

**COMPORTAMIENTO AGONÍSTICO EN MACHOS DE  
*Austrolebias reicherti*.**

**Ana Laura Fabra**



**Tesina para optar por el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas,  
Orientación Etología.**

**Orientadores: Dra. Bettina Tassino (Sección Etología)  
Dr. Marcelo Loureiro (Sección Zoología Vertebrados)**

**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
2011**

## **Resumen.**

La selección sexual puede actuar a través de la selección intersexual, cuando individuos de un sexo eligen entre individuos del sexo opuesto; o por medio de la selección intrasexual, donde individuos del mismo sexo compiten por acceder a parejas. En la mayoría de las especies la selección intrasexual ocurre en los machos, ya sea por defender territorios o por monopolizar hembras. Algunas características como el tamaño corporal, coloración o tamaño de ornamentos pueden ser caracteres asociados a la dominancia.

*Austrolebias reicherti* es endémica del sudoeste de la cuenca de la Laguna Merín y habita charcos de agua temporales. El macho corteja a la hembra, se entierran en el sustrato, depositan los gametos y los huevos resistentes a la desecación persisten hasta la temporada siguiente. Si bien presentan dimorfismo sexual, las hembras no muestran preferencias respecto a características fenotípicas como el tamaño y el diseño de bandas de los machos. Dado que el éxito de la competencia masculina puede influir directamente en la probabilidad de apareamiento, es necesario conocer las pautas comportamentales y las características morfológicas de los individuos asociadas a la dominancia. El objetivo de este trabajo fue analizar el comportamiento agonístico entre machos de esta especie y determinar las condiciones en que se establece dominancia.

Se analizaron 9 enfrentamientos entre díadas de machos de 10 min de duración, registrados en video. Mediante registro continuo se cuantificó la frecuencia de las unidades comportamentales asociadas a la agresión, la intensidad de coloración, el despliegue de las aletas y el tiempo de permanencia sobre una zona restringida con sustrato, adecuada para la deposición de gametos.

Se estableció dominancia en 6 de los 9 enfrentamientos, siendo el macho de mayor tamaño el dominante. Éstos presentaron mayor frecuencia de comportamientos agresivos, mayor intensidad de coloración corporal y mayor grado de extensión de las aletas. Mientras que los subordinados huyeron más frecuentemente. Los machos dominantes permanecieron significativamente más tiempo sobre la zona de sustrato, el cual sería un recurso a defender. El enfrentamiento se dividió en: preconflicto es la instancia de evaluación de los individuos; el conflicto que es decisivo en la futura resolución del enfrentamiento y concluye cuando se establece dominancia, y el postconflicto caracterizado por el mantenimiento de la diferenciación comportamental de ambos machos. Estos resultados sugieren la existencia de selección intrasexual a través del establecimiento de jerarquías donde el tamaño corporal es un factor determinante.

## Introducción.

La selección sexual, como forma especial de la selección natural (Darwin, 1859), involucra la capacidad diferencial de los individuos de encontrar pareja siendo seleccionados aquellos caracteres que aumentan el éxito reproductivo (Darwin, 1871). La selección sexual puede actuar de dos formas: a través de la selección intersexual o epigámica, cuando individuos de un sexo eligen entre individuos del sexo opuesto; o por medio de la selección intrasexual, donde la competencia se establece entre individuos del mismo sexo por el acceso a las parejas, obteniendo algún recurso importante para las mismas o accediendo directamente a éstas (Darwin, 1871). La selección intersexual e intrasexual pueden favorecer el establecimiento de los mismos o diferentes caracteres (Benson y Basolo, 2006).

En la mayoría de las especies la selección intrasexual ocurre en los machos, que son quienes compiten por el acceso a las hembras, siendo éstas quienes invierten más en la reproducción (Bateman, 1948). A partir de la condición anisógama de la gran mayoría de las especies animales, la inversión reproductiva de las hembras ya desde la producción de sus gametos es energéticamente mucho más costosa que la realizada por los machos (Krebs y Davies, 1993). Desde este punto de vista, la selección sexual podría explicar el dimorfismo sexual, ya que las hembras constituyen un recurso escaso para el éxito reproductivo masculino, debido a la inversión reproductiva diferencial entre los sexos (Darwin, 1871; Krebs y Davies, 1993).

Numerosos estudios acerca de la forma en que opera la selección sexual, han utilizado a los peces como modelos para la observación y experimentación (Evans y Magurran, 1999; Amundsen y Forsgner, 2001; Dosen y Montgomerie, 2004; Fisher y Rosenthal, 2006). En muchas especies se ha descrito la competencia entre machos, los cuales se enfrentan y manifiestan comportamientos agresivos, ya sea por defender territorios o monopolizar hembras (Heuts y Nijman, 1998; Candolin, 2000; Beaugrand y Cotnoir, 2002; Benson y Basolo, 2006). Las características individuales como el tamaño corporal inciden en el éxito competitivo del macho (Benson y Basolo, 2006) y el éxito de la competencia macho-macho, influye directamente en la probabilidad de apareamiento. Por otro lado, la coloración (Heuts y Nijman, 1998) o el tamaño de los ornamentos como la prolongación de la aleta caudal o “espada” de los peces del género *Xiphophorus*, son caracteres que se encuentren asociados a la dominancia (Benson y Basolo, 2006).

El género *Austrolebias* (previamente llamado *Cynolebias*) es uno de los géneros de peces anuales de Sudamérica, y en Uruguay se encuentra representado por aproximadamente 38 especies (Costa, 2006). Habitan charcos u otros cuerpos de agua temporales (Fig. 1). Por lo tanto, su ciclo de vida posee ciertas características peculiares: los huevos son depositados en el fondo de los charcos, resisten la desecación, poseen diapausas en el desarrollo embrionario; y los juveniles alcanzan rápidamente la madurez sexual lo que les permite reproducirse antes de que se produzca la desecación de la masa de agua (Vaz Ferreira et al., 1963).

*Austrolebias reicherti* (Loureiro y García, 2004) es una especie endémica que se distribuye en la zona sudoeste de la cuenca de la Laguna Merín (Fig. 2). Presenta dimorfismo sexual, siendo los machos de color marrón claro con un diseño de bandas verticales negras, cuyo ancho es la mitad del espacio que hay entre ellas. Además, presentan en la zona posterior de las aletas anal y dorsal una mancha negra delimitada anteriormente por un borde celeste. Las hembras son de color marrón y no presentan diseño de bandas, la aleta anal es triangular con manchas oscuras entre los radios (Loureiro y García, 2004). Durante el cortejo el macho realiza una serie de despliegues comportamentales para atraer a la hembra y durante el apareamiento se entierran en el sustrato donde depositan los gametos (García et al., 2008). Los huevos permanecen enterrados durante el período de desecación del charco hasta la temporada siguiente.

Pruebas de preferencia de las hembras hacia machos con características fenotípicas como el tamaño y el diseño de bandas, muestran que no son selectivas respecto a estos caracteres. Por lo cual, el acceso a las parejas podría estar determinado por la competencia intrasexual, por medio del establecimiento de jerarquías y/o exclusión territorial (Tassino et al, 2008). Dado que el éxito de la competencia masculina podría influir directamente en la probabilidad de apareamiento, es necesario conocer las pautas comportamentales y las características morfológicas de los individuos, asociados a la dominancia.

De acuerdo a los antecedentes mencionados la hipótesis de este trabajo plantea que durante enfrentamientos entre machos de *A. reicherti* se establecerá dominancia y ésta se correlacionará positivamente con el tamaño corporal, la intensidad de coloración, el despliegue de las aletas y la frecuencia de comportamientos agresivos. El objetivo de este estudio es conocer los patrones de comportamiento agonístico en machos de *A. reicherti*. Se describirán los estados y eventos comportamentales asociados al mismo, y se determinarán las pautas comportamentales y características morfológicas de los individuos asociados a la dominancia.



## **Materiales y Métodos.**

Para el estudio del comportamiento agonístico de *A. reicherti* se utilizaron videograbaciones realizadas previamente de 10 enfrentamientos entre machos de *A. reicherti*, de 10 min de duración cada una. En los enfrentamientos se colocaron al azar, dos machos adultos de diferente tamaño, criados en cautiverio y de forma aislada en una pecera de vidrio de 59,5 x 19 x 21cm, la cual contenía en un extremo un recipiente de 20 x 17,4 x 5cm con turba. Todos los individuos fueron utilizados solamente una vez.

Para la observación y análisis de las videograbaciones se utilizó el programa Apple QuickTime. Primero se realizaron observaciones *ad libitum* de los registros para definir e identificar unidades comportamentales. Se efectuó un muestreo continuo, con 10 intervalos de un 1 min de duración cada uno. En cada intervalo se cuantificó la frecuencia de aparición de las unidades comportamentales, el grado de despliegue de las aletas, la coloración y el estado espacial de los individuos.

De cada individuo se registraron las unidades comportamentales que resultaron pertinentes al comportamiento agonístico. Se cuantificó el tiempo en que cada individuo permaneció en la zona con sustrato y al término de cada enfrentamiento se registró la ubicación espacial dentro del acuario (dentro o fuera de la zona con sustrato y mitad superior o inferior de la pecera).

Se estableció un índice para cuantificar la apariencia del individuo con valores entre 2 y 6, que consiste en la sumatoria del grado de despliegue de las aletas y la intensidad de coloración. El estado de despliegue de las aletas y de la coloración corporal se basó en una escala ordinal de 1 a 3. Al grado de despliegue de las aletas se le asigna el valor 1 cuando se encuentran retraídas, 2 cuando son extendidas y 3 cuando están totalmente extendidas. La intensidad de coloración toma valores igual a 1 si el animal está pálido no visualizándose su patrón de rayas, 2 si su coloración es marcada y 3 si ésta es muy marcada.

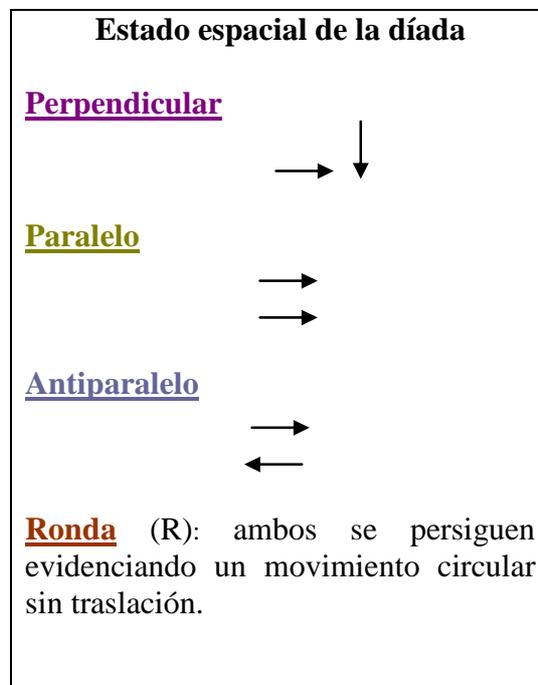
Además se registró el estado espacial de la díada en referencia a la ubicación de los individuos entre sí: paralelo, antiparalelo, perpendicular o ronda, mientras los individuos estaban separados a una distancia de hasta 2,5 veces el largo del macho de mayor tamaño (Fig. 3).

Se registró la longitud corporal de cada individuo mediante la medición sobre la imagen en la pantalla, cuando éstos se encontraban en un mismo plano y luego para cada

pareja se estableció la relación entre la longitud del macho de mayor tamaño y la longitud del macho menor.

El enfrentamiento entre los machos se dividió en 3 etapas: preconflicto, conflicto y postconflicto. La etapa de preconflicto se determinó a partir del inicio del experimento hasta el comienzo del conflicto, etapa de lucha o agresión propiamente dicha. Se estableció el comienzo del conflicto cuando los machos a distancia igual o menor al largo total del macho de menor tamaño realizan despliegue lateral, mientras la finalización se estableció con la sumisión de uno de los dos contrincantes (Fig. 4), la misma consiste en el repliegue de las aletas, la disminución de la intensidad del color y el alejamiento con respecto al otro individuo. A partir de este momento se considera que el enfrentamiento está resuelto con una dominancia establecida y se inicia la etapa de post-conflicto. Se consideró que la dominancia queda establecida cuando uno de los machos presenta postura sumisa mientras que el otro despliega las aletas y aumenta la coloración corporal.

Para el análisis se excluyó una de las réplicas debido a que los individuos no interaccionaron durante el enfrentamiento. En el análisis estadístico se utilizó el test de Wilcoxon para muestras pareadas.



**Figura 3.** Estados espaciales de la dída.



**Figura 4.** Etapa de conflicto en machos de *A. reicherti*: A) Inicio del conflicto, donde se observa el despliegue lateral en ambos machos, B) Finalización del conflicto dada por el comportamiento de sumisión del macho subordinado y aumento de coloración y extensión de las aletas del macho dominante.

## Resultados.

### Unidades comportamentales

Las unidades comportamentales identificadas y definidas a partir de la observación *ad libitum* de los peces durante el enfrentamiento fueron:

**Acercamiento** (Ac): desplazamiento de un macho en dirección al otro.

**Ataque** (At): acercamiento súbito y rápido de un macho hacia el otro.

**Escape** (Esc): alejamiento rápido y a gran distancia realizado por un macho cuando ambos se encuentran próximos.

**Alejamiento** (Al): alejamiento de corta distancia realizado por un individuo cuando ambos se encuentran próximos.

**Topeteo** (T): cualquier contacto realizado con la boca de un macho sobre alguna zona del cuerpo del oponente.

**Mordida** (M): mordida y sujeción realizada por un macho sobre cualquiera de las aletas del otro.

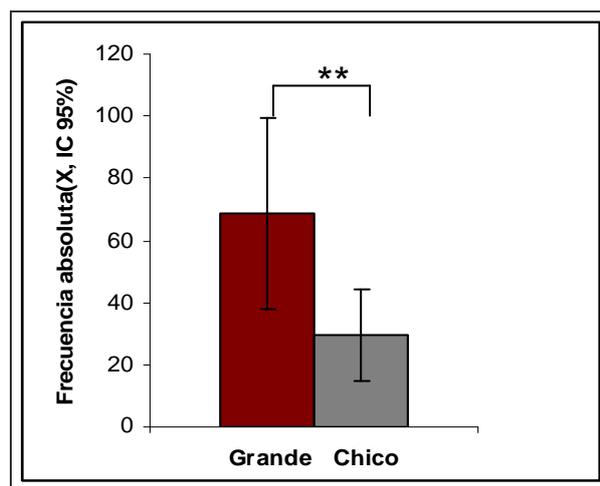
**Despliegue lateral** (DL): extensión y vibración de las aletas mientras el individuo permanece quieto.

**Despliegue sigmoide (DS):** realización de movimientos ondulatorios del cuerpo.

**Ronda (R):** realización de un movimiento circular sin traslación producto de una persecución en círculo llevada a cabo por ambos machos. En este trabajo se tiene en cuenta como estado espacial de la diada.

Luego de un análisis preliminar, fueron excluidas las unidades comportamentales cuya frecuencia era menor al 5 % y se tuvo en cuenta las más relevantes: despliegue lateral, acercamiento y escape. Sin embargo, el ataque fue considerado en el análisis ya que es una unidad poco frecuente pero relevante en la etapa de conflicto

Los machos de mayor tamaño fueron significativamente más activos que los menores (Wilcoxon  $z=2,66$ ;  $p=0,007$ ) considerando a todas las unidades comportamentales realizadas en todos los enfrentamientos (Fig. 5).



**Figura 5.** Frecuencia absoluta del total de unidades comportamentales realizadas por machos grandes y chicos (\*\*:  $P<0,01$ )

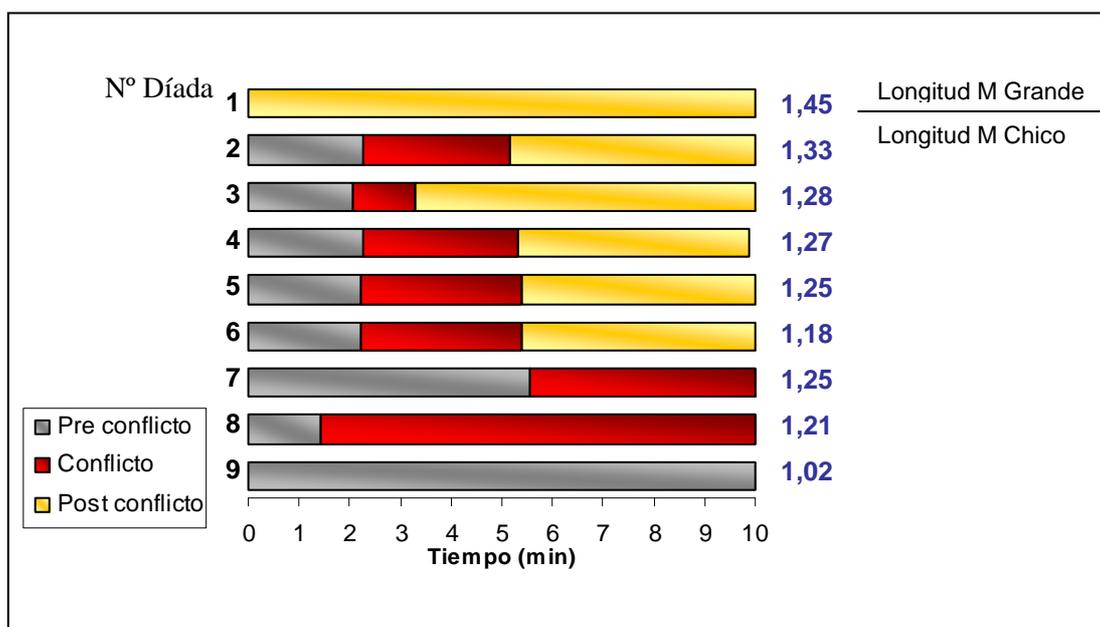
De los 9 enfrentamientos analizados, 6 fueron resueltos estableciéndose una relación de dominancia (Nº 1-6), mientras que en los 3 restantes (Nº 7-9) no hubo resolución del enfrentamiento (Fig. 6). En 5 de los 6 enfrentamientos resueltos (Nº 2-6) se observaron las tres etapas: preconflicto, conflicto y postconflicto (Fig. 6). El preconflicto y el conflicto exhibieron una duración constante; el primero tuvo una duración de  $2,21 \pm 0,05$  min y el conflicto duró  $2,70 \pm 0,41$  min (Fig. 7), con excepción de un caso donde la resolución del conflicto se produjo tan sólo en 1 min. En cambio, en un enfrentamiento (Nº 1) la dominancia

se estableció desde un principio, por lo cual las etapas de preconflicto y conflicto estuvieron ausentes (Fig. 6).

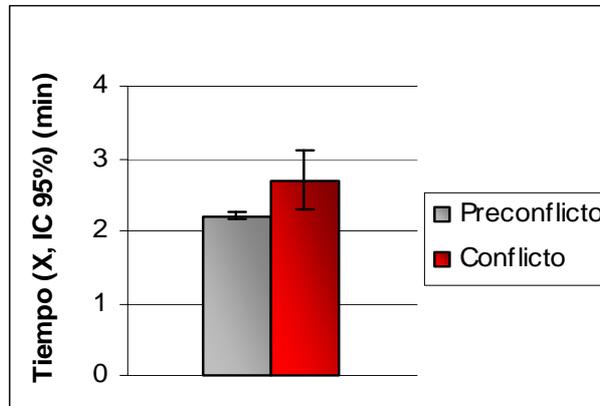
En 2 de las 3 díadas en las que no hubo resolución del enfrentamiento (N° 7 y 8), se observaron sólo dos etapas: preconflicto y conflicto. Ambas variaron en su duración: la etapa de preconflicto 1,42 y 5,57 min, mientras que el conflicto comprendió 8,57 y 4,42 min. Sin embargo, en la díada (N° 9) los machos no llegaron al conflicto, permaneciendo en la etapa de preconflicto durante todo el período de observación.

Respecto al tamaño corporal cuando la relación entre la longitud corporal de los machos (mayor/menor) fue mayor a 1,25 el enfrentamiento se resolvió y se estableció dominancia (n=4) (Fig. 6), siendo el individuo de mayor tamaño el dominante. Cuando la relación del largo corporal es de 1,25 se observó un caso en el que hubo resolución del enfrentamiento y establecimiento de dominancia y otro en los que no ocurre. Para valores inferiores a 1,25 en dos díadas no hubo resolución del enfrentamiento, mientras que en una si ocurrió.

El menor valor registrado fue de 1,02 y en esta díada no hubo conflicto entre los machos. Mientras que el mayor valor (1,45) lo presentó la díada en la que la dominancia se estableció desde un principio.

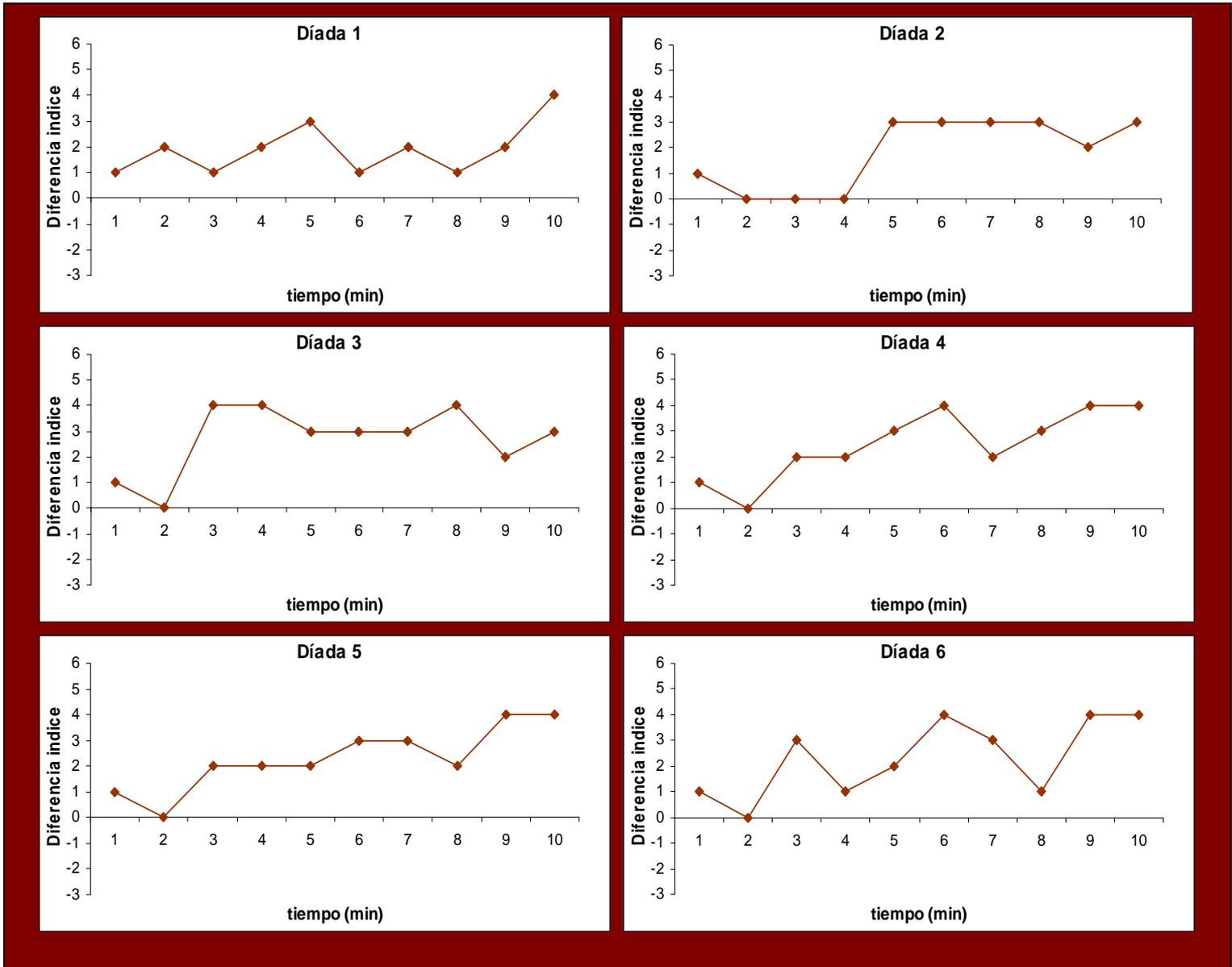


**Figura 6.** Duración de las etapas pre conflicto, conflicto y post conflicto y la relación del largo del macho grande y chico para cada díada.

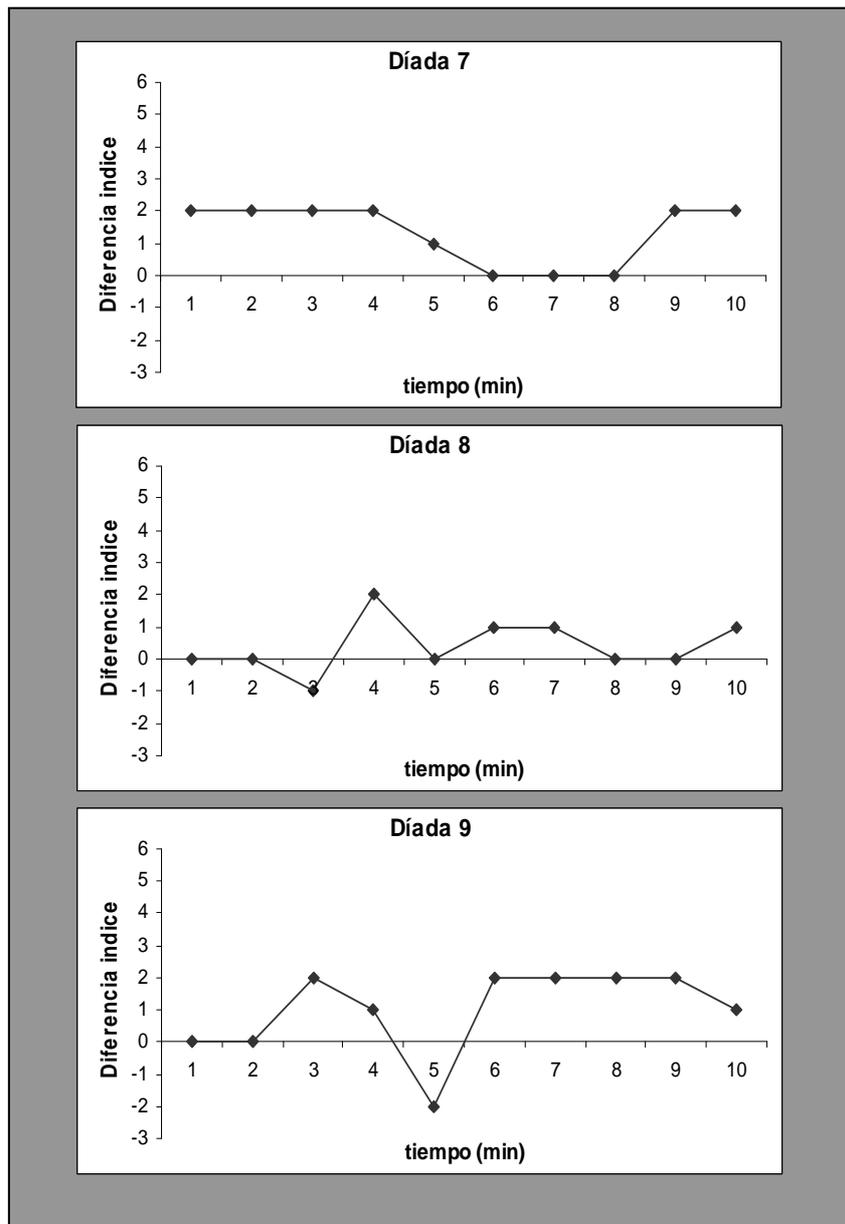


**Figura 7.** Duración promedio (expresado en minutos) del preconflicto y conflicto en los 5 enfrentamientos en los que se observaron las tres etapas.

En las díadas en que hubo resolución del enfrentamiento, la diferencia entre los índices de apariencia del macho grande y chico se hace mayor hacia el final del mismo, tomando valores igual o mayores a 3 (Fig. 8). Por el contrario, en las díadas en las cuales no se resolvió el enfrentamiento, la diferencia entre el índice de apariencia entre los machos fue menor a 3 (Fig. 9).



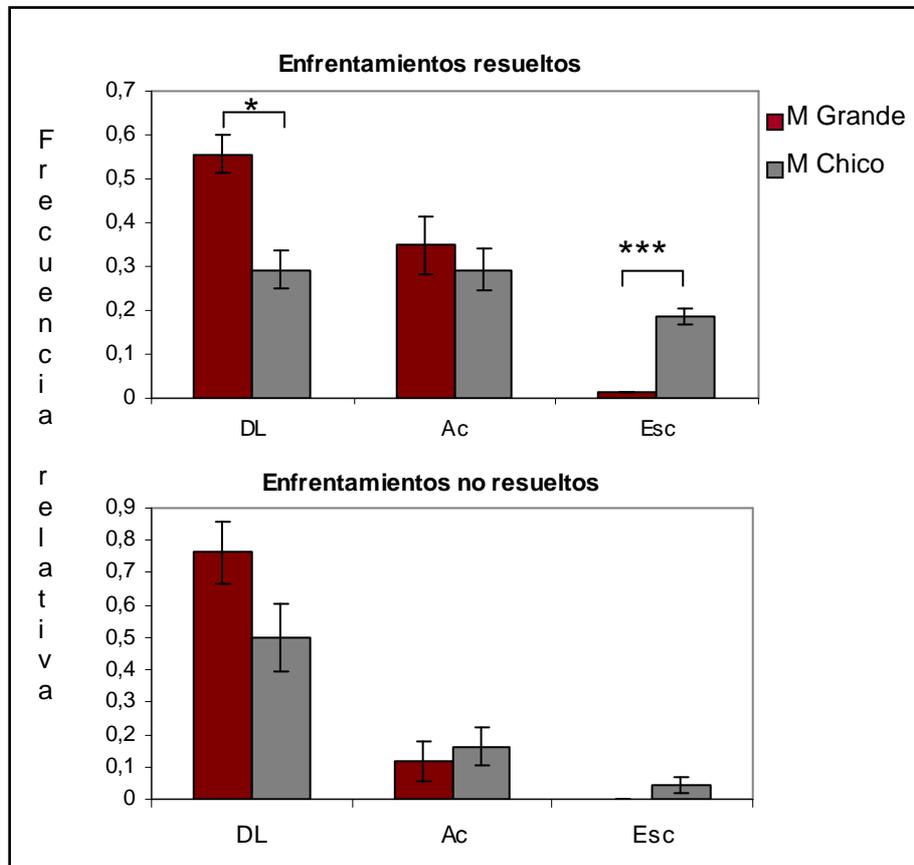
**Figura 8.** Diferencia en el índice de apariencia en las díadas en las cuales se estableció dominancia.



**Figura 9.** Diferencia en el índice de apariencia en las días en las cuales no se estableció dominancia.

En los enfrentamientos en que se estableció una relación de dominancia, los machos de mayor tamaño (dominantes) realizaron significativamente mayor cantidad de despliegues laterales (Wilcoxon  $z= 2,201$ ;  $p= 0,028$ ) mientras que los machos de menor tamaño (subordinados) escaparon con mayor frecuencia de forma significativa (Wilcoxon  $z= 4,455$ ;  $p= 8,37 \times 10^{-06}$ ) (Fig. 10). En los enfrentamientos no resueltos las frecuencias del despliegue

lateral son similares para ambos contendientes, al igual que la frecuencia de acercamientos y escapes (Fig. 10).



**Figura 10.** Frecuencia relativa (media y desvío estándar) de despliegue lateral (DL), acercamiento (Ac) y escape (Esc) realizados por machos grandes y chicos en las diadas en las que el enfrentamiento se resuelve (\*:  $P < 0,05$ ; \*\*\*:  $P < 0,001$ ) y en las que no.

### Análisis de las tres etapas del enfrentamiento.

#### Etapa pre conflicto

En esta etapa, tanto en los enfrentamientos que se resuelven como en los que no, ambos machos realizan despliegues laterales y acercamientos con una frecuencia baja (Fig. 11). Lo mismo ocurre cuando sólo se produce esta etapa, con la diferencia de que el macho de mayor tamaño realiza mayor frecuencia de despliegues laterales que el menor (Fig.12).

#### Etapa de conflicto

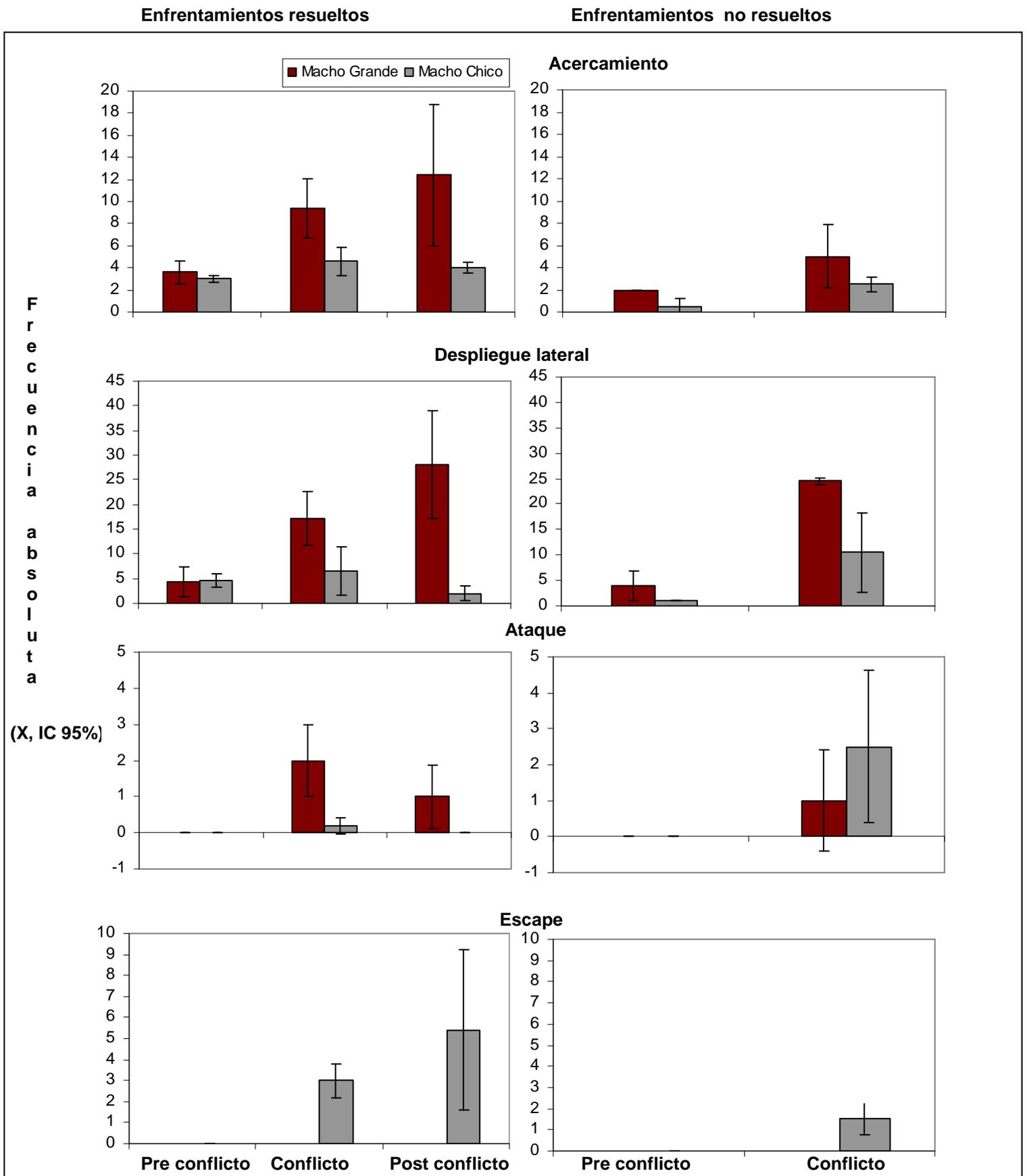
En esta etapa el comportamiento realizado por machos grandes y chicos varía según exista o no una posterior resolución del enfrentamiento. Cuando el enfrentamiento se resuelve, durante la etapa de conflicto se comienza a diferenciar los comportamientos realizados por ambos miembros de la díada, siendo el despliegue lateral, el acercamiento y los ataques realizados con mayor frecuencia por parte del macho mayor mientras que el menor escapa (Fig.11).

Por otro lado en las díadas que no resuelven el conflicto, el despliegue lateral y el acercamiento es realizado con mayor frecuencia por el macho mayor, mientras que el menor ataca con una frecuencia levemente superior y es el único en realizar escapes. Además en los enfrentamientos que no se resuelven, la diferencia en la frecuencia de realización de las unidades comportamentales entre machos es menor (Fig.11).

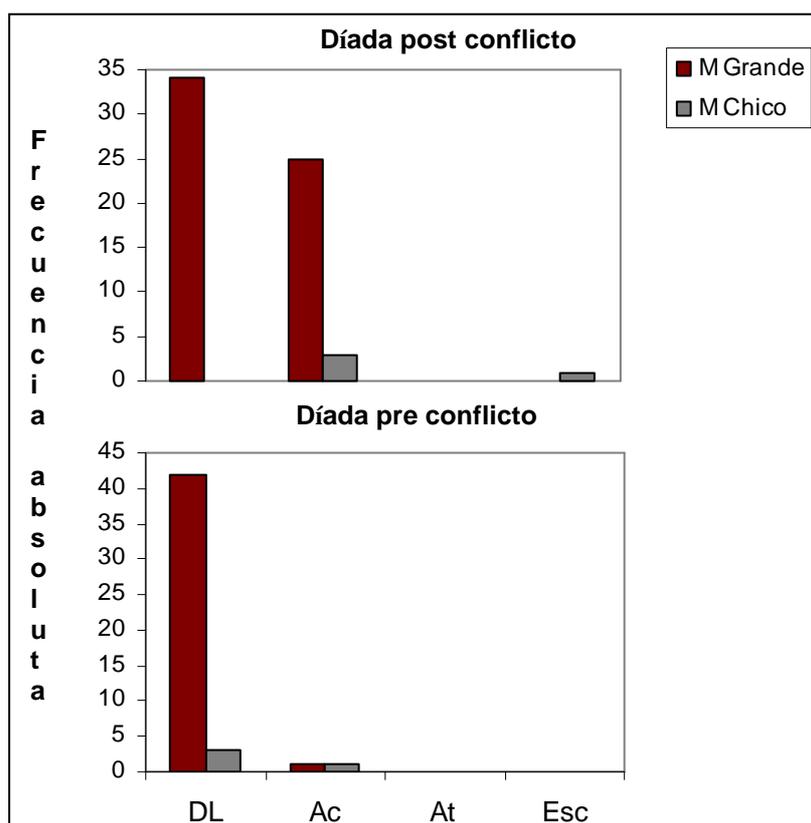
### **Etapa post conflicto**

En esta etapa no sólo se mantiene la diferenciación en el comportamiento realizado por cada macho sino que se acentúa, ya que el macho dominante aumenta la frecuencia de despliegue lateral, se acerca y ataca al macho subordinado. Mientras que el macho subordinado reduce el despliegue lateral, deja de atacar y escapa con más frecuencia (Fig.11).

En la díada en la que sólo se observó la etapa de post conflicto, el macho de menor tamaño siempre presentó actitud sumisa, no hubo ataques, el macho de mayor tamaño se acercaba más frecuentemente y era el que realizaba despliegues laterales mientras el menor escapaba aunque menos frecuentemente (Fig.12).



**Figura 11.** Frecuencia absoluta de despliegue lateral, acercamiento, escape y ataque de machos grandes y chicos en las etapas analizadas en los enfrentamientos resueltos (izq) y en los no resueltos (der).



**Figura12.** Frecuencia absoluta de despliegue lateral (DL), acercamiento (Ac), ataque (At) y escape (Esc) realizados por el macho grande y chico de la díada en la que solamente hubo post conflicto (arriba) y en la que sólo ocurrió pre conflicto (abajo)

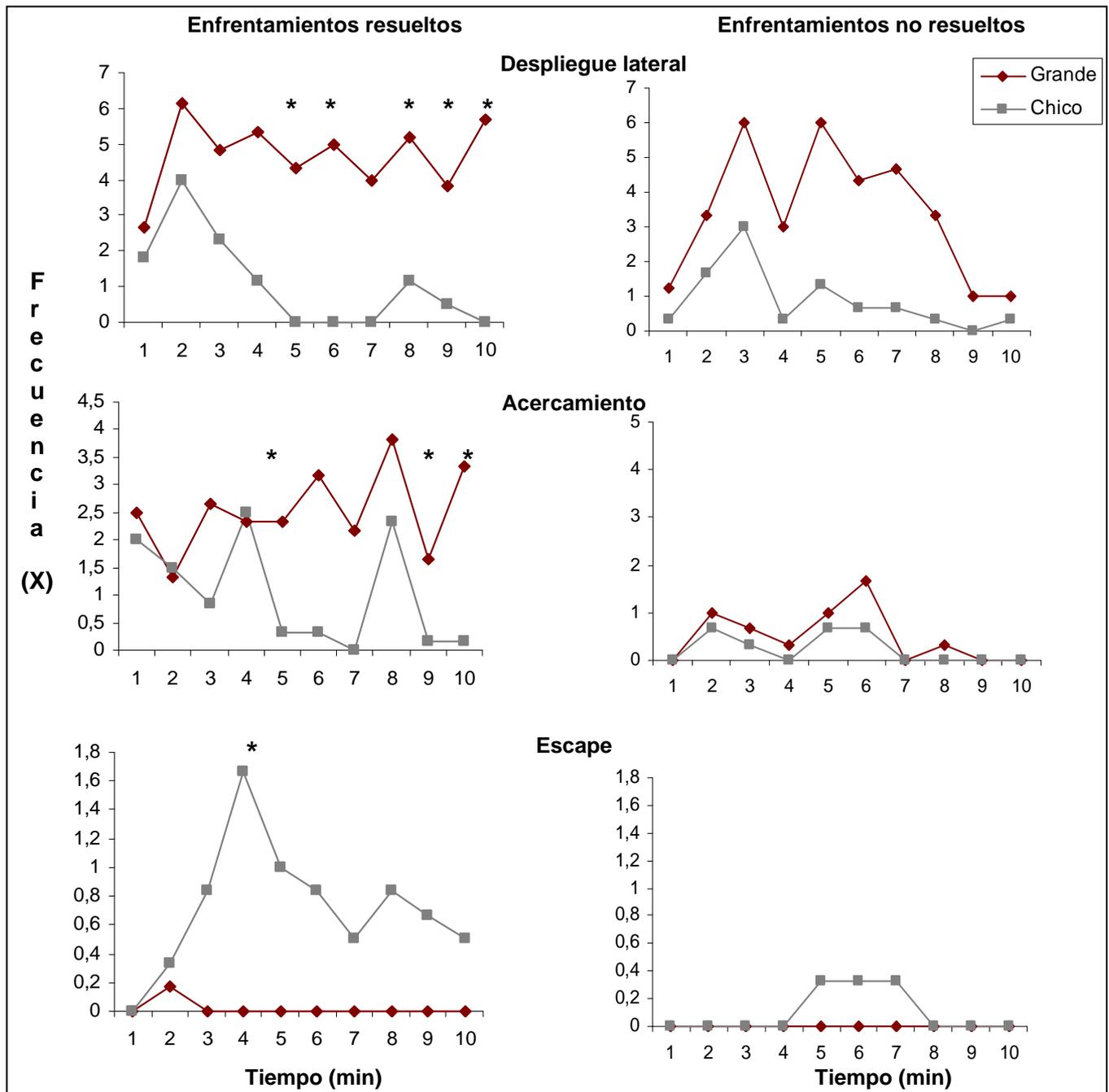
### Análisis temporal de los enfrentamientos

*Enfrentamientos resueltos:* cuando los enfrentamientos se analizaron temporalmente y en forma agrupada, se observó que desde el comienzo y hasta el minuto 3 inclusive, no hubo diferencias significativas en la frecuencia de las unidades comportamentales realizadas por machos grandes y chicos, pero a partir del minuto 4 se registraron diferencias significativas en la frecuencia del despliegue lateral (Wilcoxon  $z = 2,023$ ;  $p = 0,043$ ) (Fig. 13) (la cual se mantuvo excepto en el minuto 7), siendo el macho mayor el que realiza este comportamiento con mayor frecuencia (Wilcoxon  $z = 2,226$ ;  $p = 0,026$  para el minuto 5;  $z = 2,214$ ;  $p = 0,026$  para el minuto 6 y  $z = 2,207$ ;  $p = 0,027$  para los minutos 8, 9 y 10).

Aunque no se apreciaron diferencias significativas en la frecuencia total de acercamientos entre machos mayores y menores, el análisis temporal mostró diferencias significativas en los minutos 5, 9 y 10 (Wilcoxon  $z = 2,032$   $p = 0,042$ ;  $z = 2,041$   $p = 0,041$  y

$z=1,997$   $p= 0,046$  respectivamente) siendo los de mayor tamaño quienes realizaron este comportamiento con mayor frecuencia (Fig. 13).

El macho de menor tamaño realizó significativamente más escapes que el mayor (Fig. 13), mientras que este último prácticamente no los realizó y esta diferencia fue significativa en el minuto 4 (Wilcoxon  $z=2,032$ ;  $p=0,042$ ).

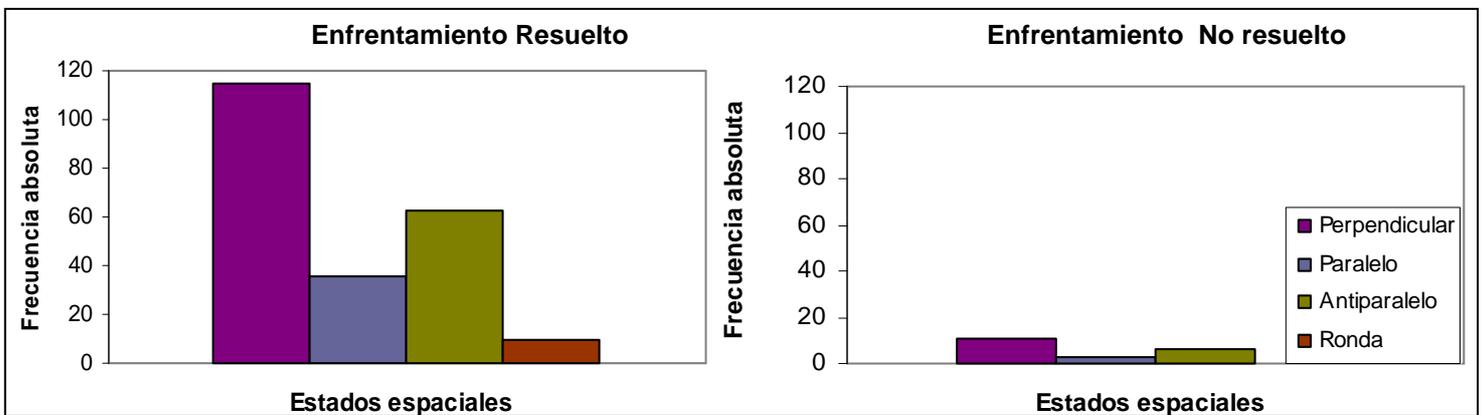


**Figura 13.** Frecuencia media de despliegue lateral, acercamiento y escape a lo largo del tiempo en machos grandes y chicos en enfrentamientos resueltos y no resueltos. Se indica con un asterisco la existencia de diferencias significativas con  $P < 0,05$  para el test de Wilcoxon.

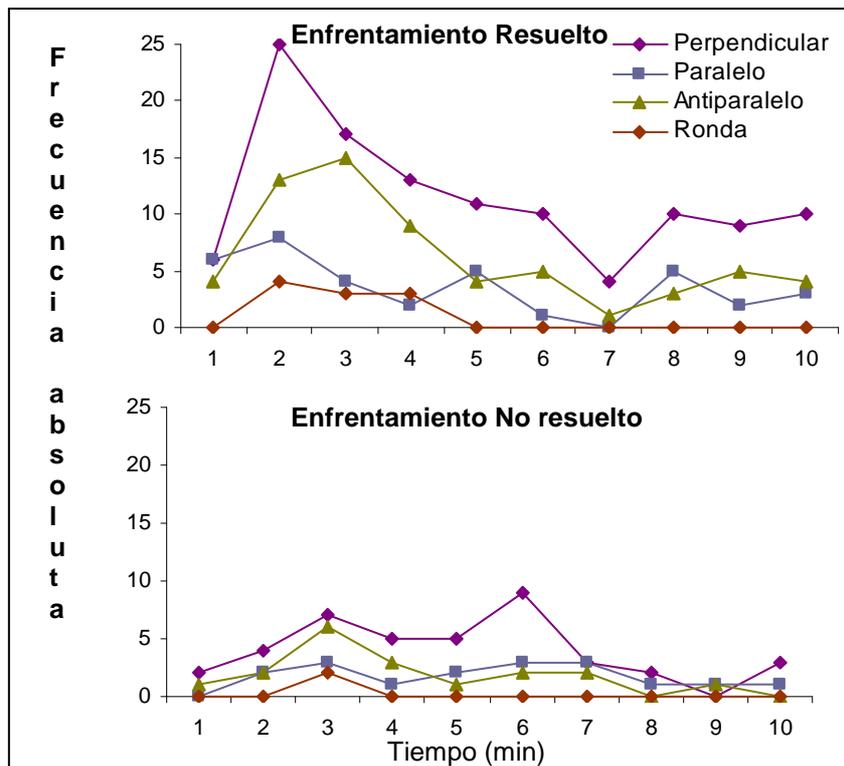
**Estados espaciales.**

*Enfrentamientos resueltos:* el estado espacial más frecuente de la díaada fue el perpendicular, seguido del antiparalelo, el paralelo y en último lugar la ronda (Fig. 14). Si se analiza temporalmente las frecuencias de los estados espaciales de la díaada se observa que estas aumentan entre el minuto 2 y 3 y la ronda es realizada a una frecuencia muy baja y hasta el minuto 4 inclusive (Fig. 15).

*Enfrentamientos no resueltos:* los estados espaciales más exhibidos fueron el perpendicular, antiparalelo, y por último paralelo, pero todos realizados en frecuencias muy bajas y prácticamente no se observó la ronda (Fig. 14 y 15).



**Figura 14.** Frecuencia total de estados espaciales de las díaadas con y sin resolución del enfrentamiento.



**Figura 15.** Frecuencia absoluta de los estados espaciales de la díaada durante enfrentamientos resueltos y no resueltos

### **Ubicación final en el acuario.**

*Enfrentamientos resueltos:* El macho de mayor tamaño finalizó los enfrentamientos dentro de la zona del sustrato en la mayoría de los casos (n=4), mientras que el menor se ubicó fuera de dicha zona (n=5) (Tabla 1). También se observó un caso en que ambos permanecieron fuera de la zona del sustrato: el macho mayor en la mitad inferior y el menor en la mitad superior del acuario. Además se registró un caso en el que ambos machos al finalizar el tiempo de observación se encontraron sobre la zona del sustrato y en la parte superior del acuario.

*Enfrentamientos no resueltos:* Ambos machos finalizaron el enfrentamiento fuera de la zona del sustrato (n=1) o solo un individuo se encontraba en dicha zona (n=2).

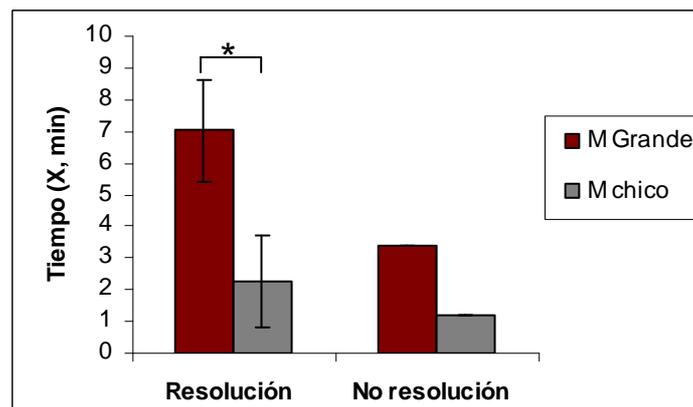
**Tabla 1.** Ubicaciones dentro del acuario de machos grandes y chicos al final del enfrentamiento para cada grupo experimental.

<b>Grupo</b>	<b>Sustrato</b>	<b>No sustrato</b>	<b>Dominancia</b>
1	Ambos		Si
2		Ambos	Si
3	Grande	Chico	Si
4	Grande	Chico	Si
5	Grande	Chico	Si
6	Grande	Chico	Si
7	Chico	Grande	No
8		Ambos	No
9	Grande	Chico	No

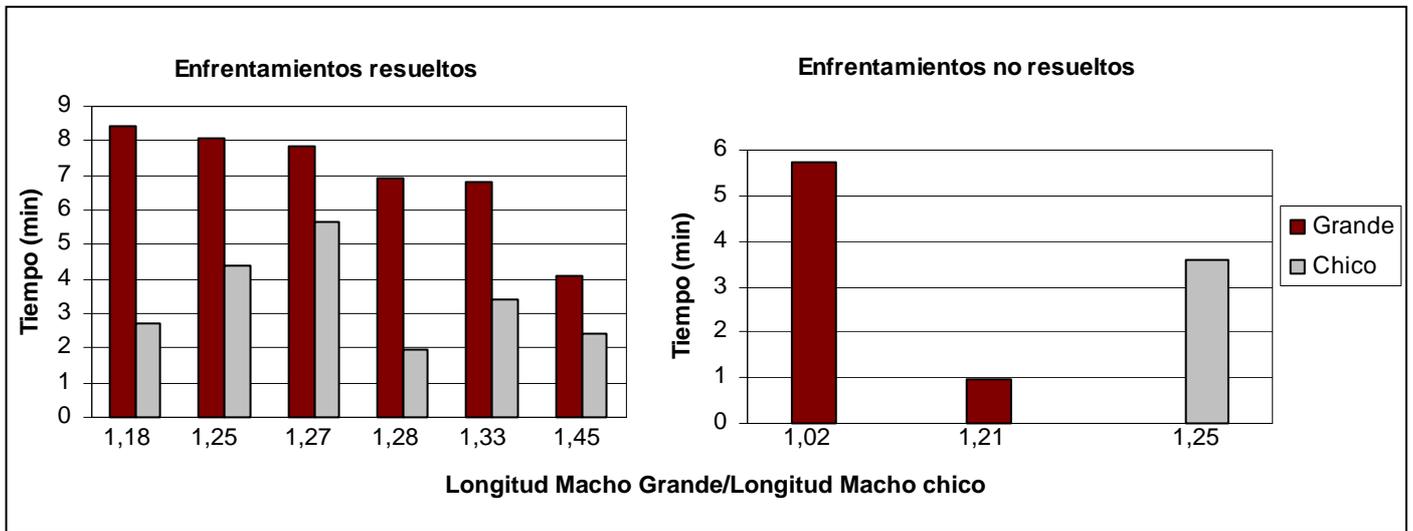
### Tiempo de permanencia en la zona de sustrato.

Enfrentamientos resueltos: en todos los casos (n=6) el macho dominante permaneció significativamente más tiempo sobre la zona de sustrato que el subordinado (Wilcoxon  $z=2,201$ ;  $p=0,028$ ) (Fig. 16). A medida que aumenta la diferencia en la relación de la longitud corporal de las díadas, el macho dominante permanece menos tiempo sobre el sustrato tomando el menor valor cuando la relación en el largo corporal es máxima (Fig. 17). El tiempo de permanencia del macho grande en el sustrato varió entre 4,07 y 8,42min, mientras que la del menor tomó valores entre 1,95 y 5,68min.

Enfrentamientos no resueltos: Cuando analizamos la media del tiempo de permanencia de machos grandes y chicos sobre dicha zona se observa que es menor a la media registrada en los enfrentamientos resueltos (Fig. 16). En todos los casos (n=3) hubo un miembro de la díada que nunca permaneció sobre el sustrato, en dos ocasiones fue el macho de menor tamaño y en otra el individuo más grande (Fig. 17). El macho de mayor tamaño reduce el tiempo de permanencia en el sustrato a medida que aumenta la diferencia en la relación del largo corporal de la díada (5,75 y 0,97min). El macho menor sólo estuvo en el sustrato cuando la relación en el largo corporal fue 1,25 y lo hizo durante 3,6min.



**Figura 16.** Tiempo de permanencia sobre la zona de sustrato de la díada en enfrentamientos resueltos y no resueltos (\*:  $P < 0.05$ ).



**Figura 17.** Tiempo de permanencia sobre la zona de sustrato de macho grande y chico en los 6 enfrentamientos resueltos (izquierda) y en los 3 no resueltos (derecha).

## Discusión y Conclusiones

Los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis planteada respecto a que se establece dominancia en los enfrentamientos entre machos de *A. reicherti* y ésta se correlaciona positivamente con el tamaño corporal, la intensidad de coloración, el despliegue de las aletas y la frecuencia de comportamientos agresivos.

Algunas unidades comportamentales descritas en este contexto agonístico, coinciden con las definidas previamente en esta especie en el contexto reproductivo: despliegue lateral, despliegue sigmoide y acercamiento (que coincide con el nado orientado descrito en el contexto reproductivo) (García et al., 2008). La actitud de sumisión observada y la ronda fueron descritas previamente por Vaz Ferreira y Sierra (1971) para cuatro especies del género *Austrolebias* aunque a la última la llamaron carrousel. Con este mismo nombre se describió la ronda en el cíclido *Aequidens rivulatus* por Mann et al., (2001).

En todos los casos en que se estableció dominancia el macho de mayor tamaño fue el dominante, por lo cual se puede afirmar que el tamaño corporal es una característica fenotípica asociada a la dominancia. Esto ha sido descrito en muchas especies de peces, como varias del género *Xiphophorus* (Heuts y Nijman, 1998, Benson y Basolo, 2006). También en el pez cebra *Danio rerio* (Spence & Smith, 2005), en *Telmatochromys temporalis* (Katoh et al., 2005), *Pimephales promelas* (Danyichuk y Tonn 2000) y en *Lamprologus callipterus* (Schütz y Taborsky, 2005) los machos territoriales son los de mayor tamaño.

En este estudio se establece dominancia cuando la relación entre la longitud corporal del macho grande y la del macho chico es mayor a 1,25. Lo mismo ocurre en *Aequidens rivulatus* cuando hay diferencias en el largo corporal de hasta 8%, los machos de mayor tamaño ganan más peleas que los pequeños (Maan et al., 2001). Por otro lado, cuando la relación en el largo corporal en *Austrolebias reicherti* es igual a 1,25 se observó un caso en el que se estableció dominancia y un caso en el que no. Además en dos de las díadas cuya relación de tamaño fue inferior a 1,25 el conflicto no se resolvió. Por lo cual este valor, podría ser un punto crítico a partir del cual se establece la dominancia.

Para valores extremos en la relación del largo corporal no se evidencia conflicto entre los machos miembros de la díada de *A. reicherti*: si la diferencia en el largo corporal es del 2% los individuos permanecen en etapa de preconflicto, y cuando esa diferencia es del 45%, solamente se observa la etapa de postconflicto ya que la resolución es instantánea, estableciéndose la dominancia desde el inicio del encuentro.

En los enfrentamientos en los cuales se estableció la dominancia los machos dominantes realizaron mayor cantidad de despliegues laterales, mientras que los subordinados escaparon con mayor frecuencia. Este fenómeno ha sido observado en otras especies de peces; en *X. multilineatus* los machos de mayor tamaño persiguen a los de menor tamaño quienes huyen con mayor frecuencia (Morris et al., 1995), y en *X. helleri* el macho alfa es el más agresivo y realiza el mayor número de persecuciones (Franck et al., 1998). Esto sugiere que algunos comportamientos se relacionan a la jerarquía de los individuos, siendo el despliegue lateral y el acercamiento conductas asociadas a individuos dominantes, mientras que el escape es realizado por los individuos subordinados. Además otras características se vinculan con el rango jerárquico de los individuos: por un lado, el comportamiento de sumisión descrito previamente por Vaz Ferreira y Sierra (1971) y por otro, el aumento en la coloración y la extensión total de las aletas del macho dominante. Estas últimas características se mantienen hasta el final del período de observación, generando un aumento en la diferencia en el índice de apariencia, indicando que el nivel jerárquico de cada individuo de la díada luego de establecido se mantiene estable. Este hecho, documentado en otras especies de peces como *X. multilineatus* en la que mediante la acción de un gen supresor se reduce la expresión de la coloración de las bandas en machos pequeños, sugiere que la proporción costo/beneficio de mantener las bandas depende del tamaño corporal (Morris et al., 1995). Una disminución en la intensidad de coloración en machos subordinados también ha sido documentada en *Gasterosteus aculeatus*, probablemente para disminuir los riesgos asociados a la peleas con machos superiores, sumado a que en esta especie la intensidad de coloración es una señal honesta de la capacidad parental de los machos (Candolin, 2000). En *A. reicherti* la disminución de la intensidad de coloración por parte del macho subordinado en etapas tempranas del enfrentamiento podría ser una señal para disminuir los costos asociados a un enfrentamiento con machos que están en mejores condiciones físicas de ganar una pelea, como ocurre con los machos de mayor tamaño corporal.

Las diferentes etapas del enfrentamiento se caracterizan por su duración y por las unidades comportamentales desplegadas por los miembros de la díada. El preconflicto es la instancia de evaluación de los individuos y no se observan diferencias en la realización de las unidades comportamentales entre los machos, excepto cuando la díada no pasa a la siguiente etapa de conflicto.

La etapa de conflicto es decisiva debido a que las diferencias en las características comportamentales de esta fase influyen en la futura resolución de un enfrentamiento y en el establecimiento de dominancia. Por otro lado, el mantenimiento y aumento en la diferenciación comportamental de ambos machos durante el postconflicto representa una forma de mantener la dominancia.

En la díaada en la que la relación del largo corporal de ambos machos es del 45%, (la mayor registrada), la dominancia se establece mediante una rápida evaluación de las características de los oponentes, sin que se produzca una contienda. Por otro lado, en la díaada donde los machos no llegaron a iniciar la etapa de conflicto, la escasa diferencia del tamaño corporal (2%), dificultó el establecimiento de dominancia. Estos resultados sugieren que el tamaño corporal es una característica clave en el desarrollo y en la resolución de un enfrentamiento, aunque es necesario profundizar el estudio con nuevos experimentos donde la relación de tamaño sea muy pequeña e incluso igual a cero.

En las díaadas en que el enfrentamiento no se resolvió, quizás sea necesario más tiempo para que se defina la jerarquía. Otras especies de peces requieren entre 1 y 2 hs para el establecimiento de las relaciones de dominancia (Beaugrand & Cotnoir, 2002; Frank, Muller & Rogmann 2003 Heuts & Nijman, 1998). Analizar enfrentamientos de *A. reicherti* durante más tiempo podría dar respuesta a estas preguntas.

Debido a que durante los minutos iniciales del enfrentamiento se registró mayor frecuencia de estados espaciales indicadores de cercanía, siendo la más frecuente la disposición perpendicular, se sugiere que éste es el estado espacial que permite una mejor evaluación entre los machos. También la ronda, exhibida entre los minutos 2 y 4, podría ser un factor relevante en el resultado de la contienda ya que este comportamiento no fue realizado más tarde. La temprana finalización de la ronda podría deberse al alto gasto energético que implica, como ocurre en *A. rivulatus*, etapa donde se evidencian altos valores de frecuencia respiratoria (Maan et al., 2001). En *A. reicherti* luego de la ronda se establece la dominancia y el macho pequeño exhibe comportamiento de sumisión. Es necesario estudios futuros que midan el costo energético asociado a dicho comportamiento.

Las bajas frecuencias de estados espaciales relativos en el último cuarto del período de observación indican que los machos se encontraron cerca pocas veces, lo cual es esperable dado que una vez resuelto el enfrentamiento y establecida la dominancia, la evaluación del contrincante sería innecesaria.

La permanencia de los machos dominantes sobre la zona de sustrato durante más tiempo así como su ubicación sobre esa región al final del período de observación, sugieren que el territorio es un recurso a defender, ya que en él macho y hembra van a depositar sus gametos luego de realizado el cortejo. De todas maneras, dado que la defensa de un territorio varía entre las especies, desde una exclusión agresiva hasta la utilización de señales químicas de delimitación (Wilson, 1975), son necesarios más estudios para analizar la existencia de territorialismo en *A. reicherti*.

Si se concluye que esta especie es territorial sería importante determinar la existencia y eventualmente la eficacia del uso de estrategias alternativas por parte de los machos subordinados ya que en algunas ocasiones, éstos se entierran junto a la pareja, posiblemente para fecundar óvulos de las hembras (Tassino com. pers). Este sería un método por el cual podrían aumentar su éxito reproductivo ya que debido a su condición de subordinado es incapaz de defender un territorio propicio para la liberación de gametos y la fertilización.

Si bien el tiempo de permanencia en la zona de sustrato fue menor en los enfrentamientos no resueltos que en los resueltos, en los primeros uno de los miembros de la diada nunca ingresó a dicha zona. Quizás cuando las diferencias en el largo corporal son menores, los machos evitan enfrentarse para evadir costos vinculados al conflicto, o liberen al medio sustancias químicas que actúen como señal de un rango jerárquico mayor, como ocurre en *Oreochromis mossambicus*, que a través de la orina emite sustancias indicadoras del estatus social, que podrían modular la agresividad en los rivales (Barata et al., 2007). Estudios que involucren el análisis del canal químico de comunicación y la eventual liberación de sustancias que puedan actuar como feromonas en enfrentamientos entre machos de *A. reicherti*, aportarían en este sentido.

Los resultados obtenidos coinciden con los de García et al. (2008) en enfrentamientos entre machos de *A. reicherti* utilizando la técnica de muestreo temporal. En ambos trabajos cuando hay establecimiento de dominancia, los machos de mayor tamaño son dominantes y realizan mayor frecuencia del despliegue lateral, mientras que los machos de menor tamaño, subordinados, escapan con mayor frecuencia. Dado que se requiere un menor esfuerzo para el muestreo temporal y se obtienen los mismos resultados que con el muestreo continuo, este estudio valida el muestreo temporal como un método de trabajo confiable.

## Contribuciones

### Congresos y Publicaciones

**Fabra, A.L.** Tassino, B y Loureiro, M. 2009. Establecimiento de dominancia en los peces anuales *Austrolebias reicherti* (**póster**). Segundas Jornadas de Comportamiento Animal: 65. Se publicará un manuscrito del trabajo con un mayor valor de n.

### **Bibliografía.**

- Amundsen, T & Forsgren, E. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *PNAS*, 98 (23) 13155-13160.
- Barata, E. Hubbard, P. Almeida, O. Miranda, A & Canário, A. 2007. Male urine signals social rank in the Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*). *BMC Biology*, 5: 54.
- Beaugrand, J & Cotnoir, P. 2002. The role of individual differences in the formation of triadic dominance orders of male green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*). *Behavioural Processes*, 38: 287-296.
- Benson, K.E. & Basolo, A.L. 2006. Male –male competition and the sword in male swordtails, *Xiphophorus helleri*. *Animal Behaviour*, 71:129-134.
- Candolin, U.2000. Male male competition ensures honest signaling of male parental ability in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Behaviour Ecol Sociobiol*, 49: 57-61.
- Costa, W.2006. The South American annual killifish genus *Austrolebias* (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae): phylogenetic relationships, descriptive morphology and taxonomic revision. *Zootaxa* 1213:1-162.
- Danyichuk, A. J. & Tonn, W. M. 2000. Effects of social structure on reproductive activity in male fathead minnows (*Pimephales promelas*). *Behavioural Ecology* 12 (4): 482-489.
- Darwin, C.1871.Principios de la selección sexual. En El origen de hombre en relación al sexo. Ed Albatros, 1973, Argentina.
- Dosen, L.D & Montgomerie, R. 2004. Mate preferences by male guppies (*Poecilia reticulata*) in relation to the risk of sperm competition. *Behaviour Ecol Sociobiol* 55: 266-271.
- Evans, J.P & Magurran, A.E.1999. Male mating behaviour and sperm production characteristics under varying sperm competition risk in guppies. *Animal Behaviour*, 58:1001-1006.
- Fisher, H.S & Rosenthal, G.G. 2006. Hungry females show stronger mating preferences. *Behavioural Ecology*, 17: 979-981.

- Franck, D. Klamroth, B. Taebel-Hellwig, A & Schartl, M. 1998. Home ranges and satellite tactics of male green swordtails (*Xiphophorus helleri*) in nature. *Behavioural Processes* 43:115-123.
- Frank, D. Muller, A & Rogmann, N. 2003. A colour and size dimorphism in the green swordtail (population Jalapa): female mate choice, male-male competition and male mating strategies. *Acta ethol* 5: 75-79
- García, D. Loureiro, M & Tassino, B. 2008. Reproductive behaviour in the annual fish *Austrolebias reicherti*. Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Neotropical Ichthyology*, 6(2): 243-248.
- García, D. Loureiro, M & Tassino, B. 2008. Comportamiento agonístico entre machos de *Austrolebias reicherti* (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Actas de IX Jornadas de Zoología del Uruguay*:52.
- Heuts, B.A & Nijman, V. 1998. Aggressive behaviour of two swordtail colour breeds (*Xiphophorus*, Poeciliidae) in a prior residence situation. *Behavioural Processes*, 43: 251-255
- Katoh, R. Munehara, H & Kohda, M. 2005. Alternative mate mating tactics of the substrate brooding cichlid *Telmatochromis temporalis* in lake Tanganika. *Zoological Science*, 22: 551-561.
- Krebs, J. S. & Davies, N. 1993. Sexual conflict and sexual selection. Cap 8 of *An Introduction of Behavioural Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Loureiro, M & García, G. 2004. *Cynolebias reicherti*, a New Annual Fish Species (Rivulidae: Cynolebitinae) From Southern Laguna Merín Basin. *Acta zoológica lilloana*, 48 (1-2): 13-25.
- Maan, M. E. Groothuis, T. G. G & Wittenberg, J. 2001. Escalated fighting despite predictors of conflict outcome: solving the paradox in a South American cichlid fish. *Animal Behaviour*, 62: 623-634.
- Morris, M. R. Mussel, M. & Ryan, M.J. 1995. Vertical bars on male *Xiphophorus multilineatus*: a signal that deters rival males and attracts females. *Behavioural Ecology*, 6 (3): 274-279.
- Schütz, D & Taborsky, M. 2005. The influence of selection and ecological constraints on an extreme sexual size dimorphism in chlid. *Animal behaviour*, 70: 539-549.
- Spence, R & Smith, C. 2005. Male territoriality mediates density and sex ratio effects on oviposition in the zebrafish, *Danio rerio*. *Animal Behaviour*, 69: 1317-1323
- Tassino, B. Loureiro, M & García, D. 2008. Selección sexual y preferencia de apareamiento en el pez anual *Austrolebias reicherti* (Rivulidae, Cyprinodontiformes). XII Congreso Nacional y IX Iberoamericano de etología. Ponencias y comunicaciones. Valencia 2008. Publicaciones de la Universidad de Valencia, Valencia.

- Vaz Ferreira, R. Sierra de Soriano, B. & Scaglia de Paulete, S. 1963. Ecoetología de la reproducción en los peces del género *Cynolebias* Steindachner, 1876. *Apartado de los Archivos de la Sociedad de Biología de Montevideo*, 26: (44-49).
- Vaz Ferreira, R y Sierra, B. 1971. Caracteres etológicos genéricos y específicos en los peces del género *Cynolebias* Steindachner, 1876. *Bol. Soc. Zool. Del Uruguay*, (2) 22-35.
- Wilson, E. O. 1975. Espaciamiento social, incluyendo al territorio. En *Sociobiología la nueva síntesis*. Ed Omega, S. A, 1980, Barcelona.