

Gerarchia e comportamento riproduttivo in *Nothobranchius furzeri* (Jubb, 1971)

Federica CENNI & Francesca GHERARDI*

Dipartimento di Biologia Evoluzionistica, Università di Firenze, Via Romana 17, 50125 Firenze, Italia

* E-mail dell'Autore per la corrispondenza: francesca.gherardi@unifi.it

RIASSUNTO - *Gerarchie e comportamento riproduttivo in Nothobranchius furzeri (Jubb)* - In questo studio preliminare abbiamo analizzato le gerarchie di dominazione e il comportamento riproduttivo in *Nothobranchius furzeri*, un pesce dalla durata di vita estremamente breve (< 12 settimane). Abbiamo studiato questi parametri in un gruppo di quattro maschi e cinque femmine per un periodo di cinque settimane. La posizione gerarchica è correlata con la taglia dell'individuo (il maschio di maggiori dimensioni è il dominante), ma anche le esperienze pregresse di vittorie/sconfitte sembrano influenzare il comportamento aggressivo in questa specie. I combattimenti si realizzano tra maschi di rango e dimensioni simili. Riguardo al comportamento riproduttivo, in questa specie non sembra esserci scelta femminile (non ci sono cure parentali: i genitori muoiono prima della schiusa delle uova). La competizione sessuale si realizza solo tra maschi. Il dominante impiega molto tempo nei tentativi di accoppiamento e nella difesa del sito di accoppiamento. Presenta il maggior successo riproduttivo, ma spende più energia, e quindi necessita più cibo. I subordinati riescono solo raramente a raggiungere le femmine in assenza di cibo, quando il dominante è vigile, ma incrementano i tentativi di accoppiamento quando il dominante è distratto dal cibo, manifestando quindi un comportamento da *sneaker*.

SUMMARY - *Hierarchy and mating behaviour in Nothobranchius furzeri (Jubb)* - In this preliminary study we have analysed dominance hierarchy and mating behaviour in *Nothobranchius furzeri*, a fish with an extremely short lifespan (< 12 weeks). We observed these parameters in a group of 4 males and 7 females for a period of 5 weeks. Rank is correlated with the animal's body size (the largest male was the dominant), but also prior experience of wins/losses affects aggressive behaviour in this species. Males with a similar rank and size were most often engaged in fights. Mating behaviour seems not to be ruled out by a female mate choice (there is no parental care: parents die before eggs hatch). Sexual competition occurs between males only. Dominant male spends much time in mating attempts and in the defence of the spawning site. It has the highest mating success but spends much energy. Subordinates rarely manage to reach females when no food is available and when the dominant individual is vigilant, but they increase their mating attempts, behaving as "sneakers", when the dominant is distracted by food.

Parole chiave: *Nothobranchius furzeri*, gerarchia, comportamento riproduttivo, dominante, *sneaker*

Key words: *Nothobranchius furzeri*, hierarchy, reproductive behaviour, dominant, sneaker

1. INTRODUZIONE

Nothobranchius furzeri (Jubb, 1971) (Ciprinodontiformi) è un pesce oviparo e annuale che vive in pozze temporanee in Mozambico. La sopravvivenza durante la stagione secca è ottenuta ritardando lo sviluppo degli embrioni con una o più fasi di diapausa. *N. furzeri* presenta un marcato dimorfismo e dicromatismo sessuale e una tra le più brevi durate di vita fra i vertebrati (circa 12 settimane) (Valdesalici & Cellerino 2003). Abbiamo qui descritto le "dinamiche sociali" intraspecifiche e il comportamento riproduttivo della specie.

2. MATERIALI E METODI

Lo studio è stato condotto a Firenze dal 17 Luglio 2006 al 17 Novembre 2006. Le uova sono state fatte schiudere in una vaschetta da 2 l, con estratto di torba, tavolette di ossigeno e acqua a 18 °C. Gli avannotti, allevati in una vasca da 20 l a 25 °C e nutriti con nauplii di *Artemia salina* arricchita con acidi grassi poliinsaturi (PUFA), sono stati spostati dopo quattro settimane in una vasca da 40 l, sempre a 25 °C, con filtro e ossigenatore. Ogni settimana, il 50% dell'acqua era sostituito. La vasca era esposta a luce naturale. Dalla terza settimana, sono state somministrate larve di chironomidi (*Chironomus sp.*). Il cibo era fornito tre volte al giorno in quantità pari a circa 50 mg/g di pesce/giorno; il cibo non consumato era rimosso. Gli 11 pesci adulti (4 maschi e 7 femmine) potevano accoppiarsi su sabbia di fiume posta sul fondo della vasca. È stata registrata l'età alla quale i maschi hanno assunto la colorazione tipica della maturità sessuale (40 giorni per α , 45 per β , 48 per γ e 57 per δ) e misurate le dimensioni, considerando le stesse fornite per l'olotipo. Nel corso di 36 osservazioni di 40 min (20 min prima e 20 min dopo l'alimentazione), abbiamo registrato (1) il numero di scontri tra i maschi, (2) i vincitori (attribuendo punteggio "+1" alla vittoria, "0" alla parità e "-1" alla sconfitta) e (3) il numero di avvicinamenti "sessuali" dei maschi verso le femmine. L'interazione poteva essere molto violenta (morsi), violenta (colpi col muso), o ritualizzata (display aggressivo con pinne pettorali allargate). In base al numero di vittorie, i maschi

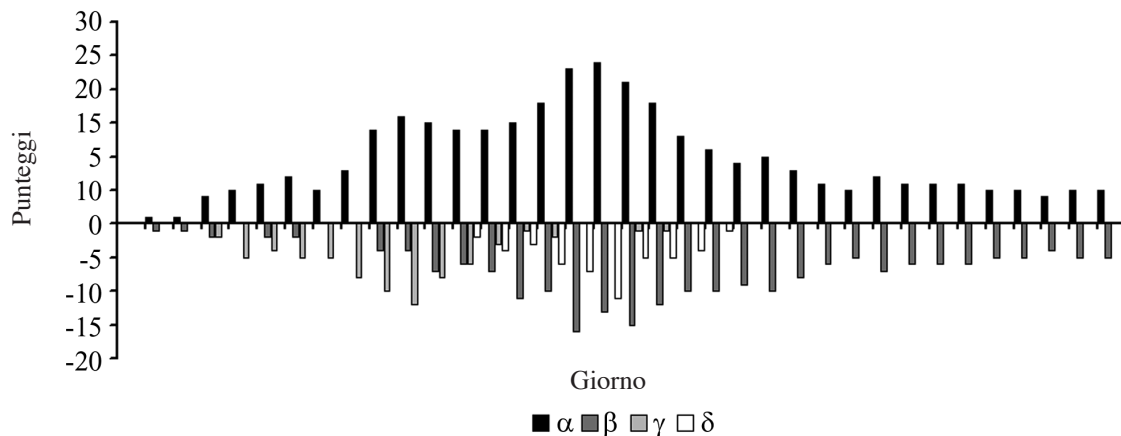


Fig. 1 - Punteggi totali giornalieri ottenuti dai quattro maschi del gruppo da noi analizzato. I punteggi assegnati sono: "+1" in seguito a vittoria, "0" in seguito a parità e "-1" in seguito a sconfitta.

Fig. 1 - Total daily scores obtained by the four males. "+1" means wins, "0" means ties and "-1" means losses.

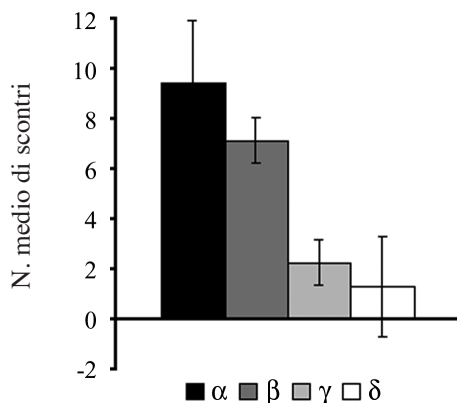


Fig. 2 - Numero medio (\pm ES) di scontri sostenuti dai quattro maschi.

Fig. 2 - Mean number (\pm SE) of fights battled by the four males.

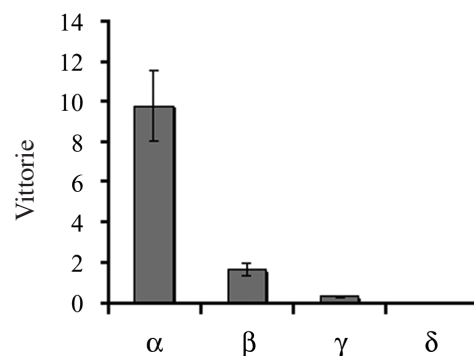


Fig. 3 - Numero medio (\pm ES) di vittorie riportate da ciascun maschio.

Fig. 3 - Mean number (\pm SE) of wins of each male.

sono stati classificati come α , β , γ e δ . L'analisi statistica è stata effettuata con il G test con la correzione di Williams (G), la correlazione di Spearman (rs) e i test di Friedman (Fr) e di Kruskal-Wallis (z).

3. RISULTATI

La somma dei punteggi ottenuti dai singoli individui è riportata in Figura 1. Il numero di scontri ($G=345,918$, $df=3$, $P<0,001$; Fig. 2) e le vittorie ($G=805,915$, $df=3$, $P<0,001$; Fig. 3) differivano significativamente tra gli individui, suggerendo una gerarchia lineare ben definita. Dimensioni (misure in Tab. 1) e rango erano correlati positivamente (Tab. 2). I combattimenti molto violenti (MV)

differivano in modo significativo per numero da quelli violenti (V) e ritualizzati (R) ($Fr=23,687$, $df=2$, $N=36$, $P<0,001$), con questi ultimi prevalenti. Le differenze nelle tre categorie comportamentali nelle cinque settimane di osservazione, mostrano differenze significative nell'abbondanza relativa in ciascun periodo per ogni tipo di interazione (MV: $z=25,714$, $df=4$, $N=36$, $P<0,001$; V: $z=24,413$, $df=4$, $N=36$, $P<0,001$; R: $z=29,143$, $df=4$, $N=36$, $P<0,001$): i combattimenti molto violenti e violenti erano più frequenti nelle prime due settimane e quelli ritualizzati nelle ultime due (Fig. 4). Inoltre, α attaccava soprattutto β (239 volte, mentre γ : 68 e δ : 33), β attaccava γ (10 volte) e δ (9 volte) e γ attaccava solo δ (5 volte). Il numero medio di avvicinamenti dei maschi verso le femmine è riportato in Figura 5. Il dominante è più attivo in assenza di cibo

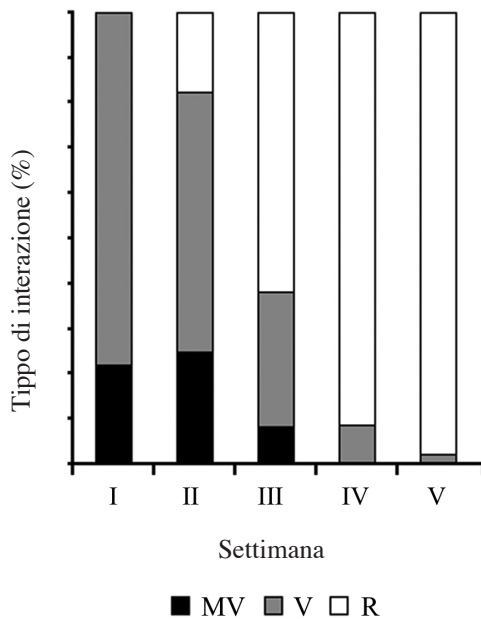


Fig. 4 - Frequenze (in %) dei tre tipi di interazioni aggressive (MV, molto violente; V, violente; R, ritualizzate) nelle cinque settimane di osservazione.

Fig. 4 - Frequencies (%) of the three categories of aggressive interactions (MV, very violent; V, violent; R, ritualized).

($G=755,762$, $df=3$, $P<0,001$), mentre β lo è in presenza di cibo ($G=109,112$, $df=3$, $P<0,001$) come gli altri subordinati. Le differenze significative ottenute ($G=328,718$, $df=3$, $P<0,001$; Figura 6) suggeriscono un comportamento da "sneaker" da parte dei subordinati, che tentavano di ac-

coppiarsi quando il dominante era impegnato nell'alimentazione.

4. DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

L'aggressività è una componente essenziale della dominanza. Ribowsky & Frank (1993) hanno dimostrato che i maschi più aggressivi sono anche i dominanti. L'aggressività dipende da diversi fattori: la taglia dei contendenti (Mayar & Berger 1992), l'esperienza pregressa (Beaugrand *et al.* 1991) e il valore della risorsa per cui si compete (Dugatkin & Ohlsen 1990). I maschi di *N. furzeri* più grandi sono più aggressivi e assumono una posizione dominante. La taglia è considerata espressione di RHP (*Resource Holding Power*) nei conflitti tra animali e gli individui di taglia maggiore risultano spesso vincitori. Se questo è di solito vero quando la differenza di dimensioni è superiore al 20%, quando (come nel nostro caso) la differenza non è così marcata, altri fattori, come l'esperienza pregressa, diventano importanti (Beaugrand *et al.* 1991). I primi scontri mostravano pattern aggressivi forti, ma dopo i primi giorni si osservava una crescente ritualizzazione. I maschi combattevano più spesso con quelli di rango vicino, come in *Astatotilapia burtoni* (Grosenick *et al.* 2005). Per quanto riguarda l'età della pubertà, probabilmente i maschi che si colorano prima (che sono anche più grandi e i dominanti) erano schiusi dalle uova qualche ora prima degli altri (il tasso di crescita è rapidissimo: in tre giorni aumenta di oltre il 300%), iniziando ad alimentarsi prima, crescendo di più e più velocemente e riducendo la quantità di cibo a disposizione degli altri. Come dimostrato da Royle *et al.* (2005) in *Xiphophorus helleri*, la privazione di cibo nei primi periodi di vita influenza negativamente la dominanza nell'età adulta, indipendentemente dalla taglia. Sono noti casi in cui i subordinati rimangono più piccoli per evitare

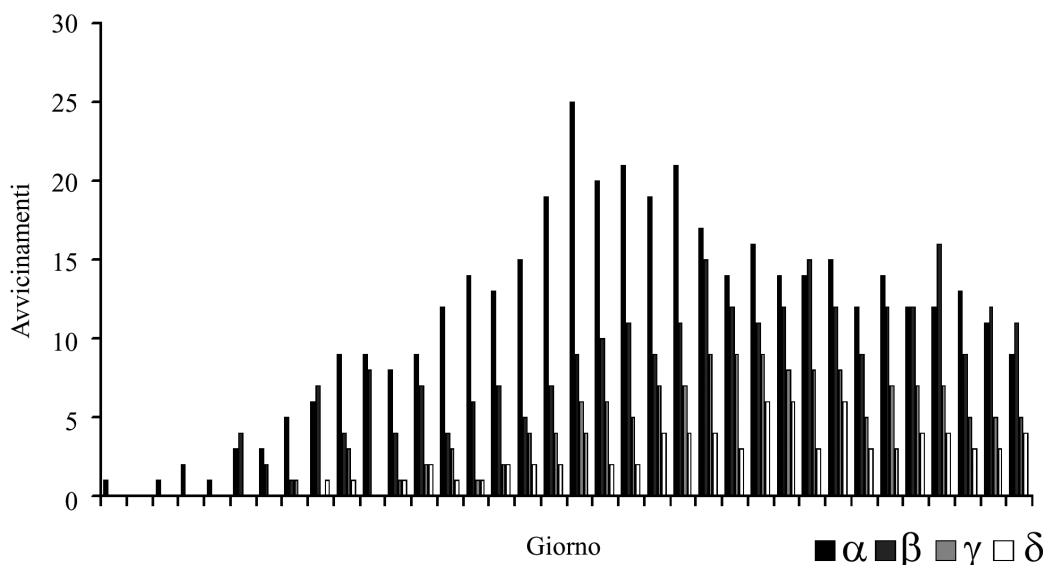


Fig. 5 - Numero giornaliero di avvicinamenti alle femmine da parte dei maschi.

Fig. 5 - Daily number of sexual approaches to females by males.

Tab. 1 - Misure morfometriche dei maschi confrontati con l'olotipo della specie (TL, lunghezza totale; SL, lunghezza standard; BD, altezza; HL, lunghezza della testa; SnDo, distanza muso-origine della pinna dorsale; SnPc, distanza muso-origine della pinna pettorale; SnPv, distanza muso-origine della pinna pelvica; SnAn, distanza muso-origine della pinna anale; SnL, lunghezza del muso; ED, diametro dell'occhio).

Tab. 1 - Morphometrical measures of males compared with the holotype (TL, total length; SL, standard length; BD, body depth; HL, head length; SnDo, distance snout-origin of dorsal fin; SnPc, distance snout-origin of pectoral fin; SnPv, distance snout-origin of pelvic fin; SnAn, distance snout-origin of anal fin; SnL, snout length; ED, eye diameter).

Misura (mm)	Olotipo	α	β	γ	δ
TL	53	41,9	39,8	38,7	34,1
SL	44	35,5	34,0	33,0	29,2
BD	13	10,4	9,9	10,2	8,9
HL	14	11,0	10,4	10,3	9,3
SnDo	25	21,3	21,5	21,6	18,3
SnPc	15	12,6	12,3	12,2	10,9
SnPv	22	16,8	15,9	15,8	14,3
SnAn	26	21,0	20,6	20,2	17,7
SnL	12	9,6	8,4	8,8	7,8
ED	13	2,8	2,7	2,7	2,5

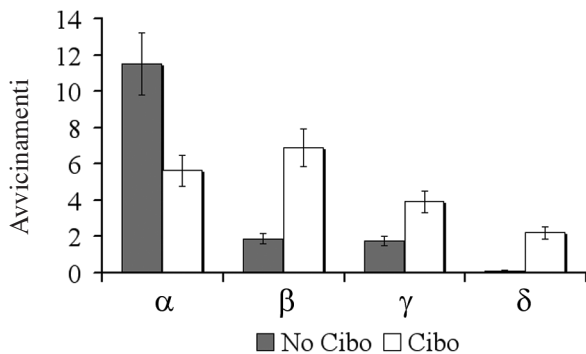


Fig. 6 - Numero medio (\pm ES) di avvicinamenti alle femmine da parte dei maschi in assenza o presenza di cibo.

Fig. 6 - Mean number (\pm SE) of sexual approaches to females by males in the absence or in the presence of food.

conflitti coi dominanti (Wong *et al.* 2008). Possiamo quindi supporre che il comportamento aggressivo, la dominanza e la gerarchia, lineare e ben definita in *N. furzeri*, dipendono dalla taglia, dall'esperienza pregressa, dal riconoscimento del rango altrui e dall'età.

Questa specie non sembra avere una scelta femminile del partner. La competizione appare esclusivamente maschile. I maschi che schiudono prima crescono più velocemente, diventando dominanti. Mangiano e si accoppiano più spesso, ma consumano maggiore energia nelle interazioni con gli altri maschi e nella difesa delle femmine

Tab. 2 - Correlazione tra misure morfometriche e rango. In tabella è riportato il coefficiente di correlazione di Spearman (r_s). Per le abbreviazioni vedere Tab. 1.

Tab. 2 - Correlation between morphometrical measures and rank. Spearman coefficients (r_s) are given. For abbreviations see Tab. 1.

	r_s	1
TL	P	0.000001
	N	4
SL	P	0.000001
	N	4
BD	r_s	0.800
	P	0.2
	N	4
HL	r_s	1
	P	0.000001
	N	4
SnDo	r_s	0.200
	P	0.8
	N	4
SnPc	r_s	1
	P	0.000001
	N	4
SnPv	r_s	1
	P	0.000001
	N	4
SnAn	r_s	1
	P	0.000001
	N	4
SnL	r_s	0.800
	P	0.2
	N	4
ED	r_s	0.949
	P	0.051
	N	4

e del sito di deposizione delle uova. I maschi più piccoli e subordinati spendono minor energia nelle interazioni agonistiche, raggiungono raramente le femmine quando il maschio α è vigile, ma incrementano il numero di accoppiamenti quando il maschio appare distratto dalla presenza di cibo, comportandosi da *sneaker*. È quindi probabile la presenza di due comportamenti riproduttivi alternativi: quello del dominante e quello dello "*sneaker*" (Taborsky 1994). Il particolare habitat naturale e il breve ciclo vitale hanno probabilmente favorito l'evoluzione di queste due strategie alternative (Carter & Wilson 2006). I nostri risul-

tati, pur preliminari, individuano interessanti aspetti della biologia di *N. furzeri* maschi: il comportamento agonistico e due strategie riproduttive alternative.

BIBLIOGRAFIA

- Beaugrand J., Goulet C. & Payette D., 1991 - Outcome of dyadic conflict in male green swordtail fish, *Xiphophorus helleri*: effects of body size and prior dominance. *Anim. Behav.*, 41: 417-424.
- Carter A. J. & Wilson R.S., 2006 - Improving sneaky-sex in a low oxygen environment: reproductive and physiological responses of male mosquito fish to chronic hypoxia. *J. Exp. Biol.*, 209: 4878-4884.
- Dugatkin L. A. & Ohlsen S. R., 1990 - Contrasting asymmetries in value expectation and resource holding power: effect on attack behaviour and dominance in the pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*. *Anim. Behav.*, 39: 802-804.
- Grosenick L., Clement T. L. & Fernald R.D., 2007- Fish can infer social rank by observation alone. *Nature*, 445: 429-432.
- Mayar M. & Berger A., 1992 - Territoriality and microhabitat selection in two intertidal New Zealand fish. *J. Fish. Biol.* 40: 243-256.
- Ribowski A. & Franck D., 1993 - Subordinate swordtail males escalate faster than dominants: a failure of the social conditioning process. *Aggressive Behav.*, 19: 223-229.
- Royle N. J., Lindstrom J. & Metcalfe N. B., 2005 - A poor start in life negatively affects dominance status in adulthood independent of body size in green swordtails *Xiphophorus helleri* *Proc. R. Soc. B*, 272: 1917-1922.
- Taborsky M., 1994 - Sneakers, satellites, and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Adv. Study Behav.*, 23: 1-100.
- Valdesalici S. & Cellerino A., 2003 - Extremely short lifespan in the annual fish *Nothobranchius furzeri*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 270: 189-191.
- Wong M. Y.L., Munday P. L., Buston P.M. & Jones G. P., 2008 - Fasting or feasting in a fish social hierarchy. *Current Biology*, 18 (9): R372-R373.

