

18



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA DE UN ENSAMBLE DE PECES ARRECIFALES Y CONDUCTA DE PECES DAMISELA TERRITORIALES (PISCES: POMACENTRIDAE) EN EL ARRECIFE IXLACHE DE ISLA CONTOY, QUINTANA ROO, MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

DORINA BASURTO LOZANO

DIRECTOR DE TESIS: DR. ROGELIO MACIAS ORDÓNEZ



MEXICO, D.F.,



292307

2001



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO**  
**Jefa de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Estructura de un ensamble de peces arrecifales y conducta de peces damisela territoriales (Pisces:Pomacentridae) en el arrecife Ixlaché de Isla Contoy, Quintana Roo, México.

realizado por Dorina Basurto Lozano

con número de cuenta 8922389-1 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dr. Rogelio Macías Ordóñez

Propietario

Dra. Roxana Torres Avilés

Propietario

M. en C. Alicia Callejas Chavero

Suplente

Biól. Rita Virginia Arenas Rosas

Suplente

Dra. Aurora Claudia Padilla Souza

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología  
Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGÍA

*A mi mamá Dorina Lozano del Rello*

*A mi papá Enrique Basurto Romero*

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a Rogelio Macías Ordóñez por su asesoría y gran apoyo durante la realización de esta tesis. Su hospitalidad, infinita paciencia, disponibilidad, por todo lo que aprendí y por creer en mi, mil gracias.

Agradezco a los revisores de la tesis e integrantes del jurado: Biól. Rita Arenas Rosas, Dra. Roxana Torres Avilés, M. en C. Alicia Callejas Chavero y Dra. Claudia Padilla Souza.

Al personal que conforma el Departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología, A.C., en particular al Grupo de Moscas de la Fruta coordinado por el Dr. Martín Aluja, por brindarme su amistad, apoyo logístico y moral: Isabel, Gloria, Diana, Cecilia, Jaime, Armando, Alberto y Emmanuel. A Rocío.

Al personal del Laboratorio de Visualización de Datos (LAVIDA).

A la Coordinación de Apoyo a la Investigación y al Departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología, A. C. por el apoyo económico para la impresión de las tesis.

A todo el personal del Instituto de Ecología, A. C. que de alguna forma u otra me apoyó a lo largo del desarrollo y conclusión de la tesis, así como durante mi estancia en Xalapa.

A Surya y Alex. A mi estimado "master" Lucho, quien me brindó su amistad y compartimos ratos agradables. A los neo y pseudo xalapeños Paula, Maricarmen, Ulises, Hugo y Lenin, a Lupita, Sol, Deneb, Jeannette, Fabiana, Mónica, Lalo, Federico. A Esther y Myriam por su amistad y las divertidas charlas de adecuación. A Alejandro y el cine.

A Robert Cudney B. por su apoyo para la conclusión de la tesis. A la familia veracruzana.

A mis compañeros del Parque Nacional "Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc". En particular agradezco a Francisco Ursúa Guerrero, por el apoyo logístico durante el desarrollo de este trabajo, comprensión, tolerancia y por su amistad. A Juan Carlos Huitrón, Alfredo Altuzar, a Panchito, Mercedes, Lupita, Paty Ortuño, Grisel, Daysi, mi querida Chofis, nuestro ex-jefe Gerardo García "Junior", a Robertóforo de las nieves o pirata Morgan, mejor conocido en el bajo mundo como Robert 2 pisos, Miguel Angel García "el Tapón", Pepe pepino y al Chava (Mr. B). A los capis Moncho, Henry, Enrique, Manuel, y el George (donde quiera que esté), al Berny y Edwin (dúo Bolo-ván), por los todos los momentos y situaciones de todo tipo que compartimos.

Agradezco a todo el personal del Parque Nacional Isla Contoy, a Mario Lara Pérez-Soto por todo su apoyo, amistad y enseñanzas. A Jeannette, Paola, Adriana, Vero, Yola, Maricarmen García, a Juan Carlos Flores "el Bora" por los guarros y divertidos momentos, César Sánchez, Juan Caamal, Renato Lartundo. A los capis Clemen, Dony Canul y Balú por llevarme y traerme n veces de Ixlaché, ayudarme en el agua y aguantar el sol. A Guayas, Panchito y Don Pepe "el burro". A Omar por todo lo que convivimos y aprendimos juntos en la isla.

A las agregadas culturales sian ka'anenses Gloria e Ivonne.

Al pelón, Juan Carlos Huitrón por su hospitalidad al inicio de esta aventura, por todo lo que compartimos, por las noches de chelas y profundas pláticas, por su confianza, por todo lo que aprendí. Por que vivimos juntos un cambio importante y "crecimos". A la etapa Juan Inn, por la feliz convivencia con Chofis, Ale (por todo el "reidorey" y performance), Hugo y Suzzane al ritmo de los tambores...

A mis amigos pseudo-cancunenses la Rous, Junior y Claudia, Paty Santos y Luis "el ratón". A la comadre Citlalli, excanunense.

A Mario, Claudia e Irene por compartir la energía universal.

A todos mis amigos del alma con quienes compartí una de las mejores etapas de mi vida (la Universidad) y durante la cual crecimos juntos (en orden de aparición): mi querida Amanda por sus sabias palabras y por ser como es, Adrián "Mckey", Mario "chinitos" y Estuardo por aquel inolvidable viaje a Poza Rica, el cual cambió el rumbo de nuestras vidas. A mis estimadísimos Yaayé y Dany boy.

Al Equipo de Buceo Ciencias, ya que gracias a él conocí al resto de mis amigos: a mi carnal del alma Memo. A mis queridísimas orquídeas susurrantes Luzma, Lola y Sophie (salud!!) por toda la felicidad, tristeza y viajes que compartimos. A Nancy, Melissa, Alejandro Cadaval, y demás personajes.

A Deyra, Rodrigo, Maru, Esteban, Edith, Chela, Verena, Ximena e Ian.

A todas y todos con quienes conviví de alguna forma u otra durante la Universidad en alguna clase, laboratorio, salida al campo, fiesta, reunión, etc.

A Julius por su amistad, por haber conocido a Lola y ser la pareja ejemplar. Su felicidad me hace inmensamente feliz.

A Yuri por su amistad y por hacer feliz a Luzma.

A mi mamá por todo su amor, apoyo, impulso, interés, buenas vibras, preocupaciones, lágrimas, risas, zapes, etc., te debo en gran parte lo que soy.

A mi papá por su amor y cariño a su manera, apoyo incondicional y comprensión. A Yola por su amistad.

A mi hermano, por ser, por su arte.

A toda mi familia: tíos, primos, sobrinos por su apoyo e interés, en particular a mis queridísimos tíos Gerardo e Ivonne y el clan Bátiz Lozano. A Aurora y Rosa.

A mi Mamalucha que estoy segura sigue muy pendiente de nosotros.

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

Índice de contenidos	4
Índice de figuras y tablas	5
Resumen	6
1. Introducción	
1.1. Las comunidades arrecifales	7
1.2. La competencia por recursos	10
1.3. La territorialidad en peces arrecifales	12
1.4. El forrajeo en los peces arrecifales	15
1.5. Los pomacéntridos territoriales	17
2. Objetivos y Predicciones biológicas	26
3. Métodos	
3.1. Caracterización del ensamble	30
3.2. Uso de sustratos	32
3.3. Patrones conductuales	33
4. Resultados	
4.1. Caracterización del ensamble	39
4.2. Uso de sustratos	47
4.3. Patrones conductuales	50
5. Discusión	
5.1. Patrones de conducta en pedacería: <i>Stegastes planifrons</i> vs <i>Stegastes leucostictus</i>	59
5.2. <i>Stegastes planifrons</i> : conducta en pedacería y conducta en <i>A. palmata</i>	60
5.3. Uso de sustratos	65
5.4. Ensamble de peces arrecifales	69
5.5. Relaciones entre la conducta de peces territoriales y la comunidad arrecifal	73
5.6. Del comportamiento a las comunidades y viceversa	78
6. Referencias bibliográficas	80
Apéndice 1	88

## ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figura 1	Mapa del Parque Nacional Isla Contoy.....	21
Figura 2	Colonias de coral utilizadas como sustratos para establecer territorios.....	24
Figura 3	Las dos especies de pomacéntridos territoriales más abundantes en sus respectivos sustratos primarios.....	25
Figura 4	Mapa de sustratos con topografía y transectos marcados con boyas.....	37
Figura 5	Mapa de territorios de las seis especies de pomacéntridos territoriales.....	38
Figura 6	Rango de abundancia proporcional acumulada de las especies registradas en la zona de estudio.....	46
Figura 7a	Número de mordidas a los elementos del sustrato pedacería (Hipótesis 1).....	53
Figura 7b	Número de ahuyentamientos contra intrusos realizados por individuos de ambas especies en el sustrato pedacería (Hipótesis 2).....	53
Figura 7c	Tamaño de territorios de <i>S. planifrons</i> y <i>S. leucostictus</i> en el sustrato pedacería (Hipótesis 3).....	54
Figura 7d	Ahuyentamientos contra intrusos realizadas por individuos de <i>S. planifrons</i> en el sustrato pedacería y en <i>A. palmata</i> (Hipótesis 4).....	54
Figura 7e	Número de mordidas a los elementos de los sustratos pedacería y <i>A. palmata</i> por individuos de <i>S. planifrons</i> (Hipótesis 5).....	55
Figura 8	Mordidas a los elementos del sustrato.....	56
Figura 9	Ahuyentamientos y especies ahuyentadas.....	57
Figura 10	Patrones y procesos propuestos a partir de los registros en el ensamble de Ixlaché.....	77
Tabla 1	Listado de especies registradas en los transectos ordenadas por abundancia descendente.....	41
Tabla 2	Listado general de especies registradas en la zona de estudio incluyendo las especies vistas a lo largo del trabajo de campo fuera de los muestreos.....	43
Tabla 3	Número de territorios observados (obs) y esperados (esp) por especie en cada sustrato.....	49
Tabla 4	Número de pomacéntridos de cada categoría y especies ahuyentadas.....	58



## RESUMEN

El presente trabajo se realizó con el fin de integrar a la ecología de comunidades y la ecología de la conducta a través del estudio de la estructura de un ensamble de peces arrecifales, su conducta territorial y el uso de sustratos.

El estudio se realizó en la zona posterior del arrecife Ixlaché del Parque Nacional Isla Contoy. En este arrecife se obtuvo una estimación de la distribución, la riqueza y la abundancia relativa del ensamble de peces arrecifales. Se registró un total de 71 especies, de las cuales 5 pomacéntridos se ubican dentro de las diez especies más abundantes y representan el 39% del total de los individuos registrados.

Se caracterizó en un mapa el uso de 5 sustratos en los cuales los peces damisela establecen territorios permanentes. Se encontró que la distribución de los territorios de las especies *Stegastes diencaeus*, *S. dorsopunicans*, *S. leucostictus*, *S. planifrons*, *S. variabilis* y *Microspathodon chrysurus* no es azarosa. Los individuos pueden presentar preferencias por sustratos o ser excluidos por individuos congénéricos con mayor capacidad de defender el recurso; por lo que los individuos excluidos tienden a establecer territorios en otros sustratos con ciertas características que posiblemente les permitan maximizar el éxito reproductivo.

Se registraron los patrones conductuales de herbivoría y agresividad de individuos adultos de *S. leucostictus* y *S. planifrons*, las dos especies de pomacéntridos más abundantes. No se encontraron diferencias significativas en la tasa de alimentación o en el esfuerzo de defensa entre ambas especies defendiendo territorios en el sustrato pedacera. Sin embargo, se encontraron diferencias en la intensidad de forrajeo y esfuerzo de defensa entre los individuos de *S. planifrons* que defienden territorios en la pedacera y los que habitan las colonias de *A. palmata*. Esto sugiere una adaptación al recurso reflejada en los patrones de alimentación y ahuyentamiento a intrusos debido a que los individuos modifican y adecuan tácticas para competir por los recursos presentes en un determinado sustrato o ambiente de manera similar, independientemente de que se trate de especies diferentes.

Se observó que los peces más abundantes fueron especies herbívoras de las familias Scaridae y Acanthuridae los cuales recibieron más ahuyentamientos de parte de los peces damisela territoriales que individuos de otras familias.

Se proponen mecanismos conductuales al nivel de establecimiento y defensa territorial responsables de la estructura comunitaria reflejada en la estructura del ensamble estudiado.

## INTRODUCCIÓN

### 1.1. *Las Comunidades Arrecifales*

En términos ecológicos se le denomina comunidad al grupo de poblaciones de especies que ocurren en el mismo tiempo y espacio. El reconocer patrones representa un paso importante en el desarrollo de la ecología, y por lo tanto para estudiar a las comunidades se debe empezar por investigar los patrones ecológicos estructurales tales como la distribución, abundancia, diversidad y composición de especies, es decir, las especies presentes (Begon *et al.*, 1990).

Es difícil considerar que se pueden estudiar a las comunidades cuando no es posible registrar a todos los individuos que la conforman, ya sea por el tipo de hábitat o hábitos de los organismos, a menos que se realicen muestreos y colectas masivas con métodos invasivos extremos que atenten contra la integridad del ecosistema. Debido a que sólo se pueden registrar algunos de los individuos pertenecientes a una comunidad, a través de muestreos, Lambshed *et al.* (1983) propusieron el término "ensamble". Este término es definido como el resultado de un muestreo dado de organismos de una categoría taxonómica específica encontrados en el mismo sitio, el cual es delimitado arbitrariamente para el muestreo. En teoría, se espera que las propiedades de un ensamble reflejen las de la comunidad a la cual pertenece (Macías Ordóñez, 1994).

En el presente trabajo se describirá la estructura del ensamble de peces de una zona del arrecife Ixlaché en términos de riqueza, equitabilidad y composición específica. Una de las medidas que existen para analizar la estructura y composición específica de un ensamble es la diversidad. Dicho concepto se define en términos de "riqueza específica" (número de especies presentes) y "equitabilidad" (la distribución del número de individuos de cada especie).

El sistema de estudio en éste trabajo es la comunidad arrecifal, la cual ha sido

estudiada principalmente desde dos puntos de vista: el geológico, como ambientes marinos de depósito, y el biológico, como comunidades ecológicas (Lara Pérez-Soto, 1989; Padilla Souza, 1989).

Las aguas oceánicas tropicales en las cuales se desarrollan los arrecifes de coral son pobres en nutrientes, estos ambientes se cuentan entre los que presentan mayor tasa de fijación fotosintética de carbono, de nitrógeno y de depositación de carbonato de calcio. El arrecife también mantiene un mayor número de especies animales y vegetales que cualquier otro ecosistema, por esto es considerado un sistema con alta diversidad. La clave de ésta productividad, es la biología única de los corales, los cuales desempeñan un papel fundamental en la estructura y ciclo de los nutrientes de la comunidad arrecifal (Goreau, 1979).

Los arrecifes de coral constituyen, probablemente, las comunidades más complejas del ambiente marino ya que en éstos se refugian, alimentan y reproducen asociaciones de organismos como anélidos, moluscos, crustáceos, equinodermos y peces, entre otros, los cuales ocupan diferentes nichos ecológicos (Loya, 1972).

Las comunidades arrecifales se caracterizan por estar limitadas a los litorales marinos someros en donde la temperatura del agua, en promedio, no es menor a los 21°C. Los organismos bentónicos dominantes son sésiles en su mayoría y presentan esqueletos de carbonato de calcio formados por ellos mismos. Las condiciones óptimas para la calcificación o acreción se presentan en la zona eufótica, la zona en la cual penetran las longitudes de onda de los rayos solares necesarias para la fotosíntesis, en donde, además, las fuerzas de erosión son mayores (Goreau, 1979). La calcificación y fotosíntesis están estrechamente relacionadas fisiológica y ecológicamente ya que las algas fotosintéticas simbiotas de los pólipos liberan grandes cantidades de glicerol que es rápidamente convertido a lípidos en el tejido del coral, éstos lípidos pueden ser una fuente importante de energía (Potts, 1977). El proceso de calcificación se ve acelerado por el metabolismo del alga, que al realizar

la fotosíntesis, remueve el exceso de ácido carbónico y agua producido por la respiración, lo cual reduce la acidez dentro del pólipo y aumenta la habilidad del coral para producir su esqueleto (Kaplan, 1982).

Existen factores físicos y biológicos que forman y estructuran a las comunidades arrecifales. Dentro del primer grupo se incluye el efecto de las olas y tormentas sobre los corales, la salinidad, los sedimentos, los cambios de temperatura, la erosión, el enterramiento y la desecación, entre otros (Padilla Souza, 1989). Se ha registrado que el efecto de los sedimentos sobre los corales es negativo e influye en el desarrollo de las colonias ya que si la tasa de depositación de sedimentos es alta, los corales no pueden retirarlos de su superficie con igual rapidez y mueren (Potts, 1977). Los cambios drásticos de temperatura afectan la simbiosis entre el coral y las algas hospederas, esto se ha comprobado experimentalmente que al aumentar la temperatura del agua. Los cambios en la salinidad, la iluminación, la sedimentación excesiva, turbidez y la contaminación, también afecta ya que las algas mueren o son liberadas del tejido del pólipo y esto afecta la absorción de nutrimentos, lo cual tiene consecuencias negativas en el desarrollo de las colonias (Goreau *et al.*, 1998) y por lo tanto de la estructura física y arquitectura de los arrecifes.

Los factores biológicos que afectan y alteran directamente la estructura de la comunidad coralina están constituidos por procesos, patrones e interacciones entre los organismos que la habitan, por alguno de sus hábitos como alimentación o refugio (Randall, 1974). Todo lo anterior actúa sobre las especies que conforman éstas comunidades modelando su distribución.

## 1.2. La Competencia por los Recursos

Begon *et al.* (1990) definen a la competencia como una **interacción** entre individuos que comparten necesidades por un recurso limitado, lo cual lleva a una reducción en supervivencia, crecimiento y/o reproducción de los individuos en competencia. Esta interacción puede afectar componentes de la adecuación de los individuos y de la dinámica poblacional de las especies cuyos individuos compiten, así mismo ésta dinámica puede afectar la distribución y abundancia de las especies (Begon *et al.*, 1990).

Macarthur y Levins (1967) sugieren que los procesos de competencia resultantes en la repartición de recursos permiten la coexistencia de especies que compiten por los mismos recursos, de esta manera se produce la diversidad que caracteriza a cada comunidad. Esta repartición con frecuencia se manifiesta por las diferencias en la distribución espacial y temporal de los recursos, así como por la distribución de las especies que compiten por éstos y por las diferencias en las habilidades competitivas de las mismas. Así mismo, Brown y Orians (1970), exponen que los individuos de una especie tienden a distribuirse ellos mismos en hábitats apropiados o convenientes de acuerdo a la disponibilidad de comida, refugio, parejas y otros recursos requeridos para sobrevivir y reproducirse (Reese, 1978).

Existe la competencia por *explotación* en la cual los individuos compiten indirectamente por el recurso, es decir, un individuo consume y retira un recurso del hábitat y, por lo tanto, ese recurso ya no estará disponible para que otros individuos lo utilicen. Entre más individuos usen el mismo recurso será más difícil encontrarlo, lo cual sólo ocurre si el recurso es limitado. Por otro lado, en la competencia por *interferencia* los individuos interactúan directamente, previniendo a otros individuos de ocupar una porción del hábitat y, por lo tanto, de explotar sus recursos (Begon *et al.*, 1990).

En los peces territoriales damisela (Familia Pomacentridae) los individuos realizan despliegues agresivos contra “intrusos” y los excluyen de sus territorios; lo anterior es un caso de competencia por interferencia (Begon *et al.*, 1990). En éstos peces también se presenta la competencia por explotación; cuando el propietario de un territorio se encuentra escondido en su refugio o visita otros territorios, los vecinos y los peces transeúntes llegan a utilizar el recurso del territorio para alimentarse; esto hasta que regresa el propietario o residente y los expulsa de su territorio.

Sale (1978) menciona que las comunidades no necesariamente están organizadas por procesos competitivos y algunas veces se llega muy rápido a estas conclusiones, ya que pueden estar actuando otros procesos como depredación, tasa de reclutamiento o las perturbaciones naturales, entre otros mecanismos (Menge y Olson, 1990). Sale *op cit.* menciona que los sistemas arrecifales están organizados de forma similar y que los individuos compiten por un espacio para vivir. El mismo autor propone la razón por la cual muchas especies de peces pueden coexistir exitosamente dentro de un solo hábitat arrecifal, lo cual puede ser el resultado de la adaptación a competir a través de “loterías”, según la teoría de “la lotería por el espacio”.

La teoría “lotería por el espacio” (Sale, 1978) propone que la apertura de claros o espacios vacantes causados por perturbaciones físicas o biológicas como huracanes, tormentas y por la depredación permite el reclutamiento de individuos de diferentes especies. La estrategia de los individuos consiste en tener progenie numerosa (comprar muchos boletos para la “lotería”) que presenten facilidad de dispersión con el fin de incrementar la probabilidad de que algunos de los juveniles lleguen primero a establecerse en los sitios vacantes en determinado sustrato con características y recursos necesarios. De ésta forma los peces compiten por el recurso hábitat desde los estadios de larvas y juveniles.

Durante el proceso de competencia por los recursos las decisiones que toma

cada uno de los competidores están influenciadas por lo que hacen los demás individuos en la población. Es muy común que los individuos desplieguen diversas señales conductuales (*e.g.* extensión de aletas, en el caso de los peces) teniendo efecto sobre la conducta de los competidores (Krebs y Davis, 1987). Estas señales pueden permitir a los competidores o intrusos evaluar tamaño, fuerza, agresividad y habilidad competitiva del propietario del territorio.

Se ha observado que los animales realizan ajustes en sus tácticas de defensa agresiva en relación a la calidad del hábitat (Itzkowitz, 1979) y en respuesta a estas señales de defensa, los intrusos pueden decidir el invadir o no un territorio de acuerdo a la relación de costos y beneficios asociados a la decisión de invasión (Enquist, 1985). Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas (1994) proponen que los intrusos podrían reconocer la agresividad o la capacidad de conservar un recurso del propietario del territorio con base en su conducta y decidir entrar o no al territorio; el propietario podría incrementar la agresividad en proporción al daño que el intruso pueda causar.

### **1.3. La Territorialidad de Peces Arrecifales**

Un territorio es definido como el área defendida por un individuo (Noble, 1939; Maher y Lot, 1995). Esta defensa de un área dada es promovida por la competencia por recursos, los cuales pueden estar limitados. Se espera que exista la territorialidad cuando los costos de defender un recurso estacionario sean menores a los beneficios en términos de éxito reproductivo, ya sea mediante mejor alimentación (Krebs y Davies, 1993), un lugar dentro de la estructura social (Sale, 1978) o mediante la atracción de más hembras (Itzkowitz, 1985; Horne e Itzkowitz, 1995).

Los individuos tienen que dividir su energía para poder realizar diferentes funciones. Es por ello que los individuos, al tener estos "compromisos" (trade-offs), deben optimizar la proporción de energía que asignan a cada función y, de ésta

manera, maximizar su adecuación (Krebs y Davies, 1987). Los animales territoriales invierten energía en patrullar y defender sus territorios, y éstos costos energéticos deben ser excedidos por los beneficios para que la territorialidad sea favorecida por la selección natural (Begon *et al.*, 1990).

El territorio es defendido contra intrusos mediante un patrón de comportamiento reconocible. Una consecuencia importante de este patrón conductual es la regulación del número de propietarios de territorios, por lo tanto cuando un propietario de territorio muere o es removido experimentalmente, su lugar es rápidamente ocupado por individuos nuevos (Begon *et al.*, 1990). En esta dinámica se observan movimientos constantes de los vecinos residentes (adultos o juveniles) en busca de territorios con mejores recursos, lo cual incrementa el éxito reproductivo.

Begon *et al.* (1990) consideran al fenómeno de la territorialidad como un "concurso" de la naturaleza en el cual hay "ganadores", como los individuos que llegan a apropiarse o se quedan con el territorio, y "perdedores", los individuos que no se quedaron con un territorio de ciertas características preferentes, los cuales buscarán áreas en sitios adyacentes. En determinado tiempo puede haber un número limitado de ganadores, es decir, cierto número de individuos con territorios óptimos. El concurso de territorialidad mantiene constante el número de individuos que se reproducen.

En muchas especies territoriales, la forma más común de defender la posesión de un recurso, es por medio de despliegues agresivos. Esta forma de defensa del recurso en la mayoría de los casos presenta variaciones intraespecíficas debidas a diferentes factores como puede ser el estímulo que induce el despliegue agresivo, la edad reproductiva y el sexo (Archer, 1988). La conducta agresiva se ha registrado en peces arrecifales territoriales principalmente; dichos individuos presentan movimientos rápidos y despliegues de aletas que alertan al intruso. Hay modulación



de la agresividad competitiva, ya que puede modificarse en intensidad y forma debido a diversos factores como la calidad del territorio (Itzkowitz, 1979), el grado de parentesco entre los individuos (Myberg y Thresher, 1974) e incluso el período reproductivo (Itzkowitz, 1985).

Cuando dos individuos compiten por un recurso, son varios los factores que influyen en el resultado final del encuentro, la edad y el tamaño de los competidores suelen ser dos de los más importantes, pero muchas veces el simple hecho de ser "dueño" del recurso representa una ventaja frente a otros competidores (Krebs y Davies, 1987). Esto puede deberse a diferentes factores como el conocimiento del recurso, mayor capacidad de defenderlo y a decisiones "arbitrarias" dependientes del rol de cada uno (Macías Ordóñez, 1997). Existen numerosos estudios de conducta agresiva los cuales muestran que los propietarios del territorio usualmente ganan las peleas contra intrusos de la misma especie (Sale, 1978; Austad *et al.*, 1979; revisión en Macías Ordóñez, 1997).

Algunas especies de peces defienden áreas definidas del sustrato arrecifal en contra de conoespecíficos, así como de otras especies. La defensa agresiva puede estar enfocada hacia especies con hábitos alimenticios similares, esto es, el forrajeo de tapetes algales y la biota asociada. Esta defensa en áreas definidas también está asociada al desarrollo de ensamblajes algales con mayor productividad primaria que las áreas adyacentes no defendidas. Esto tiene implicaciones importantes para la disponibilidad del recurso (Choat, 1991). Algunos autores consideran tal comportamiento territorial como evidencia de la limitación del recurso en los peces arrecifales (Robertson y Gaines, 1986).

Los sitios defendidos y sus tapetes algales pueden cubrir áreas substanciales del sustrato arrecifal, en algunos casos hasta el 70% aproximadamente. La mayoría de la producción algal diaria puede ser consumida por los peces herbívoros, mientras que las especies residentes pueden regresar cantidades substanciales de

nutrimentos y otros materiales orgánicos al sitio defendido por excreción y defecación, por estos motivos se asume que dichos sitios tienen un papel importante en la trofodinámica del arrecife.

Los patrones complejos de interacciones entre el diverso rango de peces herbívoros influyen en el acceso a las áreas defendidas. En general se tiene muy poca idea de los recursos críticos de cada especie, aquellos que proveen las bases para el crecimiento y la reproducción. La falta de esta información dificulta identificar recursos importantes para los peces herbívoros o para establecer las bases de las interacciones dentro y entre las especies (Choat 1991).

#### **1.4. El Forrajeo en los Peces Arrecifales**

Uno de los aspectos de crucial importancia al consumidor es la densidad de su alimento, ya que generalmente a mayor densidad de alimento, mayor es el consumo (Begon, *et al.*, 1990). Se ha demostrado que los territorios de peces damisela son sitios de alta productividad primaria y la diversidad de especies de algas en estas áreas es mayor que en los sustratos adyacentes (Klumpp *et al.*, 1987).

Los peces arrecifales herbívoros están dentro del grupo de vertebrados herbívoros más abundantes y ampliamente distribuidos. Algunos peces ingieren detritus, tapetes algales y organismos asociados creciendo sobre las superficies de éstos (Choat, 1991).

Los peces herbívoros están implicados en importantes procesos en los arrecifes. El primero está relacionado con la trofodinámica ya que los herbívoros se consideran la unión entre el flujo de energía y el ecosistema arrecifal por consumir algas (productores primarios), por lo tanto una de las bases de las redes tróficas. El segundo es que pueden tener un profundo efecto sobre la distribución y composición de ensambles de algas en los ecosistemas arrecifales ya que tienen el potencial de

influir en sus tasas de producción (Choat, 1991).

Se pueden encontrar otras fuentes de producción primaria además de las que crecen sobre sustratos duros. La contribución de algas simbióticas a las redes tróficas es más bien pequeña, pero es importante para las especies que las presentan (Choat, 1991), como es el caso de los pólipos de algunos corales escleractinios, algunos octocorales (Humann, 1993), anémonas y almejas (Kaplan, 1982.)

La mayoría del material vegetal que es consumido por peces arrecifales herbívoros es pequeño y de estructura simple. La mayoría del alga ingerida por los peces es en forma de pequeños fragmentos y en muchos de éstos fragmentos la estructura celular y contenidos pueden no ser modificados después de haber pasado por el tracto digestivo. La mayoría de los peces arrecifales estudiados tienen altas tasas de consumo y el alimento pasa rápidamente por el tracto digestivo. Aparentemente deben procesar grandes cantidades de material orgánico y muy rápido (Choat, 1991), lo cual se refleja en los patrones de forrajeo y está directamente relacionado con el gasto energético por el desgaste de las actividades cotidianas.

Según Choat (1991) las principales características de los peces arrecifales tropicales herbívoros, sus recursos alimenticios y el ambiente son:

- El alimento se encuentra en pequeños grupos, son simples estructuralmente y ocurren en complejas mezclas de especies algales, detritus y sedimento. La mayoría de los recursos son identificados como tapetes algales, aunque otros materiales contribuyen. Los ensamblajes algales proveen hábitats para la micro y meiofauna.
- Los peces presentan modificaciones de la estructura oral con elementos suspensorios los cuales les permiten realizar pequeñas oberturas de la boca con rápidos y continuos episodios de alimentación. La morfología del cuerpo y la estructura de las aletas permiten una orientación precisa y mantener una posición en

el espacio.

- Para la gran mayoría de especies la asociación con los arrecifes es muy cercana, ya que les provee del sitio en el cual pasan gran parte de su vida.

### **1.5. Los Pomacéntridos Territoriales**

Los individuos de la Familia Pomacentridae componen la mayoría relativa de la comunidad de peces (Itzkowitz, 1977; Loreto Viruel, 1991; Sale, 1991; Macías Ordóñez, 1994; Gutiérrez Carbonell, *et al.*, 1993; Itzkowitz y Slocum, 1995; Meekan, *et al.*, 1995; Guevara Muñoz, 1998) y son considerados uno de los componentes más conspicuos e importantes en las comunidades arrecifales (Loreto, 1991) por ser dominantes las especies territoriales (Foster, 1985). Esto constituyó un factor de gran importancia al elegir trabajar con individuos pertenecientes a dicha familia.

Los peces damisela habitan aguas claras, someras, en arrecifes con temperaturas de tropicales a templadas; algunas especies son territoriales, de actividad diurna, se encuentran en casi todas de las zonas del arrecife en diferentes tipos de sustrato y se pueden monitorear fácilmente (Sikkel y Petersen 1995).

Los miembros de la familia Pomacentridae explícitamente herbívoros son las especies territoriales de los géneros *Dischistodus*, *Hemyglyphidodon*, *Microspathodon*, *Plectroglyphidodon* y *Stegastes*. Con la excepción de *Stegastes*, estos grupos son principalmente del Indo-Pacífico y tienen distribuciones geográficas localizadas. El género *Stegastes* es la excepción y tiene una distribución más amplia con una fuerte representación al Este del Pacífico y en el Atlántico tropical. El género *Microspathodon* tiene una amplia distribución y sus territorios abarcan áreas más grandes que los demás peces damisela. El género *Abudefduf* también presenta una amplia distribución (circumtropical) pero hábitos alimenticios omnívoros (Choat, 1991).

Los territorios de los peces damisela son áreas utilizadas como refugio, para el cortejo, la incubación de huevos y para mantener recursos tales como el alimento (Myberg y Thresher, 1974; Itzkowitz, 1977; Ebersole, 1985). Las especies de éste grupo seleccionan ciertos sustratos en el arrecife para establecer su territorio permanente o temporalmente durante la reproducción, tal es el caso del género *Abudefduf* y la especie *Chromis multilineata* que defienden territorios únicamente en la temporada de apareamiento y para cuidar los huevos (Itzkowitz, 1977), aunque su ámbito hogareño sea una área definida en las zonas arrecifales.

Los peces damisela territoriales hacen ajustes en su conducta agresiva en relación con la calidad del hábitat defendido y con el tipo de intruso al que ahuyentan. El residente aparentemente puede evaluar el grado de "amenaza" del intruso y éste, a su vez, detecta la agresividad del residente; a partir de esto, el intruso decide si se aproxima o no (Itzkowitz, 1979). Se ha encontrado que la presencia de huevos hace a los territorios más atractivos al considerarse un posible indicador de la calidad del territorio (Itzkowitz, 1985), también debido a que el macho está defendiendo su paternidad y el territorio tiene más valor en términos de su adecuación. Lo anterior induce a los propietarios a modificar las tácticas de defensa del territorio, modulando la agresividad, posiblemente evaluando el daño que el intruso pueda causar (Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas, 1994).

Así mismo Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas *op cit.* encontraron en el pez damisela territorial *Stegastes planifrons* que la relación entre el tamaño de territorios y los costos de defensa está definida por las variables agresividad del propietario y distancia de ahuyentamiento a intrusos. Observaron una relación inversamente proporcional entre tamaño de territorios y esfuerzo de defensa; a mayor tamaño de territorios menor número de ahuyentamientos a intrusos. Estos autores proponen que posiblemente no hay un sólo tamaño óptimo de territorio y que sus límites dependen en mayor proporción de los intrusos, ya que los individuos con menor gasto en defensa (mayor capacidad de conservar un recurso, CCR) son evaluados por los

intrusos como propietarios de alta CCR, por lo cual evitan dichos territorios.

Existen consecuencias importantes de la conducta agresiva y defensa de los territorios por parte de los peces damisela que se reflejan en los procesos relevantes dentro de las comunidades arrecifales (Kaufman, 1977; Lobel, 1980), como la tasa de erosión y el reciclaje de nutrientes como el fósforo y el nitrógeno. Lobel (1980) encontró que la conducta de forrajeo y la territorialidad de los peces damisela tienen tres efectos básicos:

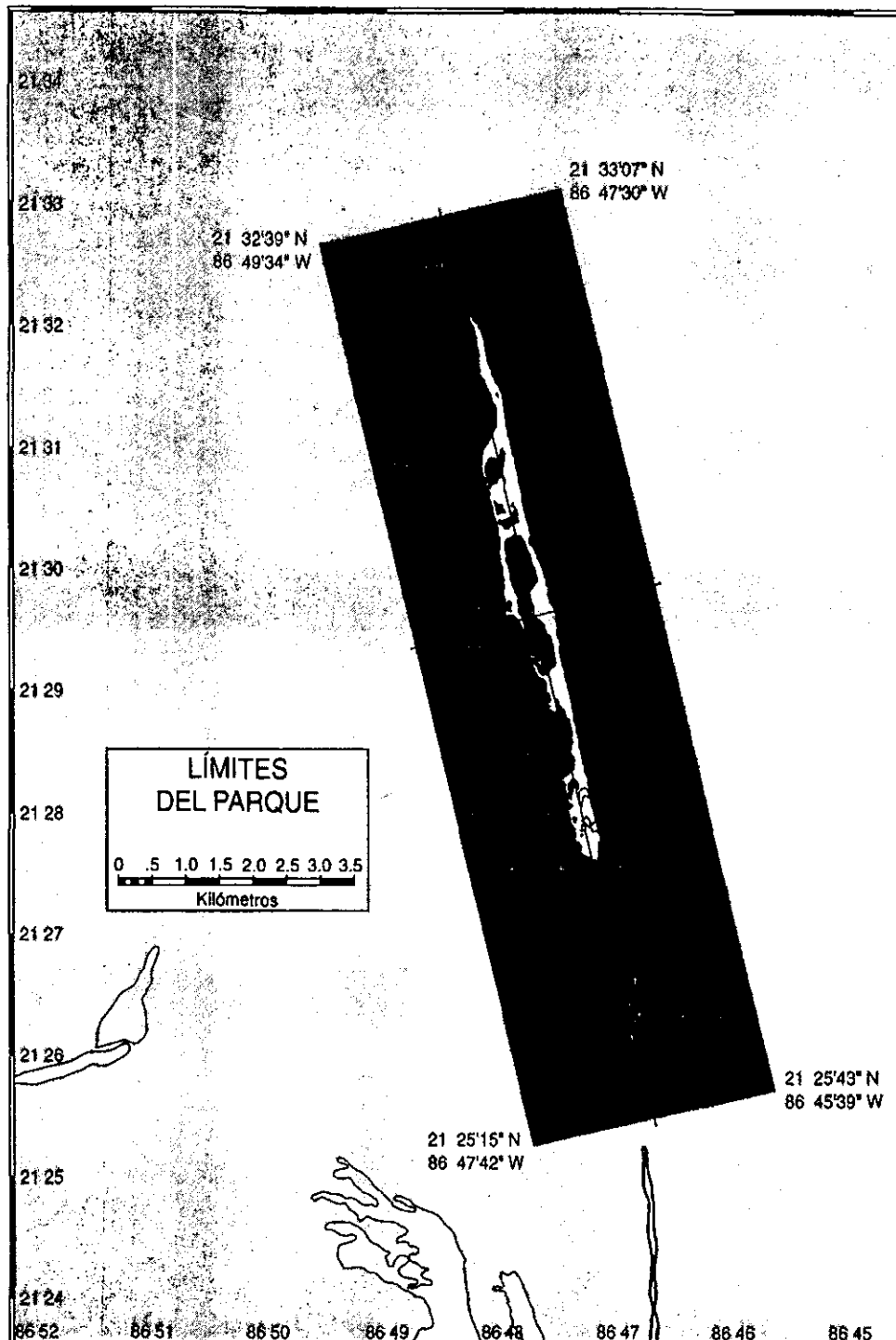
- El número de invertebrados pequeños es mayor dentro de las áreas defendidas por peces que en masas algales adyacentes, pues el territorio funciona como refugio para juveniles de invertebrados bentónicos (cangrejos y estrellas de mar) y plancton demersal.
- En algunos casos los corales y las algas calcáreas son “excluidos” del interior de las áreas defendidas por sobrecrecimiento de tapetes de algas filamentosas.
- El crecimiento de algas verde-azules es mayor dentro de los territorios que en cualquier otro lugar del arrecife. Por lo tanto los territorios de los pomacéntridos son probablemente sitios significativos para la fijación de nitrógeno en el arrecife.

### ***Sustrato de pomacéntridos territoriales***

En el arrecife Ixlaché del Parque Nacional Isla Contoy la zona arrecifal posterior se localiza entre la laguna y la rompiente, y se caracteriza por el desarrollo abundante de corales escleractinios, no sólo en términos de cobertura sino también en crecimiento vertical, es decir, el desarrollo a diferentes profundidades. Esto se debe a que la comunidad coralina de esta zona queda protegida del oleaje de temporal por la pendiente baja de la zona frontal, y da como resultado condiciones ambientales estables en cuanto al estado de agitación y favorables para el desarrollo de la comunidad arrecifal (Anónimo, 1997).

Una evidencia de dichas condiciones ambientales es el hecho de que las

especies *Acropora palmata* y *Montastrea annularis*, los típicos constructores arrecifales de las Antillas, están representados en esta zona arrecifal (Jordan, 1980). La diversidad de corales escleractinios y gorgonáceos es alta y el cambio entre zonas arrecifales en la composición de especies de algas y de esponjas es notorio. Debido a las perturbaciones físicas naturales y la posición geográfica de Isla Contoy (Fig. 1), la cobertura de tejido vivo de constructores arrecifales es baja (Anónimo, 1997).



**Figura 1.** Mapa del Parque Nacional Isla Contoy (Anónimo, 1997). La flecha señala la zona de estudio.



El sustrato de pedacera está formado por antiguas colonias de corales escleractinios, como el coral *A. palmata* (Fig. 2), cuyas ramas se han roto por el efecto de fuertes oleajes, corrientes y huracanes. Por este mismo efecto se han depositado fragmentos de esqueletos de colonias coralinas y sedimentos entre las oquedades y en las superficies planas facilitando el establecimiento de muchos tipos de algas, reclutas de corales y otros invertebrados. En la mayoría de los casos es imposible identificar la especie del coral que forma la pedacera ya que la superficie ha sido erosionada (Loreto Viruel, 1991) y está cubierta por algas y esponjas incrustantes. Este sustrato ocupa un gran porcentaje de la zona de estudio y se eligió arbitrariamente debido a que se encuentran grandes poblaciones de peces damisela.

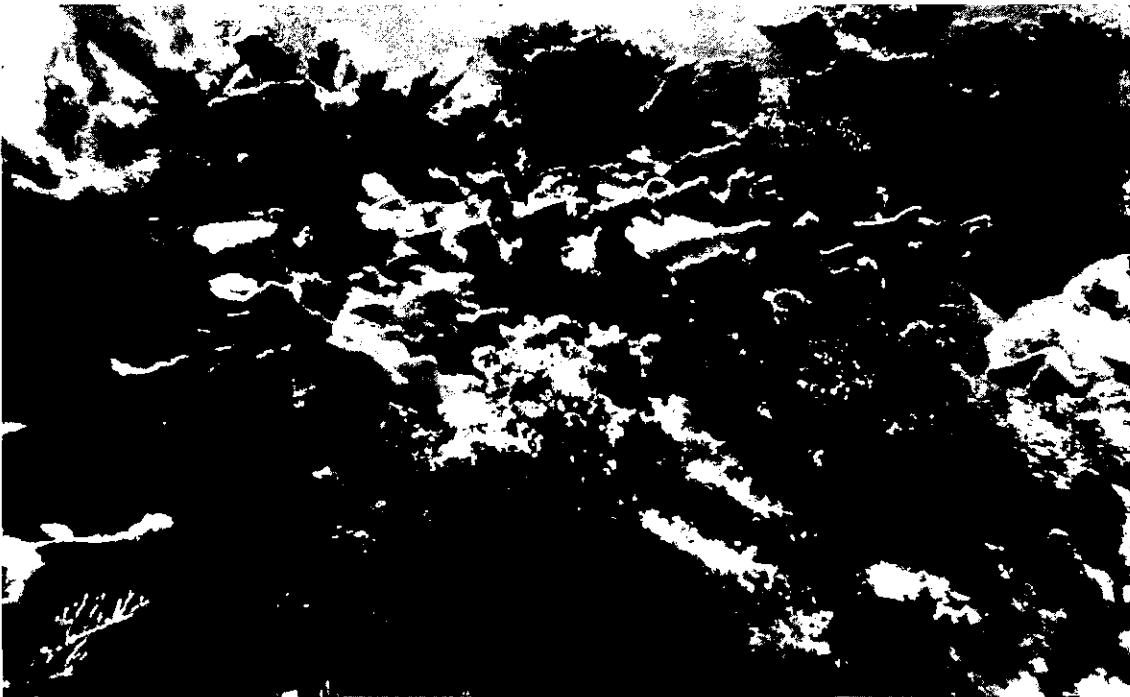
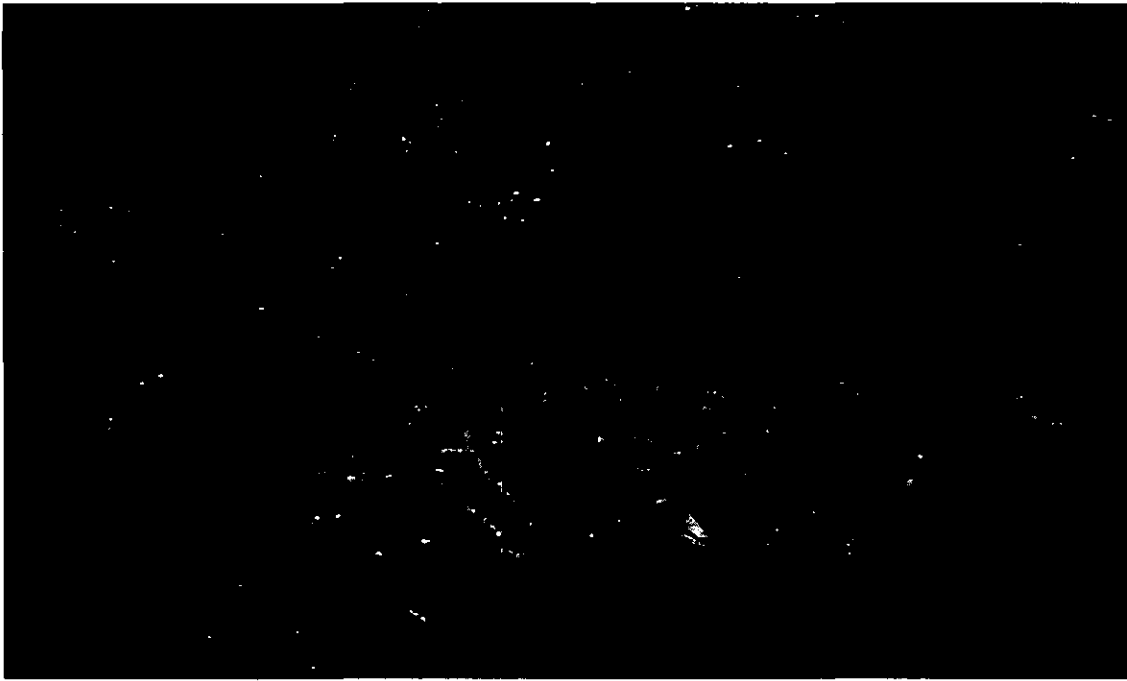
Este sustrato de pedacera soporta finos filamentos de algas que conforman un tapete, el cual sirve como alimento para los peces herbívoros (Sale, 1978). La superficie de la pedacera presenta una arquitectura de pendientes suaves, con oquedades, sin elevaciones bruscas. Sobre este sustrato se establecen grandes cantidades de algas, gorgonáceos y pequeñas colonias de coral que pueden atraer la atención de peces de diversos gremios. Cuando otros peces se acercan a la pedacera y entran a territorios defendidos por peces damisela, éstos son ahuyentados del territorio; en el presente trabajo a estos peces se les denomina "intrusos".

El sustrato suele ser un recurso limitado (Sale, 1978) y, por lo tanto, no todos los peces consiguen territorios (Begon, et al, 1990). En el arrecife Ixlaché de Isla Contoy el coral *A. palmata* es utilizado como hábitat primario por los individuos de la especie *S. planifrons*. Aunque Itzkowitz (1977, 1978) menciona que en Jamaica el hábitat primario es *A. cervicornis*, en la zona de estudio del presente trabajo no se registraron colonias de *A. cervicornis* pero sí de *A. palmata* (Fig. 2).

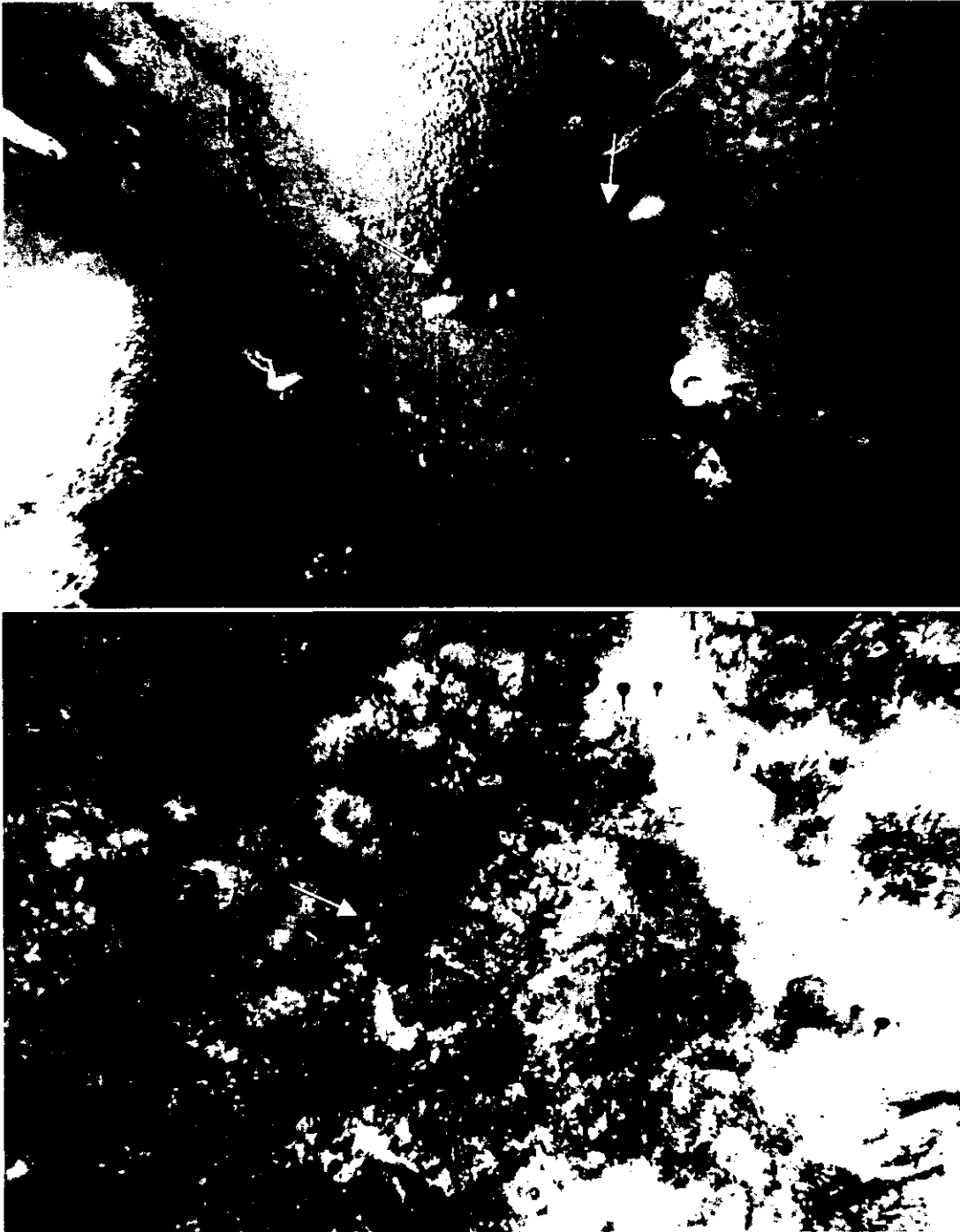
El coral escleractinio *A. cervicornis* (Fig. 2a) presenta ramas cilíndricas de aproximadamente 2 cm de diámetro las cuales se bifurcan asemejando una

cornamenta de ciervo, una colonia medianamente desarrollada puede llegar a medir un metro de diámetro. Las ramas de la colonia forman pequeños sitios ideales para ser utilizados como refugio por cualquier pez, pero únicamente los peces damisela son los que se establecen defendiendo territorios, y por lo mismo excluyen a otros peces. En comparación, la estructura de las colonias de *A. palmata* (Fig. 2b) está formada por varios niveles de ramas aplanadas horizontalmente que se extienden hacia afuera de su centro en diferentes direcciones asemejando una cornamenta de alce. También proveen refugios para diversas especies de peces, ya que la arquitectura de las colonias de esta especie disminuye las direcciones desde las que pueden acercarse los intrusos e invadir territorios de peces damisela en comparación con la pedacería, esto puede ser una ventaja para el pez que defiende estos sitios, ya que facilita la defensa del territorio y probablemente disminuye el gasto energético.

Existe el concepto de hábitat *primario* y *secundario*, el cual Itzkowitz (1977) define como el sitio en el cual se observa a un pez pasar gran parte de su tiempo (hábitat primario) y considera ésta estabilidad temporal como un factor importante en cualquier definición de sustrato primario o secundario. Puede ser que los peces traten de encontrar un territorio apropiado en cualquiera de los sustratos primario o secundario, aún cuando el hábitat "primario" sea escaso pueden buscar otros refugios en un hábitat "secundario" siempre y cuando estén adyacentes al primario. Los individuos de *S. leucostictus* utilizan el sustrato pedacería como hábitat primario (Itzkowitz, 1977; Itzkowitz, M. y D. Shelly, 1995), mientras que los individuos de *S. planifrons* han sido registrados con mayor frecuencia en colonias de coral (Itzkowitz, 1977; Williams, 1978; Itzkowitz, 1985; Loreto Viruel, 1991; Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas, 1994; Meadows, 1995).



**Figura 2.** Colonias de coral utilizadas por peces damisela como sustratos para establecer territorios. Arriba: *Acropora cervicornis*. Abajo: *Acropora palmata*. (Fotos de la autora, 1999 y 2000)



**Figura 3.** Las dos especies de pomacéntridos territoriales más abundantes en sus respectivos sustratos primarios. Arriba: Individuo de *Stegastes planifrons* en una colonia de *Acropora palmata*. Este pez se identifica por el párpado amarillo y por un lunar negro en el pedúnculo (flechas). Abajo: Individuo de *Stegastes leucostictus* en el sustrato pedacera. (Fotos de la autora, 2000)

## 2. OBJETIVOS

### *OBJETIVO GENERAL:*

- Proponer relaciones entre la estructura de la comunidad de peces arrecifales y la conducta de especies de peces damisela dominantes.

### *OBJETIVOS PARTICULARES:*

- Caracterizar el ensamble de peces arrecifales de la zona de estudio.
- Caracterizar el uso de sustrato de peces damisela territoriales y su distribución en la zona de estudio.
- Describir los patrones de herbivoría y agresividad de adultos en las dos especies de peces damisela más abundantes.

Para cumplir con los objetivos de éste trabajo se caracterizó un ensamble de peces arrecifales de una parte del arrecife Ixlaché del Parque Nacional Isla Contoy (Fig. 1). En el ámbito de poblaciones se caracterizó la preferencia y uso de sustrato de las poblaciones de las seis especies más abundantes de pomacéntridos territoriales: *Stegastes diencaeus*, *S. dorsopunicans*, *S. planifrons*, *S. leucostictus*, *S. variabilis* y *Microspathodon chrysurus*. Al nivel de individuos se observó y registró conducta territorial y herbivoría de *S. leucostictus* y *S. planifrons* (Fig. 3), los pomacéntridos más abundantes en la zona de estudio.

## Predicciones Biológicas

I. *Los territorios de los peces damisela no se distribuyen al azar*, debido a que puede existir una preferencia por parte de los individuos de una población por ciertos sustratos para establecer territorios permanentes (Itzkowitz, 1977, 1978, 1985; Williams, 1978, 1979; Sale, 1978; Bartels, 1984; Foster, 1985; Itzkowitz y Makie, 1986; Loreto Viruel, 1991; Ludlow González, 1993; Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas, 1994; Meekan *et al.*, 1995). Por lo tanto se espera encontrar un patrón en la distribución de los territorios, dependiendo de la especie de damiselas. La preferencia por sustratos se reflejará en la cantidad de individuos encontrados en un sustrato determinado.

II. Las diferencias en accesibilidad a intrusos y en la disponibilidad de alimento entre los territorios de ambas especies en su hábitat primario, sugieren que *los individuos de S. leucostictus en pedacería presentarán mayor intensidad de forrajeo y esfuerzo de defensa que S. planifrons en las colonias A. palmata*. Esta hipótesis compara dos especies en sustratos diferentes ya que *S. planifrons* se encuentra en ambos sustratos y *S. leucostictus* sólo se encuentra en la pedacería, por lo cual se proponen cinco predicciones específicas (hipótesis) para analizar cada factor de manera independiente:

### ***S. leucostictus vs S. planifrons en pedacería:***

1- *No se esperan diferencias significativas en el número de mordidas al sustrato que realizan los individuos de S. leucostictus y S. planifrons cuando ambos defienden territorios de tamaños similares en la pedacería*. Estos individuos son de talla similar y no se encontraron reportes en la literatura que indiquen diferencias en los hábitos alimenticios o tasas metabólicas de las dos especies en el mismo sustrato.

2- *En el sustrato pedacería los individuos de S. leucostictus presentarán menor intensidad de defensa que los individuos de S. planifrons, reflejado en el número de ahuyentamientos a intrusos.*

Los individuos de *S. leucostictus* son muy abundantes en la pedacería (Itzkowitz, 1977, 1985, 1995). Por ser dicho sustrato muy abundante en la zona de estudio, probablemente lo habitan individuos con diferente capacidad de defender territorios (también conocida como capacidad de conservar recursos, CCR, “*resource holding power*”, *RHP*; Parker, 1974). Sin embargo los individuos de *S. planifrons* utilizan el sustrato pedacería como hábitat secundario (Itzkowitz, 1977, 1978); Williams (1978) encontró que los machos de *S. planifrons* prefieren habitar parches de corales tridimensionales y por lo tanto compiten por ellos. La interacción competitiva entre los machos puede resultar en la exclusión de los machos pequeños y los menos agresivos del sustrato primario. Por lo tanto los individuos de *S. planifrons* con baja CCR que han sido excluidos, buscarían sitios vacantes en sustratos secundarios adyacentes al primario (Itzkowitz, 1979), en este caso la pedacería. Esta baja CCR se reflejaría en una mayor intensidad de defensa en términos del número de ahuyentamientos realizados en este sustrato con respecto a *S. leucostictus*.

3- *En el sustrato pedacería el tamaño de los territorios de individuos de S. leucostictus será más grande que el tamaño de territorios de S. planifrons; ya que como se explicó anteriormente, se pueden encontrar en pedacería los individuos de S. leucostictus con alta y baja CCR pero sólo los individuos de S. planifrons de baja CCR.*

#### ***S. planifrons: pedacería vs A. palmata:***

4- Debido a la topografía plana de la pedacería los intrusos pueden aproximarse desde cualquier dirección y entrar a los territorios, por lo tanto, *se espera*

que los individuos de *S. planifrons* en pedacería presenten mayor intensidad de defensa contra intrusos que en *A. palmata*, reflejado en el número de ahuyentamientos realizados. La estructura de *A. palmata* está conformada por varios niveles de ramas que crecen del centro de la colonia hacia afuera, lo cual disminuye las direcciones de las que pueden entrar los intrusos a los territorios.

5- Los individuos de *S. planifrons* en pedacería realizarán mayor número de mordidas a los elementos que componen el sustrato que en *A. palmata*.

En la pedacería el área cubierta por algas es mayor que en las colonias de coral vivas, por lo tanto, la biomasa algal es menor en *A. palmata*. Si los individuos tienden a consumir más alimento cuando lo tienen a su alcance (Begon *et al.*, 1991), entonces los individuos de ésta especie en diferentes sustratos presentarán diferentes tasas de alimentación con relación en la biomasa algal. Por otro lado, el gasto energético por el esfuerzo de defensa y patrullaje de territorios en *A. palmata* puede ser menor por las razones expuestas previamente.



### 3. MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó de Enero a Mayo de 1999 en una parte de la zona posterior del arrecife Ixlaché (Fig. 1). Se contó con el apoyo del personal y embarcaciones del Parque Nacional Isla Contoy. Se realizaron varias prospecciones para escoger el lugar adecuado. La zona de estudio se eligió por tener abundantes peces damisela y por la escasa influencia humana en el sitio. Se delimitó un cuadrante de 25x20 m de lados paralelos y perpendiculares, respectivamente, a la línea de costa. Esta zona se encuentra, aproximadamente, en las coordenadas geográficas: 21°26'30" de latitud norte y 86°46'55" de longitud oeste. El rango de profundidad en el sitio varió de 1 a 3 m.

El trabajo de campo consistió de tres partes: (1) la caracterización del ensamble de peces, (2) la preferencia de sustratos por parte de pomacéntridos (familia dominante) y (3) el registro de patrones conductuales de las dos especies de pomacéntridos territoriales dominantes. Para la caracterización del ensamble y el uso de sustratos se registraron juveniles y adultos. En los registros de patrones conductuales sólo se observaron peces adultos, distinguiéndolos de juveniles por los patrones de coloración (Humann, 1994).

#### 3.1. *Caracterización del ensamble de peces.*

Memoricé la morfología y el patrón de coloración de las especies de peces arrecifales con la revisión del libro para identificación de Humann (1994), con diapositivas y con la práctica *in situ*. Se realizaron 8 censos previos para practicar la identificación de especies y la toma de datos. Durante los censos de la caracterización del ensamble de peces se empleó el método de transectos lineales visuales (Porter, 1972) ya que se considera el mejor método no invasivo para el estudio de comunidades de peces (Kimmel, 1985). La desventaja de éste método es que sólo se registran las especies más conspicuas y se subestiman las especies crípticas y nocturnas (Brock, 1982;

Sale, 1994 (Cap 19)).

Se realizaron seis transectos paralelos de 20 m de largo transversales a la costa marcados mediante hileras de boyas de 8 cm de diámetro (de poliuretano de alta densidad) atadas a la pedacería con cabo delgado de plástico encerado. Cada hilera se formó con 5 boyas, una cada 5 metros; la distancia entre hileras fue de 5 m. Las boyas se colocaron a media agua para utilizarlas como puntos de referencia y seguir una línea recta (el transecto) durante el muestreo. Se colocaron 30 boyas y se obtuvieron 20 cuadrantes de 5x5 m. Las hileras de boyas formaron los vértices de cuadrantes (Fig. 4). Los transectos fueron de 2 m de ancho, 1 m a cada lado del eje central del cuerpo del buzo. Se recorrieron los transectos en buceo libre a velocidad constante (una patada por segundo) tal que permitiera observar y anotar las abreviaturas de las especies de peces y número de individuos de cada especie sobre una tablilla de acrílico, conforme estas se presentaban.

Los censos se realizaron en cinco días consecutivos, al terminar el registro de uso de sustrato (del 21 al 25 de Marzo) y al terminar el registro de los patrones conductuales (del 13 al 17 de Mayo de 1999); de 9:30 a 13:00 hrs aproximadamente, con el objeto de detectar posibles cambios estacionales en la estructura del ensamble. Los datos se incorporaron a una base para su posterior análisis. Estos datos se acomodaron por transectos de cada muestreo y se obtuvo el número de individuos observados de cada muestreo y el número total de individuos (N) registrados en la zona de estudio.

Se considera que la mayoría de los peces arrecifales presentan una estrecha relación con el sustrato (Sale, 1978) y, debido a que los peces presentan ámbitos hogareños definidos (Randall, 1974; Kaplan, 1882; Choat y Bellwood, 1985) existe un sesgo en el registro de individuos (Sale, 1991). Ya que los transectos fueron estacionarios, es posible que se haya censado al mismo individuo más de dos veces. Dicho sesgo se eliminó al obtener el promedio del total de individuos por especie en

cada transecto para cada muestreo (M1 y M2).

Se realizó un gráfico de los valores de rango de abundancia por especie contra abundancia proporcional acumulada para los dos muestreos con el fin de observar la variación estacional de riqueza específica y equitabilidad de la zona de estudio, según lo propuesto por Lambshed *et al.* (1983). Se analizó la composición de especies entre muestreos a través de la diversidad beta, utilizando el índice de similitud de Morisita-Horn según Magurran (1988). Se consideró el coeficiente de Morisita-Horn debido a que incluye el número de especies compartidas y el número de individuos de cada especie, a diferencia de otros que sólo consideran el número de especies compartidas.

### **3.2. Uso de sustratos**

Para describir el uso de sustratos se realizó un mapa de las áreas cubiertas por cada sustrato de la zona de estudio sobre una tablilla de acrílico (Fig. 4). Sobre la tablilla se dibujó con plumón indeleble fino una cuadrícula de 25x20 cm dividida cada 5 cm, para representar a la zona de estudio en una escala de 1:100.

Con base en observaciones y por los datos obtenidos en la primera fase del estudio se decidió caracterizar el uso de sustrato de las seis especies de pomacéntridos encontrados con territorios permanentes: *Stegastes diencaeus*, *S. dorsopunicans*, *S. leucostictus*, *S. planifrons*, *S. variabilis* y *Microspathodon chrysurus*. Se trabajó con hembras y machos debido a que los individuos de estas especies no presentan dimorfismo sexual y a que ambos sexos son territoriales (Itzkowitz, 1985; Horne e Itzkowitz, 1995).

Se dibujó la periferia de las áreas ocupadas por arena, arena con pedacería, pedacería, las colonias de *Acropora palmata* y los corales *Millepora sp*, *Diploria sp* y *Siderastrea siderea*. La superficie de las áreas que abarcan cada uno de los

sustratos en el mapa se obtuvieron con el programa Scion Image (National Institute of Health, disponible en <http://www.scioncorp.com>). Para la *pedacería* y para *A. palmata* se mapearon las isobatas de 1 y 2 m (ver Fig. 4). Se asentaron los territorios de peces damisela de la zona de estudio sobre el mapa topográfico (Fig. 5). Los peces damisela fueron observados entre las 9:30 y las 13 hrs durante un período no mayor a 3 minutos por territorio. Al asentar cada territorio se identificó la especie del pez residente.

La hipótesis de distribución al azar de los territorios en función de la cantidad de sustrato disponible se puso a prueba con la prueba de  $\chi^2$  para cada especie por separado. El valor de  $\chi^2$  por especie se analizó en una tabla de  $\chi^2$  con 4 grados de libertad (5 sustratos) y un nivel de significación de 0.05. En caso de rechazar la hipótesis nula se tomó el valor de cada celda de  $\chi^2$  por especie en cada sustrato y se analizó de la misma forma, manteniendo 4 grados de libertad y un nivel de significación 0.05 para tener una prueba más conservadora y un límite de significancia confiable, con el fin de determinar si la frecuencia de territorios observados en cada sustrato era más o menos de la esperada al azar (Tabla 3).

### **3.3. Patrones de conducta.**

Esta fase del estudio se realizó con las dos especies de pomacéntridos más abundantes (*S. leucostictus* y *S. planifrons*, Fig. 3) según los resultados de la caracterización del ensamble. Estos registros se realizaron del 2 de Abril al 22 de Mayo de 1999. Durante ésta etapa, cada día se observaron de 4 a 7 peces en orden aleatorio: *S. leucostictus* en pedacería (Slp), *S. planifrons* en pedacería (Spp) y *S. planifrons* en *A. palmata* (SpA). Se registró la conducta de 30 individuos de cada categoría. Cada pez se observó durante 10 minutos y para cada una de las categorías se registraron los siguientes patrones conductuales:

- *Mordidas al sustrato*: cada vez que la boca de un pez damisela territorial tocó algún elemento que compone al sustrato.

- *Persecuciones*: cada vez que el pez damisela territorial nadó súbitamente en línea recta hacia otro pez que estuviera dentro de su territorio.

El patrón conductual *mordidas al sustrato* se considera un estimador de la alimentación y por lo tanto se supone que cada vez que el pez toca algún elemento del sustrato se está alimentando. Con base en este supuesto, y debido a que la alimentación se refleja biológica y fisiológicamente en *gasto y requerimiento energético*, se interpretarán los resultados desde este punto de vista.

El patrón conductual *persecuciones* se considera un estimador del esfuerzo de defensa del territorio con los recursos por los cuales se establece la competencia. Por lo tanto también se considerará en la discusión el gasto de energía en dicha actividad.

El tiempo de observación para cada individuo (10 min) se eligió arbitrariamente considerando estar hasta tres horas en el agua registrando los datos. Después de dicho periodo el buzo está sometido a hipotermia y la calidad de sus registros disminuye. La coordinación con el personal de apoyo del Parque y las demás actividades que desarrollan también impuso estos límites de tiempo.

Para analizar las relaciones entre conducta y estructura del sustrato del ensamble, se distinguió el tipo de sustrato que el pez mordió: algas sobre pedacera, algas sobre *A. palmata*, abanicos, corales o arena, y cuántas veces mordió cada sustrato.

Esta parte del trabajo de campo se realizó de 9:00 a 13:00 hrs y de 16 a 17 hrs aproximadamente, cuando las condiciones climáticas y de visibilidad lo permitieron. En los ahuyentamientos se registró la especie del intruso y si era vecino (otro pomacéntrido con el cual compartiera el sustrato) o transeúnte (cualquier otro pez que ronda el arrecife).

Posterior a los 10 min de observación se midió largo y ancho del territorio de cada individuo, se tomaron dos ejes perpendiculares de los puntos opuestos más alejados a los que llegó el pez dentro de su zona defendida. Se estimó el área de cada territorio mediante la fórmula del área de una elipse y se anotó la localización de cada pez en el mapa de sustratos. La probabilidad límite para rechazar la hipótesis nula fue 0.05.

La hipótesis del tamaño de territorios entre *S. planifrons* y *S. leucostictus* en pedacería (Hipótesis 2b) se analizó con la prueba *t de Student* para muestras independientes. No se planteó una hipótesis acerca del tamaño de territorios de individuos de *S. planifrons* en *A. palmata* contra individuos en pedacería ya que la colonia de coral presenta diferente estructura y dimensiones, lo cual implica otros factores de medición que no son comparables con la pedacería.

Se realizó el análisis no paramétrico de una vía Kruskal-Wallis (Siegel y Castellan, 1995) para poner a prueba las siguientes **hipótesis estadísticas** correspondientes a las **predicciones biológicas** expuestas anteriormente (Págs. 27-29).

#### **Hipótesis I:**

$H_0$ = Los territorios de peces damisela se distribuyen al azar entre los sustratos disponibles.

$H_1$ = Los territorios no se distribuyen al azar entre los sustratos disponibles.

#### **Hipótesis II:**

##### *Hipótesis 1:*

$H_0$ = No hay diferencias en el número de mordidas al sustrato por individuos de *S. leucostictus* y *S. planifrons*, ambos en pedacería.

$H_1$ = Hay diferencias en el número de mordidas al sustrato por individuos de *S.*

*leucostictus* y *S. planifrons*, ambos en pedacería.

*Hipótesis 2:*

H<sub>0</sub>= No hay diferencias en el número de ahuyentamientos contra intrusos entre *S. leucostictus* y *S. planifrons*, ambos en pedacería.

H<sub>1</sub>= Hay diferencias en el número de ahuyentamientos contra intrusos entre *S. leucostictus* y *S. planifrons*, ambos en pedacería; *S. planifrons* ahuyentará más.

*Hipótesis 3:*

H<sub>0</sub>= No hay diferencias en el tamaño de territorios entre *S. leucostictus* y *S. planifrons* en la pedacería.

H<sub>1</sub>= Hay diferencias en el tamaño de territorios entre *S. leucostictus* y *S. planifrons* en la pedacería; *S. leucostictus* tendrá territorios más grandes.

*Hipótesis 4:*

H<sub>0</sub>= No hay diferencias en el número de ahuyentamientos realizadas por individuos de *S. planifrons* contra intrusos en la pedacería y *S. planifrons* en *A. palmata*.

H<sub>1</sub>= Hay diferencias en el número de ahuyentamientos realizadas por individuos de *S. planifrons* en pedacería y *S. planifrons* en *A. palmata*; en pedacería ahuyentará más intrusos.

*Hipótesis 5:*

H<sub>0</sub>= No hay diferencias en el número de mordidas al sustrato realizadas por individuos de *S. planifrons* en pedacería y *S. planifrons* en *A. palmata*.

H<sub>1</sub>= Hay diferencias en el número de mordidas al sustrato realizadas por individuos de *S. planifrons* en pedacería y *S. planifrons* en *A. palmata*; en pedacería morderá más.

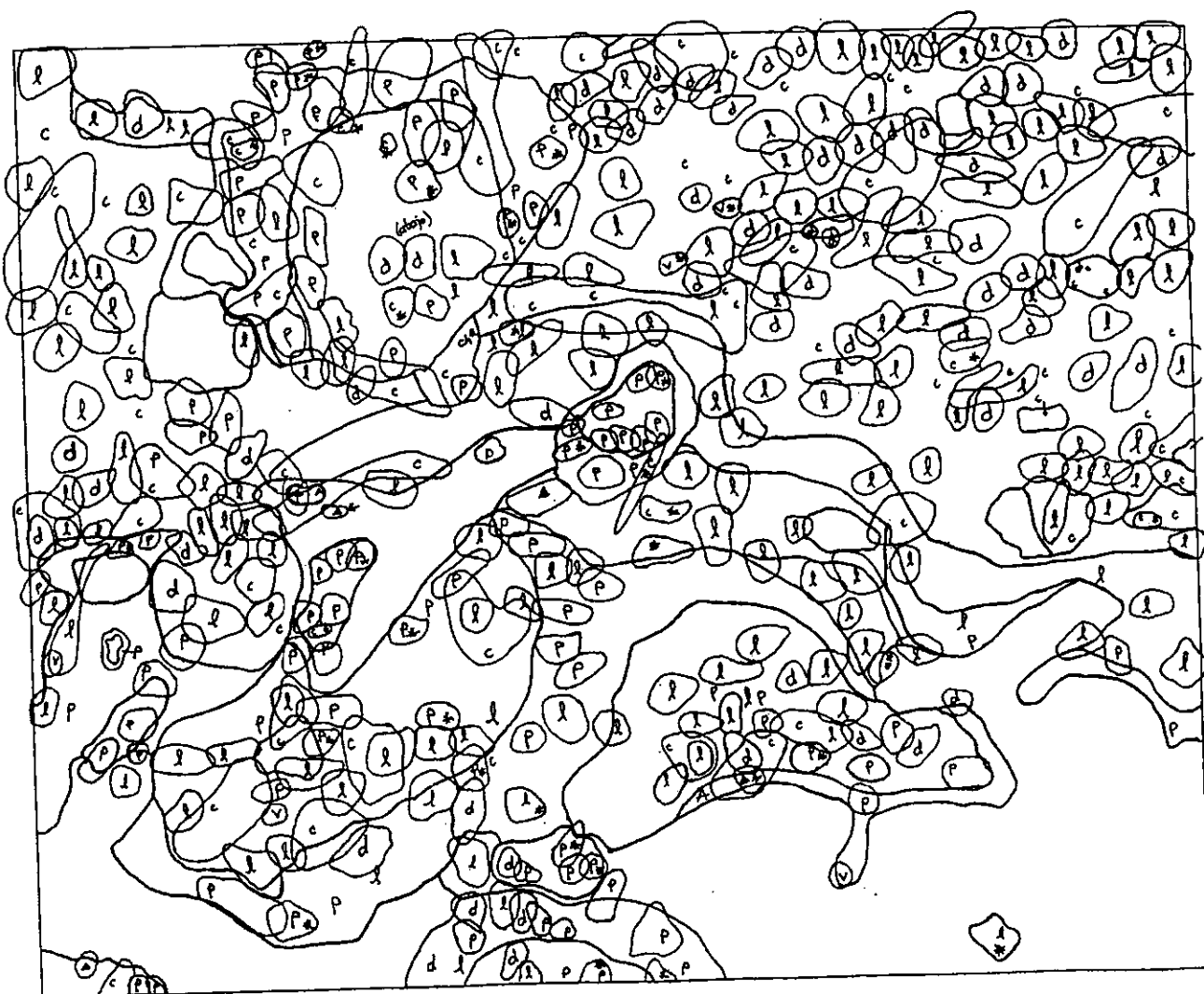


Figura 5. Mapa de territorios de las seis especies de pomacéntridos territoriales.

- l = *Stegastes leucostictus*
- p = *Stegastes planifrons*
- d = *Stegastes dorsopunicans*
- c = *Michrospathodon chrysurus*
- ▲ = *Stegastes diencaeus*
- v = *Stegastes variabilis*
- \* = juvenil



## 4. RESULTADOS

### 4.1. Caracterización del ensamble

Se realizaron 60 transectos, en los cuales se registraron individuos de 70 especies pertenecientes a 36 géneros y 23 familias, el listado de especies se presenta en la Tabla 1. La riqueza específica (S) del ensamble estudiado fue de 67 especies de peces para el primer muestreo y de 52 especies para el segundo. En la Tabla 2 se presenta el listado general de las 91 especies (44 géneros y 28 familias) registradas dentro de la zona de estudio a lo largo de las tres etapas del trabajo de campo.

En la Tabla 1, se muestra el promedio del número de individuos por especie registrados por transecto. Las tres especies más abundantes presentan un valor mayor a diez individuos por transecto (40 m<sup>2</sup>), de la cuarta a la décimosegunda especie el valor varía de dos a nueve individuos por transecto, mientras para el resto de las especies se tienen valores menores a dos individuos por transecto. Durante el primer muestreo (M1), en promedio se registraron 113 individuos por transecto y para el segundo muestreo (M2) el promedio fue de 120 individuos por transecto. La tercera columna muestra la densidad de individuos por especie.

La equitabilidad del ensamble del arrecife Ixlaché es tal que las 10 especies más abundantes del ensamble representan sólo el 77.2% de los individuos observados y ninguna tiene dominancia absoluta (>50%).

La especie dominante (la más abundante) *S. leucostictus* tiene un 15.9% del total, seguido por *A. coeruleus* que presenta una dominancia del 11.9% y las ocho especies que les siguen, descendientemente, tienen un porcentaje que varía de 8.8 a 2% (ver Tabla 1 y Fig. 6a). De las diez especies más abundantes, cinco corresponden a pomacéntridos y representan el 39% del total de los individuos

**Tabla 1.** Listado de especies registradas en los transectos ordenadas por abundancia descendente. Se resaltan en negritas las especies de pomacéntridos.

ESPECIE	Promedio de individuos por transecto	Porcentaje de abundancia relativa	Individuos/m <sup>2</sup>
<b><i>Stegastes leucostictus</i></b>	18.5	15.9	0.46292
<i>Acanthurus coeruleus</i>	13.9	11.9	0.34667
<i>Sparisoma viride</i>	10.3	8.83	0.25667
<i>Scarus iserti</i>	9.52	8.19	0.23792
<b><i>Stegastes planifrons</i></b>	8.63	7.43	0.21583
<i>Acanthurus chirurgus</i>	8.37	7.20	0.20917
<b><i>Microspathodon chrysurus</i></b>	7.03	6.05	0.17583
<b><i>Abudefduf saxatilis</i></b>	6.97	5.99	0.17417
<b><i>Stegastes dorsopunicans</i></b>	4.23	3.64	0.10583
<i>Haemulon sciurus</i>	2.38	2.05	0.05958
<i>Kyphosus sectatrix</i>	2.38	2.05	0.05958
<i>Haemulon favolineatum</i>	2.0	1.72	0.05000
<i>Halichoeres radiatus</i>	1.85	1.59	0.04625
<i>Chaetodon capistratus</i>	1.83	1.58	0.04583
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	1.77	1.52	0.04417
<i>Haemulon carbonarium</i>	1.63	1.4	0.04083
<i>Halichoeres bivittatus</i>	1.53	1.32	0.03833
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	1.43	1.23	0.03583
<i>Sparisoma rubripinne</i>	1.18	1.02	0.02958
<i>Odontoscion dentex</i>	1.13	0.97	0.02833
<i>Scarus vetula</i>	1.08	0.93	0.02708
<i>Anisotremus virginicus</i>	0.83	0.72	0.02083
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	0.73	0.63	0.01833
<i>Haemulon plumieri</i>	0.67	0.57	0.01667
<i>Caranx ruber</i>	0.67	0.57	0.01667
<i>Lutjanus chrysurus</i>	0.63	0.54	0.01583
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	0.48	0.42	0.01208
<i>Acanthurus bahianus</i>	0.47	0.40	0.01167
<i>Scarus taeniopterus</i>	0.40	0.34	0.01000
<i>Lutjanus apodus</i>	0.38	0.33	0.00958
<i>Haemulon parra</i>	0.33	0.29	0.00833
<b><i>Stegastes diencaeus</i></b>	0.33	0.29	0.00833
<i>Halichoeres garnoti</i>	0.25	0.22	0.00625
<i>Haemulon macrostomum</i>	0.22	0.19	0.00542
<i>Hypoplectrus nigricans</i>	0.18	0.16	0.00458
<i>Sphyraena barracuda</i>	0.15	0.13	0.00375
<b><i>Stegastes variabilis</i></b>	0.13	0.11	0.00333
<i>Scarus coelestinus</i>	0.13	0.11	0.00333

Tabla 1. (continuación)

ESPECIE	Promedio de individuos por transecto	Porcentaje de abundancia relativa	Individuos/m <sup>2</sup>
<i>Aulostomus maculatus</i>	0.13	0.11	0.00333
<i>Holocentrus vexillarius</i>	0.13	0.11	0.00333
<i>Chaetodon ocellatus</i>	0.12	0.10	0.00292
<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.12	0.10	0.00292
<i>Hypoplectrus sp.</i>	0.10	0.09	0.00250
<i>Sparisoma radians</i>	0.08	0.07	0.00208
<i>Lachnolaimus maximus</i>	0.08	0.07	0.00208
<i>Lutjanus analis</i>	0.07	0.06	0.00167
<i>Bodianus rufus</i>	0.07	0.06	0.00167
<b><i>Stegastes partitus</i></b>	0.07	0.06	0.00167
<i>Canthigaster rostrata</i>	0.07	0.06	0.00167
<i>Enchelycore nigricans</i>	0.05	0.04	0.00125
<i>Hypoplectrus indigo</i>	0.05	0.04	0.00125
<i>Scarus guacamaia</i>	0.05	0.04	0.00125
<i>Epinephelus striatus</i>	0.03	0.03	0.00083
<i>Calamus calamus</i>	0.03	0.03	0.00083
<i>Holacanthus ciliaris</i>	0.03	0.03	0.00083
<i>Mulloidichtys martinicus</i>	0.03	0.03	0.00083
<i>Gymnothorax miliaris</i>	0.03	0.03	0.00083
<i>Malacoctenus triangulatus</i>	0.03	0.03	0.00083
<i>Canthidermis sufflamen</i>	0.03	0.03	0.00083
<b><i>Stegastes sp.</i></b>	0.03	0.03	0.00083
<i>Mycteroperca bonaci</i>	0.03	0.03	0.00083
<i>Pomacanthus paru</i>	0.03	0.03	0.00083
<i>Dasyatis americana</i>	0.02	0.01	0.00042
<i>Gymnothorax moringa</i>	0.02	0.01	0.00042
<i>Echeneis naucrates</i>	0.02	0.01	0.00042
<i>Diodon holocanthus</i>	0.02	0.01	0.00042
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	0.02	0.01	0.00042
<i>Gobiosoma oceanops</i>	0.02	0.01	0.00042
<i>Mycteroperca interstitialis</i>	0.02	0.01	0.00042
<i>Holocentrus sp</i>	0.02	0.01	0.00042

**Tabla 2.** Lista de las especies registradas en la zona de estudio incluyendo las especies vistas a lo largo del trabajo de campo fuera de los muestreos.

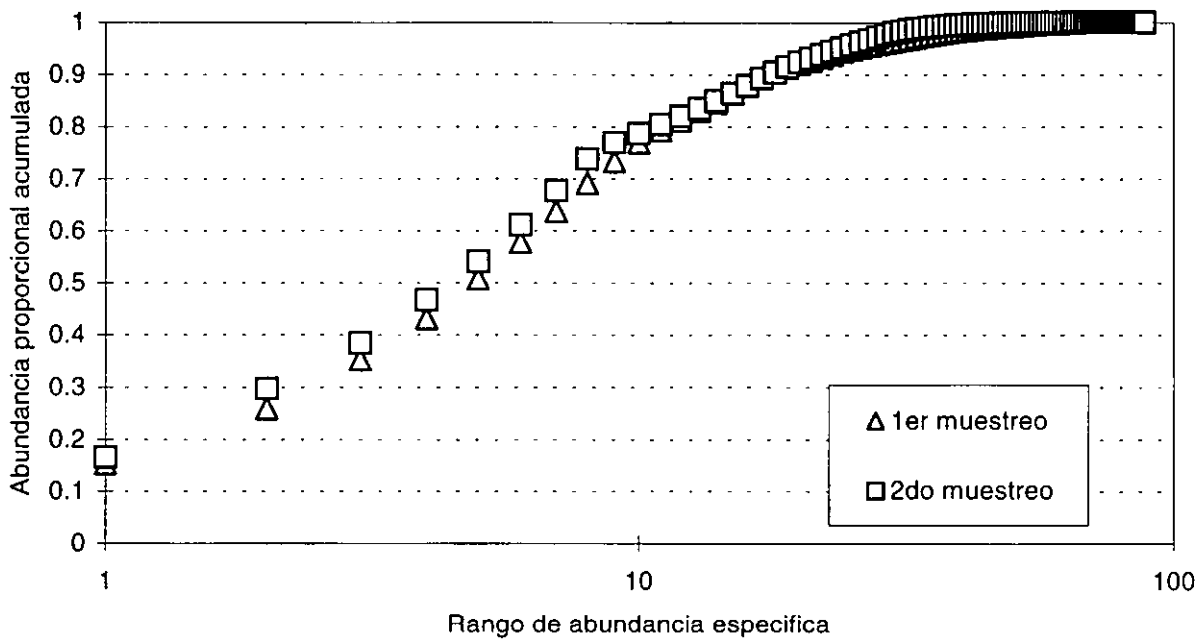
FAMILIA	ESPECIE
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i>
	<i>Acanthurus chirurgus</i>
	<i>Acanthurus coeruleus</i>
Aulostomidae	<i>Aulostomus maculatus</i>
Balistidae	<i>Canthidermis sufflamen</i>
	<i>Cantherhines pullus</i>
	<i>Monacanthus tuckeri</i>
Blenniidae	<i>Ophioblennius atlanticus</i>
Carangidae	<i>Caranx crysos</i>
	<i>Caranx ruber</i>
Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i>
	<i>Chaetodon ocellatus</i>
Clinidae	<i>Malacoctenus triangulatus</i>
Dasyatidae	<i>Dasyatis americana</i>
Echeneidae	<i>Echeneis naucrates</i>
	<i>Echeneis neucratoides</i>
Gobiidae	<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>
	<i>Gobiosoma oceanops</i>
	<i>Gobiosoma sp</i>
Haemulidae	<i>Anisotremus virginicus</i>
	<i>Haemulon carbonarium</i>
	<i>Haemulon chrysargyreum</i>
	<i>Haemulon flavolineatum</i>
	<i>Haemulon macrostomum</i>
	<i>Haemulon parra</i>
	<i>Haemulon plumieri</i>
Holocentridae	<i>Haemulon sciurus</i>
	<i>Holocentrus vexillarius</i>
Kyphosidae	<i>Holocentrus sp</i>
Labridae	<i>Kyphosus sectatrix</i>
	<i>Bodianus rufus</i>
	<i>Halichoeres bivittatus</i>
	<i>Halichoeres garnoti</i>
	<i>Halichoeres maculipinna</i>
	<i>Halichoeres poeyi</i>
	<i>Halichoeres radiatus</i>
	<i>Lachnolaimus maximus</i>
	<i>Thalassoma bifasciatum</i>
Lutjanidae	<i>Lutjanus analis</i>
	<i>Lutjanus apodus</i>

Tabla 2. (continuación)

FAMILIA	ESPECIE	
Lutjanidae	<i>Lutjanus jocu</i>	
	<i>Lutjanus chrysurus</i>	
	<i>Lutjanus mahogoni</i>	
Mullidae	<i>Mulloidichtys martinicus</i>	
Muraenidae	<i>Enchelycore nigricans</i>	
	<i>Gymnothorax miliaris</i>	
	<i>Gymnothorax moringa</i>	
Ostraciidae	<i>Lactophrys polygonia</i>	
	<i>Lactophrys triqueter</i>	
Pempheridae	<i>Pempheris schomburgki</i>	
Pomacanthidae	<i>Pomacanthus arcuatus</i>	
	<i>Pomacanthus paru</i>	
	<i>Holacanthus ciliaris</i>	
<b>Pomacentridae</b>	<b><i>Abudefduf saxatilis</i></b>	
	<b><i>Microspathodon chrysurus</i></b>	
	<b><i>Stegastes diencaeus</i></b>	
	<b><i>Stegastes dorsopunicans</i></b>	
	<b><i>Stegastes leucostictus</i></b>	
	<b><i>Stegastes partitus</i></b>	
	<b><i>Stegastes planifrons</i></b>	
	<b><i>Stegastes variabilis</i></b>	
	<b><i>Stegastes sp</i></b>	
	<i>Priacanthus cruentatus</i>	
Priacanthidae	<i>Scarus coelestinus</i>	
	<i>Scarus iserti</i>	
	<i>Scarus guacamaia</i>	
	<i>Scarus taeniopterus</i>	
	<i>Scarus vetula</i>	
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	
	<i>Sparisoma chrysopterygum</i>	
	<i>Sparisoma radians</i>	
	<i>Sparisoma rubripinne</i>	
	<i>Sparisoma viride</i>	
	Sciaenidae	<i>Odontoscion dentex</i>
		<i>Epinephelus striatus</i>
	Serranidae	<i>Hypoplectrus chlorurus</i>
		<i>Hypoplectrus indigo</i>
<i>Hypoplectrus nigricans</i>		
<i>Hypoplectrus puella</i>		
<i>Hypoplectrus sp</i>		
<i>Hypoplectrus unicolor</i>		
<i>Mycteroperca bonaci</i>		
<i>Mycteroperca interstitialis</i>		

Tabla 2. (continuación)

FAMILIA	ESPECIE
Serranidae	<i>Mycteroperca tigris</i>
	<i>Serranus tigrinus</i>
Sparidae	<i>Calamus calamus</i>
Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i>
Tetraodontidae	<i>Canthigaster rostrata</i>
	<i>Diodon holocanthus</i>
	<i>Diodon hystrix</i>
	<i>Sphoeroides spengleri</i>



**Figura 6.** Rango de abundancia proporcional acumulada de las especies registradas en la zona de estudio.

Durante el registro en los transectos se observaron varios individuos (5 aproximadamente) pomacéntridos que no pudieron ser identificados al nivel de especie (*Stegastes sp*) debido a su patrón de coloración no muy común y no registrado en los textos para identificación. La coloración era oscura como *S. leucostictus* pero con manchas blancuzcas a los costados; a algunos individuos se les observó pasar rápidamente entre la pedacería y otros tuvieron algún tipo de interacción con propietarios de territorios para posteriormente perderse de vista en la pedacería.

#### **4.2. Uso de sustratos**

Los tipos de sustratos considerados fueron *arena*, *pedacería*, el coral *A. palmata* y algunas combinaciones, en las cuales los territorios de los peces abarcaron *arena con pedacería* u otro tipo de coral (*corales varios*). La *pedacería* ocupa el 66.5% de la zona de estudio. Está formada por el esqueleto calcáreo de colonias muertas de corales escleractinios (como el mismo *A. palmata*), parcialmente cubiertas por algas u otras nuevas colonias de corales.

Las colonias de coral *A. palmata* presentan ramas a diferentes niveles que se extienden horizontalmente, dependiendo del tamaño de la colonia; este sustrato ocupa un 11.3% de la zona de estudio. Un 1.02 % lo ocupan especies como *Diploria sp*, *Millepora sp*, y *Siderastrea siderea*, las cuales se registraron por tener un tamaño considerable para ser usado como refugio y por formar parte de los territorios de peces. Las porciones de laja calcárea (fondo marino) cubiertas totalmente por *arena* constituyeron un 19.7% y la *arena con pedacería* un 2.8% de la zona de estudio (Fig. 4, Tabla 3).

El resultado de los análisis de distribución de territorios en todas las especies permitió rechazar la hipótesis nula ( $H_0$ ), es decir, **los territorios no se distribuyen al**



**azar** entre los diferentes tipos de sustrato (Tabla 3). Se registraron 437 peces damisela territoriales (Fig. 5). Los resultados muestran que en el sustrato *arena*, hubo menos territorios de los esperados al azar para las cuatro especies más abundantes de la familia (Tabla 3).

En el caso de *S. leucostictus* en *pedacería* hubo más territorios de los esperados al azar y en *A. palmata* hubo menos territorios de los esperados al azar. En los sustratos *arena con pedacería* y *corales varios* no hubo diferencias significativas entre los territorios observados y los esperados de una distribución al azar (Tabla 3).

Para las especies *S. planifrons* y *M. chrysurus* se observaron más territorios de los esperados al azar en las colonias de *A. palmata*. No se encontraron diferencias significativas en los sustratos *arena con pedacería*, *pedacería* y *corales varios* con respecto a los territorios observados y esperados al azar (Tabla 3).

En la Tabla 3 se aprecia que para *S. dorsopunicans* se observaron más territorios de los esperados al azar en el sustrato *corales varios*. En los otros tres sustratos no se encontraron diferencias significativas.

Las especies *S. diencaeus* y *S. variabilis* no se tomaron en cuenta para los análisis estadísticos por tener pocos individuos representados en la zona de estudio. *S. diencaeus* utilizó el sustrato *arena* y *pedacería*, mientras que *S. variabilis* se registró sólo en *pedacería* (Fig. 5, Tabla 3).

**Tabla 3.** Número de territorios observados (Obs) y esperados (Esp) por especie en cada sustrato, la proporción del área total abarcada por cada sustrato se muestra entre paréntesis. Se resaltan en negritas los valores significativos en la prueba estadística y si hay más (+) o menos (-) territorios de los esperados al azar ( $p < 0.05$ ).

Sustratos y proporciones↓	Especie→	<i>S. leuc.</i>		<i>S. plan.</i>		<i>M. chrys.</i>		<i>S. dorsop.</i>		<i>S. die</i>	<i>S. var.</i>	Total indiv. obs.
		Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.	Obs.		
Arena	(0.2)	<b>0-</b>	35.3	<b>0-</b>	20.3	<b>0-</b>	17	<b>0-</b>	11.5	0	0	0
Arena c/ped.	(0.03)	5	5.04	0	2.9	0	2.42	0	1.63	2	0	7
Pedacería	(0.66)	<b>171+</b>	119	48	68.5	59	57	54	38.6	4	5	341
<i>A. palmata</i>	(0.11)	<b>1-</b>	20.3	<b>54+</b>	11.7	<b>24+</b>	9.75	1	6.58	0	0	79
Corales varios	(0.01)	2	1.82	1	1.05	3	0.87	<b>3+</b>	0.59	0	0	9
Total indiv. observ.		179		103		86		58		6	5	437
Total $\chi^2$		76.39		182.73		45.43		33.83				
p		<0.001		<0.001		<0.01		<0.001				

Los individuos de la especie *M. chrysurus* al parecer se mueven en una área más amplia y defienden territorios más grandes que los demás peces damisela (Choat, 1991), en algunas ocasiones sólo se les observó salir de la *pedacería* y entrar en otra oquedad contigua, sin oportunidad de ver hacia donde se dirigían, por esto en algunos casos sólo se registraron puntos sin polígonos en el mapa (ver Fig. 5).

Los individuos de *S. planifrons* comparten el uso del sustrato con *M. chrysurus* y *A. saxatilis*; varios individuos juveniles de *M. chrysurus* fueron observados defender territorios en *A. palmata*. Así mismo, se observaron pequeños grupos de juveniles de *A. saxatilis* mantenerse sobre las colonias de *A. palmata* y se registró sólo un individuo de *A. saxatilis* que defendió un territorio temporal con huevos.

#### **4.3. Patrones de conducta**

Se registraron los patrones de conducta de 30 individuos de *S. leucostictus* y 30 de *S. planifrons* en *pedacería*; así como 30 individuos de *S. planifrons* en las colonias de coral *A. palmata*.

Se encontró que no hay diferencias significativas en cuanto al número de mordidas a los elementos que componen el sustrato *pedacería* realizadas por ambas especies (Hipótesis 1). Los individuos de *S. planifrons* presentaron un rango de número de mordidas ligeramente menor que los individuos de *S. leucostictus*, presentando valores entre 10 y 110 con un valor de la mediana de 55, mientras que en los individuos de *S. leucostictus* la variación es entre 30 y 150 con una mediana de 70 (Fig. 7a).

Los resultados del análisis para la Hipótesis 2a (Fig. 7b) muestran que no hay diferencias significativas en la frecuencia de persecuciones a intrusos que realizan los individuos de *S. planifrons* y *S. leucostictus* en el sustrato *pedacería*. La mediana de

ahuyentamientos fue de 3 para ambas especies. Los individuos de *S. planifrons* persiguieron hasta 19 intrusos, mientras que los individuos de *S. leucostictus* ahuyentaron hasta 13 intrusos en una sesión de observación de 10 minutos.

En cuanto al tamaño de los territorios (Hipótesis 2b) se encontró que en la *pedacería* los individuos de *S. leucostictus* defendieron territorios promedio de 1.2 m<sup>2</sup> ( $\pm 0.4349$  d.e.) y los individuos de *S. planifrons* defendieron territorios de 1.01 m<sup>2</sup> ( $\pm 0.7122$  d.e.). El análisis estadístico mostró que no hay diferencias significativas entre estos tamaños (Fig. 7c).

El resultado del análisis para la Hipótesis 3 (Fig. 7d) muestra que sí hay diferencias en el esfuerzo de defensa de territorio en diferentes sustratos. Los individuos de *S. planifrons* en *pedacería* realizan más persecuciones que los individuos conespecíficos en *A. palmata*. En la *pedacería* las persecuciones variaron de uno a 18, mientras que en la colonia de coral variaron de ninguna a ocho persecuciones. Las medianas tuvieron un valor de tres en *pedacería* y dos en *A. palmata*.

Los resultados muestran que sí hay diferencias en la frecuencia de mordidas a los elementos que componen el sustrato entre los individuos de *S. planifrons* en *pedacería* y en *A. palmata* (Hipótesis 4) (Fig. 7e). Los primeros presentaron mayor número de mordidas al sustrato con una mediana de 55, mientras que los individuos en *A. palmata* presentaron una mediana de 0 y el 75% de los individuos sólo realizó una o ninguna mordida al sustrato.

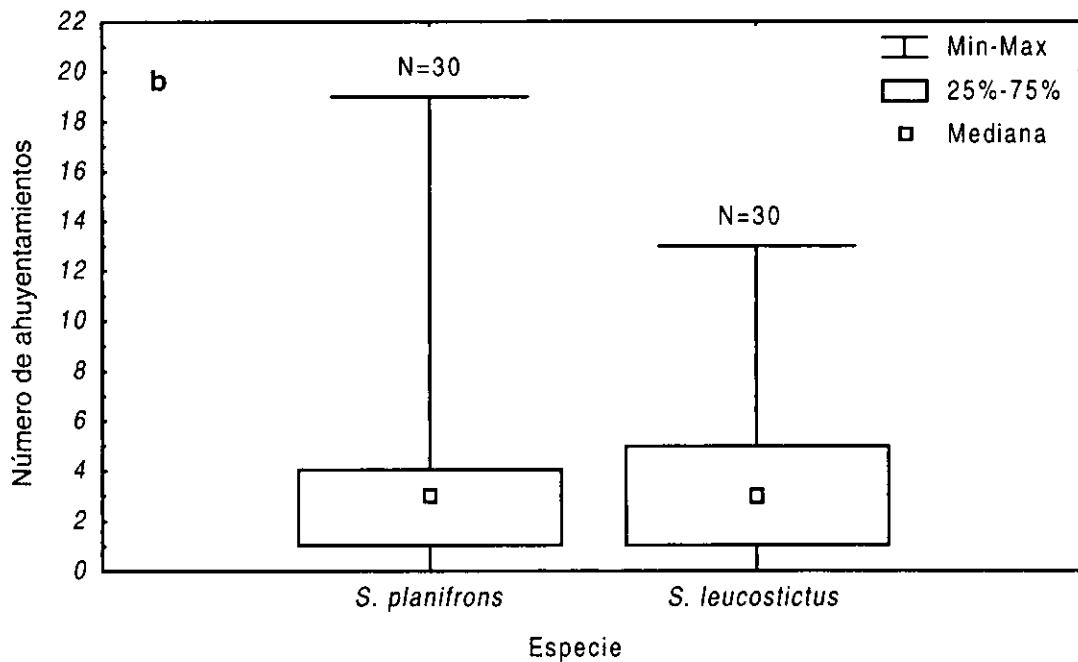
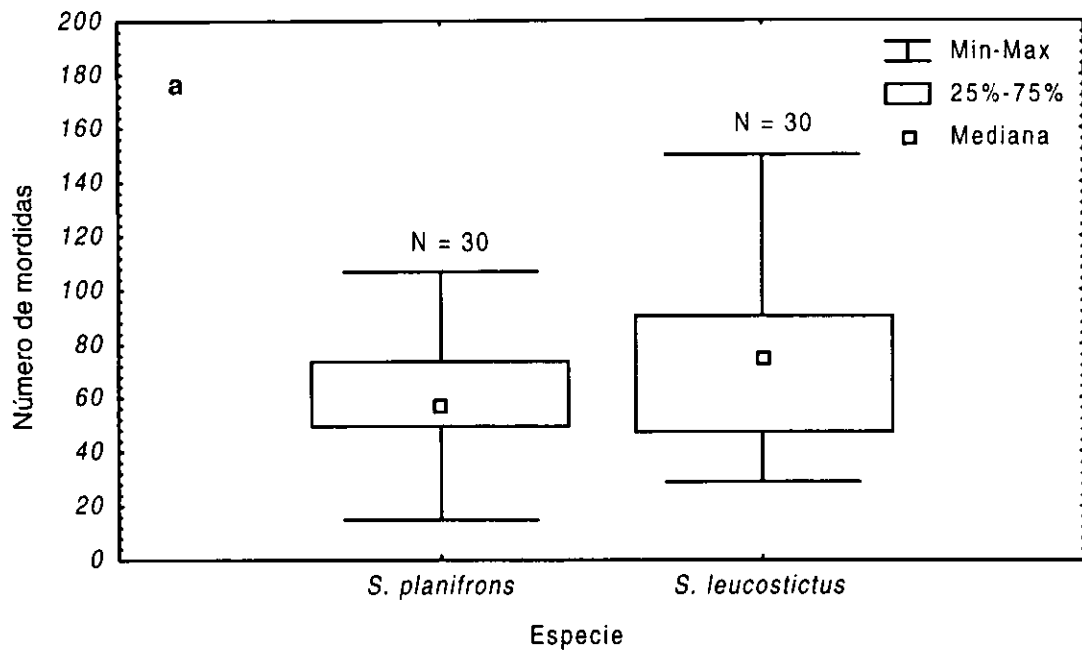
Las algas fueron el elemento más mordido en las tres categorías de damiselas, como se observa en las gráficas de frecuencias de mordidas a los elementos que componen el sustrato (Fig. 8).

Los peces herbívoros recibieron la mayoría de los ahuyentamientos de los

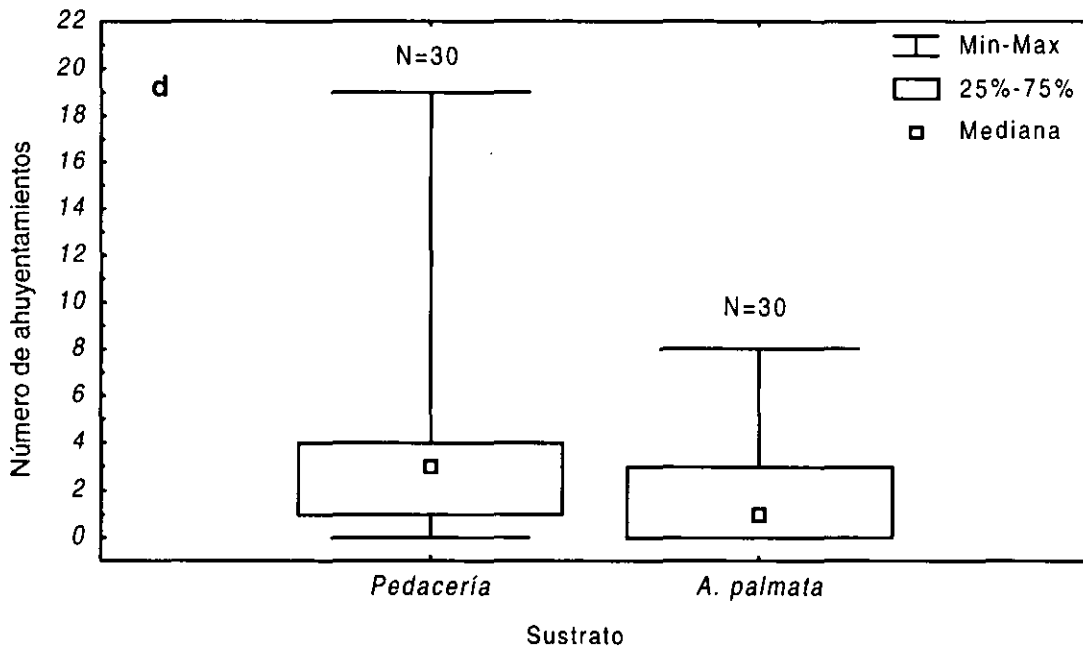
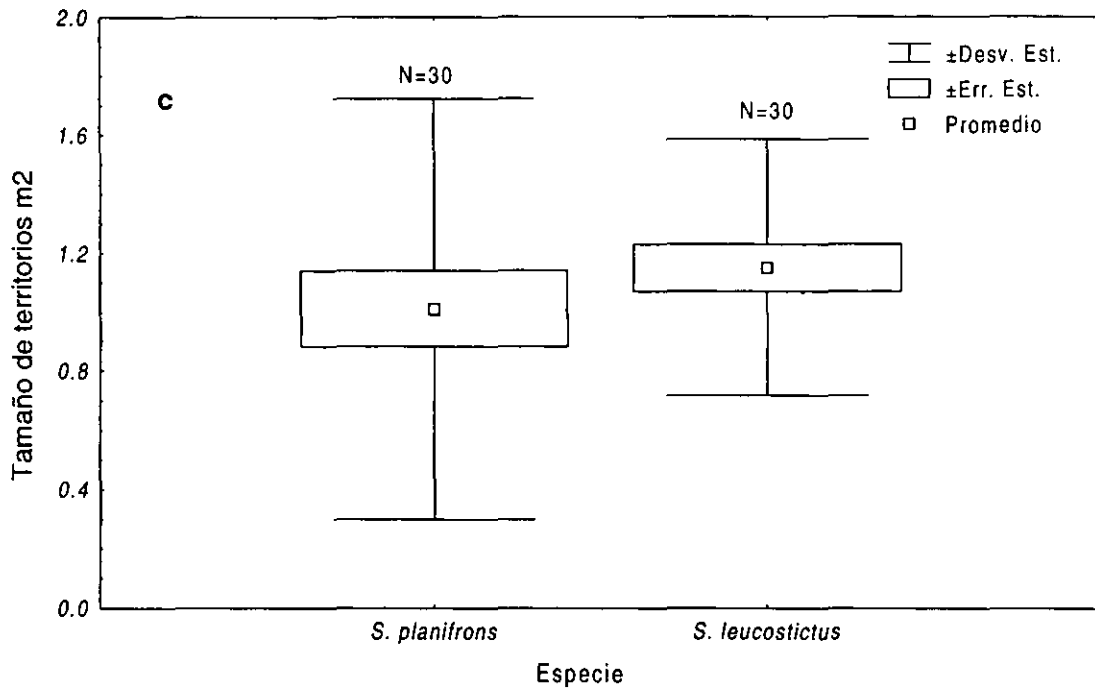
territorios. En el sustrato *pedacería* las especies más perseguidas por individuos de *S. leucostictus* fueron *Sparisoma viride*, *S. iserti* y *Talassoma bifasciatum* (Fig. 9). Los individuos de *S. planifrons* en *pedacería* persiguieron más frecuentemente a las especies *S. viride*, *S. iserti*, *S. aurofrenatum*, y en menores proporciones a *A. coeruleus*, *C. capistratus* y *S. leucostictus* (Fig. 9). En *A. palmata* los peces más ahuyentados fueron los conoespecíficos y el herbívoro *S. viride*; y en menor proporción fueron ahuyentados *S. iserti*, *A. coeruleus*, *A. saxatilis*, *S. leucostictus* y *M. chrysurus*. (Fig. 9).

En la Tabla 4 se presenta, para las tres categorías de peces damisela, el número de éstos individuos y que especies persiguieron. Se muestra que de los 30 individuos registrados de *S. leucostictus*, 21 individuos ahuyentaron a *S. viride*, 6 ahuyentaron a *T. bifasciatum*, cinco a *S. iserti*, tres a *A. coeruleus* y sólo uno persiguió a un conoespecífico.

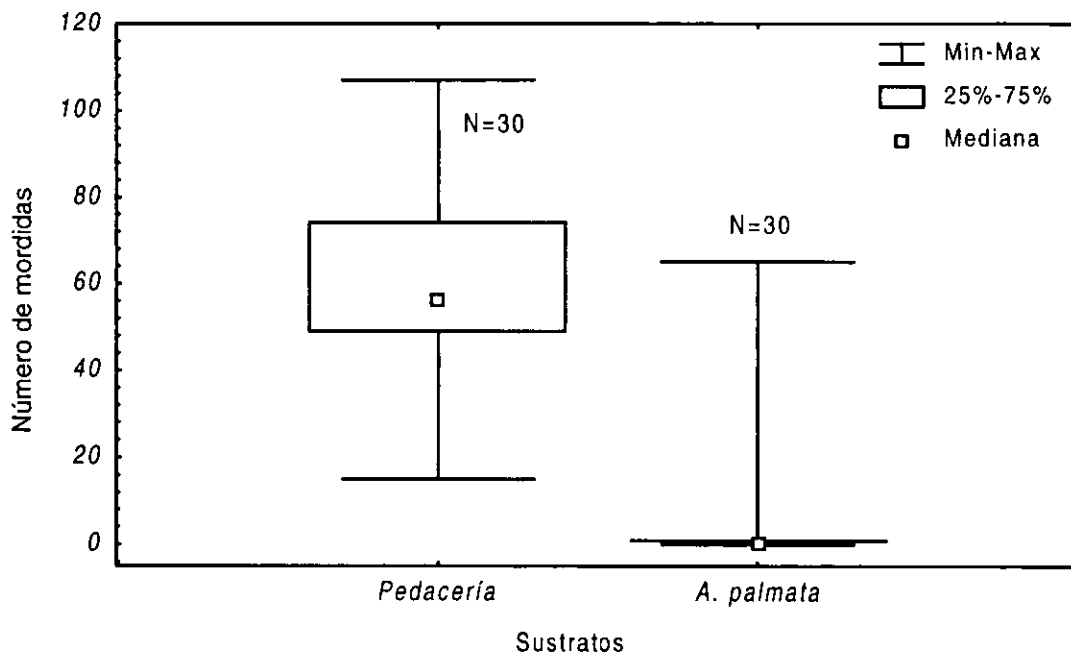
Veintiún individuos de *S. planifrons* en *pedacería* ahuyentaron a *S. viride*, cinco a *S. iserti*, cuatro a *S. leucostictus* y cuatro a *A. coeruleus* (que son especies con un alto porcentaje de abundancia relativa). Siete individuos de *S. planifrons* en *A. plamata* ahuyentaron a conoespecíficos, nueve ahuyentaron a *S. viride*, dos a *M. chrysurus*, dos a *A. saxatilis*, con quienes comparte el sustrato. Las especies raras y menos abundantes fueron ahuyentadas por pocos pomacéntridos (Tabla 4). Los hábitos de los peces intrusos ahuyentados se muestran en la última columna de la misma tabla.



**Figura 7. a)** Número de mordidas a los elementos del sustrato pedacería (Hipótesis 1). Kruskal-Wallis=3.42,  $p=0.0645$ . **b)** Número de ahuyentamientos contra intrusos realizados por individuos de ambas especies en el sustrato pedacería. (Hipótesis 2). K-W=0.228,  $p=0.6327$ .



**Figura 7. c)** Tamaño de los territorios de *S. planifrons* y *S. leucostictus* en el sustrato pedacería. (Hipótesis 3).  $t=0.9175$ ,  $p=0.3627$ . **d)** Ahuyentamientos contra intrusos realizadas por individuos de *S. planifrons* en el sustrato pedacería y en *A. palmata*. (Hipótesis 4).  $K-W=4.82$ ,  $p=0.0281$ .



**Figura 7e.** Número de mordidas a los elementos de los sustratos *pedacería* y *A. palmata* por individuos de *S. planifrons*. (Hipótesis 5).  $K-W=43.36$ ,  $p=0.0001.6$



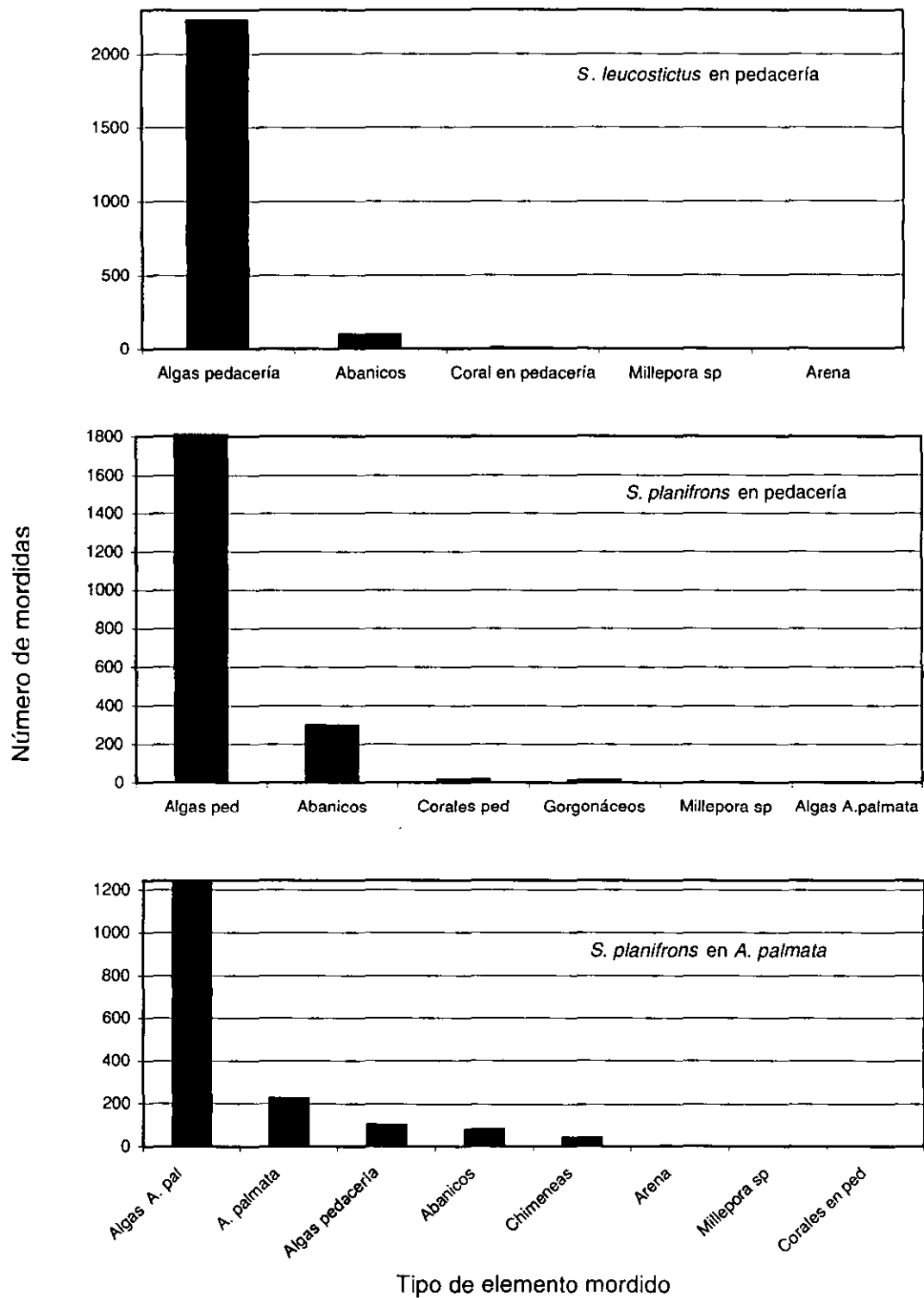


Figura 8. Mordidas a los elementos del sustrato.

**Tabla 4.** Número de pomacéntridos de cada categoría y especies ahuyentadas. Orden de abundancia (en Tabla 1) de las especies ahuyentadas y hábito espacial de los intrusos. Se resaltan en negritas las especies de pomacéntridos ahuyentadas. Las tres últimas especies no presentan rango de abundancia ya que no fueron registradas durante los transectos, sólo en los registros de patrones conductuales.

<i>S. leuc.</i> en pedacera (N=30)	<i>S. plan.</i> en pedacera (N=30)	<i>S. plan.</i> en <i>A. palmata.</i> (N=30)	Especies ahuyentadas	Orden de abundancia	Hábito
1	4	2	<b><i>Stegastes leucostictus</i></b>	1	<b>Territorial</b>
3	4	3	<i>Acanthurus coeruleus</i>	2	Transeúnte
21	21	9	<i>Sparisoma viride</i>	3	Transeúnte
5	5	3	<i>Scarus iserti</i>	4	Transeúnte
0	1	7	<b><i>Stegastes planifrons</i></b>	5	<b>Territorial</b>
0	0	2	<b><i>Microspathodon chrisurus</i></b>	7	<b>Territ. extensos</b>
0	0	2	<b><i>Abudefduf saxatilis</i></b>	8	<b>Territ. temporales</b>
0	0	1	<i>Haemulon sciurus</i>	10	Transeúnte
1	0	1	<i>Haemulon flavolineatum</i>	12	Transeúnte
2	2	2	<i>Halichoeres radiatus</i>	13	Transeúnte
2	3	1	<i>Chaetodon capistratus</i>	14	Transeúnte
6	2	2	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	15	Transeúnte
0	0	1	<i>Haemulon carbonarium</i>	16	Transeúnte
1	0	0	<i>Halichoeres bivittatus</i>	17	Transeúnte
0	1	0	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	18	Transeúnte
3	4	1	<i>Sparisoma rubripinne</i>	19	Transeúnte
0	1	0	<i>Scarus vetula</i>	21	Transeúnte
1	0	1	<i>Anisotrampus virginicus</i>	22	Transeúnte
0	0	1	<i>Pomacanthus arcuatus</i>	23	Transeúnte
1	1	0	<i>Haemulon plumieri</i>	24	Transeúnte
0	0	1	<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	27	<b>Territorial</b>
1	1	0	<i>Acanthurus bahianus</i>	28	Transeúnte
1	0	1	<i>Scarus taeniopterus</i>	29	Transeúnte
1	0	0	<i>Halichoeres gamoti</i>	33	Transeúnte
0	1	0	<i>Hypoplectrus nigricans</i>	35	Transeúnte
0	0	1	<i>Canthigaster rostrata</i>	49	Transeúnte
0	0	1	<i>Hypoplectrus indigo</i>	51	Transeúnte
1	0	0	<b><i>Stegastes sp</i></b>	60	<b>Territorial</b>
0	1	0	<i>Spheroides spengleri</i>	0	Transeúnte
0	0	1	<i>Gobiosoma sp</i>	0	<b>Territorial</b>
1	0	0	<i>Lactophrys polygonia</i>	0	Transeúnte

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. *Patrones de conducta en pedacería: Stegastes planifrons vs Stegastes leucostictus*

En la hipótesis de trabajo se propuso similitud en la intensidad de forrajeo realizada por *S. planifrons* y *S. leucostictus* evaluada a través del número de mordidas efectuadas a los elementos que componen el sustrato pedacería. El análisis no permitió rechazar la hipótesis nula con lo cual se puede suponer que los individuos de ambas especies con territorios en el sustrato pedacería invierten energía en similar proporción en la defensa de sus territorios y, por lo tanto, pueden tener similares requerimientos alimenticios para actividades como patrullaje de territorio, visitas a otros sitios de mejor calidad, ahuyentamiento de intrusos, interacciones con vecinos y cortejo. Por lo tanto, es posible suponer que en este caso el sustrato es un elemento regulador del comportamiento y que los individuos se comportarán y adaptarán de acuerdo al medio en el cual se desenvuelven, es decir, de forma un tanto independiente de su filogenia.

Se propuso que en la pedacería, el hábitat primario de *S. leucostictus*, los individuos de esta especie realizarían menor número de persecuciones contra intrusos que los individuos de *S. planifrons*. En este caso se esperaba mayor entrada de intrusos a los territorios de individuos de *S. planifrons* en pedacería registrando más ahuyentamientos debido a la baja CCR percibida por otros peces y, por lo tanto, presentar mayor intensidad de defensa que los individuos de *S. leucostictus* con alta CCR. Esto debido a que los intrusos podrían estar evaluando la CCR del propietario del recurso (Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas, 1994) y, basándose en esta evaluación, decidir entrar o no al territorio.

Los resultados mostraron que no hay diferencias significativas en el esfuerzo de defensa en dicho sustrato entre ambas especies. Al igual que en la hipótesis

anterior, probablemente los individuos de ambas especies presentan un patrón de defensa similar debido a la defendibilidad relativamente baja del recurso pedacería.

Se propuso que los territorios de los individuos de *S. leucostictus* serían más grandes que los territorios de individuos de *S. planifrons* en el sustrato pedacería, ya que los primeros podrían presentar una CCR relativamente mayor en promedio. El análisis mostró que no hay diferencias significativas entre el tamaño de los territorios defendidos por individuos de dichas especies en el mismo sustrato. Estos resultados podrían reforzar la proposición de que el ambiente, en este caso el sustrato pedacería, hace que los individuos modifiquen y adecúen tácticas las cuales les permiten competir por los recursos presentes y defenderlos (Brown y Orians, 1970) independientemente de su especie.

## **5.2. *Stegates planifrons*: conducta en pedacería y conducta en *A. palmata***

En la comparación de la conducta de defensa entre los individuos de *S. planifrons* en los sustratos pedacería y *A. palmata* se propuso que los individuos en el sustrato pedacería presentarían mayor intensidad de defensa de territorios que los individuos en *A. palmata* evaluada como el número de ahuyentamientos a intrusos. En el sustrato pedacería los intrusos pueden entrar al territorio desde cualquier dirección, en contraste, la arquitectura de las colonias de *A. palmata* restringe la entrada a intrusos ya que no pueden acercarse desde cualquier dirección. El análisis apoya esto ya que permitió rechazar la hipótesis nula, con lo cual se concluyó que los individuos en pedacería ahuyentan intrusos con más frecuencia que los individuos en *A. palmata*. El defender sitios en el sustrato de pedacería puede implicar un mayor gasto energético que en las colonias de *A. palmata* durante la defensa del territorio ya que se enfrentan intrusos de todas direcciones, siendo posible que las colonias de coral *A. palmata* seanpreciadas por los congéneres territoriales ya que son más "económicas" de defender. Por otro lado es posible que las áreas vivas de *A. palmata* no sean tan atractivas para los herbívoros por tener baja densidad algal y por esto

haya menos intrusos.

En las colonias de *A. palmata* la estructura del coral limita la entrada de peces en esos territorios (de alta defendibilidad), lo cual puede implicar un menor gasto energético de estos propietarios que los que defienden territorios en la pedacera (baja defendibilidad). Para evaluar la retribución de la defendibilidad en éxito reproductivo, se podría comparar el número de cortejos y nidos realizados por los individuos de *S. planifrons* en los diferentes sustratos. Se podría realizar un mapa de los territorios de individuos de esta especie en ambos sustratos, marcar los territorios *in situ* y durante los periodos reproductivos observar a cada individuo contabilizando los despliegues para cortejos y las puestas de huevos. Posteriormente se podrían comparar los datos obtenidos para los individuos en la pedacera y en *A. palmata*. Se esperaría encontrar mayor éxito reproductivo en los individuos en *A. palmata* que aquellos en pedacera registrando más cortejos y más nidos probablemente por la protección que provee la estructura del coral a los huevos evaluado por las hembras.

En la cuarta hipótesis se propuso que los individuos de *S. planifrons* en pedacera realizarían mayor número de mordidas al sustrato que los individuos en *A. palmata*, debido a que la defensa de territorios en pedacera parece requerir una mayor inversión de energía y, por lo tanto, mayor consumo alimenticio que la defensa de territorios en *A. palmata* ya que hay más. El análisis apoyó esta hipótesis. Al defender territorios de diferentes defendibilidades (acceso a intrusos), existe diferente desgaste energético y por lo tanto los peces en pedacera probablemente necesitan consumir alimento a intervalos cortos ya que ahuyentan a intrusos con mayor frecuencia que los individuos en *A. palmata*. En cambio, los individuos en *A. palmata* no reciben la misma intensidad de intrusos que sus conespecíficos en pedacera por la estructura física del coral la cual impide a los intrusos entrar con facilidad a alimentarse en las ramas de las colonias del coral. Para éstos individuos el gasto energético es menor y probablemente por ello presentan menor consumo alimenticio. Por otro lado, en la pedacera el área cubierta por algas es mayor que en las colonias

de *A. palmata* y los individuos tienen acceso a mayor biomasa algal de la cual obtener sus requerimientos energéticos diarios. Al tener más biomasa algal dentro de los territorios en pedacería que en los territorios en *A. palmata*, el consumo de algas es mayor, ya que al tener el recurso al alcance, se consume en mayor proporción (Begon *et al.*, 1990).

En algunos trabajos se propone a *S. planifrons* como una especie herbívora (Ebersole, 1985; Itzkowitz, 1995). Los registros realizados de los patrones de herbivoría de individuos de esta especie en ambos sustratos muestran que el elemento más mordido fue el tapete algal (Fig. 8), lo cual podría coincidir con lo reportado por los autores anteriormente citados. Se podría sugerir que a partir de la estimación del patrón de alimentación en este trabajo (tocar con la boca los elementos que componen el sustrato) no se podría asegurar si los individuos registrados en realidad se alimentaban de algas, de pequeños organismos entre o sobre el tapete algal o no se alimentaron. Sin embargo varios autores consideran que las damiselas son peces omnívoros (Randall, 1974; Hauser, 1984), ya que encontraron restos de diferente materia orgánica en el aparato digestivo de los peces que colectaron; es más probable que los peces damisela sean omnívoros que herbívoros especializados.

En los registros de ahuyentamientos a intrusos se obtuvo que los individuos de ambas especies en la pedacería ahuyentaron a intrusos conespecíficos y a herbívoros de las familias Scaridae (peces loro), Acanthuridae (peces cirujanos), Chaetodontidae (peces mariposa) y Labridae (lábridos). En el sustrato pedacería más individuos de *S. leucostictus* "intrusos-vecinos" fueron ahuyentados por parte de individuos *S. planifrons* que por parte de conespecíficos, mientras que no fueron registrados ahuyentamientos de parte de *S. leucostictus* hacia *S. planifrons*. Estos datos pueden indicar que en pedacería los individuos de *S. leucostictus* son dominantes (ganan las interacciones agonistas) sobre los individuos de *S. planifrons*. Los individuos de *S. leucostictus* podrían evaluar la baja CCR de los otros individuos

que ronda el arrecife desde la zona de pastizal hasta la pedacera de coral (Humann, 1994), sus hábitos alimenticios se desconocen, pero tal vez debido a que utiliza la pedacera para refugiarse hay mayor probabilidad de que exista alguna interacción entre el residente y el pez transeúnte. La segunda especie es *Gobiosoma sp*, estos individuos son territoriales y el individuo registrado fue ahuyentado por una damisela en *A. palmata*, probablemente sus territorios estaban sobrelapados ya que los gobios también habitan las colonias de coral. La otra especie es *Lactophrys polygonia* cuyos individuos rondan sobre los arrecifes (transeúnte), se desconocen sus hábitos alimenticios, pero el simple hecho de pasar cerca del pez damisela territorial desencadena la defensa del territorio a través de los despliegues y patrones agresivos con diferentes “grados de magnitud” dependiendo del tipo de intruso y de sustrato (Iitzkowitz, 1979; Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas, 1994; Ludlow, 1993).

Se distinguieron dos tipos de intrusos muy frecuentes los cuales se acercaron a los territorios de peces damisela: los vecinos y/o congénicos (incluye individuos con territorios sobrelapados como *Microspathodon chrysurus* y *Abudefduf saxatilis*) y los transeúntes. La principal diferencia entre ambos grupos podría ser el hábito espacial y la “intención” alimenticia con el cual se aproximan a dicha zona. Por una parte, los intrusos congénicos territoriales en cualquier sustrato se acercan probablemente para evaluar la calidad de otro sitio adyacente a su territorio que puede o no estar defendido por un pez damisela (pueden alimentarse, defenderlo por un período corto, establecerse o regresar a su territorio anterior). Si se encuentran con el residente de ese sitio, entonces habrá interacciones.

Los peces damisela, y en general los individuos territoriales, pueden presentar el efecto del residente previo (*prior resident effect*), una de las estrategias que explican este efecto es la “estrategia del burgués” (Maynard Smith y Parker, 1976). El residente al ver invadido su territorio inicia la interacción (despliegues) ahuyentando al intruso y el intruso, al asumirse como tal, evitará una confrontación mayor y se rendirá alejándose de ese sitio. Probablemente debido a esta estrategia, el intruso

casi nunca derrota al residente. En las observaciones realizadas a los peces damisela en el arrecife Ixlaché, no se registró algún intruso el cual desplazara al residente para defender ese sitio. Por otro lado, los intrusos denominados transeúntes pueden acercarse con o sin "intención" a la zona en la cual los peces damisela defienden sus territorios, probablemente a alimentarse, a reunirse con su grupo o al dirigirse a su refugio. Estos peces intrusos también provocan en los peces damisela territoriales un despliegue agresivo para ahuyentarlos. En otros trabajos se ha visto en algunos casos que los peces damisela pueden distinguir a los intrusos depredadores de huevos (Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas, 1994), quienes podrían afectar directamente su adecuación y sobre este tipo de intrusos acentúan la agresividad para defender el sitio y proteger su prole.

### **5.3. Uso de sustratos**

El sustrato pedaceraía podría considerarse un recurso limitado para los peces (Sale, 1978), ya que hay una área finita del mismo. Sin embargo, esto no coincide con el mapa de territorios (Fig. 5) ya que se pueden observar áreas en la pedaceraía y corales en las cuales no hay peces defendiendo sitios. La pedaceraía está limitada pues se distinguen sus bordes, sin embargo esto no implica que sea un recurso limitado para los peces ya que mucha de ella no está ocupada y esto puede resultar en poca o nula competencia por dicho recurso si este no está saturado.

Ningún pomacéntrido fue observado defendiendo territorios en arena (Tabla 3), por lo que no se puede considerar que haya competencia por dicho sustrato. Este sustrato no tiene los recursos necesarios para cubrir las necesidades básicas individuales ya que no hay algas de las cuales alimentarse y no hay recovecos para refugio ni para cuidar huevos; así como tampoco proveen sitios adecuados para que las hembras ovipositen.

En el caso de *S. leucostictus* se encontraron más territorios de los esperados



al azar en pedacera y menos territorios de los esperados al azar en *A. palmata*, lo cual puede confirmar que esta especie no habita colonias de coral. Los individuos probablemente prefieren utilizar el sustrato pedacera y no las colonias de coral, quizás por que no les provee los recursos requeridos, y ahorran energía al evitar competir por éstos sitios en el sustrato limitado.

Posiblemente la ausencia de *S. leucostictus* en *A. palmata* se debe a la exclusión por parte de individuos dominantes de *S. planifrons* ya que al evaluar la agresividad del propietario en *A. palmata* deciden no entrar y buscar sitios para el establecimiento de territorios en otros sustratos. Esto se podría verificar mediante un experimento en el cual se retiren a todos los individuos de *S. planifrons* de la zona a estudiar, principalmente de las colonias de *A. palmata*, y se registre el comportamiento de los individuos de *S. leucostictus* en el uso de colonias de *A. palmata* disponible. Sin embargo, Gutiérrez (1998) realizó un trabajo similar retirando peces de ciertas zonas. Encontró que los reclutas de las especies *S. dorsopunicans* y *S. planifrons* se establecían en pedacera y en corales vivos respectivamente, aún cuando no existiera la competencia interespecífica.

Es posible que los individuos de *S. leucostictus* se establezcan en *A. palmata*, debido a las ventajas que este sustrato aporta en cuanto a defendibilidad y éxito reproductivo. Otra posibilidad es que no se establezcan debido a la ausencia de otros individuos congéneres, ya que la presencia de otros individuos puede ser indicadora del valor del recurso y atractiva para los individuos reclutas.

La proporción de individuos de *S. planifrons* encontrada en *A. palmata* u otros corales puede estar indicando cierta preferencia por el sustrato tridimensional, ya que se observaron y registraron más territorios de los esperados al azar. Lo mismo se registró para la especie *M. chrysurus*; como también lo indican los trabajos de Itzkowitz (1977, 1979), Kauffman (1977), Williams (1978, 1979) en Jamaica y Loreto Viruel (1991), Mendoza Cuenca y Ríos Cárdenas (1994) en Puerto Morelos, Quintana

varias colonias *A. palmata* con mayor cobertura de algas coralinas y tapetes algales. Probablemente los peces damisela territoriales sí promueven este excesivo crecimiento algal que evidentemente afecta los corales, aunque previamente el coral haya recibido ciertos beneficios de la conducta de los peces.

Durante los recorridos diarios en la zona estudiada del arrecife se logró ubicar a la mayoría de los individuos en sus territorios, por lo tanto se pudo observar la existencia de varias zonas de pedacería sin territorios de damiselas (Fig. 5). Se registró la mayor parte de los peces los cuales defendieron territorios siguiendo un patrón de agrupación, como también lo registró Ludlow (1993) en arrecifes de Puerto Morelos, en lugar de habitar parches aislados.

Se ignoran las razones por las cuales los peces no defendieron territorios dentro de dichas zonas que a simple vista parecían tener las mismas características que el resto de la pedacería. Probablemente los individuos reconocen ciertas ventajas o desventajas de los sitios, que sólo con un trabajo a un nivel más fino se podrían conocer. Como se sugirió anteriormente, otra posibilidad es que la pedacería no esté saturada y exista algún patrón por el cual los peces prefieren defender territorios en sitios en donde se encuentran individuos conespecíficos, denominados sitios tradicionales (Warner, 1988), en los cuales los individuos se establecerán, incluso sin importar la calidad de los recursos. Lo anterior se puede apoyar con lo reportado por Itzkowitz (1977) quien propuso que los individuos excluidos de hábitats primarios establecen territorios en sitios adyacentes a hábitats primarios. Algunos sitios sin peces probablemente presentan recursos de igual o mejor calidad que los sitios en los cuales hay peces territoriales y debido a la ausencia de peces en esas zonas, simplemente los reclutas o vecinos no se establecen en estas áreas.

En los resultados reportados por Ludlow (1993) se muestra que los individuos de la especie *S. diencaeus* durante los movimientos extraterritoriales, denominados correrías, inspeccionan otros territorios. Si el propietario no se encuentra,

generalmente el visitante se alimenta en ese sitio y termina defendiendo el territorio hasta que el propietario regresa o sale de su refugio y ahuyenta al “visitante”, éste último regresa a su territorio original. En otras ocasiones en las que el propietario no regresa, el visitante se queda en esa área, estableciendo su nuevo territorio. Esto muestra que probablemente los residentes consideran que los territorios de otros individuos contienen mejores recursos que los territorios propios y, por lo tanto, realizan correrías y visitas.

#### **5.4. Ensamble de peces arrecifales**

En los dos censos realizados, cinco de las diez especies de peces más abundantes fueron damiselas territoriales: *Stegastes leucostictus* en el primer lugar, lo cual coincide con lo reportado por Itzkowitz y Slocum (1995) quienes encontraron a ésta damisela como la más abundante en el ambiente arrecifal posterior somero jamaiquino compuesto de arena suelta y compacta con numerosas piezas de pedacería. En quinto lugar de abundancia se registró a *Stegastes planifrons*, *Microspathodon chrysurus* en séptimo, *Abudefduf saxatilis* y *Stegastes dorsopunicans*, en octavo y noveno respectivamente. Esto indica que las especies territoriales de la familia Pomacentridae están bien representadas en el ensamble y su abundancia puede ser determinante en la estructura arrecifal de Ixlaché, a través de sus patrones conductuales.

Las familias que siguen a los pomacéntridos en orden de abundancia son Scaridae y Acanthuridae. Se tiene a *Acanthurus coeruleus* en segundo, *Sparisoma viride*, *Scarus iserti* en tercero y cuarto, y *Acanthurus chirurgus* en sexto lugar de abundancia. Estas especies son herbívoras y rondan el arrecife en cardúmenes, principalmente los acantúridos (peces cirujano), a los que se les unen algunas especies de peces loro como *Scarus vetula* y el haemúlido *Anisotremus virginicus*. Al ser los escáridos (peces loro) uno de los grupos más numerosos y al rondar para alimentarse tanto en pedacería con algas como en los corales (Randall, 1974), los

individuos de ésta familia reciben el más alto porcentaje de ahuyentamientos por persecuciones de parte de los peces damisela territoriales. Mientras que otros individuos de otras especies presentan patrones de forrajeo solitario, en parejas o en pequeños grupos, mientras otros se mantienen ocultos entre la pedacera, lo cual reduce la probabilidad de registro durante censos diurnos.

Los resultados muestran la abundancia de los peces diurnos y conspicuos del ensamble. Seguramente se obtendrían diferentes resultados si se realizaran muestreos nocturnos o censos utilizando icticidas o anestésicos, como los resultados obtenidos por Brock (1982) quien registró a una especie nocturna y críptica como la más abundante para ese arrecife colectando todos los peces a través de "encerrar" en una red al parche arrecifal y esparcir un icticida. Por lo tanto, el ensamble caracterizado en el presente trabajo se compone de las especies de peces observables durante el día.

El trabajo de Sale *et al.* (1984) muestra que la estructura de los ensambles en cada arrecife estudiado en términos de número de especies, número de individuos y composición de especies, varía a través del tiempo. El coeficiente de similitud de Morisita-Horn resultó cercano a 1 al comparar el número de individuos por especie de cada muestreo, esto indica una estabilidad en la composición de especies y números de individuos del ensamble, lo cual se refleja en la gran similitud de las curvas de abundancia proporcional acumulada de los muestreos. La especie *Kipphosus sectatrix* presentó un cambio drástico en el número de individuos entre muestreos debido a los registros de 2 cardúmenes durante el primer muestreo, los cuales no fueron observados durante el segundo muestreo (Apéndice 1). Estos sesgos por la probabilidad de encontrar cardúmenes durante los monitoreos, deben considerarse en este tipo de estudios.

Si se comparan las especies registradas en otros ensambles arrecifales de la misma zona arrecifal (arrecife posterior) se pueden encontrar composiciones

*S. partitus*, lo cual coincide con lo reportado por Itzkowitz (1977) para el arrecife posterior de Jamaica. Esto puede ser indicador de que los individuos de éstas especies no son tan abundantes como otras especies de pomacéntridos territoriales en los ensambles del arrecife posterior, lo cual hace evidente la idea de preferencia de sustratos específicos y, por lo tanto, su distribución en diferentes zonas arrecifales a través de las diferentes etapas de desarrollo de los individuos, como lo registró Loreto Viruel (1991) para los ensambles de Puerto Morelos. Al comparar la abundancia de las tres especies mencionadas anteriormente con el estudio de Macías Ordoñez (1994) se obtienen diferentes resultados, la especie *S. partitus* fue registrada en sexto lugar de abundancia encontrándose en los sitios profundos (25-30 m), mientras que en este trabajo se registró en el cuadragésimo octavo lugar de abundancia. Estos rangos de abundancia pueden estar influenciados por la preferencia a utilizar sustratos específicos y por la competencia por exclusión en la cual las especies de pomacéntridos con alta CCR excluyen de ciertos sustratos a los individuos de especies con baja CCR.

### **5.5. Relaciones entre la conducta de peces territoriales y la comunidad arrecifal**

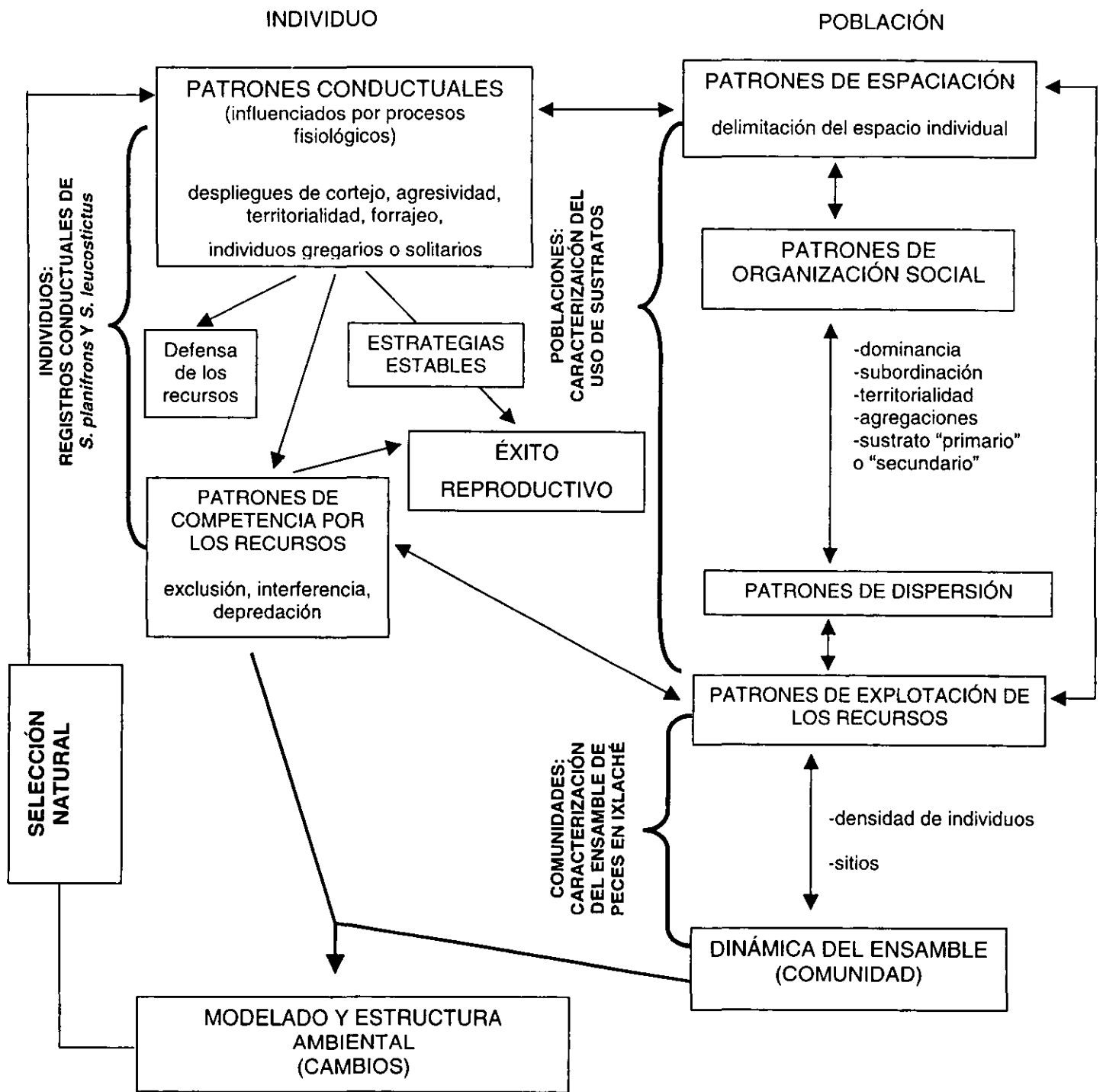
A partir de las teorías propuestas por Brown y Orians (1970) acerca de los patrones de distribución de los animales con movimiento autónomo, de los esquemas propuestos por Real (1994), y de la información obtenida en el presente trabajo se presenta un diagrama (Fig. 10) que representa las interacciones encontradas, en el cual se proponen algunas posibles relaciones entre los patrones conductuales y la estructura del ensamble estudiado.

Real *op cit.* propone que las bases mecánicas del comportamiento están formadas por un conjunto de procesos internos, dichos procesos pueden ser divididos, a *grosso modo*, en cinco subcomponentes interactuantes como son la neurobiología, los procesos hormonales y el desarrollo, seguidos de los caracteres psicofisiológicos y de los procesos de decisiones para conformar lo que conocemos

entre congénicos en pedacera. Este espacio individual da como resultado el patrón de dispersión interespecífica que probablemente lleva a la organización social. Esta organización a su vez está regulada por el patrón de distribución de los individuos incluyendo su rol o papel dentro de la población (dominantes o subordinados).

Dentro de una población se presentan patrones de organización social que permiten a los individuos más aptos y/o dominantes (los más abundantes y los que ganan interacciones agonísticas) utilizar los recursos de mejor calidad, esto a su vez da como resultado el patrón de espaciación entre ellos (por exclusión) y la dispersión; por esto las flechas en el esquema se dirigen en ambas direcciones. Esto se puede ejemplificar con la exclusión en *A. palmata* de parte de los individuos *S. planifrons* dominantes quienes distribuyen a los otros pomacéntricos en los demás sustratos que no son *A. palmata*. Con los registros territoriales en mapas se obtuvo la distribución de pomacéntricos sobre la base de un mecanismo de organización social regulado por la competencia tanto por explotación como por interferencia.

La organización social a través de la explotación de los recursos (el rol de cada individuo en el sistema) y los patrones de competencia, resultan en la dinámica y conformación del ensamble observable en el ambiente estudiado (caracterizaciones del ensamble considerando riqueza y equitabilidad), sobre el cual también influye la densidad de individuos y los sitios de explotación de recursos. A su vez los patrones de explotación de los recursos dependen de la localización de los recursos dentro del ambiente y, por lo tanto, también influyen en los patrones de dispersión y distribución de los individuos. Por la otra vía, el efecto de la conducta individual y la conformación del ensamble puede darse al nivel de interacciones competitivas a través de estrategias estables (que se mantienen en cada generación), reflejadas en el éxito reproductivo y moduladas por la exclusión, interferencia, depredación, enfermedades y factores físicos ambientales, como los disturbios naturales. Estos cambios comunitarios también se ven regulados por la fuerza de la selección natural, la cual provoca que ciertos patrones conductuales en los individuos permanezcan a través



**Figura 10.** Patrones y procesos propuestos a partir de los registros en el ensamble de Ixiaché. Las letras en negritas, fuera de los corchetes, indican los niveles a los cuales de obtuvo información en este trabajo.

## 5.6. DEL COMPORTAMIENTO A LAS COMUNIDADES Y VICEVERSA

En el presente trabajo se propone que un ambiente físico, dada la abundancia de recursos espaciales y alimenticios, provoca que los individuos desarrollen estrategias y patrones conductuales específicos. Dichos patrones modifican a su vez, ciertas características ambientales influenciadas por las interacciones entre individuos como la competencia por territorios, alimento y selección sexual (eg. abundancia de recursos). Dado el éxito de dichas estrategias y patrones entre las poblaciones, estos se han mantenido a través de las generaciones.

La territorialidad de los peces damisela facilita estudiar su comportamiento. Son conspicuos, abundantes y conductualmente dominantes teniendo una poderosa influencia regulatoria sobre otros individuos. Su conducta individual afecta la dinámica poblacional (Begon *et al.* 1990), lo cual se ve reflejado en los los ensambles, registrado en las caracterizaciones a través de los monitoreos.

Los individuos de la damisela *Stegastes leucostictus* presentaron una fuerte preferencia por utilizar el sustrato pedacera, presumiblemente por no tener otra alternativa al ser posiblemente excluidos de *A. palmata* por individuos de *Stegastes planifrons* dominantes. Los individuos *S. planifrons*, aunque no son tan abundantes como los individuos *S. leucostictus* posiblemente desempeñan un papel determinante en "decidir" la distribución del resto de los individuos de las otras especies de peces damisela a través de la exclusión. Esto coincide con Williams (1978), quien propone la preferencia de sustratos como el resultado de la exclusión competitiva y de un mecanismo social (la organización).

El sustrato *A. palmata* parece ser un recurso limitado por el cual existe gran competencia probablemente por las ventajas en defendibilidad inherentes a su arquitectura, la cual provee cierta protección contra intrusos. Esta ventaja en



defendibilidad podría redundar en mayor éxito reproductivo de sus ocupantes que de aquellos en otros sustratos.

Los pomacentridos territoriales se establecen en sustratos adecuados los cuales les permitan realizar las actividades necesarias para sobrevivir y reproducirse.

La interacción entre los peces territoriales y los peces transeúntes está estrechamente vinculada por el recurso sustrato y los recursos que a su vez crecen sobre él, y posiblemente su distribución esté regulada por interacciones agresivas.

La caracterización de este ensamable a través de la realización de censos permite visualizar la estructura del ensamble y el tipo de interacciones que se pueden esperar en la comunidad arrecifal.

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**

## 6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

-Anónimo. 1997. Programa de Manejo del Parque Nacional Isla Contoy. INE-SEMARNAP. 123 pp.

-Archer, J. 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press. Great Britain. 257pp.

-Austad, S. N., W. T. Jones, and P. M. Waser. 1979. Territorial defence in speckled wood butterflies: why does the resident always win? *Animal Behaviour*. **27**(3):960-961.

-Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. USA. 945 pp.

-Brock, R. E. 1982. A critique of the visual census method for assessing coral reef fish populations. *Bull. Mar. Sci.* **32**(1):269-272.

-Brown, J. L., G. H. Orians. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **1**:239-262

-Choat, J. H. y D.R Bellwood. 1985. Interactions amongst herbivorous fishes on a coral reef: influence of spatial variation. *Mar. Biol.* **89**:221-234.

-Choat, J.H. 1991. The biology of herbivorous fishes on coral reefs. En The ecology of fishes in coral reefs. P.F Sale, edit. Academic Press. USAQ.,. pp 120-155.

-Ebersole, J. P. 1985. Niche separation of two damselfish species by aggression and differential microhabitat utilization. *Ecology*. **66**(1):14-20.

-Enquist, M. 1985. Communication during aggressive interactions with particular

references to variation in choice of behaviour. *Anim. Behav.* **33**:1152-1161.

-Foster, S. A. 1985. Size-dependent territory defense by a damselfish. *Oecologia.* **67**:499-505.

-Goreau, T.F.1979. Corales y arrecifes coralinos. *Investigación y Ciencia.* **37**:48-60.

-Goreau, T. J., J. Cervino, M. Goreau, R. Hayes, M. Hayes, L. Richardson, G. Smith, K. DeMeyer, I. Nagelkerken, J. Garzon-Ferrera, D. Gil, G. Garrison, E. H. Williams, L. Bunkley-Williams, C. Quirolo, K. Patterson, J. W. Porter, K. Porter. 1998. Rapid spread diseases in Caribbean coral reefs. *Rev. Biol. Trop.*, 46 Supl. **5**:157-171.

-Guevara Muñoz, D. 1998. Análisis de la estructura comunitaria de los peces arrecifales del Parque Marino Chankanaab, Cozumel, Quintana Roo. Tesis profesional. Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de Mexico. 49 pp.

-Gutiérrez Carbonell, D., C. García Sáez, M. Lara Pérez-Soto, C. Padilla Souza, J. Pizaña Alonso, R. Macías Ordóñez. 1993. Caracterización de los arrecifes coralinos de la reserva de la Biosfera Sian Ka'an, Q. Roo. Serie documentos Sian Ka'an. Núm. **1**:1-47.

-Gutiérrez, L. 1998. Habitat selection by recruits establishes local patterns of adult distribution in two species of damselfishes: *Stegastes dorsopunicans* and *S. planifrons*. *Oecologia*, **115**:268-277.

-Hauser, H. 1984. Book of fishes. Editorial Pisces Books. USA. 192 pp.

-Helfman, G. S. 1989. Threat-sensitive predator avoidance in damselfish-trumpetfish interactions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **24**:47-58.

- Horne, E.A, Itzkowitz, M. 1995. Behaviour of the female beaugregory damselfish (*Stegastes leucostictus*). *J. Fish Biol.* **46**:457-461.
- Humann, P. 1993. Reef coral identification. New World Publications, Inc. Florida. 253 pp.
- Humann, P. 1994. Reef fish identification. New World Publications, Inc. E.U.A. 406 pp.
- Itzkowitz, M. 1977. Spatial organization of the Jamaican damselfish community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **28**:217-241.
- 1978. Group organization of a territorial damselfish, *Stegastes planifrons*. *Behaviour.* **65**:125-137.
- 1979. Territorial tactics and habitat quality. *Am. Nat.* **114**(4): 585-614.
- 1985. Aspects of the population dynamics and reproductive success in the permanently territorial beaugregory damselfish. *Mar. Behav. Physiol.* Vol. 12:57-69.
- Itzkowitz, M., Makie, D. 1986. Habitat structure and reproductive success in the beaugregory damselfish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **97**:305-312.
- Itzkowitz, M. y C.J. Slocum. 1995. Is the amount of algae related to territorial defense and reproductive success in the beaugregory damselfish?. *Mar. Behav. Physiol.* **24**:243-250.
- Jordan, E. 1980. Arrecifes coralinos del nordeste de la Península de Yucatán: estructura comunitaria, un estimador del desarrollo arrecifal. Tesis doctoral. Inst. de Ciencias del Mar y Limnol. UNAM. pp 118.

-Kaplan, E. 1982. A Field Guide to Coral Reefs. Houghton Mifflin Company. Boston. 289 pp.

-Kaufman, L. 1977. The three spot damselfish: effects on benthic biota of Caribbean coral reefs. *Proc. Thrd. Symp. Coral Reefs*. 1:559-564.

-Krebs, J.R. y N.B. Davies. 1987. An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. 389 pp.

-Krebs, J.R. y N.B. Davies. 1993. Competing for resources. Pages 102-119 en J. R. Krebs and N. B. Davies, editores. Behavioural Ecology. An evolutionary approach, 3rd Edition. Blackwell Scientific, London.

-Kimmel, J.J. (1985). A new species-time method for visual assessment of fishes and its comparison with established methods. *Env. Biol. Fish.* 12(1), pp 23-32.

-Klumpp, D. W., D. Mckinnon y P. Daniel. 1987. Damselfish territories: zones of high productivity on coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40:41-51.

-Lambshed, P.J.D., H.M. Platt, K.M. Shaw. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. of Nat. Hist.* 17:859-874.

-Lara Pérez-Soto, M. 1989. Zonación y caracterización de los escleractinios en el arrecife Anegada de Afuera, Veracruz, México. Tesis profesional. Fac. Ciencias. UNAM. México. 91 pp.

-Lieberman, T., A. Genin and Y. Loya. 1995. Effects on growth and reproduction of the coral *Stylophora pistillata* by the mutualistic damselfish *Dascyllus marginatus*. *Mar. Biol.* 121:741-746.

- Lobel, P. S. 1980. Herbivory by damselfishes and their role in coral reef community ecology. *Bull. Mar. Sci.* **30**:273-289.
- Loreto Viruel, R. 1991. Organización espacial de la comunidad de peces damisela (Pomacentridae) en la costa del Caribe Mexicano. Tesis profesional. Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de Mexico. 68 pp.
- Loya, Y. 1972. Community structure and species diversity of hermatipic corals at Eliat, Red Sea. *Mar. Biol.* **13**:100-123.
- Ludlow, A. 1993. Movimientos extraterritoriales, ocupación de territorios y calidad del hábitat en *Stegastes diencaeus*. Tesis profesional. Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de Mexico. 60 pp.
- Macías Ordóñez, R. 1994. Variación espacial de la comunidad ictiológica de la reserva de la Biósfera de Sian Ka'an. Tesis de Maestría en Ciencias. Fac. Ciencias. UNAM. México. 69 pp.
- Macías Ordóñez, R. 1997. The mating system of *Leiobunum vittatum* Say 1821 (Arachnida: Opiliones: Palpatores): resource defense polygyny in the striped harvestman. Thesis Ph. D. Lehigh University. USA. 167 pp.
- Macarthur, R. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*. **101**(921):377-385 pp.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press. EUA. 179 pp.
- Maher, C. R. y D. F. Lott. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing. *Animal Behavior*. **49**:1581-1597.

- Maynard Smith, J. y G. A. Parker. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* **24**:159-175.
- Meadows, D. 1995. Effects of habitat geometry on territorial defence costs in a damselfish. *Animal Behavior*. **49**:1406-1408.
- Meekan, M.G., A.D.L. Steven y M.J. Fortin. 1995. Spatial patterns in the distribution of damselfishes on a fringing coral reef. *Coral Reefs*. **14**:151-161.
- Mendoza Cuenca, L. y O., Ríos Cárdenas. 1994. Tamaño del territorio, agresividad y esfuerzo de defensa en *Stegastes planifrons* (Peces: Pomacentridae) en el arrecife posterior de Puerto Morelos, Quintana Roo. Tesis profesional. Fac. Ciencias, UNAM. 37 pp.
- Menge, B.A. y A.M. Olson. 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *TREE*. **5**(2):52-56.
- Morales, M. y G., Salinas. 1988. Contribución al conocimiento de la ictiofauna de Isla Contoy, Quintana Roo, México. Tesis profesional. ENEP Iztacala, UNAM. 100 pp.
- Myrberg, A. A. Jr. y A. E. Thresher. 1974. Interspecific agresión and its relevance to the concept of territoriality in reef fishes. *Amer. Zool.* **14**:81-96.
- Noble, G.K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk* **56**:263-273.
- Padilla Souza C. A. 1989. Estructura comunitaria de escleractinios del arrecife el Cabezo, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM. 96 pp.
- Parker, G. A. 1974. Assesment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of theoretical Biology. Behaviour* **48**:157-184.

-Potts, D.C. 1977. Suppression of coral populations by filamentous algae within damselfish territories. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **28**:207-216.

-Porter, J. W. 1972. Patterns of species diversity in Caribbean reef corals. *Ecology*, vol. 3, no. 4: 744-748.

-Randall, J E. 1974. The effect of fishes on coral reefs. Proc. of the Second Int. Coral Reef Symp. Brisbane. 159-166 pp.

-Real, L. A. 1994. Behavioral mechanisms in evolutionary ecology. The University of Chicago Press. Chicago. 469 pp.

-Reese, E. S. 1978. The study of space-related behavior in aquatic animals: special problems and selected examples. 347-374 pp; en Reese, E. S. y Lighter, F. J. 1978. Contrasts in behavior. Adaptations in the aquatic and terrestrial environments. John Wiley and Sons. New York.

-Robertson, D.R. y S.D. Gaines. 1986. Interference competition structures habitat in a local assemblage of coral reef surgeonfishes. *Ecology*. **67**:1372-1383.

-Sale, P.F. 1978. Coexistence of coral reef fishes - a lottery for living space. *Env. Biol. Fish.* **3**(1):85-102.

---- 1991. Reef Fish Communities: Open Nonequilibrium Systems. pp 564-598, en The ecology of fishes on coral reefs.

---- 1991. The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press. USA. 754 pp.

-Siegel, S. y N. J. Castellan. 1995. Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas. México. 437 pp.



-Sikkel, P.C. y C. W. Petersen. 1995. Reproductive ecology of damselfishes: Introduction to the symposium. *Bulletin of Marine Science*. No. 3, **57**:565-568.

-Temeles, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they "dear enemies"? *Anim. Behav.* **47**:339-350.

-Warner, R. R. 1988. Traditionality of mating-site preferences in a coral reef fish. *Nature* **335**:719-721.

-Williams, A. H. 1978. Ecology of threespot damselfish: social organization, age structure and population stability. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **34**:197-213.

---- 1979. Interference behavior and ecology of threespot damselfish (*Stegastes planifrons*). *Oecología (Berl.)***38**:223-230.

Apéndice 1. Listado comparativo de monitoreos con el promedio de individuos por transecto y orden de abundancias de especies según la Tabla 1. M1=primer monitoreo, M2=segundo monitoreo. Se resaltan en negritas las especies de pomacentridos y la especie que tuvo el registro más contrastante entre censos.

ESPECIE M1	Total M1	Promedio de individuos por transecto	Orden de abund.	ESPECIE M2	Total M2	Promedio de individuos por transecto	Orden de abund.
<b><i>Stegastes leucostictus</i></b>	516	17.2	1	<b><i>Stegastes leucostictus</i></b>	595	19.83	1
<i>Acanthurus coeruleus</i>	359	11.967	2	<i>Acanthurus coeruleus</i>	473	15.77	2
<i>Sparisoma viride</i>	319	10.633	3	<i>Sparisoma viride</i>	297	9.9	4
<b><i>Stegastes planifrons</i></b>	266	8.8667	4	<b><i>Stegastes planifrons</i></b>	252	8.4	6
<i>Scarus iserti</i>	257	8.5667	5	<i>Scarus iserti</i>	314	10.47	3
<i>Acanthurus chirurgus</i>	237	7.9	6	<i>Acanthurus chirurgus</i>	265	8.833	5
<b><i>Microspathodon chrysurus</i></b>	201	6.7	7	<b><i>Microspathodon chrysurus</i></b>	221	7.367	8
<b><i>Abudefduf saxatilis</i></b>	183	6.1	8	<b><i>Abudefduf saxatilis</i></b>	235	7.833	7
<b><i>Stegastes dorsopuncans</i></b>	141	4.7	9	<b><i>Stegastes dorsopuncans</i></b>	113	3.767	9
<b><i>Kyphosus sectatrix</i></b>	124	4.1333	10	<b><i>Kyphosus sectatrix</i></b>	19	0.633	26
<i>Haemulon sciurus</i>	80	2.6667	11	<i>Haemulon sciurus</i>	63	2.1	11
<i>Haemulon favolineatum</i>	66	2.2	12	<i>Haemulon favolineatum</i>	54	1.8	14
<i>Halichoeres radiatus</i>	59	1.9667	13	<i>Halichoeres radiatus</i>	52	1.733	15
<i>Haemulon carbonarium</i>	57	1.9	14	<i>Haemulon carbonarium</i>	41	1.367	18
<i>Chaetodon capistratus</i>	56	1.8667	15	<i>Chaetodon capistratus</i>	54	1.8	13
<i>Halichoeres bivittatus</i>	53	1.7667	16	<i>Halichoeres bivittatus</i>	39	1.3	19
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	52	1.7333	17	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	54	1.8	12
<i>Sparisoma rubripinne</i>	39	1.3	18	<i>Sparisoma rubripinne</i>	32	1.067	20
<i>Anisotremus virginicus</i>	25	0.8333	19	<i>Anisotremus virginicus</i>	25	0.833	21
<i>Pomacanthus arcuatus</i>	24	0.8	20	<i>Pomacanthus arcuatus</i>	20	0.667	25
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	22	0.7333	21	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	64	2.133	10
<i>Lutjanus chrysurus</i>	20	0.6667	22	<i>Lutjanus chrysurus</i>	18	0.6	27
<i>Haemulon plumieri</i>	19	0.6333	23	<i>Haemulon plumieri</i>	21	0.7	24
<i>Odontoscion dentex</i>	17	0.5667	24	<i>Odontoscion dentex</i>	51	1.7	17
<i>Haemulon parra</i>	15	0.5	25	<i>Haemulon parra</i>	5	0.167	35
<i>Caranx ruber</i>	15	0.5	26	<i>Caranx ruber</i>	25	0.833	22
<i>Scarus vetula</i>	13	0.4333	27	<i>Scarus vetula</i>	52	1.733	16
<i>Acanthurus bahianus</i>	10	0.3333	28	<i>Acanthurus bahianus</i>	18	0.6	28
<b><i>Stegastes diencaeus</i></b>	9	0.3	29	<b><i>Stegastes diencaeus</i></b>	11	0.367	31
<i>Haemulon macrostomum</i>	9	0.3	30	<i>Haemulon macrostomum</i>	4	0.133	36
<i>Sphyræna barracuda</i>	9	0.3	31				
				<i>Scarus coelestinus</i>	8	0.267	32
<b><i>Stegastes variabilis</i></b>	8	0.2667	32				
<i>Halichoeres gamoti</i>	8	0.2667	33	<i>Halichoeres gamoti</i>	7	0.233	33
<i>Lutjanus apodus</i>	8	0.2667	34	<i>Lutjanus apodus</i>	15	0.5	30
<i>Holocentrus vexillarius</i>	7	0.2333	35	<i>Holocentrus vexillarius</i>	1	0.033	48
<i>Scarus taeniopterus</i>	7	0.2333	36	<i>Scarus taeniopterus</i>	17	0.567	29
<i>Chaetodon ocellatus</i>	6	0.2	37	<i>Chaetodon ocellatus</i>	1	0.033	46
<i>Hypoplectrus sp.</i>	6	0.2	38				
<i>Hypoplectrus nigricans</i>	5	0.1667	39	<i>Hypoplectrus nigricans</i>	6	0.2	34

ESPECIE M1	Total M1	Promedio de individuos por transecto	Orden de abund.	ESPECIE M2	Total M2	Promedio de individuos por transecto	Orden de abund.
<i>Lutjanus mahogoni</i>	5	0.1667	40	<i>Lutjanus mahogoni</i>	2	0.067	42
<i>Aulostomus maculatus</i>	5	0.1667	41	<i>Aulostomus maculatus</i>	3	0.1	37
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	4	0.1333	42	<i>Coryphopterus glaucofr.</i>	25	0.833	23
<i>Bodianus rufus</i>	3	0.1	43	<i>Bodianus rufus</i>	1	0.033	52
<i>Scarus guacamaia</i>	3	0.1	44				
<i>Sparisoma radians</i>	3	0.1	45	<i>Sparisoma radians</i>	2	0.067	41
<i>Hypoplectrus indigo</i>	3	0.1	46				
<i>Epinephelus striatus</i>	2	0.0667	47				
<i>Calamus calamus</i>	2	0.0667	48				
<i>Enchelycore nigricans</i>	2	0.0667	49	<i>Enchelycore nigricans</i>	1	0.033	49
<i>Gymnothorax miliaris</i>	2	0.0667	50				
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	2	0.0667	51				
<i>Canthidermis sufflamen</i>	2	0.0667	52				
<i>Lachnolaimus maximus</i>	2	0.0667	53	<i>Lachnolaimus maximus</i>	3	0.1	38
<b><i>Stegastes sp.</i></b>	<b>2</b>	<b>0.0667</b>	<b>54</b>				
<b><i>Stegastes partitus</i></b>	<b>2</b>	<b>0.0667</b>	<b>55</b>	<b><i>Stegastes partitus</i></b>	<b>2</b>	<b>0.067</b>	<b>43</b>
<i>Holacanthus ciliaris</i>	2	0.0667	56				
<i>Mycteroperca interstitialis</i>	1	0.0333	57				
<i>Dasyatis americana</i>	1	0.0333	58				
<i>Malacoctenus triangulatus</i>	1	0.0333	59	<i>Malacoctenus triangulatus</i>	1	0.033	44
<i>Diodon holacanthus</i>	1	0.0333	60				
<i>Canthigaster rostrata</i>	1	0.0333	61	<i>Canthigaster rostrata</i>	3	0.1	40
<i>Lutjanus analis</i>	1	0.0333	62	<i>Lutjanus analis</i>	3	0.1	39
<i>Pomacanthus paru</i>	1	0.0333	63	<i>Pomacanthus paru</i>	1	0.033	50
<i>Gymnothorax moringa</i>	1	0.0333	64				
<i>Echeneis naucrates</i>	1	0.0333	65				
<i>Gobiosoma oceanops</i>	1	0.0333	66				
<i>Mycteroperca bonaci</i>	1	0.0333	67	<i>Mycteroperca bonaci</i>	1	0.033	45
				<i>Hypoplectrus unicolor</i>	1	0.033	47
				<i>Holocentrus sp</i>	1	0.033	51
S=67				S=52			