



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTABLECIMIENTO DE LA JERARQUÍA DE
DOMINANCIA EN JUVENILES DEL PEZ CÍCLIDO
CONVICTO (*Amatitlania nigrofasciata*)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

ABRAHAM ALDAIR ALVAREZ GALICIA



**DIRECTOR DE TESIS:
DRA. KARLA KRUESI CORTÉS**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno
Alvarez
Galicia
Abraham Aldair
5554593252
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
311207655
2. Datos del tutor
Dra.
Karla
Kruesi
Cortés
3. Datos del sinodal 1
Dr.
José Jaime
Zúñiga
Vega
4. Datos del sinodal 2
M. en C.
David
Salinas
Torres
5. Datos del sinodal 3
M. en C.
Xavier Gilberto
Valencia
Díaz
6. Datos del sinodal 4
M. en C.
Sebastián Ricardo
Zúñiga
Lagunes
7. Datos del trabajo escrito
Establecimiento de la jerarquía de dominancia en juveniles del pez cíclido convicto
(*Amatitlania nigrofasciata*).
41 p
2018

RESUMEN

La competencia por los recursos es común como parte de las interacciones sociales entre los miembros de un grupo, y una forma de minimizarla es el establecimiento de jerarquías de dominancia. La dominancia es un atributo caracterizado por el éxito de un individuo sobre otro en repetidas interacciones agonísticas, y por los efectos que tiene en la adecuación de los individuos. Los cíclidos convicto de la especie *Amatitlania nigrofasciata* establecen jerarquías de dominancia a través de interacciones agonísticas en su etapa adulta, sin embargo, sus relaciones de dominancia en el estadio juvenil no han sido evaluadas. Describir y evaluar el establecimiento de jerarquías de dominancia en juveniles del cíclido convicto podría proporcionar información sobre los efectos que tienen las interacciones agonísticas tempranas en el establecimiento y la dinámica de las jerarquías de dominancia a lo largo de su ciclo de vida. En este estudio, se estimaron el orden y la probabilidad de arreglo de los rangos de dominancia en relación a cinco conductas de interacción agonística (golpe de colas, pseudo-pelea de bocas, embestida, mordida y pelea de bocas) de 10 triadas de juveniles de *A. nigrofasciata* de tallas similares. Los resultados mostraron que la frecuencia y ocurrencia de las cinco conductas registradas, presentaron un patrón similar a los combates descritos para peces cíclidos adultos. La conducta más frecuente y la que se relaciona con el establecimiento de los rangos de dominancia fue la pelea de bocas, la cual se considera una señal honesta de la fuerza. Las jerarquías de dominancia en juveniles de *A. nigrofasciata* tuvieron probabilidad de ser transitivas, pero no se puede afirmar que sean jerarquías estrictamente lineales dado que su establecimiento y mantenimiento son considerados procesos dinámicos. Se concluyó que las jerarquías de dominancia pueden ser poco estables en los juveniles, sin embargo, para *A. nigrofasciata* las interacciones agonísticas pueden ser importantes, ya que los individuos más agresivos y dominantes en etapas tempranas podrían incrementar la probabilidad de obtener un mejor rango de dominancia en estadio reproductivo y adquirir mayor acceso a los recursos en su historia de vida.

Contenido

1.	INTRODUCCIÓN	5
1.1	Jerarquías de dominancia.....	6
1.2	Peces cíclidos convictos (<i>Amatitlania nigrofasciata</i> ; Günther, 1867).....	8
2.	OBJETIVOS	10
2.1	Objetivo general	10
2.2	Objetivos particulares	10
3.	MATERIAL Y MÉTODOS	11
3.1	Organismos experimentales y mantenimiento	11
3.2	Medidas morfométricas, grupos experimentales y marcaje de peces	12
3.3	Diseño experimental	15
3.4	Jerarquías de dominancia.....	18
3.5	Análisis estadísticos.....	21
4.	RESULTADOS	22
4.1	Frecuencia de las conductas de interacción agonística	22
4.2	Talla y frecuencia de conductas de interacción agonística	24
4.3	Establecimiento de las jerarquías de dominancia	25
4.4	Linealidad de las jerarquías	28
5.	DISCUSIÓN	29
6.	LITERATURA CITADA	36

1. INTRODUCCIÓN

El comportamiento social surge de la interacción entre individuos que tienen variaciones en caracteres morfológicos, fisiológicos y/o conductuales en un ambiente dinámico, por lo que en una sociedad estarán presentes las actividades colectivas y cooperativas, así como los elementos de competencia y conflicto (Alexander, 1974). La sociabilidad está moldeada por los beneficios y costos de vivir en grupo (Funghi et al., 2015), los primeros incluyen, entre muchos otros, el éxito de forrajeo, la protección contra depredadores, y la información de los sitios de anidación; mientras que los segundos pueden ser el incremento de la competencia por las parejas, por los sitios de anidación y/o por el alimento, así como el aumento a la exposición a parásitos (Goodenough et al., 2001). Sin embargo, por lo general estos beneficios y costos no se distribuyen de igual forma entre los miembros de una sociedad (Alonso et al., 2012), ya que algunos individuos tienen el potencial para maximizar sus beneficios y minimizar sus costos por medio de las interacciones sociales. La competencia por los recursos es común como parte de las interacciones sociales y ocurre cuando dos o más animales de un grupo resuelven un conflicto a través de interacciones agonísticas (Hick et al., 2014), las cuales pueden implicar conductas agresivas y conductas subordinadas (Goodenough et al., 2001). Una forma de minimizar los conflictos de la competencia por recursos entre los miembros de una sociedad es el establecimiento de jerarquías de dominancia.

1.1 Jerarquías de dominancia

La dominancia se define como un atributo caracterizado por el éxito consistente de un individuo sobre otro en repetidas interacciones agonísticas (Drews, 1993). Dado que la dominancia se asocia a la adquisición y defensa de los recursos, una consecuencia importante de la dominancia es el incremento de la adecuación, ya que la retención de los recursos puede afectar la obtención del territorio, el éxito de apareamiento, la reproducción y la supervivencia (Wilson, 1975; Verbeek, Boo & Drent, 1996; Fero et al., 2007), de tal forma que una jerarquía de dominancia determina el acceso a los recursos y el éxito reproductivo de los miembros de una sociedad de acuerdo con su rango de dominancia en la jerarquía (Alonso et al., 2012; Shizuka & McDonald, 2012).

Las jerarquías de dominancia son un ejemplo de estructura social que surge de las relaciones diádicas entre individuos dominantes y subordinados presentes en un grupo (Neumann et al., 2011). Estas relaciones diádicas se establecen a través de las interacciones agonísticas directas u observadas entre los miembros del grupo (Hick et al., 2014). Cuando las relaciones de dominancia se establecen por esfuerzos individuales a través de interacciones agonísticas directas, los individuos obtendrán su rango en una jerarquía en relación con las características morfológicas (por ejemplo, talla, edad, sexo y el desarrollo de caracteres como los armamentos) y conductuales (agresividad, audacia) que pueden afectar su habilidad de combate (Verbeek et al., 1996; Draud & Lynch, 2002). El establecimiento de las jerarquías de dominancia es un beneficio para los animales que viven en sociedad, puesto que una vez formada la relación de dominancia los miembros del grupo

minimizan los costos de la competencia por los recursos (energía y tiempo), así los individuos dominantes refuerzan su rango en la jerarquía mediante despliegues e interacciones poco costosas y los individuos subordinados reducen o evitan confrontaciones con los dominantes para evadir daños por nuevas peleas (Goodenough et al., 2001).

El orden y la probabilidad de arreglo de los rangos de dominancia son los componentes que definen la estructura de una jerarquía de dominancia (Shizuka & McDonald, 2012), la cual es diferente entre las especies. La mayoría de las jerarquías descritas parecen tener una estructura lineal o casi lineal. Una jerarquía lineal es aquella en donde el individuo con el mayor rango domina a todos los individuos del grupo, el individuo con el siguiente rango en la jerarquía domina a todos los demás individuos excepto al primero, y así sucesivamente (Jameson et al., 1999). Los grupos de tres individuos (triadas) que presentan una jerarquía lineal pueden tener una relación de dominancia transitiva o intransitiva (cíclica). La relación de dominancia es transitiva cuando el individuo A domina a B, B domina a C, y A también domina a C. Por el contrario, una triada intransitiva o cíclica es aquella en la que A domina a B, B domina a C y C domina a A, por lo tanto una jerarquía que al menos tenga una relación intransitiva no podrá definirse como una jerarquía estrictamente lineal (Chase & Lindquist, 2016).

El orden y la probabilidad de arreglo de los rangos de dominancia en una jerarquía estrictamente lineal tienen efectos importantes en la adecuación de los individuos y la estabilidad de un grupo (Shizuka & McDonald, 2012), ya que como se ha mencionado anteriormente, los beneficios y costos de vivir en sociedad se distribuyen entre los

individuos en relación a su rango en la jerarquía de dominancia. Así mismo, la estructura de las jerarquías de dominancia estrictamente lineales son particularmente las más susceptibles a los cambios en el ambiente social, por lo que son poco estables y el arreglo de los rangos puede ser modificado por la depredación, la intrusión territorial, así como otros factores sociales tanto internos como externos del grupo (Dijkstra et al., 2012). Lo anterior sugiere que las jerarquías de dominancia son dinámicas en el tiempo, tanto en el proceso de establecimiento como en el mantenimiento durante la historia de vida de los animales (Chase & Lindquist, 2016). No obstante, es posible determinar la estructura y estimar la probabilidad de transitividad que tiene una jerarquía en un periodo de tiempo dado y con ello predecir su estructura a lo largo de la historia de vida de los animales, en relación a los factores que pudieron modificarla y a la probabilidad de ascenso en el estatus social de cada miembro del grupo.

1.2 Peces cíclidos convictos (*Amatitlania nigrofasciata*; Günther, 1867)

Los peces cíclidos (familia Cichlidae) han sido ampliamente estudiados en el campo etológico, principalmente en relación al cortejo, apareamiento, cuidado biparental, territorialidad y relaciones de dominancia, puesto que presentan conductas sociales complejas (Alonso et al. 2012). Sin embargo, la mayoría de los estudios se han realizado con especies de origen africano, siendo pocos los estudios conductuales en cíclidos neotropicales. El clado de los cíclidos neotropicales comprende más de 600 especies que presentan características ecológicas y conductuales particulares, porque su evolución ha sido independiente de los clados de cíclidos africanos y malgache/indios (Alonso et al.

2012). *Amatitlania nigrofasciata* es una especie de cíclidos neotropicales originaria de Centroamérica en los países de El Salvador, Guatemala y Honduras, pero debido a sus atributos ornamentales ha sido introducida en diferentes regiones tropicales de todo el mundo (Herrera-R et al., 2016; Mousavi-Sabet & Eagderi, 2016). *A. nigrofasciata* es una especie dominante introducida y bien establecida en la cuenca del Río Balsas en México, lo cual ha causado el desplazamiento de especies nativas de importancia ecológica y económica (Trujillo-Jiménez, 1998; Herrera-R et al., 2016).

Desde el punto de vista etológico, los cíclidos convictos han sido de interés debido a su complejo sistema social en la etapa adulta de su ciclo de vida, ya que cuando estos peces alcanzan la madurez sexual, se enfrentan entre sí para establecer jerarquías de dominancia a través de interacciones agonísticas (Lee et al., 2011; Ramallo et al., 2015) y obtener una pareja reproductiva. Además, las parejas de peces buscan y defienden un territorio de crianza, donde desovan y protegen a los huevos (Little et al., 2017). Una vez que los huevos eclosionan, las larvas permanecen dentro del territorio de crianza hasta el momento en el que los juveniles son capaces de nadar. Los juveniles capaces de nadar se quedan con sus progenitores durante un tiempo máximo de seis semanas, después del cual los peces comienzan a ser independientes (Wisenden, 1995; van Breukelen et al., 2015). Los cíclidos son alimentados y protegidos por sus progenitores desde la eclosión de los huevos y hasta su independencia (Wisenden 1995). La obtención de pareja y de territorio de crianza, así como el cuidado biparental en los cíclidos convictos son actividades que involucran interacciones agonísticas intra e inter específicas que tendrán efecto en el éxito reproductivo de los individuos.

Lo cíclidos convictos no solo interactúan en la etapa reproductiva, sino que interactúan desde etapas tempranas de su ciclo de vida con individuos de ambos sexos, involucrándose en conflictos de obtención de los recursos (Little et al., 2017). No obstante, las relaciones de dominancia en el estadio juvenil de *A. nigrofasciata* no han sido evaluadas, por ello describir y evaluar el establecimiento de jerarquías de dominancia en juveniles del cíclido convicto, en relación a sus interacciones agonísticas, podría proporcionar información sobre los efectos que tienen las interacciones agonísticas tempranas en el establecimiento y dinámica de las jerarquías de dominancia a lo largo de su ciclo de vida.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Describir y evaluar el establecimiento de jerarquías de dominancia a través de interacciones agonísticas en triadas de juveniles de talla similar en el cíclido convicto *Amatitlania nigrofasciata*.

2.2 Objetivos particulares

- a) Estimar la frecuencia de las conductas de interacción agonística (golpes de cola, pseudo-peleas de bocas, embestidas, mordidas y peleas de bocas) realizadas por los cíclidos juveniles que integran las triadas.
- b) Definir el establecimiento de jerarquías de dominancia en relación a la frecuencia de las conductas de interacción agonística.
- c) Estimar la transitividad de las jerarquías de dominancia en los juveniles de esta especie.

- d) Determinar qué conducta(s) de interacción agonística está(n) relacionada(s) con el establecimiento de los rangos de dominancia (α , β y γ).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Organismos experimentales y mantenimiento

Los organismos utilizados en este estudio son peces cíclidos convicto en estadio juvenil de la especie *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867). Los peces se solicitaron al Laboratorio de Acuicultura e Hidrobiología del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. De acuerdo con los registros del laboratorio, los juveniles solicitados descienden de la segunda generación de tres parejas reproductoras diferentes capturadas en abril de 2015 en la microcuenca del Río Apatlaco en Zacatepec, Morelos.

Los organismos experimentales se transportaron al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Facultad de Ciencias, UNAM, aproximadamente 13.16 ± 1.04 semanas (media \pm DS) después de su eclosión. Los cíclidos juveniles se aclimataron durante un periodo de 24 horas en un tanque comunitario de 60x35x25 cm, con un volumen de agua de 34 L en condiciones constantes de temperatura a 22 ± 0.4 °C (media \pm DS), fotoperiodo de 12:12 luz:oscuridad, filtración mecánica y química, y aireación; además en el tanque se colocaron plantas artificiales para acuario como refugio para los peces.

Después del período de aclimatación se aisló de manera individual 30 juveniles, los cuales se utilizaron en el diseño experimental para formar 10 grupos, cada uno integrado por tres individuos. El aislamiento se realizó dentro del mismo tanque comunitario mediante cilindros de PVC (7.6 cm de diámetro y 10 cm de altura) cerrados en los extremos con una

red textil (5 mm de luz de malla) sujeta con ligas, para permitir la circulación del agua y evitar el contacto físico y visual entre los peces. Los juveniles se mantuvieron en aislamiento durante tres semanas, para controlar y minimizar los efectos de experiencia de enfrentamientos previos en las pruebas de interacción agonística (Hsu et al., 2006). El agua del tanque de aislamiento se mantuvo con las condiciones físico-químicas similares a las condiciones descritas para el periodo de aclimatación, además semanalmente se realizaron recambios de la mitad del agua del tanque.

La alimentación de los peces consistió en suministrar diariamente a cada individuo un bloque de alimento gelatinizado de 0.01 g (3% del peso húmedo de los peces) similar a los bloques de alimento utilizados en otras investigaciones en las que se cuantificaron conductas de interacción agonística de peces (por ejemplo, Magellan & Kaiser, 2010; Magellan et al., 2011), con el propósito de controlar la ingesta de alimento de cada pez. El alimento gelatinizado se preparó semanalmente de la siguiente manera: se mezclaron 3 g de grenetina en 30 ml de agua fría purificada a través de un filtro de osmosis inversa. La mezcla obtenida se calentó en un horno de microondas durante 5 segundos para disolver la grenetina, después se agregaron 5 g de pellet comercial para cíclidos (Biomaa Ciclix 2.5) finamente triturado y con una espátula se revolvió hasta obtener una mezcla homogénea, finalmente se solidificó y almacenó en refrigeración a una temperatura de 4°C.

3.2 Medidas morfométricas, grupos experimentales y marcaje de peces

Las medidas morfométricas se obtuvieron previamente al aislamiento de los juveniles, de cada individuo se midió la longitud total, la longitud estándar, el ancho del flanco, el área

lateral y el peso. Las cuatro primeras medidas se obtuvieron a partir de fotografías digitales del flanco derecho de los juveniles. Las fotografías se realizaron individualmente con condiciones de iluminación similares en un tanque en forma de "V" (0.052 L), para mantener el flanco de los peces contra el vidrio frontal, y en el vidrio posterior se colocó una cuadrícula de 1 cm² como escala de referencia. Las fotografías se tomaron con una cámara digital Nikon Coolpix P100 (resolución:10 megapíxeles, apertura del diafragma: F3.2), posicionada sobre un trípode a 20 cm de distancia del vidrio frontal del tanque de fotografía. Las medidas morfométricas se estimaron digitalmente con el software Image J de la siguiente forma (Fig. 1):

- a) Longitud total (**LT**), distancia entre el extremo anterior del hocico y el extremo posterior de la aleta caudal.
- b) Longitud estándar (**LS**), distancia entre el extremo anterior del hocico y el borde posterior del pedúnculo caudal.
- c) Ancho del flanco (**AF**), distancia entre la base de la aleta dorsal y la base de la aleta pectoral.
- d) Área lateral (**AL**), contorno del flanco formado mediante el trazo de líneas rectas cada 52.5 píxeles, equivalente a 2.23 ± 0.05 mm (media \pm DS; de acuerdo a la escala de referencia).
- e) Peso húmedo (**P**), obtenido en gramos con una balanza analítica Highland HCB 602H (ADAM equipment).

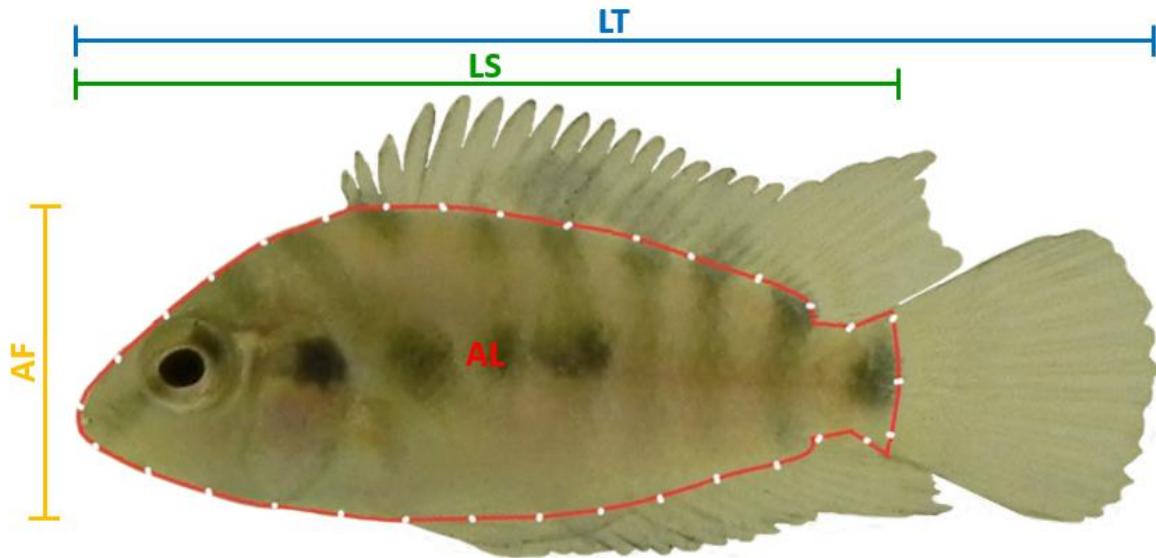


Fig. 1. Medidas morfométricas que describen la talla de los peces juveniles utilizados en este estudio. LT: longitud total; LS: longitud estándar; AF: ancho del flanco; AL: área lateral (polígono punteado rojo, en dónde la distancia entre un punto blanco y otro es de 52.5 pixeles).

Los grupos de tres individuos (triadas) se formaron considerando el AL porque Beaugrand y Zayan (1985) demostraron que el AL tiene una correlación significativamente mayor con el resultado de la dominancia, en comparación con otras medidas morfométricas (LT, LS, LF y P). De acuerdo con Ramallo et al., (2015), la talla corporal es la mayor determinante de los encuentros de interacciones agonísticas en especies de cíclidos. Se formaron 10 triadas de juveniles en relación con su similitud en el AL, utilizando como criterio una diferencia no mayor al 7% entre los peces de cada triada (Leiser & Itzkowitz, 1999). El AL de los juveniles osciló entre 92.174 y 229.699 mm² (media \pm DS = 150.336 \pm 36.268 mm²; n= 30).

Los juveniles de las triadas se identificaron utilizando etiquetas de elastómero de implante visible (VIE por sus siglas en ingles *Visible Implant Elastomer*) de tres diferentes colores, azul, naranja y amarillo, asignadas al azar entre los tres individuos. El marcaje se realizó una

semana previa a la prueba de interacciones agonísticas, para lo cual se preparó un volumen de 0.1 ml del elastómero de cada color, de acuerdo a las proporciones de colorante y endurecedor indicadas en kit de VIE (*Nothwest Marine Technology*). Los peces fueron anestesiados uno por uno durante 4 ± 1 min (media \pm DS) en una solución de 70 ppm de metanosulfonato de tricaína (MS-222) en un tanque de 500 mL, utilizando agua del tanque de mantenimiento. Después que los peces perdieron el equilibrio se extrajeron de la solución de MS-222 con una red pequeña de mano y se eliminó el exceso de agua de la superficie del cuerpo con papel absorbente para pesarlos en la balanza analítica Highland HCB 602H (*ADAM equipment*). Posteriormente, las etiquetas de elastómeros se inyectaron en la parte superior del pedúnculo caudal de cada juvenil con agujas de calibre 27 y jeringas estériles del kit para etiquetas de inyección manual (*Nothwest Marine Technology*), dejando una línea de elastómero de 3 mm de longitud. Cada pez se mantuvo en un tanque individual (1 L), con aireación constante durante 10 min, como periodo de recuperación de la anestesia y el marcaje.

3.3 Diseño experimental

El establecimiento de la jerarquía de dominancia en cada grupo de cíclidos juveniles se determinó a partir de las interacciones agonísticas realizadas por los individuos de las triadas. La prueba de interacción agonística se inició aislando visualmente a los juveniles de cada triada individualmente con cilindros de PVC (7.6 cm de diámetro y 10 cm de altura). El aislamiento de los individuos de cada triada se hizo dentro de un tanque experimental cilíndrico (2 L) con periodo de aclimatación (15 minutos) a las condiciones físico-químicas del mismo. Estas condiciones fueron las siguientes: temperatura de agua de 22 ± 0.4 °C, e

interior cubierto con papel vinilo adhesivo blanco para eliminar los reflejos y evitar enfrentamientos de los peces con su reflejo. Inmediatamente después del periodo de aclimatación se retiraron simultáneamente los tres cilindros, para liberar a los peces y filmar sus interacciones durante 15 minutos. La filmación se llevó a cabo con una cámara Nikon Coolpix P100 (resolución:10.4 megapíxeles, apertura del diafragma: F3.2) colocada a una distancia de 30 cm sobre el tanque experimental, y con iluminación artificial blanca para evitar la presencia de sombras y reflejos en la superficie.

Los videos obtenidos en las pruebas de interacciones agonísticas se analizaron utilizando el método de muestro exploratorio (Lehnee, 1992), el cual consistió en registrar la ocurrencia y secuencia de cinco conductas de interacción agonística (golpe de cola, pseudo-pelea de bocas, mordida, embestida y pelea de bocas) realizadas por cada uno de los juveniles en cinco intervalos de tiempo de un minuto. Los intervalos de tiempo se eligieron dividiendo la duración total de los videos (15 min) en cinco partes de tres minutos, y revisando para el registro de datos únicamente el último minuto de cada parte, es decir los minutos 3, 6, 9, 12 y 15 (Fig. 2). La frecuencia con la que los juveniles realizaron cada conducta de interacción agonística se estimó en relación a la ocurrencia individual de las conductas por minuto, de acuerdo a la fórmula:

$$\text{Frecuencia } x = \frac{\text{no. total de veces que el pez realizó } x}{5 \text{ (total de minutos registrados)}}$$

x = cualquier conducta de interacción agonística (golpe de cola, pseudo-pelea de bocas, mordida, embestida y pelea de bocas)

Las cinco conductas de interacción agonística registradas se encuentran descritas en la tabla 1, la cual se basó en las observaciones preliminares de adultos de *A. nigrofasciata* realizadas en el laboratorio, y de la búsqueda bibliográfica de conductas agonísticas de peces cíclidos.

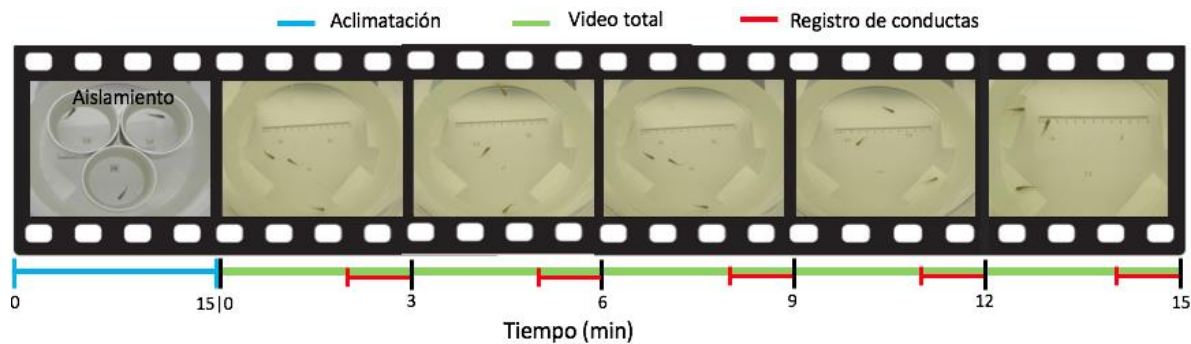


Fig. 2. Descripción gráfica del diseño experimental y el muestreo exploratorio. Las líneas rojas representan los intervalos de tiempo de un minuto en el que se registraron las interacciones agonísticas

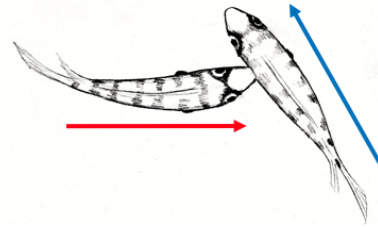
Tabla 1. Descripción de las cinco conductas de interacción agonística utilizadas en los etogramas de registro de los videos filmados.

Tipo de conducta	Descripción	Figura
<u>Despliegues</u>		
Golpe de cola	El pez agresor golpea su pedúnculo caudal de un lado al otro frente al pez receptor.	
Pseudo-pelea de bocas	Movimiento al frente y hacia atrás entre dos peces con la boca abierta (como la pelea de bocas), sin establecer contacto físico.	

Ataques físicos

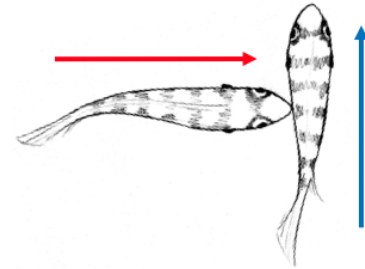
Mordida

El pez agresor muerde en el flanco del pez receptor (opérculo, aletas o pedúnculo)



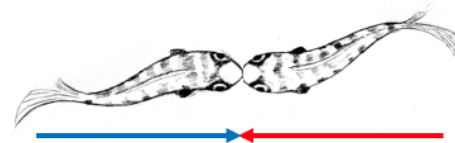
Embestida

El pez agresor hace contacto con el pez receptor utilizando la región de la cabeza o la boca, pero no se observa mordedura (las mandíbulas permanecen cerradas).



Pelea de bocas

El pez agresor cierra sus mandíbulas cuando la boca del pez receptor está dentro. El pez receptor hace lo mismo contra el pez agresor, y ambos empujan uno contra el otro.



Nota: Esta tabla está basada en los etogramas para *Neolamprologus pulcher* (Sopinka et al., 2009), *Cichlasoma dimerus* (Ramallo et al., 2015) y las interacciones agonísticas de *A. nigrofasciata* observadas en laboratorio en este estudio. Las flechas rojas indican la dirección de la conducta del pez agresor y las flechas azules el movimiento del pez receptor.

3.4 Jerarquías de dominancia

Las jerarquías de dominancia de las triadas se establecieron de acuerdo al rango (α , β y γ) obtenido para cada pez utilizando el método de puntuación de Elo, utilizado para evaluar el orden de los rangos de dominancia en sistemas sociales altamente dinámicos (Neumann et al., 2011). Este método se basa en la secuencia en que se presentan las interacciones agonísticas entre los peces, actualizando continuamente las puntuaciones para los

individuos y el orden de la jerarquía. Es decir, a partir de los valores de las puntuaciones individuales de Elo se puede obtener un orden estimado de los rangos de la jerarquía en cualquier momento del tiempo.

El procedimiento de cálculo de la puntuación de Elo se basa en el supuesto de que la probabilidad de ganar de un individuo *A* frente a un individuo *B* es una función de la diferencia entre las puntuaciones antes de la interacción actual entre los contrincantes (Albers & de Vries, 2001), de tal forma que después de cada interacción agonística presentada, la puntuación de Elo de los dos individuos involucrados se actualiza en proporción al éxito de la interacción actual. En este método, el individuo agresor obtiene puntos y el individuo receptor pierde puntos. El número de puntos ganados o perdidos durante cada interacción es dependiente de la expectativa del resultado, es decir, de la probabilidad de que el individuo con mayor puntuación realice la conducta de interacción agonística de la interacción actual, en relación a su desempeño en el encuentro anterior. De acuerdo con lo anterior, las puntuaciones se actualizan con las siguientes formulas, considerando:

1. Si el individuo con mayor puntuación realiza la conducta de interacción agonística actual:

$$\textit{Puntuación actual } A = \textit{puntuación anterior } A + (1 - p) \times k$$

$$\textit{Puntuación actual } B = \textit{puntuación anterior } B - (1 - p) \times k$$

2. Si el individuo con menor puntuación realiza la conducta de interacción agonística actual (en contra de la expectativa):

$$\textit{Puntuación actual } A = \textit{puntuación anterior } A + p \times k$$

$$\textit{Puntuación actual } B = \textit{puntuación anterior } B - p \times k$$

Donde A es el individuo agresor (realiza la conducta de interacción agonística) y B es el individuo receptor; p es la expectativa (probabilidad) de que el individuo con mayor puntuación realice la interacción agonística, la cual está en función de la diferencia absoluta de las puntuaciones de los dos peces antes de la interacción actual (Neumann et al., 2011); k es una constante que determina el número de puntos que un individuo gana o pierde en cada interacción. Es importante señalar que a las cinco conductas se le asignó el mismo valor consensado para el método de Elo ($k=100$; Albers & de Vries, 2001). El orden de los rangos de dominancia se determinó a partir de las puntuaciones de Elo calculadas en el software R 3.4.0 (R Development Core Team 2017) con la ayuda del script anexo a Neumann et al., (2011).

La probabilidad de arreglo de las jerarquías de dominancia de las triadas de juveniles se estimó con una prueba de Kendall. La K de Kendall es un índice de la frecuencia de triadas cíclicas observadas (d), relativa al número máximo posible de ciclos (d_{max} ; Shizuka & McDonald, 2012). El procedimiento para calcular K consistió en construir una matriz de interacciones agonísticas de 3×3 con los miembros de la triada, en donde el número total de las conductas realizadas por cada pez se colocó en la celda correspondiente a la fila del pez agresor y a la columna del pez receptor (Fig. 3a). Con base en la matriz de interacciones agonísticas se construyó una matriz de relaciones dominante-subordinado de 3×3 , asignando valores de 1, 0.5 y 0 de acuerdo al número de conductas realizadas de un individuo sobre otro, de la siguiente manera: el valor de 1 se asignó cuando el individuo i de la fila dominó (realizó mayor número de conductas) al individuo de la columna (realizó

menos conductas), y se asignó 0 cuando el individuo de la columna dominó al individuo de la fila, y se asignó 0.5 cuando la relación de dominancia era incierta (mismo número de conductas de ambos individuos; Fig. 3b). Posteriormente para cada triada se calculó K con las siguientes fórmulas.

$$d = \frac{N(N-1)(2N-1)}{12} - \frac{1}{2} \sum (S_i)^2$$

$$K = 1 - \frac{d}{d_{max}}$$

$$d_{max} = \frac{1}{24}(N^3 - N)$$

Donde N es el número de individuos del grupo ($N = 3$) y S_i es la dominancia total de cada individuo, es decir, la suma de los valores de la fila de cada individuo i en la matriz de relaciones dominante-subordinado de 3×3 (Fig. 3b). K se calculó en el software Excel 2016.

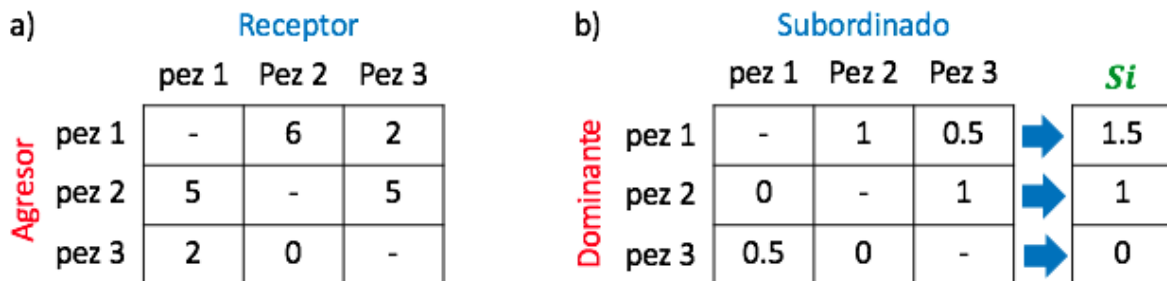


Fig. 3. Ejemplo de las matrices de 3×3 construidas por cada triada para calcular el índice de Kendall. a) matriz de interacciones agonísticas y b) matriz de relaciones dominante-subordinado y dominancia total S_i de cada pez.

3.5 Análisis estadísticos

Los estadísticos descriptivos de las frecuencias de las cinco conductas de interacción agonística (golpes de cola, pseudo-peleas de bocas, embestidas, mordidas y peleas de

bocas) registradas por minuto, se estimaron para describir el proceso del establecimiento de la dominancia en juveniles de *A. nigrofasciata*.

La relación entre las cinco conductas de interacción agonística se estimó con una prueba de correlación de Pearson. Adicionalmente, el efecto de la talla de los peces con respecto a la frecuencia de las conductas agonísticas se evaluó con una regresión lineal entre los valores de la frecuencia de las interacciones agonísticas y el área lateral de los cíclidos, ya que las triadas era similares en talla intraespecíficamente, pero interespecíficamente existía un gradiente de diferencia.

La determinación de las conductas de interacción agonística relacionadas con el establecimiento de los rangos de dominancia (α , β y γ) se realizó con un análisis de modelos lineales generalizados multivariado (GLM por sus siglas en inglés *General Linear Model*), utilizando como variables dependientes los valores de la frecuencia de cada conducta agonística realizada por los individuos dentro las triadas, y como factor fijo se utilizó el rango de dominancia obtenido con la puntuación de Elo. Las pruebas estadísticas se realizaron en el software IBM SPSS Statistics 20 con significancia estadística establecida en $\alpha = 0.05$.

4. RESULTADOS

4.1 Frecuencia de las conductas de interacción agonística

La frecuencia de todas las conductas de interacción agonística de *A. nigrofasciata* en las 10 triadas fue muy baja durante el primer minuto de registro (minuto 3; frecuencia media \pm DS = 0.77 ± 1.96 no. conductas/min), sin embargo, aumentaron de manera constante hasta alcanzar un máximo en el tercer intervalo de registro (minuto 9; frecuencia media \pm DS =

4.97 ± 5.15 no. conductas/min), a partir del cual comenzaron a disminuir (minuto 6; frecuencia media ± DS = 4.63 ± 4.20 no. conductas/min; Fig. 3). Las conductas agonísticas realizadas por los juveniles cíclidos con mayor frecuencia fueron la pelea de bocas (media ± DS = 0.84 ± 0.98 no. conductas/min) y la pseudo-pelea de bocas (media ± DS = 0.51 ± 0.62 no. conductas/min), mientras que la conducta menos frecuente fue la embestida (media ± DS = 0.14 ± 0.48 no. conductas/min; Fig. 4). La frecuencia de los golpes de cola, las mordidas y las embestidas tuvo una tendencia ascendente durante el tiempo registrado y no disminuyó después del tercer intervalo de tiempo como la pelea y pseudo-pelea de bocas.

Es importante señalar que las conductas de interacción agonística más frecuentes en los juveniles en el establecimiento de las jerarquías de dominancia (pelea de bocas y pseudo-pelea de bocas) son las únicas que se encuentran correlacionadas ($r_p = 0.57$; $p = 0.001$).

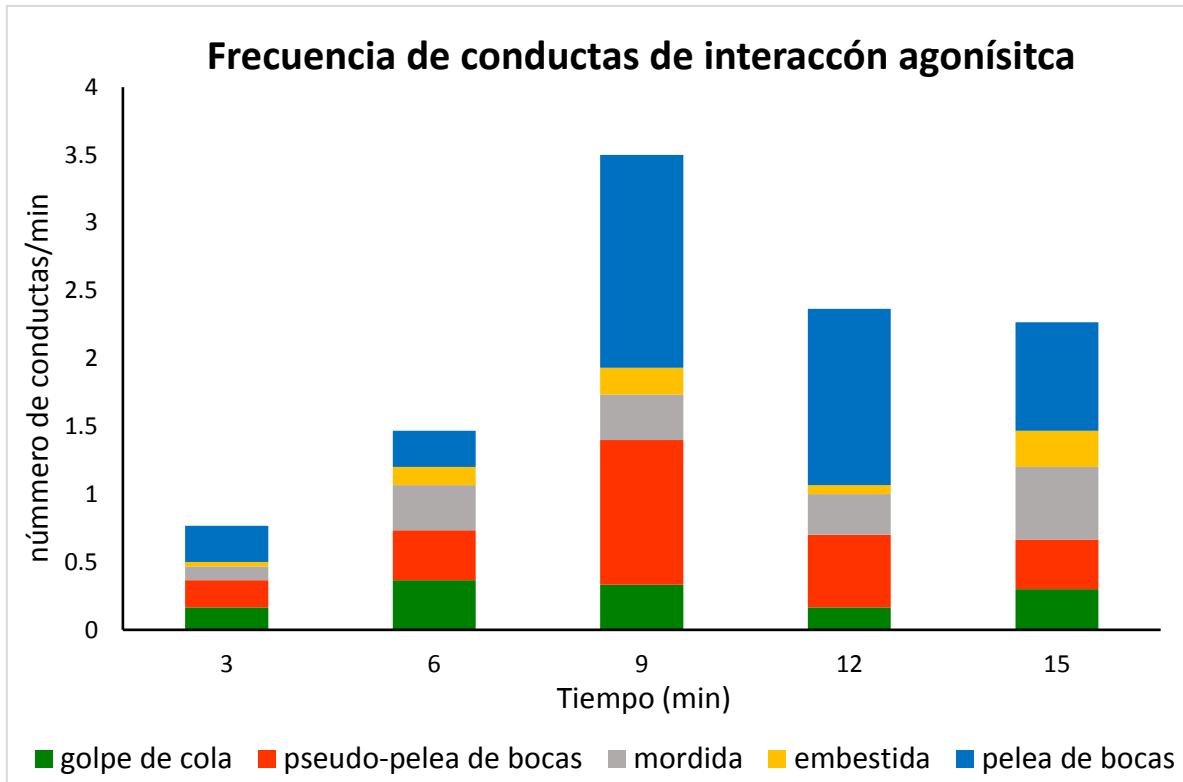


Fig. 4. Frecuencia media (número de conductas/min) de las conductas de interacción agonística en las triadas de *A. nigrofasciata*. Se muestran con diferentes colores las frecuencias de las cinco conductas registradas (golpe de cola, pseudo-pelea de bocas, mordida, embestida y pelea de bocas) en cinco intervalos de tiempo.

4.2 Talla y frecuencia de conductas de interacción agonística

El área lateral de los juveniles no se encuentra relacionada con la frecuencia de interacciones agonística ($R^2= 0.11$; $p> 0.05$), es decir, no se encontró alguna tendencia en la que los peces de menor talla realicen diferente número de conductas de interacción agonística por minuto con respecto a los peces más grandes (Fig. 5). El gradiente de tallas entre las triadas se encontraba entre 104.06 mm^2 (media del área lateral de los juveniles de la triada formada por los individuos más pequeños) y 224.74 mm^2 (media del área lateral de los juveniles de la triada formada por los individuos más grandes).

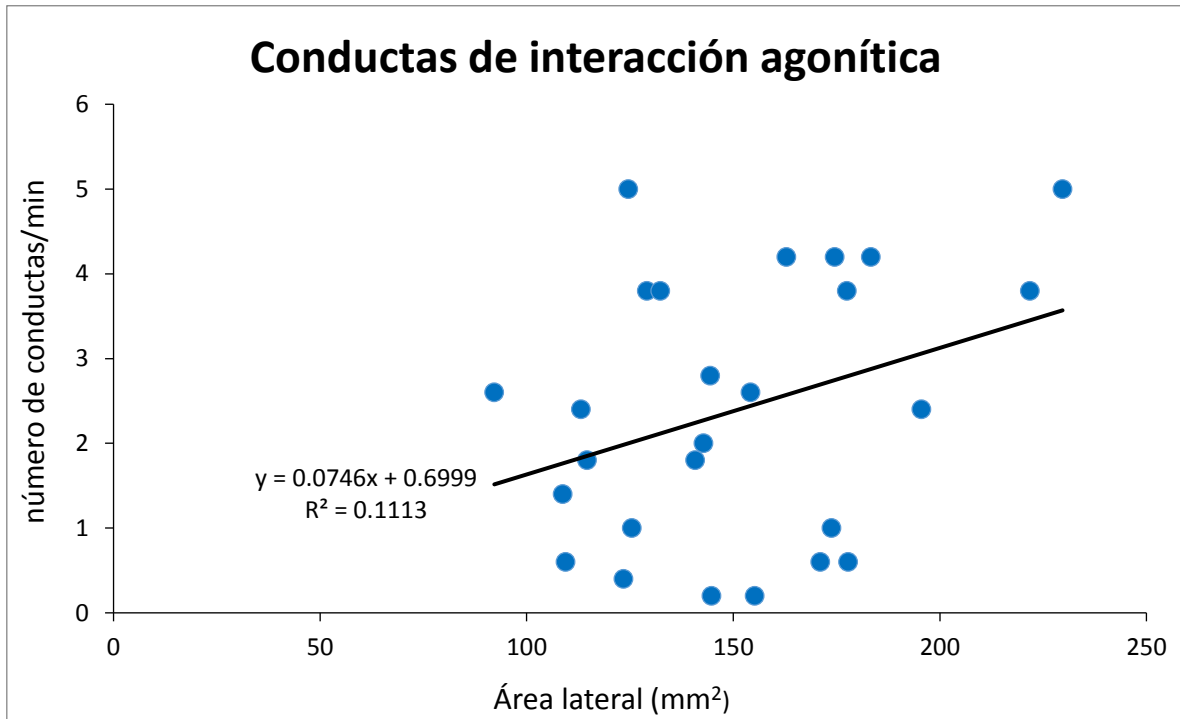


Fig. 5. Relación del área lateral de los juveniles (mm²) con la frecuencia de interacciones agonísticas realizadas por minuto por cada individuo. Se muestra línea de tendencia central con su respectiva ecuación y R².

4.3 Establecimiento de las jerarquías de dominancia

Los tres rangos de la jerarquía de dominancia (α , β y γ), de acuerdo a la puntuación de Elo, fueron definidos para todas las triadas aún en las cuales uno de los juveniles no realizó alguna conducta de interacción agonística. En las jerarquías establecidas, el individuo α es el juvenil dominante y el γ es el juvenil subordinado de menor rango.

La frecuencia total de las cinco conductas de interacción agonística registradas no tiene influencia en la determinación de los rangos de dominancia (GLM, Pillai's Trace $F = 1.71$; $p = 0.10$). Sin embargo, se observaron tendencias de diferencia de los rangos de acuerdo a las

frecuencias de conductas de ataque físico (embestidas, mordidas y pelea de bocas), por ello se realizó un GLM multivariado incluyendo solo los valores de frecuencia de conductas de despliegue y otro, con los valores de frecuencia de las conductas de ataque físico. Con estos análisis se encontró que la frecuencia de conductas de despliegue no se relaciona con el establecimiento de rangos de dominancia (GLM, Pillai's Trace $F= 0.56$; $p= 0.69$; Fig.7), mientras que la frecuencia de conductas de ataque físico es un predictor significativo del establecimiento de los rangos α , β y γ en las jerarquías de dominancia (GLM, Pillai's Trace $F= 2.32$; $p= 0.04$; Fig. 6).

La prueba de efectos entre grupos, mostró que la frecuencia de la pelea de bocas es la conducta de ataque físico que se relaciona con el establecimiento de la jerarquía de dominancia (GLM, $F_2= 3.39$; $p= 0.04$; Fig. 6a), en tanto que la frecuencia de mordidas ($F_2= 1.92$; $p= 0.16$; Fig. 6b) y de embestida ($F_2= 2.01$; $p= 0.15$; Fig. 6c) no tienen un efecto sobre el establecimiento de rangos. No obstante, la pelea de bocas solo establece la diferencia en la jerarquía entre los juveniles α y los juveniles γ ($p= 0.05$: Fig. 6a), pero no permite diferenciar el juvenil β del α ($p= 0.14$), y del γ ($p= 0.88$), de acuerdo a las pruebas *pos hoc* que se realizaron.

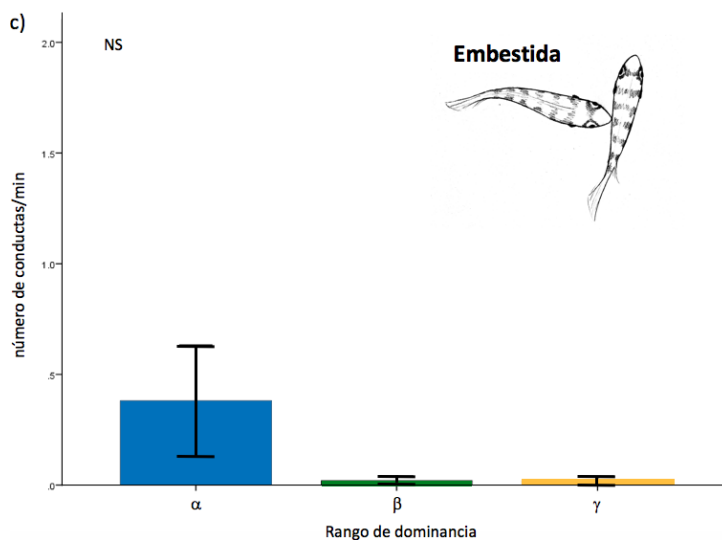
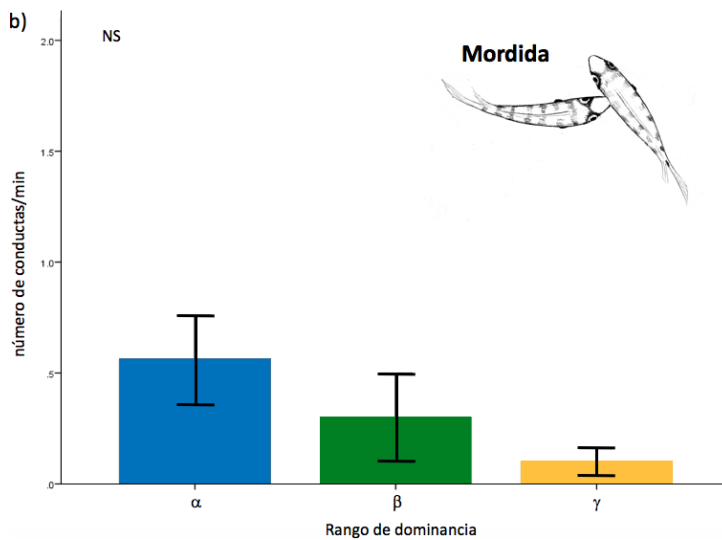
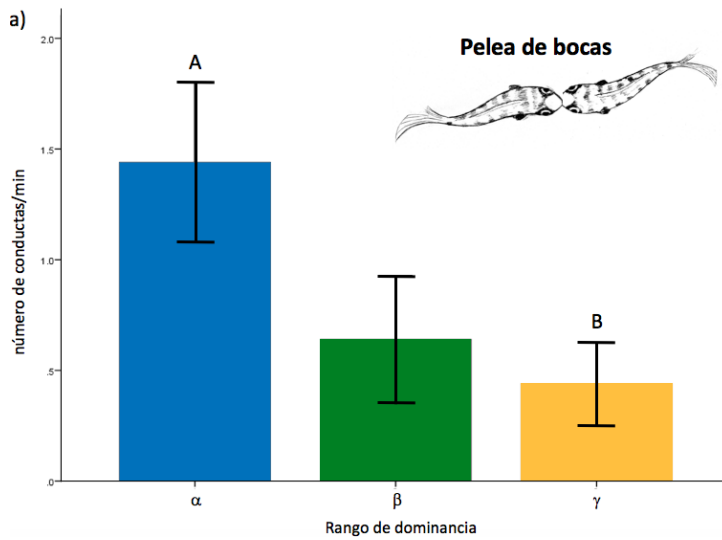


Fig. 6. Frecuencia (número de conductas/min) de las tres conductas de ataque físico. La pelea de bocas es la conducta con efecto sobre el establecimiento de las jerarquías de dominancia a), mientras que mordidas b) y embestidas no muestran efecto (NS). Se presenta media \pm 1 error estándar de la frecuencia de las conductas para los tres rangos de dominancia.

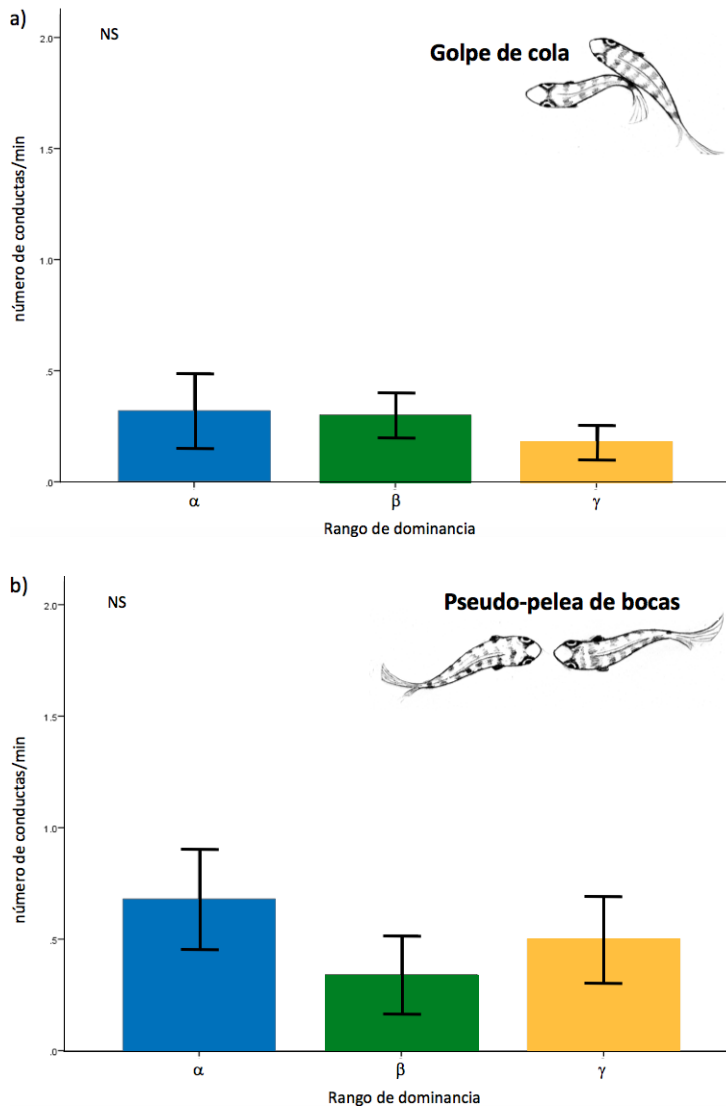


Fig. 7. Frecuencia (número de conductas/min) de las dos conductas de despliegue. El golpe de cola a) y la pseudo-pelea de bocas b) no muestran estar relacionadas con el establecimiento de las jerarquías de dominancia (NS). Se presenta media \pm 1 error estándar de la frecuencia de las conductas para los tres rangos de dominancia.

4.4 Linealidad de las jerarquías

El índice de Kendall mostró que el 40% de las triadas presentan una jerarquía con probabilidad de ser cíclica, y el 60% tiene mayor probabilidad de presentar una jerarquía lineal (Fig. 8), en la cual el juvenil α domina al juvenil β , β domina al juvenil γ y a su vez el α también domina a γ .

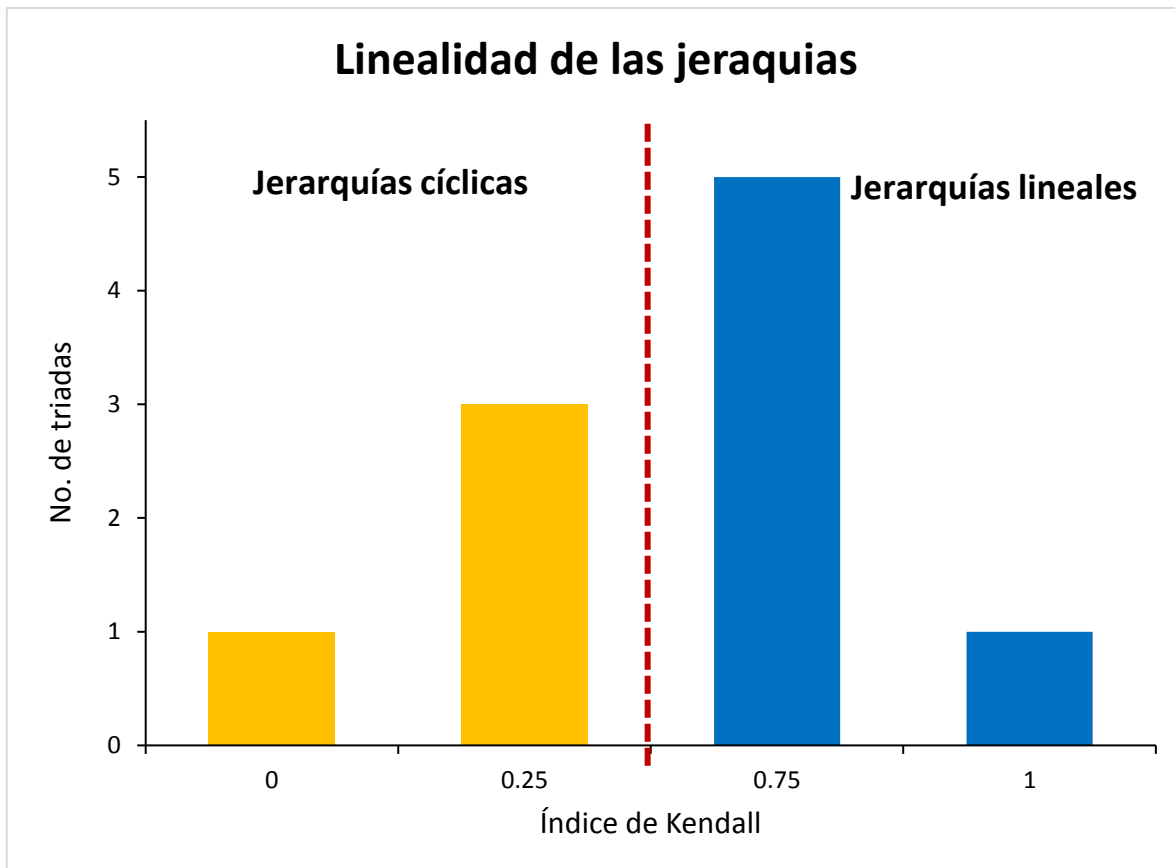


Fig. 8. Número de triadas con probabilidad de presentar una jerarquía cíclica (barras amarillas) o una jerarquía lineal (barras azules) de acuerdo al índice de Kendall.

5. DISCUSIÓN

La frecuencia de las conductas de interacción agonística registradas para el establecimiento de las jerarquías de dominancia en las triadas de juveniles presentó un patrón similar a los combates descritos para peces cíclidos adultos (por ejemplo Baerends & Baerends-Van Roon, 1950; Deiker & Hoffeld, 1973; Keeley & Grant, 1993; Gonçalves-de-Freitas & Mariguela, 2006), no obstante, se encontraron diferencias en términos del escalamiento de los combates. De acuerdo con la literatura antes mencionada, los combates de adultos de *A. nigrofasciata* proceden en una secuencia de fases en las que los peces van escalando

desde las interacciones menos costosas hasta las más costosas. Los cíclidos, al igual que otros animales, antes de iniciar un combate evalúan visualmente la capacidad de combate de sus oponentes mediante el tamaño. En estos estudios se ha reportado que los individuos que deciden combatir comienzan con una fase de exhibición o despliegue, en la que los peces realizan conductas agonísticas poco costosas (erguimiento de opérculos y aletas, y golpe de colas) que proporcionen información de la capacidad de combate de los oponentes (Neat et al., 1998). El combate se intensifica a medida que pasa el tiempo hasta llegar a las embestidas, mordidas y pseudo-pelea de bocas, que proporcionan información sobre la fuerza (Keeley & Grant, 1993). El combate culmina con las peleas de bocas y las persecuciones en círculos para determinar la resolución del combate (Keeley & Grant, 1993).

En este estudio, los combates de dominancia en juveniles de *A. nigrofasciata*, a diferencia de los combates en adultos no presentaron un escalamiento claro, puesto que desde el primer minuto de registro se observó la ocurrencia de las cinco interacciones agonísticas correspondientes a las tres fases del combate (golpe de colas, psudo-pelea de bocas, embestida, mordida y pelea de bocas; Fig. 4). Es posible que esto sucedió porque la diferencia de talla fue muy estrecha entre los tres individuos que conformaron las triadas en este estudio, es decir las asimetrías entre los peces eran menos claras.

Adicionalmente, en este estudio se encontraron variaciones en términos de las conductas, con respecto la descripción del combate en los adultos de esta especie. Los despliegues como el erguimiento de opérculos y de aletas, que son característicos en los combates entre adultos, no estuvieron presentes entre los juveniles en este estudio. Este resultado también

se puede atribuir a la similitud en la talla de las triadas, ya que los despliegues son conductas que los peces realizan para aparentar visualmente mayor tamaño frente a sus oponentes en situaciones en las que la victoria del combate es predecible por la diferencia de tallas (Neat et al., 1998). Las persecuciones en círculos, que es la última interacción descrita para cíclidos en el escalamiento de los combates (Keeley & Grant, 1993; Neat et al., 1998), no fue observada en ninguna triada entre los juveniles, probablemente porque la resolución del combate se determinó durante las peleas de bocas.

La pelea de bocas es una de las interacciones más costosas tanto para el pez agresor como para el pez receptor. En la pelea de bocas la absorción de oxígeno de los individuos se restringe (Gonçalves-de-Freitas & Mariguela 2006) y se producen daños físicos en la mandíbula. No obstante, es la interacción más frecuente en las 10 triadas de juveniles, ya que la similitud de tallas propicia a un combate más intenso y de mayor escalamiento para resolver el conflicto entre los rangos de dominancia que se disputan entre los peces, como lo señalaron Draud y Lynch (2002).

Considerando todas las conductas agonísticas entre los juveniles convictos se pudo observar que, su frecuencia se incrementó en función del tiempo hasta alcanzar un pico máximo en el minuto 9 de registro (Fig. 4). En términos de la teoría del juego, por cada interacción realizada los individuos acumulan una estimación más precisa de su capacidad de combate en relación con la de sus oponentes hasta llegar a la resolución del combate (Koops & Grant, 1993) y al establecimiento de la jerarquía de dominancia. De acuerdo con Ramallo *et al.* (2015), una vez que la jerarquía de dominancia se establece, las interacciones agonísticas entre los cíclidos disminuyen persistiendo solo las conductas poco costosas para

reforzar el rango de dominancia, como se puede observar en los dos últimos periodos de registro en este estudio (Fig. 4), en donde los cíclidos juveniles mostraron una tendencia a realizar con mayor frecuencia los golpes de cola, las mordidas y las embestidas.

Las conductas de ataque físico (embestida, mordida y pelea de bocas) proporcionan mayor cantidad de información sobre la fuerza y capacidad de lucha de los individuos, en comparación con las conductas de despliegue. Es por ello que las conductas de ataque físico tienen un efecto en el establecimiento de los rangos de dominancia. Sin embargo, estas conductas son costosas en términos energéticos y de daños que pueden causar, por lo que algunos peces deciden únicamente efectuar conductas poco costosas y subordinarse sin escalar en el combate y así evitar los costos de continuar en una lucha de mayor intensidad (Neat et al., 1998).

La pelea de bocas (Fig. 6a) es la conducta de ataques físicos relacionada con el establecimiento de las jerarquías de dominancia en este estudio de cíclidos juveniles, ya que se encontraron diferencias en la frecuencia de esta conducta entre los individuos α y γ . La pelea de bocas es una conducta de la última fase del combate a en la que los peces deciden retirarse para no ser herido por el oponente y ocupar una posición subordinada en la jerarquía, o continuar en el combate para obtener un mayor rango de dominancia. El hecho de que no se encuentren diferencias estadísticas en la frecuencia de pelea de bocas entre los juveniles subordinados (β y γ) es probablemente porque ambos peces tienen una capacidad de combate similar y por lo tanto ninguno de los dos individuos aceptan una posición relativamente más subordinada (Ito et al., 2017), implicando que ambos juveniles

realicen la pelea de bocas con una frecuencia similar para la resolución del conflicto por el mejor rango de dominancia.

De acuerdo a la literatura, la pseudo-pelea de bocas es una conducta de interacción agonística que los cíclidos realizan previo a enfrentarse en una pelea de bocas (Keeley & Grant, 1993), por lo que era de esperarse que ambas conductas se encontraran correlacionadas. No obstante, algunos juveniles realizaron una frecuencia mayor de pseudo-pelea de bocas en comparación con la pelea de bocas, lo cual se puede atribuir a que no todos los individuos tuvieron la capacidad para escalar a la última fase del combate y decidieron subordinarse antes de las peleas de bocas.

El establecimiento y mantenimiento de las jerarquías de dominancia en los cíclidos convictos, así como en otros animales, se consideran procesos dinámicos (Chase & Lindquist, 2016). En este estudio se encontró que, las jerarquías de dominancia de los peces *A. nigrofasciata* en estadio juvenil tienen una alta probabilidad de tener un sistema jerárquico lineal tal como se ha descrito para cíclidos neotropicales no reproductivos de la especie *Cichlasoma dimerus* (Alonso et al., 2012). Las jerarquías que resultaron con probabilidad de ser cíclicas se atribuyen a la dinámica que existe durante el establecimiento de la dominancia y a que las relaciones de dominancia en los estadios tempranos de vida de los animales son menos consistentes que en los individuos maduros, tal como lo describió Appleby (1983).

La no interacción entre diadas es un factor que produce un sesgo hacia la subestimación de la linealidad, puesto que los índices de linealidad se basan en jerarquías lineales en donde

las relaciones dominante-subordinado existen para todas las diadas posibles en el grupo (Jameson et al., 1999). Sin embargo, en este estudio no es posible considerar un sesgo, ya que se observó que aun cuando algunos juveniles γ no fueron peces agresores, éstos estuvieron involucrados en las interacciones agonísticas como individuos receptores.

La importancia del establecimiento de la jerarquía de dominancia en los animales radica en la reducción potencial de costos de combates constantes, puesto que una vez que la jerarquía se establece en un grupo, sus miembros minimizan las interacciones agonísticas, las cuales se limitan a interacciones de reforzamiento o despliegues, reduciendo los daños por las peleas y propiciando a un ahorro energía (Goodenough et al, 2001). La energía ahorrada puede resultar en un beneficio para los miembros del grupo si es asignado al crecimiento u otro proceso fisiológico (Ramallo et al., 2015). Sin embargo, los individuos dominantes con frecuencia obtienen mayor alimento y tienen una ventaja reproductiva clara sobre los individuos subordinados (Goodenough et al, 2001).

Finalmente se concluye que los cíclidos convictos de *A. nigrofasciata* establecen jerarquías de dominancia mediante interacciones agonísticas desde el estadio juvenil. La jerarquía de dominancia puede ser poco estable en los estadios tempranos del ciclo de vida, pero para los cíclidos convicto puede ser importante, ya que los individuos más agresivos y dominantes en etapas tempranas incrementan a través de estas conductas la probabilidad de obtener un mejor rango de dominancia en la jerarquía en el estadio reproductivo (Alonso et al., 2012), y pueden adquirir mayor acceso a los recursos desde estadios tempranos de su historia de vida. Las interacciones y las relaciones de dominancia tempranas en las

especies sociales confieren a los individuos experiencia y habilidades de combate, que serán importantes para las decisiones reproductivas (elección de pareja y sitio de anidamiento) en estadios más tardíos de su historia de vida.

El conocimiento de la sociabilidad en los peces *A. nigrofasciata* es muy amplio y aún con muchas interrogantes conductuales y fisiológicas por contestar acerca de la estructura y proceso del establecimiento y mantenimiento de las jerarquías de dominancia. Por lo que este estudio realizado en relación al establecimiento de la estructura jerárquica de dominancia en estadio juvenil contribuye al entendimiento de la importancia que tiene las interacciones agonísticas intraespecíficas tempranas en la obtención de los rangos de dominancia, y los probables efectos directos que pudiera tener el sistema de dominio en juveniles sobre la adecuación de los individuos. Además, este estudio puede servir como base para posteriores investigaciones acerca del mantenimiento de los rangos de dominancia desde el estadio juvenil hasta la etapa adulta.

6. LITERATURA CITADA

- Albers, P. C. H., & de Vries, H. (2001). Elo-rating as a tool in the sequential estimation of dominance strengths. *Animal Behaviour*, **61**(2), 489–495.
- Alexander, R. D. (1974). The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**(171), 325–383.
- Alonso, F., Honji, R. M., Moreira, R. G., & Pandolfi, M. (2012). Dominance hierarchies and social status ascent opportunity: Anticipatory behavioral and physiological adjustments in a Neotropical cichlid fish. *Physiology and Behavior*, **106**(5), 612–618.
- Appleby, M. C. (1983). The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, **31**(2), 600–608.
- Baerends, G. P., & Baerends-Van Roon, J. M. (1950). *An Introduction to the Study of the Ethology of Cichlid fishes. Behaviour Suppl.*
- Beaugrand, J., & Zayan, R. (1985). An experimental model of aggressive dominance in (pisces, poeciliidae). *Behavioural Processes*, **10**(1), 1–52.
- Chase, I. D., & Lindquist, W. B. (2016). The fragility of individual-based explanations of social hierarchies: A test using animal pecking orders. *PLoS ONE*, **11**(7), 1–16.
- Deiker, T. E., & Hoffeld, D. R. (1973). Interference with ritualized threat behaviour in *Cichlasoma nigrofasciata*. *Animal Behaviour*, **21**(3), 607–612.
- Dijkstra, P. D., Schaafsma, S. M., Hofmann, H. A., & Groothuis, T. G. G. (2012). “Winner

effect” without winning: Unresolved social conflicts increase the probability of winning a subsequent contest in a cichlid fish. *Physiology and Behavior*, **105**(2), 489–492.

Draud, M., & Lynch, P. A. . (2002). Asymmetric contests for breeding sites between monogamous pairs of convict cichlids (*Archocentrus nigrofasciatum* , Cichlidae): pair experience pays. *Behaviour*, **139**(7), 861–873.

Drews, C. (1993). The concept and definition of dominance in animal behavior. *Behavior*, **125** (3), 283–313.

Fero, K., Simon, J. L., Jourdie, V., & Moore, P. A. (2007). Consequences of social dominance on crayfish resource use. *Behaviour*, **144**(1), 61–82.

Funghi, C., Leitao, A. V., Ferreira, A. C., Mota, P. G., & Cardoso, G. C. (2015). Social dominance in a gregarious bird is related to body size but not to standard personality assays. *Ethology*, **121**(1), 84–93.

Gonçalves-de-Freitas, E., & Mariguela, T. C. (2006). Social isolation and aggressiveness in the Amazonian juvenile fish *Astronotus ocellatus*. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, **66**(1B), 233–238.

Goodenough, J., McGuire, B., & Jakob, E. (2001). *Perspectives on animal behavior*, John Wiley & Sons.

Herrera-R, G. A., Murcia-Castillo, M. A., & Prada-Pedrerros, S. (2016). First record of *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867) (cichliformes: Cichlidae) as introduced

- species in natural freshwaters of Colombia. *Check List*, **12**(4). doi:10.15560/12.4.1932
- Hick, K., Reddon, A. R., O'Connor, C. M., & Balshine, S. (2014). Strategic and tactical fighting decisions in cichlid fishes with divergent social systems. *Behaviour*, **151**(1), 47–71.
- Hsu, Y., Earley, R. L., & Wolf, L. L. (2006). Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **81**, 33–74.
- Ito, M. H., Yamaguchi, M., & Kutsukake, N. (2017). Sex differences in intrasexual aggression among sex-role-reversed, cooperatively breeding cichlid fish *Julidochromis regani*. *Journal of Ethology*, **35**(1), 137–144.
- Jameson, K. A., Appleby, M. C., & Freeman, L. C. (1999). Finding an appropriate order for a hierarchy based on probabilistic dominance. *Animal Behaviour*, **57**(5), 991–998.
- Keeley, E. R., & Grant, J. W. A. (1993). Visual information, resource value, and sequential assessment in convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) contests. *Behavioral Ecology*, **4**(4), 345–349.
- Koops, M. A., & Grant, J. W. A. (1993). Weight asymmetry and sequential assessment in convict cichlid contests. *Canadian Journal of Zoology*, **71**(3), 475–479.
- Lee, G., Grant, J. W. A., & Comolli, P. (2011). Dominant convict cichlids (*Amatitlania nigrofasciata*) grow faster than subordinates when fed an equal ration. *Behavior*, **148**(8), 877–887.

- Lehnee, P. N. (1992). Sampling methods in behavior research. *Poultry Science*, **71**(4), 643–649.
- Leiser, J. K., & Itzkowitz, M. (1999). The benefits of dear enemy recognition in three-contender convict cichlid (*Cichlasoma nigrofasciatum*) contests. *Behaviour*, **136**(8), 983–1003.
- Little, K. P., Al-Shaer, L., & Itzkowitz, M. (2017). Effects of social experience on pair bonding in a monogamous fish (*Amatitlania nigrofasciata*). *Behaviour*, **154**(6), 651–675.
- Magellan, K., & Kaiser, H. (2010). The function of aggression in the swordtail, *Xiphophorus helleri*: Resource defence. *Journal of Ethology*, **28**(2), 239–244.
- Magellan, K., Richardson, T., Filmlalter, J. D., Forget, F., Midgley, C., & Kaiser, H. (2011). Competitor density influences resource defence in a Poeciliid fish. *Journal of Applied Ichthyology*, **27**(3), 912–915.
- Mousavi-Sabet, H., & Eagderi, S. (2016). First record of the convict cichlid, *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867) (Teleostei: Cichlidae) from the Namak Lake basin, Iran. *Iranian Journal of Ichthyology*, **3**(1), 25–30.
- Neat, F. C., Huntingford, F. A., & Beveridge, M. M. C. (1998). Fighting and assessment in male cichlid fish: the effects of asymmetries in gonadal state and body size. *Animal Behaviour*, **55**(4), 883–891.
- Neumann, C., Duboscq, J., Dubuc, C., ... Engelhardt, A. (2011). Assessing dominance

- hierarchies: Validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. *Animal Behaviour*, **82**(4), 911–921.
- Ramallo, M. R., Birba, A., Honji, R. M., ... Pandolfi, M. (2015). A multidisciplinary study on social status and the relationship between inter-individual variation in hormone levels and agonistic behavior in a Neotropical cichlid fish. *Hormones and Behavior*, **69**, 139–151.
- Shizuka, D., & McDonald, D. B. (2012). A social network perspective on measurements of dominance hierarchies. *Animal Behaviour*, **83**(4), 925–934.
- Sopinka, N. M., Fitzpatrick, J. L., Desjardins, J. K., Stiver, K. A., Marsh-Rollo, S. E., & Balshine, S. (2009). Liver size reveals social status in the African cichlid *Neolamprologus pulcher*. *Journal of Fish Biology*, **75**(1), 1–16.
- Trujillo-Jiménez, P. (1998). Trophic spectrum of the cichlids *Cichlasoma (Parapetenia) istlanum* and *Cichlasoma (Arconcentrus) nigrofasciatum* in the Amacuzac River, Morelos, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology*, **13**(4), 465–473.
- van Breukelen, N. A., Sneker, J. L., & Itzkowitz, M. (2015). Male convict cichlid 11-ketotestosterone levels throughout the reproductive cycle: an exploratory profile study in laboratory and field populations. *PeerJ*, **3**, 1-12.
- Verbeek, M. E. M., Boo, A., & Drent, P. J. (1996). Exploration, aggressive behaviour and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour*, **133**, 945–963.

Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology*. The Belknap Press Of Harvard University Press, Vol. 1.

Wisenden, B. D. (1995). Reproductive behaviour of free-ranging convict cichlids,
Cichlasoma nigrofasciatum. *Environmental Biology of Fishes*, **43**(2), 121–134.