

TASAS DE APROXIMACIÓN AL ALIMENTO Y EFECTO DE LA INTERACCIÓN VISUAL ENTRE DOS CARDÚMENES DE *PTEROPHYLLUM SCALARE* (CICHLIDAE)

M. MARTÍNEZ-MARTÍNEZ & C. MUÑOZ-TEDÓ

Martínez-Martínez, M. & Muñoz-Tedó, C., 1988. Tasas de aproximación al alimento y efecto de la interacción visual entre dos cardúmenes de *Pterophyllum scalare* (Cichlidae). *Misc. Zool.*, 12: 251-260.

Food approaching level and visual interaction effect between two Pterophyllum scalare schools (Cichlidae).— The effect of visual stimuli between two fish schools (*Pterophyllum scalare*) and the food approaching behaviour is studied. Three experimental situations have been considered: a) Isolation between fish schools, where the higher fish percentage has been at the bottom; b) Partial isolation, with two possible opposite responses (coespecific approaching and food approaching) showing lower food approaching; c) Total visibility, where the two responses have been possible together, and the food approaching has increased. To explain these differences the role of social facilitation has been discussed.

Key words: Social facilitation, *Pterophyllum scalare*, School Fish Behaviour, Foraging Behaviour.

(Rebut: 18 XII 87)

Mercedes Martínez-Martínez & Carmen Muñoz-Tedó, Dept. de Psicobiología, Fac. de Psicología, Campus de Somosaguas, Univ. Complutense de Madrid, 28023 Madrid, España.

INTRODUCCIÓN

La atracción mutua entre los peces componentes de un cardumen es un factor esencial para su formación y mantenimiento (SHAW, 1978; OLLA & SAMET, 1974). En los trabajos de laboratorio sobre cardúmenes, los aspectos estudiados más frecuentemente son las modalidades sensoriales y los tipos de estímulos que son relevantes para el mantenimiento de estas agrupaciones (VAN OLTS & HUNTER, 1970; PARTRIDGE et al., 1980; BURGESS & SHAW, 1981).

La influencia de la presencia de otros animales de la misma especie sobre el comportamiento, está mediada por un proceso de facilitación social (ZAJONC, 1965). No todos los autores han considerado que la presencia de coespecíficos provoque una facilitación social, sino que se han propuesto otros términos no siempre bien definidos y no coinciden-

tes, como son: "incremento local", "conducta dependiente del compañero", "imitación", "aprendizaje observacional", "conducta contagiosa", etc. (BENNETT, 1976).

En cardúmenes de peces, y a pesar de que la facilitación social actúe en todos ellos (O'CONNELL, 1960; HELFMAN & SHULTZ, 1984), han sido estudiados los efectos de facilitación que provocan las señales visuales procedentes del cardumen sobre un sujeto aislado, sobre todo en especies marinas. Se ha estudiado la facilitación que provoca la visión del propio cardumen en la adquisición del aprendizaje de laberintos y de conductas de huida en el sujeto aislado o en la medida de las tasas alimenticias, postulándose que la facilitación social provoca una activación de la conducta del sujeto aislado (WIJFFELS et al., 1967; OLLA & SAMET, 1974; RADAKOV, 1973).

Cuando hay un efecto facilitatorio sobre

una conducta, éste puede ser medido a través del acercamiento del animal a su consecución que será más rápida, o por la mayor tasa de respuesta. En el caso de la facilitación social, los sujetos son en sí mismos un posible refuerzo, que puede llevar, no sólo a la activación de una segunda conducta (alimentación, huida...) sino al acercamiento activo entre ellos. En trabajos de laboratorio se ha estudiado la influencia en la tasa de alimentación (medida en tasa de mordiscos al alimento disperso en fondo o en la superficie) y en la forma de distribución durante su realización con la presencia de coespecíficos con ausencia o presencia de alimento (OLLA & SAMET, 1974).

En este trabajo se estudian ambos efectos simultáneamente. Por un lado el acercamiento (medido en latencias y porcentajes de sujetos) a un comedero localizado y por otro a un grupo de coespecíficos. Se utilizaron dos situaciones experimentales: una en la que la posibilidad de aproximación al alimento era incompatible con la visión de coespecíficos y otra en que la aproximación a ambos, alimento y coespecíficos, era compatible.

MATERIAL Y MÉTODO

Se utilizaron 39 ejemplares del cíclido *Pterophyllum scalare*, repartidos en tres grupos o cardúmenes: dos grupos experimentales, A y B, y un grupo control C. Cada cardumen estaba formado por 13 sujetos, número elegido teniendo en cuenta el tamaño de los cardúmenes en su medio natural (BAERENDS et al., 1950). Al iniciarse el experimento los animales tenían una longitud de 3,5 cm y no habían alcanzado la madurez sexual.

Se utilizaron dos acuarios de 40 litros, que fueron divididos en dos recintos iguales mediante una mampara de cristal transparente. Tres de los cuatro acuarios resultantes fueron ocupados con cardúmenes: los acuarios A y B adosados entre sí, y el acuario C adosado a otro que se mantuvo, únicamente, con agua a lo largo de toda la experimentación (fig. 1). Se utilizó una placa de acetato duro y opaco

que al deslizarla sobre la mampara transparente aislaba visualmente los acuarios (A de B y C del acuario vacío). Se mantuvo una temperatura constante de 25°C, y un fotoperíodo de 8 h.

Los acuarios fueron divididos en cuatro sectores iguales mediante unas líneas trazadas sobre el cristal frontal; se consideraron dos sectores en superficie y dos en fondo, próximos y lejanos a la mampara (Sc, Sl, Fc y Fl) (fig. 1).

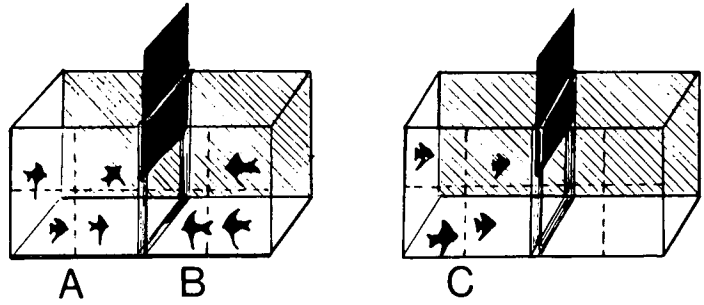
Como alimento se utilizaron pastillas de *Tubifex* liofilizados, en comederos que permitían una administración localizada en una superficie de 1,0 cm².

Se utilizó un equipo de video VHS, para el registro de datos.

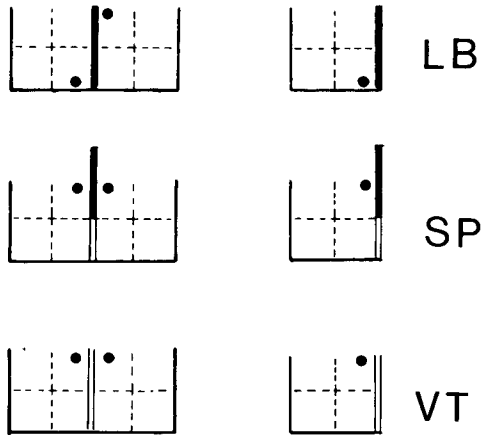
Una vez formados los cardúmenes, se utilizaron seis días para la aclimatación de los peces a los acuarios con la placa opaca entre los acuarios A y B, y entre el C y el vacío. La situación experimental se realizó en tres fases (fig. 1):

1. Fase de aislamiento (LB).— Se registró la conducta de los sujetos durante cinco minutos previos a la administración del alimento y con administración del alimento durante los cinco minutos siguientes. Se realizaron 17 ensayos en días consecutivos, durante los cuales el comedero se situó en el sector Fc de los acuarios A y C, y en el sector Sc del acuario B. La placa opaca aislaba visualmente los acuarios entre sí. Esta fase se consideró finalizada cuando la media de latencia de aproximación al alimento, al menos, en los seis últimos ensayos fue igual en los tres acuarios. Esta fase se utilizó como línea base para la comparación de las tasas de respuesta (HALE, 1956; RADA KOV, 1973; HUNTER & WISBY, 1964).

2. Separación parcial (SP).— Al comenzar el ensayo decimotercero se levantó parcialmente la placa opaca, de tal forma que entre los acuarios adosados sólo había visibilidad en los sectores de fondo. Después de cada uno de los nueve ensayos, la placa opaca se bajaba de nuevo hasta el comienzo del ensayo siguiente. Al iniciarse esta fase experimental se cambió la situación de los comederos de



a



b

Fig. 1. a. Disposición general de los acuarios; b. Esquema de las fases experimentales. LB. Aislamiento; SP. Separación parcial; VT. Visibilidad total; □ Mampara transparente; ■ Placa opaca; ● Alimento.

a. General aquarium arrangement; b. Experimental periods sketch. LB. Isolation; SP. Partial isolation; VT. Total visibility; □ Transparent screen; ■ Opaque screen; ● Food.

los acuarios A y C, y se situaron en los sectores Sc.

3. Visibilidad total (VT).— Al comenzar el ensayo 27 se levantó totalmente la placa opaca. Después de finalizar cada ensayo, la placa opaca se deslizaba sobre la mampara transparente. Se realizaron cuatro ensayos durante esta fase.

Durante la realización de las tres fases experimentales, se contabilizaron tres parámetros: A) Distribución. Del cardumen en el acuario: cada 30 segundos se contabilizaba el número de sujetos que había en cada uno de los sectores del acuario. Así, en cada pe-

ríodo de cinco minutos se obtenían diez datos de cada sector, a partir de los cuales se calculaba el porcentaje de sujetos del cardumen que habían permanecido en los distintos sectores durante este tiempo. B) Latencia mínima de acercamiento al alimento. Tiempo, en segundos, que tardaba el primer pez de cada cardumen en contactar con el alimento. C) Frecuencia de paso entre sectores. Número de pasos que efectuaban los peces de un sector a otro durante 5 min. Este parámetro ha sido considerado como un índice de la movilidad del cardumen. Esta tasa fue considerada como la movilidad total.

Para el tratamiento de los datos se utilizó el "Test U" de Mann-Whitney, en pruebas de una cola (SOKAL & ROHLF, 1979).

RESULTADOS

Aislamiento (LB)

Sin los comederos presentes en los acuarios se observa que los animales no se reparten

por igual en todos los sectores de los acuarios; en su distribución hay un porcentaje mayor de sujetos que permanecen en los sectores de fondo (fig. 2). En los primeros ensayos, la permanencia en fondo es semejante en los tres acuarios, a lo largo de las sesiones va aumentando la permanencia en superficie, diferenciándose A y C de B. Mientras están presentes los comederos, se observa un aumento del porcentaje de sujetos en el sector del alimento tanto si éste se encuentra en

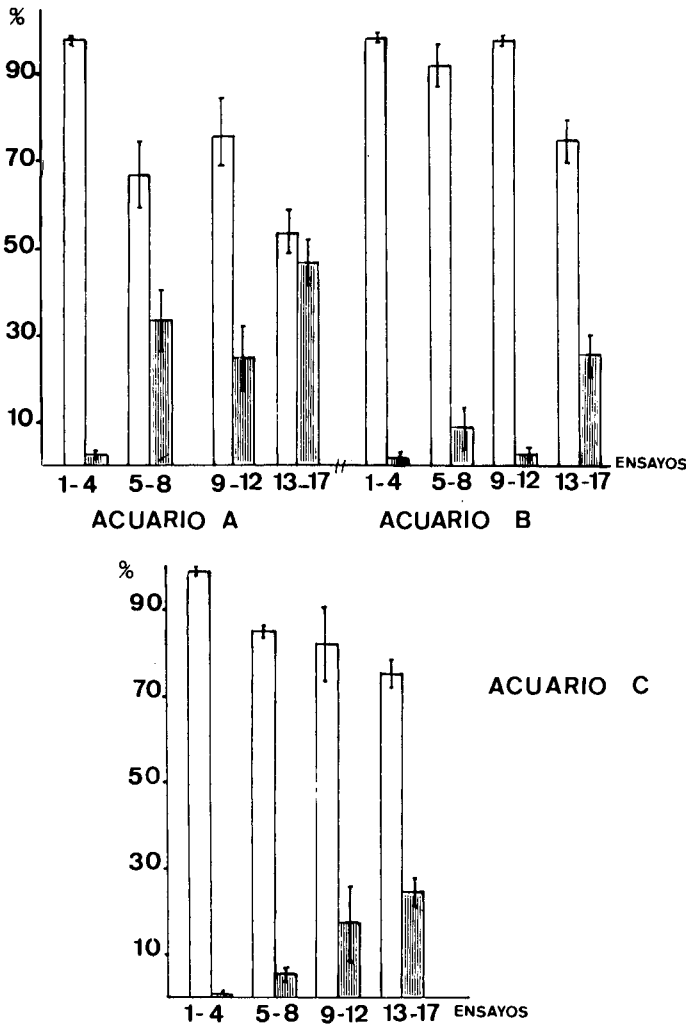


Fig. 2. Fase de aislamiento en ausencia de alimento: porcentajes medios de sujetos que permanecen en el fondo □ y en la superficie ■. Isolation period without food: average percentage of individuals on the bottom □ and on the surface ■. The horizontal axis shows number of trials.

fondo (acuarios A y C) como en superficie (acuario B).

Durante el aislamiento, las latencias de acercamiento a los comederos en los dos acuarios en los que se han situado en fondo, no presentan diferencias significativas (entre A y C), en los diez primeros ensayos. Entre A y B y entre C y B hay diferencias, siendo menor la latencia en A y C que en B ($U=85\frac{1}{2}$; $U'=79\frac{1}{2}$; $p\leq 0,005$, $p'\leq 0,025$). En los ensa-

yos posteriores las latencias se igualan en los tres acuarios, alcanzando valores menores o iguales a un segundo (tabla 1).

En ausencia de comederos, la movilidad total es mayor en los acuarios A y C, en los que se han situado los comederos en fondo. Estas tasas de movilidad difieren entre los acuarios A y B ($U=225\frac{1}{2}$, $p\leq 0,005$) y entre C y B ($U=248$, $p\leq 0,001$) (tabla 2).

Mientras los comederos están en los acua-

Tabla 1. Latencias mínimas de acercamiento al alimento (segundos): LB. Aislamiento; SP. Separación parcial; VT. Visibilidad total.

Lowest time food approaching, in seconds: LB. Isolation, SP; Partial isolation; VT. Total visibility.

Fases	Ensayos	Acuario A		Acuario B		Acuario C	
		\bar{X}	Sx	\bar{X}	Sx	\bar{X}	Sx
L.B.	1-5	12,6	19,1	107,2	114,2	81,6	125,5
	6-10	0,8	0,1	49,5	40,4	0,4	0,1
	11-15	0,6	0,1	0,6	0,3	0,5	0,08
	16-17	0,7	0,1	0,6	0,0	0,4	0,0
S.P.	1-3	112,8	128,5	126,2	155,4	1,0	0,0
	4-6	116,0	103,0	159,8	121,4	1,0	0,0
	7-9	34,9	56,3	213,4	32,2	1,0	0,0
V.T.	1-4	1,5	0,5	2,3	0,6	0,7	0,2

Tabla 2. Media del número de veces que todos los sujetos atraviesan los sectores del acuario, en ausencia de alimento: F. Desplazamientos horizontales entre los sectores de fondo; S. Desplazamientos horizontales entre los sectores de superficie; V. Desplazamientos verticales entre los sectores.

Average number of times all individuals crossing the aquarium sections, without food: F. Horizontal movements between bottom sections; S. Horizontal movements between surface sections; V. Vertical movements in all sections.

Ensayos	Acuario A			Acuario B			Acuario C		
	F	S	V	F	S	V	F	S	V
1-4	16(10,4)	0(0)	4(4,2)	7(3,9)	0(0)	0,2(0,5)	9,5(1,7)	0(0)	3(4)
5-8	37(10,3)	2,5(2)	33,2(8,2)	15,5(2,6)	0,7(1,5)	7,7(9,1)	18,2(8,9)	0(0)	14,7(10,6)
9-12	24,2(11,2)	2,5(2,6)	32,5(11,9)	15,7(4,5)	0,2(0,5)	3,5(4,1)	20,7(7,6)	1,2(0,9)	32,7(31)
13-17	22,6(14,6)	8,8(4,8)	58,8(6,7)	22,8(11,9)	1,2(1)	42,4(9,1)	26,2(10,8)	2,2(3,4)	53,8(11,4)
1-3	5,3(3)	0(0)	0(0)	1,3(2,3)	0(0)	0(0)	12(13)	0(0)	46(18)
4-6	2,0(3,4)	0(0)	0(0)	1,6(2)	0(0)	0(0)	12,3(6,6)	0(0)	34,6(2,3)
7-9	3,0(1,7)	0(0)	0(0)	0,6(1,1)	0(0)	0,6(1,1)	5,6(2,8)	0(0)	98,6(22,5)
1-4	16(3,3)	5,7(4,5)	80(43,2)	10,2(4,4)	0,2(0,5)	72,7(49)	11,2(8,6)	3(0,8)	122,7(20,1)

rios, la movilidad total es mayor que en su ausencia, antes del alimento ($U=263$, $p \leq 0,001$; $U'=262$, $p \leq 0,001$; $U''=199\frac{1}{2}$, $p \leq 0,05$) (tablas 2, 3). En los acuarios A y C predominan los movimientos horizontales en fondo; en el acuario B predominan los movimientos verticales ($U=268$, $p \leq 0,001$) (tabla 3).

Al considerar los diferentes tipos de movilidad en los acuarios, se observa que la proporción de movimientos horizontales entre fondo y superficie presenta diferencias significativas ($U=276\frac{1}{2}$, $U'=287$, $U''=288\frac{1}{2}$; $p \leq 0,001$) (tabla 2) y que la proporción de movimientos verticales va variando respecto a los horizontales a lo largo de las sesiones. Los movimientos verticales aumentan en el acuario B y disminuyen en los A y C. En la movilidad total hay, en los siete últimos ensayos, un aumento causado por un incremento en la tasa de movilidad vertical (tabla 2).

Separación parcial (SP)

Acuario C:

a) Antes de introducir los comederos en el acuario, la distribución de los sujetos en el

sector de fondo cercano a la mampara es mayor que en el sector alejado ($U=81$, $p \leq 0,001$).

b) Durante la administración del alimento, la distribución del cardumen se mantiene en los mismos sectores que en LB (fig. 3). Tanto la movilidad como las latencias de aproximación al alimento se mantienen en los mismos valores observados en la línea base.

Acuarios A y B, antes de introducir los comederos:

a) Mayor permanencia en el fondo de los acuarios y, a diferencia de lo observado en el C, hay un porcentaje más alto en el sector de fondo alejado de la mampara, la zona en la que se ha levantado la placa opaca ($U=66\frac{1}{2}$, $p \leq 0,025$; $U' = 75$, $p \leq 0,001$) (fig. 4).

b) Disminución de la movilidad en los cardúmenes A y B respecto a su movilidad en la fase de aislamiento ($U=149\frac{1}{2}$, $p \leq 0,001$; $U'=150$, $p \leq 0,001$) y por tanto con respecto a C en esta fase ($U=U'=72$, $p \leq 0,005$) (tabla 2).

Acuarios A y B al introducir los comederos:

a) Disminución significativa del porcentaje de sujetos que se contabilizan en el sector de los comederos, comparado con los porcenta-

Tabla 3. Media del número de veces que todos los sujetos atraviesan los sectores del acuario, en presencia de alimento: F. Desplazamientos horizontales entre los sectores de fondo; S. Desplazamientos horizontales entre los sectores de superficie; V. Desplazamientos verticales entre los sectores.

Average level to all subjects crossing the aquarium sections with food: F. Horizontal movements between bottom sections; S. Horizontal movements between surface sections; V. Vertical movements in all sections.

Ensayos	Acuario A			Acuario B			Acuario C		
	F	S	V	F	S	V	F	S	V
1-4	76,5(22,5)	0(0)	5,7(2,8)	10,5(7,3)	0(0)	37(25)	39,5(26,7)	0(0)	1,5(1,9)
5-8	85(37,4)	2,5(2)	31(12,9)	16,2(3,8)	8,5(5,4)	65,5(10)	70,5(25,7)	0(0)	5,7(3,5)
9-12	116,5(49,1)	11,5(10,5)	49(11,5)	35,7(7,8)	4(3,5)	72(5,9)	68,7(17)	1(2)	14,5(13)
13-17	68,2(17,4)	14(8)	65,8(12,2)	10,8(9,2)	17,2(7,4)	66(15,8)	41,6(13,14)	4,8(6,2)	18(15)
1-3	14,3(4,7)	0,3(0,5)	37,3(35,5)	6,3(2)	0(0)	38,6(41,1)	3,3(3,5)	2,3(1,5)	60(19)
4-6	16,6(7,2)	0(0)	20,3(22,8)	8,3(3)	1,3(2,3)	18(16)	6,6(2,5)	4,3(4,5)	56,6(22,1)
7-9	17,6(5,5)	1(1)	31(1)	16,6(6,3)	0(0)	22,3(9)	5,6(5,1)	0,3(0,5)	47(21,6)
1-4	2,5(1,2)	14,2(13,5)	45,5(22,5)	4,2(4,1)	0,7(0,5)	76,5(11,3)	6,7(3,2)	9,7(7,2)	61,5(17)

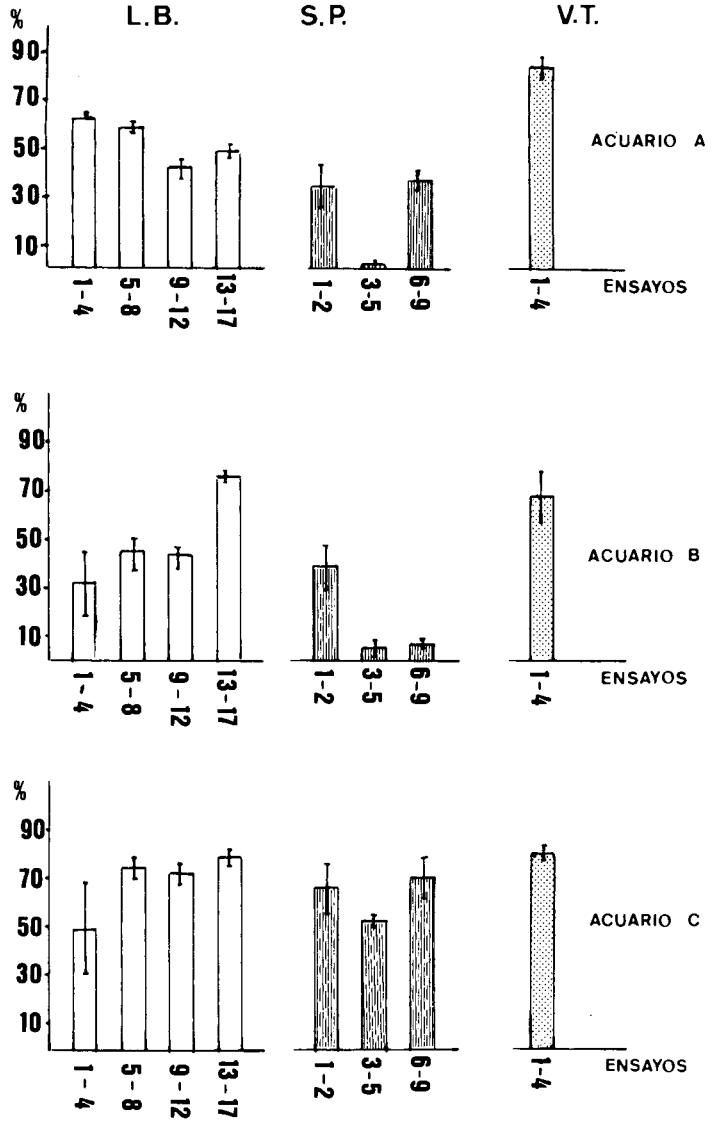


Fig. 3 Porcentaje medio de sujetos en el sector del alimento, durante las tres fases experimentales; L.B. Fase de aislamiento; S.P. Fase de separación parcial; V.T. Visión total.

Average percentage of individuals in the food section, during all experimental periods; L.B. Isolation period; S.P. Partial isolation; V.T. Total visibility.

jes en los mismos sectores durante la línea base. En el acuario A, este porcentaje ha pasado del 53% al 25% y en el B del 51% al 14% (fig. 3).

b) Mayor permanencia en el fondo de los acuarios, en los sectores próximos a la mampara. El porcentaje de sujetos que se contabi-

lizan durante los nueve ensayos de esta fase, es del 35% en el acuario A y del 44% en el B. c) Las latencias de aproximación a los comederos aumentan tanto en el acuario A como en el B con respecto al acuario C ($U=70\frac{1}{2}$, $p\leq 0,005$; $U^*=72$, $p\leq 0,005$), lo mismo que con respecto a las observadas en la LB (tabla 1).

Visión total (VT)

En el grupo control, acuario C, al levantar totalmente la mampara no hay diferencias entre los porcentajes de distribución y los observados en la situación SP.

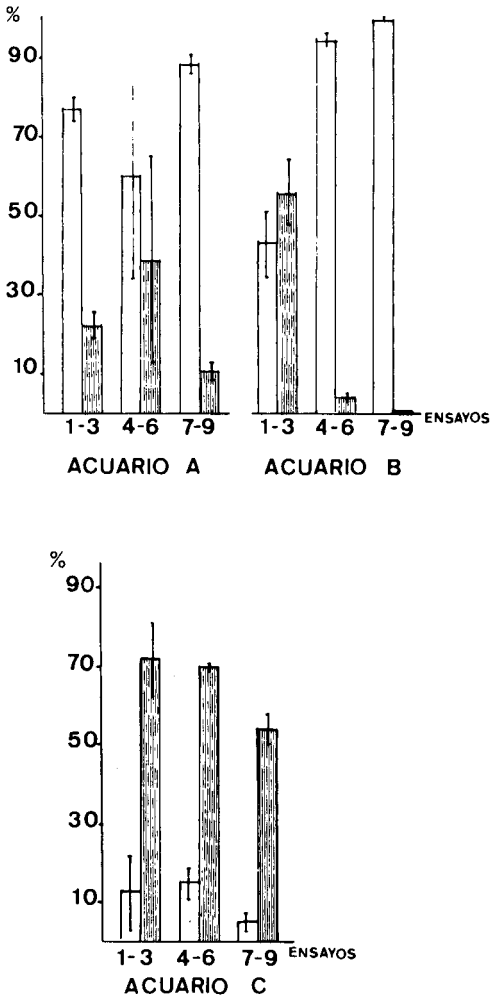


Fig. 4 Fase de separación parcial en ausencia de alimento: porcentajes medios de sujetos que permanecen en el sector de fondo más alejado de la mampara □ o en el más próximo ■.

Partial isolation period without food: average percentage of individuals at the bottom. Section further off the screen □ or nearest to it ■.

En la movilidad, en el acuario C, se produce un aumento respecto a la observada en la situación SP, antes de introducir los comederos ($U=34, p \leq 0,01$); aumentan significativamente los movimientos horizontales en superficie ($U=36, p \leq 0,005$). Los mismos resultados se observan en los movimientos verticales próximos a la mampara ($U=34, p \leq 0,01$). Las latencias no presentan diferencias con respecto a la situación anterior.

En los acuarios A y B, antes de la administración del alimento, hay un aumento del porcentaje de sujetos en los sectores de fondo próximos a la mampara ($U=32, U'=31; p \leq 0,05$) y una disminución en los alejados, al comparar con los datos de distribución en la situación SP.

En presencia de alimento, disminuye el porcentaje de sujetos en los sectores de fondo, aumentando claramente en los sectores donde se sitúan los comederos ($U=36, p \leq 0,005; U'=35, p \leq 0,01$) (fig. 3).

En cuanto a las latencias de aproximación al alimento, son superiores en los acuarios A y B que en el C ($U=15\frac{1}{2}, U'=16; p \leq 0,05$) (tabla 1).

La movilidad en ausencia de alimento aumenta tanto en el acuario A ($U=36, p \leq 0,005$) como en el B ($U=36, p \leq 0,005$) (tabla 2), con respecto a la observada en situación SP. Al considerar el tipo de movilidad, entre la situación VT y la SP hay diferencias en el número de movimientos horizontales en fondo, en ausencia de alimento en los acuarios A y B (no se produce en el acuario C) (tabla 2).

En presencia de alimento sólo hay un aumento significativo en la movilidad de los sujetos del acuario B ($U=33, p \leq 0,025$) (tabla 3); no hay diferencia entre la movilidad vertical observada en los tres acuarios. Tampoco hay diferencias entre las tasas de movimientos horizontales en los tres acuarios.

DISCUSIÓN

Durante la situación de aislamiento (LB), los datos obtenidos señalan que la distribución

de un cardumen de *Pterophyllum scalare* presenta, inicialmente, una preferencia por la permanencia en el fondo, independientemente de dónde sean alimentados.

Es posible que en situaciones nuevas y en medios sin lugares de protección (plantas, piedras, etc.) los cardúmenes de *Pterophyllum scalare* se distribuyan con más frecuencia en el fondo que en la superficie. Ésto explicaría que durante las sesiones se encuentren porcentajes cada vez más altos de sujetos en los sectores de superficie. Por esta misma razón, al introducir modificaciones en los acuarios (levantamiento de la placa opaca), aumenta de nuevo el porcentaje de sujetos en los sectores de fondo en los tres acuarios.

Las observaciones realizadas en el medio natural han señalado la tendencia en los cardúmenes de *Pterophyllum scalare* de inmovilizarse o de refugiarse entre oquedades de plantas o piedras (BAERENDS et al., 1950).

Esta hipótesis del predominio de la distribución de los cardúmenes en los sectores de fondo como factor de seguridad, queda igualmente ratificada en los resultados obtenidos en el acuario B, en el que la latencia de acercamiento al alimento es inicialmente mayor y en la tasa de movilidad general que es menor.

En la situación SP, en los cardúmenes A y B, la disposición de la mampara transparente y de los comederos determina que la aproximación simultánea a ambos sea imposible. La disminución de la tasa de movilidad y el aumento del porcentaje en el sector próximo a la mampara transparente, en A y en B, señala una preferencia por el acercamiento a coespecíficos sobre el acercamiento al alimento.

En la situación SP, en el acuario C, no varían estas conductas, lo que ratifica que los resultados obtenidos en A y B no se deben únicamente al efecto de la novedad que supone el movimiento de la placa, sino también a la presencia de coespecíficos.

La preferencia postulada de la orientación o aproximación hacia los coespecíficos en las condiciones estudiadas, corresponde a un bajo nivel de motivación alimenticia; es probable

que animales privados de alimento durante más tiempo tuvieran preferencias opuestas a las aquí observadas. En cuanto a la posible motivación que supone la privación social en esta especie, ha sido estudiada en sujetos aislados medida a través de su respuesta de aproximación al propio cardumen (GÓMEZ et al., 1987). Otros autores han observado el mismo efecto en otras especies de peces (KEENLEYSIDE, 1955), pero en todos los casos trabajan con sujetos aislados frente a un cardumen. La medida del nivel de motivación social que pueda provocar otro cardumen, es de evidente dificultad teórica y experimental. Por ello parece más apropiado considerar el posible efecto de un cardumen sobre otro, como una "facilitación social" entre los sujetos de los acuarios A y B.

Un resultado muy interesante es el que aparece al comparar el porcentaje de distribución de los animales en los dos sectores de fondo en la situación SP, en ausencia y en presencia de los comederos. En ausencia, el mayor porcentaje de distribución, tanto en el acuario A como en el B, se sitúa en los sectores próximos a la mampara y en presencia, en los alejados; repitiéndose a lo largo de las sesiones el acercamiento (con alimento) y el alejamiento (sin alimento). Podríamos suponer que sin la presencia de alimento, la atracción que provoca la visión de otro cardumen a través de la mampara transparente, sea determinante de que un alto porcentaje de sujetos se sitúe en el sector próximo a la mampara y, sin embargo, los datos señalan todo lo contrario. Esto puede deberse a que la visión de coespecíficos tiene un "efecto de facilitación social" entre ambos cardúmenes. Este mutuo efecto facilitatorio sólo provoca un aumento de la movilidad cuando hay una meta común y detectable (visualmente y posible químicamente) para ambos cardúmenes, tal como ocurre en la situación VT, y como postulan OLLA & SAMET (1974) con mujoles (*Mugil cephalus*). En la situación SP, sin alimento, es posible que los procesos de atención y las conductas de orientación del cardumen sean las que deter-

minen este efecto de alejamiento. Con alimento, el efecto de ambas metas provoca una mayor aproximación, como nuevo punto de equilibrio.

En la situación VT, el efecto de un foco alimenticio común y el que ambas metas sean compatibles, determina un acercamiento entre cardúmenes tanto en ausencia como en presencia de alimento.

En las distintas situaciones experimentales, se observan diferencias en la movilidad cuando se consideran los desplazamientos verticales y horizontales separadamente, lo que podría deberse a que estos patrones de movilidad tienen distinto significado y no son simples movimientos de desplazamiento; este punto no ha sido estudiado en cardúmenes de esta especie y sólo podrá ser aclarado mediante la realización de su etograma.

BIBLIOGRAFÍA

- BAERENDS, G.P. & BAERENDS VAN ROON, J.M., 1950. An introduction to the study of the ethology of the cichlid fishes. *Behav.* (supl.), 1: 1-242.
- BENNETT, G.G. JR., 1976. Social transmission of acquired Behavior: a discussion of tradition and social learning in vertebrates. En: *Advances in the study of behavior*, vol 6:88-96 (J.S. Rosenblatt; R.A. Hinde; E. Shaw & C. Beer, Eds). Academic Press. New York
- BURGESS, J.W. & SHAW, E., 1981. Effects of acoustico-lateralis denervation in a facultative schooling fish: a nearest-neighbour matrix analysis. *Behav. Neural Biol.*, 33: 488-497.
- GÓMEZ LAPLAZA, L.M. & MORGAN, E., 1987. Towards an Isolation Syndrome for the angel fish (*Pterophyllum scalare*). *J. Fish Biol.*, 29: 179-187.
- HALE, E.B., 1956. Social facilitation and forebrain function in maze performance of green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *Physiol. Zool.*, 29: 93-107.
- HELFMAN, G.S. & SCHULTZ, E.T., 1984. Social transmission of behavioural traditions in a coral reef fish. *Anim. Behav.*, 32: 379-384.
- HUNTER, J.R. & WISBY, W.J., 1964. Net avoidance of carp and other species of fish. *J. Fish. Res. Board Can.*, 21: 613-633.
- KEENLEYSIDE, M.H.A., 1955. Some aspects of the schooling behaviour of fish. *Behav.*, 8: 183-248.
- O'CONNELL, C.P., 1960. Use of fish schools for conditions response experiments. *Anim. Behav.*, 8: 225-227.
- OLLA, B.L. & SAMET, C., 1974. Fish-to-fish attraction and the facilitation of feeding behavior as mediated by visual stimuli in striped mullet, *Mugil cephalus*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 31: 1621-1630.
- PARTRIDGE, B.L., PITCHER, T.J., CULLEN, J.M. & WILSON, J., 1980. The three dimensional structure of schools of saithe, cod and herring. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6: 277-288.
- RADAKOV, D.V., 1973. *Schooling in the ecology of fish*. Wiley & Sons, New York.
- SHAW, E., 1978. Schooling fishes. *Amer. Sci.*, 66: 166-175.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1979. *Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Ed. Blume. Barcelona.
- VAN OLST, L.C. & HUNTER, J.R., 1970. Some aspects of the organization of fish schools. *J. Fish. Res. Board Can.*, 27: 1225-1238.
- WIJFFELS, H.J.C., THINES, G., DIJKGRAAF, S. & VERHEIJEN, F.J., 1967. Apprentissage d'un labyrinthe simple par des téléostéens isolés ou groupés de l'espèce *Barbus ticto* (Hamilton) (Pisces, Cyprinidae). *Arch. Néerland. Zool.*, XVII: 376-402.
- ZAJONC, R.B., 1965. Social Facilitation. *Science*, 149: 269-274.