, L. Open Water Areas.

50%. Durante el Período 12 h, tiene lugar una selección de las Áreas Marginales, las cuales son utilizadas con una intensidad y proporción no diferentes de las de Refugios y, junto con éstas, significativamente superiores a las de Agua Libre. Tal situación se mantiene durante el Período 24 h. Sin embargo, durante este Período, la proporción de casillas de Agua Libre aumenta, no difiriendo de las de Áreas Marginales.

En suma, a lo largo de los tres Períodos, la proporción de Áreas de Refugios utilizada permanece alta, si bien su intensidad de uso disminuye durante el Período 24 h. Las

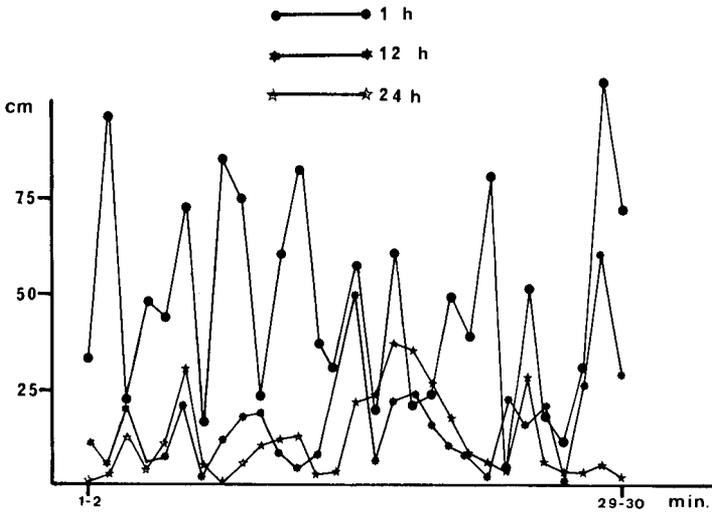


Fig. 5. Actividad Grupal desarrollada durante cada Período.

Group Activity performed during each Period.

Áreas Marginales son siempre utilizadas en una proporción media o alta, pero su intensidad de uso crece significativamente durante los Períodos 12 h y 24 h. Por último, las Áreas de Agua Libre no mantienen diferencias entre los Períodos 1 h y 24 h y si entre éstos y el Período 12 h, durante el cual se acusa una elevada intensidad de uso sobre una proporción significativamente inferior de las mismas, en concreto la correspondiente al área que engloba el centro de actividad durante este Período (fig. 1).

Actividad Grupal

Como puede apreciarse en la figura 5, el grupo muestra una elevada y poco uniforme actividad durante el Período 1 h que contrasta con la actividad, más moderada y constante, desarrollada en los Períodos siguientes. Un test "U" de Mann-Whitney aplicado a los rangos de valores de distancia recorrida por el centroide mostró diferencias significativas entre la actividad desarrollada durante los Períodos 1 h y 12 h ($Z = 4,24$, $p < 0,01$) y los Períodos 1 h y 24 h ($Z = 5,18$, $p < 0,01$) pero no entre los Períodos 12 h y 24 h ($Z = 1,61$, NS). Estos dos últimos tampoco

mostraron significación en lo referente a las oscilaciones de actividad (Test "F-Max" de Homogeneidad de Varianza, $F = 1,52$, NS, gl 28 y 28).

Cohesión grupal

El patrón de distribución grupal mostrado por los individuos durante cada Período puede evidenciarse sobre los valores del índice de Clark & Evans calculado sobre las distancias interindividuales (tabla 1), los cuales toman valores de uno (distribución aleatoria), inferiores a uno (contagio) o superiores (distribución regular). Se observa un descenso en la cohesión grupal a medida que el medio va siendo ocupado. Este aspecto puede estudiarse en función del aumento del área grupal si se mantiene constante el número de individuos (SHYOMI & KUBO, 1978) pero dado que la resolución de los datos de asociación tomados sobre un espacio dividido en cuadros es inversamente proporcional al tamaño de los mismos (LEHNER, 1979), interesa conocer las variaciones en el grado de cohesión dentro de cada una de las casillas ocupadas.

La figura 6 muestra cómo el número de

Tabla 1. Valores medios de distancia al vecino más próximo, Coeficiente de Variación de la misma e índices de Clark & Evans obtenidos en cada Período.

Mean values of distance to the nearest neighbour, its Coefficients of Variation and Clark & Evans indexes obtained for each Period.

	Período 1 h	Período 12 h	Período 24 h
Distancia media interindividual	13,35	17,34	30,7
Coefficiente de variación (%)	90,7	113,6	30,9
Índices de Clark & Evans	0,84	1,09	1,94

casillas simultáneamente ocupadas por tres o más individuos y las ocupadas por dos individuos como máximo, muestran correlación de signo opuesto con el tiempo de permanencia del grupo en el acuario ("Rho" de Spearman significativa para $p < 0,05$). No existen casillas ocupadas por más de dos individuos durante el Período 24 h. Más aún, tales casillas son características del Período 1 h (Test de Diferencias de Proporciones aplicado al porcentaje debido a tales casillas sobre el total de cuadros ocupados entre los Períodos 1 h y 12 h; $Z = 3,51$, $p < 0,001$).

Por último, se ensayaron las diferencias observadas entre las distribuciones de frecuencia de áreas del elipsoide grupal (fig. 7). Un test de Kolmogorov-Smirnov aplicado a

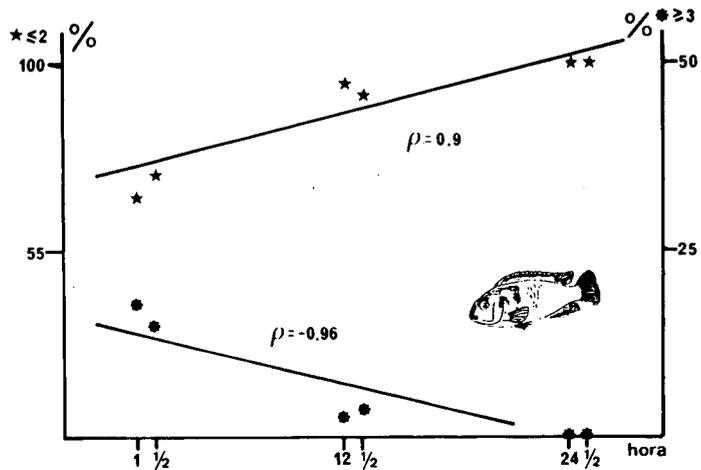
las mismas, mostró diferencias significativas entre los Períodos 1 h y 12 h ($D = 8$, $N = 11$, $p < 0,05$), los Períodos 12 h y 24 h ($D = 23$, $N = 19$, $p < 0,01$) y los Períodos 1 h y 24 h ($D = 22$, $N = 19$, $p < 0,01$).

Interacciones Agresivas

En la figura 8 aparece representada la variación en el tiempo del número total de encuentros agresivos y del número de individuos que participaban en los mismos. Una comparación entre Períodos muestra diferencias significativas entre el número de combates observado durante los Períodos 1 h y 12 h ("U" de Mann-Whitney, $U = 2,5$, $p < 0,05$), los Períodos 1 h y 24 h ($U = 0$, $p < 0,001$) y los Períodos 12 h y 24 h

Fig. 6. Porcentaje de casillas ocupadas por uno o dos individuos (≤ 2) y porcentaje de casillas ocupadas por tres o más individuos (≥ 3) durante la primera y segunda mitad de cada período.

Percentage of squares occupied at once by two or less individuals (≤ 2) and those occupied by three or more individuals (≥ 3) obtained for both halves of each period.



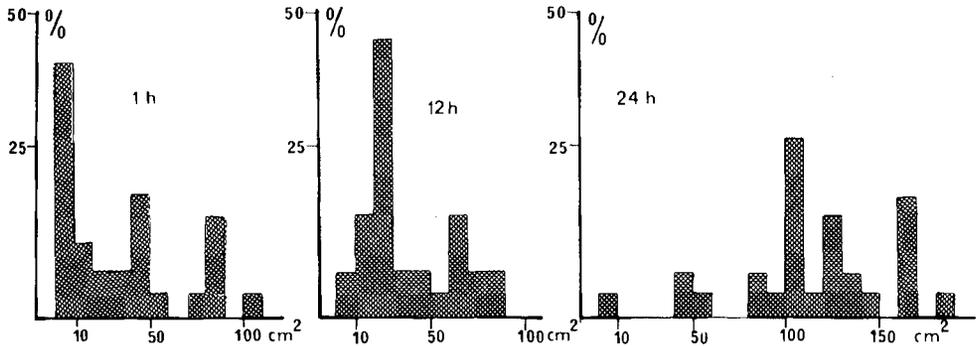


Fig. 7. Distribuciones de frecuencia de Áreas Grupales calculadas para cada Período.
Frequency distributions of Group Areas obtained for each Period.

($U = 4,5$, $p < 0,1$). Dado que el número de combates observados durante los minutos inmediatamente posteriores a la toma de contacto del grupo con el acuario es cero, no ha sido incluido en dichas comparaciones (Período 0 h). Asimismo, un Test de Diferencias de Proporciones aplicado al porcentaje de combates que se producen entre más de dos individuos, mostró diferencias significativas entre los Períodos 1 h y 12 h ($Z = 2,37$, $p < 0,05$). Debido a que el número total de combates durante el Período 12 h es muy inferior al del Período 1 h, el análisis no encuentra significación para las diferencias de porcentaje de combates múltiples que aparecen en dicho Período (18,7% de un total de 75 combates) y considera dichas diferencias como atribuibles al azar ($Z = 1,34$, NS).

DISCUSIÓN

A lo largo de los tres Períodos, sólo la selección de Áreas de Refugios permanece como característica invariable, lo cual está de acuerdo con el tipo de hábitat natural de la mayoría de las especies del género (FRYER, 1959).

Durante el Período 1 h el grupo, fuertemente compactado, desarrolla una elevada actividad por todo el espacio del acuario, sin preferencia por una localización determinada. A finales del mismo, tal situación se mantiene pero aparece una elevada frecuencia de combates, muchos de ellos múltiples, y un ligero descenso en la cohesión grupal.

Durante el Período 12 h el grupo relaja su

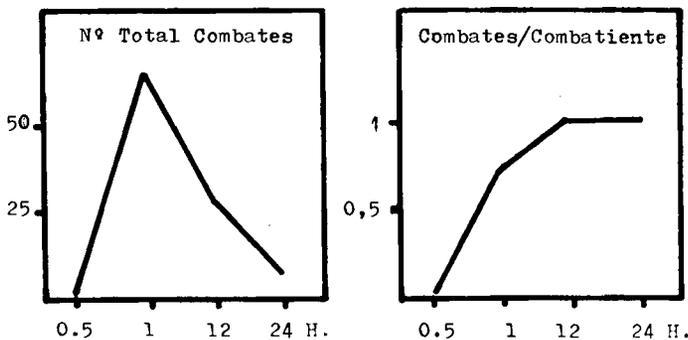


Fig. 8. Número total de Interacciones Agresivas y Número de combates dividido entre el número de participantes en los mismos.
Total number of Fights and Number of combats per combatant.

cohesión, aunque mantiene una área de actividad constante y estable sobre una de las Áreas de Refugios. Las Áreas Marginales adyacentes son intensamente utilizadas. Aunque continúa la elevada frecuencia de agresiones, el número de participantes en un combate se reduce a dos.

Durante el Período 24 h se mantiene la escasa actividad conjunta del grupo. La dispersión continúa y tiende hacia un patrón de espaciamiento regular, expandiéndose el área de actividad a partir del Área de Refugios donde se estableció en el Período anterior. La frecuencia de contactos agresivos descien- de de forma brusca.

A partir de éstas conclusiones se ha establecido la siguiente secuencia de fases del comportamiento socioespacial, sucesivas a la toma de contacto con el ambiente modificado:

Fase de Exploración

La conducta exploratoria, probablemente común a todos los organismos con sistema nervioso organizado (BARNETT & COWAN, 1976) tiene lugar en respuesta a cambios en el conjunto de estímulos ambientales (MURPHY, 1978) y aparece caracterizada por un aumento de la actividad motora respecto del área motivo de investigación (HINDE, 1982). A menudo, la respuesta exploratoria es desencadenada por los mismos estímulos que desencadenan la respuesta de temor, conducta que elimina o reduce un peligro potencial y/o protege del mismo a los congéneres (MURPHY, 1978). Los estudios de agrupamiento en peces han puesto de manifiesto que estímulos extraños o de amenaza, conducen a un estrecho agrupamiento (MCBRIDE, 1964; MAJOR, 1978) o a la ocultación (BARLOW, 1974). La proximidad de individuos, capaz de promover un estado interno de "seguridad" (WICKLER, 1976), puede permitir un predominio de la respuesta exploratoria, activa, sobre la respuesta de temor, pasiva o de ocultación, cuando la fuente de peligro es difusa o los

posibles refugios son igualmente motivo de exploración.

En general, la formación de bancos (*Schooling*) en peces favorece la facilitación social de las actividades motoras (WILLIAMS, 1964; BREDER, 1967; INAGAKI et al., 1976) que conducen al agrupamiento sincrónico. Éste se halla directamente relacionado con un aumento del área de actividad (HELFMAN, 1984) e inversamente con el número y la intensidad de interacciones agresivas (MCBRIDE, 1964).

Sobre tales premisas, puede visualizarse la respuesta exploratoria del grupo a comienzos del Período 1 h, caracterizada por un uso uniforme del espacio disponible, no debido a hallarse ocupado por la totalidad del área grupal, como sucede durante el Período 24 h, sino a causa de la elevada actividad motora desarrollada por el grupo, fuertemente compactado dentro de un área grupal mínima. La fuerte varianza observada en los valores de actividad durante este Período ha sido considerada por INAGAKI et al. (1976) como un indicador de la actividad de *schooling* y refleja bruscos cambios en el desplazamiento y la velocidad del mismo, asociados a cambios de forma del área grupal. La carencia de agresiones durante esta fase corrobora la opinión de SHAW (1978), entre otros, de que resulta característico de los *schools* la ausencia de jerarquización en la matriz de relaciones sociales.

Fase de Establecimiento de la Jerarquía de Dominancia

Esta fase coincide con el pico de frecuencia de interacciones agresivas (final del Período 1 h hasta después del Período 12 h). Tanto el aumento inicial de combates múltiples como el descenso final en la frecuencia de interacciones agresivas, han sido registrados como aspectos característicos de esta fase en sistemas sociales de otras especies (GOLDSTEIN, 1975; NELISSEN, 1978; WILSON, 1980). El descenso en la frecuencia de agresiones ha sido explicado como un aumento

en la predictibilidad de los encuentros más que como un descenso de la probabilidad de interacción debido a la expansión del área grupal como consecuencia del efecto centrífugo de los combates (GOLDSTEIN, 1975). Resulta interesante el hecho de que la frecuencia máxima de interacciones se corresponde con un área grupal casi mínima (finales del Período 1 h). El mantenimiento de la proximidad individual durante la formación de las jerarquías de dominancia parece indicar una búsqueda activa del estímulo agresivo (FERNÓ, 1977) de evidente sentido adaptativo, ya que del rango que un individuo adquiera dependerán numerosos factores de su biología (WILSON, 1980). BREED & BYERS (1979) consideran que la permanencia junto a los dominantes resulta favorable a los subordinados al permitirles el acceso a recursos prioritarios de aquellos, tales como hembras. Tal no es el caso del grupo de estudio, por tratarse de individuos sexualmente inmaduros y porque, al parecer, los únicos recursos utilizados con preferencia por los dominantes son los refugios (observación personal), los cuales existían en exceso.

El establecimiento del grupo en una área definida durante el Período 12 h puede ser debido al mantenimiento por los subordinados de una área grupal reducida, en torno a un centro de actividad poco móvil establecido por uno o más dominantes en el Área de Refugios. Dicha área de actividad se mantiene lo bastante reducida como para no alcanzar a la inmediata zona de refugios (fig. 1) y los individuos de estatus inferiores recurren a la utilización de áreas subóptimas (Área Marginal adyacente), tal como GREENBERG (1947) describió para *Lepomis cyanellus*. Ello explicaría la elevada intensidad de uso de una proporción relativamente baja de las casillas marginales. La restricción de la actividad de los subordinados a las áreas ocupadas por los dominantes, ha sido observada en algunas especies con sistemas de dominancia (BOWEN & BROOKS, 1978; HOD-APP, 1982).

El balance entre la tendencia centrífuga ocasionada por la pérdida de combates —ya

que la respuesta del perdedor es *Alejarse* (VODEGEL, 1978)— y la tendencia centrípeta de aproximación, promovida en los subordinados al descender en los mismos el estado interno de “seguridad” que WICKLER (1976) postula en situaciones de amenaza de todo tipo, conducirían a esta forma de relación sociospacial para la cual cabe esperar un patrón de distribución próximo al azar, debido al predominio de valores medios de distancia interindividual asociados a una fuerte varianza.

Fase de Dispersión Grupal

La expansión del área grupal observada en el Período 24 h puede ser responsable del descenso en la frecuencia de interacciones agresivas. En general, la familiarización con el medio tiene por efecto un descenso en la cohesión grupal (GOLDSTEIN, 1975; NELISSEN, 1976; MAJOR, 1978). Sin embargo puede pensarse que el descenso en el número de interacciones constituye un fenómeno inherente a la formación de la propia jerarquía de dominancia (GOLDSTEIN, 1975; NELISSEN, 1976; WILSON, 1980), y que la capacidad de un grupo para familiarizarse con el nuevo ambiente sólo es adquirida una vez ha resuelto de forma eficaz la estructura de sus relaciones sociales.

La ampliación del área grupal en ausencia de factores que evoquen la respuesta de temor o exploratoria puede constituir un mecanismo encaminado a reducir la competencia dentro del grupo. En algunos sistemas jerarquizados se ha comprobado que la tasa mayor de emigración corresponde a los subordinados (BUTLER, 1980). La expansión del grupo en estudio a partir del centro de actividad establecido en el Período 12 h parece sugerir un proceso semejante. Tal mecanismo puede constituir una fase previa al establecimiento de territorios, siendo la elección de los mismos un proceso determinado por el estatus del individuo (GREENBERG, 1974). La distribución espacial regular que el grupo muestra durante esta fase puede

constituir un indicador de conducta territorial. Los individuos juveniles de *Pseudotropheus zebra* muestran conducta territorial en acuarios incluso desde muy jóvenes (Vodegel, com. pers.).

Los estudios de campo sobre otras especies del género *Pseudotropheus* apuntan hacia el predominio de una conducta territorial sobre la de formación de grupos, incluso inmediatamente después de abandonar la cavidad bucal de la madre (HOLZBERG, 1978). Sin embargo, dado que ambos tipos de organización social no son mutuamente excluyentes (WILSON, 1980), a menudo las condiciones de laboratorio imponen fronteras espaciales y de flujo poblacional que permiten que grupos de carácter abierto se conviertan en grupos cerrados (BARLOW, 1974), con lo que una estructura socioespacial territorial se reorganiza en otra de grupo jerarquizado con una área de campo común (BOICE & WITTER, 1969). Tal situación ocurre, de hecho, en *Pseudotropheus zebra* (Vodegel, com. pers.). HOLZBERG (1978) afirma haber observado un único caso de *schooling* en *P. zebra*, hecho que atribuye a ser un grupo en migración. Es probable que un hábitat tan sometido a presiones de competencia como las orillas del Malawi (HOLZBERG, 1978), la agrupación de individuos en pequeños grupos incrementa el valor adaptativo de los mismos en la búsqueda de nuevas áreas en las que establecer territorios, toda vez que las poblaciones son muy estables y de escasa movilidad (HOLZBERG, 1978). La agrupación como un mecanismo capaz de compensar la presión de competencia por individuos territoriales de la misma especie, ha sido señalado en comunidades de arrecifes de coral (ROBERTSON et al., 1976). Dentro de tales grupos cerrados, el establecimiento de una jerarquía de dominancia puede regular de un modo eficaz el reparto de nuevos territorios (GREENBERG, 1947) o cualquier otro tipo de recurso de distribución no uniforme, tal como refugios (RUBENSTEIN, 1981).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue presentado para optar a la calificación final de la asignatura de Etología en la Cátedra de Fisiología Animal de la Facultad de Ciencias de Córdoba durante el curso escolar 1983/84. Queremos agradecer a todos los componentes de dicha Cátedra, y muy especialmente al jefe de la misma, Dr. Luís Arias de Reyna, la ayuda prestada en todo momento y su aliento constante para que este trabajo viese la luz. Igualmente agradecemos a Elia Jiménez Alonso su colaboración durante la toma de datos y a la familia Rivera Jofre su grata hospitalidad e interés durante el análisis de resultados.

RESUMEN

Un grupo de seis individuos de *Pseudotropheus tropheops* fue sometido a modificaciones en el medio del acuario. Durante tres períodos de 30 minutos separados 12 horas entre sí, a partir de la toma de contacto con el acuario modificado, se registraron las posiciones de todos los individuos sobre el espacio dividido en casillas y el número de interacciones agresivas que tenían lugar. Con tales datos se dieron valores a variables que precisaban el modo de Uso del Espacio, Selección de Hábitat, Actividad Grupal, Cohesión Grupal y Frecuencia de Contactos Agresivos. La comparación por períodos de los resultados obtenidos para cada una de ellas puso de manifiesto tres fases en la conducta socioespacial del grupo: 1) una breve Fase de Exploración caracterizada por una estructura social en cardumen (*school*); 2) una prolongada Fase de Establecimiento de la Jerarquía de Dominancia, caracterizada por la elevada frecuencia de agresiones, el mantenimiento de la cohesión grupal y la fijación en una zona estable del área de actividad grupal; 3) una Fase de Dispersión a partir del área seleccionada durante la fase anterior. Pese a la ausencia de datos en libertad, se propone tal secuencia de fases como un posible mecanismo de conducta para la expansión de poblaciones naturales mediante la migración de grupos hacia zonas susceptibles de ser colonizadas.

BIBLIOGRAFÍA

- AXELROD, H. R., 1978. *Peces Tropicales*. Ed. Hispano Europea. Barcelona. 272 pp.
- BAERENDS, G. P. & BAERENDS VAN ROON, J. M., 1950. An introduction to the ethology of cichlid fishes. *Behaviour suppl.*, 1: 1-242.
- BARLOW, C., 1974. Contrast in social behaviour between Central America cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. *Amer. Zool.*, 14: 9-34.
- BARNETT, S. A., & COWAN, P. E., 1976. Activi-

- ty, exploration, curiosity and fear: an ethological study. *Interdisc. Sci. Reviews.*, 1 (1): 43-62.
- BOICE, R. & WITTER, D.W., 1969. Hierarchical feeding behaviour in the leopard frog (*Rana pipiens*). *Anim. Behav.*, 17: 474-479.
- BOWEN, D. & BROOKS, R.J., 1978. Social organisation of confined male collared lemmings *Dicrostomyx groenlandicus*. *Anim. Behav.*, 26: 1126-1135.
- BREED, M.D. & BYERS, J.A., 1979. The effect of population density on spacing patterns and behavioural interactions in the cockroach *Byrsotria fumigata* (Guerin). *Behav. Neural. Biol.*, 27: 523-531.
- BREDER, C.M., 1959. Studies on social grouping in fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 117: 393-482.
- BREDER, C.M. Jr., 1967. On the survival value of fish schools. *Zoologica.*, 52: 25-40.
- BRUEHLMEYER, A. & FROTZLER, H., 1969. The mouth breeding cichlids of the Malawi sea. *Monatsschr. Ornithol. Vivarienkunde Ausg. B. Aquarien Terrarien.*, 16 (7): 226-229.
- BUTLER, R.G., 1980. Population size, social behaviour and dispersal in house mice: a quantitative investigation. *Anim. Behav.*, 28: 78-85.
- CLARK, P.J. & EVANS, F.C., 1954. Distance to the nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology.*, 35: 445-453.
- COECKELBERGHS, V., 1975. Territorial, spawning and parental behaviour of *Lamprologus brichardi* Poll 1974 (Pisces, Cichlidae). *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 105: 73-86.
- CORVILLO, M., CASTELLO, V., ARIAS DE REYNA, L. & CRUZ, A., 1984. Segregación espacial del comportamiento del podenco ibérico-andaluz (*Canis familiaris*). *Historia Natural*, 4: 113-120.
- FERNALD, R.D., 1977. Quantitative behavioural observations of *Haplochromis burtoni* under semi-natural conditions. *Anim. Behav.*, 25: 643-653.
- FERNALD, R.D. & HIRATA, N.R., 1977. Field study of *Haplochromis burtoni*: quantitative observations. *Anim. Behav.*, 25: 964-975.
- 1979. The ontogeny of social behaviour and body coloration in the African cichlid fish *Haplochromis burtoni*. *Z. Tierpsychol.*, 50: 180-187.
- FERNÖ, A., 1977. The effect of social isolation on the aggressive and sexual behaviour in a cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *Behaviour*, 65: 43-61.
- FRICKE, H.W., 1975 a. Evolution of social systems through site attachment in fish. *Z. Tierpsychol.*, 39: 206-210.
- 1975b. Sozialstruktur und ökologische Spezialisierung von verwandten Fischen (Pomacentridae). *Z. Tierpsychol.* 39: 492-520.
- FRYER, G., 1959. The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa with special reference to the fishes, and a discussion of the evolution of a group of rock-frequenting cichlidae. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 132: 153-281.
- GOLDSTEIN, S.R., 1975. Observations on the establishment of a stable community of adult male and female fighting fish. *Anim. Behav.*, 23: 179-185.
- GREENBERG, B., 1947. Some relations between territory, social hierarchy and leadership in the green sunfish (*Lepomis cyanellus*). *Physiol. Zool.*, 20: 267-282, 285-299.
- HAY, T.F., 1978. Filial imprinting in the convict cichlid fish *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behaviour*, 65: 138-160.
- HATTINGH, J. & COETZEE, N., 1975. Possible stimuli for social behavior in three species of freshwater fish. *Zool. Afr.*, 10: 219-221.
- HELFMAN, G.S., 1984. School fidelity in fishes: the yellow perch pattern. *Anim. Behav.*, 32: 663-672.
- HINDE, R.A., 1982. *Ethology. Its nature and relations with other sciences*. Oxford University Press. New York. 320 pp.
- HOLZBERG, S., 1978. A field and laboratory study of the behaviour and ecology of *Pseudotropheus zebra* (Boulenger), an endemic cichlid of Lake Malawi (Pisces, Cichlidae). *Z. Zool. Syst. Evolutionforsch.*, 16: 171-187.
- INAGAKI, T., SAKAMOTO, W., AOKI, I. & KUROKI, T., 1976. Studies on the schooling behaviour in fish III. Mutual relationship between speed and form in schooling. *Behav. Bull. Japan. Soc. Sci. Fisher.*, 42: 629-635.
- JAEGER, H., 1969. Observations in the care of *Pseudotropheus auratus*. *Aquarien Terrarien*, 15: 169.
- JAKOBSSON, S., RADESÄTER, T. & JÄRVI, T., 1979. On the fighting behaviour of *Nannacara anomala* (Pisces, Cichlidae). *Z. Tierpsychol.*, 49: 210-220.
- LEHNER, P.N., 1979. *Handbook of ethological methods*. N.Y. Garland STPM Press. 403 pp.
- LOISELLE, P.V., 1977. Colonial breeding by an african substratum spawning cichlid fish, *Tilapia zollii* (Gervais). *Biol. Behav.*, 2: 129-142.
- MAJOR, F.P., 1978. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stelophorus purpureus*. *Anim. Behav.*, 26: 760-777.
- MARGALEF, R., 1974. *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona. 951 pp.
- MCBRIDE, G., 1964. A general theory of social organizations and behaviour. *U. of Queensland Fac. Papers Vet. Sci.*, 1: 75-110.
- 1975. The study of social organizations. *Behaviour*, 59: 96-115.

- MCKAYE, K.R. & MARSH, A., 1983. Food switching by two specialised algae scraping cichlid fishes in Lake Malawi, Africa. *Oecologia*, 56: 245-248.
- MISHRIGI, S.Y. & KUBO, T., 1978. Effects of territoriality on oxygen consumption in *Tilapia nilotica*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido. Univ.*, 29: 308-312.
- MURPHY, L.B., 1978. The practical problems of recognizing and measuring fear and exploration behaviour in the domestic fowl. *Anim. Behav.*, 26: 442-431.
- NELISSEN, H., 1976. Contributions to the ethology of *Tropheus moori* Boulenger (Pisces, Cichlidae) and discussion of the significance of its colour patterns. *Rev. Zool. Afr.*, 90: 17-29.
- OEHLERT, B., 1959. Kampf und Paarbildung einiger Cichliden. *Z. Tierpsychol.*, 141-174.
- PARTRIDGE, B.L., 1982. Rigid definitions of schooling behaviour are inadequate. *Anim. Behav.*, 30: 298-299.
- PEEKE, H.V.S. & PEEKE, S.C., 1979. Rival behaviour and the elicitation of aggression at the boundary and inside the territory of a convict cichlid. A methodological note. *Bull. Psychon. Soc.*, 14: 138-140.
- PITCHER, T.J., 1983. Heuristic definitions of fish schooling behaviour. *Anim. Behav.*, 31: 611-612.
- RIBBINK, A.J., MARSH, B.A., MARSH, A.C. & SHARP, B.J., 1983. A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi, Africa. *S. Afr. J. Zool.*, 188: 149-310.
- ROBERTSON, D.R., SWEATMAN, H.P.A., FLETCHER, E.A. & CLELAND, M.G., 1976. Schooling as a mechanism for circumventing territoriality of competitors. *Ecology*, 57: 1208-1220.
- RUBENSTEIN, D.I., 1981. Population density, resource patterning and territoriality in the Everglades pigmy sunfish. *Anim. Behav.*, 29: 155-172.
- RUSSOCK, H.I. & SCHEIN, M.W., 1977. Effect of age and experience on the filial behaviour of *Tipalia mossambica* fry (Pisces, Cichlidae). *Behaviour*, 61: 276-303.
- 1978. Effect of socialization on adult preferences in *Tilapia mossambica* (*Sarotherodon mossambicus*), Pisces, Cichlidae. *Anim. Behav.*, 26: 148-159.
- SCHROEDER, J.H., 1980. Morphological and behavioural differences between the BB/OB and B/W colour morphs of *Pseudotropheus zebra* Boulenger (Pisces, Cichlidae). *Z. Zool. Syst. Evolutionforsch.*, 18: 69-76.
- SHANNON, C.E. & WEAVER, W., 1957. *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press. Urbana. 117 pp.
- SHAW, E., 1978. Schooling fishes. *Am. Sci.*, 66: 166-175.
- SHYOMI, M. & KUBO, S., 1978. A distance measure of spatial pattern in a biological population. *Res. Popul. Ecol.*, 20: 23-32.
- SIEGEL, S., 1956. *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*. McGraw-Hill. New York.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1979. *Biometria. Principios y Métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume eds. Madrid. 832 pp. 832 pp.
- SPIEGEL, M.R., 1970. *Estadística*. Libros McGraw-Hill de México, S.A. México. 357 pp.
- STAECK, W., 1980. *Pseudotropheus-heteropictus*, new-species from Lake Malwi, Africa (Pisces, Cichlidae). *Seckenb. Biol.*, 60: 159-162.
- VODEGEL, N., 1978. A study of the underlying motivation of some communicative behaviours of *Pseudotropheus zebra* (Pisces, Cichlidae): a mathematical model (I). *Proc. Koninklijke Nederl. Akad. Wetensch., Amsterdam, series c.*, 81: 211-225.
- WICKLER, 1976. The ethological analysis of attachment. Sociometrics, motivational and sociophysiological aspects. *Z. Tierpsychol.*, 42: 12-28.
- WILSON, E.O., 1980. *Sociobiología. La nueva síntesis*. Ed. Omega. Barcelona. 701 pp.
- WILLIAMS, G.C., 1964. Measurement of Consociation among fishes and comments on the evolution of the schooling. *Publ. Mus. Mich. State Univ. Biol. Ser.*, 2: 351-382.
- ZIHLER, F., 1982. Gross Morphology and configuration of digestive tracts of Cichlidae (Teleostei, Perciformes). *Neth. J. Zool.*, 32: 544-571.