

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO AGRESIVO EN
PEQUEÑOS GRUPOS DE JUVENILES DE DIPLODUS
SARGUS CADENATI DE LA PAZ, BAUCHOT Y
DAGET, 1974**

CATALINA CABALLERO MÉNDEZ

Las Palmas de Gran Canaria, Marzo de 2002

60/2001-02

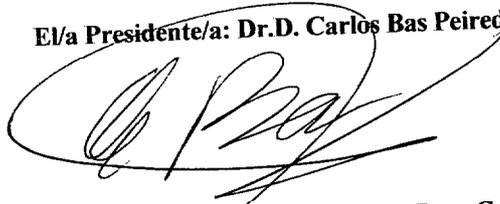
**UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
UNIDAD DE TERCER CICLO Y POSTGRADO**

Reunido el día de la fecha, el Tribunal nombrado por el Excmo. Sr. Rector Magfco. de esta Universidad, el/a aspirante expuso esta TESIS DOCTORAL.

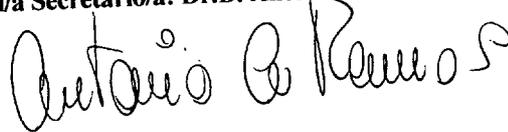
Terminada la lectura y contestadas por el/a Doctorando/a las objeciones formuladas por los señores miembros del Tribunal, éste calificó dicho trabajo con la nota de SOBRESALIENTE "CUM LAUDE" UNÁNIME

Las Palmas de Gran Canaria, a 24 de mayo de 2002.

El/a Presidente/a: Dr.D. Carlos Bas Peired,



El/a Secretario/a: Dr.D. Antonio Juan González Ramos,



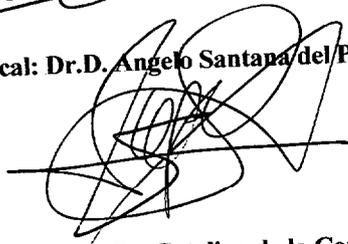
El/a Vocal: Dr.D. Jacinto Nadal Puigdefabregas.



El/a Vocal: Dr.D. Luis Felipe López Jurado,



El/a Vocal: Dr.D. Angelo Santana del Pino,



La Doctoranda: D^a. Catalina de la Concepción Caballero Méndez,



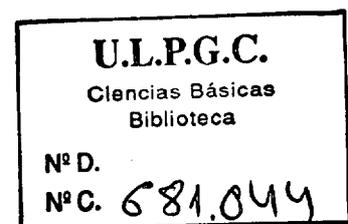


**ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO AGRESIVO EN
PEQUEÑOS GRUPOS DE JUVENILES DE *Diplodus sargus*
cadonati de la Paz, Bauchot y Daget, 1974.**

Catalina Caballero Méndez

2002

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA



**UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA**

TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO AGRESIVO EN
PEQUEÑOS GRUPOS DE JUVENILES DE *Diplodus sargus cadenati*
de la Paz, Bauchot y Daget, 1974.**

Tesis doctoral presentada por Dña. CATALINA CABALLERO MÉNDEZ

Dirigida por el Dr. D. JOSÉ JUAN CASTRO HERNÁNDEZ



El Director



La Doctorando

Las Palmas de Gran Canaria a 11 de marzo de 2002

D. José Juan Castro Hernández, profesor titular de Universidad del área de conocimiento de Zoología, adscrito al Departamento de Biología de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria,

INFORMA

Que el trabajo de investigación titulado “Estudio del comportamiento agresivo en pequeños grupos de juveniles de *Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot y Daget, 1974”, realizado bajo mi dirección por la licenciada en Ciencias del Mar Dña. Catalina Caballero Méndez, se considera finalizado y puede ser presentado para su exposición y defensa como Tesis Doctoral en la Facultad de Ciencias del Mar de Las Palmas de Gran Canaria.

Tafira, Las Palmas de Gran Canaria, a 11 de marzo de 2002.


Fdo. José Juan Castro Hernández

Una historia de sargos:

Los sargos son muy sabeores. Un día un sargo habló con otro sargo para hechar una pega con una tonina, de Arguineguín al Puerto. Pero, uno le dijo al otro: yo me pongo aquí y tu en el Puerto y cuando la tonina me deje atrás, yo me quedo atrás y sales tú y así la engañamos. Si, los sargos son muy sabeores (D. Manuel Macías, “El Centella”, 80 años. Pescador de Arguineguín, Gran Canaria).

Algunas citas sobre ciencia:

La ignorancia afirma o niega rotundamente; la ciencia duda.

François Marie Voltaire (1694-1778)

La ciencia se compone de errores que a su vez son los pasos hacia la verdad.

Jules Verne (1828-1905)

La ciencia aplicada no existe, solo las aplicaciones de la ciencia.

Louis Pasteur (1822-1985)

DEDICATORIA

A mi familia, por su apoyo y cariño.

AGRACIEMENTOS

Quisiera dar las gracias a todas las personas que durante todos estos años creyeron en mí y en este trabajo de investigación, y que me animaron a seguir cuando parecía condenado a no concluir jamás.

En primer lugar, quiero dar las gracias a mi familia, que me ha apoyado y animado a seguir. Especialmente a mis padres por estar ahí en todo momento y a mi hermano José Alberto por su constante estímulo.

Así mismo, quiero expresar mi más sincero agradecimiento al Dr. José Juan Castro Hernández por su paciencia, confianza y apoyo.

Mi agradecimiento más sincero a D. José Angel Santiago Medina por su ayuda tanto en las cuestiones técnicas como en la toma de datos, pero sobretodo por su amistad y cariño.

Igualmente, mi gratitud a Gorka Merino, por su inestimable ayuda en la preparación de los experimentos y en la toma de datos y por estar siempre dandome ánimos.

Del mismo modo, mi agradecimiento a Vicente Hernández García, a Teresa Moreno Moreno y a José Alberto Caballero Méndez por las veces que se prestaron para transportar el agua de mar necesaria para el mantenimiento de los acuarios de experimentación. Así como a Ana Santana Ortega y a Elena Domarco Gutiérrez por su ayuda en la toma de datos.

Por último, quiero dar las gracias a mis queridos amigos con cuyo apoyo, amistad y cariño siempre he podido contar.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Resumen	11
I.- Introducción General	13
1. La decisión de vivir en grupo	13
1.1. Ventajas	13
1.2. Desventajas	15
2. Interacciones sociales	16
2.1. La agresividad	17
2.1.1. Diferencias entre agresividad intraespecífica e interespecífica	20
2.1.2. Interacciones agosnísticas	21
II.- Objetivos del presente trabajo	25
III.-La especie y su hábitat	27
IV- Material y Métodos General	30
V.- Estructura de dominancia en grupos pequeños	34
1- Introducción	34
2- Material y método	35
3- Resultados	36
4- Discusión	41
VI.- Influencia de la distribución del alimento	44
1- Introducción	44
2- Material y método	45
3- Resultados	46
3.1. Influencia de la distribución del alimento en el comportamiento.....	46
3.2. Agresividad según el rango jerárquico de los peces	48

4- Discusión	50
VII.- Efecto de las asimetrías en residencia y talla	53
1- Introducción	53
2- Material y método	56
3- Resultados	59
4- Discusión	65
VIII.- Efecto de la densidad de competidores en la agresividad	68
1- Introducción	68
2- Material y método	70
3- Resultados	71
4- Discusión	73
IX.- Efecto de la variación de la intensidad luminosa en el comportamiento agresivo	75
1- Introducción	75
2- Material y método	77
3- Resultados	78
4- Discusión	79
X.- Discusión General	82
XI.- Conclusiones	88
XII.- Bibliografía	90

Anexo:

1.- Castro J.J. & C. Caballero. 1998. Dominance structure in small groups of juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot & Daget 1974). *Aggressive Behaviour*, 24:197-204.

2.- Caballero, C. & J.J. Castro. 1999. Effect of residence and size asymmetries upon the agonistic interactions between juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de La Paz, Bauchot and Daget, 1974). *Aggressive Behavior*, 25: 297-303.

RESUMEN

Entre las interacciones sociales mostradas por los animales, la agresividad es quizás uno de los comportamientos que presentan repercusiones más evidentes en las características biológicas, ecológicas y sociales, e incluso psicológicas, de los individuos y las comunidades de las que éstos forman parte.

En esta tesis se estudian las interacciones agonísticas (agresividad intraespecífica) y algunos de los diferentes factores "ambientales" que influyen en su expresión, a través del análisis del comportamiento social de juveniles de sargo blanco (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot y Daget, 1974) (Pisces, Sparidae).

Se ha observado que a medida que aumentan las posibilidades de monopolizar un recurso (p.ej. el alimento), los individuos presentan una mayor predisponibilidad a desplegar un comportamiento agresivo de defensa del mismo, afectando directamente en la relación entre individuos y en la estructuración jerárquica del grupo. En los juveniles de sargo, esta relación jerárquica es de tipo lineal, donde el individuo dominante realiza ataques de forma selectiva, mostrándose más agresivo con el pez cuyo nivel jerárquico es directamente inferior al suyo. Esta jerarquía de dominancia permite el ahorro de energía a todos los miembros del grupo evitando combates que presentan una alta probabilidad de ser perdidos, de modo que el individuo dominante al someter al subordinado de mayor rango refuerza su supremacía en el grupo, ya que domina de forma indirecta a todos los miembros del grupo. La talla es el indicador más fiable sobre el posible status de un individuo dentro del grupo. Sin embargo, un factor tan importante como la asimetría en talla es la asimetría de información que cada contendiente tiene sobre el valor del recurso.

El incremento del valor de algunos parámetros socio-ambientales, tales como la densidad de competidores y la intensidad luminosa, va a ocasionar una adaptación proporcional de la agresividad, describiendo la misma una curva parabólica similar a la descrita por Grant (1993).

I.- INTRODUCCIÓN GENERAL

1.- LA DECISIÓN DE VIVIR EN GRUPO

Un gran número de especies animales, entre la que se encuentra la humana, optan por vivir agrupados durante toda su vida (enjambres de algunos insectos, manadas de herbívoros, jaurías de carnívoros, bandadas de aves, cardúmenes de peces, etc.) o durante períodos concretos de la misma (grupos migratorios, agregación de reproductores, bancos de juveniles, pandillas de jóvenes, etc.), que pueden estar formados por un número reducido de individuos (como en el caso de los lobos) o por centenares o miles (cardúmenes de peces o bandadas de aves). Esto hace pensar que el vivir agrupados les confiere algún beneficio que compensa las desventajas que tiene la convivencia.

1.1.- Ventajas

Tres buenas razones para vivir en grupo son, que facilita la protección contra los predadores (mimetismo social; Pitcher & Parrish, 1993), la búsqueda de alimento (Carranza, 1994; Ridley, 1995) y, en las especies migradoras, la disminución en el gasto de energía empleado en la realización de grandes desplazamientos.

i.- Protección contra los predadores

La vida en grupo puede ser un eficaz mecanismo de defensa contra los predadores ya que mejora la tasa de vigilancia del grupo frente a la realizada por un solo individuo (Neill & Cullen, 1974; Slater, 1985; Magurran, 1990; Milinski, 1993; Roberts, 1996), lo que además permite al animal tener más tiempo para alimentarse (Bertram, 1978; Pulliam & Millikan 1982; Lima & Dill, 1990; Krebs & Davies, 1993), aumentando su tasa de crecimiento (Davis & Olla, 1992).

Otra ventaja es que al estar rodeado de otros individuos, si el depredador logra capturar a algún miembro del grupo, se reduce la probabilidad de que la víctima sea ese individuo concreto (Hamilton, 1971; Krebs & Davies, 1993), este es el denominado "efecto de dilución" (Duncan & Vigne, 1979). Otro factor muy importante que reduce la tasa de predación de los animales que viven en grupo es el "efecto de confusión" o mimetismo social (Eibl-Eibesfeldt, 1979; Pitcher & Parrish, 1993; Carranza, 1994; Ridley, 1995), que consiste en la dificultad de seguir a un objeto en movimiento de entre un grupo de objetos similares que también se estén moviendo. Al parecer, este efecto se presenta en la mayoría de especies predatoras (Foster & Treherne, 1981; Huntingford, 1984; Pulliam & Caraco, 1984; Krebs & Davies, 1993).

Por último, a la hora de repeler los ataques de los predadores, por ejemplo durante la defensa de la puesta (Wicklund & Andersson, 1980), puede resultar más efectivo si lo realiza un grupo que si lo hace un individuo aislado.

ii.- Optimización de la búsqueda de alimento

Algunos experimentos han demostrado que el tamaño del grupo de individuos está relacionado con la velocidad con que el grupo localiza las manchas de comida (Pulliam & Caraco, 1984; Benkman, 1988), reduciéndose considerablemente el tiempo que necesitaba un animal para localizar la comida cuando este forma parte de un grupo. Esto es debido a que muchos animales cuando buscan alimento son sensibles no sólo a la presencia de éste, sino a la actividad de alimentarse por parte de otros animales (Magurran, 1984; Pitcher & Parrish, 1993), esto se denomina búsqueda de alimento por búsqueda de actividad de alimentación (Benkman, 1988).

Por otro lado, se ha visto que el vivir en grupos no hace que aumente la media de alimento ingerido por individuo, pero si la frecuencia de alimentación (Pitcher & Parrish, 1993). Sin embargo, si que aumentan las interacciones agresivas entre los miembros del grupo, lo que hace que el animal dedique parte del tiempo en que podría estar alimentándose a interactuar con sus congéneres (Ekman & Hake, 1988; Benkman, 1988). No obstante, aunque pueda parecer que esto reduce las ventajas de la

vida en grupo, se ha visto que aunque la media de alimento ingerido se mantienen constante, la varianza de la ingestión disminuye al vivir en grupo (Ekman & Hake, 1988) aumentando de esta forma la tasa de crecimiento neta (Davis & Olla, 1992), por lo que la vida en grupo es ventajosa desde el punto de vista de la ingestión de alimento.

iii. Ventajas hidrodinámicas durante grandes desplazamientos

En los cardúmenes, se aprecia un espaciado tridimensional regular entre los individuos, lo que según Weihs (1973, 1975) hace pensar que esta distribución debe aportar algún tipo de ventajas hidrodinámicas en los desplazamientos, aunque en los trabajos que se han realizado hasta el momento no se han hallado evidencias claras de tales ventajas.

No obstante, muchos trabajos han llegado a la conclusión de que los peces consumen menos oxígeno cuando están en grupos (Parker, 1973; Abrahams & Colgan, 1985; Ross *et al.*, 1992; Herskin & Steffensen, 1998, entre otros), lo que indica una menor demanda de energía. También se ha observado que el tamaño del grupo tiene efecto en el comportamiento de los peces individuales. Como observaron Ross *et al.* (1992), los peces en grupos pequeños, menos eficientes en detectar un predador, son tímidos y nerviosos y en consecuencia presentan una tasa respiratoria más alta que en grupos formados por un mayor número de individuos.

1.2.- Desventajas

i.- Interacciones agresivas intraespecíficas

La más importante de las desventajas de vivir en un grupo es que al tener que compartir los distintos recursos, aparecen conflictos de intereses entre los individuos, llegando en ocasiones a producirse interacciones agresivas (Huntingford & Turner, 1987). Se ha visto que, en grupos pequeños, los individuos de mayor talla son los que

realizan el mayor número de ataques o amenazas (Castro & Caballero, 1998), y estas interacciones reducen considerablemente el tiempo disponible para alimentarse y vigilar la presencia de predadores (Jakobsson *et al*, 1995).

ii.- Aumento de la dificultad para acceder a la comida

Cuanto mayor es el número de miembros del grupo más difícil resulta el acceso de los individuos al recurso, cuando éste está espacialmente concentrado y es fácilmente monopolizable, y menor es la cantidad de alimento ingerida por la mayoría de los individuos del grupo. Vemos pues, que el tamaño del grupo es importante ya que a partir de un número determinado de individuos empiezan a pesar más las desventajas que las ventajas, haciendo que no sea rentable para un individuo formar parte de él.

Dados todos estos factores, podemos suponer que el tamaño óptimo del grupo será el resultado de una compleja interacción entre los diversos costes y beneficios de esa vida en común, teniendo en cuenta además el valor del recurso y la forma en que está distribuido en el espacio (si está disperso o concentrado facilitando la monopolización), y en el tiempo (si llega de forma continua o por pulsos de periodicidad impredecible). Para intentar averiguar hasta que punto influyen cada uno de los factores anteriores se han desarrollado modelos matemáticos teóricos que puedan predecir, de forma multifactorial, los tamaños reales de grupos que encontramos en la naturaleza. Uno de los modelos que quizás interpreta mejor lo que ocurre en la vida real es el desarrollado por Caraco (1979), que fue diseñado para investigar el significado adaptativo de los distintos tamaños de las bandadas que muchas especies de aves forman en invierno.

2.- INTERACCIONES SOCIALES

Como ya se ha comentado, el compartir el espacio, alimento o cualquier otro tipo de recurso, genera un conflicto de intereses entre los distintos miembros del grupo. Estos conflictos se resuelven mediante la interacción entre los individuos, que es un

proceso en el que existe un intercambio de información entre los dos competidores sobre sus respectivos estados motivacionales y sus capacidades para la lucha (potencial físico que puede ser desplegable en caso de interacción agresiva) (Huntingford & Turner, 1987). Aunque las interacciones predador-presa también pueden ser entendidas como conflicto de intereses entre individuos, evidentemente y por su naturaleza, quedan descartadas del presente estudio. Igualmente, no se analizan en este estudio, a pesar de su interés ecológico, las interacciones interespecíficas, especialmente motivadas por la competencia por un recurso explotado por varias especies.

2.1.- La agresividad

Entre las interacciones sociales mostradas por los animales, el comportamiento agresivo aparece como uno de los más interesantes. Los procesos de lucha entre animales son frecuentemente muy destructivos y recientemente los etólogos han intentado entender las circunstancias por las cuales los animales luchan o bien se abstienen de hacerlo. También psicólogos y psiquiatras se han mostrado interesados en el estudio de la agresividad animal debido a que puede facilitar el entendimiento de las raíces de la agresividad humana, uno de los mayores problemas de la sociedad actual (Groebel & Hinde, 1989).

Uno de los primeros problemas que se plantean al estudiar la agresividad en cualquier especie es la dificultad de llegar a una definición satisfactoria que describa todos los casos. La agresividad tiene el efecto universal de provocar el desplazamiento de los individuos, aunque puede tomar un amplio rango de formas, desde peleas manifiestas a posturas disimuladas que no requieren contacto físico. Varios autores han propuesto que en humanos, comportamientos diversos como arañar, insultar, suicidios y guerras (incluido apretar un botón), son todas manifestaciones de agresividad.

Otra dificultad que nos encontramos al estudiar el comportamiento agresivo es que éste puede ocurrir en diferentes contextos y no siempre queda claro si las motivaciones en unas circunstancias determinadas son las mismas que en otras situaciones. Las motivaciones que pueden provocar un comportamiento agresivo son

diversas. Los animales pueden luchar para ganar o mantener un territorio, una compañera o para obtener alimento. Algunas especies tienen una organización social basada en dominancias jerárquicas estables, y los individuos pueden enfrentarse para conseguir un mejor status dentro del grupo. Por otro lado, tanto el dolor como la frustración potencian la aparición de conductas agresivas. El dolor despierta la agresividad: ratas sometidas a pequeños shocks eléctricos atacan a compañeros que habían sido previamente ignorados. Las frustraciones de varios tipos tienen un efecto similar: una rata en una jaula ataca a otra si la barra que ha aprendido a presionar cesa de suministrarle el alimento esperado (Eibl Eibesfeldt, 1979). También en el hombre estamos familiarizados con los efectos de la frustración. Algunos psicólogos suelen sugerir que todas las agresiones son resultado de frustraciones (Miller, 1941), pero no resulta realista explicar todas las agresiones en estos términos.

Gran parte de la controversia sobre la agresividad humana proviene de las respuestas conflictivas según el punto de vista de Lorenz, las cuales fueron desarrolladas en detalle en su libro *On Aggression* (1966), y donde se argumenta que el comportamiento agresivo sigue el patrón ilustrado por el modelo psicohidráulico. Lorenz describió una analogía entre la forma en que opera el agua de un tanque con una válvula de resorte (inmediatamente después de vaciarse no puede trabajar hasta que el agua haya tenido tiempo de alcanzar un cierto nivel) y el comportamiento (inmediatamente después de comer es difícil que se despliegue más comportamiento alimentario). Tal como ocurre con las motivaciones alimentarias o de bebida, que obedecen al paso de un intervalo de tiempo desde la última vez, Lorenz pensó que el comportamiento agresivo también aumenta inevitablemente con el tiempo, hasta que la tensión acumulada es descargada por medio del combate. Por tanto, de esta manera, según Lorenz, la agresividad tanto en humanos como en el resto de los animales era inevitable, algo construido genéticamente y que demanda ser expresado. Actualmente se ha visto que el modelo de Lorenz es inadecuado cuando intenta explicar comportamientos como la alimentación o la actividad sexual y parece igualmente insatisfactorio en la explicación de la agresividad. Si la interpretación de Lorenz fuese correcta, debería existir un período de calma después de desarrollar actos agresivos, que debería durar hasta que las motivaciones agresivas sean creadas nuevamente. Sevenster (1961) y Wilz (1970) midieron los niveles de agresividad en machos del pez

espinoso (*Gasterosteus aculeatus*) contabilizando el número de mordidas generadas en la pared de cristal de un tubo que contenía a otro macho. Ambos encontraron que las motivaciones agresivas del macho parecían ser mayores al final del test de 10 minutos de duración, más que al principio del mismo (el desarrollo del comportamiento agresivo resultó en un incremento en la tendencia a la lucha). Incrementos en la agresividad similares seguidos de un período de tiempo de lucha han sido descritos en muchas otras especies incluyendo arañas (Riechert, 1984) y lagartijas (Rand & Rand, 1978). La escalada de los combates en el transcurso de un encuentro parece ser una estrategia común y altamente adaptativa. En el espinoso, Wilz (1970) mostró que incluso cuando el macho rival es retirado después de ser atacado, el macho continúa en un estado de alta agresividad atacando incluso a las hembras, y parece incapaz de responder sexualmente por un tiempo. Por tanto, una fase de quietud tras el desarrollo de un comportamiento agresivo no es ciertamente evidente del todo.

Heiligenberg & Kramer (1972) probaron la hipótesis de Lorenz de que los animales se vuelven más agresivos si no pueden dar salida a su comportamiento agresivo. Estudiaron una especie de cíclido (*Pelmatochromis* sp.), cuyos machos son altamente agresivos. Mantuvieron a los machos en solitario sin la oportunidad (o estímulo) de luchar y encontraron, en contra de lo predicho por el modelo de Lorenz, que la tendencia a la lucha decreció en unos pocos días cuando el pez no era estimulado a luchar. Esto implica en el sentido evolutivo que cuando no hay oponente no hay ventaja que ganar siendo agresivo. Los resultados de Heiligenberg & Kramer (1972) no sostienen la idea de que la agresividad se acumula en ausencia de una oportunidad para luchar.

Las ideas de Lorenz han sido también criticadas porque parece despreciar el profundo efecto de la experiencia en el desarrollo del comportamiento. Scott (1958), Brain (1975) y Brain *et al.* (1978) realizaron numerosos experimentos con roedores que mostraron que el nivel de agresividad puede ser cambiado regulando las experiencias previas. Es relativamente fácil entrenar a un ratón para que siempre ataque a un animal extraño, mientras que otro del mismo grupo puede ser entrenado a permanecer completamente pacífico. Las ratas mantenidas aisladas son más agresivas, mientras que aquellas que han sido manejada y cuidadas por humanos durante la fase juvenil son

menos agresivas de lo normal. En los primates también se observa el efecto de las experiencias previas en la agresividad del animal. Chamove (1980) mostró que juveniles de monos rhesus que habían sufrido experiencias de alta conflictibilidad con sus madres, eran consecuentemente más agresivos en la fase adulta. A la vista de los resultados obtenidos con muchas especies animales, no parece que existan razones para aceptar la expresión de la agresividad en ninguna especie, incluida la humana, como inevitable.

Actualmente, el consenso general parece ser que las ideas de Lorenz sobre agresividad no sólo eran incorrectas, sino seriamente desencaminadas. No existe nada inevitable en el comportamiento agresivo y si ocurre o no, depende más de la experiencia y de factores externos que de la herencia y del estado interno de los animales.

2.1.1.- Diferencias entre agresividad intraespecífica e interespecífica

Es importante, aclarar que son muy diferentes las interacciones agresivas intraespecíficas (luchas sociales o agonísticas) y las luchas interespecíficas (caza y defensa). Las primeras se desarrollan entre individuos de la misma especie que compiten por un recurso determinado como puede ser la pareja, un refugio o el alimento. Las segundas hacen referencia a los ataques que realizan individuos de una especie sobre los de otra, destinados a la caza, o bien a defenderse de los intentos de predación de que son objeto por parte de la otra especie. Sin embargo, no debemos asumir que los sistemas motivacionales están enteramente no relacionados. En determinados animales (gatos) se ha demostrado que los dos tipos de agresión tienen un substrato neural distinto: la estimulación del hipotálamo lateral provoca la reacción de devorar y un estímulo de intensidad mayor provoca el comportamiento de caza. Por el contrario, la estimulación de la parte ventral y media del hipotálamo desencadena la agresión intraespecífica con todos los fenómenos emocionales secundarios (Kaada, 1967).

2.1.2.- Interacciones agonísticas

Se denominan interacciones agonísticas a aquellas que tienen lugar entre individuos de la misma especie y van dirigidas a apartar al oponente del recurso y hacerlo asequible para el atacante. Este tipo de interacciones son las que se han tenido en cuenta para desarrollar el presente trabajo.

La forma más típica de interacción agonística es aquella en que un animal agrede a su oponente (Huntingford & Turner, 1987; Archer, 1988). En especies territoriales o no sociales, el fin de estas agresiones parece lógico que sea conseguir que el oponente se vaya (Wilson, 1992b). Sin embargo, en especies sociales que viven en grupos estables, este no parece un fin muy lógico, ya que si se tiende a echar al compañero, con el tiempo el grupo acabaría desmembrándose (Hogstad, 1987; Senar, 1990), perdiéndose las ventajas que aportaba el vivir en grupo. Por lo que la reacción agonística sería desventajosa y costosa para ambos contendientes y el proceso evolutivo tendería a eliminarla como forma de comunicación. Es decir, el fin de la conducta agonística en estas especies debe ser otro. Si la consideramos como un medio de obtener o retener el recurso, o sea, que permite al atacante utilizar el recurso sin que sea en principio importante si el otro individuo lo utiliza o no (Enquist, 1985; Senar, 1990). Estudios recientes parecen confirmar este punto de vista: ante un despliegue agonístico, las respuestas no agresivas (por ejemplo, sumisión o falta de respuesta) conducen a que ambos contendientes compartan el recurso, y la información transmitida con el despliegue tiene que ver con el grado de tolerancia del agresor a la presencia del oponente y el tipo de conductas que le tolera (Senar, 1990).

Dentro de un grupo, las relaciones existentes entre los individuos pueden ser de diferente tipo (parejas reproductoras, parentales/filiales, de sustitución de posición, etc.) o de diferente intensidad (dominante/subordinados, líderes/seguidores, anónimas, indiferentes). La mayoría de estas últimas se dan después de que todos los individuos han establecido el orden de prioridades en acceder al recurso compartido por el grupo. La prioridad suele establecerse en función de la capacidad física de cada uno y, de forma casi general, después de una serie de interacciones agonísticas donde se exhibe de forma ritual el potencial que se posee o tras el despliegue de sus habilidades de

lucha en un combate. En el hombre, además de estas características físicas, intervienen otras componentes de tipo cultural que dan una mayor complejidad a las sociedades humanas, tales como la edad, el nivel de conocimientos ("información") y, de forma especial, sobre todo en la sociedad actual, el potencial económico.

Entre las relaciones sociales establecidas por medio de interacciones agonísticas quizás sean las de dominancia las más representativas o frecuentes entre individuos que viven en grupos.

i.- Dominancia

La dominancia es otro tipo de relación entre los miembros de un grupo, en que uno o varios animales, dominantes, tienen prioridad de acceso al recurso sobre el resto del grupo, subordinados (Ridley, 1995). Los primeros además se caracterizan porque responden con mucha agresividad si algún otro los agrede, mientras que los segundos usualmente huyen ante el ataque o simple aproximación del dominante o de subordinados de rango superior, y si agreden lo hacen generalmente con amenazas de poca intensidad (Senar *et al.*, 1990; Wilson, 1992a; Castro & Caballero, 1998). Además, existen unos individuos que ganan la mayoría de los enfrentamientos agresivos, mientras que otros pierden en una elevada proporción. Esta asimetría en el número de enfrentamientos ganados se relaciona también con la dominancia. El grado de dominancia de un individuo con respecto a los otros miembros del grupo se denomina rango social, siendo la jerarquía social la forma de ordenación de todos los individuos según su rango.

Los factores que intervienen en la dominancia jerárquica son diversos y su influencia varía con la especie. En vertebrados, especialmente en peces, es muy importante la talla, de modo que el individuo de mayor talla suele ser el dominante. Por otro lado, se ha visto que los machos suelen dominar sobre las hembras, los individuos adultos sobre los jóvenes y los que se han familiarizado con la zona (residentes) respecto a los recién llegados (Balph, 1977; Wilson, 1992b; Castro & Caballero, 1998; Caballero & Castro, 1999). Esto último revela la importancia de la territorialidad en

grupos sociales. Por otra parte, la herencia genética puede tener gran importancia al determinar el status de un individuo. En algunos estudios se ha visto que los hijos de individuos dominantes son dominantes también (Moss *et al.*, 1985; Stewart, 1987).

Se pueden dar diversos tipos de dominancia en función de las especies o del tamaño del grupo. Tinbergen (1957) observó que en gallinas se establece una jerarquía lineal ("ordenación por picotazos"), esto es que hay un individuo dominante, jerárquicamente le sigue otro que ejerce su influencia sobre todos los demás excepto sobre el dominante, el tercero lo mismo excepto sobre los dos anteriores, etc. Pero según Schjelderup-Ebbe (1935), el tipo de relación de dominancia en gallinas es función del tamaño del grupo, si el número de individuos es menor o igual a diez hay jerarquía lineal, si el grupo es mayor la relación es más compleja, formándose "bucles" en que por ejemplo un ave A, domina sobre otra B, que a su vez lo hace sobre C, mientras que esta a su vez domina a A.

ii.- Territorialidad

Un territorio se puede definir como un área delimitada físicamente, que el propietario trata de defender de otros individuos y de donde los intrusos generalmente son obligados a huir (Ridley, 1995). La territorialidad es pues una relación de dominancia que depende de la posición en el espacio de los individuos. Así, el propietario de un territorio es el atacante en sus dominios, mientras que si se traslada al territorio de su vecino, se convierte en intruso y es atacado por el residente. Esto fue observado por Tinbergen (1953) con el pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*). Sin embargo, es falsa la idea de que los animales que poseen un territorio se hallan en estado de lucha continua con sus vecinos. En general los animales luchan al fundar su territorio y después sólo ocasionalmente cuando penetra en él un extraño, pero muy raramente con los vecinos, ya que estos se conocen mutuamente y generalmente respetan el territorio de cada uno (Eibl-Eibesfeldt, 1979).

La propiedad del territorio puede ser compartida por varios individuos, aunque no simultáneamente en el tiempo, como observó Leyhausen (1965) en sus estudios con

gatos, que suelen delimitar territorios que solo les pertenece durante determinadas horas del día. El resto del tiempo el mismo territorio pertenece a otro individuo y los demás copropietarios evitan la confrontación con el dueño temporal durante ese período.

El comportamiento territorial permite que los animales se distribuyan de forma más uniforme. Se ejerce una presión sobre los vecinos y esto favorece finalmente la distribución de la especie. En último término el comportamiento territorial es también un medio para evitar la sobreexplotación de un lugar (Nice, 1941; Tinbergen, 1957; Wynne-Edwards, 1962; Tompa, 1962; Manning & Dawkins, 1992).

En los enfrentamientos entre residentes e intrusos, el propietario del territorio generalmente gana. Una de las razones que se apuntan para tratar de explicar esto es que los propietarios son más fuertes que los intrusos, que son demasiado débiles para llegar a establecer un territorio. Otra razón posible es que el territorio tiene más valor para el propietario que para el intruso, y por ello está preparado para luchar más duramente por él (Krebs, 1982; Krebs & Davies, 1993; Tobias, 1997).

II.- OBJETIVOS DEL PRESENTE TRABAJO

El sargo (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot and Daget, 1974) es una especie de gran interés comercial en la Comunidad Autónoma de Canarias (oscilando entre el 4º y 10º lugar entre las especies más pescadas), y es por esta razón que resulta de gran interés conocer no sólo sus características biológicas, sino también comportamentales para de este modo llegar a optimizar y racionalizar las pesquerías de esta especie.

Concretamente, este trabajo está enfocado al estudio de las pautas de comportamiento de los juveniles de esta especie, concretamente al estudio del comportamiento agonístico, ya que es de gran importancia en el desarrollo y distribución de los individuos. El conocer el efecto que tienen diversas variables medioambientales en las pautas de comportamiento de la especie permitirá mejorar y adecuar las estrategias de gestión destinadas a la explotación sostenible de la misma. Resulta importante conocer como ocurren los procesos de reclutamiento, incorporación y asentamiento de juveniles en los hábitats ocupados por los stocks adultos de especies territoriales o semi-territoriales, ya que ello puede ayudar a explicar una parte importante de las oscilaciones observadas en la biomasa de estas especies.

Por otra parte, la acuicultura se está desarrollando como una actividad económica complementaria a la pesca. En la actualidad, se cultivan algunas especies de la familia Sparidae, como es el caso de la dorada y bocinegro (Dr. M.S. Izquierdo, Univ. de Las Palmas G.C., comm. pers.). El conocimiento del efecto que puedan tener en la agresividad la alteración de diferentes parámetros medioambientales, tales como la luz, densidad de individuos, localización del alimento, etc., son del mayor interés a la hora de optimizar el cultivo de dichas especies.

Por último, el estudio de la agresividad animal tiene gran interés en psicología ya que puede ser la base para entender las raíces de la agresividad humana, eliminando

la patina social y cultural que en algunos casos encubre o logra distorsionar la naturaleza de algunos comportamientos.

III.- LA ESPECIE Y SU HÁBITAT

La elección del *Diplodus sargus cadenati* (de la Paz, Bauchot and Daget, 1974) (Pisces: Sparidae), conocido comúnmente como sargo o sargo blanco, para la realización de un estudio sobre el comportamiento agresivo desarrollado entre juveniles de peces en grupos pequeños o poco numerosos, está basada principalmente en tres razones. Primero, el comportamiento gregario observado en esta especie, cuyos juveniles suelen vivir en aguas muy someras formando grupos constituidos por unas pocas decenas de individuos (10 a 30 peces), la hacen ideal para alcanzar los objetivos de carácter etológico previstos. Segundo, la facilidad de obtención de ejemplares en un determinado, y relativamente amplio, período del año, así como su resistencia al manejo, transporte y mantenimiento en cautividad, la hacen idónea para los ensayos de laboratorio. Y tercero, el interés pesquero de la especie y su potencial uso en acuicultura es otro de los motivos de elección de la misma.

El sargo es un pez de hábitos costeros bento-demersales que presenta un cuerpo oval de color gris claro con reflejos plateados y entre 8 y 9 líneas verticales grises, alternando oscuras y claras. Muestra además, una mancha oscura en el pedúnculo caudal a modo de silla de montar, justo a partir del último radio de la aleta dorsal, y el borde de la aleta caudal es negro (Fig. 1).

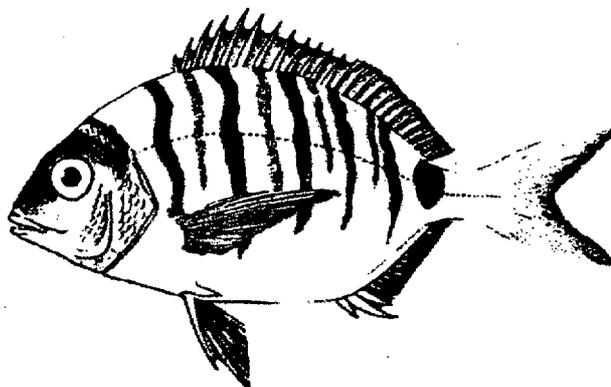


Fig. 1. *Diplodus sargus cadenati* (de la Paz, Bauchot & Daget, 1974)

Esta especie se encuentra distribuida por toda la costa oriental del Océano Atlántico, desde el Golfo de Vizcaya hasta Senegal y en los archipiélagos de Madeira y Canarias. Está ausente en el Archipiélago de Cabo Verde (Bauchot *et al.*, 1981; Queró *et al.*, 1990) (Figura 2). Son muy abundantes en aguas de Canarias. En el Mediterráneo es sustituido por la subespecie *Diplodus sargus sargus*.

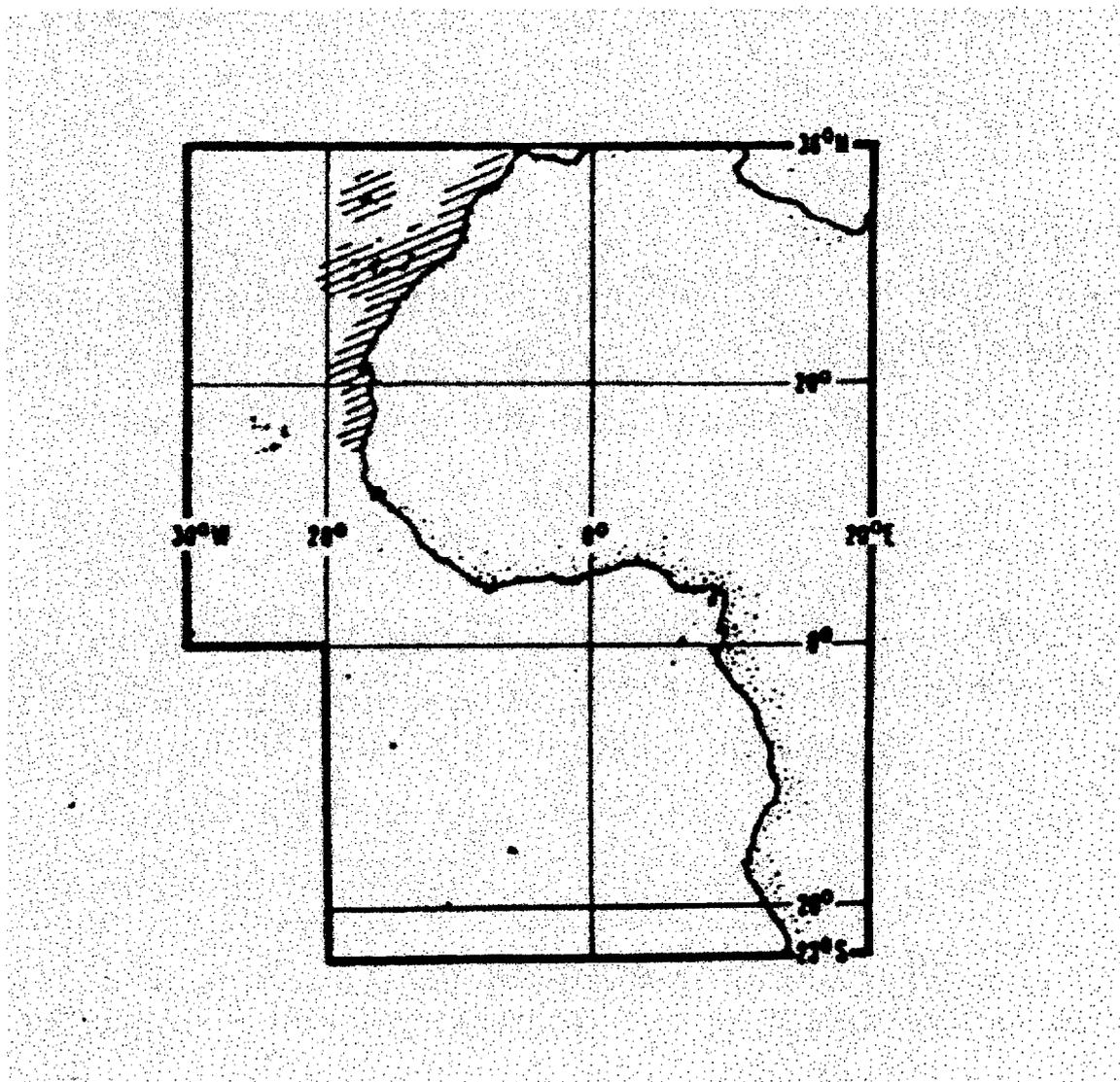


Fig. 2. Mapa de distribución del *Diplodus sargus cadenati* (de la Paz, Bauchot & Daget, 1974)

Ocupa zonas litorales de fondo rocoso o arenoso cercano a zonas rocosas. También es frecuente observarlos sobre praderas de algas o refugiados en grietas (González *et al.*, 1994) y pueden habitar hasta profundidades próximas a los 150 m, aunque es especialmente abundante cerca de las zonas de rompiente (Bauchot *et al.*, 1981; Queró *et al.*, 1990). Los juveniles viven en grupos pequeños en aguas someras durante la primavera, especialmente relacionados con los cebadales de *Cymodocea nodosa*, dirigiéndose a zonas más profundas a finales de agosto. Presentan comportamiento gregario, siendo frecuente observar agrupaciones numerosas. Es habitual que desde jóvenes busquen refugio en grietas y cuevas si se ven acosados, siendo este comportamiento más acusado en adultos que se concentran con frecuencia en espacios muy reducidos. En cuanto a la dieta, los juveniles son omnívoros, alimentándose de algas e invertebrados (González *et al.*, 1994), mientras que los adultos son carnívoros. Son hermafroditas proterándricos y alcanzan la madurez sexual a los 2 años (Bauchot & Pras, 1997). En Canarias pueden alcanzar una talla máxima de 45 cm (González *et al.*, 1994), aunque la talla más común es de 25 cm.

IV- MATERIAL Y MÉTODO GENERAL

i.- Diseño experimental

Los peces utilizados en los diferentes experimentos que se describen a lo largo de los diferentes capítulos que componen esta tesis doctoral fueron siempre juveniles de *Diplodus sargus cadenati*, capturados en charcos en la costa de San Felipe, norte de la Isla de Gran Canaria (28°10' N, 15°40' W), aunque en distintas fechas entre 1994 y 1998.

Los peces fueron transportados al laboratorio y mantenidos en acuarios de aclimatación con agua de mar recirculante entre 20 y 24 °C. Diariamente se controló la concentración de O₂ disuelto, el pH y la salinidad del agua de los acuarios. Salvo que fuese necesario, los peces eran mantenidos en condiciones de fotoperíodo natural.

Las paredes de los tanques de aclimatación fueron forradas con plástico opaco de color negro. Los acuarios fueron aislados parcialmente en una parte del laboratorio, instalados sobre guías de corchos y reducida la actividad en torno a los mismos a la mínima imprescindible. La duración de la aclimatación oscilaba entre 5 y 7 días, tiempo a partir del cual mostraban pautas de comportamiento normales (ausencia de comportamiento de huida o susto por la actividad realizada en el laboratorio, luminosidad o ruidos) y aceptación del alimento ofrecido. Durante este periodo fueron descartados todos aquellos peces que mostraban comportamientos anómalos (dificultad en la natación, aletas dañadas, etc.) o no estaban sanos (presencia de parásitos, mostraban algún tipo de herida como consecuencia de la captura y transporte, etc.).

Posteriormente, y dependiendo de la naturaleza del experimento a realizar, algunos de los peces eran separados y mantenidos en acuarios de 90 litros (acuarios de experimentación). Cada acuario de experimentación disponía de tres caras opacas y un frontal de cristal a través del que se realizaban las observaciones (Fig. 3).

Los peces eran generalmente medidos y pesados al principio de los experimentos (LT_0 ; P_0), y en algunos casos también al final de los mismos (LT_f y P_f), utilizando para ello un ictiómetro pequeño adosado a una placa con agua, que permitía medir al pez sobre su flanco sin que este dejase de respirar, y una balanza Sartorius Basic. La talla era registrada al milímetro más próximo mientras que el peso se obtenía con una precisión de 0.01 g (las diferencias en talla entre los peces capturados dentro de un mismo grupo, y por tanto los utilizados en cada experimento, fue siempre inferior a 1 cm.).

Los peces eran alimentados tres veces al día con comida granulada con diámetro adecuado y de rápido hundimiento. Ésta, cuando el experimento lo requería, era depositada siempre en la misma posición a través de un tubo de plástico dispuesto para tal fin, de modo que caía en una placa de Petri de cristal que se encontraba bajo dicho tubo y que actuaba a modo de comedero. Dicho comedero, cuando era único, se situaba en el centro de la cara frontal del acuario (Fig. 3), o cuando eran varios en extremos opuestos, también próximos a la cara frontal para permitir una mejor observación.

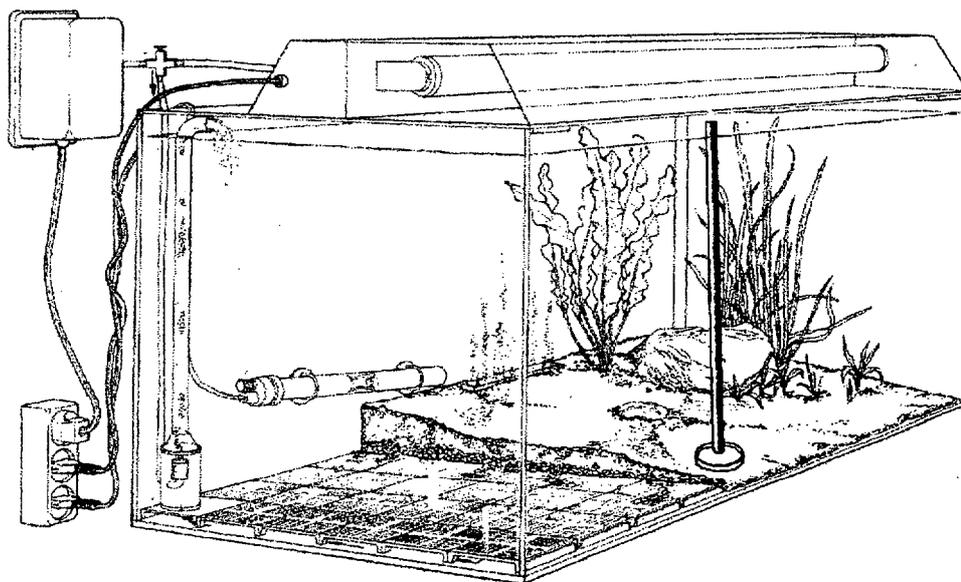


Fig. 3. Esquema de tanque de experimentación (obsérvese en la parte frontal el tubo utilizado para depositar el alimento en el comedero).

Cuando se requería el reconocimiento individual de cada uno de los peces que intervenían en un determinado experimento, éstos eran identificados y denominados inicialmente siguiendo criterios de talla (de mayor a menor) con un número y una letra (esta última indicaba el acuario de ubicación), independientemente de su posterior rango jerárquico. El reconocimiento de cada individuo se realizaba en función de su talla y de las marcas corporales naturales (p.ej. la forma y tamaño de la mancha oscura sobre el pedúnculo caudal).

Al final de todos los experimentos la totalidad de los peces eran liberados en el mar.

Los datos obtenidos en cada uno de los experimentos realizados fueron sometidos a un análisis estadístico, utilizando para ello el paquete estadístico CSS-Statistica (StastSoft, Inc.).

ii.- Comportamiento agresivo cualitativo

Las persecuciones fueron las expresiones más frecuentes de agresividad exhibidas por los juveniles de sargo. Los ataques fueron iniciados con un rápido incremento de la velocidad de natación por parte del agresor en dirección hacia el oponente. Generalmente, los ataques fueron dirigidos hacia peces de menor o similar rango, y raramente hacia peces de mayor rango jerárquico.

Los despliegues laterales fueron generalmente realizados por peces de talla similar. Durante los despliegues laterales, ambos peces nadaron en círculos con las aletas dorsales extendidas y, a medida que los peces nadaban uno alrededor del otro de esta manera, hacían temblar sus cuerpos. Normalmente, el despliegue terminaba cuando uno de los contendientes se retiraba, generalmente perseguido por el otro, o como resultado de la interferencia de un tercer pez (normalmente el dominante del grupo) el cual ponía fin al enfrentamiento lanzando un ataque sobre uno de los oponentes originales.

Aparentemente, la posición espacial del cuerpo del pez es importante y debe ser incluido en el patrón de ataque. Algunas veces, durante un ataque, el pez oponente respondía nadando a lo largo del plano transversal, con la aleta dorsal plegada. Esta postura corporal se observó siempre que un pez estaba repeliendo los ataques de otro (postura de sumisión).

V.- ESTRUCTURA DE DOMINANCIA EN GRUPOS PEQUEÑOS

1.- Introducción

La organización social en grupos de peces ha sido pobremente estudiada y en la mayoría de los experimentos solo se han analizado los factores que motivan la dominancia entre parejas de peces (Beaugrand & Zayan, 1985; Petrauskene *et al.*, 1997). No obstante, resultan incompletos ya que, como apunta Nelissen (1985) y hemos podido comprobar en nuestros experimentos, una relación estable de dominancia entre dos peces aislados puede ser cambiada cuando estos animales son introducidos en un grupo.

Las estructuras jerárquicas que podemos encontrar en animales son muy diversas, van desde la lineal, donde el animal α domina a todos los miembros del grupo, el β domina a todos excepto al α , y así de forma sucesiva hasta el animal ω , el cual está subordinado a todos los otros miembros del grupo; al despotismo, donde un individuo domina al resto de miembros del grupo, de modo que todos los subordinados tienen el mismo rango; pasando por los casos intermedios como la estructura circular, donde α domina sobre β , β sobre γ y γ sobre α . Andries & Nelissen, (1990) encontraron que en muchos grupos pequeños de animales (normalmente formados por un reducido número de individuos) las jerarquías que se establecen son lineales.

Los procesos de reconocimiento individual y aprendizaje juegan un papel importante en el establecimiento de las jerarquías lineales en grupos pequeños de peces, debido a que el pez dominante es capaz de diferenciar y clasificar a sus subordinados en categorías diferentes en base a los encuentros previos que ha tenido con ellos (Drickamer *et al.*, 1996). Ante la defensa del recurso, los congéneres tienen diferentes estrategias de lucha y la energía invertida por el dominante para mantener a todos los competidores alejados del recurso no será igualmente distribuida entre todos ellos, variando por tanto con cada competidor, la proporción de interacciones agonísticas y la duración de los combates.

Dentro del grupo, el pez dominante establece las prioridades para decidir frente a cual de sus congéneres defender primero el alimento y con mayor intensidad. Se plantea la hipótesis de que el animal dominante invertirá más energía (medida en proporción a las interacciones agonísticas que realiza) en defender sus recursos del congénere que podría poseer una mayor habilidad para competir por el mismo, atacándole con mayor frecuencia e intensidad (Maynard-Smith, 1982; Senar, 1990). Tanto las diferencias en las habilidades para explotar el recurso, la talla (Enquist *et al.*, 1987), la fiereza (Huntingford *et al.*, 1990) y/o la tasa metabólica estándar (Metcalf *et al.*, 1995), pueden servir como indicadores para cada uno de los peces a la hora de realizar agresiones diferenciales a sus congéneres, originándose así el establecimiento de la jerarquía (Drickamer *et al.*, 1996).

Los propósitos del presente capítulo son comprobar la hipótesis de que la mayor proporción de interacciones agonísticas son dirigidas al congénere con mayores habilidades competitivas (pero de menor rango jerárquico), y medir las consecuencias que esto tiene en las tasas de crecimiento de cada componente del grupo.

2.- Material y método

En julio de 1995 se capturaron veinticuatro juveniles de *Diplodus sargus cadenati* que fueron mantenidos en acuarios de aclimatación durante un período de cinco días. Posteriormente, fueron separados en grupos de 4 peces en seis acuarios de 90 litros (los acuarios fueron denominados con letras desde la A hasta la F).

La longitud total media de los peces al principio del experimento fue $LT_0=3.37$ cm (SD= 0.74) y el peso total medio inicial fue $P_0=0.60$ g (SD=0.38), mientras que la talla y el peso medio al final del mismo fue de $LT_f=3.96$ cm (SD=0.70) y $P_f=1.05$ g (SD=0.53), respectivamente.

Antes de comenzar con los experimentos, los peces fueron mantenidos en los acuarios de experimentación durante un período de entre cinco días o una semana, con el fin de que se habituaran a las nuevas condiciones y permitir que se estableciera una

relación dominante-subordinado entre los cuatro juveniles. Tras este período se dio comienzo al experimento, mediante el seguimiento del número de interacciones agonísticas (mordidas, persecuciones y enfrentamiento laterales) que realizaba cada pez, señalando también a que congénere iban dirigidos, durante tres intervalos de 20 minutos cada día.

Se efectuó el análisis estadístico de los datos con el objeto de encontrar diferencias en el número de interacciones agresivas entre los peces. Debido a que los datos no presentaban una distribución normal, se hizo uso de métodos estadísticos no paramétricos (Siegel, 1986). Con el propósito de determinar agresiones diferenciales (agresiones no aleatorias), analizamos 24 ficheros de datos, uno por cada pez, que contenían el número de actos agresivos observados y los esperados si consideráramos que las agresiones se realizaban de forma aleatoria, realizados durante todo el experimento por cada pez hacia cada uno de sus tres congéneres correspondientes, utilizando el test no paramétrico de la Chi-cuadrado Observado vs. Esperado (Siegel, 1986).

3.- Resultados

Se comprobó que no existían diferencias en la composición en tallas o pesos de los peces distribuidos entre los seis acuarios (Kruskal-Wallis ANOVA, $P=0.80$ y $P=0.83$, al principio y final del experimento respectivamente).

El pez α en cada acuario fue identificado como el individuo que iniciaba y posteriormente (después de ganar) desplazaba a los otros peces en la mayoría de las interacciones agresivas (p.ej. enfrentamientos laterales, persecuciones, etc.). Los peces α trataban de defender los comederos de donde los congéneres eran generalmente expulsados. Los peces subordinados (β , γ y ω) fueron definidos como aquellos que normalmente eran atacados y desplazados por los dominante (peces α) y/u otros subordinados de rango superior.

Los peces α , en todos los acuarios, fueron los de mayor talla. Los peces α dirigían generalmente el mayor número de actos agresivos hacia los peces β (Friedman ANOVA, $P < 0.001$) los cuales eran normalmente los segundos mayores en talla en cada acuario (Tabla 1). Los ataques dirigidos por los peces α hacia los peces β no parecían estar realizados por casualidad (Chi-cuadrado observado vs. esperado, $P < 0.001$). Del mismo modo, los ataques llevados a cabo por los peces β estaban principalmente dirigidos hacia los peces γ , los que les seguían en talla (Friedman ANOVA, $P < 0.001$) (Tabla 2). Los ataques realizados por los peces γ estaban dirigidos principalmente hacia sus congéneres más pequeños (peces ω) (Friedman ANOVA, $P < 0.001$) (Tabla 3). Por otro lado, estos peces ω fueron los peces menos agresivos en todos los acuarios, sin embargo sus pocos actos agresivos eran principalmente dirigidos hacia los peces γ que eran los más cercanos en talla (Friedman ANOVA, $P < 0.001$) (Tabla 4).

En el acuario E, el segundo pez en talla estuvo enfermo durante parte del experimento debido a una infección cutánea producida por el hongo *Oodinium* sp. (Schubert, 1987), y durante este periodo los ataques del pez α hacia este otro pez fueron menos frecuentes, siendo prácticamente nulos los ataques que realizaba a su vez dicho pez. Los ataques del pez α en este periodo estaban principalmente dirigidos al siguiente individuo más próximo en talla, al pez γ (Friedman ANOVA, $P < 0.014$). Después de tratar el acuario con sulfato de cobre el pez enfermo recuperó su vitalidad y status social y consecuentemente recibió un mayor número de agresiones del pez α . A partir de este momento (la última semana de experimentación), no existieron diferencias significativas entre el número de ataques recibidos por ambos subordinados (β y γ) por parte del pez α (Friedman ANOVA, $P < 0.09$).

El incremento en peso experimentado por cada pez al final del experimento mostró una correlación significativa con el número de interacciones agresivas iniciadas por ellos ($F = 12.367$; $P < 0.002$; $R = 0.5999$), indicando, con algunas excepciones, que los peces más agresivos crecieron más rápidamente (Fig. 4).

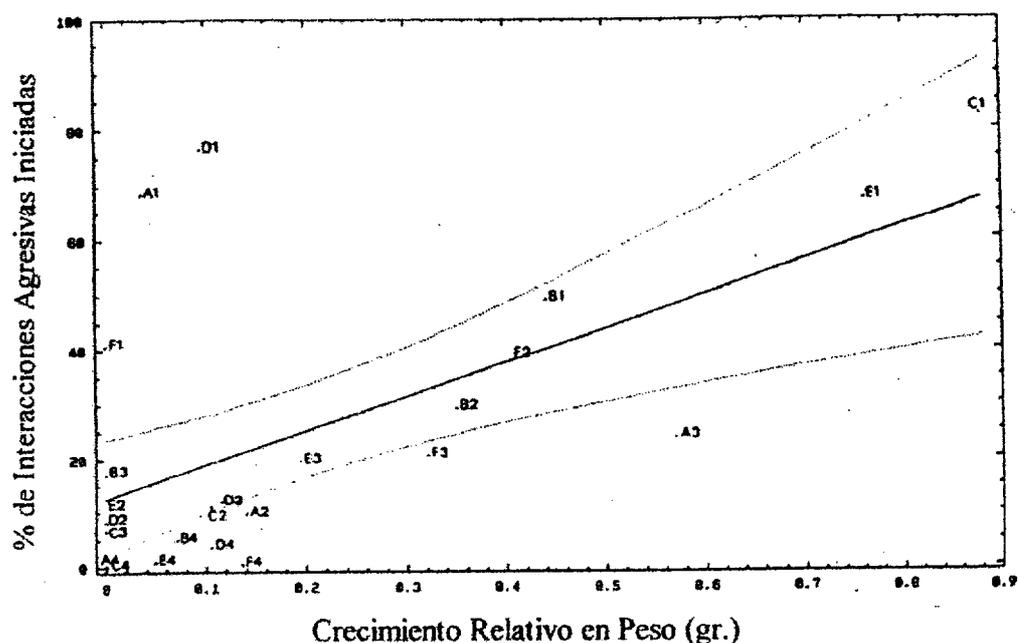


Figura 4. Proporción de aumento en peso de los individuos con relación al porcentaje de interacciones agresivas iniciadas en cada acuario. Cada pez está representado por una letra mayúscula (A-F) indicando el acuario, y un número indicando el rango jerárquico (1= pez α , 2= pez β , 3= pez γ , 4= pez ω).

Tabla 1. Porcentaje de interacciones agresivas iniciadas por los peces α hacia los otros peces de cada acuario.

Acuario	CONGÉNERES			N
	β	γ	ω	
A	49.82	39.12	11.06	823
B	43.79	31.99	24.22	822
C	57.88	25.12	17.00	1047
D	64.22	20.51	15.27	1146
E	35.51	48.21	16.28	1118
F	84.30	10.21	5.49	911

Tabla 2. Porcentaje de interacciones agresivas iniciadas por los peces β hacia los demás peces de cada acuario.

CONGÉNERES				
Acuario	α	γ	ω	N
A	19.33	66.39	14.28	119
B	1.84	79.75	34.97	489
C	5.61	80.14	14.18	141
D	4.06	50.40	45.53	123
E	0.97	57.28	41.75	206
F	3.49	73.72	22.79	860

Tabla 3. Porcentaje de interacciones agresivas iniciadas por los peces γ hacia los demás peces de cada acuario.

CONGÉNERES				
Acuario	α	β	ω	N
A	2.38	17.69	79.93	294
B	0.70	4.53	94.77	287
C	0.00	1.22	98.78	82
D	5.68	22.16	72.26	176
E	0.31	2.46	97.23	325
F	0.65	0.44	98.91	458

Tabla 4. Porcentaje de interacciones agresivas iniciadas por los peces ω hacia los demás peces de cada acuario.

CONGÉNERES				
Acuario	α	β	γ	N
A	0.00	0.00	100.00	4
B	1.23	12.34	86.42	81
C	0.00	0.00	100.00	2
D	0.00	7.69	92.30	52
E	0.00	35.71	64.25	14
F	25.00	8.30	66.66	12

Tabla 5. Porcentaje de interacciones agresivas iniciadas por cada pez en cada acuario durante el experimento.

ACUARIOS						
PECES	A	B	C	D	E	F
α	68.37	48.96	82.31	76.55	67.27	40.65
β	9.60	29.12	11.08	8.22	12.39	38.37
γ	23.71	17.09	6.45	11.76	19.54	20.44
ω	0.32	4.82	0.16	3.47	0.84	0.53
N	1240	1679	1272	1497	1663	2241

4.- Discusión

Generalmente, en un grupo de animales organizados según una estructura jerárquica no todos los oponentes son iguales ni tienen el mismo status sumisivo (Tinbergen, 1953; Nelissen, 1985; Andries & Nelissen, 1990; Senar *et al.*, 1990; Wilson, 1992b; Carranza, 1994; Ridley, 1995). Esto hace que el individuo dominante sea más agresivo con el subordinado más próximo en la línea jerárquica, en orden a reforzar su supremacía. Esto mismo fue observado por Nelissen (1985) en su trabajo con el ciclido *Melanochromis auratus*.

Partiendo de nuestros resultados podemos deducir que el sargo dominante realiza ataques de forma selectiva sobre el pez cuyo nivel de subordinación es inmediatamente inferior al suyo. Los ataques son dirigidos con una mayor frecuencia contra el individuo siguiente en el orden jerárquico, estableciéndose una jerarquía de "peck-dominancia" (dominancia de picotazos; Schjelderup-Ebbe, 1935). En las jerarquías de peck-dominancia, la mayoría de los actos agonísticos van desde el dominante hacia el subordinado (Tinbergen, 1953; Drickamer *et al.*, 1996). Sin embargo, es posible pensar que los resultados observados de agresiones diferenciales pueden reflejar variaciones en la disponibilidad de los oponentes para desafiar a otros. Es decir, se esperaría que siempre el subordinado más "atrevido" desafiase más al pez dominante que el resto de los otros subordinados. Así, esta tendencia presentaría un desenlace automático según la variación en la disponibilidad de afrontar riesgos. También podemos pensar que una vez que el pez dominante cede el recurso (debido a que está saciado) al segundo pez en la línea jerárquica, el proceso entero comenzará nuevamente con el más "valiente" de los restantes subordinados, atacando más al tercer pez en la línea jerárquica que a los otros (y así sucesivamente). Esta última explicación no es satisfactoria, debido a que el sargo dominante normalmente atacó al segundo pez en la línea jerárquica incluso cuando éste estaba quieto y relativamente distante (al otro extremo del acuario), e incluso sin recurso que defender (p.ej. antes de la alimentación ó 1 ó 2 horas después de que el alimento haya sido totalmente consumido). No obstante, durante la alimentación fueron realizadas la mayor proporción de interacciones agresivas medidas durante el experimento (51.7%; SD= 8.01). El segundo pez en la línea jerárquica mostró un patrón similar de ataques hacia el tercer

en rango, incluso cuando no tenía posibilidad de acceder al alimento. El sargo dominante también interactuó agresivamente con individuos de rango jerárquico mucho menor y algunas veces las agresiones fueron realizadas por individuos de rango inferior hacia otros de rango superior, aunque estos casos eran poco frecuentes.

Aunque el comportamiento agonístico en grupos puede contener agresiones procedentes de cualquier individuo y en cualquier dirección (sin embargo, son menos frecuentes desde los rangos inferiores hacia los superiores), la jerarquía lineal presenta una alta predictibilidad a cerca del resultado de las interacciones futuras (Rowell, 1974). Esta jerarquía de dominancia permite el ahorro de energía a todos los miembros del grupo en combates con una alta probabilidad de ser perdidos (Andries & Nelissen, 1990; McFarland, 1993). De modo que el individuo dominante puede ahorrar energía en luchas intermedias sometiendo al subordinado de mayor rango, e indirectamente de esta forma dominar a todos los otros miembros del grupo. De la misma forma, los ataques ascendentes, aunque furtivos, si tienen éxito son una posibilidad de ascender en status (Senar *et al.*, 1990; Wilson, 1992a).

Sin embargo, ser el pez dominante tiene costes y beneficios (Hannes *et al.*, 1984; Metcalfe *et al.*, 1989; Gotceitas & Godin, 1992; Jakobsson *et al.*, 1995; Ryer & Olla, 1995). De acuerdo con las observaciones de Grant (1990), Metcalfe & Thorpe (1992) y Metcalfe *et al.* (1992) en salmónidos, los peces más agresivos crecen más rápidamente (y esto es lo que se podría decir de los individuos C1, E1 y B1 en la Fig. 4). Sin embargo, en algunos ambientes (p.ej. altos niveles de interacciones agonísticas y competición por el alimento (Ryer & Olla, 1995)), la energía gastada para mantener alejados a los oponentes puede ser más alta que el beneficio adquirido de tener prioridad de acceso al alimento (ver los individuos A1, D1, C1 en la Fig. 4). Normalmente los individuos más grandes inician los encuentros agresivos (excepto cuando el más pequeño es el propietario del territorio y el individuo mayor es el intruso) y comúnmente ganan tras peleas de corta duración, pero tal como apuntan Miklósi *et al.* (1995) cuando existe una similaridad de talla, aumenta la duración de los combates (aumentando el coste energético).

Los peces moderadamente agresivos pueden tener ventaja bajo ciertas circunstancias (ver individuos A3 y F3 en la Fig. 4 y Tabla 5). La lucha continuada entre oponentes de habilidades similares (p.ej. dominante y subordinado de mayor rango) en orden a reforzar la jerarquía, puede favorecer a aquellos individuos de menor capacidad de lucha pero con una estrategia efectiva para evitar los ataques o no ser atacado por los peces de mayor rango. Así, el ambiente social determinará que estrategias serán más efectivas y beneficiosas.

VI.- INFLUENCIA DE LA DISTRIBUCIÓN DEL ALIMENTO

1.- Introducción

La teoría actual sugiere que la distribución espacial y temporal de los recursos juegan un papel importante influenciando la forma en que interaccionan los individuos dentro de un grupo social (Davies & Houston, 1984; Grant, 1993; Grand & Grant, 1994). Se predice que el potencial para la monopolización y defensa de los recursos aumenta a medida que los recursos están más agrupados en el espacio, dispersos en el tiempo o cuando la predictibilidad espacial aumenta (Monaghan & Metcalfe, 1985; Grant & Kramer, 1992; Grant, 1993).

En muchas especies la agresión está íntimamente asociada con la competición por lugares de alimentación defendibles (Huntingford & Turner, 1987), pero es menos frecuente o menos intenso en las mismas especies cuando el alimento es indefendible (Ryer & Olla, 1991; Grant & Kramer, 1992). Sin embargo, dado que la distribución del alimento afecta a la agresión durante la alimentación, no queda tan claro la forma en que la distribución del alimento influye en la agresividad cuando el alimento no está presente, debido a que no está disponible o porque ya ha sido totalmente consumido. No sabemos que sucede cuando la localización del alimento es espacialmente variable y varios individuos han tenido la oportunidad de iniciar la monopolización de un área defendible.

Este capítulo tiene como propósito el comprobar la hipótesis de que cuando el alimento está espacialmente localizado, los grupos de peces son más agresivos que cuando la localización del mismo es espacialmente variable o dispersa. También se pretende comprobar si esta premisa puede ser extendida a los momentos en que el alimento no está presente (antes y después de comer) y teniendo en cuenta todos los rangos jerárquicos. Es decir, se estudiarán los ataques realizados por cada pez y a quién van dirigidos. La respuesta a estas preguntas podría ser la aplicación de la teoría de la

defensa del recurso a los métodos de alimentación de peces en la industria de la acuicultura.

2.- Material y método

Setenta y cinco juveniles de *Diplodus sargus cadenati* fueron capturados en junio de 1995. Los peces fueron mantenidos en acuarios de aclimatación durante un periodo de cinco días. Posteriormente, se distribuyeron de forma aleatoria en grupos de 5 individuos en acuarios de 180 litros, siendo medidos individualmente al principio del experimento ($LT_0=4.02$ cm; $SD=0.37$), y fueron liberados después de seis días de experimentación.

A seis grupos de peces se les suministró alimento espacialmente fijo (toda la comida era siempre introducida de una vez y en un comedero de ubicación fija dentro del acuario). A otros seis grupos se les proporcionó alimento espacialmente variable, en comederos situados en lados opuestos de los acuarios, de manera que un día el alimento era introducido en uno de los lugares, al día siguiente en el otro y el tercer día en ambos lugares simultáneamente (se depositaba solo la mitad de la comida en cada uno) y así sucesivamente, alternando la localización de la comida. A otros tres grupos de peces se les suministró el alimento de forma dispersa, distribuyendo el mismo aleatoriamente sobre la superficie del acuario.

Se permitió el establecimiento de una relación dominante-subordinado entre los cinco peces y se controló el número de interacciones agonísticas (mordidas, persecuciones y despliegues laterales) entre los peces durante tres periodos de 15 minutos cada día (antes, durante y después de comer). Todas las interacciones agresivas fueron igualmente valoradas.

El análisis estadístico de los datos fue realizado en dos pasos: el primero fue orientado a encontrar diferencias en la agresividad entre grupos con diferente tipo de distribución del alimento, y el segundo entre los individuos de un mismo grupo en

orden a comprobar la conveniencia de nuestra hipótesis (e indirectamente la teoría actual) para grupos o individuos.

3.- Resultados

El pez dominante y los subordinados en cada acuario fueron identificados de igual forma a como se explicó en el capítulo IV referente al material y método general. Los peces dominantes fueron siempre más grandes que los subordinados (Mann-Whitney U test; $U=85.39$, $P<0.005$).

Dieciséis individuos fueron clasificados como peces dominantes y 59 como subordinados. Normalmente hubo un único pez dominante en cada acuario, pero en uno de los grupos donde el alimento se suministraba alternativamente entre dos lugares, estuvieron presentes dos dominantes, cada uno de ellos dominado una parte del acuario.

3.1. Influencia de la distribución del alimento en el comportamiento agresivo

La agresividad fue significativamente más alta en aquellos grupos en los que el alimento era espacialmente variable en comparación con aquellos otros en los que el alimento era espacialmente fijo (Mann-Whitney U test; $U=57211.0$; $P<0.004$), y frente a los grupos en que el alimento se distribuía de forma dispersa (Mann-Whitney U test; $U=1993.0$, $P<0.01$). El número de interacciones agresivas aumentó significativamente desde el principio (día primero) hasta el final del experimento (sexto día) (Kruskal-Wallis ANOVA; $P<0.0001$)(Correlación de Spearman (agresividad= $16,82867+2,023144*\text{días}$), $r=0,3633056$, $R\text{ spearman}=0,360375$, $t(N-2)=3,5408$, $P=0,00065$) con independencia de como fuese suministrado el alimento en el acuario.

Aunque las interacciones agonísticas eran más frecuentes en aquellos grupos en los que la localización del alimento fue espacialmente variable, si estudiamos por separado los distintos periodos (antes, durante la introducción del alimento y después

de haberlo consumido totalmente), podemos observar que antes de suministrar el alimento existen diferencias significativas entre los tres tipos de modalidades de alimentación (Kruskal-Wallis ANOVA, $H(2, N=86)=8.315003, P<0.01$), siendo mayor el número de ataques cuando el alimento se presentaba disperso y menor en los casos de localizado. Del mismo modo, las diferencias son significativas tanto durante el periodo en que el alimento está presente (Kruskal-Wallis ANOVA, $H(2, N=86)=11.58492, P<0.003$), mostrando un menor número de ataques los grupos con alimento disperso que el resto, al igual que después de que el alimento fue totalmente consumido (Kruskal-Wallis ANOVA, $H(2, N=86)=8.707923, P<0.01$), en los que el mayor número de ataques se registró en los grupos con alimento variable.

Por otra parte, si comparamos las modalidades dos a dos, no se encontraron diferencias significativas en el nivel de agresividad entre los grupos de alimento localizado y variable, antes (Mann-Whitney U test; $U=560.5, P=0.424$) y durante los periodos de alimentación (Mann-Whitney U test; $U=623.5, P=0.94$). Sin embargo, una hora después de que el alimento había sido totalmente consumido, el número de interacciones agonísticas fue significativamente más alto en aquellos grupos donde los peces habían sido alimentados variando la localización espacial del alimento, frente a los que habían sido alimentados en un lugar fijo (Mann-Whitney U test; $U=402.0, P<0.01$).

Antes de introducir el alimento el nivel de agresividad mostrado fue significativamente mayor en los grupos en los que el alimento era distribuido de forma dispersa que en los que fue distribuido de forma localizada (Mann-Whitney U test; $U=115.0, P<0.001$). Sin embargo, durante el periodo en el que el alimento estaba presente la relación anterior se invirtió, siendo significativamente mayor la agresividad en los grupos con alimento localizado (Mann-Whitney U test; $U=116.0, P<0.001$), no apreciándose diferencias significativas entre ambos después de que el alimento fuese totalmente consumido (Mann-Whitney U test; $U=205.5, P=0.227$).

Antes de introducir el alimento, no se obtuvieron diferencias significativas en la agresividad mostrada por los grupos con alimento alterno y disperso (Mann-Whitney U test; $U=178.0, P<0.057$), si bien, tanto durante la presencia del alimento (Mann-

Whitney U test; $U=117.5$, $P<0.001$) como después de que éste fuese totalmente consumido (Mann-Whitney U test; $U=171.0$, $P=0.046$), el nivel de agresividad de los grupos con alimento alterno fue significativamente mayor que los que fueron alimentados con el mismo disperso.

Por otra parte, se observó que, independientemente de la modalidad de distribución del alimento, los distintos grupos eran más agresivos después de que el alimento fuera totalmente consumido que antes de introducirlo (Contraste de muestras apareadas de Wilcoxon; $P<0.0001$) y que durante la alimentación (Contraste de muestras apareadas de Wilcoxon; $P<0.0001$).

3.2. Agresividad según el rango jerárquico de los peces

Los peces dominantes fueron significativamente más agresivos en los grupos donde la localización del alimento fue espacialmente fija que en los grupos donde la localización del alimento fue espacialmente variable (Mann-Whitney U test; $U=54411.0$, $P<0.001$). Los peces subordinados mostraron menor nivel de agresividad en aquellos grupos donde la localización del alimento era fija frente a aquellos en que era distribuida alternativamente entre dos lugares (Mann-Whitney U test; $U=45492.0$, $P<0.0002$) (Tabla 6). El número de actos agresivos iniciados por el pez dominante o por los subordinados aumentó significativamente día a día (Kruskal-Wallis ANOVA; $P<0.0001$) independientemente de la forma de distribución del alimento (Tabla 7). Además, los peces dominantes fueron significativamente más agresivos inmediatamente después de que el alimento fue totalmente consumido que durante el período previo a la introducción del mismo (Friedman ANOVA; $\chi^2=9.22$, $P<0.002$ cuando la localización del alimento fue fija y, $\chi^2=17.31$, $P<0.0001$, cuando fue variable). Cuando el alimento fue distribuido de forma dispersa no se identificaron peces dominantes claros. En la tabla 6 se muestra que los peces dominantes fueron más agresivos cuando el alimento estaba presente en todos los casos (Friedman ANOVA; $P<0.0001$).



Tabla 6. Número medio de interacciones agresivas por minuto iniciadas por el pez dominante y sus subordinados en relación con el patrón de distribución del alimento.

Periodo	Localización Fija				Localización Variable				Localización Dispersa	
	Pez α		Subordinado		Pez α		Subordinado		Todos los peces	
	X	SD	X	SD	X	SD	X	SD	X	SD
Antes	1.54	1.18	1.38	1.26	1.43	1.49	1.83	1.63	4.90	2.86
Durante	5.23	3.12	1.66	1.32	3.54	2.78	2.70	2.40	4.09	1.86
Después	2.41	1.44	1.70	1.31	2.46	1.77	2.66	1.81	4.08	3.02
Total	3.26	2.74	1.44	1.31	2.57	2.33	2.43	2.05	4.76	2.7

Tabla 7. Valores de la correlación de Spearman para los peces dominantes y los subordinados durante el periodo de experimentación.

[agresividad = a + b(días)]

Dominante					
	a	b	R _{Spearman}	r	P
Localizado	10.49	1.20	0.50	0.49	0.002
Alterno	8.81	1.17	0.33	0.29	0.04
Disperso					

* Notese que cuando el alimento es disperso no se detectan dominantes.

Subordinado					
	a	b	R _{Spearman}	r	P
Localizado	4.75	0.63	0.28	0.33	0.10
Alterno	7.55	1.48	0.37	0.38	0.03
Disperso	5.59	1.64	0.27	0.27	0.3

4.- Discusión

La monopolización y defensa de los recursos tróficos tiene consecuencias en el ambiente social de los grupos de juveniles de sargo, generando el establecimiento de jerarquías (Castro & Caballero, 1998) como consecuencia de las interacciones agonísticas y las asimetrías en las habilidades de lucha (Maynard-Smith & Parker, 1976). Esto tiene efectos significativos sobre aspectos biológicos (p.ej. genera tasa de crecimiento diferencial entre los individuos; Lutnesky & Szypper, 1991; Blanckenhorn, 1992; Ruzzante & Doyle, 1993; Jobling, 1995), que al mismo tiempo influyen sobre el ambiente social acentuando las asimetrías (Huntingford & Turner, 1987). La literatura sobre comportamiento agresivo de peces sugiere que la distribución del recurso ejerce una fuerte influencia en la decisión del pez a la hora de defender o no el recurso (Magnuson, 1962; Gotceitas & Godin, 1992; Grant, 1993; Ryer & Olla, 1995; Castro & Santiago, 1998), lo que es generalmente coherente con las predicciones de la teoría de defendibilidad económica (Brown, 1964; Davies & Houston, 1984; Wyman & Hotaling, 1988). Sin embargo, hay comparativamente menos información sobre cómo la distribución del alimento influye en la defensa del recurso y la agresividad cuando el alimento no está presente, antes de ser introducido y después de haber sido totalmente consumido.

Cuando analizamos la agresividad desarrollada por el pez dominante, nuestros resultados son coherentes con la teoría actual que sugiere que el comportamiento agonístico aumenta a medida que el recurso está más agrupado en el espacio (Monaghan & Metcalfe, 1985; Castro & Santiago, 1998), probablemente debido a que el individuo puede ocupar un área progresivamente menor que es más fácil de defender (Grant, 1993). El propietario del recurso se vuelve más agresivo cuando el alimento es más fácilmente defendible y monopolizable (Monaghan & Metcalfe, 1985; Grant, 1993), pero ¿se reflejará esto también en la agresividad total del grupo?. Lutnesky & Szypper (1991) y Ryer & Olla (1995) observaron que el comportamiento agonístico aumenta cuando el recurso está espacialmente agrupado, sin embargo, los resultados del presente trabajo indican, en concordancia con lo encontrado por Castro & Santiago (1998), que los niveles de agresividad fueron más altos en grupos a los que se les dio alimento con una distribución espacialmente variable que en aquellos donde el

alimento era localizado siempre en un lugar fijo. Por otro lado, en los grupos donde el alimento se distribuyó de forma dispersa no se establecieron jerarquías, al no ser posible la monopolización del recurso, dando lugar a un ambiente de agresividad más baja.

Después de que el alimento había sido totalmente consumido, el nivel de agresividad fue mayor en aquellos grupos donde éste había sido distribuido de forma espacialmente variable. Esto puede ser consecuencia de dos factores: (1) el efecto de la agresividad que ha sido desarrollada durante la alimentación, "la respuesta inercial" (Sevenster, 1961; Wilz, 1970; Rand & Rand, 1978). Este efecto es mitigado a medida que aumenta el intervalo de tiempo transcurrido desde la alimentación (Chase *et al.*, 1994). (2) El efecto de las experiencias recientes de éxito en la adquisición de alimento de forma agresiva durante el período de alimentación (Frank & Ribowski, 1989; Wright & Shanks, 1993). Este último efecto es más notable cuando la localización del alimento es variable en el espacio, porque varios individuos han tenido la oportunidad de iniciar la monopolización del alimento existente en un área defendible (Castro & Santiago, 1998).

Las experiencias momentáneas de monopolización del alimento podrían explicar por qué aquellos grupos en los que la localización del alimento era espacialmente variable mostraron una mayor agresividad después de haber consumido el recurso. Las experiencias positivas previas y recientes en la adquisición de alimento podrían predisponer al pez a actuar anti-económicamente (Wyman & Hotaling, 1988), siendo más agresivo. Probablemente este comportamiento no se mantiene a lo largo de grandes periodos de tiempo si no se obtiene ningún beneficio que lo refuerce.

El comportamiento agonístico lleva consigo la adquisición desproporcional de alimento, y en consecuencia el surgimiento de tasas de crecimiento diferenciales (Lutnesky & Szypper, 1991; Ryer & Olla, 1995). Por tanto, la influencia de la distribución del alimento sobre el comportamiento agonístico es importante para una industria orientada al cultivo eficiente de cualquier especie de pez. Es un requisito para el logro de unas tasas de crecimiento homogéneas, y una talla uniforme en el momento de la cosecha, que el suministro de alimento sea igualmente distribuido entre

los peces componen el grupo criado en cautividad. La adquisición de alimento dispar puede surgir debido a interacciones de comportamiento resultado de altos niveles de competición por recursos limitados en el espacio (un ambiente caracterizado por grandes niveles de interacciones agonísticas). Si la predictibilidad espacial de la distribución del alimento es posible, los peces intentarán monopolizarlo (Grant, 1993; Grand & Grant, 1994) y las interacciones agresivas entre competidores aumentarán. Los resultados obtenidos son una aplicación potencial de la teoría de la defensa del recurso a los métodos de alimentar peces en la industria de la acuicultura.

VII.- EFECTO DE LAS ASIMETRÍAS EN RESIDENCIA Y TALLA

1.- Introducción.

La mayor proporción de interacciones agresivas a las que se encuentra sometido un animal a lo largo de su vida, social o no, son debidas al comportamiento de defensa del recurso contra sus propios congéneres. Las interacciones agresivas entre individuos de una misma especie se conocen como interacciones agonísticas, ya sea a través de luchas o de pautas de comportamiento estereotipadas. Estas están generalmente dirigidas a establecer el orden de prioridades para acceder al recurso compartido por el grupo. Aunque las luchas pueden en algunos casos causar graves heridas a los contendientes, esto sólo ocurre en contadas ocasiones, ya que en general los enfrentamientos entre animales suelen consistir en exhibiciones estereotipadas donde se pone de manifiesto la capacidad física de cada contrincante. Se han dado varias razones para explicar esta conducta, la más aceptada es que las luchas provocarían muchas heridas serias que podrían poner en peligro la vida de los contendientes, lo que podría limitar la supervivencia de la especie. Por otra parte, hay que tener en cuenta la relación entre costes y beneficios que tendrían estas luchas. Los individuos valoran los gastos energéticos que les representan estos enfrentamientos frente a los beneficios que les aportan. Y además, la escalada en la intensidad de la lucha implica un aumento del riesgo de predación sobre ambos contendientes, debido a la mayor vulnerabilidad de los mismos al dedicar más atención al enfrentamiento que a evitar el ataque de un predador (Jakobsson *et al*, 1995).

Se han creado diversos modelos para determinar cual es la estrategia de lucha más adecuada, en los que se analizan los costes y beneficios y se estudia que estrategia resulta más rentable. Otro factor a tener en cuenta es que la estrategia óptima va a depender de las estrategias adoptadas por los demás competidores. La técnica apropiada para afrontar este tipo de estudios es la "Teoría del Juegos" (Maynard-Smith, 1976), que fue originalmente desarrollada con objetivos económicos, pero que ha resultado de gran aplicabilidad en el estudio del comportamiento animal. Al modelo

clásico de la Teoría del Juego basado en las luchas entre dos contendientes, "halcones" y "palomas", Maynard-Smith (1976) añadió una tercera estrategia condicional al mismo, a la que llamó estrategia de "burgueses". Esta última tiene por objeto tratar el caso en el que un individuo es ya propietario del recurso u ocupa el área, lo que le da la ventaja de "jugar en casa". Estos individuos juegan una estrategia de halcón si juegan en casa (el halcón siempre ataca al oponente), pero juegan como paloma si está en el territorio de otro (huye cuando es atacado ya que la estrategia consiste en ritualizar pero no se establecen luchas). Asumiendo que no hay otras asimetrías, la de burgueses tiende a ser una estrategia evolutivamente estable si toda la población juega con la misma estrategia (burgueses), ya que no existen pérdidas (en los casos menos favorables siempre huyen), y también resulta estable en una población donde hayan individuos con estrategias puras de palomas y halcones.

Por otro lado, el modelo de la "guerra de desgaste" (Maynard Smith, 1974) predice que la duración de las luchas aumenta cuando los individuos son de talla (o peso) similar y también cuando el recurso es de mayor valor para el residente. La residencia puede ser considerada una asimetría de "valoración o de información", si los individuos difieren en la ganancia o pérdida neta a partir de la intensificación de los combates (Maynard Smith & Parker, 1976). Esto es, si consideramos que el residente tiene ventaja al conocer el valor real del recurso, ventaja que no tiene el intruso.

La observación de que los propietarios tienden a ganar los combates contra los intrusos no significa que se adopte la estrategia de burgueses. Según Krebs & Davies (1993), los propietarios pueden ganar al menos por tres motivos: 1. Son mejores luchadores; 2. Los propietarios valoran el recurso más que los intrusos (p.ej. conocen el valor alimenticio del recurso); y 3. Asimetrías arbitrarias que resuelven la contienda. Los datos de Krebs (1982) y Tobias (1997) sobre el gorrión y el petirrojo europeo respectivamente, parecen apoyar el segundo motivo.

Se han hecho varios estudios sobre asimetrías en las habilidades de lucha y valor del recurso. Riechert (1984), trabajando con hembras de araña tejedora, encontró que el efecto "residencia" no fue importante en la determinación del resultado del combate y que los pesos relativos de los individuos determinaron el resultado de la

contienda desde el inicio. El comportamiento siguiente dependía del resultado de una evaluación previa. Si las arañas tenían una mayor ventaja en peso inmediatamente escalaban en la lucha, donde las arañas más pequeñas, incluso siendo residentes, tendieron a huir. Cuando los contendientes eran de la misma talla, entonces ganaban las residentes. Austad (1982, 1983) y Sigurjónsdóttir & Parker (1981) obtuvieron resultados similares con arañas del tipo bowl y doily, y con moscas del estiércol respectivamente. Por el contrario, Englund & Otto (1991), Gribbin & Thompson (1991), Turner (1994) y Wiltenmuth (1996) encontraron que las asimetrías debidas al status de residente tuvieron efectos importantes sobre el comportamiento agonístico de diferentes taxones, siendo las asimetrías debidas al tamaño corporal de efecto más débil. Mientras que Beaugrand *et al.* (1996) en sus trabajos con machos de *Xiphophorus helleri*, encontraron que cuando la diferencia de talla entre el intruso y el residente eran menores del 20% y ambos contendientes tenían experiencias previas de perdedor, el vencedor del encuentro era el residente. Sin embargo, si la diferencia de tamaño era superior (20 - 30%) ganaba el mayor, pero si las diferencias en talla eran menores (0 - 10%) el ganador era el que tuviera experiencias previas de ganador, sin importar si se trataba de intruso o residente.

Según diferentes autores, las asimetrías en talla pueden pesar más que las ventajas de conocer el valor del territorio (Wagner, 1989; Wazlavek and Figler, 1989; Beaugrand *et al.*, 1996). Los efectos del tamaño corporal sobre el comportamiento pueden influir a dos niveles: primero, disposición a la lucha. Los individuos más grandes pueden poseer mayores incentivos, vigor, agilidad o reservas energéticas que pueden ser usadas en los actos agresivos (en los peces el tamaño corporal (Enquist *et al.*, 1987), la fiereza (Huntingford *et al.*, 1990) y/o la tasa metabólica estándar (Metcalf *et al.*, 1995) indican el potencial de posesión del recurso o la habilidad de lucha de un individuo); segundo, las diferencias o no en la talla entre contendientes puede afectar sus interacciones comportamentales (Wiltenmuth, 1996). Se espera que los individuos de talla similar, interaccionen más frecuentemente o con mayor intensidad que los individuos que difieren en talla (Parker, 1974; Enquist *et al.*, 1987).

El objetivo del presente capítulo es examinar los efectos de las asimetrías causadas por diferencias en el conocimiento del valor del territorio (asimetrías de

residencia) y por el tamaño corporal en el comportamiento agonístico de peces. La hipótesis a comprobar es que la residencia tiene efectos más importantes en la determinación del resultado final de un combate entre peces que los causados por diferencias en la talla relativa, siempre que estas diferencias en talla sean menores al 20 %.

2.- Material y método

Los juveniles de *Diplodus sargus cadenati* fueron mantenidos durante un mes (julio de 1996) en un acuario de 180 litros. Doce de estos peces fueron seleccionados al azar y mantenidos aislados en acuarios individuales de 90 litros. Los peces en el acuario de aclimatación eran alimentados con pienso comercial dispensado sobre la superficie del agua. Sin embargo, en los acuarios de experimentación, donde se encontraban los peces aislados, el alimento se suministraba siempre en un punto fijo (Fig. 3).

Durante una semana permitimos que los peces aislados se habituaran a las características de su acuario (localización de los comederos, refugios, etc.) y establecieran un territorio. A estos individuos se les denominaron "peces residentes". Después de este período de habituación, se enfrentó a cada uno de los peces residentes con un intruso (sólo uno por prueba).

Los peces residentes fueron medidos previamente a ser introducidos en los tanques de experimentación para su habituación, mientras que a los peces intrusos se les midió después de realizar con ellos el experimento. Inmediatamente antes de introducir al nuevo pez, se perturbó al residente agitando la superficie del agua, con objeto de igualar los posibles efectos del manejo sobre el comportamiento del intruso.

Se realizó un seguimiento del número de interacciones agresivas entre oponentes, el tipo de interacción agonística (persecución, ataques y exhibiciones), que pez las realizaba y el resultado del enfrentamiento después de diez minutos de exposición. Cada pez residente fue enfrentado con diez u once intrusos de tallas

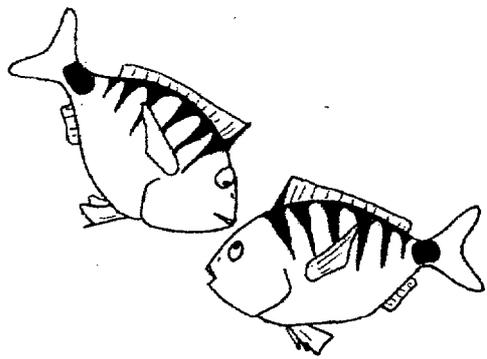
diferentes, con un lapso de tiempo mayor de media hora entre cada enfrentamiento. Ningún pez fue enfrentado más de una vez con un mismo oponente.

Se consideró que los peces contendientes eran de talla similar cuando las diferencias en longitud fueron menores del 5% (Wazlavsek & Figler, 1989), esto significa una diferencia menor al 20% en peso. Enquist *et al.* (1987) encontraron que un pez no rehusaba un combate cuando su peso no era inferior al 50% del peso del pez mayor.

Después de las interacciones entre ambos peces, se identificó al ganador como aquel individuo que mantenía la aleta dorsal desplegada, mientras que el perdedor era el que huía y mantenía la aleta dorsal plegada (Fig. 5).

Tras la primera interacción agresiva, se establecieron las siguientes categorías de lucha según su intensidad, usando una escala cualitativa, de mayor a menor intensidad de agresividad:

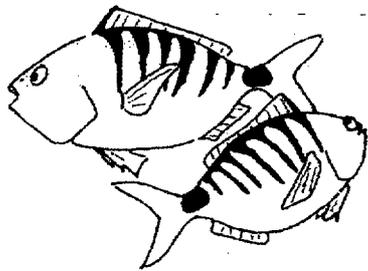
- a) Ataque frontal. El pez golpea a su oponente en la cabeza, generalmente entre los ojos (Fig. 5A).
- b) Exhibición. Ambos contendientes nadan en círculos alrededor uno del otro, con las aletas dorsales desplegadas, agitando sus cuerpos y algunas veces empujándose mutuamente en los flancos. Durante estas exhibiciones ambos contendientes evalúan sus respectivos potenciales para la lucha (Jakobsson *et al.*, 1979) (Fig. 5B-C).
- c) Ataque. El pez golpea a su oponente en cualquier parte del cuerpo excepto en la cabeza, habitualmente en los flancos (Fig. 5D).
- d) Persecución. Un pez persigue a otro durante varios segundos, en ocasiones por todo el acuario (Fig. 5E).



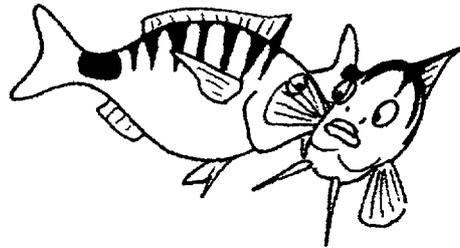
A



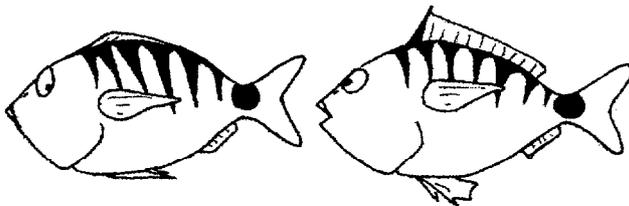
B



C



D



E

Fig. 5. Categorías de lucha observadas en los enfrentamientos agresivos entre juveniles de *Diplodus sargus cadenati*: A) Ataque frontal; B) y C) Exhibición; ambos contendientes nadan en paralelo y dibujando círculos un alrededor del otro; D) Ataque; se golpean y muerden en cualquier parte del cuerpo excepto la cabeza; E) Persecución; el perdedor huye con las aletas plegadas mientras que su perseguidor las tiene totalmente desplegadas.

El análisis estadístico de los datos fue orientado a encontrar cualquier relación entre las diferencias en tallas de los peces litigantes y la proporción de victorias del residente. La hipótesis nula (H_0) a comprobar fue que el pez mayor, independientemente de su status de residente, siempre gana. Los resultados fueron evaluados usando el test de la probabilidad exacta de Fisher tal como se describe en Wazlavek & Figler (1989).

3.- Resultados

El rango de tallas de los peces usados en las experiencias osciló entre 3.4 y 5.7cm ($X=4.53$, $SD=0.63$ cm) de longitud total (Fig. 6).

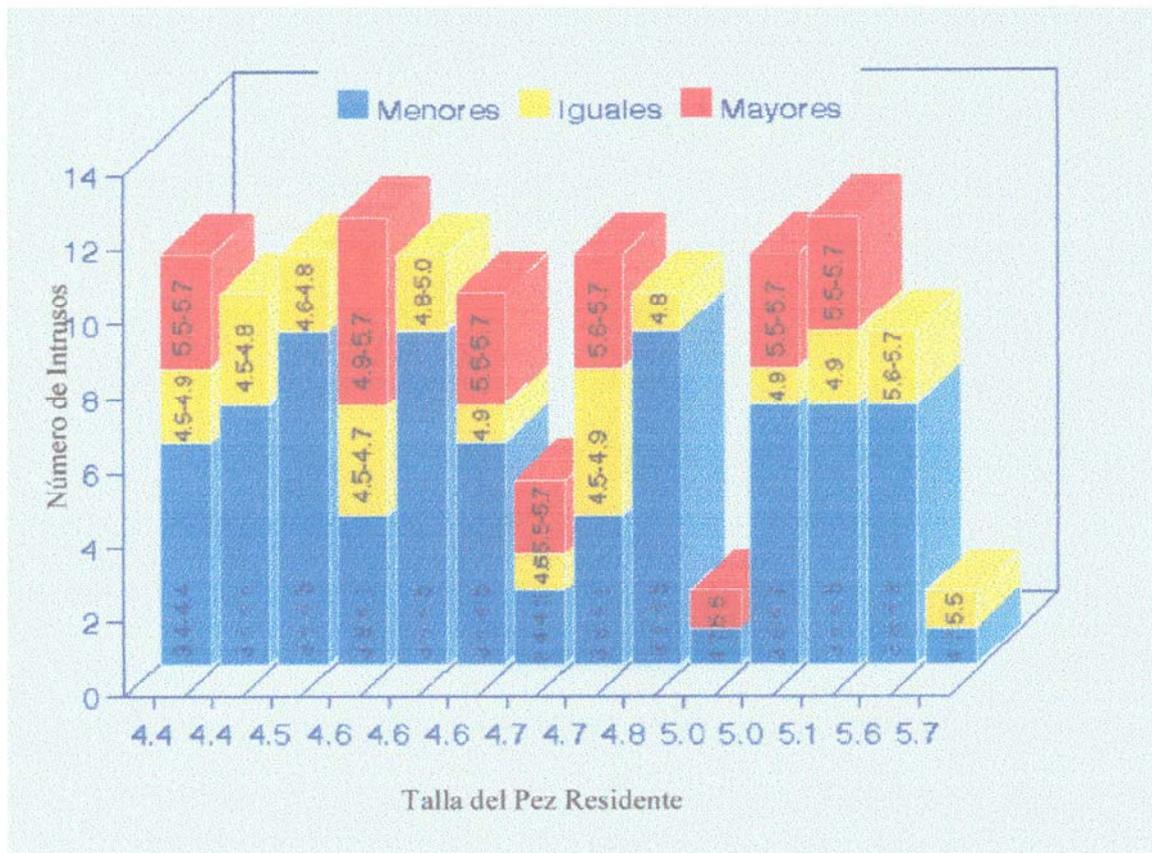


Figura 6. Rango de tallas de los intrusos enfrentados con cada pez residente.

En 12 ocasiones, de los 125 enfrentamientos registrados entre peces residentes e intrusos, no hubo interacción entre ellos (no ocurrió ningún comportamiento

agonístico en los 10 minutos posteriores a la iniciación de la prueba). El residente ganó en 110 de las 113 interacciones con lucha (Fig. 7). En 66 enfrentamientos, el residente fue mayor que el intruso (diferencia en talla mayor al 5%), de los cuales 3 resultaron sin interacción y los 63 restantes fueron ganados por el pez residente (Fig. 8). Treinta y uno de los enfrentamiento tuvieron lugar entre peces de talla similar, de los cuales 2 resultaron sin interacción y 29 fueron ganados por el pez residente (Fig. 9). En los 28 enfrentamientos donde el pez residente fue menor que el intruso (la diferencia en talla estuvo entre el 5 y el 21 %), en 7 no se registraron interacciones, 18 fueron ganados por el residente y tres ganados por el pez intruso (Fig. 10).

La Ho contrastada fue aceptada únicamente cuando el residente era el pez de mayor talla, debido a que ganó el 100% de los combates. Sin embargo, fue rechazada cuando el intruso era mayor que el residente, debido a que ganaron sólo el 14.3% de los combates. Cuando los peces intrusos y residentes tenían talla similar, la Ho contrastada fue que la probabilidad de ganar un combate era del 50%. Sin embargo, en este mismo caso, la probabilidad de que el pez residente ganara fue estadísticamente significativa ($P < 0.05$), de hecho el residente siempre ganó.

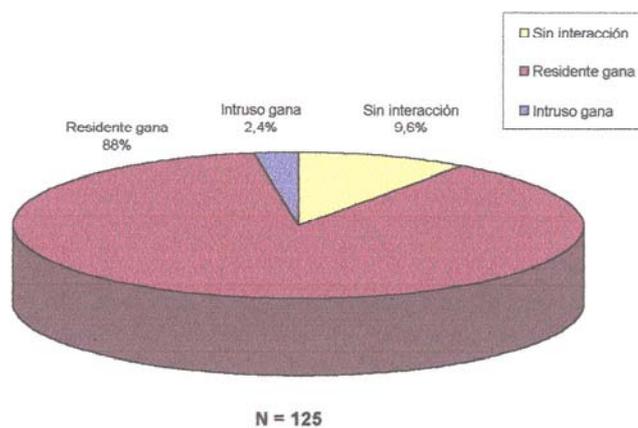


Figura 7. Resultado del total de enfrentamientos entre residentes e intrusos.

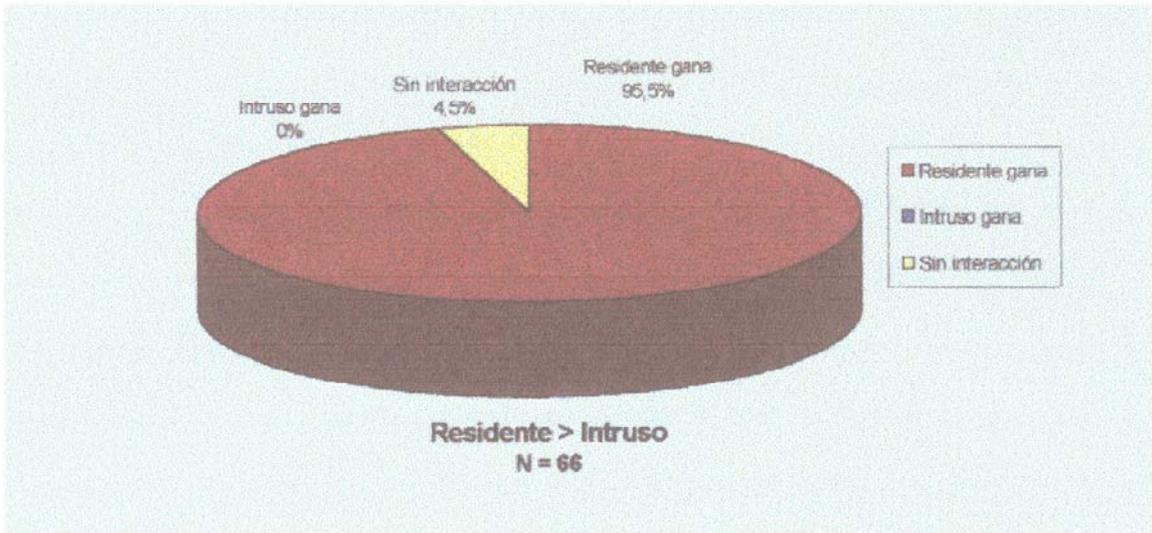


Figura 8. Resultado de los encuentros en los que el residente era mayor que el intruso.

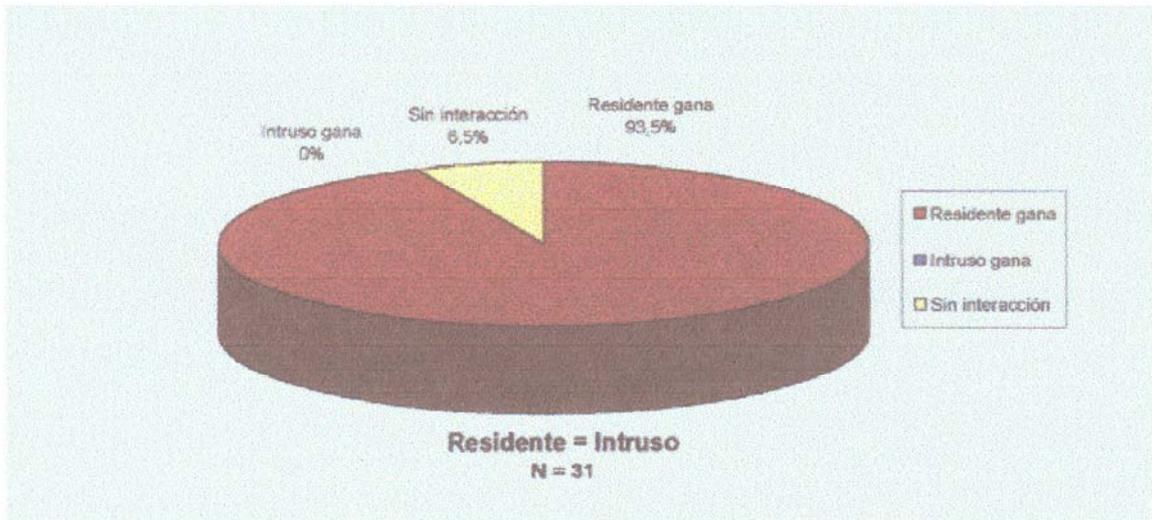


Figura 9. Resultado de los encuentros en que ambos contendientes eran de talla similar.

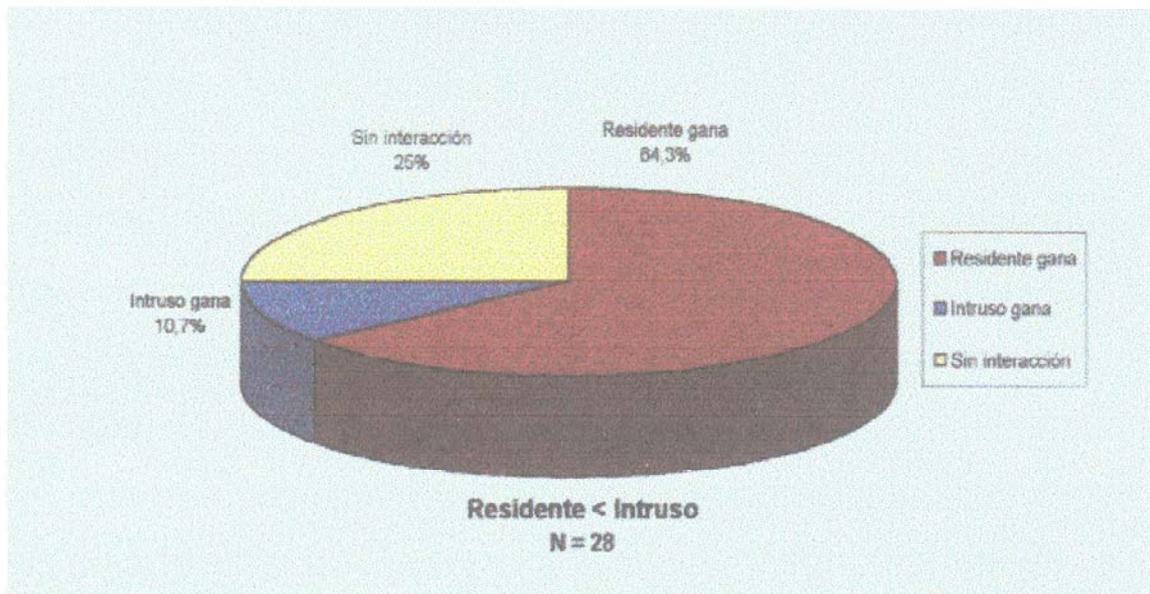


Figura 10. Resultado de los encuentros en que el residente era menor que el intruso.

Hubo una significativa correlación negativa entre la asimetría en talla y la intensidad de los combates [correlación de Pearson $r=-0.2961$; $P<0.0001$; ($Ic=2.188042-0.4180418At$), donde Ic es la intensidad del combate y At la asimetría en talla] (Fig. 11). Los combates fueron más intensos cuando los intrusos eran de mayor tamaño que los residentes, siendo los ataques frontales más frecuentes en este tipo de encuentros (Fig. 12). Las exhibiciones fueron menos frecuentes en los combates entre parejas donde el intruso era menor (Fig. 14), en comparación a cuando este último era de talla mayor o similar a la del residente (Figs. 12 y 13). De la misma manera, los ataques a los flancos y las persecuciones fueron más frecuentes en parejas donde el intruso era el más pequeño (Fig. 14).

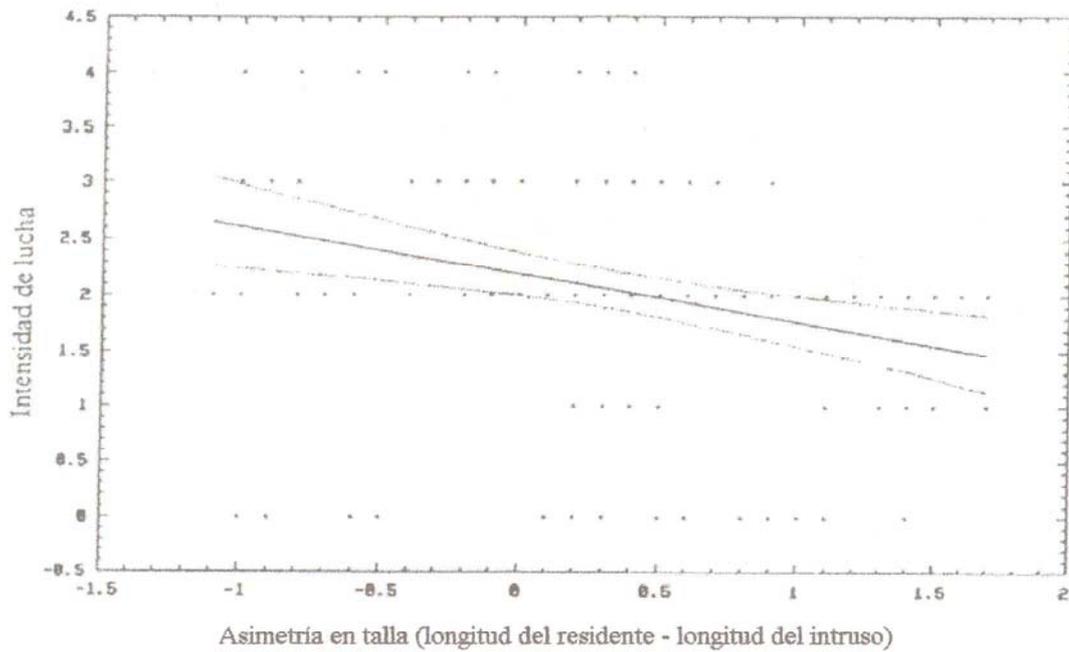


Figura 11. Correlación de Pearson entre la asimetría en talla (longitud del residente - longitud del intruso) y la intensidad de los combates.

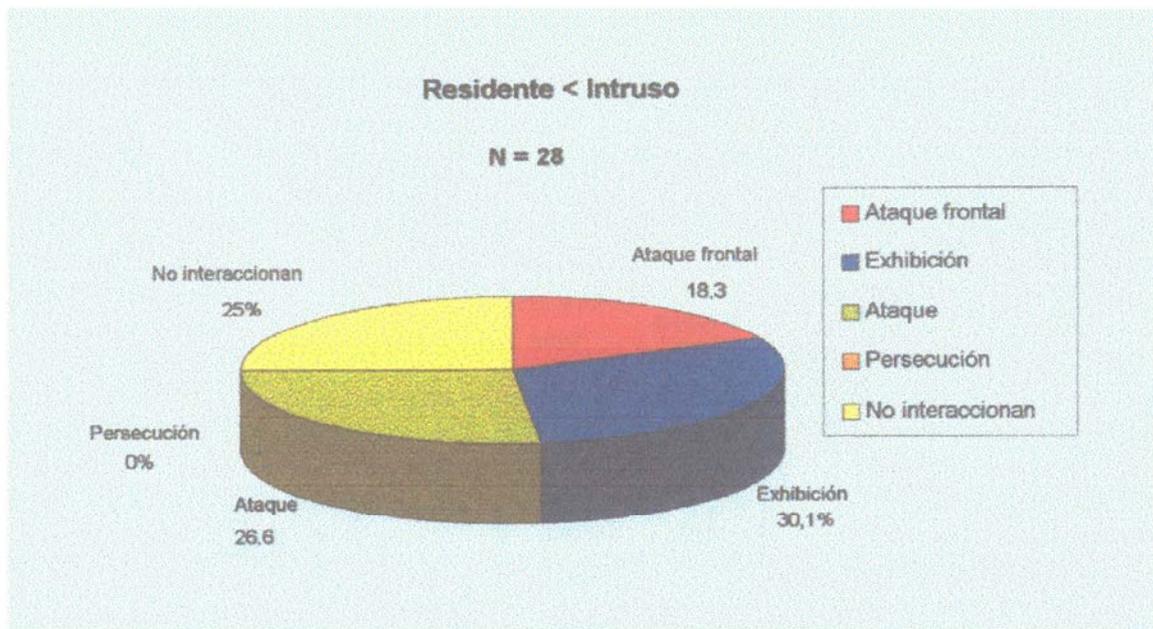


Figura 12. Proporción de los diferentes tipos de interacciones agonísticas observados en enfrentamientos en que el residente era menor en talla que el intruso.

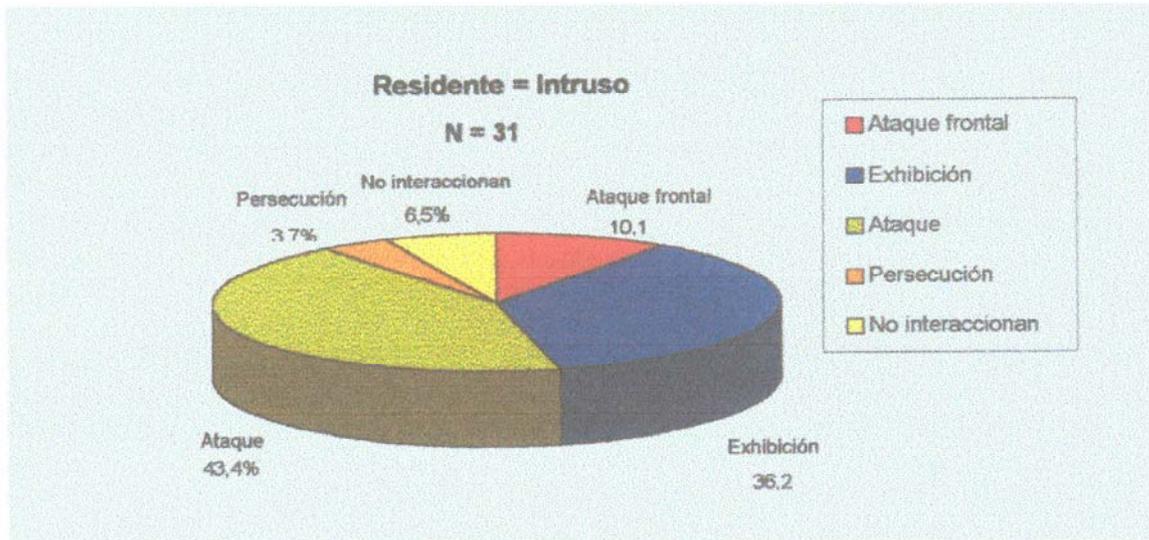


Figura 13. Proporción de los diferentes tipos de interacciones agonísticas observados en enfrentamientos en que el residente era de talla similar al intruso.

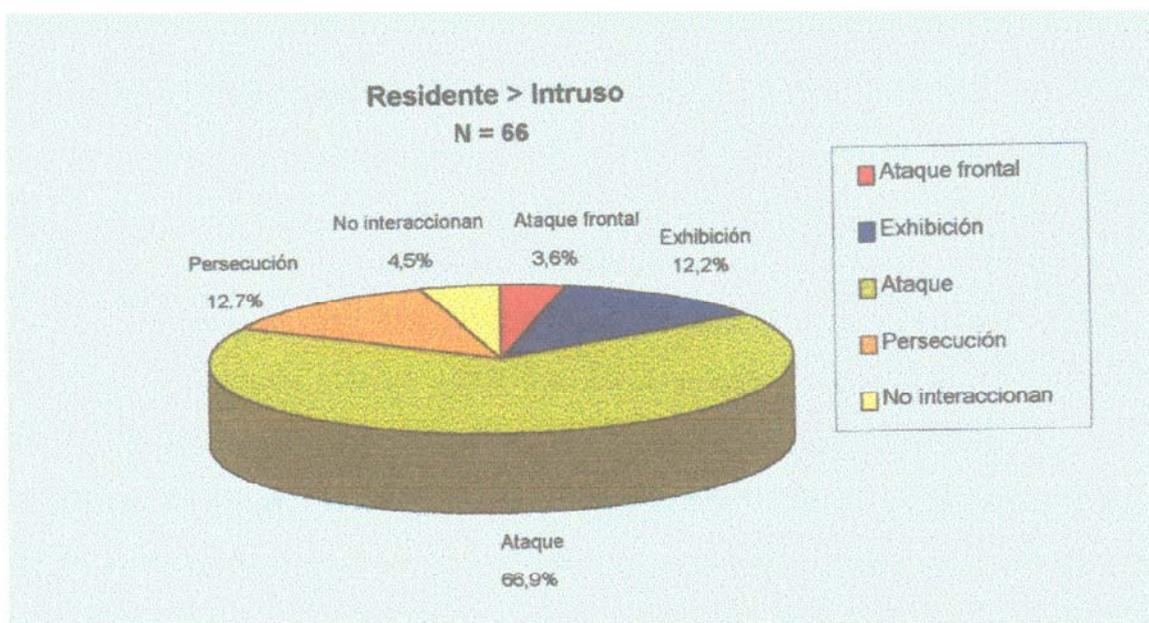


Figura 14. Proporción de los diferentes tipos de interacciones agonísticas observados en enfrentamientos en que el residente era mayor en talla que el intruso.

4.- Discusión

A pesar de que son pocos los estudios llevados a cabo sobre la asimetría debida al status de residente en peces marinos, la mayoría de los estudios de territorialidad realizados en animales indican que los ganadores en una competición por territorios obtienen sustanciales beneficios alimentarios, de supervivencia y de otra índole, que son trasladados a incrementar el éxito reproductivo (Austad, 1982; Krebs, 1982; Gribbin & Thompson, 1991; Gabor & Jaeger, 1995; Drickamer *et al.* 1996; Tobias, 1997). Resulta sorprendente que cuando el poseedor de un territorio es desafiado por un rival, el propietario casi siempre gana el combate (Alcock, 1993; Gribbin & Thompson, 1991; Englund & Otto, 1991) aunque el rival sea de mayor tamaño. Sin embargo, el tamaño del cuerpo es frecuentemente un indicador de la asimetría en la habilidad de lucha o en el potencial de poseer un recurso por parte de un individuo (Maynard Smith & Parker, 1976). Pero, cuando la diferencia en la talla entre peces contendientes es menor al 20%, parece que ésta tiene un efecto más débil que la asimetría debida al status de residente.

La firmeza con la que los poseedores de territorios son capaces de repeler a los competidores ha generado varias explicaciones alternativas (Krebs & Davies, 1993; ver introducción del capítulo). La calidad de los recursos debe ser uno de los factores más importantes en la evaluación de los beneficios de poseer un territorio (Gabor & Jaeger, 1995). Por tanto, es de esperar que los propietarios lo valorarán más que los intrusos (Krebs, 1982; Krebs & Davies, 1993), ya que conocen el valor real del mismo, mientras que el intruso no puede estar seguro del valor de los recursos por los que lucha.

En comparación con los individuos más pequeños, es de esperar que los peces grandes sean mejores competidores (Bronstein, 1984; Turner & Huntingford, 1986; Enquist *et al.*, 1987; Huntingford *et al.*, 1990) y que desarrollen un comportamiento agresivo con mayor frecuencia. Sin embargo, parece que la naturaleza combativa de los juveniles de sargo depende en gran medida de la evaluación previa del valor del territorio (el propietario ya ha aprendido características tales como la calidad y localización de las fuentes de comida y refugios (Archer, 1988)), más que de factores

asociados con la propia talla de los individuos. Maynard-Smith & Parker (1976) señalaron que en los combates asimétricos, un individuo (generalmente el intruso) puede tener menos información sobre los costes y beneficios que encierra la competición por el territorio. Por tanto, los residentes poseerían ventajas derivadas de su conocimiento del área (Archer, 1988).

En concordancia con Turner & Huntingford (1986) y Turner (1994), nuestros datos muestran que el pez residente es más agresivo y persistente en los ataques, siendo los combates más intensos cuando el intruso es mayor en talla. Tal como se ha observado en otras especies de peces (Morris *et al.* 1995), hubo una significativa correlación negativa entre la asimetría en talla y la intensidad de lucha (el patrón de lucha parece ser dependiente de la talla del intruso). Los intrusos pequeños son expulsados con ataques hacia los flancos seguidos de cortas persecuciones. Sin embargo, cuando los intrusos son de talla similar a la del residente las luchas son más largas y la mayoría de los combates están precedidos de exhibiciones. Cuando los intrusos son más grandes que el residente son atacados frontalmente, siendo golpeados en la cabeza, entre los ojos. Generalmente, estos combates son más violentos y persistentes.

La limitación temporal impuesta a las exposiciones (10 minutos), debido a las condiciones del experimento, impiden posiblemente que los intrusos de mayor tamaño venganzan y acaben expulsando a los residentes más pequeños después de varias, y temporalmente espaciadas, interacciones agresivas entre ambos. Sin embargo, se puede esperar que las violentas y cortas interacciones agresivas que se dan en la naturaleza impliquen la huida definitiva del intruso después del primer ataque con éxito del residente, permitiéndole a éste preservar el territorio (indudablemente esta estrategia es muy costosa y puede producir importantes lesiones corporales al residente).

Contrariamente a lo predicho por el modelo de Parker (1974), los resultados aquí expuestos parecen indicar que en algunos conflictos (p.ej. contra intrusos de mayor talla), los residentes no evalúan las habilidades de sus oponentes antes de entrar a luchar, lo que induce a pensar en el elevado valor que tiene el territorio para su propietario.

El patrón de comportamiento de los juveniles de sargo sugiere que la asimetría causada por el conocimiento del territorio (asimetría en la residencia) es un factor importante en la determinación del resultado de los combates entre individuos de esta especie. El que existan más agresiones por parte del residente indican que son capaces de reconocer y defender un área como de su propiedad.

VIII.- EFECTO DE LA DENSIDAD DE COMPETIDORES EN LA AGRESIVIDAD

1.- Introducción

Entre los parámetros ambientales que están más frecuentemente relacionados con el comportamiento orientado a la defensa de un recurso se encuentra la densidad de competidores potenciales. Son diversos los estudios realizados en peces que han permitido comprobar el efecto que tiene la densidad de individuos sobre los niveles de agresividad y sobre la estructura de dominancia (Rubenstein, 1981; Fleming & Johansen, 1984; Alanärä & Brännäs, 1996; Hecht & Uys, 1997; entre otros). Cuando la densidad de competidores es extremadamente baja, las interacciones con los congéneres por el recurso son raras y por tanto los beneficios de desplegar un comportamiento defensivo son escasos. A medida que aumenta la densidad de competidores, los costes de defensa aumentan pero también los beneficios, incluso de forma más rápida, hasta un punto en el que los costes exceden con mucho a los beneficios (Grant, 1993). Sin embargo, cuando la densidad de competidores es muy elevada el comportamiento defensivo resultaría antieconómico. Son varios los estudios que muestran que las interacciones agresivas disminuyen cuando los grupos están formados por un elevado número de individuos (Keenleyside & Yamamoto, 1962; Fenderson & Carpenter, 1971; Sale, 1972; Fleming & Johansen, 1984; Kaiser *et al.*, 1995a; Syarifuddin & Kramer, 1996). Además, según Fenderson & Carpenter (1971), el stress social que soportan los peces en tanques de cultivo, donde la densidad de individuos es elevada, no fomenta la organización social de los mismos, reduciendo las interacciones debidas a luchas por cambios en el status. De este modo, las relaciones de dominancia son menos estables en el tiempo cuanto mayor es la densidad de individuos (Fleming & Johansen, 1984), ya que aumenta el número de intrusos, consecuentemente también el número de interacciones agresivas, hasta el punto en que las relaciones de dominancia no resultan eficientes a la hora de conservar el orden de prioridad de acceso al recurso.

Brown *et al.* (1992) trabajando con *Salvelinus alpinus* encontraron que el número de interacciones agresivas disminuye a altas densidades de individuos, al tiempo que aumenta el crecimiento medio de los individuos. Esto último está relacionado con que la disminución del comportamiento agonístico permite un acceso a la comida similar para todos los miembros del grupo, generando menores diferencias en las tasas relativas de crecimiento (Lutnesky & Szypper, 1991; Alanärä & Brännäs, 1996; Castro & Santiago 1998). En grupos pequeños, al establecerse jerarquías de dominancia, los subordinados tienen menos posibilidad de acceder al alimento cuando éste se encuentra concentrado y es defendido por un pez dominante. Por tanto, los subordinados crecen menos que los dominantes, siendo el crecimiento del conjunto de individuos del grupo más heterogéneo que en grupos grandes donde el acceso a la comida no está jerarquizado (Brown *et al.*, 1992; Castro & Santiago, 1998). En este sentido, Fleming & Johansen (1984) realizaron un estudio sobre la relación entre la densidad de individuos y el comportamiento agonístico en juveniles de *Micropterus salmoides*, y encontraron que a elevadas concentraciones hay un menor número de interacciones agonísticas, a la vez que disminuyen las relaciones estables de dominancia. De igual modo, Jones (1983) demostró la influencia de la densidad de población en el comportamiento agresivo de los juveniles de *Pseudolabrus celiodotus* en los arrecifes de Nueva Zelanda. Este pez no territorial suele alimentarse en grupos poco cohesionados. A medida que aumentó la densidad de población, la frecuencia de las interacciones agresivas aumentó primeramente para luego disminuir, sugiriendo la existencia de un umbral inferior y otro superior de densidad de población para el despliegue del comportamiento de defensa. Estos resultados se ajustan perfectamente a la curva predictiva teórica (Fig. 15) que relaciona la intensidad del comportamiento agresivo con la densidad de individuos de la población, donde se muestran ambos umbrales (Grant, 1993). Así mismo, Kaiser *et al.* (1995b) obtuvieron en su estudio con larvas de pez gato (*Clarias gariepinus*) los mayores rangos de agresividad en densidades intermedias de individuos, mientras que la agresividad fue menor tanto a densidades mayores como menores.

El objetivo de este capítulo es comprobar la influencia teórica de la densidad de individuos en los niveles de agresividad desarrollados por los juveniles de *Diplodus*

sargus cadenati y las variaciones en las relaciones de dominancia y defensa del territorio.

2.- Material y método

Los experimentos fueron realizados entre octubre de 1996 y julio de 1998. Durante ese período fueron capturando casi un centenar de juveniles de *Diplodus sargus cadenati* que fueron aclimatados en acuarios de 180 litros. Los peces permanecieron todos juntos en estos acuarios durante una semana.

Transcurrido el período de aclimatación, se seleccionó a uno de los peces de mayor talla y fue introducido en un acuario de experimentación de 90 litros de capacidad. Antes de comenzar con los experimentos, el pez previamente seleccionado ("residente") fue introducido en el acuario de experimentación durante un periodo que osciló entre cinco y siete días, para de este modo permitir su aclimatación a las condiciones del mismo y definir su territorio.

Transcurrido el período de adaptación del pez residente, se dio comienzo a los ensayos para lo cual se introdujeron, de forma sucesiva, nuevos peces ("intrusos") al acuario de experimentación. Unos minutos después de la introducción de un nuevo pez intruso se añadió un poco de comida al acuario (la cantidad de alimento añadida fue siempre muy inferior a la necesaria para saciar a un pez) a través del tubo dispuesto para ello, con el fin de provocar la acción defensiva del comedero por parte del pez residente al intentar alimentarse los nuevos peces. Durante la alimentación se contabilizaron, en tres períodos de 5 minutos cada uno, la totalidad de interacciones agresivas (mordidas, persecuciones y enfrentamientos laterales) realizadas por el residente para defender el comedero. Media hora después de que se verificó el consumo completo del alimento se añadió un nuevo pez intruso, repitiéndose la misma operación anterior. El número de peces que tomaron parte en cada uno de ensayos fue variable dependiendo de la cantidad de individuos que se capturaron en cada una de las salidas al mar. Se realizaron un total de 16 replicaciones, utilizando siempre en cada

ensayo peces pertenecientes al mismo banco y capturados en una misma salida. Nunca se utilizó más de una vez a un mismo pez como residente.

3.- Resultados

La representación gráfica del número medio de ataques realizados por el pez residente frente al número de peces introducidos en el acuario mostró una disposición similar a la curva teórica descrita por Grant en 1993 (Fig. 15). En ella se puede apreciar como el número de interacciones agresivas aumenta progresivamente a medida que se van añadiendo peces al acuario. Sin embargo, a partir de la introducción de aproximadamente 16 peces competidores el nivel de agresividad disminuye. La proporción de agresividad que el pez residente dedica a cada competidor introducido en el acuario, medida en número de ataques por pez, muestra una clara y significativa tendencia decreciente [$\log(n^\circ \text{ataq}/n^\circ \text{peces}) = 1.2128 - 0.0375(n^\circ \text{peces})$; Pearson $r = -0.9226$; Spearman $r = -0.9781$; $P < 0.000001$] (Fig. 16). Lo que muestra que aunque el nivel de agresividad del residente aumenta inicialmente y de forma proporcional al número de peces competidores presentes en el acuario, su capacidad defensiva disminuye también proporcionalmente al número de competidores ante los que tiene que defender el comedero.

Se observaron además, diferencias significativas en el nivel inicial de agresividad, es decir en la cantidad de ataques efectuados por cada residente cuando sólo había un intruso (Kruskal-Wallis ($H(9, N=30) = 21.76777$; $P < 0.01$).

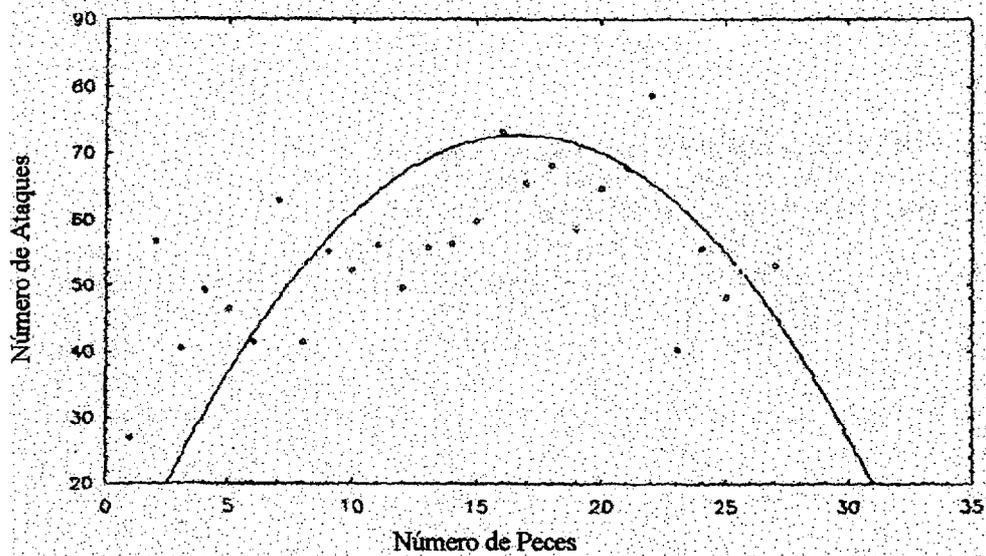


Fig. 15. Representación gráfica de la media de ataques realizados por el pez residente frente al número de peces introducidos en el acuario y el ajuste de dichos puntos a la curva teórica descrita por Grant (1993).

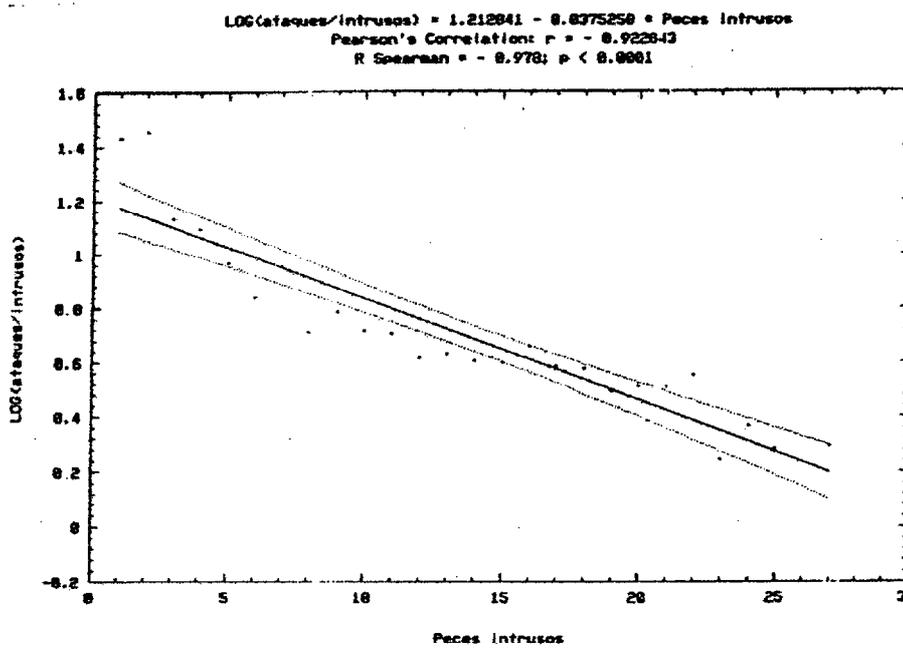


Fig. 16. Representación del número de ataques que corresponde a cada intruso, de los realizados por el residente, frente al número de intrusos presentes.

4.- Discusión

La densidad de competidores es un factor importante a la hora de determinar la estrategia de defensa de un recurso, ya que la efectividad de la misma viene dada por la rentabilidad económica de su desarrollo (Brown, 1964). Si los costes debidos al gasto energético, motivado por la defensa agresiva del recurso, superan a los beneficios adquiridos por la exclusividad de explotación del mismo o por la prioridad de acceso, la estrategia de defensa no será sostenible y el individuo se verá abocado al fracaso, reflejándose en su tasa relativa de crecimiento (Castro & Caballero, 1998). Sería por tanto de esperar que la defensa agresiva de un recurso frente a la densidad de competidores mostrara un umbral inferior “obvio”, marcado por la no presencia de competidores, y otro superior determinado por la pérdida de “rentabilidad económica” del binomio defensa vs. Exclusividad sobre el recurso (gasto vs. beneficio). El establecimiento de este umbral superior es el que presenta una mayor dificultad.

En el caso concreto de los juveniles de *Diplodus sargus cadenati*, y bajo las condiciones impuestas en los ensayos descritos en la sección de material y métodos, este umbral superior está en torno a los 16-18 peces competidores. A partir de esta densidad de peces la capacidad del pez propietario del recurso se ve muy limitada y es desbordado por el alto número de competidores, haciendo que su estrategia de defensa no sea rentable. En efecto, se observó que al aumentar el número de intrusos las incursiones al comedero por parte de éstos también aumentaron (aumento de la presión de intromisión). Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Fleming & Johansen (1984) con juveniles de *Micropterus salmoides*, donde el número de interacciones disminuyó al aumentar la densidad de individuos. Warner & Hoffman (1980) mostraron que el tamaño de la población de intrusos tiene efectos dramáticos sobre el éxito reproductivo de los machos de *Thalassoma bifasciatum*. En poblaciones pequeñas (menos de 200 individuos), los grandes machos territoriales excluyen satisfactoriamente a los machos pequeños de las mejores áreas de freza y se emparejan con la mayoría de las hembras. A medida que la población aumenta en densidad, el éxito reproductivo de los machos territoriales disminuye debido a que invierten mucho tiempo intentando alejar a los machos pequeños que se introducen en sus territorios. En las grandes poblaciones (más de 500 individuos), los grandes machos establecen

sus territorios de cría en hábitats situados en la periferia y dejan los mejores lugares para los machos pequeños, presumiblemente debido al alto coste que representa la defensa. Igualmente, los peces de los arrecifes de coral parecen utilizar los cardúmenes como un mecanismo para burlar el comportamiento territorial de sus competidores. El cardumen de peces puede desbordar temporalmente la capacidad de defensa del residente y de este modo alimentarse en un área donde un pez solitario sería rápidamente expulsado (Barlow, 1974; Robertson *et al.*, 1976). Mientras el cardumen esté presente el propietario no cesa en la defensa, pero su comportamiento agresivo queda diluido entre todos los miembros del cardumen.

Sería de esperar que una vez alcanzado el umbral superior la curva de agresividad muestre una disminución drástica en el número de interacciones agonísticas efectuadas por el pez propietario del recurso, como si ésta hubiese sido cortada por el filo de un cuchillo. Sin embargo, parece que el pez propietario no evalúa de forma rápida este desbordamiento de su capacidad física, sino que continúa la estrategia de defensa, cada vez de forma menos eficiente, durante un periodo de tiempo prolongado y ante un mayor número de competidores.

Por otro lado, los umbrales superior e inferior de defensa agresiva del recurso ante la densidad de competidores no parecen estar sólo marcados por parámetros de rentabilidad económica, sino que también parece existir, como era de esperar, una marcada influencia de las características físicas del pez propietario del mismo. Las habilidades y capacidad de lucha están determinadas por diferentes factores, entre los que destacan el tamaño del individuo (Enquist *et al.*, 1987; Huntinford *et al.*, 1990) y su motivación a la lucha (conocimiento del valor del recurso; Caballero & Castro, 1999). Los umbrales inferiores obtenidos en cada uno de los ensayos realizados indican la existencia de diferencias significativas achacables a cada residente. La predisposición a la lucha y las habilidades para desarrollar la defensa del recurso permitieron que en tres de los ensayos efectuados los residentes fueran desplazados por intrusos con mayores habilidades.

IX.- EFECTO DE LA VARIACIÓN DE LA INTENSIDAD LUMINOSA EN EL COMPORTAMIENTO AGRESIVO

1- Introducción

A pesar de la pobre calidad de las imágenes bajo el agua, la visión para los peces representa una importante fuente de información sensorial. Ya que, debido a la naturaleza física de la luz y a sus complejas interacciones con el medio, ésta les permite distinguir cierta variedad de propiedades diferentes (la textura, el contorno, el matiz, el color, etc.) que facilitan el reconocimiento de los objetos y a otros individuos (Nikolsky, 1963; Guthrie, 1986). De este modo pueden identificar y reconocer a los miembros del grupo, la pareja, una posible presa, un predador, etc. En algunas especies de peces, pequeñas señales visibles, como el color (Tinbergen, 1957), son indicativas de jerarquía. Por ejemplo, en *Cyrtocara moorei* el individuo dominante presenta una coloración azul muy brillante que lo distingue del resto del grupo que presentan un color azul muy pálido con tres puntos oscuros en el flanco (McKaye & Kocher, 1983).

Los peces que habitan en aguas costeras bien iluminadas y poco profundas exhiben pautas de comportamiento que están reguladas por los niveles de luz ambiental y en particular por el ciclo luz-oscuridad (Lythgoe, 1979; Helfman, 1986). Según Potts (1990), dependiendo de cuándo desarrollan su actividad podemos distinguir tres grupos de peces. Especies diurnas, que son aquellas que desarrollan mayor actividad durante el período de luz, buscando refugio durante la noche, evitando así ser atacados por algún predador nocturno. En cambio, las especies nocturnas empiezan su actividad alimentaria al anochecer, saliendo de los refugios que han ocupado durante el día. Y por último, tenemos a las especies, mayoritariamente predatoras, cuya máxima actividad la desarrollan en el período crepuscular en que tienen como posibles presas tanto especies diurnas como nocturnas.

Las especies de hábitos diurnos dedican buena parte de su tiempo a alimentarse, relacionarse o evitar a los predadores, para lo que resulta muy útil poder

contar con el sentido de la vista. En general, muchas especies muestran conductas de alarma frente a grandes objetos en movimiento. Si bien, en algunos casos son capaces de reconocer a sus predadores de entre otros individuos de igual talla. La castañeta del coral (*Chromis caeruleus*) es capaz de reconocer a sus predadores cuando éstos se aproximan frontalmente, ya que lo que distingue es el tamaño de la boca (pez con boca grande, piscívoro, y con boca pequeña, no piscívoro) (Karplus *et al.*, 1982). En cuanto a los predadores, algunas especies se han especializado en alimentarse en los períodos crepusculares en que la variación de luz es muy rápida, ya que es el momento en que algunas de sus presas potenciales se retiran a la protección de los refugios y otras empiezan su actividad. Distintos predadores utilizan diferentes tácticas de caza, llegando incluso, como ocurre con el salmón del Pacífico, a desarrollar dos modos diferentes de ataque dependiendo del nivel de luz. De modo que cuando hay poca luz se guía por la silueta de la presa y atacan verticalmente, mientras que a elevados niveles de luz atacan horizontalmente (Ali, 1959, 1976).

Es sabido que factores medioambientales abióticos tales como la temperatura, la intensidad luminosa, la salinidad, etc. pueden afectar tanto directa como indirectamente el comportamiento agresivo (Brett & Fry, 1979; Fry, 1971). Sin embargo, son poco conocidos los efectos reales que tienen algunos de ellos, como por ejemplo la intensidad luminosa, sobre la agresividad. Sakakura & Tsukamoto (1997), estudiando el efecto de la intensidad luminosa en *Seriola quinqueradiata*, observaron que existía un umbral inferior de baja intensidad luminosa en el que los peces no realizaban ataques, llegando a la conclusión de que en esta especie el comportamiento agresivo tenía lugar mientras el individuo pudiera reconocer mediante la vista a sus oponentes. Del mismo modo observaron que a intensidades luminosas mayores de 1000 lux el comportamiento agresivo también disminuía.

El objetivo de este capítulo es comprobar la posible influencia de la intensidad luminosa en los niveles de agresividad desarrollados por los juveniles de *Diplodus sargus cadenati* y delimitar, si existe, una región de intensidad luminosa óptima en que los peces desarrollan la mayor parte de sus interacciones agresivas.

2- Material y método

Los experimentos fueron realizados entre julio y noviembre de 1997. Durante este período los juveniles de *Diplodus sargus cadenati* capturados fueron aclimatados en acuarios de 180 litros aislados en un laboratorio donde se podía controlar la luminosidad, hasta llegar a la oscuridad total. Sin embargo, durante la aclimatación, los peces fueron mantenidos bajo condiciones de fotoperíodo natural y nunca se les dejó en oscuridad absoluta para evitar el stress por este motivo. Los niveles de mayor oscuridad sólo se alcanzaron durante la fase de experimentación y durante un período relativamente corto cada día (45 minutos dos veces al día). El período de aclimatación duró una semana.

Transcurrido el período de aclimatación, se seleccionaron tres peces aleatoriamente y fueron introducidos en acuarios de experimentación de 90 litros de capacidad. En estos acuarios la intensidad luminosa podía ser variada según las condiciones impuestas para la realización de los experimentos. Antes de comenzar con los experimentos, los peces previamente seleccionados fueron introducidos en el acuario de experimentación durante unos cinco días, para de este modo permitir su adaptación a las nuevas condiciones y el establecimiento de jerarquías de dominancia.

Previamente al inicio de la toma de datos, se fijó una intensidad luminosa base, la más baja o la más alta según se fuera a realizar la secuencia de cambios de luminosidad, que se mantenía durante dos horas para permitir la adaptación de los animales a las condiciones de luz impuestas. Tras realizar las medidas a esta intensidad de luz inicial, se variaba la misma (aumentándola o reduciéndola según la secuencia previamente establecida) y se mantenía durante no menos de una hora. Las mediciones de la agresividad se realizaron siempre después de permitir 30 minutos de adaptación. Posteriormente se variaba nuevamente la intensidad luminosa para volver a medir la agresividad. Y así hasta completar la totalidad del rango de intensidades lumínicas a que se realizó el experimento (5, 50, 100, 500, 1000 y 3000 lux). La intensidad luminosa fue medida con un fotómetro LI-COR, inc. LI-1000 modelo SPH. QUANTUM, con un sensor sumergible. Las mediciones fueron realizadas tanto cuando

la intensidad de luz se variaba de forma ascendente como cuando se variaba de forma descendente.

Antes de empezar a contabilizar el número de interacciones agresivas de cada grupo se añadía un poco de comida al comedero (siempre en cantidad inferior a la necesaria para saciar a un pez), a través del tubo dispuesto para tal fin, incitando de este modo a la defensa del comedero por parte del pez dominante. Inmediatamente después de ser añadida la comida se contabilizaban, en tres períodos de 5 minutos cada uno, la totalidad de interacciones agresivas realizadas por el conjunto de los individuos.

Se realizaron un total de 7 replicaciones, utilizando siempre en cada ensayo peces diferentes, pertenecientes a un mismo banco y capturados en una misma fecha. Nunca se utilizaron los mismos peces en más de una ocasión.

3- Resultados

Los resultados obtenidos parecen indicar la existencia de una relación entre el nivel de agresividad desplegado en cada grupo de peces y la intensidad luminosa a la que se encontraban en cada momento. Como se observa en la Figura 17, el número medio de interacciones agresivas frente a la intensidad luminosa describe una curva parabólica, con valores más bajos de agresividad a niveles bajos y altos de intensidad luminosa, y valores altos de agresividad a niveles intermedios de iluminación. Las diferencias encontradas en el número de interacciones agresivas a diferentes intensidades luminosas fueron significativas (Kruskal-Wallis $H(5, N=137) = 14.29116; P < 0.01$).

No se encontraron diferencias significativas al comparar los niveles de agresividad desplegados a una misma intensidad luminosa, cuando ésta fue medida tanto en una secuencia de aumento progresivo de la misma como cuando fue en una secuencia de reducción progresiva. Para tal fin, se aplicó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis al número total de ataques realizados a cada una de las intensidades

lumínicas, comparándose los casos en que la variación de intensidad se realizaba de forma ascendente (de 5 a 3000 lux) y en los que se hacía variar de forma descendente (de 3000 a 5 lux).

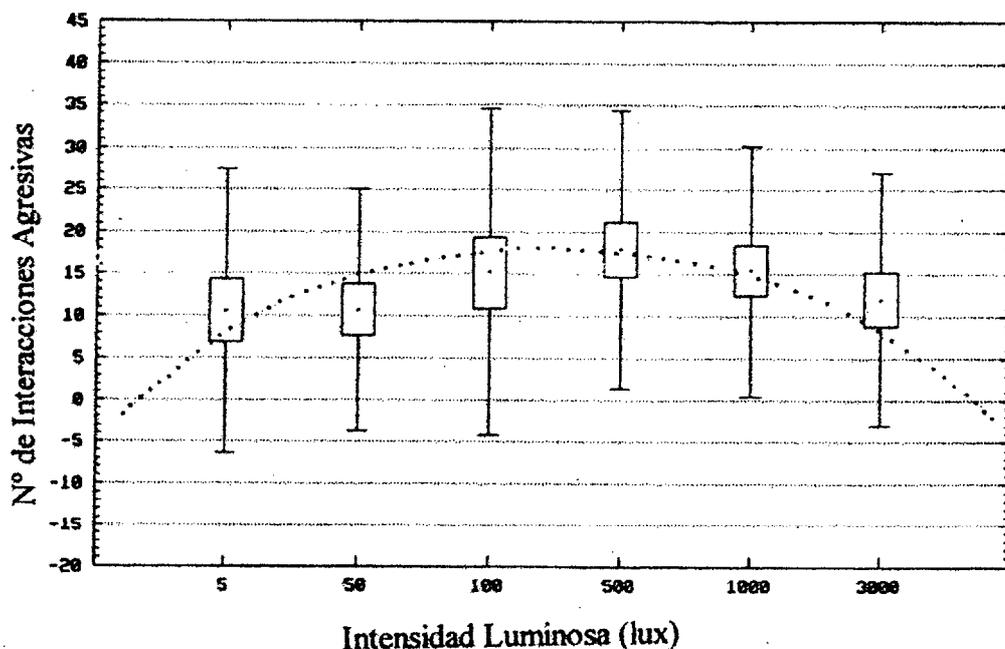


Fig. 17. Número de interacciones agresivas realizadas por los juveniles de sargo frente a la intensidad luminosa ambiental (medida en lux).

4- Discusión

Son escasos los estudios realizados sobre el efecto de la intensidad luminosa en las interacciones agresivas de los animales, a pesar de que se puede prever que en especies que habitan en medios bien iluminados, los ciclos día/noche tienen una gran influencia en el desarrollo de sus vidas y patrones comportamentales (Nikolsky, 1963; Lowe-McConnell, 1987). Las estrategias desarrolladas por estos animales están claramente marcadas por las posibilidades de obtener comida y por el riesgo de predación.

La defensa de un recurso, como se ha visto en capítulos anteriores, está condicionada por el balance entre los costes que pueda implicar llevarla a cabo y los posibles beneficios que pueda aportar (Brown, 1964). Teniendo en cuenta que la vulnerabilidad de ambos contendientes aumenta durante los combates agresivos (Jakobsson *et al.*, 1995) ya que el nivel de vigilancia sobre posibles ataques de predadores disminuye, parece lógico pensar que un individuo tenderá a realizar mayor número de ataques cuando el riesgo que ello conlleva sea menor, ya sea por contar con un refugio o por poder identificar a un predador con suficiente antelación para escapar a su ataque. En los juveniles de sargo se aprecia que el mayor número de interacciones se realizan a intensidades luminosas intermedias (entre 100 y 1000 lux). A intensidades muy altas (3000 lux) y muy bajas (5 lux) se observa que el número de interacciones agresivas es menor, originando estos resultados un patrón similar al obtenido por Sakakura & Tsukamoto (1997) con *Seriola quinqueradiata*.

Por otra parte, la mayoría de los predadores que actúan en aguas someras son predadores visuales, cuyos modos de ataque son menos efectivos cuando la intensidad luminosa decae por debajo de cierto nivel (Lowe-McConnell, 1987). El bajo número de interacciones agresivas a intensidades de luz baja, podría deberse a que a esas intensidades los peces tienen dificultad para percibir la presencia de un predador con el suficiente tiempo de antelación como para tener posibilidades de escapar de su ataque. Mientras que a intensidades luminosas elevadas no sólo ven mejor, sino que también aumenta considerablemente el riesgo de predación al ser más visibles para sus predadores. Por lo que en ambos casos la actitud más ventajosa es evitar en lo posible las interacciones agresivas y aumentar la cohesión del grupo para reducir la conspicuidad. Durante el día la mayoría de los pequeños peces de arrecife permanecen relativamente seguros estando cerca de los refugios (Lowe-McConnell, 1987) o formando bancos (Keenleyside, 1979; Pitcher & Parrish, 1993).

Los resultados obtenidos en nuestros experimentos parecen ajustarse a la curva teórica dada por Grant (1993), que predice que la agresividad desplegada varía en función de un parámetro ambiental determinado (densidad de individuos, concentración de alimento, etc., o como en este caso la intensidad luminosa) describiendo una curva parabólica con dos umbrales, uno superior y otro inferior, de

manera que la agresividad desarrollada es baja, o inexistente, antes de superar el umbral inferior (cuando la intensidad luminosa es muy baja) y después de superar el umbral superior (intensidad luminosa muy alta). A estos niveles de luminosidad el comportamiento agresivo no resulta ventajoso para el individuo, ya que los costes (riesgo de predación) superan los beneficios (monopolización de la fuente de alimento).

X.- DISCUSIÓN GENERAL

La agresividad es quizás uno de los comportamientos que presentan repercusiones más evidentes en las características biológicas, ecológicas y sociales, e incluso psicológicas, de los individuos y las comunidades de las que éstos forman parte. Aunque generalmente se asocia la agresividad al mundo animal, y más concretamente a las sociedades humanas, este comportamiento de "interacción social" está también presente en el reino vegetal, y posiblemente las expresiones más simples de la agresividad, y no por ello más primitivas, se encuentran en la guerra química desarrollada por muchas plantas contra otras plantas o contra sus predadores potenciales (Spencer & Rejmanok, 1989; Grist, 1999; David *et al.*, 2001). Sin embargo, es en el reino animal donde este comportamiento encuentra las expresiones más complejas y estereotipadas de la agresividad (Eibl-Eibesfeldt, 1979; Archer, 1988), con influencias claras en la distribución de las especies, en el reclutamiento, las tasas de crecimiento, la fecundidad y la supervivencia y, por supuesto en la adaptabilidad de las distintas especies a los procesos de domesticación (Carranza, 1994). Por tanto, al margen de las repercusiones obvias que tiene la agresividad en las sociedades humanas, a veces devastadoras como las guerras, el control de la expresión de la misma en los animales que son la base de la actividad industrial ganadero-pesquera tiene consecuencias económicas muy importantes.

Es necesario separar la agresividad interespecífica (relaciones predador-presa) de las intraespecíficas (frecuentemente denominadas agresiones sociales o agonísticas), ya que la naturaleza de ambas es muy diferente, al igual que sus consecuencias (Kaada, 1967; Huntingford, 1984). Mientras que las primeras son una cuestión de supervivencia, tanto desde el punto de vista del predador como de la presa, las segundas tienen implicaciones de ordenamiento social y de explotación eficiente de los recursos disponibles en el hábitat donde se desenvuelve el grupo, y por tanto indirectamente también en la supervivencia de los miembros del mismo. Por otro lado, las relaciones predador-presa entran dentro del estudio de las relaciones tróficas o de la Dinámica Poblacional, mientras que las interacciones agonísticas entran en el terreno de la sociobiología (McFarland, 1993), aunque sus implicaciones son también importantes en las relaciones ecológicas entre las

diferentes especies que conforman las comunidades donde éstas se dan. Son estas últimas y los diferentes factores "ambientales" que influyen en la expresión de la agresividad los que se estudian a lo largo de esta tesis, a través del análisis del comportamiento social de juveniles de *Diplodus sargus cadenati*. Aunque es cierto que el estudio realizado sólo es válido para esta especie y en las condiciones impuestas en los experimentos, no deja de ser un paso importante para entender como un comportamiento, a veces muy complejo, puede ser controlado o al menos minimizados sus posibles efectos negativos y por tanto extrapolable (el conocimiento de cómo los factores ambientales influyen en la intensidad con que se expresa este comportamiento) a otras especies y, por qué no, a las sociedades humanas.

Está claro que a medida que aumentan las posibilidades de monopolizar un recurso (p.ej. el alimento), los individuos presentan una mayor predisponibilidad a desplegar un comportamiento agresivo de defensa del mismo (Grant, 1993), siempre teniendo en cuenta las leyes de la defendibilidad económica enunciadas por Brown (1964). La agregación del recurso aumenta las posibilidades de monopolización del mismo, así como de desplegar una defensa agresiva efectiva. En nuestros experimentos hemos demostrado como la agresividad desplegada por cada uno de los individuos del grupo está fuertemente correlacionada con las posibilidades de monopolización, disminuyendo a medida que es más difícil defenderlo. El grado de monopolización y defensa del recurso puede derivar en diferentes tipos de interacciones sociales (o si se quiere en diferentes formas de transferir información entre los individuos del grupo respecto a las prioridades de acceso al mismo), dependiendo de la naturaleza gregaria o no de las especies. En aquellas de carácter gregario (aunque no en todas) las interacciones agresivas entre los miembros del grupo tienen como efecto el establecimiento de jerarquías (Tinbergen, 1957; Castro & Caballero, 1998) como consecuencia de las interacciones agonísticas y las asimetrías en las habilidades de lucha (Maynard Smith & Parker, 1976). Esto tiene efectos significativos en aspectos biológicos (p.ej. genera tasa de crecimiento diferencial entre los individuos; Lutnesky & Szypper, 1991; Blanckenhorn, 1992; Ruzzante & Doyle, 1993; Jobling, 1995; Castro & Caballero, 1998) que al mismo tiempo influyen sobre el ambiente social acentuando las asimetrías (Huntingford & Turner, 1987). Por otro lado, produce una dispersión de la especie como consecuencia del desplazamiento de los individuos menos hábiles hacia otras zonas menos favorables (Warner & Hoffman, 1980). Las estructuras jerárquicas que podemos encontrar

entre los animales son muy diversas, pero en el caso de los juveniles de sargo éstas son de tipo lineal (lo que en 1935 Schjelderup-Ebbe denominó peck order u "orden por picotazos"), donde el individuo dominante realiza ataques de forma selectiva, mostrándose más agresivo con el pez cuyo nivel jerárquico es directamente inferior al suyo. Esta jerarquía de dominancia permite el ahorro de energía a todos los miembros del grupo evitando combates que presentan una alta probabilidad de ser perdidos (Andries & Nelissen, 1990; McFarland, 1993). De modo que el individuo dominante al someter al subordinado de mayor rango refuerza su supremacía en el grupo, ya que domina de forma indirecta a todos los miembros del grupo. Por otra parte, aunque son poco frecuentes, también se dan algunos ataques en línea ascendente que si tienen éxito equivalen a un ascenso en el orden jerárquico (Senar et al., 1990; Wilson, 1992a).

Se observa que las interacciones agresivas actúan como una forma de comunicación entre los componentes del grupo, donde se transmite información sobre cuáles son las prioridades de acceso al recurso y la estrategia de explotación del mismo (Maynard-Smith, 1982; Huntingford & Turner, 1987). El status jerárquico y las prioridades que éste da a cada individuo están establecidas entre los miembros del grupo, siendo la coloración (Tinbergen, 1953; Rohwer & Rohwer, 1978; McKaye & Kocher, 1983), el comportamiento (p.ej. fiereza; Metcalfe et al., 1995) y el tamaño corporal (Maynard Smith & Parker, 1976) las señales más frecuentemente utilizadas para fijar el status. La talla suele ser el indicador más fiable sobre el posible status de un individuo dentro del grupo, ya que es una señal de sus potenciales habilidades para la lucha o para defender el recurso, al estar relacionada con la capacidad y energía de que dispone el individuo. Sin embargo, esto no es una norma generalizable. No siempre la talla es un indicador real de dominancia, o mejor de prioridad de acceso o propiedad del recurso, ya que existen otras asimetrías que pueden marcar el resultado de una contienda entre individuos con diferencias apreciables de tamaño. Un factor tan importante como la asimetría en talla es, en algunas situaciones, la asimetría de información que cada contendiente tiene sobre el valor del recurso, ya que ésta puede marcar la predisposición o no a defenderlo. La falta de información puede producir que un competidor no invierta energía en la defensa agresiva de un recurso de valor incierto y por tanto potencialmente "costoso". En peces, y también en otros vertebrados e invertebrados, se ha observado que cuando el propietario de un territorio es desafiado por un rival, con independencia de las asimetrías de talla existentes entre ambos, el pez

residente presenta una alta y significativa probabilidad de ganar el combate (Gribbin & Thompson, 1991; Englund & Otto, 1991; Alcock, 1993; Caballero & Castro, 1999). Si tenemos en cuenta que uno de los factores más importantes a la hora de decidir la conveniencia de luchar o no es la calidad del recurso (Gabor & Jaeger, 1995), entonces es lógico pensar que los propietarios, mejores conocedores del valor real del recurso, invertirán más energía en la contienda con objeto de conservarlo (Krebs, 1982; Krebs & Davies, 1993).

Es de esperar que la agresividad responda siempre a criterios estrictamente económicos, llegándose a las interacciones agresivas sólo en aquellos casos donde su utilización represente alguna ventaja para el que la utiliza. Es lo que Brown (1964) denomina "defendibilidad económica", es decir la estrategia adecuada debe ser aquella en la que los beneficios excedan a los costes. Por tanto es de esperar que las condiciones ambientales y sociales que rodean al individuo influyan de forma clara y decisiva en la estrategia de comportamiento a desarrollar en cada momento. Tal y como describe Grant (1993), el incremento del valor de estos parámetros socio-ambientales va a ocasionar una adaptación proporcional de la agresividad, describiendo la misma una curva de tipo parabólica. Entre los parámetros socio-ambientales que están más frecuentemente relacionados con el comportamiento orientado a la defensa de un recurso se encuentra la densidad de potenciales competidores (Rubenstein, 1981; Fleming & Johansen, 1984; Alanärä & Brännäs, 1996; Hecht & Uys, 1997; entre otros). Cuando la densidad de competidores es extremadamente baja, las interacciones con los congéneres por el recurso son raras y por tanto los beneficios de desplegar un comportamiento defensivo son escasos. A medida que aumenta la densidad de competidores, los costes de defensa aumentan pero también los beneficios, incluso de forma más rápida, hasta un punto en el que los costes exceden con mucho a los beneficios (Grant, 1993). Cuando la densidad de competidores es muy elevada el comportamiento defensivo resultará antieconómico, abandonándose por tanto esta estrategia. Son varios los estudios que muestran que las interacciones agresivas disminuyen cuando los grupos están formados por un elevado número de individuos (Kaiser *et al*, 1995a; Syarifuddin & Kramer, 1996; entre otros). Sin embargo, sería de esperar que una vez alcanzada la zona de rentabilidad económica crítica (donde los gastos producidos por la defensa igualan a los beneficios obtenidos con la prioridad de acceso al recurso), la curva de agresividad

del pez muestre una disminución drástica, como si ésta hubiese sido cortada por el filo de un cuchillo. No obstante, parece que el pez propietario no evalúa de forma rápida este desbordamiento de su capacidad física (y económica), sino que continúa la estrategia de defensa, cada vez de forma menos eficiente, durante un periodo de tiempo prolongado y ante un mayor número de competidores.

En esta relación costes-beneficios también juegan otros factores de naturaleza estrictamente abiótica. Es sabido que factores tales como la temperatura, la intensidad luminosa, la salinidad, etc., pueden afectar tanto directa como indirectamente al comportamiento agresivo (Fry, 1971; Brett & Fry, 1979; Sakakura & Tsukamoto, 1997). Por ejemplo, el efecto de la intensidad luminosa sobre la agresividad da lugar a una curva parabólica similar a la descrita por Grant (1993) con un umbral inferior y otro superior, de baja y alta intensidad luminosa respectivamente, en el que los peces reducen su agresividad. Teniendo en cuenta que la vulnerabilidad de ambos contendientes aumenta durante los combates agresivos (Jakobsson *et al.*, 1995) ya que el nivel de vigilancia sobre posibles ataques de predadores disminuye, parece lógico pensar que los individuos tenderán a realizar mayor número de interacciones agresivas cuando el riesgo que ello conlleva sea menor, ya sea por contar con un refugio o por poder identificar a un predador con suficiente antelación para escapar a su ataque.

Los resultados mostrados a lo largo de esta memoria se pueden considerar como una contribución más al conocimiento de esta compleja interacción social que es la agresividad, pero sin embargo son muchos los interrogantes que aún quedan abiertos sobre los diferentes aspectos que influyen en el desarrollo de este comportamiento. El trabajo de investigación que aún queda por hacer es importantísimo e inmenso, abarcando desde aspectos relativos al efecto que puede causar la mera presencia del observador en la motivación de alguno de los contendientes, pasando por la importancia de los niveles de ciertas hormonas (Chase *et al.*, 1994) y el aprendizaje (Abbott *et al.*, 1985; Frank & Ribowski, 1989; Wright & Shanks, 1993), hasta el control que los genes pueden ejercer sobre la agresividad (Bakker, 1986; Alcock, 1993). Son muchos los aspectos que aún no han sido abordados o que el conocimiento de su contribución es muy escaso, lo cual obligará a realizar un gran esfuerzo (humano y económico) y de derroche de imaginación para el diseño de los experimentos

adecuados. No hay que olvidar que la agresividad (independientemente de su intensidad y su forma de expresión) ha causado a la civilización humana un retraso de cientos de años en sus logros y que, como una espada de Damocles, aún nos puede costar el ser o no ser.

XI.- CONCLUSIONES

1.- La monopolización y defensa agresiva de los recursos tróficos da lugar al establecimiento de jerarquías de dominancia de tipo lineal en los grupos pequeños formados por juveniles de *Diplodus sargus cadenati*. En las que el individuo dominante realiza ataques selectivos sobre el pez cuyo nivel de subordinación es inmediatamente inferior al suyo, y éste a su vez, ataca con mayor frecuencia al individuo que le sigue en orden jerárquico.

2.- La talla en los juveniles de sargo presenta una relación directa con el rango que ocupan los individuos en la jerárquica del grupo, siendo los individuos de mayor talla los que generalmente presentan un mayor rango jerárquico.

3.- El ambiente social determina que estrategias son las más efectivas y beneficiosas. En ocasiones, el papel de dominante conlleva mayor coste energético que beneficios, lo que se ve reflejado en las tasas de crecimiento.

4.- El nivel de agresividad mostrado por el grupo depende del grado de monopolización del recurso, siendo aún mayor cuando se da la posibilidad de que varios peces tengan la posibilidad de monopolización. Por otro lado, la agresividad del pez dominante también aumenta cuando el recurso es más susceptible de ser monopolizado, al ser más fácilmente defendible.

5.- La agresividad depende del grado de monopolización del recurso, siendo más alta en aquellos grupos donde el alimento se distribuye de forma espacialmente variable debido al surgimiento de pequeños territorios con sus respectivos dominantes.

6.- Antes de suministrar el alimento la agresividad es mayor cuando éste es distribuido de forma dispersa y menor en los casos de localizado. Sin embargo, cuando el alimento está presente la agresividad es menor en las situaciones donde se distribuye de forma dispersa. Cuando el alimento ha sido totalmente consumido el mayor número de

ataques se registra en los grupos con alimento de distribución espacial variable. Por otra parte, independientemente de la modalidad de distribución del alimento, los individuos se muestran más agresivos después de que el alimento ha sido totalmente consumido que antes de introducirlo y que durante la alimentación.

7.- Los peces dominantes son más agresivos en los grupos donde la localización del alimento es espacialmente fija. En cambio, los peces subordinados muestran un menor nivel de agresividad en estos ambientes. Además, los peces dominantes son más agresivos inmediatamente después de que el alimento ha sido totalmente consumido que durante el período previo a la introducción del mismo. Sin embargo, siempre son más agresivos cuando el alimento está presente.

8.- Cuando la asimetría en talla entre contendientes es menor al 20%, el status de residencia y, por tanto, el conocimiento del valor del territorio, tiene un mayor efecto en la determinación del resultado de los combates que el debido a las diferencias en el tamaño del cuerpo.

9.- El pez residente realiza interacciones agonísticas de distinta intensidad y categoría dependiendo de la talla del intruso. De modo que actúa de manera más agresiva y persistente con intrusos de mayor talla que él.

10.- La defensa agresiva del recurso frente a la densidad de intrusos muestra un umbral inferior definido por la no presencia de competidores y otro superior, que está entorno a los 16-18 peces, debido a que la estrategia de defensa deja de ser rentable al verse del propietario del recurso desbordado ante el elevado número de intrusos.

11.- La agresividad describe una curva parabólica, que se ajusta a la curva teórica de Grant (1993), frente a la variación de la intensidad luminosa. Presentando dos umbrales, uno superior, que coincide con intensidades luminosas muy altas, y otro inferior a intensidades muy bajas, donde la agresividad es baja o inexistente.

XII.- BIBLIOGRAFIA

- Abbott, J.C., R.L. Dunbrack and C.D. Orr. 1985. The interaction of size and experience in dominance relationships of juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Behaviour*, 92:241-253.
- Abrahams, M.V. and P. Colgan. 1985. Risk of predation, hydrodynamic efficiency and their influence in school structure. *Environmental Biology of Fishes*, 13: 195-202.
- Alanärä, A. and E. Brännäs. 1996. Dominance in demand-feeding behaviour in Arctic charr and rainbow trout: the effect of stocking density. *Journal of Fish Biology*, 48: 242-254.
- Alcock, J. 1993. *Animal Behaviour: An evolutionary approach*. 5th ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 625 pp.
- Ali, M.A. 1959. The ocular structure, retinomotor and photobehavioral responses of juvenile Pacific salmon. *Canadian Journal of Zoology*. 37: 965-996.
- Ali, M.A. 1976. Retinal pigments, structure and function and behaviour. *Vision Research*. 16: 1197-1198.
- Andries, S. and M.H.J. Nelissen. 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.
- Archer, J. 1988. *The behavioural biology of aggression*. Cambridge University Press. Cambridge. 257 pp.
- Austad, S.N. 1982. First male sperm priority in the bowl and doily spider, *Frontinella pyramitela* (Walckenaer). *Evolution*, 36:377-785.

Austad, S.N. 1983. A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Animal Behavior*, 31:59-73.

Bakker, T.C.M. 1986. Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*): a behaviour-genetic study. *Behaviour*, 98:1-144.

Balgh, M.H. 1977. Winter social behaviour of dark-eyed juncos: communication, social organization, and ecological implications. *Animal Behavior*, 25: 376-377.

Barlow, G.W. 1974. Extraspecific imposition of social grouping among surgeonfishes (Pices, Acanthuridae). *Journal of Zoology, London*, 174: 333-340.

Bauchot, M.L., Bauchot J.C. and J.C. Miquel. 1981. Sparidae. In: Fischer, W., G. Bianchi & W.B. Scott (eds). *FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Central Atlantic; fishing areas 34, 47 (in part)*. Canada Funds-in-Trust. Ottawa, Department of Fisheries and Oceans Canada, by arrangement with the Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Bauchot, M.L. y A. Pras. 1997. *Guía de los peces de mar de España y de Europa*. 2ª edición. Ediciones Omega, S.A. 432 pp.

Beaugrand, J.P. and R. Zayan. 1985. An experimental model of aggressive dominance in *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behavioural Processes*, 10: 1-52.

Beaugrand, J.P., Payette, D. and C. Goulet. 1996. Conflict outcome in male green swordtail fish dyads (*Xiphophorus helleri*): Interaction of body size, prior dominance/subordination experience and prior residency. *Behaviour* 133 (nº 3-4): 303-319.

Benkman, C.W. 1988. Flock size, food dispersion, and the feeding behavior of crossbills. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 23: 167-175.

- Bertram, B.C.R. 1978. Living in groups: predators and prey. In: *Behavioural Ecology* (Krebs, J.R. & N. B. Davies, eds), pp. 64-96. Oxford: Blackwell.
- Blanckenhorn, W.U. 1992. Group size and the cost of agonistic behavior in pumpkinseed sunfish. *Ethology, Ecology and Evolution*, 4(3):255-271.
- Brain, P.F. 1975. What does individual housing mean to a mouse?. *Life Science*, 16:187-200.
- Brain, P.F., D. Benton and J.C. Boulton. 1978. A comparison of agonistic behaviour in individually-housed male mice and those co-habiting with females. *Aggressive Behaviour*, 4:201-206.
- Brett, F.R. and F.E.J. Fry. 1979. Environmental factors and growth, In: *Fish Physiology*. (Hoar, W.S. & D.J. Randall, eds.), pp. 599-675. Academic Press, London.
- Bronstein, P.M. 1984. Agonistic and reproductive interactions in *Betta splendens*. *Journal of Comparative Psychology*, 98:421-431.
- Brown, J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*, 76:160-169.
- Brown, G.E., J.A., Brown and R.K. Srivastava. 1992. The effect of stocking density on the behaviour of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *Journal of Fish Biology*, 41: 955-963.
- Caballero, C. and J.J. Castro. 1999. Effect of residence and size asymmetries upon the agonistic interactions between juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de La Paz, Bauchot and Daget, 1974). *Aggressive Behavior*, 25: 297-303.
- Caraco, T. 1979. Time budgeting and group size a theory (and a test of a theory). *Ecology*, 60: 611-627.

Carranza, J. 1994. *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Universidad de Extremadura, Cáceres.

Castro, J.J. and C. Caballero. 1998. Dominance structure in small groups of juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot & Daget 1974). *Aggressive Behaviour*, 24:197-204.

Castro, J.J. and J.A. Santiago. 1998. The influence of food distribution upon the aggressive behaviour of juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot & Daget, 1974). *Aggressive Behaviour*, 24:379-384.

Chamove, A.S. 1980. Non-genetic induction of acquired levels of aggression. *Journal of Abnormal Psychology*, 89:469-488.

Chase, I.D., C. Bartolomeo and L.A. Dugatkin. 1994. Aggressive interactions and inter-content interval: how long do winners keep winning?. *Animal Behavior*, 48:393-400.

David, J.P., D. Rey, J.C. Meyran and G. Marigo. 2001. Involvement of ligninlike compounds in toxicity of dietary alder leaf litter against mosquito larvae. *Journal of Chemical Ecology*, 27(1):161-174.

Davies, N.B., and A.I. Houston. 1984. Territory economics. In: *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. 2nd ed. (Krebs, J.R. & N.B. Davies, eds.), pp. 263-299. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Davis, M.W. and B.L. Olla. 1992. The role of visual cues in the facilitation of growth in a schooling fish. *Environmental Biology of Fishes*, 34(4): 421-424.

Drickamer L.C., S.H. Vessey and D. Meikle. 1996. *Animal behavior*. 4th edition. Dubuque, IA: Wm. C. Brown Publishers.

Duncan, P. and N. Vigne. 1979. The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies. *Animal Behavior*, 27: 623-625.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1979. *Etología. Introducción al estudio comparado del comportamiento*. Ediciones Omega, Barcelona.

Ekman, J., and M. Hake. 1988. Avian flocking reduces starvation risk: an experimental demonstration. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 22: 91-94.

Englund, G. and C. Otto. 1991. Effects of ownership status, weight asymmetry and case fit on the outcome of case contests in two populations of *Agrypnia pagetana* (Trichoptera: Phryganeidae) larvae. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 29: 113-120.

Enquist, M. 1985. Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Animal Behavior*, 33: 1152-1161.

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

Fenderson, O.C. and M.R. Carpenter. 1971. Effects of crowding on the behaviour of juvenile hatchery and wild landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Animal Behavior*, 19: 439-447.

Fleming, I.A. and P.H. Johansen 1984. Density and agonistic behaviour in young-of-the-year largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Canadian Journal of Zoology*, 62: 1454-1455.

Foster, W.A. and J.E. Treherne. 1981. Evidence for the dilution in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293: 466-467.

Frank, D. and A. Ribowski. 1989. Escalating fights for rank-order position between male swordtails (*Xiphophorus helleri*): effects of prior rank-order experience and information transfer. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 24:133-143.

Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: *Fish Physiology*. (Hoar, W.S. and D.J. Randall, eds.), pp. 1-98. Academic Press, London.

Gabor, C.R. and R.G. Jaeger. 1995. Resource quality affects the agonistic behaviour of territorial salamanders. *Animal Behavior*, 49:71-79.

González, J., C. Hernández, P. Marrero y E. Rapp. 1994. *Peces de Canarias. Guía submarina*. Fco. Lemus Editor. Sta. Cruz de Tenerife. 223 pp.

Gotceitas, V. and J-G.J. Godin. 1992. Effects of location of food delivery and social status on foraging-site selection by juvenile Atlantic salmon. *Environmental Biology of Fishes*, 35:291-300.

Grand, T.C. and J.W.A. Grant. 1994. Spatial predictability of food influence its monopolization and defence by juvenile convict cichlids. *Animal Behavior*, 47:91-100.

Grant, J.W.A. 1990. Aggressiveness and the foraging behaviour of young-of-the-year brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 47:915-920.

Grant, J.W.A. 1993. Whether or not to defend?. The influence of resource distribution. *Marine Behaviour and Physiology*, 23:137-153.

Grant, J.W.A. and D.L. Kramer. 1992. Temporal clumping of food arrival reduces its monopolization and defence by zebrafish, *Brachydanio rerio*. *Animal Behavior*, 44, 101-110.

Gribbin, S.D. and D.J. Thompson. 1991. The effects of size and residency on territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrhosom nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behavior*, 41: 689-695.

Grist, E.P.M. 1999. The influence of spatio-temporal neighbourhood on plant competition for light and space. *Ecological Modelling*, 121(1):63-78.

Groebel, J. and R.A. Hinde. 1989. *Aggression and war*. Cambridge University Press, Cambridge.

Guthrie, D.M. 1986. Role of vision in fish behaviour. In: *The Behaviour of Teleost Fishes* (Pitcher, T.J., ed.), pp. 75-113. The Johns Hopkins University Press.

Hamilton, W.D. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295-311.

Hannes R-P., D. Franck and F. Liemann. 1984. Effects of rank order fights on whole body and blood concentrations of androgens and corticosteroids in the male swordtail (*Xiphophorus helleri*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 65:53-65.

Hecht, T. and W. Uys. 1997. Effect of density on the feeding and aggressive behaviour in juvenile African catfish, *Clarias gariepinus*. *South African Journal of Science*, vol. 93, 11-12: 537-541.

Heiligenberg, W. and U. Kramer. 1972. Aggressiveness as a function of external stimulation. *Journal of Comparative Physiology*, 77:332-340.

Helfman, G.S., 1986. Fish behaviour by day, night and twilight. In: *The Behaviour of Teleost Fishes* (Pitcher, T.J., ed.), pp. 366-387. The Johns Hopkins University Press.

Herskin, J. and J.F. Steffensen. 1998. Energy saving in sea bass swimming in a school: measurements of tails beat frequency and oxygen consumption at different swimming speeds. *Journal of Fish Biology*, 53: 366-376.

Hogstad, O. 1987. Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. *Ibis*, 129: 1-9.

Huntingford, F. 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behavior*, 24:245-260.

Huntingford, F. 1984. *The Study of Animal Behaviour*. Londres, Chapman and Hall.

Huntingford, F. and A. Turner. 1987. *Animal conflict*. Chapman and Hall, London.

Huntingford, F.A., N.B. Metcalfe, S.E. Thorpe, W.D. Graham and C.E. Adams. 1990. Social dominance and body size in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*, 36: 877-881.

Jakobsson, S., T. Radesater and T. Jarvi. 1979. On the fighting behaviour of *Nannacara anomala* (Pisces, Cichlidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 49:210-220.

Jakobsson, S., O. Brick and C. Kullberg. 1995. Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behavior*, 49:235-239.

Jobling, M. 1995. Feeding of charr in relation to aquaculture. In: *Proceeding of the third International Charr Symposium*, June 13-18 1994, Trondheim, Norway (Klemetsen, A., B. Jonsson & J.M. Elliott, eds.). *Nordic Journal of Freshwater Research*, 71:102-112.

Jones, G.P. 1983. Relationship between density and behaviour in juvenile *Pseudolabrus celidotus* (Pisces: Labridae). *Animal Behavior*, 31: 729-735.

Kaada, B. 1967. Brain mechanisms related to aggressive behaviour. *UCLA Forum in Med. Sci.*, 7:95-133. In: *Aggression and defense. Neural mechanisms and social*

pattern. (Clemente, C.D & D.B. Lindsley, eds.). Berkeley/Los Angeles (Univ. Calif. Press).

Kaiser, H., O. Weyl and T. Hecht. 1995a. Observations on agonistic behaviour of *Clarias gariepinus* larvae and juveniles under different densities and feeding frequencies in a controlled environment. *Journal of Applied Ichthyology*, 11: 25-36.

Kaiser, H., O. Weyl and T. Hecht. 1995b. The effect of stocking on growth, survival and agonistic behaviour of African catfish. *Aquaculture International*, 3: 217-225.

Karplus, I., M.Goren and D. Algom. 1982. A Preliminary Experimental Analysis of Predator Face Recognition by *Chromis caeruleus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 61: 149-156.

Keenleyside, M.H.A., 1979. *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*. Springer - Verlag, Berlín Heidelberg New York. 205 pp.

Keenleyside, M.H.A. and F.T. Yamamoto. 1962. Territorial behavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Behaviour*, 19: 139-169.

Krebs, J.R. 1982. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): Do residents always win?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11:185-194.

Krebs, J.R. and N.B. Davies.1993. *An Introduction to Behavioural Ecology*. 3rd. Edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 420 pp.

Leyhausen, P. 1965. The communal organization of solitary mammals. *Symposia of the Zoologica Society of London*, 14: 249-263.

Lima, S.L. and L.M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.

Lorenz, K.Z. 1966. *On aggression*. Methuen, London.

Lowe-McConnell, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press. 369 pp.

Lutnesky, M.M.F. and J.P. Szypper. 1991. The influence of spatial food distribution on agonistic behavior in juvenile mahimahi, *Coryphaena hippurus*. *Journal of Applied Ichthyology*, 7(4):253-256.

Lythgoe, J.N. 1979. *The ecology of vision*. Clarendon Press, Oxford.

Magnuson, J.J. 1962. An analysis of aggressive behaviour, growth and competition for food and space in medaka (*Oryzias latipes* (Pisces, Cyprinodontidae)). *Canadian Journal of Zoology*, 40:214-234.

Magurran, A.E. 1984. *Gregarious goldfish*. *New Scientist*, 9 Aug. 1984: 32-33.

Magurran, A.E. 1990. The adaptive significance of schooling as an anti-predator defence in fish. *Annales Zoologicae Fennici*, 27, p. 51- 66.

Manning, A. and M.S. Dawkins. 1992. *An introduction to Animal Behaviour*. 4th Edition. Cambridge University Press. 196 pp.

Maynard-Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflict. *Journal of Theoretical Biology*, 47:209-221.

Maynard-Smith, J. 1976. Evolution and the theory of games. *American Scientist*, 64:41-45.

Maynard-Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge: Cambridge University Press.

Maynard-Smith, J. and G.A. Parker. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behavior*, 24:159-175

McFarland, D. 1993. *Animal Behaviour: psychobiology, ethology, and evolution*. 2nd. ed. Singapore: Longman Scientific & Technical.

McKaye, K.R. and T. Kocher. 1983. Head-ramming Behaviour by Three Species of Paedophagous Cichlids. *Animal Behavior*, 31: 206-210.

Metcalf, N.B. and J.E. Thorpe. 1992. Early predictors of life-history events: the link between first feeding date, dominance and seaward migration in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.. *Journal of Fish Biology*, 41 (Supplement B):93-99.

Metcalf, N.B., F.A. Huntingford, W.D. Graham and J.E. Thorpe. 1989. Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon. *Proceeding of the Royal Society of London, Series B, Biological Science*, 236:7-19.

Metcalf, N.B., A.C. Taylor and J.E. Thorpe. 1995. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behavior*, 49:431-436

Metcalf, N.B., P.J. Wright and J.E. Thorpe. 1992. Relationships between social status, otolith size at first feeding and subsequent growth in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Animal Ecology*, 61:585-589.

Miklósi, A, J. Haller and V. Csányi. 1995. The influence of opponent-related and outcome-related memory on repeated aggressive encounters in the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Biological Bulletin*, 188:83-88.

Miller, N.E. 1941. The frustration-aggression hypothesis. *Psychological Review*, 48:337-342.

Milinski, M. 1993. Predation risk and feeding behaviour. In: *Behaviour of teleost fishes*, 2nd. ed. (Pitcher, T.J., ed.). Chapman & Hall, Fish and Fisheries Series 7. London. 285-306.

Monaghan, P. and N.B. Metcalfe. 1985. Group foraging in wild brown hares: effects of resource distribution and social status. *Animal Behavior*, 33:993-999.

Morris, M.R., L. Gass and M.J. Ryan. 1995. Assessment and individual recognition of opponents in the pygmy swordtails *Xiphophorus nigrensis* and *X.multilineatus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 37: 303-310.

Moss, R., P. Rothery and I.B. Trenholm. 1985. The inheritance of social dominance rank in Red Grouse (*Lagopus lagopus scoticus*). *Aggressive Behavior*, 11: 253-259.

Neill, S.R.StJ. and M. Cullen. 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopod and fish predators. *Journal of Zoology, London*, 172: 549-569.

Nelissen, M. 1985. Structure of the dominance hierarchy and dominance determining "group factors" in *Melanochromis auratus* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour*, 94:85-107.

Nice, M.M. 1941. The role of territory in bird life. *The American Midland Naturalist*, 26: 441-487.

Nikolsky, G.V., 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic Press, London. 352 pp.

Parker, F.R. 1973. Reduced metabolic rate in fishes as a result of induced schooling. *Transactions of the American Fisheries Society*, 102:125-131.

Parker, G.A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 47:223-243.

Petrauskene L, M.Z. Vosilene, N.E. Lebedeva and T.V. Golovkina. 1997. Behavioural peculiarities of the trout *Salmo mykiss* during formation of social hierarchy. *Bopt.-Ikhyiol.*, 37(1):17-132.

Pitcher, T.J. and K. Parrish. 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: *Behaviour of teleost fishes* 2nd. ed. (Pitcher, T.J., ed.). Chapman & Hall, Fish and fisheries Series 7. London. 363-439.

Potts, G.W. 1990. Crepuscular behaviour of marine fishes. In: *Light and Life in the Sea*. (Herring, P.J., A.K. Campbell, M. Whitfield & L. Maddock, eds.), pp. 221-227. Cambridge University Press.

Pulliam, H.R. and G.C. Millikan. 1982. Social organisation in the non-reproductive season. In: *Avian Biology, Vol. VI* (Farmer, D.L., J.R. King & K.C. Prakes, eds.), pp.169-197. New York: Academic Press.

Pulliam, H.R. and T. Caraco. 1984. Living in groups: is there an optimal group size?. In: *Behavioural ecology: an evolutionary approach* (Drebs, J.R. and N. B. Davies, eds.), Blackwell Scient. Publs. Oxford.

Queró, J.C., J.C. Hureau, C. Karrer, A. Post. and L. Saldanha. 1990. *Check-list of the fishes of the eastern tropical Atlantic*. Clófeta Vol. II. UNESCO, SEI and JNICT Portugal.

Rand, A.S. and W.M. Rand. 1978. Display and dispute settlement in nesting iguanas. In: *Behaviour and neurology of lizards*. (Greenberg, N & P.O. Maclean, eds.). pp. 245-252. National Institute of Mental Health, Rockville, M.D.

Ridley, M. 1995. *Animal Behavior*. Second Edition. Blackwell Scientific Publications.

Riechert, S. 1984. Games spiders play III Cues underlying context-associated changes in agonistic behaviour. *Animal Behavior*, 32:1-15.



Roberts, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increase. *Animal Behavior*, 51:1077-1086.

Robertson D.R., H.P.A. Sweatman, G.A. Fletcher and M.G.Cleland. 1976. Schooling as a means of circumventing the territoriality og competitors. *Ecology*, 57: 1208-1220.

Rohwer, S. and F.C. Rohwer. 1978. Status signalling in Harris sparrows: experimental deceptions achieved. *Animal Behavior*, 26:1012-1022.

Ross, R.M., T.W.H. Backman and K.E. Limburg. 1992. Group-size-mediated metabolic rate reduction in American shad. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121(3): 317-323.

Rowell, T.E. 1974. The concept of social dominance. *Behav. Biol.*, 11:131-54.

Rubenstein, D.I. 1981. Population density, resource patterning and territoriality in the everglades pygmy sunfish. *Animal Behavior*, 29: 155-172.

Ruzzante, D.E. and R.W. Doyle. 1993. Evolution of social behavior in a resource-rich, structured environment: Selection experiments with medaka (*Oryzias latipes*). *Evolution*, 47(2):456-470.

Ryer, C.H. and B.L. Olla. 1991. Agonistic behaviour in a schooling fish: form, function and ontogeny. *Environmental Biology of Fishes*, 31:355-363.

Ryer, C.H. and B.L. Olla. 1995. The influence of food distribution upon the development of aggressive and competitive behaviour in juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Journal of Fish Biology*, 46:264-272.

Sakakura, Y. and K. Tsukamoto. 1997. Effects of water temperature and light intensity on aggressive behavior in the juvenile yellowtails. *Fisheries Science*, 63(1): 42-45.

- Sale, P.F. 1972. Effect of cover on agonistic behavior of a reef fish: a possible spacing mechanism. *Ecology*, 53: 753-758.
- Schjelderup-Ebbe, T. 1935. Social behaviour of bird. In: Murchison, C. (ed.), *Handbook of Social Psychology*, pp: 947-972. Clark University Press, Worcester, MA.
- Schubert, G. 1987. *A complete guide to fish diseases*. T.F.H. Publications, Inc.
- Scott, J.P. 1958. *Aggression*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Senar, J.C. 1990. Agonistic communication in social species: what is communicated?. *Behaviour*, 112: 270-283.
- Senar, J.C., J.L. Copete & N.B. Metcalfe. 1990. Dominance relationships between resident and transient wintering siskins. *Ornis Scandinavica*, 21:129-132.
- Sevenster, P. 1961. A causal analysis of displacement activity (fanning in *Gasterosteus aculeatus* L.). *Behaviour Suppl*, 9:1-170.
- Siegel, S. 1986. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. 2nd ed. México D.F.: Editorial Trillas.
- Sigurjónsdóttir, H. and G.A. Parker. 1981. Dung fly struggles: evidence for assessment strategy. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 8:219-230.
- Slater, P.J.B. 1985. *An introduction to Ethology*. Cambridge University Press, Cambridge. 196 pp.
- Spencer, D.F. and M. Rejmanok. 1989. Propagule type influences competition between two submerged aquatic macrophytes. *Oecologia*, 18(1):132-137.

- Stast Soft, INC. 1991. *CSS: Statistica*.
- Stewart, K.J. 1987. Inheritance of dominance rank. *Trends, Ecology and Evolution*, 2: 88-89.
- Syarifuddin, S. and D.L. Kramer. 1996. The effect of group size on space use and aggression at a concentrated food source in blue gouramis, *Trichogaster trichopterus* (Pisces: Belontiidae). *Environmental Biology of Fishes.*, 46: 289-296.
- Tinbergen, N. 1953. *Social Behaviour in Animals*. Chapman & Hall, London. 150 pp.
- Tinbergen, N. 1957. The functions of territory. *Bird Study*, 5: 14-27.
- Tobias, J. 1997. Asymmetric territorial contents in the European robin: the role of settlement cost. *Animal Behaviour*, 54:9-21.
- Tompa, F.S. 1962. Territorial Behavior. The main factor controlling a local song Sparrow population. *Auk*, 79: 687-697.
- Turner, G.F. 1994. The fighting tactics of male mouthbrooding cichlids: The effects of size and residency. *Animal Behavior*, 47:655-662.
- Turner, G.F. and F.A. Huntingford. 1986. A problem for game theory analysis: assessment and intention in male mouthbreeder contest. *Animal Behavior*, 34:961-970.
- Wagner, W.E.Jr. 1989. Fighting assessment and frequency alteration in Blanchard's cricket frog. *Behavioural Ecology Sociobiology*, 25:429-436.
- Warner, R.R. and S.G. Hoffman. 1980. Population density and the economics of territorial defense in a coral reef fish. *Ecology*, 61: 772-780.

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

Weihs, D. 1973. Hydromechanics and fish schooling. *Nature*, London, 241: 290-291.

Weihs, D. 1975. Some hydrodynamical aspects of fish schooling, In: *Symposium on swimming and flying in nature* (Wu, T.Y., C.J. Broklaw & C. Brennan, eds.). Plenum Press, New York, 703-718.

Wicklund, C.G, and M. Andersson. 1980. Nest predation selects for colonial breeding among fieldfares *Turdus pilaris*. *Ibis*, 122: 363-366.

Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Wilson, J.D. 1992a. A re-assessment of the significance of status signalling in wild populations of great tits (*Parus major*). *Animal Behavior*, 43:999-1009.

Wilson, J.D., 1992b. Correlates of agonistic display by great tits *Parus major*. *Behaviour*, 121: 168-214.

Wiltenmuth, E.B. 1996. Agonistic and sensory behaviour of the salamander *Ensatina eschscholtzii* during asymmetrical contests. *Animal Behavior*, 52:841-850.

Wilz, K.J. 1970. Causal and functional analysis of dorsal pricking and nest activity in the courtship of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behavior*, 18:115-124.

Wright, W.G. and A.L. Shanks. 1993. Previous experience determines territorial behaviour in an archaeogastropod limpet. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 166:217-229.

Wyman, R.L. and L. Hotaling. 1988. A test of the economic defendability of a resource and territoriality using young *Etroplus maculatus* and *Pelmatochromis subocellatus kribensis*. *Environmental Biology of Fishes*, 21:69-76.

Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. (Boyd O.A., ed.). London.

ANEXOS:

1.- Castro J.J. & C. Caballero. 1998. Dominance structure in small groups of juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot & Daget 1974). *Aggressive Behaviour*, 24:197-204.

2.- Caballero, C. & J.J. Castro. 1999. Effect of residence and size asymmetries upon the agonistic interactions between juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de La Paz, Bauchot and Daget, 1974). *Aggressive Behavior*, 25: 297-303.

Dominance Structure in Small Groups of Juvenile White-Seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot and Daget 1974)

José J. Castro* and Catalina Caballero

Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria,
Canary Islands, Spain

.....

Experiments were conducted to investigate the intraspecific aggressive interactions between juveniles of white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot and Daget 1974) in relation to dominance hierarchy in small groups. The agonistic interactions between juvenile white-seabream in small groups originated a peck-dominance hierarchy. The dominant (α -fish) generally interacted aggressively and most frequently with the subordinate that was next in line (β -fish) within the dominance hierarchy. This β -fish interacted aggressively more frequently with the γ -fish, and so on. Results demonstrated that fish do not attack subordinates at random. The level of subordination in small groups of juvenile white-seabream was related to body size.

Generally, the more aggressive fish manifest a higher growth rate. *Aggr. Behav.* 24: 197–204, 1998. © 1998 Wiley-Liss, Inc.

.....

Key words: agonistic behavior; *Diplodus sargus cadenati*; intraspecific competition; linear dominance hierarchy; Sparidae

INTRODUCTION

Social organization in fish groups has been sparsely studied, with most experiments on the topic only involving pairs of fish and the dominance factors in this type of relationship. Hierarchy structures can vary from linear (an α -animal dominates all group members, a β -animal dominates all group members except α , and so on until the ω -animal, which is subordinate to all group members) at one extreme, to the other extreme where one group member dominates all other group members, which are equal in rank (despotism). Findings indicate that many rank orders in fairly small

*Correspondence to: José J. Castro, Departamento de Biología, Univ. de Las Palmas de Gran Canaria, Apdo. 550, Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands, Spain. E-mail: JOSEJUAN.CASTRO@BIOLOGIA.ULPGC.ES

Received 27 March 1997; Accepted 20 May 1997

groups (usually with a sparse number of individuals) of animals are linear [Andries and Nelissen, 1990].

The process of individual recognition and learning plays an important role in the establishment of linear dominance hierarchy in small groups of fish because the dominant fish is able to differentiate and rank subordinate fish into different categories based on previous encounters among individuals [Drickamer et al., 1996]. In the case of resource defense, conspecifics manifest differences in fighting ability, and, thus, the energy invested by the owner specimens to keep all the competitors at bay from the resource will not be equally distributed (i.e., either the degree of agonistic interactions with each competitor or the duration of the contests).

Inside the group, the fish establishes priorities with respect to which conspecific is to be the first from which to defend its food and with most intensity. We expect that the dominant specimens will invest more energy (measured as the proportion of agonistic interactions) in defending their resource from the conspecifics which may possess greater ability to contend for the resource and will attack these more frequently and with greater intensity [Maynard-Smith, 1982; Senar, 1990]. As a consequence of the differences in ability to exploit the resource and size [Enquist et al., 1987], aggressiveness [Huntingford et al., 1990], and/or standard metabolic rate [Metcalf et al., 1995] as possible indicators together with the differentials in aggressive behavior, dominance hierarchies are established [Milinski, 1984; Drickamer et al., 1996].

The aim of this study is to test the assumption that most agonistic interactions are directed at the conspecific with the most competitive abilities (but of lower hierarchical rank) and to measure the consequence that this has on the growth rate of each component of the group. White-seabream were selected for this study since juveniles of this species naturally form small groups of 10 to 30 individuals.

METHODS

Twenty-four juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati*) of the same shoal were collected from a pool in the north coast of the island of Gran Canaria, Spain (28°10' N, 15°40' W) in July 1995. The fish were transported to the laboratory and housed in groups of 4 individuals in six 90 litre aquariums with recirculating seawater at 20–22°C, for 1 month (the aquariums were lettered from A to F). Fish were measured and weighed individually at the beginning and end of the trial and then returned to their natural environment ($\bar{L}_{10} = 3.37$; SD = 0.74 cm and $W_{10} = 0.60$; SD = 0.38 g at the beginning of the experiment, and $\bar{L}_{11} = 3.96$; SD = 0.70 cm and $W_{11} = 1.05$; SD = 0.53 g at the end). Each tank had 3 opaque sides and a glass front used for observation.

The fish were fed fast-sinking pelletized food once a day delivered always at the same location via a plastic tube.

The fish were originally identified by a random code number which bore no relation to the rank number later bestowed upon them. All fish could be recognized by their natural body marks (e.g., the size and shape of the saddle-like dark blotch on the caudal peduncle). We allowed a dominant-subordinate relationship to be established between 4 juvenile fish and monitored the number of agonistic interactions (nips, chases, and lateral displays) between each fish during 3 periods of 20 min each day.

Statistical data analysis was carried out to establish differences in the number of aggressive interactions between fish. The Kruskal-Wallis ANOVA and Friedman ANOVA

tests (nonparametric statistical methods) were used. In order to establish differential aggression (non-random aggression), we analyzed 24 data files, 1 per fish, pertaining to the number of aggressive acts, expected and observed, of each fish toward its 3 corresponding conspecifics over the whole period using the nonparametric observed vs. expected chi-square test.

RESULTS

There were no differences in the length and weight of fish over the 6 aquariums (Kruskal-Wallis ANOVA, $P = 0.80$ at the beginning and $P = 0.83$ at the end of the trial).

The α -fish in each aquarium was identified as the individual which initiated and subsequently (after winning) displaced the other fish in most social interaction events (e.g., lateral displays, chases, etc.). The α -fish attempted to defend their feeding places and generally expelled conspecifics. Subordinate fish (β , γ , and ω) were defined as those that normally were attacked and displaced by the dominant (α -fish) and/or other subordinates. The α -fish were always larger than subordinates.

The α -fish generally directed the largest number of aggressive acts at the β -fish (Friedman ANOVA, $P = 0.001$) [Siegel, 1986] which was usually the second largest fish in each aquarium (Table I). The attacks of α -fish on β -fish did not appear to be made by chance (observed vs. expected chi-square, $P = 0.001$) [Siegel, 1986]. The attacks of β -fish were mainly on the γ -fish, which followed them in size (Friedman ANOVA, $P = 0.0016$) (Table II). The attacks carried out by the γ -fish were mainly directed at the smallest fish (ω -fish) (Friedman ANOVA, $P = 0.001$) (Table III). Although these ω -fish were the least aggressive specimens in all the aquariums, their few aggressive incursions were mainly directed at the γ -fish, which were nearest in size (Friedman ANOVA, $P = 0.001$) (Table IV).

In aquarium E, the second fish in size was sick during part of the experiment due to a skin infection produced by *Oodinium* sp. [Schubert, 1987], and during this period the attacks of the α -fish on this individual were less frequent and were mainly directed at the specimens which were closest in size (Friedman ANOVA, $P < 0.014$). After treating the aquarium with copper sulphate, the sick fish recovered its vitality and social status and consequently received a large number of aggressive interactions with the α -fish. From then on (the last week of the experiment), there were no significant differences between the number of attacks received by both subordinates from the α -fish (Friedman ANOVA, $P < 0.09$).

The weight increase experienced by each fish at the end of the experiment showed a

TABLE I. Percentage of Aggressive Interactions Initiated by the α -Fish Toward Other Fish in Each Aquarium

Aquarium	Conspecific			N
	β	γ	ω	
A	49.82	39.12	11.06	823
B	43.79	31.99	24.22	822
C	57.88	25.12	17.00	1,047
D	64.22	20.51	15.27	1,146
E	35.51	48.21	16.28	1,118
F	84.30	10.21	5.49	911

TABLE II. Percentage of Aggressive Interactions Initiated by the β -Fish Toward Other Fish in Each Aquarium

Aquarium	Conspecific			N
	α	γ	ω	
A	19.33	66.39	14.28	119
B	1.84	79.75	34.97	489
C	5.61	80.14	14.18	141
D	4.06	50.40	45.53	123
E	0.97	57.28	41.75	206
F	3.49	73.72	22.79	860

significant correlation ($F = 12.367$; $P = 0.002$) to the number of aggressive interactions initiated by them ($R = 0.5999$), indicating, with few exceptions, that more aggressive fish grow faster (Fig. 1).

DISCUSSION

Generally, in a group of animals with a dominance structure [Senar et al., 1990; Wilson, 1992], not all the opponents are equal and they do not have the same submissive status [Tinbergen, 1965; Nelissen, 1985; Andries and Nelissen, 1990; Carranza, 1994; Ridley, 1995]. This makes it necessary for the dominant individual to be more aggressive in order to reinforce its supremacy on the subordinate conspecific which is next in line within the dominance hierarchy.

From our results, we can deduce that the dominant juvenile white-seabream carry out aggressive attacks selectively on fish whose subordination level is immediately inferior to their own. Attacks are more frequently directed at the following individual in the hierarchical order, establishing a peck-dominance hierarchy. In peck-dominance hierarchies, the majority of agonistic acts range from dominant (highest) to subordinate [Tinbergen, 1965; Drickamer et al., 1996]. We could perhaps conclude that the observed results of differential aggression reflect variation in the opponents' willingness to challenge others. That is to say, the "boldest" subordinate would always be expected to challenge the dominant fish more than the other subordinates. Thus, this trend would be an automatic outcome of variation in willingness to take risks. We could also deduce that once the dominant fish relinquished the resource (because it was satiated) to the second fish in line, the entire process would begin again with the "boldest" of the remaining subordinates challenging the third fish in line more than the others (and so on).

TABLE III. Percentage of Aggressive Interactions Initiated by the γ -Fish Toward Other Fish in Each Aquarium

Aquarium	Conspecific			N
	α	β	ω	
A	2.38	17.69	79.93	294
B	0.70	4.53	94.77	287
C	0.00	1.22	98.78	82
D	5.68	22.16	72.16	176
E	0.31	2.46	97.23	325
F	0.65	0.44	98.91	458

TABLE IV. Percentage of Aggressive Interactions Initiated by the ω -Fish Toward Other Fish in Each Aquarium

Aquarium	Conspecific			N
	α	β	ω	
A	0.00	0.00	100.00	4
B	1.23	12.34	86.42	81
C	0.00	0.00	100.00	2
D	0.00	7.69	92.30	52
E	0.00	35.71	64.28	14
F	25.00	8.30	66.66	12

However, this latter explanation is highly unsatisfactory because the dominant white-seabream normally attacked the fish second in line even when they were quiet and relatively distant (at the other extreme of the aquarium) and even when there was no resource to defend (e.g., before feeding or when food had been totally depleted 1 to 2 hr previous). Nevertheless, the highest proportions (51.7%; SD = 8.01) of aggressive interaction measured during the trial were initiated during feeding. The fish second in line manifest a similar pattern of attack to the third in line even when they had no possibility of access to food.

Dominant white-seabream also interact aggressively with individuals of a much lower hierarchical order and sometimes aggressions on the lower order individuals by the higher range specimens, although such cases are less frequent.

Although agonistic behavior in groups may include aggressions from any individual and in any direction (however, they are less frequent from lower order to higher order), the linear hierarchy presents a higher predictability with respect to the outcome of future competitive interaction [Rowell, 1974]. This dominance hierarchy allows energy saving [McFarland, 1993] in combats where there was a high probability of losing to all the members of the group [Andries and Nelissen, 1990]. As the dominant individual may save energy in intermediate fights, it submits the subordinate fish of highest range and hence indirectly dominates all the remaining individuals. In the same way, the ascending attacks, although furtive, represent a possibility of ascending in status if they are successful [Senar et al., 1990; Wilson, 1992].

Being the dominant fish has costs and benefits [Gotceitas and Godin, 1992; Hannes et al., 1984; Jakobsson et al., 1995; Metcalfe et al., 1989; Ryer and Olla, 1995]. In accordance with the observations of Grant [1990], Metcalfe and Thorpe [1992], and Metcalfe et al. [1992] in salmonid species, more aggressive fish grow faster (and this could be said of individuals C1, E1, and B1 in Fig. 1). However, in some environments (i.e., under high levels of agonistic interactions and competition for food [Ryer and Olla, 1995]), the energy spent keeping opponents at bay may weigh more than the benefits acquired due to previous and prior access to food (see individuals A1, D1, and C1 in Fig. 1). Usually larger fish initiate aggressive encounters (except when the smaller individual is the owner of the territory and the larger is an intruder) and are more likely to win in a shorter fight, but as pointed out by Miklósi et al. [1995], similarity in size will increase the duration of a contest (increasing the energetic cost).

Moderately aggressive fish may have advantages in some circumstances (see individuals A3 and F3 in Fig. 1 and Table V). The continuing fight between opponents of similar abilities (i.e., dominant and subordinate of the highest range) in order to rein-

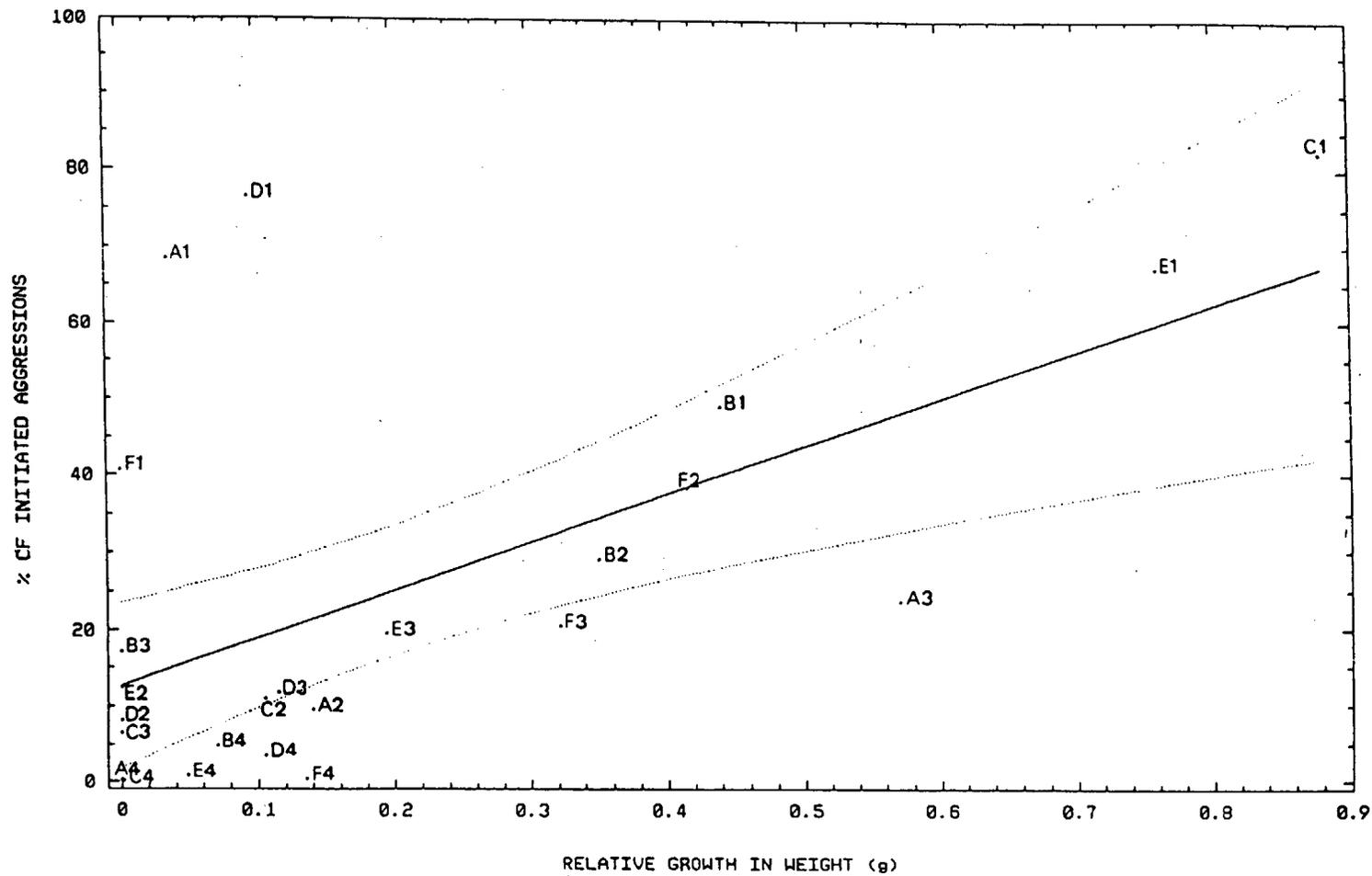


Fig. 1. Relative growth in weight of individual fish in relation to the percentage of their initiated aggressive interactions in each aquarium (% of Initiated Aggressions = $12.73127 + 61.99825 \cdot \text{Relative Growth in Weight}$; $R = 0.5999$). Each fish is represented by a capital letter indicating the aquarium (A-F) and a number indicating the fish hierarchical range (1 = α -fish, 2 = β -fish, 3 = γ -fish, 4 = ω -fish).

TABLE V. Percentage of Aggressive Interactions Initiated by Each Fish in Each Aquarium During the Trial

Conspecific	Aquarium					
	A	B	C	D	E	F
α	68.37	48.96	82.31	76.55	67.27	40.65
β	9.60	29.12	11.08	8.22	12.39	38.37
γ	23.71	17.09	6.45	11.76	19.54	20.44
ω	0.32	4.82	0.16	3.47	0.84	0.53
N	1,240	1,679	1,272	1,497	1,663	2,241

force the hierarchy may favor lesser-able individuals with effective strategies evolved to avoid attacks or to pass by unassailed the fish of higher ranges. Therefore, the social environment will determine which strategy will be most effective and profitable.

ACKNOWLEDGMENTS

Our thanks to Dr. Vicente Hernández, Mr. J.A. Santiago, and Mrs. A. Santana Ortega for their help in housing fish and collecting data.

REFERENCES

- Andries S, Nelissen MHJ (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.
- Carranza J (1994): "Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento." Cáceres: Universidad de Extremadura.
- Drickamer LC, Vessey SH, Meikle D (1996): "Animal Behaviour." 4th ed. Dubuque, IA: Wm. C. Brown Publishers.
- Enquist M, Lungberg T, Zandor A (1987): Visual assessment of fighting ability in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behavior* 35(4): 1262-1263.
- Grant JWA (1990): Aggressiveness and the foraging behaviour of young-of-the-year brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47:915-920.
- Gotceitas V, Godin J-GJ (1992): Effects of location of food delivery and social status on foraging-site selection by juvenile Atlantic salmon. *Environmental Biology of Fishes* 35:291-300.
- Hannes R-P, Franck D, Liemann F (1984): Effects of rank order fights on whole body and blood concentrations of androgens and corticosteroids in the male swordtail (*Xiphophorus helleri*). *Z. Tierpsychol.* 65:53-65.
- Huntingford FA, Metcalfe NB, Thorpe SE, Graham WD, Adams CE (1990): Social dominance and body size in Atlantic salmon parr, *Salmo salar*. L. *Journal of Fish Biology* 36:877-881.
- Jakobsson S, Brick O, Kullberg C (1995): Escalated fighting behaviour incurs increased predation risk. *Animal Behavior* 49:235-239.
- Maynard-Smith J (1982): "Evolution and the Theory of Games." Cambridge, MA: Cambridge University Press.
- McFarland D (1993): "Animal Behaviour: Psychology, Ethology, and Evolution." 2nd. ed. Singapore: Longman Scientific & Technical.
- Metcalfe NB, Thorpe JE (1992): Early predictors of life-history events: The link between first feeding date, dominance and seaward migration in Atlantic salmon, *Salmo salar*. L. *Journal of Fish Biology* 41(Supplement B):93-99.
- Metcalfe NB, Huntingford FA, Graham WD, Thorpe JE (1989). Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon. *Proceedings of the Royal Society of London B* 236:7-19.
- Metcalfe NB, Wright PJ, Thorpe JE (1992): Relationships between social status, otolith size at first feeding and subsequent growth in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Animal Ecology* 61:585-589.
- Metcalfe NB, Taylor AC, Thorpe JE (1995): Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behavior* 49:431-436.
- Milinski M (1984): Competitive resource sharing: An experimental test of learning rule of EESs. *Animal Behavior* 32:233-242.

- Miklósi A, Haller J, Csányi V (1995): The influence of opponent-related and outcome-related memory on repeated aggressive encounters in the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Biological Bulletin* 188:83–88.
- Nelissen M (1985): Structure of the dominance hierarchy and dominance determining "group factors" in *Melanochromis auratus* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour* 94:85–107.
- Ridley M (1995): "Animal Behaviour". 2nd ed. Boston: Blackwell Scientific Publications.
- Rowell TE (1974): The concept of social dominance. *Behavioral Biology* 11:131–154.
- Ryer CH, Olla BL (1995): The influence of food distribution upon the development of aggressive and competitive behaviour in juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Journal of Fish Biology* 46:264–272.
- Schubert G (1987): "A Complete-Guide to Fish Diseases." New Jersey: T.F.H. Publications, Inc.
- Senar JC (1990): Agonistic communication in social species: What is communicated? *Behaviour* 112:270–283.
- Senar JC, Copete JL, NB Metcalfe (1990): Dominance relationships between resident and transient wintering sisking. *Ornis Scandinavica* 21:129–132.
- Siegel S (1986): "Estadística No Paramétrica Aplicada a las Ciencias de la Conducta." 2nd ed. México D.F.: Editorial Trillas.
- Tinbergen N (1965): "Social Behaviour in Animals, with Special References to Vertebrates." 3rd ed. London: Chapman & Hall.
- Wilson JD (1992): A re-assessment of the significance of status signalling in wild populations of great tits (*Parus major*). *Animal Behavior* 43:999–1009.

Effect of Residence and Size Asymmetries Upon the Agonistic Interactions Between Juvenile White-Seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot and Daget, 1974)

Catalina Caballero and José J. Castro*

Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands, Spain

.....

The behavioural patterns of juvenile white-seabream suggest that asymmetry in residence is an important factor governing the outcome of contest between individuals of this species. Asymmetries due to resident status had strong effects on agonistic behaviour, with asymmetries in body sizes producing weaker effects. Resident fish won all the combats against intruders of lower or similar length. However, when the intruder was larger than the residents (higher than 5% in length and 20% in weight), the percentage of combats won by the residents decreased to 85.7%. There was a significant correlation between fight intensity and size asymmetry in favour of the resident fish. The resident fish was more aggressive and persistent in attacks, and contests were more intense when the size of the intruder was greater. During agonistic interactions, the frontal attacks and lateral displays were more frequent when the intruders were similar or larger than residents. Attacks to the flanks and chases were more frequent in pairs where the intruders were smaller. *Aggr. Behav.* 25:297–303, 1999. © 1999 Wiley-Liss, Inc.

.....

Key words: *Diplodus sargus cadenati*; sparidae; agonistic territorial behaviour; asymmetrical contest; prior residency effect

INTRODUCTION

Maynard-Smith [1976] added a conditional strategy to the Hawks-Doves model called “bourgeois” to deal with the case where one individual already owns the resource or occupies the area, which leads to home-field advantage. These individuals play a hawk

*Correspondence to: José J. Castro, Departamento de Biología, Universidad de las Palmas de Gran Canaria, Apdo. 550, Las Palmas de Gran Canaria, Canary Islands, Spain. E-mail: JOSEJUAN.CASTRO@BIOLOGIA.ULPGC.ES

Received 7 November 1997; amended version accepted 29 April 1998.

strategy if they are on home ground (or already own the resource in dispute) but act like a dove if they are in someone else's territory. Assuming that there are no other asymmetries, *bourgeois* turns out to be a purely evolutionary stable strategy. The model of the "war of attrition" [Maynard-Smith, 1974] predicts that fights will be longest when individuals are of similar size (or weight) and also when the resource is of greatest value to the resident. Residence may be considered to be a kind of payoff asymmetry when individuals differ in the net gain or loss from escalating contests [Maynard-Smith and Parker, 1976].

The observation that owners tend to win contests vs. intruders does not mean that the *bourgeois* strategy is being adopted. According to Krebs and Davies [1993], owners may win for at least three reasons: (1) they are better fighters, (2) owners value the resource more than intruders (i.e., they know the feeding value of the resource), and (3) arbitrary asymmetry of ownership settles the contest. Krebs's [1982] and Tobias's [1997] data on great tits and European robins, respectively, support the second reason.

Several studies on asymmetries in fighting abilities and information with respect to resource value have been carried out. Riechert [1984], working with the females of funnel-web spiders, found that residence was usually unimportant in determining the outcome of the contest and that competitors estimated their relative weights early on in the contest. Subsequent behaviour depended on the results of this assessment. If a spider had a large weight advantage, it immediately escalated the fight, whereas the smaller spider, even when it was resident, tended to retreat. If they were the same size, then the resident won. Similar results were obtained in bowl and doily spiders [Austad, 1982, 1983], water mites [Edwards and Dimock, 1991], dungflies [Sigurjónsdóttir and Parker, 1981], prawns [Evan and Shehadi-Moacdieh, 1988], red swamp crayfish [Figler et al., 1995], and swordtail fish [Beaugrand and Beaugrand, 1991]. On the contrary, asymmetries due to resident status had strong effects on agonistic behaviour of flies [Englund and Otto, 1991; Gribbin and Thompson, 1991], fiddler crabs [Jennions and Blackwell, 1996], cichlid fish [Turner, 1994], salamanders [Smith and Pough, 1994; Wiltenmuth, 1996], gulls [Pierotti and Annett, 1994], and elephant seals [Haley, 1994], being asymmetries in body size of weaker effects.

Size asymmetries can outweigh residence advantages [Beaugrand et al., 1996; Figler et al., 1995; Turner, 1994; Wagner, 1989; Wazlavsek and Figler, 1989]. The effects of body size on behaviour may occur at two levels: First, disposition to fight—larger individuals may possess greater vigour, agility, or energy reserves that can be used in aggressive acts (in the case of fish, body size [Enquist et al., 1987], ferocity [Huntingford et al., 1990], and/or standard metabolic rate [Metcalf et al., 1995] indicate the resource holding potential or fighting ability of an individual). Second, differences in size between contenders may affect their behavioural interactions [Wiltenmuth, 1996]. Individuals of similar size are expected to interact more frequently or with greater intensity than individuals differing in size [Enquist et al., 1987; Evan and Shehadi-Moacdieh, 1988; Leimar and Enquist, 1984; Parker, 1974].

The aim of this study was to examine the effects of asymmetries in residence and body size on agonistic behaviour of juvenile white-seabream. We tested the importance of residence and relative size in determining the outcome in contest between two fish (the resident and an intruder). The hypothesis to check was that residence has stronger effects in determining the outcome of the contest between fish than the differences in their relative size whenever differences in size were under 20%.

White-seabream were selected for this study since juvenile of this coastal and schooling species inhabit rocky bottoms, and sometimes they shelter in cracks where they behave much the same as territorial species. The results obtained could be of potential application in the aquaculture industry of sparids.

METHODS

Juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati*) were collected from tide pools along the north coast of the island of Gran Canaria, Spain (28°10' N, 15°40' W) in July, 1996. Fish were transported to the laboratory and housed in a 180-litre aquarium with recirculating seawater at 20–24°C for 1 month. Twelve of them were selected by chance and individually housed in 90-litre aquaria. All fish were measured at the beginning of the experiment and returned to the wild at the end of it. Each tank had three opaque sides and a glass front used for observation. The bottom of each tank was covered with gravel.

Fish were fed fast-sinking pelletised food dispersed over the water surface several times a day. However, in the aquaria containing isolated fish, food was delivered always at the same location through a plastic pipe.

Isolated fish were identified by their natural body marks (e.g., the size and shape of the saddle-like dark blotch on the caudal peduncle). During a week, we allowed isolated fish to become accustomed to the characteristics of their aquarium (location of the feeding places, refuges, etc.) and to establish a territory (in accordance with Drickamer et al. [1996], the territory was an area aggressively defended by the fish against other individuals). We call them "resident fish."

After this, we confronted these fish with an intruder, but only one per trial. Immediately prior to behavioural interactions, we disturbed the resident to equalize possible effects of handling on behaviour of introduced fish. We monitored the aggressive interaction between them, the type of agonistic interaction (chases, attacks, and lateral displays), and which fish won or lost the bouts after 10 min of exposure. Each resident fish was confronted with 10 or 11 intruders of different sizes, with a lapse of time of over half an hour between each intruder. No re-used fish ever met an opponent that it had previously encountered in testing.

We considered that contender fish were similar in size when length differences were equal to or lower than 5% [Wazlavsek and Figler, 1989], which is the equivalent to under 20% difference in weight. Enquist et al. [1987] found that when the weight of the smaller fish was over 50% that of the larger specimen, the former never gave up during a combat.

After agonistic interactions, we identified the winning fish because it always kept the dorsal fin unfolded while the loser fled and always kept its dorsal fin folded.

We categorized the fight intensity of the first aggressive interaction between fish using a qualitative scale, from higher to lower intensity: (1) frontal attack (the fish hits its opponent on the head, normally close to the eyes); (2) lateral display (both fish swam in circles around each other with the dorsal fins extended, shaking their bodies, and sometimes nipping each other on the flanks during several seconds (over 10 sec); (3) attack (the fish hits its opponent on any part of the body except on the head, normally on the flanks; this aggressive interaction is short, over 1 sec); and (4) chase (without body contact). This categorization was based

on our experience from previous studies using this species [Castro and Caballero, 1998; Castro and Santiago, 1998].

The statistical analysis of data was conducted to find any relationship existing between the differences in sizes of combatant fish and the proportion of resident winners. The null hypothesis (H_0) was that larger fish, independent of their residence status, always wins. Results were evaluated using separated Fisher Exact Probability Tests [Siegel, 1986] as already carried out by Wazlavek and Figler [1989].

RESULTS

The range in length of fish used during the trial was 3.4–5.7 cm ($\bar{x} = 4.53$, $SD = 0.63$ cm). Of the 125 bouts between resident and intruder fish, no interactions between them were observed in 12 cases (no agonistic behaviour occurred within 10 min after initiation of the trial). The resident won in 110 of the 113 interactions involving a fight. There were 66 bouts where the resident was larger than the intruder (the size differences were higher than 5%), of which 3 produced no interaction and 63 were won by the resident fish. Thirty-one bouts were carried out between fish of similar size (the size differences were equal to or lower than 5%), of which 2 were without interaction and 29 were won by the residents. In the 28 bouts where the resident fish were smaller than intruders (the size differences were between 5% and 21%), 7 produced no interaction, 18 were won by the resident, and 3 were won by the intruder fish. All the interactions were always initiated by the resident fish.

The H_0 tested was accepted only when the residents were the larger fish because they won 100% of the combats. However, it was not accepted when the intruder fish were larger than the residents because they only won 14.3% of the combats. When both the intruder and resident fish were of similar size, the H_0 tested was that the probability of either winning the fight would be equal (statistically not significant). However, in this case, the probability that the resident fish would win was statistically significant ($P < 0.05$). In fact the residents always won.

There was a significant correlation between fight intensity and size asymmetry (Pearson's correlation $r = 0.2961$; $P < 0.0001$) in favour of the resident fish. During agonistic interactions, the frontal attacks were more frequent when pairs were composed of a resident and a larger intruder (Table I). Lateral displays were less frequent in combats between pairs where the intruder was smaller than when they were larger or of similar size to the resident. In the same way, attacks to the flanks and chases were more frequent in pairs where the intruder was smaller.

TABLE I. Percentage of the Different Types of Agonistic Interactions Between Pairs of Juvenile White-Seabream in Relation to the Size of Contenders

	Resident < intruder	Resident = intruder	Resident > intruder
Number of bouts	28.0	31.0	66.0
Frontal attack	18.3	10.1	03.6
Lateral display	30.1	36.2	12.2
Attack	26.6	43.4	66.9
Chase	00.0	03.7	12.7
No interaction	25.0	06.5	04.5

DISCUSSION

Despite the scarce number of studies carried out on asymmetry due to resident status in marine fish, most studies of territoriality in animals have documented that winners in the competition for territories gain substantial foraging, survival, or other benefits that ought to translate into heightened reproductive success [Austad, 1982; Beaugrand and Beaugrand, 1991; Drickamer et al., 1996; Gabor and Jaeger, 1995; Gribbin and Thompson, 1991; Haley, 1994; Krebs, 1982; Roithmair, 1994; Tobias, 1997]. Given the value of territorial possession, it seems paradoxical that when a territory holder is challenged by a rival, the owner almost always wins the contest [Alcock, 1993; Englund and Otto, 1991; Gribbin and Thompson, 1991]. Although body size is often an indicator of the asymmetry in fighting ability or resource holding potential of an individual [Maynard-Smith and Parker, 1976], when body size differences between interacting juveniles of white-seabream are under 20%, these appeared to have weaker effects than asymmetry due to residence status.

The consistency with which territory holders are able to repel competitors has generated a number of alternative explanations [Krebs and Davies, 1993; see introduction]. The quality of the limiting resource should be one of the most important factors in assessing the benefits of owning a territory [Gabor and Jaeger, 1995], and owners value the resource more than intruders [Krebs, 1982; Krebs and Davies, 1993].

Compared with small individuals, large fish were expected to be better competitors [Bronstein, 1984; Enquist et al., 1987; Huntingford et al., 1990; Turner and Huntingford, 1986] and to perform more frequent aggressive behaviour and less retreat behaviour. However, the combative nature of juvenile white-seabream may depend more on assessment of the value of the territory (i.e., since the owner will have information about features such as food sources and refuge [Archer, 1988]) than on factors associated with the individual's own body size. Maynard-Smith and Parker [1976] pointed out that in asymmetric contest, one individual (e.g., the territorial intruder) may have less information about the asymmetry and, thus, about cost and benefits involved in contesting the territory. The residents would possess advantages derived from their knowledge of the area [Archer, 1988].

In agreement with Turner and Huntingford [1986], Beeching [1992], and Turner [1994], the resident fish was more aggressive and persistent in attacks, and contests were more intense, when the size of the intruder was larger. As was observed in other fish species [Beeching, 1992; Morris et al., 1995], there was a significant correlation between fight intensity and size asymmetry in favour of the resident fish. The fight pattern depended on the size of the intruder. The small intruders were expelled with attacks to the flanks followed by short chases. However, when the intruders were of similar size to the residents, fights were longer and the most frequent combats were lateral displays. The intruders larger than the residents were attacked frontally and were hit on the head close to the eyes. Generally, these combats were the most violent and persistent. The time limitation imposed on the combats (10 min) possibly impeded the larger fish winning and expelling the smaller resident after a succession of aggressive interactions. Nevertheless, we can expect that in the wild the violent and brief aggressive interaction would cause the flight of the intruder after the first attack by the resident, allowing the latter to preserve its territory. Contrary to what was predicted by Parker's model [1974], our results seem

to indicate that in some conflicts (e.g., against larger intruders), the resident fish will not assess their opponent's fighting ability before entering into a fight (undoubtedly, this strategy is very risky and may produce injury).

The behavioural patterns of juvenile white-seabream suggest that asymmetry in residency is an important factor governing the outcome of contest between individuals of this species. More aggression by residents indicates that they are capable of recognizing and defending an area as their own.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Dr. Vicente Hernández, Mr. J.A. Santiago, and Mrs. A. Santana Ortega for their help in housing fish and collection of data.

REFERENCES

- Alcock J. 1993. Animal behavior: an evolutionary approach. 5th edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc. Publishers. 625 p.
- Archer J. 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge, MA: Cambridge University Press. 257 p.
- Austad SN. 1982. First male sperm priority in the bowl and doily spider, *Frontinella pyramitela* (Walckenaer). *Evolution* 36:377-785.
- Austad SN. 1983. A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Animal Behav* 31:59-73.
- Beaugrand JP, Beaugrand M. 1991. Prior residency and the stability of dominance relationships in pairs of green swordtail fish *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behav Process* 24:169-175.
- Beaugrand JP, Payette D, Goulet C. 1996. Conflict outcome in male green swordtail fish dyads (*Xiphophorus helleri*): interaction of body size, prior dominance/subordination experience, and prior residency. *Behaviour* 133:303-319.
- Beeching SC. 1992. Visual assessment of relative size in a cichlid fish, the oscar, *Astronotus ocellatus*. *Ethology* 90:177-186.
- Bronstein PM. 1984. Agonistic and reproductive interactions in *Betta splendens*. *J Compar Psychol* 98:421-431.
- Castro JJ, Caballero C. 1998. Dominance structure in small groups of juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot & Daget 1974). *Aggr Behav* 24:197-204.
- Castro JJ, Santiago JA. 1998. The influence of food distribution upon the aggressive behaviour of juvenile white-seabream (*Diplodus sargus cadenati* de la Paz, Bauchot & Daget 1974). *Aggr Behav* 24:379-384.
- Drickamer LC, Vessey SH, Meikle D. 1996. Animal behaviour. 4th edition. Dubuque, IA: Wm. C. Brown Publishers. 447 p.
- Edwards DD, Dimock RV Jr. 1991. Relative importance of size versus territorial residency in intraspecific aggression by symbiotic male water mites (Acari: Unionicolidae). *Exp Appl Acarol* 12:61-65.
- Englund G, Otto C. 1991. Effects of ownership status, weight asymmetry, and case fit on the outcome of case contests in two populations of *Agrypnia pagetana* (Trichoptera: Phryganeidae) larvae. *Behav Ecol Sociobiol* 29:113-120.
- Enquist M, Ljungberg T, Zandora A. 1987. Visual assessment of fighting ability in the cichlid fish *Nannacara anomala*. *Animal Behav* 35:1262-1263.
- Evan DL, Shehadi-Moacdieh M. 1988. Body size and prior residency in staged encounters between female prawns, *Palaemon elegans* Rathke (Decapoda: Palaemonidae). *Animal Behav* 36:452-455.
- Figler MH, Finkelstein JE, Twum M, Peeke HVS. 1995. Intruding male red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, immediately dominate members of established communities of smaller, mixed-sex conspecifics. *Aggr Behav* 21:225-236.
- Gabor CR, Jaeger RG. 1995. Resource quality affects the agonistic behaviour of territorial salamanders. *Animal Behav* 49:71-79.
- Gribbin SD, Thompson DJ. 1991. The effects of size and residency on territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behav* 41:689-695.
- Haley MP. 1994. Resource-holding power asymmetries, the prior residence effect, and reproductive payoffs in male northern elephant seal fights. *Behav Ecol Sociobiol* 34:427-434.

- Huntingford FA, Metcalfe NB, Thorpe SE, Graham WD, Adams CE. 1990. Social dominance and body size in Atlantic salmon parr, *Salmo solar* L. *J Fish Biol* 36:877-881.
- Jennions MD, Backwell PRY. 1996. Residency and size affect fight duration and outcome in the fiddler crab *Uca annularis*. *Biol J Linnean Society* 57:293-306.
- Krebs JR. 1982. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): do residents always win? *Behav Ecol Sociobiol* 11:185-194.
- Krebs JR, Davies NB. 1993. An introduction to behavioural ecology. 3rd edition. London: Blackwell Scientific Publications. 420 p.
- Leimar O, Enquist M. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *J Theor Biol* 111:475-491.
- Maynard-Smith J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflict. *J Theor Biol* 47:209-221.
- Maynard-Smith J. 1976. Evolution and the theory of games. *Am Sci* 64:41-45.
- Maynard-Smith J, Parker GA. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behav* 24:159-175.
- Metcalfe NB, Taylor AC, Thorpe JE. 1995. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behav* 49:431-436.
- Morris MR, Gass L, Ryan MJ. 1995. Assessment and individual recognition of opponents in the pygmy swordtails *Xiphophorus nigrensis* and *X. multilineatus*. *Behav Ecol Sociobiol* 37:303-310.
- Parker GA. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J Theor Biol* 47:223-243.
- Riechert SE. 1984. Games spiders play III: cues underlying context-associated changes in agonistic behaviour. *Animal Behav* 32:1-15.
- Roithmair ME. 1994. Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia* 1994:107-115.
- Pierotti R, Annett C. 1994. Patterns of aggression in gull: asymmetries and tactics in different social categories. *Condor* 96:590-599.
- Siegel S. 1986. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. 2nd edition. México D.F.: Editorial Trillas. 344 p.
- Sigurjónsdóttir H, Parker GA. 1981. Dungfly struggles: evidence for assessment strategy. *Behav Ecol Sociobiol* 8:219-230.
- Smith EM, Pough FH. 1994. Intergeneric aggression among salamanders. *J Herpetol* 28:41-45.
- Tobias J. 1997. Asymmetric territorial contests in the European robin: the role of settlement cost. *Animal Behav* 54:9-21.
- Turner GF. 1994. The fighting tactics of male mouthbrooding cichlids: the effects of size and residency. *Animal Behav* 47:655-662.
- Turner GF, Huntingford FA. 1986. A problem for game theory analysis: assessment and intention in male mouthbreeder contest. *Animal Behav* 34:961-970.
- Wagner WE Jr. 1989. Fighting assessment and frequency alteration in Blanchard's cricket frog. *Behav Ecol Sociobiol* 25:429-436.
- Wazlavsek BE, Figler MH. 1989. Territorial prior residence, size asymmetry, and escalation of aggression in convict cichlids (*Cichlasoma nigrofasciatum* Guenther). *Aggr Behav* 15:235-244.
- Wiltenmuth EB. 1996. Agonistic and sensory behaviour of the salamander *Ensatina eschscholtzii* during asymmetrical contests. *Animal Behav* 52:841-850.