

DESARROLLO DEL COMPORTAMIENTO AGRESIVO EN EL GUAPOTE TIGRE
(*CICHLASOMA MANAGUENSE*, *CICHLIDAE*) EN RELACION CON
EL CRECIMIENTO Y LA COLORACION DE JUVENILES EN
CULTIVO INTENSIVO

Jorge Günther
Escuela de Ciencias Biológicas
Universidad Nacional
Heredia, Costa Rica

RESUMEN

Se tipifican las coloraciones juveniles y adultas del guapote tigre y se realiza un inventario de los despliegues agresivos de juveniles. En 5 cohortes de peces en condiciones de cultivo intensivo se analiza la evolución del nivel de agresividad y la aparición de los diversos patrones agresivos hasta las 40 semanas de edad. Se establece la correlación de algunos patrones de coloración con la posición jerárquica del animal. Se caracteriza el crecimiento de las cohortes observadas y se relaciona su variabilidad con las consecuencias de la competencia en condiciones de alta densidad.

ABSTRACT

The aggressive behaviour and the color patterns of juvenile and adult jaguar guapote are described. In five different sibling groups in conditions of intensive culture the ontogeny of aggression is analyzed by the sequential appearance of the various aggressive displays and by the changes in aggressive motivation until the age of 40 weeks. A high correlation between some color patterns and the hierarchical position of the fishes is demonstrated. The growth parameters of the observed groups are quantified and the variability

of growth related to the consequences of enhanced competition in high density culture.

INTRODUCCION

Dentro de las prioridades generales del desarrollo de la acuicultura en Costa Rica está sin duda la investigación del potencial acuícola de especies autóctonas prometedoras (SEQUEIRA, 1979; SAINT PAUL, 1986; ANTOINE et al., 1987). Entre ellas se encuentran en nuestro país dos grandes cíclidos piscívoros, llamados guapotes: guapote lagunero (*Cichlamosa dovi*) y guapote tigre (*Cichlasoma managuense*) (VILLA, 1982; SANDS, 1986; BUSSING, 1987). Estos peces, propios de la zona norte del país, son también comunes en Nicaragua, donde tienen importancia en la pesquería rural. Uno de ellos, *Cichlasoma managuense*, ha sido recomendado y se utiliza regularmente como controlador biológico de la reproducción prematura en cultivos de tilapias (DUNSETH et al., 1978; LOVSHIN en PULLIN, 1982).

En los últimos años los problemas que acarrearán para la acuicultura los "efectos sociales" en cultivos intensivos, ya sea de alevines o de

DESARROLLO DEL COMPORTAMIENTO AGRESIVO EN EL GUAPOTE TIGRE
(*CICHLASOMA MANAGUENSE*, *CICHLIDAE*) EN RELACION CON
EL CRECIMIENTO Y LA COLORACION DE JUVENILES EN
CULTIVO INTENSIVO

Jorge Günther
Escuela de Ciencias Biológicas
Universidad Nacional
Heredia, Costa Rica

RESUMEN

Se tipifican las coloraciones juveniles y adultas del guapote tigre y se realiza un inventario de los despliegues agresivos de juveniles. En 5 cohortes de peces en condiciones de cultivo intensivo se analiza la evolución del nivel de agresividad y la aparición de los diversos patrones agresivos hasta las 40 semanas de edad. Se establece la correlación de algunos patrones de coloración con la posición jerárquica del animal. Se caracteriza el crecimiento de las cohortes observadas y se relaciona su variabilidad con las consecuencias de la competencia en condiciones de alta densidad.

ABSTRACT

The aggressive behaviour and the color patterns of juvenile and adult jaguar guapote are described. In five different sibling groups in conditions of intensive culture the ontogeny of aggression is analyzed by the sequential appearance of the various aggressive displays and by the changes in aggressive motivation until the age of 40 weeks. A high correlation between some color patterns and the hierarchical position of the fishes is demonstrated. The growth parameters of the observed groups are quantified and the variability

of growth related to the consequences of enhanced competition in high density culture.

INTRODUCCION

Dentro de las prioridades generales del desarrollo de la acuicultura en Costa Rica está sin duda la investigación del potencial acuícola de especies autóctonas prometedoras (SEQUEIRA, 1979; SAINT PAUL, 1986; ANTOINE et al., 1987). Entre ellas se encuentran en nuestro país dos grandes cíclidos piscívoros, llamados guapotes: guapote lagunero (*Cichlamosa dovi*) y guapote tigre (*Cichlasoma managuense*) (VILLA, 1982; SANDS, 1986; BUSSING, 1987). Estos peces, propios de la zona norte del país, son también comunes en Nicaragua, donde tienen importancia en la pesquería rural. Uno de ellos, *Cichlasoma managuense*, ha sido recomendado y se utiliza regularmente como controlador biológico de la reproducción prematura en cultivos de tilapias (DUNSETH et al., 1978; LOVSHIN en PULLIN, 1982).

En los últimos años los problemas que acarrear para la acuicultura los "efectos sociales" en cultivos intensivos, ya sea de alevines o de

adultos, han recibido considerable atención. En gran variedad de organismos acuáticos comerciales fenómenos como la variación del crecimiento, el enanismo, la mortalidad y el canibalismo han sido relacionados con diversas formas de competencia intraespecífica (EATON y FARLEY, 1974; MACINTOSH y DESILVA, 1984; RA' ANAN y COHEN, 1984; SACLAUSO, 1985; BACKIEL, 1986; JOBLING y REINSNES, 1986; PAPOUT-SOGLU *et al.*, 1987) y especialmente con las manifestaciones agresivas (EJIKE y SCHRECK, 1980; ABBOTT, 1985; FERNÖ y HOLM, 1985; HOLM y FERNÖ, 1985; KNIGHTS, 1987; DAVIS y OLLA, 1987). No cabe duda que el conocimiento del desarrollo de la conducta agresiva en los alevines tiene suma importancia para definir las condiciones del cultivo. BLEICK (1970) en una tesis no publicada, investigó algunos aspectos de la conducta agresiva del guapote tigre, sus patrones de coloración y su desarrollo ontogénico, aunque de forma incompleta y sin relacionarlo con el crecimiento.

El objetivo de ese trabajo es describir el desarrollo del comportamiento agresivo del guapote tigre en los primeros meses de vida, relacionándolo con los cambios de coloración y con los parámetros del crecimiento del pez en condiciones de cultivo intensivo.

MATERIALES Y METODOS

Peces. Las observaciones se hicieron con 5 cohortes nacidas en laboratorio. Luego de puestas espontáneas en tanques se trasladaron a una pecera 1.000 a 3.000 alevines todavía con saco vitelino, que se alimentaron con nauplios de *Artemia* durante 3 semanas y con mezcla de *Artemia* y Tetramin durante 1 a 2 semanas más. A las 4 o 5 semanas de edad se tomó de cada cohorte un grupo de 35 a 43 alevines, que se trasladó a una pecera de observación de 160 litros (0.38 m² de superficie). A partir de la quinta semana los peces se alimentaron con alimento artificial fabricado en el laboratorio. Para indicar la edad de los peces en este trabajo se toma como día 1 el primer día de natación libre de los alevines, en que se les alimentaba por primera vez.

Mantenimiento. Las peceras estaban conectadas con filtros biológicos de 15 a 20 litros de piedra y concha de unos 10 a 20 mm de diámetro mediante un flujo de agua de 2 a 6 litros por minuto. Los excrementos y restos de comida se sifonearon diariamente en la mañana con un recambio de aproximadamente 40 litros de agua. La tempera-

tura osciló entre 26 y 30° C, el pH entre 7 y 8, el oxígeno disuelto se mantuvo generalmente sobre 5 ppm, el período de luz fue 14 horas luz, 10 oscuridad, con luz entre 6 a.m. y 8 p.m.

Alimento. Se confeccionó un alimento artificial granulado basado en harina de pescado, harina de camarón, harina de soya, harina de maíz, harina de trigo, aceite de pescado y gelatina, con una composición aproximada de 40 % proteína, 25 % almidón y 8 % lípidos. Se añadió una mezcla vitamínica de tal forma que cada kilogramo de alimento contenía: vit. A 66500 UI, D 16650 UI, E 41 mg, K 40 mg, Tiamina 24 mg, Riboflavina 36 mg, Pantotenato 66 mg, Piridoxina 33 mg, B12 0,18 mg, Niacina 290 mg, vit. C 250 mg, Ac. fólico 8 mg y Colina 510 mg. El alimento se granuló pasándolo por un molino de carne y secándolo luego 3 horas a 100° C o unas 10 horas a 60° C. Los peces fueron alimentados a las 10 a.m., 2 p.m. y 7 p.m. *ad libitum*.

Aproximadamente un 30 % de los peces mostraron a partir de los 2 meses de edad deformaciones en opérculo, mandíbulas y columna vertebral, aletas relativamente cortas y sobre todo las pectorales con radios curvados. Los peces más afectados eran generalmente los más grandes. No pudo observarse ninguna relación de esta condición con el comportamiento de los peces. Los síntomas descritos parecieran indicar una deficiencia vitamínica, probablemente vitamina C.

Medición de la agresión. Las observaciones se realizaron diariamente, excepto los fines de semana, entre las 5 y las 6 p.m., luego de determinar que esta hora coincidía con la máxima actividad y agresividad de los peces. Como no era posible observar toda la pecera simultáneamente, se dividió cada pecera con una línea vertical en 2 mitades de 50 cm de ancho. Durante un total de 8 minutos se contaban cada minuto alternadamente en cada mitad todas las agresiones visibles. Se cuantificaron como agresión solamente los ataques que provocaban huida inmediata y abrupta del atacado, sin tomar en cuenta movimientos de sumisión, retiradas lentas, luchas boca-a-boca o amenazas sin definición clara. Sin embargo, los ataques directos cuantificados sumaban siempre más del 90 % del total de acciones agresivas.

$$\text{Ataques/pez/minuto} = \frac{\text{ataques contados} \times 2}{\text{número de peces} \times 8}$$

Correlación coloración-agresión. Los peces

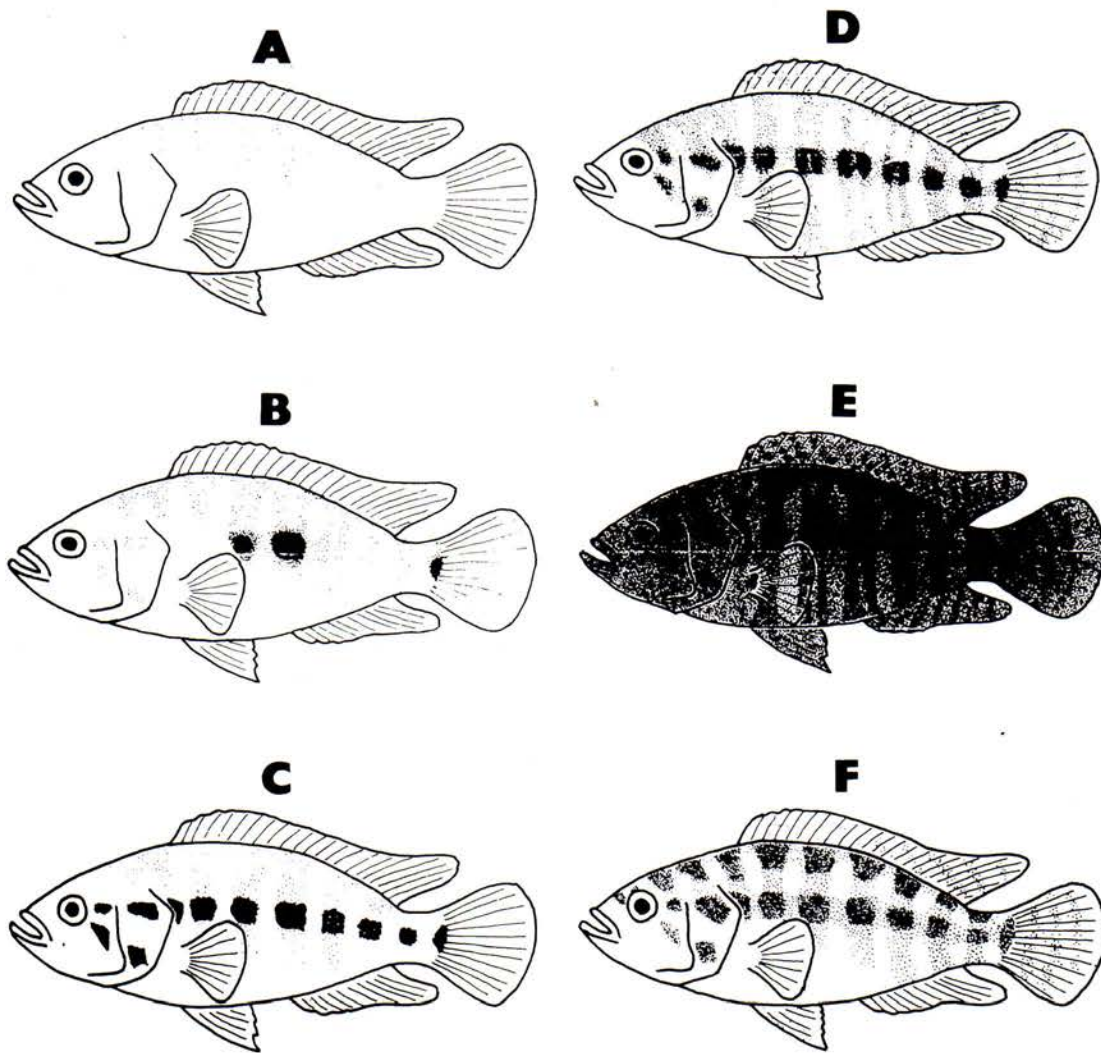


FIGURA 1. Coloraciones juveniles de *Cichlasoma managuense*. A: claro, B: ocelado, C: en banda, D: estriado, E: oscuro, F: listado.

se clasificaron según su coloración en 3 categorías: blanco (patrones claro, ocelado y en banda), gris (patrón estriado) y negro (patrones oscuro y negro). En 7 sesiones se analizaron un total de 1.446 encuentros agresivos del tipo descrito anteriormente (201, 201, 284, 188, 254, 226 y 192 encuentros por sesión) en 3 cohortes diferentes. Los encuentros se determinaron al azar: primer encuentro observado al levantar la vista luego de haber anotado el resultado del anterior. Para cada encuentro se anotó ganador, perdedor y sus coloraciones respectivas. Inmediatamente antes de cada sesión se determinó el número de peces correspondientes a cada categoría de coloración. La densidad de los

peces en estas observaciones varió entre 27 y 42 peces por pecera, su edad entre 42 y 135 días.

Crecimiento. En todas las cohortes los peces se contaron, pesaron y midieron individualmente aproximadamente cada 3 semanas. Se determinaron los pesos promedio, máximo y mínimo, la mortalidad y los coeficientes de variación y asimetría.

RESULTADOS

La coloración del guapote tigre. El patrón general de la coloración consiste en elementos

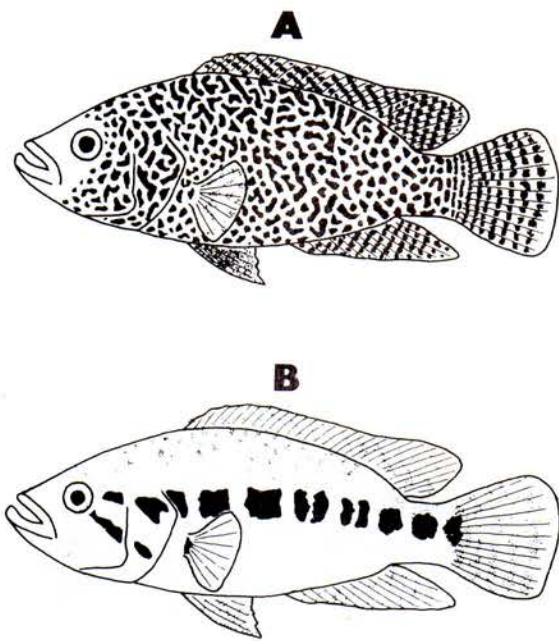


FIGURA 2. Coloraciones de adultos de *Cichlasoma managuense*. A: patrón moteado, macho. B: patrón estriado en banda, hembra.

oscuros sobre un fondo claro, blanco o amarillento, a menudo con tonos morados en animales adultos. La distribución, forma y extensión de los elementos oscuros depende del grado de contracción o dispersión de los melanóforos que están distribuidos por toda la superficie del cuerpo. Los juveniles se caracterizan por su gran variabilidad de coloración, que además, según las circunstancias, pueden modificar en pocos minutos. En grupos de algunos meses de edad es posible observar desde animales completamente blancos hasta animales completamente negros.

En principio, podemos asignar todas las coloraciones a dos patrones fundamentales: patrón *estriado*, compuesto por barras o estrías verticales y una banda horizontal en diversos grados de manifestación, propio de juveniles y hembras adultas, y patrón *moteado*, con puntos y pequeñas manchas distribuidas por todo el cuerpo, característico de machos adultos y que ha dado al animal sus nombres vernáculos: guapote tigre en Costa Rica, "jaguar cichlid" en inglés (SANDS, 1986), guapote barcino en Nicaragua (VILLA, 1982).

La banda lateral se extiende horizontalmente, a media altura del flanco del animal por debajo

de la línea lateral, desde los ojos hasta la base de la aleta caudal (Figs. 1C, 1F, 2B). Se compone de 10 manchas individuales en línea: las primeras 2 en la cabeza, la primera posorbital, la segunda en la esquina posterior superior del opérculo, 6 manchas en cada flanco, 1 mancha en el pedúnculo caudal y la última en la base de la aleta caudal. La mancha 3, situada inmediatamente detrás del opérculo es relativamente pequeña y aparece a veces fusionada con la mancha 4. Las manchas 5 y sobre todo la 6, son las mayores. En ocasiones, una o varias de las manchas citadas pueden subdividirse verticalmente en 2 manchas cada una, aumentando entonces su número total. Además de las manchas 1 y 2 se observan en la cabeza otras dos alargadas que señalan desde la esquina posterior inferior del ojo hasta la esquina posterior inferior del opérculo. Finalmente, en la base de las aletas pectorales puede aparecer también una mancha oscura.

Las barras o estrías verticales características del patrón estriado cruzan verticalmente la banda lateral a la altura de sus manchas, por lo general mucho más marcadas en la parte dorsal del flanco que en la parte ventral (Figs. 1D y 1E). Las estrías correspondientes a las manchas 1 a 3, solamente se extienden hacia la parte dorsal, las correspondientes a las manchas 4 a 10 también, aunque en menor grado, hacia la parte ventral. Al igual que sus manchas correspondientes, las barras verticales también están a menudo subdivididas en pares. En la frente del animal aparece en ocasiones una estría uniendo la parte anterior de los ojos, la barra ocular (Fig. 1E).

En las aletas impares (dorsal, caudal y anal) el patrón de coloración se forma a partir de pequeñas manchas o puntos alternos claros y oscuros a lo largo de los espacios interradiales. Estas manchas se ordenan a través de los radios para formar líneas o estrías oscuras, oblicuas en la parte anterior de las aletas dorsal y anal, verticales en la parte posterior de dichas aletas y en la aleta caudal. El número de líneas oscuras discernibles aumenta con la edad del pez. Las aletas pares, pectorales y pélvicas casi nunca muestran patrones de manchas o líneas. Las pectorales lucen generalmente transparentes, las pélvicas opacas, más o menos oscuras (Figs. 1D, 1E, 2A).

En el patrón moteado (Fig. 2A), el animal no muestra barras o estrías verticales, sino pequeños puntos o manchas oscuras distribuidos por todo el cuerpo, con excepción de las aletas que retienen el patrón descrito anteriormente. Las manchas individuales están asociadas generalmente con

el patrón de las escamas, ya que generalmente se oscurece la base de cada escama, permaneciendo claros los extremos. Si las zonas oscuras de las escamas se extienden y se conectan entre sí, se pierde la relación con el patrón de las escamas, resultando entonces patrones reticulados y también manchas o líneas más o menos sinuosas que pueden abarcar varias escamas, principalmente en la cabeza y en el dorso. La zona de la cabeza entre los labios y la frente permanece invariablemente gris, con excepción de la barra ocular, conspicua en ocasiones. A veces, el patrón moteado puede estar asociado con las bandas laterales. Estas pueden aparecer oscuras, con manchas bien definidas, o bien las manchas pueden parecer más o menos disueltas en puntos.

La coloración puede cambiar en pocos minutos, dependiendo de factores tales como la coloración del trasfondo (camuflaje), el estado motivacional (estrés, agresión, reproducción, enfermedad, sueño, entre otros). Las variaciones son prácticamente infinitas si se tiene en cuenta todos los posibles grados de oscurecimiento. Sin embargo, es posible distinguir algunos patrones más comunes o característicos. BLEICK (1970) distinguió 7 patrones. A continuación se describen 9 patrones comunes, colocando entre paréntesis las denominaciones inglesas de BLEICK donde hay coincidencia.

1. Claro (pale). Peces prácticamente blancos, a lo sumo con débil insinuación de barras verticales o de banda horizontal (Fig. 1A).

2. Ocelado (ocellated). Peces claros, pero con la mancha 6 bien definida y oscura, a menudo también las manchas 5 y 10. Débil insinuación de las estrías verticales (Fig. 1B).

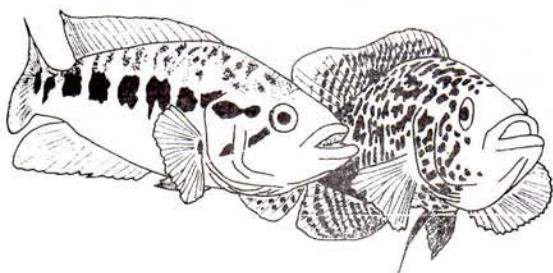


FIGURA 3. Pareja de *Cichlasoma managuense* de un año de edad en fase de cortejo sexual, mostrando patrones de coloración característicos. Tomado de fotografía original.

3. En banda (barred). Peces claros, pero con todas las manchas de la banda lateral bien definidas. Las barras verticales pueden estar débilmente insinuadas (Fig. 1C).

4. Estriado (neutral). Peces con barras verticales bien definidas, grises u oscuras, especialmente las correspondientes a las manchas 4 a 9, con o sin banda lateral. Espacios entre las barras claros (Fig. 1D).

5. Oscuro (dark). Peces desde totalmente negros (solo las aletas pectorales transparentes) hasta grises muy oscuros con barras y/o banda lateral bien definidos y espacios entre barras también oscurecidos (Fig. 1E).

6. Listado (disrupted). Banda lateral conspicua, aunque gris. Barras dorsales conspicuas grises en la región dorsal, separadas de la banda lateral por espacios claros. Tampoco alcanzan hasta la línea dorsal, que vista desde arriba aparece como una línea clara. Las barras verticales aparecen especialmente conspicuas en la cabeza, barra ocular prominente (Fig. 1F).

7. Moteado (spotted). Peces con patrón manchado o reticulado en todo el cuerpo más o menos relacionado con el patrón de escamas. Manchas o puntos o líneas bien definidos y oscuros. No hay señales de barras verticales o de banda lateral (Figs. 2A y 3).

8. Moteado en banda. Como el anterior, pero con la banda lateral bien definida y oscura.

9. Estriado en banda. Banda lateral y manchas de la cabeza muy conspicuas y negras. Barras verticales poco definidas, especialmente en la zona dorsal, a veces algo disueltas en puntos. Zona ventral muy clara, sin vestigios de barras (Figs. 2B y 3).

Los patrones 1 a 5 son características de juveniles, los patrones 7 a 9 de animales adultos. el patrón 6 (listado) aparece en ambos. Este patrón indica probablemente motivación de camuflaje, tanto en adultos como en juveniles. Es característico de animales inmóviles en la pecera, ya sea por persecución de otros, por estar descansando o por estrés ante el observador.

En los juveniles los patrones más claros (1 a 3) pertenecen generalmente a animales dominantes, el patrón 5 (oscuro) es típico de animales subordinados y persistentemente atacados por

otros. El patrón 4 (estriado) aparenta ser neutral en la escala de dominancia: es el patrón común de coloración antes de que se diferencien los patrones 1 a 3 y 5 por motivos de agresión interindividual. No ha sido posible establecer algún significado específico para los 3 patrones claros de juveniles. Sin embargo, las hembras preadultas muestran generalmente un patrón en banda conspicuo, por lo que es probable que este patrón en juveniles represente el de futuras hembras. Hembras adultas en estado reproductivo muestran el patrón 9 (estriado en banda).

La aparición del patrón moteado es característica en machos preadultos con un período de transición desde el estriado, comenzando hacia los 4 meses de edad. Machos adultos muestran generalmente los patrones 7 y/u 8, sobre todo en fase reproductiva. En las cohortes observadas, los primeros indicios de coloración adulta aparecieron hacia los 4 meses de edad. En 2 cohortes se formaron con 30 y 35 semanas de edad parejas estables con coloración adulta, aunque poco intensa, que desovaron con 40 semanas de edad en la pecera.

Inventario de despliegues agresivos. A continuación se describen los despliegues agresivos observados en los juveniles del guapote tigre. La descripción coincide en buena parte con la relación de BLEICK (1970), con pequeñas diferencias. Donde hay correspondencia se coloca el nombre inglés empleado por BLEICK entre paréntesis.

DESPLIEGUE LATERAL (DL, lateral display): el pez se presenta de lado hacia el oponente, generalmente inmóvil o en natación lenta, todas las aletas desplegadas al máximo, la membrana branquioestegálica descendida, los opérculos ligeramente abiertos.

GOLPES DE COLA (GC, tail beating): el pez se orienta con su retaguardia hacia el oponente, a veces nadando incluso activamente hacia atrás, y sacude fuertemente la aleta caudal con una ondulación que abarca todo el cuerpo.

DESPLIEGUE FRONTAL (DF, frontal display): el pez se orienta de frente hacia el oponente, separando los opérculos, bajando la membrana branquioestegálica, abriendo las mandíbulas y doblando el cuerpo en forma de "S", cada uno de estos elementos en diversos grados, e incorporándolos en el despliegue en el orden descrito con creciente intensidad.

PENDULO (P, pendeling): durante el DF el pez puede nadar activamente hacia el adversario a la manera de C (ver más adelante), retrocediendo luego sin dejar de enfrentarlo, repitiendo este movimiento varias veces. La intensidad del DF aumenta durante el acercamiento y disminuye en el alejamiento.

CABEZADA VERTICAL (CV, vertical head-jerk): durante sesiones de DF, también durante o entre sesiones de LBB (ver más adelante) el pez baja y sube la cabeza con un movimiento sumamente rápido y de poca amplitud, a menudo repetido de forma irregular.

LUCHA BOCA A BOCA (LBB, mouth-fighting): la lucha boca a boca se origina generalmente del DF. Los peces se acercan lentamente con las mandíbulas abiertas y se agarran luego rápidamente con ellas. No siempre hay buena coordinación, ya que a veces uno puede tomar toda la boca del otro, o sólo la punta de una de las mandíbulas. Una vez sujetadas las mandíbulas los peces reman vigorosamente con las aletas caudales dobladas hacia un lado, también con las aletas pectorales, en lo que pareciera ser un mutuo tira y afloja, aunque por lo general apenas hay movimiento traslacional de ambos. Por lo general se mantienen en posición vertical, aunque en ocasiones pueden rodar sobre el eje longitudinal. Uno o ambos pueden mostrar CV durante este despliegue. Cada amarre de bocas puede durar varios minutos, reiniciándose generalmente después de cortas pausas con DF. Se han observado sesiones de LBB, interrumpidas por pausas cortas, de más de 45 minutos. Los peces parecen gastar mucha energía en este despliegue, ya que a menudo descansan después completamente agotados en el fondo de la pecera.

GOLPEAR (G, ramming): el pez se acerca a su adversario, lento primero y luego con considerable aceleración salvando rápidamente 1 ó 2 longitudes corporales, golpeándolo en el flanco y mordiéndolo probablemente. Después del contacto da, por lo general, una rápida media vuelta retrocediendo algo y orientándose de nuevo hacia el oponente. El movimiento es muy similar al ataque de un depredador de un pez que intenta agarrar una presa.

GOLPES ALTERNOS (GA): en ocasiones se observan sesiones de golpes alternos entre 2 peces, en que uno golpea a otro que hace DL invirtiéndose luego los papeles en una secuencia rápida de varios golpes.

CARGAR (C, charging): natación activa hacia el oponente, pero sin la aceleración rápida del G. La intensidad de la carga puede ser muy variable, desde un simple volverse hacia el oponente con lento acercamiento, pasando por ademanes simulados de carga en que reman con aletas pectorales y caudales con poco movimiento efectivo, hasta natación rápida y efectiva hacia el oponente.

MORDER (M, biting): la mordida es un componente habitual en G y C, pero también puede presentarse abruptamente sin previo aviso. A menudo sigue a un acercamiento sigiloso desde atrás o desde abajo hacia un adversario que no lo nota, mordiéndolo luego a corta distancia en las aletas, flanco o base de la cola.

PERSEGUIR (P, chasing): después de una carga o golpe, el pez atacante puede perseguir activamente con natación caudal a otro pez por distancias de varias longitudes corporales.

HUIR (H, fleeing): actividad de natación caudal sostenida del pez perseguido por otro.

ESQUIVAR (E, avoiding): el pez atacado evita el contacto doblando el cuerpo alrededor del atacante, girando al mismo tiempo alrededor de su eje longitudinal para presentarle el lomo, pero sin abandonar realmente el lugar. Comportamiento habitual ante cargas de baja intensidad o entre parejas en época reproductiva.

SALTAR (S): rapidísimo movimiento de huida del pez atacado, aparentemente con un solo golpe de cola, que lo catapulta sin orientación definida lejos del lugar en que se encontraba.

INCLINACION (I, tilting): ante amenaza del adversario, el pez atacado se inmoviliza, inclinando lentamente el cuerpo con la cabeza hacia arriba, en ocasiones también hacia abajo, con las aletas medianas desplegadas y orientándose con el abdomen o el flanco hacia el adversario. Posición inclinada permanente, aunque en este caso generalmente con las aletas plegadas, es común en peces subordinados aunque no sean blanco de amenaza aguda.

Ontogenia del comportamiento agresivo. El comportamiento agresivo de los alevines sufre profundas modificaciones a lo largo de su crecimiento. Si bien este comportamiento puede describirse siempre con base en los 15 patrones o despliegues descritos anteriormente, la frecuencia con que ocurren varía notablemente. Se distinguen aquí 4

fases consecutivas en el período de 1 a 200 días de edad.

PRIMERA FASE

Duración: aproximadamente 1 semana (semanas 3 a 4).

Patrón característico: mordida simple sin reacción por parte del atacado.

Distribución espacial de los peces: no se defienden territorios o posiciones fijas. Los peces nadan todavía en cardumen o en grupo haciendo todos lo mismo.

La conducta agresiva se inicia generalmente en el fondo de la pecera, después de la alimentación, cuando la mayoría de los peces baja al fondo a seguir buscando. En esta actividad algunos individuos definidos empiezan a atacar a otros alevines que ramonean delante de ellos. Las agresiones son por lo general mordidas (M) sin carga previa, sin aviso o amenaza, dirigidas desde atrás a la cola del atacado. En los primeros días éstos no reaccionan ni se alejan enseguida, siendo mordidos a menudo varias veces seguidas hasta que "parecen comprender" y huyen.

SEGUNDA FASE

Duración: aproximadamente 3 semanas (semanas 4 a 7).

Patrón característico: golpes de cola (GC), golpes alternos (GA).

Distribución espacial: algunos peces comienzan a defender provisionalmente áreas pequeñas, sobre todo en el fondo. Cuando se alimentan acuden todos en tropel hacia la superficie, pero los defensores de áreas regresan a menudo a las mismas. Todavía hay grupos de peces que nadan en grupo, pero ya comienza una dispersión por toda la pecera.

Los ataques comienzan ahora generalmente con cargas (C) y mordidas desde atrás (M), el atacado reacciona con salto (S), huida (H) y muy a menudo con golpes de cola (GC) hacia el atacante que se acerca desde atrás, volviéndose luego y enfrentándolo con presentación lateral (PL) y mucho GC, pudiendo seguir golpes (G) y a veces cortas y violentas secuencias de golpes alternos (GA) hasta que uno abandona (H). El patrón GC aparece también como inicio de ataque, cuando un pez nada

activamente hacia otro y se vuelve delante de él para hacerle GC sobre la cabeza. El ataque también puede iniciarse con GC nadando en retroceso hacia el atacado. A mediados de esta fase aparecen con claridad los primeros despliegues frontales (DF).

TERCERA FASE

Duración: aproximadamente 8 semanas (semanas 7 a 15).

Distribución espacial: los peces ocupan ahora todo el espacio disponible en la pecera, en una distribución bastante homogénea. Comienza una clara separación en la coloración, coincidiendo con la posición jerárquica y el tamaño de los peces. Los peces dominantes defienden ahora casi permanentemente ciertas áreas de la pecera, aparentemente con preferencia en el fondo. Todos acuden en tropel a la alimentación, reasumiendo luego los dominantes sus posiciones. No hay todavía posiciones fijas de los subordinados. No hay natación en grupo o en cardumen.

El tipo de lucha depende ahora manifiestamente de la relación jerárquica entre los contrincantes. Si los contrincantes son desiguales, por tamaño o coloración, los ataques son por lo general cargas (C) o golpes (G) seguidos probablemente de mordidas (M). El pez inferior responde con huida o salto, progresivamente también con inclinación (I). Entre adversarios manifiestamente iguales se observan primero largas sesiones de amenazas (DF, P, DL, GC), seguidos de lucha (LBB) y finalizando generalmente en C, G y M por parte del vencedor, y de H, S o I por parte del vencido. Tanto en esta fase como en la anterior se observan a menudo "equivocaciones" por parte de los atacantes, cuando el pez atacado desde atrás se devuelve, contrataca a su vez y persigue al atacante. Las parejas luchando en LBB ejercen una fuerte atracción sobre los demás individuos de la pecera, especialmente sobre los dominantes: se acercan rodeando a la pareja en lucha, a veces la atacan o muerden a su vez, iniciándose otras luchas con alguno de la pareja.

CUARTA FASE

Duración: de 15 semanas de edad en adelante.

Patrón característico: amago de carga (C) con huida del atacado.

Distribución espacial: se reduce fuertemente la movilidad en la pecera, sobre todo por parte de los subordinados. La distribución no es homogénea: hay tendencia a mantener más espacio libre alrededor de los dominantes. Al progresar la fase cuarta se observan generalmente grupos de subordinados apiñados en una esquina, y que apenas acuden a la alimentación.

Los patrones agresivos son por lo general de poca intensidad, típicamente M, C y G, predominando amagos de carga. Los peces atacados reaccionan con poco movimiento, generalmente con I y también con E. Si se mueven más caen inevitablemente en el radio de acción de otros peces vecinos que los golpean inmediatamente, pudiendo observarse huidas por toda la pecera en medio de una lluvia de golpes. Entre peces dominantes pueden observarse todavía luchas rituales como DF, GC, PL y LBB, a veces ahora con CV que no se observaba en fases anteriores. Apenas se observan "equivocaciones" en esta fase, aunque es común observar que cuando un pez huye, los vecinos lo golpean "de paso" impunemente, aun cuando sean manifiestamente inferiores en la escala jerárquica.

Dominancia y coloración. Cuando se observan detenidamente grupos de peces de varios meses de edad, es evidente la relación entre dominancia y coloración: peces dominantes aparentan ser en general más "claros", mientras que los subordinados son oscuros o negros. Con el fin de cuantificar esta relación coloración-dominancia, se procedió a analizar una serie de encuentros agresivos relacionando su resultado (ganador-perdedor) con la coloración respectiva de los contrincantes. Se consideraron solamente encuentros con evidente e inmediata definición de ganador y perdedor, caracterizada por la huida de un contendiente, o sea sobre todo de tipo C, G y M. No se tomaron en cuenta patrones como GC, PL y LBB, ya que, aparte de su baja frecuencia, no tienen por lo general una definición clara. Las coloraciones se clasificaron en 3 categorías: blanco (patrones claro, ocelado y en banda), gris (patrón estriado) y negros (patrones oscuro y negro). El análisis se hizo en 7 sesiones, en 3 cohortes diferentes, totalizando 1.446 encuentros agresivos, con un promedio de 207 encuentros por sesión. Inmediatamente antes de cada sesión se determinaba el número de peces de cada categoría de color.

El cuadro 1 muestra los resultados del análisis. El porcentaje relativo de la categoría BLANCO en la población fue del 13 %, de las categorías GRIS y NEGRO fue, respectivamente, 49 y

CUADRO 1

	BLANCOS	GRISES	NEGROS
°/o población	13 (± 5.0)	49 (± 14.8)	38 (± 7.9)
°/o participación en luchas	12 (± 3.6)	46 (± 10.4)	42 (± 10.8)
°/o luchas ganadas	93 (± 4.6)	55 (± 12)	35 (± 9)

Entre paréntesis: límites confianza 95 °/o.

38 °/o, aunque no hay diferencia estadística significativa entre los 2 últimos. No hay diferencia estadística significativa entre el porcentaje de la población de las 3 categorías y su participación relativa en el total de los encuentros realizados. El porcentaje de encuentros ganados respecto del total realizado por cada color fue mucho mayor para los BLANCOS (93 °/o), que para los GRISES (55 °/o) y NEGROS (35 °/o), con diferencias significativas entre los 3 grupos. No se encontró diferencia estadística entre el porcentaje de victo-

rias de BLANCOS con GRISES (95,7 °/o) y de BLANCOS con NEGROS (98,3 °/o). El porcentaje de victorias de GRISES con NEGROS fue de 72,5 °/o. No se pudieron detectar diferencias relacionadas con la edad o la densidad de los peces en las diversas cohortes. Con el fin de analizar la frecuencia relativa de encuentros agresivos entre las 3 categorías de color se comparó para cada categoría la probabilidad de encuentro agresivo con cada una de las otras categorías y la propia, con la probabilidad de encuentro simple.

PA	Probabilidad encuentro agresivo XY para X	=	$\frac{\text{Número encuentros agresivos XY}}{\text{Número total encuentros X}}$
PS	Probabilidad encuentro simple XY para X	=	$\frac{\text{Número de individuos Y en pecera}}{\text{Número total de individuos} - 1}$

En el cuadro 2 se indican los cocientes PA/PS para cada categoría de color (lado izquierdo) en sus relaciones con las demás categorías y la propia. Un cociente mayor que 1 significa que las 2 categorías de color se "buscan" activamente para luchar, un cociente menor de 1 significa que los colores tienden a evitarse. Los valores de este

cuadro indican que la probabilidad de agresión es menor entre los individuos de la misma categoría, que con las demás coloraciones, especialmente para la categoría BLANCO: los individuos dominantes tienden a evitarse entre sí. Por otra parte, la probabilidad de agresión es mayor entre grupos vecinos en la escala jerárquica (B con G, G con N),

CUADRO 2

	BLANCO	GRIS	NEGRO
BLANCO	0.44 (± 0.29)**	1.25 (± 0.34)*	0.99 (± 0.28) N.S.
GRIS	1.41 (± 0.32)*	0.71 (± 0.13)**	1.23 (± 0.13)**
NEGRO	1.07 (± 0.35) N.S.	1.19 (± 0.27)*	0.78 (± 0.24)**

Entre paréntesis: límites confianza 95 °/o. N.S., no diferente de 1, * y **, significativamente diferentes de 1 ($P < 0.1$, $P < 0.05$).

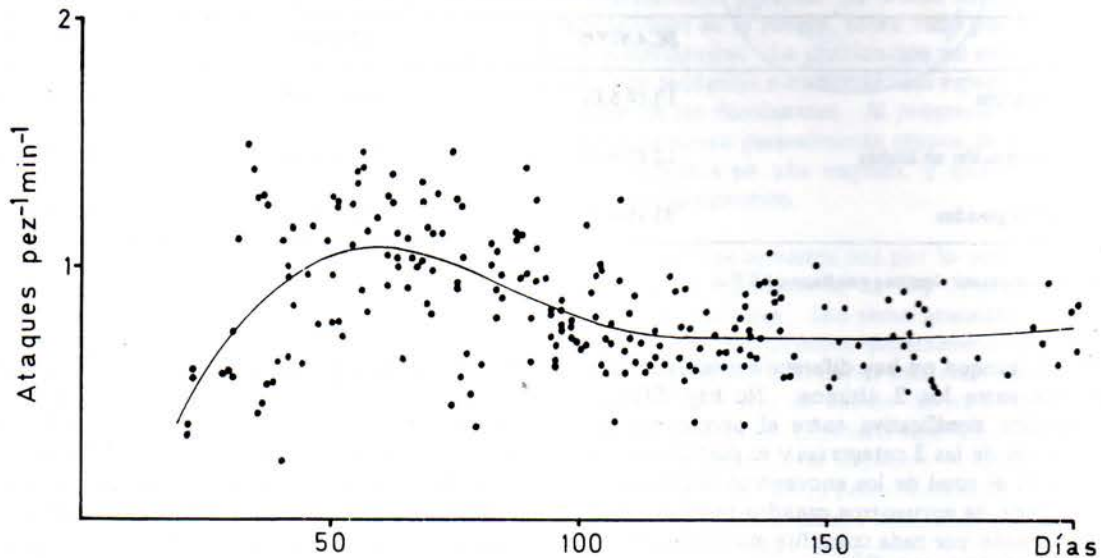


FIGURA 4. Evolución de la agresividad en los primeros 200 días de edad. Datos acumulados de 4 cohortes. Cada punto corresponde a un período de observación de 8 minutos. La línea representa la regresión polinómica de mejor ajuste (sexto orden, $r = 0.55$).

que entre grupos distantes (B con N). Para los individuos GRISES la probabilidad de agresión es mayor hacia ambos lados (G con B, G con N) que la de encuentro simple.

Nivel de agresividad. Con el fin de medir el nivel de agresividad durante el crecimiento se cuantificó el número de ataques por pez y por minuto de la forma descrita en Métodos. Dado que se evidenciaba un claro ritmo circadiano en el nivel de actividad y de agresividad de los peces, se procedió primeramente a comparar la agresividad a las 8 a.m. y a las 6 p.m. Como resultado de 31 mediciones en una cohorte entre los 74 y los 140 días de edad se obtuvo por la tarde un nivel $1.44 (\pm 0.18 \text{ LC } 99\%)$ veces mayor que por la mañana. En consecuencia las mediciones de agresividad en 4 diferentes cohortes se efectuaron siempre entre las 5 y las 6 p.m.

En la Figura 4 se han graficado en forma acumulada todos los valores de agresividad obtenidos en las 4 cohortes hasta los 200 días de edad. A pesar de la gran variabilidad (valor máximo 1.5 ataques/pez/min., valor mínimo 0.2 ataques/pez/min.) es evidente primero un rápido ascenso con un máximo hacia los días 50 a 60, seguido de una lenta disminución hasta el final del período observado.

Crecimiento. El crecimiento de los peces se siguió en 4 cohortes pesándolos y midiéndolos individualmente cada 2 ó 3 semanas. Como las condiciones de cultivo fueron similares, se analizan los datos de forma acumulada.

La Figura 5A incluye los datos de las 4 cohortes, a saber peso promedio, peso máximo y peso mínimo en función de la edad en semanas. Las líneas representan las curvas de regresión exponencial obtenidas de estos datos (peso P en gramos, tiempo t en semanas).

Peso mínimo

$$P = 0.01375 * t^{1.7515} \quad (r = 0.97)$$

Peso promedio

$$P = 0.01592 * t^{2.0845} \quad (r = 0.98)$$

Peso máximo

$$P = 0.01639 * t^{2.365} \quad (r = 0.98)$$

Las curvas ilustran la gran variabilidad del crecimiento en estas condiciones. Los exponentes de las 3 regresiones son significativamente diferentes entre sí ($P < 0.05$). El coeficiente de variación (CV) está graficado para las 4 cohortes en la

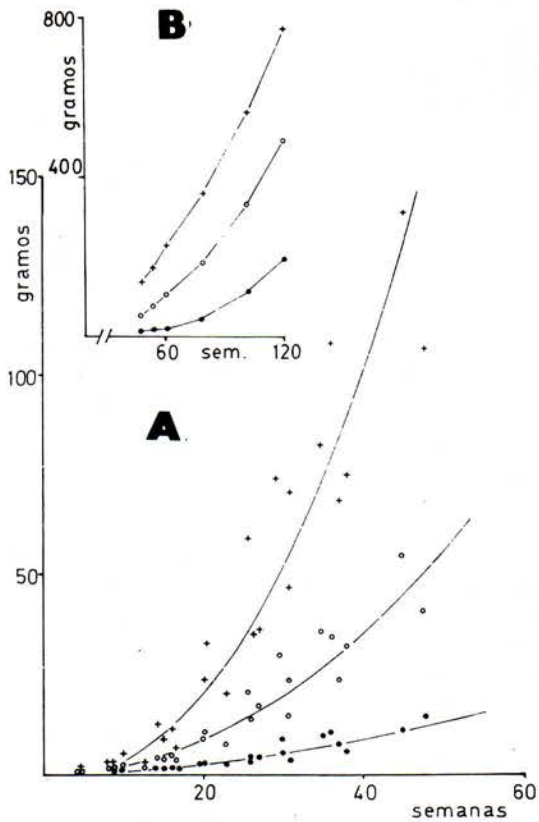


FIGURA 5. Crecimiento de *Cichlasoma managuense*. A: Datos acumulados de 4 cohortes, con pesos máximos (+), pesos promedio (o) y pesos mínimos (●). Las líneas representan las regresiones exponenciales respectivas. B: Crecimiento posterior de una cohorte luego de su traslado a un tanque de 2.000 litros, hasta los 2 años de edad. Símbolos de pesos como en A.

Figura 6A. A partir de un valor de 10 a 20 % aumenta de forma aproximadamente lineal hasta un 70 % entre las semanas 30 y 40 para estabilizarse después. El aumento del CV coincide con un aumento de la asimetría positiva en la distribución de los pesos en cada cohorte. La Figura 7 muestra esta distribución con diferentes edades en una cohorte que puede considerarse como típica. Al inicio la distribución es relativamente simétrica con un coeficiente de asimetría muy bajo ($SK = 0.05$). Con 26 semanas se observa una distribución característica con fuerte asimetría positiva ($SK = 1,11$). Los peces fueron trasladados a las 50 semanas a un tanque de 2.000 litros, donde se siguió controlando su crecimiento. A las 60 y a las 80 semanas se observa una disminución en el coeficiente de asimetría, a la vez que una cierta

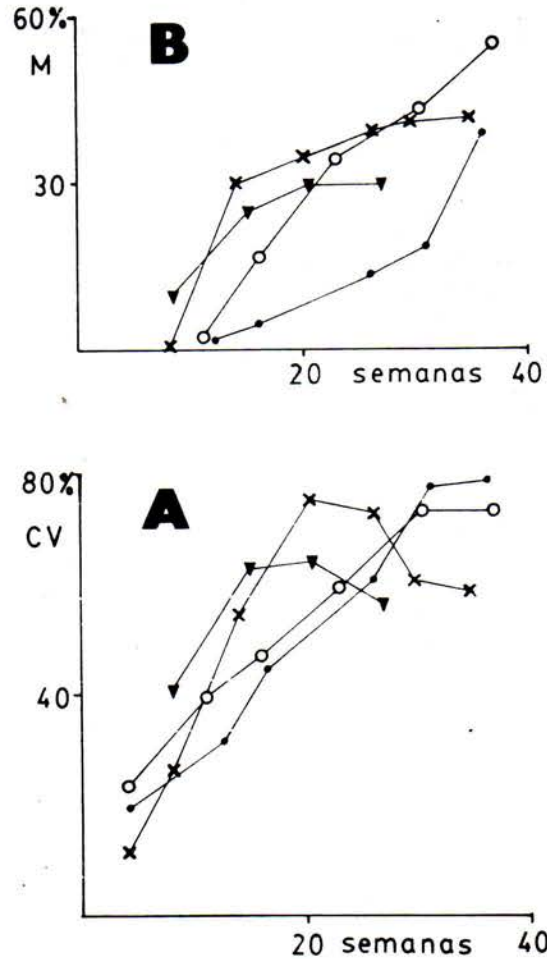


FIGURA 6. A: Evolución de coeficiente de variación (CV) en 4 cohortes hasta la edad de 40 semanas. B: Evolución de la mortalidad total en 4 cohortes hasta la edad de 40 semanas.

tendencia a que la distribución se haga bimodal (102 semanas), lo que coincide con una separación de los sexos por pesos (machos: peso superior). Los pesos promedio, máximo y mínimo de esta cohorte más allá de las 50 semanas se incluyeron en la Figura 5B para orientación, aunque no se usaron en el cálculo de las regresiones.

Aunque con mucha variación en las cuatro cohortes, la mortalidad total aumenta de forma regular a lo largo del experimento hasta niveles de aproximadamente 50 % a las 50 semanas de edad (Fig. 6B). No pudo observarse ningún tipo de patrón en las tasas de mortalidad parciales durante el período. Las causas de mortalidad fueron varias,

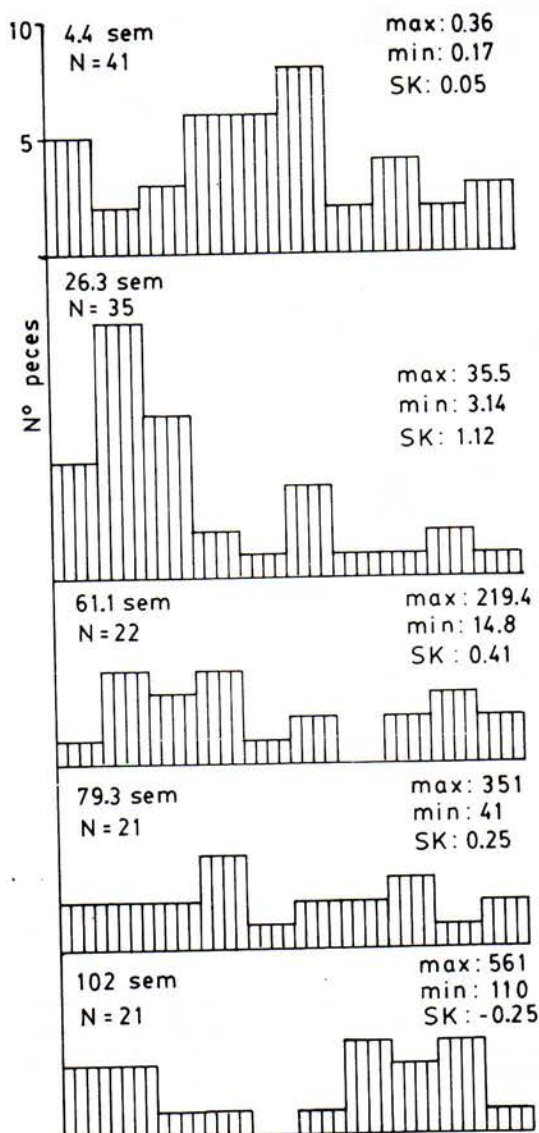


FIGURA 7. Distribución de los pesos de una cohorte (la misma que en figura 5B) en 10 clases, desde la edad de 4.4 hasta 102 semanas. N: número de peces, max: peso máximo, min: peso mínimo, SK: coeficiente de asimetría.

aunque no se cuantificaron. La mayoría de los peces muertos eran peces subordinados, pequeños, de color oscuro, con heridas en las aletas y en la piel. Aparte de las aletas rasgadas, lo más común fue encontrar la parte dorsal de los costados sin escamas y a veces incluso sin piel. Peces moribundos son generalmente atacados por otros, solos o en grupo, con mordidas y sacudidas para arrancar-

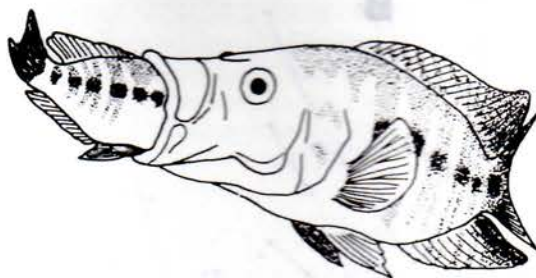


FIGURA 8. *Cichlasoma managuense* de 6 meses de edad en fase inicial de canibalizar a un miembro de la misma cohorte. La presa irá desapareciendo hasta que solamente sobresale la cola. Posteriormente el depredador escupe la parte posterior de la presa. Tomado de fotografía original.

les pedazos, por lo que generalmente pierden los ojos y parte de las aletas. Este tipo de ataque puede observarse ya en alevines de pocos días de edad. Algunos peces se perdieron por saltar de la pecera, sobre todo en la noche, probablemente por haber sido perseguidos por otros. En ciertos casos relativamente raros peces de alta posición fueron persistentemente atacados por otros peces dominantes, muriendo en pocos días. A partir de las semanas 20 a 25 se observó ocasionalmente canibalismo de presa entera para distinguirlo del canibalismo de "desgarre" descrito anteriormente. Se encontraron peces grandes, blancos, reposando en el fondo de la pecera con una cola de pez saliendo de sus bocas y mostrando por lo general fuertes movimientos respiratorios (Fig. 8). Esta situación puede mantenerse por varias horas hasta que el depredador escupe la parte trasera de la presa, probablemente después de haber molido con sus fuertes dientes faríngeos la cabeza y parte del tronco antes de ingerirlos. En varios de estos casos observados, la relación de longitudes depredador-presa era aproximadamente de 2:1. Solo 6 casos de este tipo de canibalismo se observaron en las cohortes estudiadas, aproximadamente un 5 % de la mortalidad total.

DISCUSION

Patrones de coloración. Los patrones de coloración observados coinciden en buena medida con lo expuesto por BLEICK (1970), aunque con algunas divergencias. Mientras BLEICK define un patrón básico de manchas dorsales, medianas y ventrales que se repiten a lo largo del cuerpo, es preferible hablar aquí de un patrón básico estriado, ya que las estriás del flanco, más o menos definidas, son la

apariencia más común en juveniles. La zona mediana, siempre más conspicua, forma la banda lateral. También se considera confusa la enumeración de las manchas o estrías de atrás hacia adelante hecha por este autor, de forma que se ha hecho al revés. Mientras que BLEICK habla de 9 manchas en la banda horizontal, se distinguen aquí 10, ya que las 2 manchas de la cabeza (1 y 2 en nuestra numeración) deben considerarse manchas separadas, pues en el patrón "listado", por ejemplo, muestran prolongaciones dorsales bien definidas y separadas. Seis de los patrones de coloración descritos por BLEICK coinciden plenamente con lo aquí expuesto: patrones claro, ocelado, oscuro, estriado, manchado y listado. El patrón "en banda" que BLEICK solamente emplea para adultos en combinación con manchas (machos) o estrías (hembras) se observó también frecuentemente en juveniles y en este caso solamente en combinación con estrías muy débiles. Por ello, al distinguir aquí entre patrones "en banda" (juveniles), "en banda manchado" (machos) y "en banda-estriado" (hembras), se obtiene un total de 9 patrones comunes en vez de los 8 de BLEICK. Por último, mientras que BLEICK considera al patrón oscuro como propio de juveniles, debe mencionarse que también se ha observado en adultos estresados, ya sea combinado con manchas o estrías. Tal vez sea necesario aclarar aquí los patrones descritos como típicos de machos o de hembras (manchado, en banda-manchado, en banda-estriado) se ven con mayor claridad en animales con comportamiento sexual activo. Animales fuera de fase reproductiva pueden revertir en un patrón muy parecido al estriado juvenil, de forma que se hace entonces imposible distinguir los sexos por la coloración.

Despliegues agresivos. El inventario de despliegues agresivos presentado coincide plenamente con lo observado por BLEICK en su tesis, con pequeñas variaciones. BLEICK no describe el despliegue "golpes alternos, GA". Sin embargo, ella observa un despliegue parecido con el "caruselling" descrito en otros autores (WYMAN, en PITCHER, 1986), "mordidas mutuas mientras los peces nadan en círculo cabeza contra cola a muy poca distancia uno de otro", un despliegue que no se pudo observar en este trabajo. Aunque en el GA no se pudo determinar si efectivamente hay mordida, son evidentes los golpes dirigidos desde cierta distancia hacia el oponente que ejecuta DL, invirtiéndose luego la acción, por lo que no debería haber confusión entre el despliegue GA y el "caruselling" de BLEICK. Aunque BLEICK no menciona el despliegue "saltar", propio de muchos peces ante estímulos o ataques imprevistos, se ha incluido aquí

en la lista ya que es muy común y puede distinguirse bien el despliegue "huir". Finalmente, el despliegue "esquivar" se observa no solamente como indica BLEICK, cuando el pez no tiene espacio para huir, sino también ante ataques de baja intensidad (sobre todo cargas), como es común por ejemplo en la conducta sexual de adultos.

Desarrollo de la agresión. Patrones agresivos. Las observaciones de BLEICK sobre la ontogenia de la agresión fueron, como ella misma indica, más bien ocasionales. Su conclusión principal fue que la maduración de los despliegues agresivos en el guapote tigre es mucho más lenta que en otros cíclidos como *Aequidens* (OHM, 1958, en BLEICK, 1970). BLEICK constató las primeras agresiones (cargas) a los 2 meses de edad, con 4 meses observa el establecimiento de relaciones de dominancia con despliegues de C, DL, GC y DF, y con 8 meses encuentros agresivos más complejos como P y LBB. La maduración observada en este trabajo ha sido mucho más rápida: primeras agresiones antes del mes de edad, fase de GC hacia los 1,5 a 2 meses, fase LBB entre los 2 y 4 meses. Con 4 meses de edad se han identificado en nuestros animales todos los patrones agresivos que BLEICK recién observó a los 8 meses. Esto concuerda con descripciones en otros cíclidos (*Aequidens latifrons* y *Aequidens portalegrensis*, OHM, 1958, *Etroplus maculatus*, WYMAN y WARD, 1973). En *Tilapia zilli*, SACLAUSO (1985) observa las primeras persecuciones con 29 días de edad.

Por otra parte, aunque no ha sido finalidad de este estudio establecer la fecha exacta en que inician los diversos despliegues, pareciera evidente que hay diferencias claras con lo reportado en otros cíclidos. En el guapote tigre, los "golpes de cola, GC" son un despliegue relativamente temprano (hacia los 40 días), y en cualquier caso siempre preceden a la "lucha boca-a-boca, LBB", que aparece hacia los 60 días. BLEICK también reporta esta secuencia aunque con tiempos de inicio más tardíos. Al contrario, WYMAN y WARD (1973) reportan para *Etroplus* la LBB a los 54 días, los GC hacia los 64 días. En *Etroplus maculatus* el despliegue frontal, DF, aparece muy temprano, a los 21 días mientras que en el guapote se manifiesta con claridad solamente a mediados de la segunda fase, hacia los 30 a 40 días de edad.

Si se quiere interpretar el desarrollo del comportamiento agonístico del guapote tigre, debe tenerse en cuenta indudablemente el desarrollo de la conducta de depredación. Los alevines muestran este comportamiento prácticamente desde el pri-

mer día de edad. Ya en la primera semana de vida se observaron alevines perseguir en grupo y morder con sacudida a otros alevines más pequeños o moribundos. Desde la primera semana pueden aparecer alevines muertos parcialmente comidos. Los alevines de guapote tigre muestran también el comportamiento descrito como "micro-nipping" (WYMAN y WARD, 1973, para *Etroplus*) o "contacting" (NOAKES, 1970, para *Cichlasoma labiatum*). Como ya indica BLEICK, este comportamiento aparece en el guapote solo relativamente tarde, es decir, cuando los alevines permanecen varias semanas con los padres en la pecera, y no en todas las camadas. Es evidente que los padres muestran ante este comportamiento claros signos de evitación e incomodidad, plegando y sacudiendo aletas, huyendo e incluso escondiéndose en las esquinas de la pecera por lo que hay que asumir que los alevines muerden sobre todo las puntas de las aletas de los padres con la finalidad depredadora de arrancar pedacitos y no para alimentarse de mucus como se ha descrito para otros cíclidos (*Etroplus*, WYMAN y WARD, 1973; *Symphysodon*, HILDEMAN, 1959). Es posible que este comportamiento de los alevines de guapote sea un artefacto derivado del hacinamiento en la pecera, pero ilustra sin duda su capacidad depredadora, ya que desde los primeros días pueden morder y desgarrar piezas más grandes con fuertes sacudidas. La primera fase de la agresividad en el guapote, que comienza con mordidas simples dirigidas generalmente a las aletas traseras del alevín precedente en el fondo de la pecera, podría interpretarse entonces como fase de mordidas "depredadoras" hacia objetos en movimiento en el radio de acción del alevín. Es revelador, en este sentido, el que los alevines atacados no "sepan" cómo reaccionar, huyendo a veces solo después de haber recibido varias mordidas, conducta que también ha sido descrita para *Etroplus* (HUNTINGFORD, 1986), por lo que pareciera que los peces atacados deban aprender a evitar el posible ataque y acercamiento desde atrás.

El despliegue "golpes de cola" aparece en la segunda fase, precisamente como reacción a los acercamientos desde atrás, aunque también puede observarse en ocasiones como despliegue de amenaza activa. Esta fase, caracterizada sobre todo por GC y DL, la interpretaríamos entonces como fase de amenaza defensiva.

La tercera fase se distingue sobre todo por la aparición de luchas ritualizadas (LBB). La LBB, como conducta de íntimo contacto, ojo-a-ojo, por períodos prolongados, sirve probablemente no

solamente para medir fuerzas, sino también para conocer individualmente a los peces "medidos". Así se explicaría el hecho de que todavía en esta fase, y sobre todo en la precedente, sean relativamente comunes las "equivocaciones" en que hay un ataque a un pez de rango superior.

En la cuarta fase no se observan equivocaciones. El rango jerárquico está establecido, los peces se conocen individualmente, por lo menos a los peces dominantes. La mayoría de los despliegues son ahora, más que cargas, solamente amagos de carga, que bastan para ahuyentar a los subordinados. En vez de ataques directos lo que se observa ahora es intimidación, como lo indican las agrupaciones de subordinados, que, a pesar de ser poco atacados, no acuden ya a la alimentación.

Coloración y dominancia. Las funciones de la coloración en los peces pueden resumirse fundamentalmente en aquellas de orden críptico o de camuflaje y aquellas de orden comunicativo, ya sea interespecífico o intraespecífico (LAGLER *et al.*, 1984). Muchos peces, entre ellos el guapote tigre, pueden cambiar rápidamente de color por movimientos del pigmento en los cromatóforos mediante control nervioso, por lo que están bien capacitados para expresar diversos estados motivacionales. Los patrones de coloración pueden estar involucrados en reconocimiento sexual, parental y/o filial y también en reconocimiento individual (MYHRBERG, 1980; MUSKE y FERNALD, 1987).

En juveniles de guapote tigre la coloración tiene indudablemente una fuerte influencia de orden críptico. Peces provenientes de tanques oscuros, por ejemplo, aparecen en los primeros minutos casi negros, aclarándose rápidamente si se les pasa a peceras iluminadas. Sin embargo, si se mantiene a un grupo de juveniles en el mismo entorno, adoptan también patrones de coloración diversos que aparentan estar relacionados con su estado motivacional, probablemente como consecuencia de las relaciones de dominancia.

Al igual que BLEICK se interpreta el patrón "listado" como de naturaleza primordialmente críptica, ya que es característico de peces aislados, acurrucados en una esquina o miedosos ante el observador. Respecto de los demás 5 patrones de juveniles, BLEICK asigna a los patrones blanco y oscuro la motivación de miedo, a los patrones ocelado y estriado una motivación neutral y al patrón en banda una motivación agresiva.

El análisis de aproximadamente 1.500 encuentros agresivos entre juveniles ha demostrado que los patrones "blancos" (claro, ocelado y en banda) corresponden a animales que ganan más del 90 % de sus peleas, los patrones "grises" (estriado) a animales que ganan y pierden aproximadamente el mismo número y los patrones "negros" (oscuro y negro) a animales que pierden la mayoría de sus peleas. Aunque no se procedió a diferenciar entre los 3 patrones "blancos", es evidente que no se puede asignar al patrón "claro" la motivación de miedo o de camuflaje. Esto se ha podido comprobar también en tanques oscuros, donde los animales grandes y dominantes resaltan de los demás por su coloración clara.

El porcentaje relativo de peleas "internas" es mucho menor en animales dominantes ("blancos") que en las otras categorías, lo que refleja el hecho de que estos animales mantienen generalmente sus distancias entre sí, atacando sobre todo a los subordinados.

Evolución de la agresividad. El nivel máximo de agresividad observado corresponde a los días 50 a 60, con aproximadamente 1.2 encuentros agresivos por pez y por minuto. Aunque sólo se contabilizaron ataques directos (sobre todo C, G y M) se estima que éstos constituyen más del 90 % del total de las agresiones. Datos similares de agresividad se han reportado para otros peces: 0.07 encuentros/pez/minuto en *Salmo salar* (FERNÖ y HOLM, 1985), de 0.2 hasta 1.22 encuentros/pez/min en *Oncorhynchus* (DAVIS y OLLA, 1987), 0.45 encuentros/pez/min en *Anguilla* (KNIGHTS, 1987). Sin embargo, dado que las condiciones de observación fueron diferentes, no es posible comparar directamente estos valores para llegar a alguna conclusión acerca de la agresividad relativa de estas especies.

El desarrollo de la agresividad durante el crecimiento muestra un comportamiento definido, tanto en el aspecto cuantitativo como en el aspecto cualitativo. Durante las primeras 3 a 4 semanas no hay agresión, los alevines permanecen en cardumen. Hacia las 4 a 5 semanas se observa un rápido incremento en el número de ataques que alcanza su máximo hacia las 7 a 8 semanas. Este aumento coincide probablemente con la fase de abandono de cuidados parentales y dispersión de los juveniles en situación natural (BLEICK, 1970). A partir de las 7 a 8 semanas el número de ataques disminuye lentamente, aunque a no menos del 60% del valor máximo. Al mismo tiempo se modifica cualitativamente el comportamiento agresivo.

Estos cambios reflejan probablemente la estabilización de una jerarquía de dominancia en el cultivo, característica de muchos vertebrados superiores (WILSON, 1975), pero también de muchos peces, entre ellos los cíclidos (EIBL-EIBESFELDT, 1967; NELISSEN, 1985), basada en reconocimiento individual (MYHRBERG, 1980), relaciones de dominancia interindividuales y aprendizaje (WILSON, 1975; WALLACE, 1979). La tercera fase del desarrollo agresivo (50 a 100 días) coincide con la fase de mayor número de ataques. Las numerosas luchas rituales (LBB) fijan las relaciones de dominancia interindividuales, al mismo tiempo se acentúan las diferencias de tamaño y de coloración. Algunos comportamientos observados en esta fase son característicos de jerarquías de dominancia: la intervención de peces dominantes (claros) ante luchas rituales de subordinados (NELISSEN, 1985), la marcada xenofobia ante la introducción de peces extraños (WILSON, 1975) y el hecho de que la frecuencia agresiva sea mayor entre grupos vecinos en la escala jerárquica (NELISSEN, 1985). Por otra parte, aunque en este trabajo no se analizaron las jerarquías en detalle, es improbable que hayan sido jerarquías lineales con conocimiento individual general debido al alto número de peces en cada pecera (NELISSEN, 1985). En estas condiciones la coloración adquiere probablemente un papel importante, a saber, el de señal de "status" o posición social (WILSON, 1975), determinando las relaciones de dominancia entre las diversas coloraciones y estabilizando la jerarquía, aún sin reconocimiento individual generalizado. Esta estabilización en el guapote tigre aparenta ser más bien relativa, mucho más importante en la calidad de los encuentros agresivos que en la disminución del número de ataques por individuo y por unidad de tiempo.

Crecimiento. Es bien sabido que el crecimiento de muchos peces en el confinamiento de peceras o tanques pequeños es más reducido que en estanques o en libertad, por lo menos a partir de un cierto tamaño (CAULTON, 1982). No se dispone de datos de crecimiento de otros cíclidos piscívoros obtenidos en condiciones similares de laboratorio, pero resulta interesante comparar el crecimiento del guapote tigre con el de tilapias en condiciones parecidas de densidad, temperatura y alimentación. En estas condiciones el crecimiento del guapote tigre aparenta ser superior al de la tilapia en las primeras semanas de vida, invirtiéndose luego la relación.

En el rango de aproximadamente 5 mg a 100 mg podemos inferir para el guapote un creci-

miento específico promedio de alrededor del 17 % peso corporal/día, mientras que para *Tilapia zillii* se reporta aproximadamente un 11 % (SACLAUSO, 1985); para *Oreochromis mossambicus* 14 % (MACINTOSH y DESILVA, 1984) y para *Oreochromis nilotica* x *O. aureus* 7,1 % (MACINTOSH y DESILVA, 1984).

En el rango de aproximadamente 100 mg a 1.5 g el crecimiento específico del guapote fue de aproximadamente 6 %, contra 6,9 % en *Sarotherodon mossambicus* (PRICE et al., 1985), 6,8 % en *S. melanotheron* (PRICE et al., 1985) y 3,5 % en *T. nilotica* (DESILVA, y PERERA, 1985).

Finalmente en el rango de 5 a 45 gramos hemos observado una tasa de crecimiento específica de solamente 1,5 %, mientras que HENDERSON-ARZAPALO y STICKNEY (1986) reportan para *S. mossambicus* y para *S. aurea* en este rango todavía tasas de más del 5 %, y MELARD (1986, en ANTOINE et al., 1987) para *O. niloticus* tasas de 4,4 %.

Sin embargo, debido al problema de avitaminosis mencionado, las tasas de crecimiento obtenidas en este trabajo subestiman probablemente el verdadero potencial de crecimiento del guapote tigre.

Variabilidad del crecimiento. El crecimiento del guapote tigre en nuestras condiciones ha mostrado una variabilidad bien marcada, como se desprende de las ecuaciones de regresión y del comportamiento del coeficiente de variación. Un aumento del CV durante el crecimiento es considerado generalmente como un indicador de efectos competitivos. Aunque es difícil establecer comparaciones cuantitativas debido a la gran variedad de las condiciones de cultivo (falta de procedimientos estandarizados), el aumento del CV en el guapote no aparenta ser mayor que lo reportado para otras especies consideradas generalmente más "pacíficas". En tilapias (*T. zillii*) SACLAUSO (1985) reporta un aumento del CV del 3 % (4 mg) al 25 % (160 mg) en 33 días, mientras que MACINTOSH y DESILVA (1984, *O. mossambica*) encuentran en peces de aproximadamente 0.5 gramos luego de 50 días de cultivo un CV de hasta 60 %, sin indicar no obstante el CV inicial. En la tenca BACKIEL (1986) reporta un aumento del CV del 25 % (2 g) hasta un máximo de 80 % (10 g) en 42 días de cultivo. En la anguila, WICKINS (1987) obtiene en 90 días de cultivo un aumento del CV del 27 % (0.25 g) hasta un máximo de 85 % (0.5 g).

En el guapote, pudo notarse una estabilización e incluso descenso del CV a partir de las 25 a 30 semanas de edad. Hay varios factores que podrían contribuir a este efecto, pero que no es posible definir con más claridad con los datos existentes: mortalidad selectiva de peces "enanos", recuperación parcial de "enanos" al descender la agresividad y descenso relativamente más fuerte de la tasa de crecimiento de animales "gigantes" en comparación con los "enanos" al alcanzar diferencias de tamaño muy grandes. Una parte de la variabilidad del crecimiento obedece con seguridad a la diferencia entre machos y hembras. Como se ha podido comprobar, por el seguimiento de una cohorte hasta las 120 semanas de edad, es obvio que los machos alcanzan tallas mucho mayores que las hembras y es posible que esta diferencia ya se manifieste en juveniles que todavía no pueden diferenciarse sexualmente, contribuyendo entonces al CV.

Agresividad y crecimiento. Aparte de factores genéticos se han mencionado una serie de factores "sociales" que afectan el crecimiento mediante la competencia: canibalismo, mortalidad y debilitación por agresión abierta, intimidación, estrés, supresión de la alimentación, inhibición del crecimiento por medio de factores químicos, inhibición mediante intimidación visual, estimulación de conductas "acaparadoras" en algunos peces, entre otros (DOYLE y TALBOT, 1985). En el guapote, como en otros muchos peces, es evidente la correlación entre dominancia y tamaño: regularmente, aunque con algunas excepciones, los peces dominantes y "blancos" eran también los más grandes en nuestras peceras. Sin embargo, ¿son más grandes porque son dominantes, o son dominantes porque eran desde el inicio genéticamente más grandes? En otras palabras, ¿se adquiere la primera ventaja competitiva por una mayor agresividad genética, o por un mayor tamaño genético? Este problema es discutido largamente en DOYLE y TALBOT (1985) en vista de la importancia que tendría para la acuicultura el que una selección de peces grandes fuera simultáneamente una selección de peces agresivos. Estos autores se inclinan, con base en argumentos teóricos, por el tamaño como primer factor determinante. Nuestras observaciones confirman esta acepción: por lo general eran siempre los alevines más grandes, aunque con muy pequeñas diferencias de tamaño, los que desarrollaban más iniciativa y agresividad en la fase primera del desarrollo agonístico, comenzando a atacar a sus vecinos.

Es difícil evaluar qué factores, de los men-

cionados anteriormente, han causado la variabilidad del crecimiento en este trabajo. Las condiciones experimentales no permiten sacar conclusiones sobre posibles efectos químicos, inhibición visual o estrés. Los posibles efectos de la agresividad son en parte contradictorios: el canibalismo, aunque poco importante en este experimento, al afectar a los peces más pequeños, producirá un efecto de sobreestimación de la tasa de crecimiento y de reducción del CV. Por otra parte, si los peces canibales crecieran con mayor rapidez debido al alimento natural, como en el caso del lucio (GILES *et al.*, 1986), ello provocaría también un aumento del crecimiento promedio, pero esta vez un aumento del CV. La mortalidad también tendrá efectos

contradictorios: cuando afecte a animales grandes, como consecuencia de luchas jerárquicas, reducirá el crecimiento promedio y el CV. Si afecta a animales pequeños, lo cual es indudablemente la situación más común, aumentará el crecimiento promedio y reducirá el CV. El tercer factor a considerar, la supresión total o parcial de la alimentación debido a la intimidación de los animales subordinados, actuará sin embargo solamente en un sentido, al reducir la tasa de crecimiento específica y aumentar el CV. En vista del drástico incremento del CV en nuestras condiciones de cultivo, es probable que éste haya sido el factor decisivo en nuestro experimento, sobreponiéndose a los efectos de los demás factores.

13 de febrero de 1989.

LITERATURA CITADA

- Abbott, J.C. 1985. Patterns of aggressive attack in juvenile steelhead trout (*Salmo gairdneri*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1.702-1.706.
- Antoine, T., P. Wery, J.C. Micha y C. VanHove. 1987. Comparison of the growth and chemical composition of *Oreochromis (Tilapia) niloticus* and *Cichlasoma (Theraps) melanurum* Gth fed with *Azolla*. Aquaculture. 66:181-196.
- Backiel, T. 1986. Masking effects of variability of growth on its estimation in juvenile tench, *Tinca tinca* (L.) reared at different temperatures. Pol. Arch. Hydrobiol. 33: 69-95.
- Bleick, C. R. 1970. The behaviour of a Central American cichlid *Cichlasoma managuense*, and the functions of its color patterns: a laboratory and field study. Tesis de maestría inédita, Universidad de California.
- Bussing, W.A. 1987. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica. 270 pp.
- Caulton, M.S. 1972. Feeding, metabolism and growth of tilapias: some quantitative considerations. En: The biology and culture of tilapias. R.S.V. Pullin y R.H. Lowe-McConnell, Editores. ICLARM, Manila.
- Davis, M. y B.L. Olla. 1987. Aggression and variation in growth of Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) juveniles in seawater: effects of limited rations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 192-19.
- DeSilva, S. y M. K. Perera. 1985. Effects of dietary protein level on growth, food conversion and protein use in young *Tilapia nilotica* et four salinities. Trans. Amer. Fish. Soc. 114: 584-589.
- Doyle, R.W. y A.J. Talbot. 1986. Artificial selection on growth and correlated selection on competitive behaviour in fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1.059-1.064.
- Dunseth, D.R. y D.R. Bayne. 1978. Recruitment control and production of *Tilapia aurea* (Steindachner) with the predator *Cichlasoma managuense* (Günter). Aquaculture 14:383-390.
- Eaton, R. y R.D. Farley. 1974. Growth and the reduction of depensation of Zebrafish, *Brachydanio rerio*, reared in the laboratory. Copeia 1974: 204-209.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1967. Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper, München.
- Ejike, C. y C. B. Schreck. 1980. Stress and social hierarchy rank in Coho salmon. Trans. Amer. Fish. Soc. 109: 423-426.
- Fernö, A. y M. Holm. 1985. Aggression and growth of atlantic salmon parr. I. Different stocking densities and size groups. FiskDir. Skr. Ser. HavUnders. 18: 123-129.
- Giles, N., R.M. Wright y M.E. Nord. 1986. Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L., some experiments with fry densities. J. Fish. Biol. 29: 107-113.
- Henderson-Arzapalo, A. y R.R. Stickney. 1985. Effects of stocking density on two tilapia species in an intensive culture system. Proc. Ann. Conf. S.E. Assoc. Fish & Wildl. Agencies 34: 379-387.
- Hildeman, W.H. 1959. A cichlid fish, *Symphysodon discus*, with unique nurture habits. Amer. Naturalist 93: 27-34.
- Holm, M. y A. Fernö. 1985. Aggression and growth of atlantic salmon parr. II. Different populations in pure and mixed groups. Fisk Dir. Skr. Ser. Hav Unders 18: 123-129.
- Huntingford, F.A. 1984. The study of animal behaviour. Chapman and Hall, London.
- Huntingford, F.A. 1986. The development of behaviour in fish in: The behaviour of teleost fishes. Pitcher, T.J. Editor, Croom Helm, London.
- Jobling, M. 1985. Physiological and social constraints on growth of fish with special reference to arctic charr, *Salvelinus alpinus* L. Aquaculture 44: 83-90.
- Jobling, M. y T. G. Reinsnes. 1986. Physiological and social constraints on growth of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L.: an investigation of factors leading to stunting. J. Fish. Biol. 28: 379-384.
- Knights, B. 1987. Agonistic behaviour and growth in the European eel, *Anguilla, anguilla* L., in relation to warm-water aquaculture. J. Fish. Biol., 31: 265-276.
- Lagler, K.F., J.E. Bardach, R.R. Miller y D.R. May Passino. 1984. Ictiología. AGT Editor S.A. México. 487 pp.
- Lovshin, L.L. 1982. En: The biology and culture of tilapias. R.S.V. Pullin y R.H. Lowe-McConnell, Editores, ICLARM, Manila.
- MacIntosh, D.J. y D.D. DeSilva. 1984. The influence of stocking density and food ration on fry survival and growth in *Oreochromis mossambicus* and *O. niloticus* female x *O. aureus* males hybrids reared in a closed circulated system. Aquaculture 41: 345-358.
- Melard, C. 1986. Recherche sur la biologie d' *Oreochromis (Tilapia) niloticus* (Pisces, Cichlidae) en élevage expérimental: reproduction, croissance, bioénergétique. Thèse de Doctorat, Université de Liège, inédit.
- Muske, L.E. y R.D. Fernald. 1987. Control of a teleost social signal I. Neural basis for differential expression of a color pattern. J. Comp. Physiol. 160A: 89-97.
- Myhrberg, A.A. Jr. 1980. Sensory mediation of social

- recognition processes in fishes. En: Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes. J.E. Bardach *et al.* Eds., ICLARM, Manila.
- Nelissen, M.H.J. 1985. Structure of the dominance hierarchy and dominance determining "group factors" in *Melanochromis auratus* (Pisces, Cichlidae). Behaviour 94: 85-107.
- Noakes, D.L.G. 1970. Ontogeny of behaviour in a polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma labiatum*. Tesis doctoral no publicada. Universidad de California.
- Ohm, D. 1958. Die ontogenetische Entwicklung des Kampfverhaltens bei *Aequidens portalegrensis* Hensel und *Ae. latifrons* Steindachner (Cichlidae). Verh. Deut. Ges. Frankfurt. 1958: 182-194.
- Papoutsoglou, S.E., E. Pappaskeva-Papoutsoglou y M.N. Alexis. 1987. Effect of density on growth rate and production of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) over a full rearing period. Aquaculture. 66: 9-17.
- Pitcher, T.J. Eds. 1986. The behaviour of teleost fishes. Croom Helm, London.
- Price, E.E., J.R. Stauffer Jr. y M.C. Swift. 1985. Effect of temperature on growth of juvenile *Oreochromis mossambicus* and *Sarotherodon melanotheron*. Env. Biol. Fish. 13: 149-152.
- Ra'anan, Z. y D. Cohen. 1984. The effect of group interactions on the development of size distribution in *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) juvenile populations. Biol. Bull. 166: 22-31.
- Saclauso, C.A. 1985. Interaction of growth with social behaviour in *Tilapia zillii* raised in three different temperatures. J. Fish. Biol. 26: 331-337.
- Saint-Paul, U. 1986. Potential for aquaculture of south american freshwater fishes: a review. Aquaculture 54: 205-240.
- Sands, D. 1986. A fishkeepers guide to Central American cichlids. Salamander Book Ltd. London. 77 pp.
- Sequeira, R. 1981. Programa nacional de desarrollo de la pesquería y acuiculturas afines. Documento inédito. CONICIT. 77 pp.
- Stratton, E.S. 1968. An ethogram of *Cichlasoma spilurum* (Pisces: Cichlidae). Tesis de maestría, Universidad de California.
- Villa, J. 1982. Peces nicaraguenses de agua dulce. Ed. Unión, Managua, Nicaragua, 248 pp.
- Wallace, R.A. 1979. Animal behaviour. Its development, ecology, and evolution. Goodyear Publishing. Santa Mónica, California.
- Wickins, J.F. 1985. Growth variability in individually confined elvers, *Anguilla anguilla* (L.) J. Fish. Biol. 27: 469-478.
- Wickins, J.F. 1987. Effects of size, culling and social history on growth of culture elvers, *Anguilla anguilla* (L.) J. Fish. Biol. 31:71-82.
- Wilson, E.O. 1975. Sociobiology. The new synthesis. Harvard University Press, Cambridge, Ma.
- Wright, R.M. y N. Giles. 1987. The survival growth and diet of pike fry, *Esox lucius* L., stoked at different densities in experimental ponds. J. Fish. Biol. 30: 617-629.
- Wyman, R.L. y J.A. Ward. 1973. The development of behaviour in the cichlid fish *Etroplus maculatus*. Z. Tierpsychologie 33: 461-491.