

112  
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Organización espacial de la comunidad de peces  
damisela (POMACENTRIDAE) en la costa del  
Caribe Mexicano**

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G O  
P R E S E N T A :  
ROSA MARIA LORETO VIRUEL

JUNIO 1991

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



## **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 está 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.

## CONTENIDO

I.- INTRODUCCION . . . . .	1
II.- ANTECEDENTES . . . . .	4
2.1 Comunidades . . . . .	4
2.2 Arrecifes Coralinos . . . . .	6
2.3 Peces Arrecifales . . . . .	8
2.3.1 Familia POMACENTRIDAE (Peces Damisela) . . . . .	9
2.4 Indices de Sobreposicion del Nicho . . . . .	11
III.- AREA DE ESTUDIO (Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo) . . . . .	15
3.1 Descripcion . . . . .	15
3.2 Caracterizacion de la zona posterior del arrecife . . . . .	17
IV.- MATERIAL Y MÉTODOS . . . . .	19
4.1 de Campo . . . . .	19
4.1.1 Prospecciones . . . . .	19
4.1.2 Toma de Datos . . . . .	20
4.2 de Gabinete . . . . .	22
4.2.1 Manejo de Datos . . . . .	22
V.- RESULTADOS . . . . .	24
5.1 Distribucion y Utilizacion relativa de sustratos . . . . .	24
5.2 Distribucion espacial de Peces damisela . . . . .	27
5.2.1 Especie-Sustrato . . . . .	27
5.2.2 Especie-Nivel del Sustrato . . . . .	32
5.3 Probabilidad de sobreposicion del nicho . . . . .	35
5.3.1 Utilizacion del sustrato (Especie-Sustrato) . . . . .	35
5.3.2 Utilizacion intrasustrato (Especie-Nivel del sustrato) . . . . .	44
VI.- DISCUSION . . . . .	49
6.1 Distribucion y Utilizacion relativa de sustratos . . . . .	49
6.2 Distribucion espacial de Peces damisela . . . . .	50
6.3 Probabilidad de sobreposicion del nicho y coexistencia de las especies en estudio . . . . .	55
VII.- DISCUSION GENERAL . . . . .	59
VIII.- CONCLUSIONES . . . . .	61
VIII.- LITERATURA CITADA . . . . .	63

## I. INTRODUCCION

Una comunidad es un conjunto de individuos de diferentes especies que coexisten en espacio y tiempo, e interaccionan a través de relaciones tróficas y espaciales (Lincoln *et al.*, 1985; Begon *et al.* 1986). Las propiedades de estos individuos más sus interacciones dan como resultado propiedades llamadas emergentes que son únicas de la comunidad, como por ejemplo la diversidad y riqueza de especies, la abundancia relativa, la dominancia relativa, la estructura trófica, etc. (Begon *et al.*, 1986), las cuales proporcionan patrones que caracterizan a la estructura de cada comunidad y son afectados por las interacciones entre sus especies y por los factores físicos del ambiente que habitan ((Hughes, 1986; Menge and Olson, 1990).

En el ambiente marino, un arrecife coralino constituye la comunidad más compleja donde coexisten cientos de especies que ocupan diversos nichos ecológicos (Loya, 1972). Los esqueletos calcáreos de los corales escleractinios constituyen el sustrato donde se refugian, alimentan, y reproducen organismos como crustáceos, equinodermos, moluscos y peces, entre otros, lo cual confiere a los arrecifes una enorme abundancia y diversidad de especies (Loya, 1972; Pizaña, 1990). Explicar el origen y el mantenimiento de la alta diversidad que caracteriza a estas comunidades tropicales es aún un problema para los ecólogos. Al respecto, varias hipótesis se han sugerido donde se enfatiza la importancia de las interacciones competitivas que resultan en la repartición de recursos (MacArthur and Levins, 1967), o bien, donde se subraya la relevancia de las perturbaciones físicas y/o biológicas que previenen la exclusión competitiva al crear "claros" o espacios nuevos para más especies, tal como lo predice la hipótesis de perturbación intermedia (Connell, 1978). En éste trabajo se ha considerado uno de los componentes más conspicuos e importantes en estas comunidades arrecifales: los peces damisela. Las especies de este grupo seleccionan ciertos sustratos en el arrecife (Itzkowitz, 1977; Robertson and Lassing, 1980) para establecer su territorio permanente (a lo largo del año) o temporalmente (durante la reproducción). Estos territorios son áreas utilizadas como refugio, para la anidación e incubación de huevos y para mantener recursos como alimento (Itzkowitz, 1989). El residente de cada uno de estos territorios muestra una conducta agresiva en contra de otras especies intrusas, la cual le permite defender este espacio y los recursos ahí presentes (Myrberg and Thresher, 1974; Ebersole, 1985; Mahoney, 1981).

Una consecuencia importante de esta conducta agresiva y de la defensa de estos territorios por parte de los peces damisela son los efectos en procesos relevantes en las comunidades arrecifales (Lobel, 1980; Klump and Polunin, 1989), como por ejemplo la tasa de erosión y el reciclaje de nutrientes (fósforo y nitrógeno), y por otra parte, los efectos en la estructura comunitaria de otros grupos de organismos que

coexisten en estas áreas. Se ha demostrado (Lobel, 1980) que la conducta agresiva de los peces damisela afecta básicamente:

- (1) la abundancia y la distribución de herbívoros que también se alimentan de algas verdes como son los erizos (Williams, 1979), y de otros invertebrados como los cangrejos, moluscos y ofiuridos que utilizan como refugio la capa basal de algas rojas en estos territorios,
- (2) el sobrecrecimiento de las algas filamentosas que son utilizadas como alimento por estos peces pueden causar la muerte del coral y de las algas coralinas distribuidas dentro del territorio, los cuales son elementos importantes en el desarrollo de las estructuras arrecifales, y
- (3) estos territorios son sitios importantes en el reciclaje de nitrógeno en el arrecife debido a que el crecimiento de las algas verde-azules es mayor en éstas áreas defendidas por los damisela.

Asimismo, se ha demostrado (Brawley and Adey, 1977; Klumpp and Daniel, 1987) que:

- (4) los territorios de los peces damisela son áreas de alta productividad primaria en los arrecifes de coral, y que
- (5) la diversidad de especies de algas en estas áreas es mayor que en los sustratos adyacentes.

Pocos grupos de organismos afectan componentes tan diferentes de la comunidad arrecifal.

En México los estudios de comunidades de peces se han realizado principalmente en lagunas costeras (Reséndez, 1970, 1973, 1975; Amezcua-Linares, 1972; Bravo-Núñez y Yañez-Arancibia, 1979; Yañez-Arancibia y col., 1979; Aguirre y col., 1982; Mallard y col., 1982), y escasamente en los arrecifes (Hildebrand, 1964; Chávez, 1966; Reséndez, 1971, Alvarez-Guillen y col., 1986), por lo que se conoce muy poco acerca de la distribución de las especies de estas comunidades.

En nuestro país los sistemas arrecifales son en su mayoría explotados tanto por el turismo como por la pesca de producción y subsistencia, por lo que constituyen un recurso natural apreciable desde el punto de vista económico y científico (Lara, 1989).

En vista de la importancia de estos sistemas arrecifales y de los peces damisela en éstos, el presente trabajo se planteó con los siguientes objetivos:

General: describir la organización espacial de la comunidad de peces damisela con territorios permanentes en la zona posterior del arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo, mediante:

- la descripción de la distribución y la frecuencia relativa de utilización de los sustratos usados con frecuencia por los peces damisela para establecer su territorio,
- la descripción de la distribución de ocho especies de peces damisela: siete del género *Stegastes* y una del género *Microspathodon*, considerando:
  - + la distribución y la frecuencia relativa de los juveniles y adultos en nueve tipos de sustrato, y
  - + la distribución vertical de las especies en los sustratos utilizados con mayor frecuencia.
- el cálculo de la probabilidad de sobreposición del nicho entre pares de especies (Petraitis, 1979) en términos de: la utilización del sustrato (especie-sustrato), y de la utilización intrasustrato (especie-nivel del sustrato). En estos términos se plantearon las siguientes hipótesis:
  - + la hipótesis nula ( $H_0$ ) de que las curvas de utilización del sustrato entre pares de especies son iguales,  $P_{1j} = P_{2j}$ , resultando en el alto grado de sobreposición del nicho, y
  - + la hipótesis alternativa ( $H_A$ ) de que las curvas de utilización del sustrato entre pares de especies son diferentes,  $P_{1j} \neq P_{2j}$ .

La discusión se realiza en base a los mecanismos ecológicos y sociales que afectan la distribución observada y permiten la coexistencia de las especies en la comunidad. Se han tomado en cuenta aspectos sobre la historia de vida de los organismos, sobre su organización social, sobre las interacciones conductuales, y sobre factores físicos del ambiente que habitan y que son importantes para comprender la organización espacial de la comunidad.

## II.- ANTECEDENTES

### 2.1 COMUNIDADES

Los estudios a nivel de comunidad son problemáticos porque se genera una gran cantidad de datos. En principio, se buscan los patrones que caracterizan la estructura (distribución, abundancia, diversidad de especies) y composición (especies presentes) de cada comunidad (Begon *et al.*, 1986; Hughes, 1986). El reconocimiento de estos patrones permite la formulación de hipótesis acerca de las causas que los provocan, y las hipótesis propuestas pueden ser falseadas por medio de estudios descriptivos, experimentos o modelos matemáticos (Begon *et al.*, 1986). Entre las hipótesis que se han sugerido para explicar los patrones en la estructura de cada comunidad se consideran a la competencia, la depredación, y las perturbaciones (Menge and Olson, 1990). De éstos, el proceso de competencia es una fuerza significativa que afecta la estructura de cada comunidad debido a que los organismos o especies que interactúan pueden sufrir una reducción en su fecundidad, sobrevivencia, o crecimiento poblacional como un resultado de la disminución o por la interferencia de los recursos esenciales por parte de los organismos de otra especie. De esta manera la competencia puede afectar componentes de la adecuación de estos organismos y la dinámica poblacional de las especies que compiten, y ésta dinámica en su entorno afectar la distribución y la abundancia de las especies en la comunidad (Begon *et al.*, 1986). Asimismo, la competencia también puede afectar otros componentes de la estructura comunitaria tales como la diversidad de especies. MacArthur y Levins (1967) sugirieron que los procesos de competencia resultantes en la repartición de recursos permiten la coexistencia de especies que compiten por los mismos recursos y de esta manera el mantenimiento de la diversidad que caracteriza a cada comunidad. En donde esta repartición con frecuencia se manifiesta por las diferencias en la distribución espacial o temporal de los recursos y así de las especies que compiten por éstos, y alternativamente por diferencias en las habilidades competitivas de estas especies. Sin embargo, cuando tal repartición de recursos no ocurre el proceso de competencia resulta en que la especie dominante competitivamente excluirá a la otra provocando una baja en la diversidad (Begon *et al.*, 1986).

La depredación es otra de las fuerzas significativas que puede afectar la composición y la estructura comunitaria. Sus efectos difieren por parte de los depredadores generalistas y especialistas. Los depredadores no-selectivos o generalistas pueden causar el incremento o decremento de la diversidad de especies dependiendo del grupo de especies presa. Si la presa fué atacada simplemente en proporción a su abundancia, la depredación resulta en una baja en la densidad de las especies domi-

nantes competitivamente, la reducción de la intensidad de la competencia, la oportunidad de colonización de más especies, y el incremento en la diversidad. Sin embargo, si la presa fué la especie subordinada la depredación puede resultar en el desplazamiento de esta especie y en una baja en la diversidad. Por otra parte, puede esperarse que los depredadores selectivos o especialistas favorezcan la alta diversidad de especies en la comunidad si actúan de una manera dependiente de la frecuencia de modo que la presa seleccionada es la dominante competitivamente, de esta manera la disminución en la abundancia de esta población dominante dará oportunidad a que otras especies colonizen áreas desocupadas (Begon *et al.*, 1986).

Otra explicación alternativa para varios de los patrones que se descubren en la estructura de cada comunidad se refiere a las perturbaciones. Estas son eventos físicos o biológicos que varían en espacio, intensidad y tiempo provocando la muerte o desplazamiento de algunos organismos que directa o indirectamente dan origen a "claros" o áreas nuevas para la colonización y establecimiento de nuevas especies. Además de que crean parches o "mosaicos" que proporcionan heterogeneidad al ambiente y varios microhabitats para cientos de especies (Sousa, 1984), pueden modificar con estos afectos la estructura comunitaria incluyendo la distribución, la abundancia y la diversidad de especies (Begon *et al.*, 1986; Menge and Olson, 1990). Los efectos en la diversidad pueden ser el decremento de ésta por la eliminación de especies, o bien el incremento por la colonización de nuevas especies debido a la reducción del tamaño de la población de especies dominantes competitivamente que dan oportunidad a otras especies de llegar a establecerse (Sousa, 1984). De estos eventos se ha considerado que entre los factores biológicos que actúan como agentes de perturbación está la depredación. Mientras que entre los factores físicos se ha incluido a los terremotos, incendios, tormentas, sequías, derrumbes, huracanes, y la acción del hombre que actúa como agente perturbador en las comunidades acuáticas (Sousa, 1984; Begon *et al.*, 1986).

De estas fuerzas que forman y estructuran comunidades se ha considerado que la influencia de los factores biológicos es menos significativa en comunidades donde las condiciones físicas son más severas, variables o impredecibles (Connell, 1978). Tal es el caso de las playas rocosas y arrecifes de coral donde la abertura de "claros" en comunidades de organismos sésiles se da como resultado de la acción del oleaje originada por el paso de huracanes, marejadas, anclaje de lanchas, etc. Acerca de esto Connell (1978) desarrolló un modelo teórico para explicar la influencia de las perturbaciones en la estructura de comunidades arrecifales, y este autor propuso en su hipótesis de "perturbación intermedia" que la alta diversidad de especies en estas comunidades es mantenida por tormentas periódicas de intensidad intermedia, las cuales crean "claros" y proporcionan un intervalo de tiempo suficiente para la invasión de más especies que inicialmente serán los propágulos de las especies pioneras. Esta hipótesis fué basada en las perturbaciones de intensidad intermedia debido a que al considerar los extremos para la intensidad y frecuencia de estas perturbaciones, se especularía que si las perturbaciones ocurren con frecuencia la ocupación de estos



"claros" no progresará más allá del estado pionero y la diversidad de especies en la comunidad será baja. Por el contrario, las perturbaciones poco frecuentes permitirán que la comunidad alcance el climax, y sin la creación de espacios que impidan la exclusión competitiva la diversidad de especies disminuirá (Connell, 1978).

## 2.2 ARRECIFES CORALINOS

Los estudios sobre los arrecifes de coral se han enfocado a dos puntos de vista principalmente: el geológico como ambientes marinos de depósito y el biológico, como comunidades ecológicas (Lara, 1989). Desde el punto de vista geológico los arrecifes de coral se han considerado como agregados de carbonato de calcio secretado y estructurado por organismos (Lara, 1989). Son ambientes marinos de depósito que se distinguen por las siguientes características (Goreau, 1979):

- están limitados a los litorales marinos someros donde la temperatura del agua no es menor en promedio a los 21 grados centígrados,
- los organismos bentónicos dominantes son sésiles en su mayoría y contienen esqueletos formados por carbonato de calcio,
- estos organismos depositan material calcáreo en forma de un armazón rígido compuesto por un entrelazado de esqueletos enterrados, y en forma de sedimentos finos (bioclastos) que son depositados dentro del armazón rellenando huecos en las partes someras y planas o en las pendientes de la estructura arrecifal,
- la calcificación y fotosíntesis están estrechamente relacionadas fisiológica y ecológicamente, y
- las condiciones óptimas para la calcificación (acreción) se presentan en la zona eufótica donde además las fuerzas de erosión son mayores.

Uno de los temas centrales en estudios de geología y biología de arrecifes de coral ha versado sobre la explicación de cómo la secreción intensa y acumulación de carbonato de calcio biogénico (bajo condiciones adecuadas) es utilizada en la formación de estas estructuras complejas, y discernir el precario balance que existe entre los procesos biológicos de calcificación (acreción) y los procesos físicos, químicos y biológicos que causan la pérdida de mineral del sistema (Lara, 1989). Además, para los biólogos los arrecifes de coral constituyen probablemente la comunidad más compleja del ambiente marino ya que en éstos, se refugian, alimentan y reproducen organismos como crustáceos, moluscos, equinodermos y peces entre otros (Loya, 1972; Pizaña, 1990). De ahí que el interés de los ecólogos se ha centrado en comprender la estructura y el mantenimiento de la alta diversidad que presentan generalmente estas comunidades tropicales (Lewis, 1986).

### Arrecifes Coralinos del Caribe Mexicano

Las estructuras arrecifales del Caribe Mexicano (sección noreste de la Península de Yucatán) han sido estudiadas por Castañares (1978), Chávez (1985, 1988) y, principalmente por Jordán (1979, 1980) quien realizó (1979) estudios tanto en corales "petreos" (escleractinios) como en corales "blandos" (gorgonáceos), y describió la estructura comunitaria y composición de las especies de hexa y octocorales presentes en estas estructuras, excepto Isla Cozumel y Banco Chinchorro. Asimismo reportó que a diferencia de otras áreas del Caribe, estos arrecifes se caracterizan por ser estructuras con un desarrollo "pobre", principalmente en la zona frontal. Mientras que, la alta densidad poblacional, dominancia de especies constructoras arrecifales, y alta riqueza específica caracterizan a la zona posterior. Esta configuración atípica la atribuyó a diferencias en la severidad ambiental (intensidad del oleaje, inclinación de la pendiente, sedimentación, etc.) entre zonas arrecifales diferentes lo cual, al parecer, ha existido por un largo periodo de tiempo. Este autor encontró que en esta formación arrecifal extensa (>40 Km) y más o menos continua se distinguen tres tipos de desarrollo: 1- de barrera, una continuación de la Barrera Arrecifal de Belice que desaparece frente a la Isla Cozumel 2- para después presentar un desarrollo similar al de un arrecife bordeante, y 3- crecimiento de coral dentro de caletas.

Asimismo, Castañares (1978) y Jordán (1980) describieron la zonación del sistema arrecifal ubicado al noreste de la Península de Yucatán. Con base en la composición específica de los corales, la distribución de las especies dominantes y la topografía, dividieron el perfil de la barrera arrecifal en cuatro zonas principales: zona de laguna, zona posterior, zona de rompiente, y zona frontal del arrecife.

- La comunidad coralina en la zona frontal esta expuesta a condiciones ambientales severas como resultado de los efectos combinados de una pendiente baja (0.5 a 6 grados), acumulación de sedimentos no-consolidados y su resuspensión, transporte, y redepositación por la acción del oleaje. A causa de ésto, la cobertura de coral vivo es muy baja (colonias pequeñas y no muy numerosas), el número de especies es menor que en la zona posterior, y dominan especies que resisten estas condiciones ambientales como los alcionarios. Esta zona alcanza una profundidad de 25 metros aproximadamente hasta llegar a una plataforma arenosa.
- Zona de rompiente. Esta zona es de gran turbulencia y se caracteriza por tener pedazos esparcidos de esqueletos de *A. palmata* hacia la zona posterior, sobre los cuales se desarrollan algas calcáreas incrustantes. Hacia la cresta arrecifal ocasionalmente se observan colonias de *Millepora complanata* con algunos gorgonáceos. La profundidad en esta zona varía entre 1 y 1.5 metros.
- La zona posterior es somera (de 1 a 3 metros de profundidad) con una plataforma horizontal que declina al borde de la zona de laguna. La comunidad coralina esta

protegida de la acción del oleaje por la pendiente baja de la zona frontal. Estas condiciones ayudan al crecimiento de coral de manera que se encuentra la mayor cobertura de coral vivo y diversidad de especies de coral.

- La zona de laguna se caracteriza por un reducido movimiento de la masa de agua y una alta tasa de sedimentación. Los sedimentos son atrapados por pastos marinos como *Thalassia testudinum*. Esta zona alcanza de 2 a 7 metros de profundidad.

Otros estudios realizados en el sistema arrecifal del Caribe Mexicano son los elaborados por investigadores del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Estos trabajos surgen de proyectos generales como: Ecología de pastos marinos en la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Tussenbroek, 1990), Moluscos de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Flores, 1990), Biología y pesquería de la Langosta *Panulirus argus* en Bahía Ascención y Puerto Morelos, Q. Roo (Lozano, 1990), Variaciones nictemerales de fitoplacton y zooplacton en Puerto Morelos (Segura y Alvarez, 1990), Dinámica poblacional y pesquería del caracol *Strombus gigas* en el Caribe Mexicano (García, 1990), y Estrategias reproductivas en peces arrecifales (García, 1990).

### 2.3 PECES ARRECIFALES

El estudio de la ecología de peces arrecifales es un campo reciente que ha recibido mayor ímpetu a partir del desarrollo del buceo con equipo autónomo y técnicas relacionadas, sobre todo por la subestimación y limitaciones que implica el hacer ecología en base al uso de diversas artes de pesca como anzuelos, redes, y dragas que por lo general son selectivas, y en base a sustancias químicas como rotenona, quinaldina y otras sustancias que se consideran "destruictivas" de la comunidad, y no permiten la duplicación del estudio. Si bien es reciente, éste campo se ha desarrollado rápidamente, con varios trabajos en el Atlántico Occidental, Caribe, Golfo de California y al Oeste del Indo-Pacífico (Sale, 1980).

En México, los estudios realizados contribuyen al conocimiento de la ictiofauna de algunas estructuras arrecifales como Alacrán, Yucatán (Hildebrand, 1964), Triángulo oeste y Cayo Arenas, Sonda de Campeche (Chávez, 1966), La Blanquilla, Veracruz (Reséndez, 1971), y laguna arrecifal en Puerto Morelos, Quintana Roo (Alvarez-Guillen y col., 1986) y la mayoría se han realizado en lagunas costeras (Reséndez, 1970, 1973, 1975; Amezcua-Linares, 1972; Bravo-Núñez y Yañez-Arancibia, 1979; Yañez-Arancibia y col., 1979; Aguirre y col., 1982; Mallard y col., 1982). Estos trabajos describieron aspectos ecológicos de las comunidades de peces como son la abundancia, la distribución y la diversidad, y además la taxonomía de las especies colectadas.

Los aspectos de la ecología de peces arrecifales han sido revisados ampliamente por Sale (1980), quien describió las técnicas que han sido usadas principalmente para estimar la presencia y abundancia de especies de peces arrecifales, la historia de vida

de éstos, la estructura trófica y su organización social. Otros aspectos relevantes sobre el tema se encuentran en los trabajos de Helfman (1978) quien describió la estructura comunitaria en varios habitat, Johannes (1978) sobre la biología reproductiva, Sale (1978) trató con aspectos de coexistencia, e Itzkowitz (1974) quien analizó la organización social de algunos peces arrecifales. Este autor describió tres tipos de sistema social en la comunidad de peces arrecifales de Jamaica: territorial, aislado o solitario, y gregario, y explicó que los peces territoriales defienden, temporal o permanentemente, áreas particulares contra depredadores u otros "intrusos" (visto como el pez que se encuentra en el territorio de otro). Los peces solitarios no se unen a otras especies ni son territoriales, mientras que las especies gregarias se encuentran en grupos mono o multispecíficos. En este último grupo observó tres subunidades: el centro o cabeza del grupo, las especies asociadas y las oportunistas. Asimismo, puso énfasis especial en los efectos del tipo de coral en la conducta social.

Por otra parte otros autores han analizado la importancia de estos peces en la organización de las comunidades arrecifales. Un trabajo de este tipo es el realizado por Lewis (1986) en la comunidad arrecifal de la Barrera de Belice, donde se encontró que la intensidad de forrajeo de los peces herbívoros de familias Acanthuridae y Scaridae afecta la distribución, abundancia y composición de especies benthicas como algas y corales en algunos habitats arrecifales. También explicó que la intensidad de forrajeo esta relacionada positivamente al porcentaje de cobertura en: espacio disponible, algas coralinas costrosas, y colonias de coral, ya que algunas especies de macroalgas que crecen sobre coral ocasionan la muerte de porciones de la colonia.

Sano *et al.* (1984) describieron cómo ha sido afectada la estructura comunitaria de los peces arrecifales a causa de la destrucción de corales hermatípicos en comunidades arrecifales al oeste del Indo-Pacífico. Encontraron que la destrucción del coral vivo por la estrella de mar *Acanthaster planci* (erosión biótica) y la disminución en la complejidad estructural (por erosión física) disminuyó el número de individuos y especies residentes debido a la reducción del espacio utilizado como refugio.

### 2.3.1 PECES DAMISELA (POMACENTRIDAE)

#### *Características de la historia de vida.*

Los peces damisela como todos los peces arrecifales producen un gran número de descendientes, los cuales son dispersados durante el estado larval pelágico. En los damisela que mantienen territorios permanentemente esta descendencia es producida por desoves a lo largo del año, y durante el crepúsculo cuando al parecer la intensidad de depredación de huevos es baja (Sale, 1980). Estos huevos son demersales y depositados por la hembra en sustrato duro asociado al territorio del macho quien queda a cargo de su cuidado y protección de los depredadores como el ofiurido *Ophiocoma echinata* y el pez *Thalassoma bifasciatum* (Itzkowitz, 1977). La incubación de estos huevos es en ocho días después del desove y surge una larva pelágica de

1 mm de longitud bien desarrollada pero morfológicamente no especializada (Sale, 1980). La etapa larval es de cerca de 21 días de duración, y en ausencia de sitios adecuados para el reclutamiento este periodo puede extenderse (Johannes, 1978). La conducta territorial se presenta en ambos sexos y comienza en el estado juvenil, donde los juveniles asocian su territorio a una amplia variedad de sustratos, mientras que los adultos seleccionan sustratos específicos (Itzkowitz, 1977).

Por otra parte, la literatura referente a comunidades de peces damisela (familia Pomacentridae) es extensa, y se ha concentrado en analizar la conducta territorial y los factores que afectan la composición de "clusters" o grupos de territorios, o bien la importancia de esta conducta territorial en las estructuras arrecifales. Otros trabajos describieron la distribución de las especies de damisela y consideraron los factores que explican la coexistencia de estas especies. Varios de estos trabajos se han realizado en el Atlántico Occidental, el Caribe, Golfo de California y al oeste del Indo-Pacífico.

Los trabajos que analizaron la conducta territorial de ciertas especies de damisela en particular son los de Myrberg & Thresher (1974) y Williams (1979) sobre la ecología en *Stegastes planifrons* donde explicaron la importancia de la conducta agresiva de esta especie mostrada en la competencia por interferencia para mantener recursos alimenticios y sitios utilizados para la reproducción, el de Gronell (1988) que describió cómo *Stegastes variabilis* subdivide el área que habita ya que al parece esta especie no mantiene territorios permanentes sino áreas grandes aparentemente no defendidas (ámbito hogareño), el de Mahoney (1981) que describió la conducta territorial de *Stegastes dorsopunicans*, el de Bartels (1984) quien describió el tipo de recorridos que realiza *Stegastes dorsopunicans* para monitorear otros territorios, los de Itzkowitz (1974, 1977, 1978, 1985, 1986, 1989) quien realizó varios estudios de ecología de la conducta principalmente en Jamaica entre los que se consideró en particular la conducta del pez damisela *Stegastes leucostictus* además de que se analizaron aspectos del éxito reproductivo y selección de habitat, y los de Ebersole (1977, 1985) que analizaron la conducta de *Stegastes leucostictus* y *Stegastes planifrons*, y describieron que la diferenciación del nicho de estas especies es permitida por la utilización de microhábitats diferentes (tipo de sustrato), como resultado tanto de distintas preferencias como interacciones de combate, una forma de competencia por interferencia para proteger los recursos alimenticios de la competencia por explotación.

En cuanto a los trabajos que analizaron la importancia de la conducta territorial de los peces damisela en las estructuras arrecifales y en otros grupos de especies que coexisten en estas áreas se mencionan el realizado por Brawley y Adey (1977) quienes reportaron que la conducta territorial de *Stegastes planifrons* incrementa la biomasa y productividad de algas arrecifales de San Blas, Panamá y cerca de las Antillas, el de Lobel (1980) que describió los hábitos alimenticios de dos pomacentridos y su relación con los aspectos ecológicos de los arrecifes coralinos, el realizado por De Ruyter Van Steveninck (1984) reportó la composición y abundancia relativa de especies de algas

distribuidas dentro y fuera de los territorios de damisela en arrecifes de Florida, el de Klumpp *et al.* (1987) donde demostraron que los territorios de los peces damisela son zonas de alta productividad primaria en la Gran Barrera Arrecifal de Australia, y el de Klumpp y Polunin (1989) donde se cuantificó la biomasa y productividad de algas en los territorios de damisela y se reportó que estos territorios son importantes en el reciclaje de nutrientes y en la estructura trófica de los arrecifes.

Mientras que los trabajos que abordaron el tema de la organización espacial de comunidades de peces damisela son el de Itzkowitz (1977) quien encontró que en Kingston, Jamaica los juveniles de peces damisela tienen una amplia sobreposición en su distribución mientras que los adultos se distribuyeron exclusivamente en sus respectivos sustratos primarios, y enfatizó que la presencia y la frecuencia de encuentros de combate en los territorios son afectados por el tipo y calidad del sustrato, el de Robertson y Lassing (1980) describió el patrón de distribución espacial y la coexistencia de las especies de damisela de la comunidad de la Gran Barrera Arrecifal, Australia donde encontraron que los procesos de competencia resultan en diferencias en la distribución de especies, de manera que la repartición del recurso espacio permite la coexistencia, y señalaron que la hipótesis de "lotería" (Sale, 1978) solo es relevante para casos en donde la repartición de recursos no es evidente entre las especies que compiten, y el de Waldner y Robertson (1980) donde se describió la distribución de peces damisela de Panamá y Puerto Rico considerando los tipos de sustrato y la profundidad, y donde encontraron que la coexistencia de estas especies es permitida por la repartición de recursos. Además de estos trabajos donde se abordó el problema de la coexistencia de especies de peces arrecifales se encuentra el de Sale (1978) quien propuso la hipótesis de "lotería" para explicar la coexistencia y el mantenimiento de la alta diversidad de especies de peces en los sistemas arrecifales, y donde consideró a especies de peces damisela herbívoros que defienden permanentemente territorios asociados a parches de pedacera, y con habilidades competitivas muy similares. Para Sale (1978) la coexistencia de estas especies, que compiten por el espacio y los recursos ahí presentes, resulta de perturbaciones físicas (tormentas y huracanes) y biológicas (depredación) las cuales crean "claros" o espacios vacantes o para el reclutamiento de más especies, lo cual previene la exclusión competitiva y permite la alta diversidad de especies. De esta manera, las explicaciones para la coexistencia de especies de peces se han dirigido en dos sentidos principalmente: los procesos de competencia que resultan en la repartición de recursos y especialización, o los eventos impredecibles que generan espacios vacantes e impiden la exclusión (Talbot *et al.*, 1978).

#### 2.4 INDICES DE SOBREPOSICION DEL NICHU

El término "nicho ecológico" ha sido parte del vocabulario de los ecólogos. Sin embargo, su significado es aún vago o incierto (Begon *et al.*, 1986), por lo que varias definiciones se han propuesto para explicarlo. El concepto que ha sido considerado

aquí es el propuesto por Hutchinson (1957) quien lo definió como "el papel ecológico de las especies en la comunidad", conceptualizado como un espacio multidimensional en donde las coordenadas son las condiciones ambientales y los recursos que permiten la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de la especie. Sin embargo, la presencia de una especie en la comunidad también puede ser afectada por competidores, depredadores, y por otras interacciones con las especies que coexiste. De esta manera Hutchinson (1957) utilizó los términos de nicho fundamental y realizado para describir la posición de una especie en la comunidad en situaciones no competitivas y competitivas, respectivamente.

En una comunidad, algunas de las especies que ahí coexisten utilizan recursos comunes tales como alimento o espacio, es decir, se superponen en términos de alguna dimensión de su nicho. De estas especies las que tienen un patrón similar en cuanto a utilización de recursos se consideran con "alto grado de sobreposición", mientras que aquellas con un patrón distinto se considera que tienen "baja sobreposición" (Ludwing, 1988). En teoría el grado de sobreposición del nicho se ha tratado como uno de los posibles determinantes de la diversidad de especies de cada comunidad (Mac Arthur, 1972). Al respecto, MacArthur y Levins (1967) explicaron mediante el desarrollo de su índice de "límite de similitud" que existe una relación entre el grado de sobreposición, la coexistencia de especies en una comunidad, y la diversidad de especies. Estos autores indicaron que cuando el grado de sobreposición del nicho es bajo la intensidad de la competencia es baja, lo cual permite la coexistencia de los competidores y la alta diversidad. Por el contrario, cuando el grado de sobreposición es alto la competencia es intensa y llevará a la exclusión de especies, y a una baja en la diversidad.

Así, con el propósito de medir el grado de sobreposición del nicho e hipotetizar su efecto en la estructura comunitaria se han desarrollado varios índices (Levins, 1968; Schoener, 1968; Cody, 1974; Pianka, 1973) que se basan en comparar las curvas de utilización de recursos de dos especies tomando en cuenta los recursos disponibles en el ambiente. El problema de usar estos índices es que algunos no han considerado la importancia de incluir las medidas de amplitud del nicho de las especies en estudio y de hacer una distinción entre dos medidas de sobreposición para cada par de especies. Esta importancia radica en que la variación en la amplitud del nicho de cada especie resulta en que el grado de sobreposición de la curva de utilización de la especie 1 por la especie 2 sea diferente del grado de sobreposición en la curva de utilización de la especie 2 por la especie 1. Mientras que el problema de otros índices (Hurlbert, 1978) es que para medir la sobreposición del nicho han considerado la disponibilidad de recursos, cuando la base conceptual de la amplitud del nicho y su efecto en el grado de sobreposición es la selectividad de recursos por las especies de manera que los generalistas tienen nichos más amplios que los especialistas (MacArthur, 1972) y toman la proporción de recursos con menos discriminación (Cody, 1974). Por otra parte, debe reconocerse que este tipo de datos rara vez son obtenidos en estudios de campo (Feinsinger *et al.*, 1981). Además, la decisión subjetiva de lo que constituye la

disponibilidad "relativa" de un recurso para una especie puede o no corresponder con lo que una especie percibe en realidad (Ludwing, 1988).

Petratis (1979) reconoció las limitaciones de la mayoría de los índices, de manera que desarrolló una medida de sobreposición específica del nicho basado en el índice de Levins (1968) y en la probabilidad de que la utilización de recursos de la especie *i* pueda trazarse de la curva de utilización de la especie *k*. Al uso "relativo" de un tipo de recurso por cada especie, le denominó curva de utilización.

El cálculo del índice de sobreposición específica del nicho (SO) de la especie *i* por la especie *k* y de la especie *k* por la especie *i* sobre el tipo de recurso *r* esta dado por:

$$SO_{ik} = e^{E_{ik}} \dots\dots\dots 1.1$$

y

$$SO_{ki} = e^{E_{ki}} \dots\dots\dots 1.2$$

donde, respectivamente

$$E_{ik} = \sum (P_{ij} \ln P_{kj}) - \sum (P_{ij} \ln P_{ij}) \dots\dots\dots 1.3$$

$$E_{ki} = \sum (P_{kj} \ln P_{ij}) - \sum (P_{kj} \ln P_{kj}) \dots\dots\dots 1.4$$

*i* = *i*-ésima especie

*k* = *k*-ésima especie

*j* = *j*-ésimo recurso

*r* = tipo de recurso

*P<sub>ij</sub>* = frecuencia relativa de utilización del recurso *j* por la especie *i*

*P<sub>kj</sub>* = frecuencia relativa de utilización del recurso *j* por la especie *k*

Como antes se explicó para cada par de especies se evalúan dos índices (SO<sub>ik</sub>, SO<sub>ki</sub>) cuya distinción se debe a las diferencias en la amplitud del nicho de cada una de éstas, lo cual resulta en diferencias del grado de sobreposición de sus curvas de utilización.

Para calcular el valor del índice se requiere que las especies utilicen todos los tipos de recurso, aunque si la utilización de un recurso por parte de una especie es cero (*P<sub>ij</sub>*=0), entonces se le ha asignado a *P<sub>ij</sub>* un valor tan pequeño de  $1 \times 10^{-7}$  de manera que se evita que *ln P<sub>ij</sub>* en las ecuaciones 1.3 y 1.4 sea indefinido.

El índice de sobreposición específica toma un valor de 0 a 1, donde el valor máximo es alcanzado cuando *P<sub>ij</sub>*=*P<sub>kj</sub>* y se dice que las curvas de utilización de recursos



de un par de especies son "iguales". Al respecto, a través de este índice se ha planteado la hipótesis nula ( $H_0$ ) en la que las curvas de utilización de dos especies son iguales de manera que su grado de sobreposición es alto. Esta hipótesis puede ser falseada con el cálculo del valor estadístico "U", el cual presenta una distribución que converge a la  $X^2$  con r-1 grados de libertad

$$U_{1,2} = -2 \ln(SO_{1,2})$$

Así, para la sobreposición específica de la especie l por la especie k se tiene

$$U_{l,k} = -2 \ln(SO_{l,k})$$

y para la especie k por la especie l

$$U_{k,l} = -2 \ln(SO_{k,l})$$

Si U excede el valor crítico de  $X^2$  ( $P < 0.05$ ) entonces la hipótesis nula de un alto grado de sobreposición del nicho es rechazada y se acepta la hipótesis alternativa ( $H_A$ ) de que las curvas de utilización de estas dos especies son diferentes ( $P_{ij} \neq P_{kj}$ ).

Petratis (1979) propuso el cálculo del estimador de máxima verosimilitud (W) para indicar entre que par de especies es mayor la sobreposición: si la sobreposición específica para la especie l por la especie k, es mayor que la sobreposición para la especie l por una segunda especie m:

$$W = \ln(SO_{l,k}/SO_{l,m})$$

Si  $W > 2$  se concluye que la sobreposición específica para la especie l por la especie k es mayor que la sobreposición en la especie l por la especie m.

### III.- AREA DE ESTUDIO (Arrecife de Puerto Morelos, Quintana Roo)

#### 3.1 DESCRIPCION

El estado de Quintana Roo se localiza en la parte noreste de la península de Yucatán, y tiene aproximadamente 400 Km de litoral marino de los cuales unos 300 Km corresponden al Mar Caribe y los restantes al canal de Yucatán (Jordán, 1979). Esta península esta formada por carbonato autigénico y anhidritas, cuyo origen en la parte norte corresponde al Mioceno y al Plioceno. La plataforma continental en esta área es muy extensa frente a las costas septentrional y occidental, y en la margen caribeña, en cambio, esta plataforma es estrecha y prácticamente desaparece al sur de Puerto Morelos (López-Ramos, 1974).

A lo largo de la costa se encuentra una formación arrecifal de tipo barrera, que es una continuación de la barrera arrecifal de Belice (Jordán, 1979). En la franja costera que queda frente a la Isla de Cozumel la barrera desaparece y se encuentra una comunidad coralina que coloniza sustrato rocoso similar a los arrecifes bordeantes (Jordán, 1979).

La barrera arrecifal de Puerto Morelos donde se realizó el presente trabajo se encuentra en la parte norte del estado. Esta localizada entre los  $20^{\circ} 48'$  y  $20^{\circ} 52'$  de latitud norte y los  $86^{\circ} 54'$  de longitud oeste, y cubre una extensión aproximada de 6 Km (Jordán, 1979) (Fig. 1a). El origen de esta barrera arrecifal data del Holoceno y resulta de la última glaciación (Castañares, 1978). Se encuentra sobre una terraza comprendida entre los 0 y 25 metros de profundidad (Castañares y Soto, 1982), y tiene una pendiente suave entre  $8$  y  $15^{\circ}$  (Jordán, 1979).

Como en la mayoría de los arrecifes de tipo barrera, el perfil ha sido dividido en cuatro zonas principales: Laguna, Posterior, Rompiente y Frontal. Esta zonación fué realizada en base a la composición específica de los corales, a la distribución de especies dominantes y a la topografía de la formación arrecifal (Castañares, 1978; Jordán, 1980).

Desde el punto de vista de la acción del clima es una estructura continuamente perturbada por huracanes (Jauregui y col., 1980), situación que controla periódicamente el desarrollo de las comunidades marinas del área (Espejel-Montes, 1983).

De acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen modificado por García (1973) el clima es cálido subhúmedo entre  $Aw_1$  y  $Aw_2$ , con precipitación máxima en verano, aunque el escurrimiento es mínimo por la ausencia de ríos y los únicos aportes

de agua dulce continental son a través de cenotes que predominan hacia el sur (García, 1973).

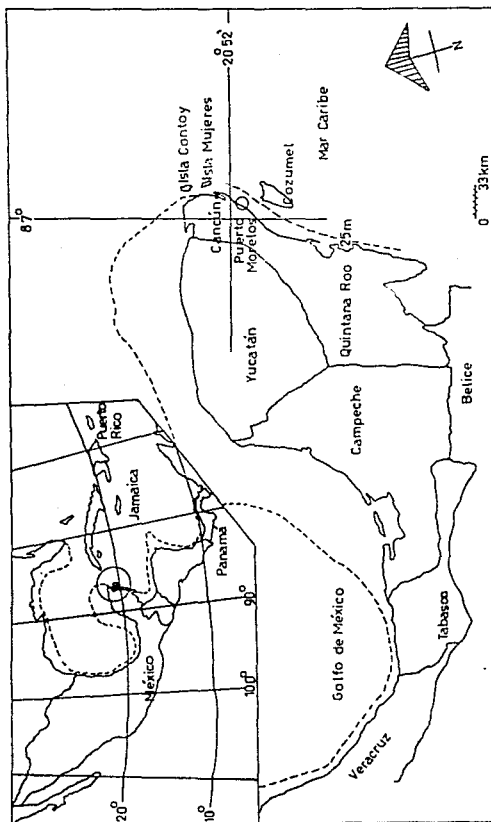


Figura 1a. Área de estudio frente a Puerto Morelos, Q. Roo., en el Caribe mexicano.

La temperatura media mensual del agua varía entre 25.6°C en enero (20.3°C en época de nortes) y hasta 29.1°C en agosto, con un promedio anual de 27.5°C (García, 1973).

Los vientos dominantes en el año son alisios con dirección este-oeste y ocasionalmente sureste-noroeste, aunque entre octubre a mayo es común el efecto de los "nortes" (García, 1973).

El régimen de oleaje no ha sido estudiado, pero podría ser considerable por la amplia extensión del mar Caribe. Las mareas son mixtas y de poca amplitud, y la corriente superficial marina va en dirección sur a norte (Secretaría de Marina, 1979).

Los sedimentos son de origen calcáreo (Castañares y Soto, 1982), y en cuanto a la flora acuática es común observar pastizales de *Syringodium* sp, *Halodule* sp y *Thalassia testudinum* Koenig, estos pastos cubren la mayor parte del fondo de la laguna, siendo *T. testudinum* más abundante conforme aumenta la profundidad (Castañares y Soto, 1982). Con frecuencia se observan algas del género *Halimeda*, *Udotea*, *Turbinaria*, *Padina*, *Rhizocephalus* y *Penicillus* (Castañares y Soto, 1982).

### 3.2 CARACTERIZACION DE LA ZONA POSTERIOR DEL ARRECIFE

La formación arrecifal al noreste de la península de Yucatán, a pesar de que es una continuación de la barrera arrecifal de la región Zoogeográfica del Caribe, muestra notables diferencias tanto en su geomorfología como en el desarrollo de la comunidad coralina respecto a otras formaciones arrecifales del Caribe principalmente en lo que se refiere a la zona frontal y la zona posterior del perfil arrecifal (Jordán et al., 1981).

La zona posterior se caracteriza principalmente por el desarrollo abundante de corales escleractinios, no solo en términos de cobertura sino verticalmente (Espejel-Montes, 1983). 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, dando como resultado condiciones ambientales estables en cuanto al grado de agitación, y favorables para el desarrollo de la comunidad. Una evidencia de esto es el hecho de que las especies *Acropora palmata* y *Montastrea annularis*, los típicos constructores arrecifales\* de las Antillas, están representados en esta zona (Jordan, 1980).

La extensión de la zona posterior es de 50 a 150 metros a lo largo del eje menor de la barrera arrecifal. Se encuentra limitada hacia mar abierto por *A. palmata* en la zona de rompiente, la cual alcanza de 1 a 2 metros de altura sobre el sustrato, y hacia el continente por el fondo cubierto por *T. testudinum* en la zona de laguna y algunos macizos del coral *M. annularis*. Inmediatamente después de esta zona y conforme se

---

\* El término "constructores arrecifales" se aplica tanto a corales escleractinios como a hidrocorales pétreos. Ambos grupos de antozoarios contribuyen por su forma de crecimiento, en forma muy similar a la estructura arrecifal (Jordán, 1980).

avanza del borde de la laguna hacia la rompiente se aprecia una subzona mixta que se caracteriza por la mayor diversidad específica del arrecife encontrándose además de *Montastrea* otras especies de coral como *Porites porites*, *Siderastrea siderea*, *Diploria strigosa* y diferentes especies del género *Agaricia*. Aún cuando *M. annularis* no es tan abundante como *A. palmata*, la forma de crecimiento en masas esféricas con diámetro de 1 a 2 metros la hace muy conspicua (Jordán, 1980).

La profundidad va de 1 metro a 6 metros en los canales que comunican a la zona protegida del arrecife con el mar abierto ("Bocana"). El sustrato está formado por pedacera de coral bastante erosionado y por una gran cantidad de sedimento que se concentra entre las colonias de coral y es estabilizado principalmente por pastos marinos de *T. testudinum* (Espejel-Montes, 1983).

La aparente zonación de hexacorales descrita para la parte posterior del arrecife es más evidente cuando los macizos de *A. palmata* forman un banco extenso de 10 a 15 metros de ancho a lo largo de la zona de rompiente, el cual permite que la energía del oleaje sea disipada de modo que no es lo bastante fuerte para resuspender los sedimentos acumulados en el fondo e imponer sus efectos deletéreos en el crecimiento de los corales (Castañares, 1978, Jordán, 1980).

## IV.- MATERIAL Y MÉTODOS

### 4.1 DE CAMPO

#### 4.1.1 PROSPECCIONES

En enero de 1990 se realizaron recorridos prospectivos en las diferentes zonas del arrecife con el fin de identificar a las especies que integran a la comunidad de peces damisela que defienden territorios permanentemente, caracterizar los tipos de sustrato utilizados por estas especies, y seleccionar las estaciones de muestreo. Estos recorridos se realizaron perpendiculares a la cresta arrecifal en buceo libre y con equipo de buceo autónomo sobre transectos que se colocaron desde la zona de laguna hasta el frontal (Loya, 1972) en función de la zonación propuesta por Castañares (1978) y Jordán (1979).

Durante las prospecciones se colectaron ejemplares de peces damisela con dos redes manuales y por medio del anestésico quinaldina que fué rociado con una piseta en las hoquedades ocupadas por estas especies (Itzkowitz, 1977). Este material se preservó en formol al 10% para su estudio posterior en el laboratorio.

#### Especies

En base a los criterios taxonómicos propuestos por Emery y Burgess (1974) y Randall (1983) se identificaron ocho especies de peces damisela con territorios permanentes que en orden taxonómico son: *Siegastes dorsopunicans* (Poey), 1867, *S. planifrons* (Cuvier and Valenciennes), 1830, *S. variabilis* (Castlenau), 1855, *S. leucostictus* (Muller and Troschel), 1848, *S. partius* (Poey), 1867, *S. diencaeus* (Poey), 1860, *S. mellis* (Emery and Burgess), 1974, y *Microspathodon chrysurus* (Cuvier and Valenciennes), 1830.

#### Sustratos

A grandes rasgos se distinguieron dos categorías de sustratos en los cuales los peces damisela establecen su territorio: 1-pedacera de coral muerto y 2-coral vivo (Itzkowitz, 1977). En estas dos categorías se consideraron nueve tipos de acuerdo a la complejidad de su estructura interna y la disponibilidad de espacios utilizados como refugio (Ebersole, 1985). En la primera categoría están la pedacera de coral pequeña (diámetro máximo de 0.5 metros) y grande (diámetro mínimo de 0.5 metros) (Itzkowitz, 1977). La erosión hizo imposible la identificación de la especie que originalmente formó estos sustratos, los cuales tienen pocas cámaras internas pero se encuentran

algunas invaginaciones y las algas que colonizan estos sustratos pueden proporcionar un sitio para refugio. En la segunda categoría se agrupó a varias especies de coral vivo: el coral ramificado *A. palmata* Lamarck, 1816 con sus ramas aplanadas horizontalmente y el coral de ramas cilíndricas *Acropora cervicornis* (Lamarck, 1816), los corales incrustantes *Montastrea* Blainville, 1830 y *Diploria* Milne-Edwards y Haime, 1848 que generalmente se presentan como bloques de forma esférica, los cabezos de *Diploria* (que tienen pocas invaginaciones sin cámaras internas ni algas macrofiticas que los cubran, mientras que en los macizos de *Montastrea* se encuentran fisuras en la superficie que llegan al interior para formar de una a varias cámaras, el coral *Porites* Link, 1807 que tiene proyecciones digitiformes de 5 a 15 centímetros de altura, y por último las especies de coral del género *Agaricia* Lamarck, 1801 que incluye formas a manera de hojas. *Porites* y *Agaricia* tienen proyecciones que están empaquetadas de manera compacta, lo que produce un laberinto de espacios pequeños con varias cavidades que permiten el acceso a la superficie de la colonia.

### Estaciones de muestreo

Las prospecciones revelaron que en las zonas arrecifales donde se encontró poco sustrato duro *S. parvius* fué la única especie que se observó. Considerando ésto y los estudios previos (Castañares, 1978; Jordán, 1979) donde se reportó que la zona posterior tiene la mayor abundancia y diversidad de sustrato duro se seleccionó a ésta zona para su estudio.

En base a la diversidad de microhabitats, accesibilidad y puntos de referencia en tierra se seleccionaron seis estaciones de muestreo a lo largo de la barrera arrecifal separadas entre sí por una distancia promedio de 1000 metros, y comprendidas, de norte a sur, entre la "Bocana" (canal que comunica hacia mar abierto en la parte norte) y el faro del muelle de Puerto Morelos (Fig. 1b).

#### 4.1.2 TOMA DE DATOS

Los datos se obtuvieron de marzo a agosto de 1990 en la zona posterior del arrecife de Puerto Morelos donde se contó con el apoyo de la Estación del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la U. N. A. M. que facilitó la embarcación y permitió el acceso a la zona de estudio, además del material para la toma de datos.

#### Método de muestreo

Las observaciones fueron realizadas con equipo de buceo autónomo sobre transectos de nylon de 2 metros de ancho y 30 metros de largo (Brock, 1954), los cuales se anclaron al fondo por medio de plomos. Catorce de estos transectos se distribuyeron al azar en cada estación de muestreo y perpendicularmente al eje mayor del arrecife.

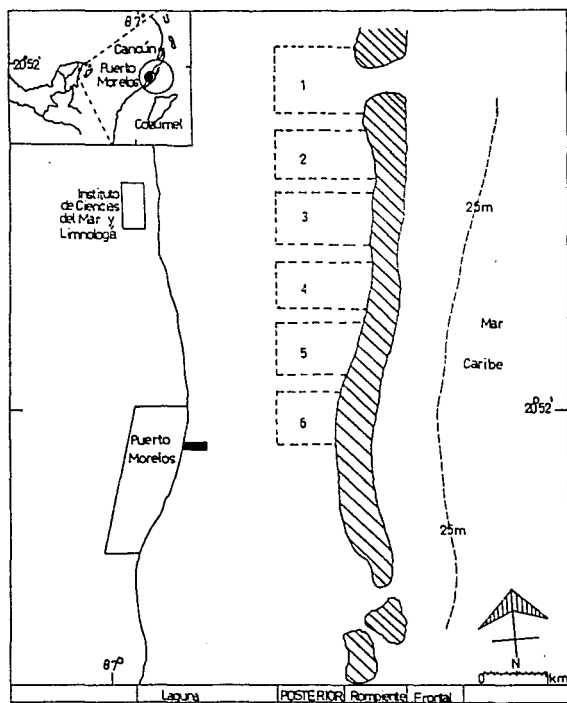


Figura 1b. Ubicación de las estaciones de muestreo, en la zona Posterior del arrecife.

A lo largo de estos transectos se registraron solo los sustratos que se supone están asociados con los territorios de las especies en estudio (Itzkowitz, 1977; Robertson and Lassing, 1980). En esta asociación especie-sustrato se consideró solamente a aquellos individuos alejados hasta 20 centímetros de dicho sustrato y cuando la distancia fue mayor, se anotó el sustrato en el que el individuo se refugió al ser "ahuyentado" (Waldner and Robertson, 1980). Estos sustratos se registraron una



vez y de cada uno se obtuvo la siguiente información: especies presentes, número de individuos por especie, estado de desarrollo de cada individuo (juvenil, adulto), tipo de sustrato y en éste el nivel en que cada individuo se refugio, o bien desempeño actividades como alimentación, reproducción, ataque o defensa (Itzkowitz, comunicación personal). Esto se realizó con el fin de analizar si existen diferencias en la distribución de las especies a lo largo de un gradiente vertical en cada sustrato.

En estas observaciones:

- la identificación de las especies *in situ* fué realizada con la asesoría del Dr. Itzkowitz y con la clave de campo elaborada por Stokes (1984),
- en cuanto al estado de desarrollo los individuos juveniles fueron diferenciados de los adultos por el patrón de coloración y el tamaño en aquellos individuos que no cambian de color en la madurez (Waldner and Robertson, 1980; Itzkowitz, comunicación personal). A cerca del tamaño se consideró la longitud total máxima de 60 mm y 120 mm para los juveniles y adultos de las especies de *Stegastes* respectivamente, y 100 mm y 180 mm para los juveniles y adultos de *M. Chrysurus* respectivamente (Randall, 1983),
- El tipo de sustrato se definió de acuerdo a los nueve tipos utilizados con frecuencia por los peces damisela (Itzkowitz, 1977; Robertson and Lassing, 1980),
- mientras que, para describir la asociación especie-nivel del sustrato cada sustrato fué dividido en tres niveles de acuerdo con su altura: el nivel inferior, medio y superior que se extienden desde el fondo hacia la superficie del agua respectivamente, y para definir el nivel en el cual se observó a los individuos por especie fué considerado el tiempo de 5 minutos de permanencia en este nivel (Itzkowitz, comunicación personal).

## 4.2 DE GABINETE

### 4.2.1 MANEJO DE DATOS

#### ESPECIE-NIVEL DEL SUSTRATO

Para los datos de la distribución de las especies sobre el sustrato, se realizó el análisis de varianza entre especies para indicar si existen diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en la distribución vertical de éstas.

#### INDICE DE SOBREPOSICION DEL NICHOS

Los datos de la utilización de nueve tipos de sustrato por ocho especies de peces damisela, y los datos de la distribución vertical de estas especies en cada uno de los

sustratos se analizaron con el programa elaborado por Petraitis (1979), que proporcionó los valores del índice de sobreposición específica del nicho entre pares de especies y el valor estadístico de U, el cual presenta una distribución que converge a la  $\chi^2$ . Este valor permite probar estadísticamente las hipótesis planteadas sobre la comparación de los índices de sobreposición entre dos especies. Además, se calculó el estimador de máxima verosimilitud (W) que permitió probar entre que pares de especies fue mayor la probabilidad de sobreposición.

## V.- RESULTADOS

### 5.1 DISTRIBUCION Y UTILIZACION RELATIVA DE SUSTRATOS

#### *Distribución*

La incidencia del huracán "Gilberto" (septiembre, 1988) en las costas del Caribe Mexicano influyó en la distribución de algunos sustratos en la zona posterior del arrecife y en otras zonas arrecifales. El huracán ocasionó que algunos componentes del arrecife fueran destruidos y removidos hacia otras zonas como ocurrió con los grandes macizos del coral ramificado *A. palmata* que fueron acarreados por el oleaje al lado frontal del arrecife y a la zona posterior. Esto afectó a la franja continua que formaba este coral a lo largo de la rompiente del arrecife y en consecuencia, la protección que proporcionaba esta barrera a la comunidad béntica en la zona posterior. Sin embargo, otros componentes como los grandes macizos de *Diploria* y *Montastrea* al parecer no sufrieron daños significativos. Otros efectos en el arrecife causados por "Gilberto" fueron la producción de pedacería además de la generada por los procesos diarios de muerte, deterioro y destrucción de coral.

Los efectos de "Gilberto" se sumaron a los producidos por otros dos huracanes que recientemente pasaron por la costa del Caribe ("David" en agosto de 1979 y "Allen" en agosto de 1980) ocasionando una perturbación en algunos componentes del arrecife.

A la fecha, la distribución de los sustratos en la zona posterior consiste en la presencia de pastos marinos de *T. testudinum* y de *Syringodium* sp junto con macizos de *Montastrea* y *Diploria* en la zona de transición entre la laguna del arrecife y el posterior. Mientras que *A. palmata* prevalece en la zona de transición entre el posterior y la rompiente del arrecife, además de que se observó en la subzona mixta del posterior como fragmentos donde también se distribuye *Agaricia*, *Porites* y macizos de coral donde se combinan ambos géneros y pedacería de coral vivo o muerto. En la figura 2 se describe la distribución de la comunidad béntica dominante en la zona posterior del arrecife.

Este patrón de distribución de los tipos de sustrato utilizados por los peces damisela solo se refleja en las estaciones de la parte sur de la barrera arrecifal (estaciones 5 y 6). Asimismo, se observó que en la estación de muestreo ubicada al norte del arrecife llamada "Bocana" (estación 1) se combinan a ambos lados del canal algunos genera que forman grandes macizos de coral de hasta 5 metros de altura como

*Agaricia*, *Montastrea*, *Diploria* y *A. palmata* que también aparece hacia la zona de rompiente junto con *Millepora*.

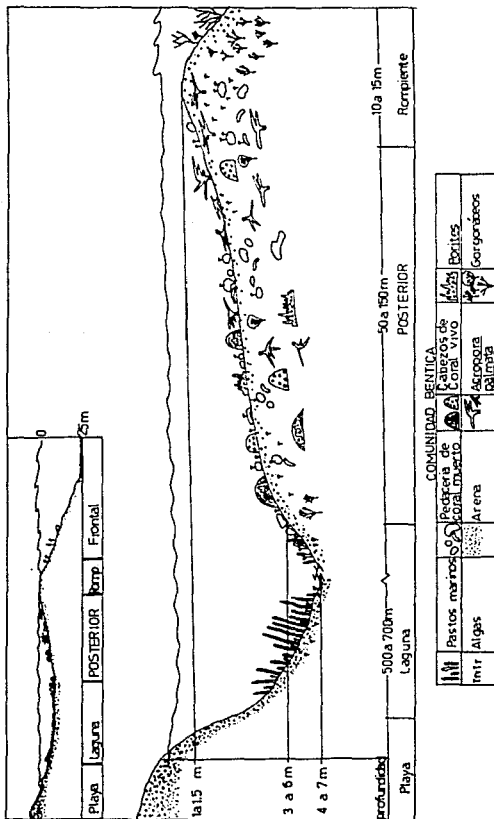


Figura 2. Perfil arrecifal desde la Laguna a la Rompiente, en donde se detalla la comunidad bética.

Mientras que a lo largo de la zona posterior en las estaciones 2, 3 y 4 se observó una aparente zonación en la distribución de sustratos, con la presencia de *A. palmata* y *Millepora* en la rompiente del arrecife, y fragmentos de *A. palmata* y pedacera de coral muerto junto con parches de arena hacia la laguna del arrecife.

Este patrón de distribución actual de los diferentes tipos de sustrato utilizados por los peces damisela probablemente es el resultado de varios factores involucrados tales como la ubicación, forma del arrecife, incidencia de huracanes y/o la fuerza de los vientos asociados a éstos, además de la acción diaria de la corriente y el oleaje.

### Utilización

Se registró un total de 528 sustratos de nueve tipos que variaron en volumen de 0.4 a 3 metros cúbicos en pedacera de coral muerto y de 0.5 a 10 metros cúbicos en los macizos de coral vivo, de estos sustratos solo 3 se utilizaron en todas las estaciones de muestreo: pedacera de coral muerto (pequeña y grande), *A. palmata*, y *Montastrea*. Sin embargo, el sustrato formado por *Agaricia* también fué utilizado en la mayoría de las estaciones a excepción de la estación 6. De estos tipos de sustrato la pedacera de coral fué utilizada con mayor frecuencia por los peces damisela (158 sustratos) cubriendo una cobertura de 3% del total de sustratos muestreados, a continuación *A. palmata* (117 sustratos) con un cobertura de 27% al igual que los macizos de *Montastrea* (110 sustratos) que se utilizaron con mayor frecuencia en el extremo norte (estación 1) y sur (estaciones 5 y 6) del arrecife.

Los sustratos utilizados con menor frecuencia fueron los genera *Diploria*, *Porites* y los macizos de coral formados por *Agaricia-Porites*. De estos sustratos *Porites* fué utilizado solamente en las estaciones 1 y 5, y los macizos de *Agaricia-Porites* únicamente en las estaciones 3 y 5.

El coral ramificado *A. cervicornis* fué utilizado en una estación (5) donde formó pequeños parches. Esto probablemente se debió a la abundancia relativa de este sustrato en el arrecife, o a que la fragilidad de sus ramas solo permite su distribución en zonas más protegidas de corrientes y del oleaje como al sur del arrecife (estación 5).

La tabla 1 muestra la frecuencia relativa de utilización de sustratos por peces damisela y el porcentaje de cobertura de estos sustratos en la zona posterior. Los nueve tipos de sustrato registrados representan los utilizados con mayor frecuencia por las especies en estudio para establecer su territorio.

**Tabla 1**  
Frecuencia relativa de utilización de sustratos por peces damisela y porcentaje de cobertura de estos sustratos en la zona posterior del arrecife de Puerto Morelos.

	Estaciones de muestreo						T	FrT	Cob (%)
	1	2	3	4	5	6			
Ppe	0.22	0.26	0.42	0.42	0.17	0.36	158	0.30	3
Pgr	0.06	0.16	0.07	0.21	0.16	0.09	66	0.12	22
Ace	0	0	0	0	0.03	0	4	0.01	2
Apa	0.18	0.39	0.21	0.28	0.07	0.24	110	0.21	27
Mon	0.17	0.12	0.13	0.06	0.39	0.31	117	0.22	27
For	0.11	0	0	0	0.03	0	13	0.02	3
Aga	0.19	0.01	0.16	0.03	0.05	0	37	0.07	8
A-P	0	0	0.01	0	0.06	0	9	0.02	5
Dip	0.07	0.06	0	0	0.03	0	14	0.03	3

Sustratos: Ppe-pedacera pequeña, Pgr-pedacera grande, Ace *A. cervicornis*, Apa *A. palmata*, Mon *Montastrea*, For *Porites*, Aga *Agaricia*, A-P *Agaricia-Porites*, Dip *Diploria*, T, total de sustratos muestreados, FrT, frecuencia relativa de sustratos muestreados, Cob, Cobertura de cada sustrato. (Ver descripción en material y métodos.)

## 5.2 DISTRIBUCION ESPACIAL DE PECES DAMISELA

### 5.2.1 ESPECIE-SUSTRATO

Un total de 1396 individuos fueron observados en las seis estaciones de muestreo representando a las ocho especies de peces damisela en estudio a excepción de *S. mellis* en la estación 3. La estación 5 presentó el mayor número de individuos distribuidos en ocho sustratos y las estaciones 1 y 2 el menor número de individuos distribuidos en ocho y siete tipos de sustrato respectivamente. En cada sustrato a excepción de *Millepora* se observó a más de una especie. En este sustrato solo *M. chysurus* estableció su territorio. La tabla 2 muestra la distribución de las especies en estudio en los sustratos registrados en cada estación.

Tabla 2  
Distribución por sustrato de 8 especies de peces damisela en 6 estaciones de muestreo

Est.	Sp	N	Fps	Fgr	Acc	Apa	Mon	Por	Age	Dip	Mil	A-P	
Estación 1.	S.dor	12	*	*			*		*				
	S.pis	54	*	*		*	*	*	*	*			
	S.var	15	*	*		*	*	*	*	*			
	S.liv	3	*	*						*			
	S.par	32	*	*		*	*	*	*	*			
	S.die	6	*	*		*	*	*	*	*			
	S.mel	2	*	*		*	*	*	*	*			
	M.lor	18	*	*		*	*	*	*	*	*		
	Total	142											
	Estación 2.	S.dor	33	*	*		*	*		*		*	
S.pis		37	*	*		*	*	*	*	*			
S.var		10	*	*		*	*	*	*	*			
S.liv		3	*	*						*			
S.par		18	*	*		*	*	*	*	*			
S.die		21	*	*		*	*	*	*	*			
S.mel		5	*	*		*	*	*	*	*			
M.lor		18	*	*		*	*	*	*	*	*		
Total		143											
Estación 3.		S.dor	60	*	*		*	*		*			*
	S.pis	53	*	*		*	*	*	*	*			
	S.var	8	*	*		*	*	*	*	*			
	S.liv	4	*	*						*			
	S.par	40	*	*		*	*	*	*	*			
	S.die	7	*	*		*	*	*	*	*			
	M.lor	37	*	*		*	*	*	*	*	*		
	Total	209											
	Estación 4.	S.dor	59	*	*		*	*		*			
		S.pis	24	*	*		*	*	*	*	*		
S.var		5	*	*		*	*	*	*	*			
S.liv		10	*	*		*	*	*	*	*			
S.par		58	*	*		*	*	*	*	*			
S.die		28	*	*		*	*	*	*	*			
S.mel		23	*	*		*	*	*	*	*			
M.lor		26	*	*		*	*	*	*	*	*		
Total		233											
Estación 5.		S.dor	31	*	*		*	*		*			*
	S.pis	193	*	*		*	*	*	*	*		*	
	S.var	11	*	*		*	*	*	*	*		*	
	S.liv	30	*	*		*	*	*	*	*		*	
	S.par	71	*	*		*	*	*	*	*		*	
	S.die	32	*	*		*	*	*	*	*		*	
	S.mel	30	*	*		*	*	*	*	*		*	
	M.lor	42	*	*		*	*	*	*	*	*	*	
	Total	460											
	Estación 6.	S.dor	33	*	*	*	*						
S.pis		96	*	*	*	*							
S.var		4	*	*	*	*							
S.liv		4	*	*	*	*							
S.par		9	*	*	*	*							
S.die		21	*	*	*	*							
S.mel		13	*	*	*	*							
M.lor		27	*	*	*	*							
Total		207											

Especies (Sp): S.dor *S. dorsopinnatus*, S.pis *S. planifrons*, S.var *S. variabilis*, S.liv *S. leucostictus*, S.par *S. portinus*, S.die *S. diadematus*, S.mel *S. melia*, M.lor *M. chrysurus*. Número total de individuos (N). Sustratos (Ssu.): Fps-pedacitos pequeños, Fgr-pedacitos grandes, Acc.A. *corvicius*, Apa.A. *palmata*, Mon.Mamastro, Por.Porica, Age.Agericia, Dip.Dipteria, Mil.Milipeds, A-P.Agericia-Parica

A continuación, se presenta la descripción general de la distribución de los juveniles y adultos de cada especie en los sustratos muestreados.

*Stegastes dorsopunicans*.- Los juveniles de esta especie establecieron su territorio principalmente en parches de pedacera pequeña de coral, mientras que los adultos en *A. palmata* y en pedacera grande de coral distribuidos cerca de macizos de *Montastrea*.

Otras especies que coexisten en estos sustratos son: en los parches de pedacera pequeña de coral los juveniles y adultos de *S. leucostictus* y *S. mellis*, y los juveniles de *S. variabilis* y de *S. partitus*, en *A. palmata* los adultos de *S. planifrons*, *S. diencaeus*, y los juveniles y adultos de *M. chrysurus*.

*Stegastes planifrons*.- Los juveniles de esta especie establecieron su territorio con mayor frecuencia en *Montastrea* y *Agaricia*, y los adultos en *Agaricia*, *A. palmata*, y *Montastrea*.

Otras especies que coexisten en estos sustratos son: en *Agaricia* los juveniles de *M. chrysurus*, en *Montastrea* los adultos de *S. diencaeus*, los juveniles y adultos de *S. mellis* y los juveniles de *S. variabilis*, y en *A. palmata* los adultos de *S. dorsopunicans*, *S. diencaeus* y *M. chrysurus*.

*Stegastes variabilis*.- En general los individuos de esta especie fueron observados con poca frecuencia, y la mayoría de éstos se registraron en las estaciones ubicadas a los extremos del área de estudio (estaciones 1, 2, y 5). Los juveniles establecieron su territorio con mayor frecuencia en parches de pedacera pequeña de coral y en macizos de *Montastrea*, y los adultos en parches de pedacera grande de coral muerto y *A. palmata*.

Otras especies que coexisten en estos sustratos son: en pedacera pequeña de coral los juveniles y los adultos de *S. leucostictus* y *S. mellis*, y los juveniles de *S. partitus* y *S. dorsopunicans*, en pedacera grande (pero cerca de *Montastrea*) los adultos de *S. dorsopunicans*, en *Montastrea* los juveniles de *S. planifrons*, los adultos de *S. diencaeus*, y los juveniles y adultos de *S. mellis*, en *A. palmata* los adultos de *S. dorsopunicans*, *M. chrysurus* y *S. diencaeus*.

*Stegastes leucostictus*.- Los juveniles de esta especie establecieron su territorio con mayor frecuencia en parches de pedacera pequeña localizados en las partes protegidas del oleaje, pero también se observaron en pedacera grande. Mientras que los adultos, los cuales fueron observados con poca frecuencia, establecieron su territorio solo en pedacera pequeña y grande.

Otras especies que coexisten en estos sustratos son: en pedacera pequeña los juveniles de *S. dorsopunicans* y *S. variabilis*, y los juveniles y adultos de *S. mellis* y *S. partitus*, en pedacera grande los adultos de *S. variabilis*, *S. partitus*, y *S. dorsopunicans*.



*Stegastes paritus*.- Los juveniles y adultos de esta especie asociaron su territorio con mayor frecuencia en pedacera pequeña y grande localizada principalmente en pendientes arenosas, y en *Agaricia*. Además, los adultos fueron observados en macizos de *Agaricia-Porites*.

Otras especies que coexisten en estos sustratos son: en pedacera pequeña los juveniles de *S. dorsopunicans*, los adultos de *S. variabilis* y *S. mellis*, y los juveniles y adultos de *S. leucostictus*, en *Agaricia* los juveniles de *M. chrysurus*, y los juveniles y adultos de *S. planifrons*.

*Stegastes diencaeus*.- No se conocen las características que permitan la identificación *in situ* de los juveniles de esta especie. Los adultos establecieron su territorio principalmente en los grandes macizos de *Montastrea*, en *A. palmata*, y en pedacera grande cerca de *Montastrea*.

Otras especies que coexisten en estos sustratos son: en los grandes macizos de *Montastrea* los juveniles de *S. planifrons* y *S. variabilis*, y los juveniles y adultos de *S. mellis*, en *A. palmata* los adultos de *M. chrysurus*, *S. planifrons*; y *S. dorsopunicans*, y en pedacera grande los adultos de *S. variabilis*, *S. partitus*, *S. dorsopunicans* (cerca de *Montastrea*), *S. leucostictus* y *M. chrysurus*.

*Stegastes mellis*.- En general los individuos de esta especie fueron observados con poca frecuencia en el área de estudio. Los juveniles y los adultos establecieron su territorio con mayor frecuencia en pedacera pequeña y en macizos de *Montastrea* cerca de parches de pedacera.

Otras especies que coexisten en estos sustratos son: en pedacera pequeña juveniles y adultos de *S. leucostictus*, *S. partitus*, *S. variabilis*, y los juveniles de *S. dorsopunicans*, en *Montastrea* juveniles de *S. planifrons*, *S. variabilis* y adultos de *S. diencaeus*.

*Microspathodon chrysurus*.- Los juveniles de esta especie establecieron su territorio con frecuencia en *Agaricia* y *A. palmata*, y los adultos en *A. palmata*. Esta especie también fué observada en *Millepora complanata*, un tipo de sustrato distribuido hacia la cresta arrecifal pero poco frecuente en la zona de estudio.

Otras especies que coexisten en estos sustratos son: en *A. palmata* los adultos de *S. planifrons*, *S. dorsopunicans* y *S. diencaeus*, y en *Agaricia* los juveniles y adultos de *S. planifrons* y *S. partitus*.

La tabla 3 muestra la frecuencia relativa de los juveniles y adultos de estas ocho especies observados por sustrato. Asimismo, en la tabla 4 estos resultados se comparan con los registrados para comunidades de peces damisela en otros arrecifes (Panamá, Puerto Rico, Jamaica, Bahamas, y Florida) en el Atlántico Occidental. En donde es importante señalar que en la mayoría de los casos, a excepción de la frecuencia de *S. planifrons* en *Millepora* y de *S. leucostictus* en pedacera de coral distribuida en el posterior protegido y en *A. cervicornis*, los resultados de este estudio concuerdan con

los registrados en estos arrecifes. Las otras diferencias: *S. dorsopanicans*, *S. partius*, y *S. mellis* en roca coralina distribuida en la playa, resultaron al considerar la distribución de las especies en otras zonas arrecifales. Considerando este patrón de distribución de los peces damisela en los arrecifes del Atlántico Occidental se puede distinguir a dos especies especialistas: *S. leucostictus* y *S. partius* que utilizan con frecuencia un tipo de sustrato distribuido hasta en dos distintos habitats, y a seis especies generalistas que utilizan con frecuencia dos o más tipos de sustrato distribuidos en la zona de playa, o bien a lo largo del posterior.

Tabla 3  
Frecuencia relativa de los peces damisela en nueve tipos de sustrato en la zona posterior del arrecife de Puerto Morelos.

Sp	Ede. N	Ppe	Pgr	Ace	Apa	Mon	Por	Agar	A-P	Dip
des.										
<i>S.dor</i>	J 47	.51	.15	0	.23	.09	0	0	0	.02
	A 181	.25	.15	.01	.42	.13	0	.03	.01	.01
<i>S.ple</i>	J 154	.01	.07	.01	.06	.47	.06	.20	.10	.03
	A 301	.04	.12	.04	.22	.14	.03	.33	.06	.02
<i>S.var</i>	J 28	.39	.11	0	.18	.28	0	.04	0	0
	A 25	0	.44	.04	.28	.12	0	.04	.08	0
<i>S.be</i>	J 51	.61	.16	.02	.02	.16	.02	0	0	.02
	A 3	.67	.33	0	0	0	0	0	0	0
<i>S.par</i>	J 153	.48	.26	0	.03	.06	.07	.06	0	.05
	A 75	.33	.25	0	.03	.15	.13	.11	0	0
<i>S.die</i>	J 135	.12	.19	0	.23	.34	.02	.04	.04	.02
	A 43	.49	.10	0	.10	.28	0	0	.03	0
<i>M.chr</i>	J 33	.06	.03	0	.36	.08	0	.46	.03	0
	A 118	.03	.20	0	.44	.16	.03	.05	.09	0

Especies (Sp): *S.dor* *S. dorsopanicans*, *S.ple* *S. planifrons*, *S.var* *S. variabilis*, *S.leu* *S. leucostictus*, *S.par* *S. partius*, *S.die* *S. diencaeus*, *S.mel* *S. mellis*, *M.chr* *M. chrysurus*.

Estado de desarrollo (Ede. des.): J juvenil, A adulto.

Número total de individuos (N)

Sustratos: Ppe.pedacera pequeña de coral, Pgr.pedacera grande de coral, Ace.A. cervicornis, Apa.A. palmata, Mon.Montastrea, Por.Porites, Agar.Agaricia, A-P.Agaricia-Porites, Dip.Diploria.

Tabla 4. Sustratos con los cuales se asocian frecuentemente los territorios de ocho especies de peces damisela en arrecifes en el Atlántico Occidental.

Especies	Sustrato o tipo de habitat
<i>S. dorsopunicans</i>	<i>A. palmata</i> (1,2,6,10) roca-playa (1,2) roca-posterior (2,6,10)
<i>S. planifrons</i>	<i>A. cervicornis</i> (1,2,4,5,6,7,10) <i>A. palmata</i> (1,10) <i>Agaricia</i> (2,10) macizos de coral (1,4,5,6,8,10) <i>Millepora</i> (1)
<i>S. variabilis</i>	posterior con arena y macizos de coral (1,2,8,10) pedacera (10)
<i>S. leucostictus</i>	posterior descubierto (2,6) posterior protegido (10) pedacera (1,10)
<i>S. partitus</i>	pendiente arenosa (1,2,10) pedacera (1,2,6,8,10) roca-playa (1)
<i>S. diencaeus</i>	roca-posterior (2,10) macizos de coral (10)
<i>S. mellis</i>	roca-playa (1) pedacera (10) macizos de coral (10)
<i>M. chrysurus</i>	<i>A. palmata</i> y <i>Millepora</i> (1,3,6,8,9,10)

1,2.Waldner y Robertson, 1980 (Panama-Pro. Rico), 3.Robertson (no publicado), 4.Williams, 1978 (Jamaica), 5.Kaufman, 1977 (Jamaica), 6,7.Jitzkowitz, 1977, 1978 (Jamaica), 8.Clarke, 1977 (Bahamas), 9.Emery, 1973 (Florida), 10.presente trabajo, 1990 (Puerto Morelos, Q. Roo) (Basado en Waldner and Robertson, 1980).

### 5.2.2 ESPECIE-NIVEL DEL SUSTRATO

De las especies que asociaron su territorio a pedacera pequeña de coral (con una altura de hasta 0.5 metros) *S. dorsopunicans*, *S. variabilis*, *S. leucostictus*, *S. partitus* y *S. mellis* fueron observados con frecuencia en el nivel inferior de este sustrato a una altura promedio de 0.2 metros, en pedacera grande de coral (hasta 1.0 metro de altura) *M. chrysurus* y *S. diencaeus* fueron observados con frecuencia en el nivel superior de este sustrato (>0.6 metros) mientras que *S. dorsopunicans*, *S. variabilis*, *S. leucostictus*, *S. partitus*, y *S. mellis* en el nivel inferior, en *A. palmata* (de 0.5 a 1.5 metros de altura) *S. planifrons* y *M. chrysurus* se observaron con frecuencia

en las ramas superiores de este sustrato, y *S. diencaeus*, y *S. dorsopunicans* en las ramas intermedias y las cercanas a la base, en los grandes cabezos de *Montastrea* (hasta 1.5 metros de altura) *S. planifrons*, *S. diencaeus*, y *M. chrysurus* fueron frecuentes en el nivel superior de este sustrato y *S. mellis* se observó con frecuencia en el nivel medio e inferior, mientras que *S. variabilis* y *S. partitus* lo hicieron en el nivel inferior, en el coral foliado *Agaricia* (con 0.5 a 1.0 metro de altura) *S. planifrons* y *M. chrysurus* se distribuyeron en el nivel superior de este sustrato, mientras que entre la base y el centro se observó a *S. partitus*. La tabla 5 muestra la frecuencia relativa de estas especies en los tres niveles de cada sustrato.

El análisis de varianza de la distribución vertical entre especies indicó diferencias estadísticamente significativas en la altura que ocupa cada especie ( $F=17.52$ ,  $P<0.05$ ), y de esta manera se observó un patrón donde *S. planifrons*, *M. chrysurus* y

Tabla 5  
Frecuencia relativa de los peces damisela en los tres niveles de cada sustrato. Esta distribución representa la presencia de las especies en la columna de agua con relación a la altura (metros) de cada sustrato.

Sp	Nivel	Ppe	Pgr	Apa	Mon	Por	Aga	A-P	Dip
<i>S.lor</i>	(3)	0.04	0.06	0.01	0.14		0	0	1.00
	(2)	0.03	0.41	0.06	0.14		0	0	0
	(1)	0.93	0.53	0.93	0.72		1.0	1.0	0
<i>S.pla</i>	(3)	0.08	0.11	0.55	0.38	0.44	0.56	0	0.70
	(2)	0.14	0.35	0.24	0.32	0.56	0.18	0.61	0
	(1)	0	0.54	0.21	0.30	0	0.26	0.39	0.30
<i>S.var</i>	(3)	0.18	0	0	0.18		0	0	
	(2)	0	0.21	0.08	0.18		0	0	
	(1)	0.82	0.78	0.92	0.64		1.0	1.0	
<i>S.leu</i>	(3)	0.09	0	0	0	0			0
	(2)	0.06	0.33	0	0.25	0			1.0
	(1)	0.85	0.67	1.0	0.75	1.0			0
<i>S.par</i>	(3)	0.04	0	0	0	0	0		0.43
	(2)	0.20	0.43	0	0.30	0.10	0.29		0.14
	(1)	0.76	0.57	1.0	0.70	0.90	0.71		0.43
<i>S.mel</i>	(3)	0	0.54	0.13	0.41	0	0	0	0
	(2)	0.65	0.12	0.41	0.33	1.0	0	1.0	0.56
	(1)	0.35	0.34	0.47	0.26	0	1.0	0	0.56
<i>S.mel</i>	(3)	0.06	0	0	0.05		0	0	
	(2)	0.13	0.43	0	0.14		0	1.0	
	(1)	0.81	0.57	1.0	0.81		1.0	0	
<i>M.chr</i>	(3)	0	0.50	0.67	0.42	1.0	0.70	0.55	
	(2)	0	0.33	0.24	0.29	0	0.05	0.45	
	(1)	1.0	0.17	0.09	0.29	0	0.25	0	

Especies (Sp.): *S.lor* *S. dorsopunicans*, *S.pla* *S. planifrons*, *S.var* *S. variabilis*, *S.leu* *S. leucostictus*, *S.par* *S. partitus*, *S.mel* *S. diencaeus*, *S.mel* *S. mellis*, *M.chr* *M. chrysurus*. Sustratos: Ppe. pedacera pequeña, Pgr. pedacera grande, Apa. *A. palmata*, Mon. *Montastrea*, Por. *Porites*, Aga. *Agaricia*, A-P. *Agaricia-Porites*, Dip. *Diploria*.

Nivel intrasustrato: (1). Inferior (0 a 0.3 metros), (2). Medio (0.4 a 0.6 metros), (3). Superior (>0.6 metros).

*S. diencaeus* se distribuyeron en los niveles medio y superior (>0.6 metros) de los sustrato, y *S. dorsopunicans*, *S. leucostictus*, *S. mellis*, *S. partius* y *S. variabilis* en el nivel inferior de éstos (<0.06 metros). Estas diferencias se consideraron importantes para el análisis de partición o sobreposición de nichos en términos de la utilización intrasustrato. La tabla 6 muestra a nivel general la altura promedio en que se distribuyó cada especie y la figura 3 ilustra esta información. Es importante hacer notar que los datos tomados representan solo una muestra de la actividad diaria. Para tener una idea más exacta habría que hacer observaciones a intervalos regulares durante el día.

**Tabla 6**  
 Altura promedio sobre el sustrato en que se distribuyeron  
 las ocho especies de peces damisela.

Sp	N	Alt.prom. (metros)
<i>S.dorsopunicans</i>	109	0.2486
<i>S.planirostris</i>	194	0.5231
<i>S.variabilis</i>	32	0.2031
<i>S.leucostictus</i>	39	0.2307
<i>S.partius</i>	92	0.2315
<i>S.diencaeus</i>	67	0.5074
<i>S.mellis</i>	66	0.2818
<i>M.chrysurus</i>	96	0.5697

Especies (Sp), N.Número de individuos, Alt.prom. Altura promedio sobre el sustrato.

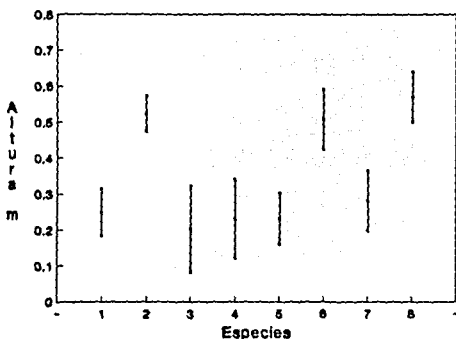


Figura 3. Altura promedio sobre el sustrato en donde se observó a las especies de peces damisela. Las líneas verticales indican el intervalo de confianza para la altura promedio.

### 5.3 PROBABILIDAD DE SOBREPOSICION DEL NICHU

#### 5.3.1 Utilización del sustrato (especie-sustrato)

En todas las posibles comparaciones de los valores del índice de sobreposición del nicho de las especies en estudio, a excepción de seis pares de especies: los adultos de *S. dorsopunicans*-*S. leucostictus*, *S. planifrons*-*S. leucostictus*, *S. variabilis*-*S. leucostictus*, *S. leucostictus*-*S. variabilis*, y *S. diencaetus*-*S. leucostictus*, y juveniles y adultos de *M. chrysurus*-*S. leucostictus*, no resultaron diferencias significativas (para un nivel de probabilidad de 0.05), y de esta manera se aceptó la hipótesis planteada en la que las curvas de utilización del sustrato de las especies son muy semejantes y que el grado de sobreposición entre estas curvas es alto. A continuación, han sido presentados los valores del índice de sobreposición del nicho entre cada par de especies y se ha indicado (por medio del cálculo del estimador de máxima verosimilitud) entre que pares de especies fué mayor esta probabilidad de sobreposición.

*S. dorsopunicans*.- Los valores del índice ( $>0.6$ ) y del estimador de máxima verosimilitud ( $W>2$ ) indicaron que la sobreposición en las curvas de utilización del sustrato de los juveniles de esta especie fué mayor por los juveniles de *S. variabilis*, *S. leucostictus*, y *S. partitus* que en particular debió ser por su frecuencia en pedacera de coral (Tabla 3). Mientras que, para los adultos de esta especie la sobreposición en sus curvas de utilización fué mayor (0.5 a 0.7) por los adultos de *S. diencaeus*, *M. chrysurus*, y *S. planifrons* que en particular debió ser por su frecuencia en *A. palmata* (Tabla 3), y por el contrario la sobreposición fué de cero por los adultos de *S. leucostictus* resultando que estadísticamente las curvas de utilización del sustrato de los adultos de estas dos especies fueron significativamente diferentes ( $P<0.05$ ) (Fig. 4a).

J SO	0.10	0.68	0.65	0.64		0.66	0.22
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	NS		NS	NS
A SO	0.53	0.02	0	0.29	0.71	0.52	0.53
X <sup>2</sup>	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS

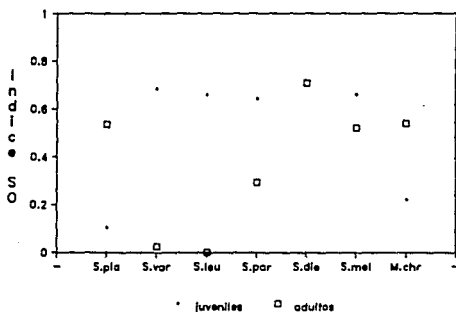


Figura 4a. Valores del índice de sobreposición del nicho en términos del uso del sustrato para juveniles y adultos de *S. dorsopunicans*. Las especies aparecen en orden taxonómico.

Especies: S.pla-*S. planifrons*, S.var-*S. variabilis*, S.leu-*S. leucostictus*, S.par-*S. partitus*, S.die-*S. diencaeus*, S.mel-*S. mellis*, M.chr-*M. chrysurus*. SO, Valor del índice de sobreposición. \* Diferencias estadísticamente significativas cuando  $X^2$  calculada  $> X^2$  tablas (8 g.l.,  $P<0.05$ ) y se acepta  $H_A: P1 \neq P2$ . NS, Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada  $< X^2$  tablas y se acepta  $H_0: P1 = P2$ .

*S. planifrons*. - La sobreposición en las curvas de utilización de los juveniles de esta especie fué mayor (0.2) por los juveniles de *S. partitus* y *M. chrysurus* que en particular pudo resultar por su frecuencia en *Agaricia* (Tabla 3), y para los adultos de esta especie la sobreposición en sus curvas de utilización fué mayor (0.3) por los adultos de *S. diencaeus*, *S. dorsopunicans*, y *M. chrysurus* lo cual pudo resultar por su frecuencia en *A. palmata* (Tabla 3), y por el contrario la sobreposición fué de cero por los adultos de *S. leucostictus* resultando que las curvas de utilización de estas dos especies fueron significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ) (Fig. 4 b).

J SO	>0.01	0.05	>0.01	0.07		0.01	0.12
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	NS		NS	NS
A SO	0.33	0.20	0	0.12	0.36	0.28	0.32
X <sup>2</sup>	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS

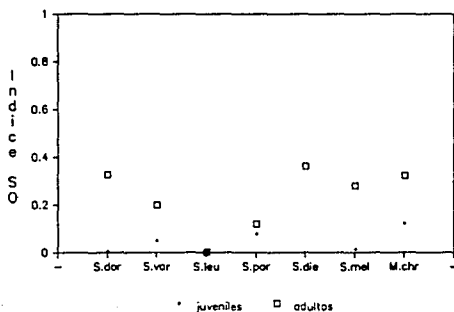


Figura 4b. Valores del índice de sobreposición del nicho en términos del uso del sustrato para juveniles y adultos de *S. planifrons*. Las especies aparecen en orden taxonómico.

Especies: S.dor. *S. dorsopunicans*, S.var. *S. variabilis*, S.leu. *S. leucostictus*, S.por. *S. partitus*, S.die. *S. diencaeus*, S.mel. *S. mellis*, M.chr. *M. chrysurus*. SO. Valor del índice de sobreposición. \* Diferencias estadísticamente significativas cuando  $X^2$  calculada >  $X^2$  tablas (8 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_A: P1j \neq P2j$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada <  $X^2$  tablas y se acepta  $H_0: P1j = P2j$ .



*S. variabilis*.- Para los juveniles de esta especie la sobreposición en sus curvas de utilización del sustrato fué mayor (0.5) por los juveniles de *S. mellis*, *S. partitus*, y *S. dorsopunicans* que en particular pudo ser por su frecuencia en pedacera de coral (Tabla 3), y para los adultos de esta especie la sobreposición en sus curvas de utilización fué mayor (0.5) por los adultos de *S. planifrons*, *S. dorsopunicans*, y *M. chrysurus* lo que pudo resultar por su frecuencia en pedacera de coral y *A. palmata* (Tabla 3), y por el contrario la sobreposición fué de cero por los adultos de *S. leucostictus*, y en este caso resultó que estadísticamente las curvas de utilización del sustrato de estas especies fueron significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ) (Fig. 4 c).

J SO	0.52	0.23	0.42	0.56	0.58	0.34
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	NS	NS	NS
A SO	0.55	0.57	0	0.09	0.42	0.35
X <sup>2</sup>	NS	NS	*	NS	NS	NS

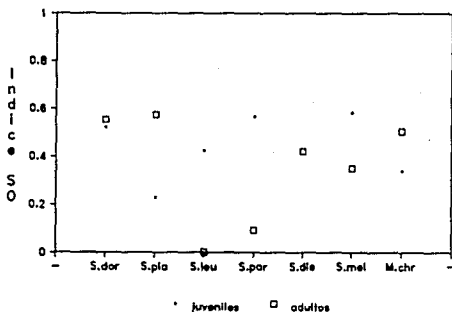


Figura 4c. Valores del índice de sobreposición del nicho en términos del uso del sustrato para juveniles y adultos de *S. variabilis*. Las especies aparecen en orden taxonómico.

Especies: *S.dor* *S. dorsopunicans*, *S.pla* *S. planifrons*, *S.leu* *S. leucostictus*, *S.par* *S. partitus*, *S.dle* *S. dorsopunicans*, *S.mel* *S. mellis*, *M.chr* *M. chrysurus*. SO. Valor del índice de sobreposición. \* Diferencias estadísticamente significativas cuando  $X^2$  calculada  $>$   $X^2$  tablas (8 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_1: P_1 \neq P_2$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada  $<$   $X^2$  tablas y se acepta  $H_0: P_1 = P_2$ .

*S. leucostictus*.- Los valores del índice y del estimador de máxima verosimilitud indicaron que para los juveniles de esta especie la sobreposición en sus curvas de utilización del sustrato fué mayor (0.5 a 0.6) por los juveniles de *S. partitus* y *S. dorsopunicans* que en particular debio ser por su frecuencia en pedacera de coral (Tabla 3), y para los adultos de esta especie resultó que la sobreposición en sus curvas de utilización fué mayor (0.4 a 0.5) por los adultos de *S. partitus* y *S. mellis* que pudo resultar de su frecuencia en pedacera de coral (Tabla 3). Mientras que, la sobreposición fué de cero por los adultos de *S. variabilis* resultando que estadísticamente las curvas de utilización de estas dos especies fueron significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ) (Fig. 4 d).

J SO	0.53	0.09	0.40	0.66	0.45	0.08
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	NS	NS	NS
A SO	0.39	0.10	0	0.56	0.26	0.47
X <sup>2</sup>	NS	NS	*	NS	NS	NS

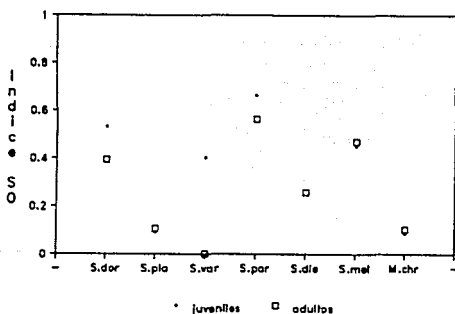


Figura 4d. Valores del índice de sobreposición del nicho en términos del uso del sustrato para juveniles y adultos de *S. leucostictus*. Las especies aparecen en orden taxonómico.

Especies: S.dor-*S. dorsopunicans*, S.pla-*S. planifrons*, S.var-*S. variabilis*, S.par-*S. partitus*, S.die-*S. diencanus*, S.mel-*S. mellis*, M.chr-*M. chrysurus*. SO. Valor del índice de sobreposición. \* Diferencias estadísticamente significativas cuando  $X^2$  calculada >  $X^2$  tablas (3 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_A: P1 \neq P2$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada <  $X^2$  tablas y se acepta  $H_0: P1 = P2$ .

*S. partitus*.- La sobreposición en las curvas de utilización del sustrato de los juveniles de esta especie fué mayor (0.4) por los juveniles de *S. leucostictus* que en particular debió ser por su frecuencia en pedacera de coral (Tabla 3), y para los adultos de esta especie la sobreposición fué mayor (0.4 a 0.5) por los adultos de *S. diencaeus* y *S. planifrons*, lo cual pudo resultar por su frecuencia en pedacera de coral y *Agaricia* (Tabla 3) (Fig. 4 e).

J SO	0.17	0.14	0.17	0.41		0.08	0.05
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	NS		NS	NS
A SO	0.12	0.41	>0.01	>0.01	0.56	0.14	0.36
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

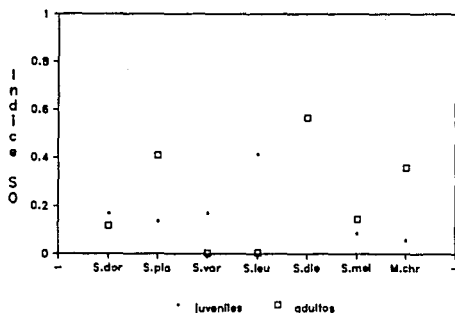


Figura 4e. Valores del índice de sobreposición del nicho en términos del uso del sustrato para juveniles y adultos de *S. partitus*. Las especies aparecen en orden taxonómico.

Especies: S.dor *S. dorsopunicans*, S.pla *S. planifrons*, S.var *S. variabilis*, S.leu *S. leucostictus*, S.die *S. diencaeus*, S.mel *S. mellis*, M.chr *M. chrysurus*. SO. Valor del índice de sobreposición. \* Diferencias estadísticamente significativas cuando  $X^2$  calculada >  $X^2$  tablas (8 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_a: P1j \neq P2j$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada <  $X^2$  tablas y se acepta  $H_0: P1j = P2j$ .

*S. diencaeus*.- Para los adultos de esta especie la sobreposición en sus curvas de utilización fué mayor (0.6) por los adultos de *S. planifrons*, *M. chrysurus*, y *S. dorsopunicans*, lo cual pudo resultar de su frecuencia en *A. palmata* (Tabla 3), y por el contrario la sobreposición fué de cero por los adultos de *S. leucostictus*, y estadísticamente las curvas de utilización de estas dos especies fueron significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ) (Fig. 4 f).

A	SO	0.62	0.66	0.10	0.01	0.29	0.45	0.63
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS

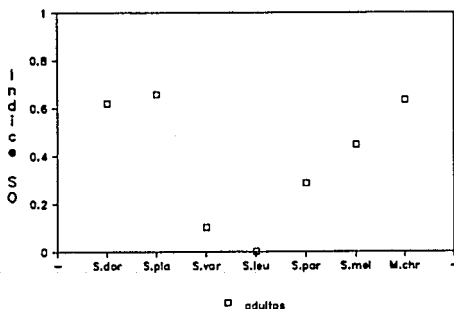


Figura 4f. Valores del índice de sobreposición del nicho en términos del uso del sustrato para adultos de *S. diencaeus*. Las especies aparecen en orden taxonómico.

Especies: S.dor-*S. dorsopunicans*, S.pla-*S. planifrons*, S.var-*S. variabilis*, S.leu-*S. leucostictus*, S.par-*S. parvus*, S.mel-*S. mellis*, M.chr-*M. chrysurus*. SO. Valor del índice de sobreposición. \* Diferencias estadísticamente significativas cuando  $X^2$  calculada >  $X^2$  tablas (8 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_1: P_1 \neq P_2$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada <  $X^2$  tablas y se acepta  $H_0: P_1 = P_2$ .

*S. mellis*. La sobreposición en las curvas de utilización de los juveniles de esta especie fué mayor (0.5 a 0.6) por los juveniles de *S. variabilis*, *S. leucostictus*, y *S. dorsopunicans* que en particular debio ser por su frecuencia en pedacera de coral y *Agaricia* (Tabla 3), y la sobreposición en las curvas de utilización de los adultos de esta especie fué mayor (0.6) por los adultos de *S. dorsopunicans* lo cual pudo resultar de su frecuencia en *Montastrea* y pedacera de coral (Tabla 3), y por el contrario la sobreposición fué casi de cero ( $SO < 0.04$ ) por los adultos de *S. variabilis* y *S. leucostictus* (Fig. 4 g).

J SO	0.58	0.16	0.66	0.58	0.43		0.23
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	NS	NS		NS
A SO	0.65	0.40	>0.01	>0.01	0.33	0.38	0.19
X <sup>2</sup>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

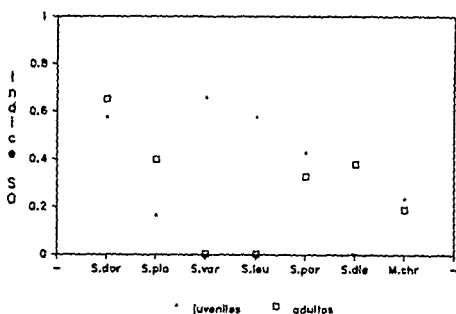


Figura 4g. Valores del índice de sobreposición del nicho en términos del uso del sustrato para juveniles y adultos de *S. mellis*. Las especies aparecen en orden taxonómico.

Especies: S.dor-*S. dorsopunicans*, S.plo-*S. planifrons*, S.var-*S. variabilis*, S.leu-*S. leucostictus*, S.por-*S. partius*, S.dle-*S. diencaeus*, M.chr-*M. chrysurus*. SO.Valor del índice de sobreposición. \* Diferencias estadísticamente significativas cuando  $X^2_{calculada} > X^2_{tablas}$  (8 g.l,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_A: P1j \neq P2j$ . NS.Diferencias no significativas cuando  $X^2_{calculada} < X^2_{tablas}$  y se acepta  $H_0: P1j = P2j$ .

*M. chrysurus*.- Los valores del índice y del estimador de máxima verosimilitud indicaron que la sobreposición en las curvas de utilización de juveniles de esta especie fué mayor (0.3) por los juveniles de *S. planifrons*, lo cual pudo resultar de su frecuencia en *Agaricia* y *A. palmata* (Tabla 3), y por el contrario la sobreposición fué de cero por los juveniles de *S. leucostictus* resultando diferencias significativas en las curvas de utilización de estas dos especies. La sobreposición en las curvas de utilización de los adultos de esta especie fué mayor (0.6 a 0.7) por los adultos de *S. diencaeus* y *S. planifrons* que en particular debio ser por su frecuencia en *A. palmata* (Tabla 3). Mientras que, la sobreposición fué de cero por los adultos de *S. leucostictus* resultando diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en las curvas de utilización de estas dos especies (Fig. 4 h).

J	SO	<0.01	0.38	0.22	0	0.13		<0.01
	$X^2$	NS	NS	NS	*	NS		NS
A	SO	0.52	0.69	0.42	0	0.11	0.79	0.28
	$X^2$	NS	NS	NS	*	NS	NS	NS

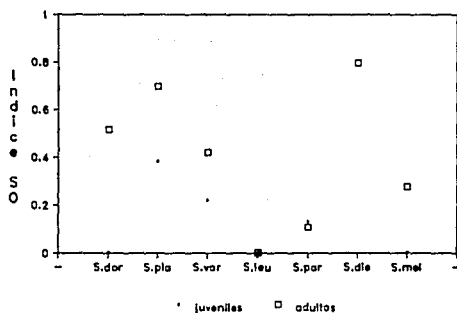


Figura 4h. Valores del índice de sobreposición del nicho, en términos del uso del sustrato para juveniles y adultos de *M. chrysurus*. Las especies aparecen en orden taxonómico.

Especies: S.dor-*S. dorsopunicans*, S.pla-*S. planifrons*, S.var-*S. variabilis*, S.leu-*S. leucostictus*, S.par-*S. partius*, S.die-*S. diencaeus*, S.mel-*S. mellis*. SO. Valor del índice de sobreposición. \* Diferencias estadísticamente significativas cuando  $X^2$  calculada  $> X^2$  tablas (8 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_0: P_{1j} = P_{2j}$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada  $< X^2$  tablas y se acepta  $H_0: P_{1j} = P_{2j}$ .

## 5.3.2 Utilización intrasustrato (especie-nivel del sustrato)

**Pedacería pequeña de coral.**

Los valores más bajos (0 a 0.04) del índice de sobreposición en términos de la distribución vertical en este sustrato, se registraron para las curvas de utilización de *S. planifrons*, *S. diencaeus*, y *M. chrysurus* que fueron poco frecuentes en este sustrato (Tabla 3) y que se distribuyeron principalmente en el nivel medio y superior de éste (Tabla 5). En catorce de las combinaciones en que se incluyeron estas especies resultaron diferencias estadísticamente significativas entre sus curvas de utilización intrasustrato. Los valores del índice de sobreposición más altos (0.8) se registraron entre *S. dorsopunicans*, *S. paritius*, *S. mellis* y *S. leucostictus*, que se distribuyeron con frecuencia en el nivel inferior de este sustrato (Tabla 5). En donde, resultó que las curvas de utilización intrasustrato de estas especies fueron muy semejantes. En la tabla 7a, se muestran los valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical en pedacería pequeña de coral, y los casos en que la prueba de  $X^2$  indicó diferencias significativas para la comparación de los índices de sobreposición.

Tabla 7a

Valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical en pedacería pequeña de coral (utilización intrasustrato) y valor estadístico de  $X^2$ , el cual permite probar estadísticamente las hipótesis planteadas sobre la comparación de índices de sobreposición entre dos especies ( $H_0: P_1 = P_2$ ;  $H_A: P_1 \neq P_2$ ).

	S.dor	S.plo	S.var	S.lie	S.par	S.lie	S.mel	M.chr
S.dor		*0	0.64 NS	0.97 NS	0.87 NS	0.26 NS	0.93 NS	0.43 NS
S.plo	0.05 NS		*0.03	0.12 NS	0.07 NS	*0	0.10 NS	*0
S.var	0.84 NS	*0		0.90 NS	0.71 NS	*0.03	0.81 NS	0.08 NS
S.lie	0.96 NS	*0	0.46 NS		0.90 NS	0.13 NS	0.96 NS	0.13 NS
S.par	0.79 NS	*0	0.06 NS	0.08 NS		0.41 NS	0.97 NS	*0.04
S.lie	0.19 NS	*0	*0	0.29 NS	0.61 NS		0.47 NS	*0
S.mel	0.80 NS	*0	0.17 NS	0.96 NS	0.88 NS	0.28 NS		0.08 NS
M.chr	0.93 NS	*0	0.82 NS	0.85 NS	0.76 NS	0.35 NS	0.81 NS	

\* Diferencias significativas cuando  $X^2$  calculado >  $X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_A: P_1 \neq P_2$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculado <  $X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_0: P_1 = P_2$ . Especies: S.dor, *S. dorsopunicans*; S.plo, *S. planifrons*; S.var, *S. variabilis*; S.lie, *S. leucostictus*; S.par, *S. paritius*; S.lie, *S. diencaeus*; S.mel, *S. mellis*; M.chr, *M. chrysurus*.

## Pedacera grande de coral.

Para la distribución vertical en este sustrato los valores del índice de sobreposición más bajos ( $SO=0$ ) se registraron para las curvas de utilización intrasustrato de *S. diencaeus* y *M. chrysurus* por *S. variabilis*, *S. leucostictus*, *S. partitus* y *S. mellis*. En donde *S. diencaeus* y *M. chrysurus* se observaron con frecuencia en el nivel superior de este sustrato (Tabla 5), y *S. variabilis*, *S. leucostictus*, *S. partitus* y *S. mellis* fueron frecuentes en el nivel inferior (Tabla 5). Los valores del índice de sobreposición más altos (0.4) resultaron para las especies frecuentes en el nivel inferior de este sustrato. En la tabla 7b. se muestran los valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical en pedacera grande de coral, y los casos en que la prueba de  $X^2$  indicó diferencias significativas para la comparación de los índices de sobreposición.

Tabla 7b  
Valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical (utilización intrasustrato) en pedacera grande de coral y valor de  $X^2$ , el cual permite probar estadísticamente las hipótesis planteadas sobre la comparación de índices de sobreposición entre dos especies ( $H_0: P_{1j}=P_{2j}$ ,  $H_A: P_{1j} \neq P_{2j}$ ).

	S.dor	S.pla	S.var	S.leu	S.par	S.dle	S.mel	M.chr
S.dor	0.98 NS	0.42 NS	0.46 NS	0.47 NS	0.54 NS	0.47 NS	0.56 NS	
S.pla	0.97 NS	0.22 NS	0.23 NS	0.24 NS	0.63 NS	0.24 NS	0.62 NS	
S.var	0.84 NS	0.82 NS	0.96 NS	0.90 NS	0.45 NS	0.90 NS	0.32 NS	
S.leu	0.91 NS	0.88 NS	0.96 NS	0.97 NS	0.45 NS	0.97 NS	0.39 NS	
S.par	0.94 NS	0.88 NS	0.88 NS	0.97 NS	0.43 NS	1.0 NS	0.44 NS	
S.dle	0.41 NS	0.56 NS	*0	*0	*0	*0	0.85 NS	
S.mel	0.94 NS	0.88 NS	0.88 NS	0.97 NS	1.0 NS	0.43 NS	0.44 NS	
M.chy	0.45 NS	0.58 NS	*0	*0	*0	0.83 NS	*0	

\* Diferencias significativas cuando  $X^2$  calculada >  $X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_A: P_{1j} \neq P_{2j}$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada <  $X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_0: P_{1j} = P_{2j}$ . Especies: S.dor-*S. dorsopinnatus*, S.pla-*S. planifrons*, S.var-*S. variabilis*, S.leu-*S. leucostictus*, S.par-*S. partitus*, S.dle-*S. diencaeus*, S.mel-*S. mellis*, M.chr-*M. chrysurus*.



*Acropora palmata*.

En este caso los valores del índice de sobreposición más bajos fueron para las curvas de utilización intrasustrato de *S. planifrons*, *S. diancaeus* y *M. chrysurus* por *S. variabilis*, *S. leucostictus*, *S. partitus* y *S. mellis* a excepción de *S. diancaeus* por *S. variabilis*, y resultó que las curvas de utilización de estas especies difirieron significativamente ( $P < 0.05$ ). De estas especies, las tres primeras fueron frecuentes en el nivel superior de este sustrato (Tabla 5). Mientras que, *S. variabilis*, *S. leucostictus*, *S. partitus* y *S. mellis* que fueron poco frecuentes en este sustrato (Tabla 3) se observaron principalmente en el nivel inferior. Los valores del índice de sobreposición más altos (1.0) se registraron entre *S. leucostictus*, *S. mellis*, y *S. partitus* que fueron frecuentes en el nivel inferior. En la tabla 7c. se muestran los valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical en *Acropora palmata*, y los casos en que la prueba de  $X^2$  indicó diferencias significativas para la comparación de los índices de sobreposición.

Tabla 7c

Valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical (utilización intrasustrato) en *Acropora palmata* y valor de  $X^2$ , el cual permite probar estadísticamente las hipótesis planteadas sobre la comparación de índices de sobreposición entre dos especies ( $H_0: P_{1j} = P_{2j}$ ,  $H_A: P_{1j} \neq P_{2j}$ ).

	S.dor	S.pla	S.var	S.leu	S.par	S.die	S.mel	M.chr
S.dor		0.28 NS	0.89 NS	0.42 NS	0.42 NS	0.60 NS	0.42 NS	0.12 NS
S.pla	0.10 NS		*0	*0	*0	0.60 NS	*0	0.93 NS
S.var	0.98 NS	0.28 NS		0.36 NS	0.36 NS	0.60 NS	0.36 NS	0.12 NS
S.leu	0.93 NS	0.21 NS	0.92 NS		1.0 NS	0.46 NS	1.0 NS	0.09 NS
S.par	0.93 NS	0.21 NS	0.92 NS	1.0 NS		0.46 NS	1.0 NS	0.09 NS
S.die	0.45 NS	0.67 NS	0.11 NS	*0	*0		*0	0.46 NS
S.mel	0.93 NS	0.21 NS	0.92 NS	1.0 NS	1.0 NS	0.46 NS		0.09 NS
M.chr	0.05 NS	0.94 NS	*0	*0	*0	0.43 NS	*0	

\* Diferencias significativas cuando  $X^2$  calculada >  $X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_A: P_{1j} \neq P_{2j}$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada <  $X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_0: P_{1j} = P_{2j}$ . Especies: S.dor. *S. dorsopinnatus*, S.pla. *S. planifrons*, S.var. *S. variabilis*, S.leu. *S. leucostictus*, S.par. *S. partitus*, S.die. *S. diancaeus*, S.mel. *S. mellis*, M.chr. *M. chrysurus*.

*Montastrea*.

Para la distribución vertical en este sustrato los valores del índice de sobreposición más bajos (0 a 0.01) se registraron para las curvas de utilización de *S. planifrons*, *S. diancaeus* y *M. chrysurus* por *S. leucostictus* y *S. partitus*. Resultando que las curvas de utilización de estas especies difieren significativamente ( $P < 0.05$ ). *S. planifrons*, *S. diancaeus* y *M. chrysurus* fueron observadas con frecuencia en el nivel superior de este sustrato. Mientras que, *S. partitus* y *S. leucostictus* que fueron poco frecuentes en este sustrato (Tabla 3) se distribuyeron principalmente en el nivel inferior (Tabla 5). En la tabla 7d. se muestran los valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical en *Montastrea*, y los casos en que la prueba de  $X^2$  indicó diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) para la comparación de los índices de sobreposición.

Tabla 7d  
Valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical (utilización intrasustrato) en *Montastrea* y valor de  $X^2$ , el cual permite probar estadísticamente las hipótesis planteadas sobre la comparación de índices de sobreposición entre dos especies ( $H_0: P_{ij} = P_{ji}$ ,  $H_A: P_{ij} \neq P_{ji}$ ).

	S.dor.	S.pla	S.var	S.lea	S.par	S.die	S.mel	M.chr
S.dor		0.68 NS	0.98 NS	0.15 NS	0.15 NS	0.62 NS	0.94 NS	0.67 NS
S.pla	0.68 NS		0.79 NS	*0	*0	0.99 NS	0.47 NS	0.99 NS
S.var	0.98 NS	0.78 NS		0.08 NS	0.08 NS	0.73 NS	0.87 NS	0.77 NS
S.lea	0.83 NS	0.53 NS	0.81 NS		0.99 NS	0.48 NS	0.91 NS	0.50 NS
S.par	0.81 NS	0.56 NS	0.80 NS	0.99 NS		0.51 NS	0.88 NS	0.53 NS
S.die	0.63 NS	0.99 NS	0.74 NS	*0.01	*0.01		0.42 NS	0.99 NS
S.mel	0.95 NS	0.55 NS	0.90 NS	0.52 NS	0.51 NS	0.49 NS		0.53 NS
M.chr	0.66 NS	0.99 NS	0.77 NS	*0	*0	0.99 NS	0.44 NS	

\* Diferencias significativas cuando  $X^2$  calculado  $>$   $X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_A: P_{ij} \neq P_{ji}$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculado  $<$   $X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_0: P_{ij} = P_{ji}$ . Especies: S.dor. *S. dorsomaculatus*, S.pla. *S. planifrons*, S.var. *S. variolata*, S.lea. *S. leucostictus*, S.par. *S. partitus*, S.die. *S. diancaeus*, S.mel. *S. melita*, M.chr. *M. chrysurus*.

**Agaricia.**

Considerando la distribución vertical en este sustrato, los valores más bajos de sobreposición (0 a 0.01) se registraron para las curvas de utilización intrasustrato de *S. planifrons* y *M. chrysurus* por *S. dorsopunicans*, *S. variabilis*, *S. partitus*, *S. diencaeus* y *S. mellis*, y para *S. partitus* por *S. dorsopunicans*, *S. variabilis*, *S. diencaeus* y *S. mellis*. Para estos casos resultó que las curvas de utilización de las especies fueron significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ). De estas especies *S. planifrons*, y *M. chrysurus*, se observaron con frecuencia en el nivel superior de este sustrato, y *S. partitus* en los niveles medio e inferior (Tabla 5). Los valores más altos de sobreposición resultaron entre las especies poco frecuentes en este sustrato y distribuidas en el nivel inferior. En la tabla 7c. se muestran los valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical en *Agaricia*, y los casos en que la prueba de  $X^2$  indicó diferencias significativas para la comparación de los índices de sobreposición.

Tabla 7c

Valores del índice de sobreposición del nicho en términos de la distribución vertical (utilización intrasustrato) en *Agaricia* y valor de  $X^2$ , el cual permite probar estadísticamente las hipótesis planteadas sobre la comparación de índices de sobreposición entre dos especies ( $H_0: P_1 = P_2$ ,  $H_A: P_1 \neq P_2$ ).

	S.dor	S.pla	S.var	S.leu	S.par	S.die	S.mel	M.chr
S.dor		0.26 NS	1.0 NS	0.33 NS	0.71 NS	1.0 NS	1.0 NS	0.25 NS
S.pla	*0		*0	*0	0.89 NS	*0	*0	0.89 NS
S.var	1.0 NS	0.26 NS		0.33 NS	0.71 NS	1.0 NS	1.0 NS	0.25 NS
S.leu	*0	0.42 NS	*0		*0.01	*0	*0	0.28 NS
S.par	*0.01	0.89 NS	*0.01	0.60 NS		*0.01	*0.01	0.61 NS
S.die	1.0 NS	0.26 NS	1.0 NS	0.33 NS	0.71 NS		1.0 NS	0.25 NS
S.mel	1.0 NS	0.26 NS	1.0 NS	0.33 NS	0.71 NS	1.0 NS		0.25 NS
M.chr	*0	0.92 NS	*0	*0	0.70 NS	*0	*0	

\* Diferencias significativas cuando  $X^2$  calculada  $> X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_A: P_1 \neq P_2$ . NS. Diferencias no significativas cuando  $X^2$  calculada  $< X^2$  tablas (2 g.l.,  $P < 0.05$ ) y se acepta  $H_0: P_1 = P_2$ . Especies: S.dor. *S. dorsopunicans*, S.pla. *S. planifrons*, S.var. *S. variabilis*, S.leu. *S. leucostictus*, S.par. *S. partitus*, S.die. *S. diencaeus*, S.mel. *S. mellis*, M.chr. *M. chrysurus*.

## VI.- DISCUSION

### 6.1 DISTRIBUCION Y UTILIZACION RELATIVA DE SUSTRATOS.

Las condiciones climáticas severas como la acción del oleaje asociado a huracanes, y las marejadas influyen de manera indirecta en la estructura comunitaria de los organismos móviles al afectar directamente la distribución, y la abundancia de los organismos sésiles que les proporcionan alimento, o bien sitios para refugiarse o para la reproducción (Souza, 1984).

En este caso, las condiciones resultantes del paso del huracán "Gilberto" por la costa del Caribe Mexicano por ejemplo la sedimentación y la acción del oleaje, pudieron influir en la muerte, fragmentación, y de esta manera en la distribución y abundancia de algunos componentes de la comunidad coralina del arrecife de Puerto Morelos como los macizos de *A. palmata*. Este y otros sustratos que también fueron afectados, están asociados en su mayoría a los territorios de las especies de peces damisela. Por lo anterior es probable que los efectos de "Gilberto" modificaran de manera indirecta la distribución de estas especies. Sin embargo, estos cambios en la comunidad coralina no pueden atribuirse solo a esta perturbación física debido a que los arrecifes coralinos también están sujetos a una gran variedad de procesos biológicos (Huston, 1985). Así por ejemplo, la intensidad de forrajeo de algunos herbívoros puede afectar la distribución, la abundancia y la composición de especies benthicas como algas y corales en los habitats arrecifales (Lewis, 1986). Asimismo, los peces damisela territoriales son capaces de causar la muerte directa o indirecta de coral vivo, y de esta manera crear nuevo espacio para establecer su territorio, por ejemplo pedacera de coral. Esto resulta de su conducta agresiva que impide el acceso de organismos herbívoros a las áreas aledañas a su territorio y a los recursos ahí presentes, lo cual permite el sobrecrecimiento de las colonias de algas verdes que les sirven de alimento y que pueden causar la muerte del coral y de las algas coralinas dentro de este territorio, al crecer sobre estos elementos importantes para el desarrollo del arrecife e impedirles la captación de luz y nutrientes.

Por lo anterior, los patrones actuales de distribución de los diferentes tipos de sustrato son el resultado de varios factores involucrados tales como la ubicación y forma del arrecife, la acción diaria del oleaje, la incidencia de huracanes y la fuerza de los vientos asociados con éstos, y las interacciones bióticas como la depredación y la competencia.

Deberán elaborarse trabajos cuyo objetivo principal sea el de evaluar los efectos del huracán "Gilberto" en la estructura de la comunidad coralina del arrecife de Puerto Morelos para obtener una mejor aproximación a la realidad observada.

## 6.2 DISTRIBUCION ESPACIAL DE PECES DAMISELA

El reconocimiento de patrones en la composición y diversidad de especies, en la abundancia, y en la distribución ha permitido caracterizar la estructura de una comunidad pero no su organización espacial. La organización espacial ha sido establecida cuando a estos patrones de la estructura comunitaria se adicionan aspectos dinámicos como los efectos de las interacciones entre las especies y de los factores físicos del ambiente (Menge and Olson, 1990).

El patrón de distribución de la comunidad de peces damisela considerada aquí probablemente es afectada por la interacción entre las fuerzas biológicas y físicas del ambiente tales como la competencia, la depredación, y las perturbaciones físicas. Considerando que también es importante retomar las características de la historia de vida de estos peces para explicar su distribución.

La competencia por interferencia es un proceso común entre los organismos territoriales. En éste la interacción entre los organismos es directa y resulta en que el organismo que domina competitivamente impide al otro ocupar la porción del hábitat asociado a su territorio y así utilizar los recursos ahí presentes, lo cual puede afectar la sobrevivencia, crecimiento y reproducción de este organismo subordinado, y de ésta manera su distribución y abundancia poblacional (Begon *et al.*, 1986). Considerando que en estas interacciones competitivas probablemente la prioridad de acceso al espacio disponible está influida por la conducta agresiva y la longitud del cuerpo de los organismos.

Asimismo la actividad de depredadores tales como ofiuridos u otros peces, puede afectar los patrones de la distribución y abundancia de comunidades de peces damisela cuando atacan los huevos de éstos o desplazan a sus juveniles (Itzkowitz, 1986).

Por otra parte, la heterogeneidad del sustrato (Itzkowitz, 1977), la acción diaria del oleaje (Robertson and Lassing, 1980), la profundidad (Waldner and Robertson, 1980), y las perturbaciones físicas (Sale, 1977) como tormentas y huracanes se han considerado como los factores físicos del ambiente que habitan las especies de peces damisela y que pueden explicar su distribución espacial. Estas perturbaciones indirectamente pueden afectar la mortalidad en las poblaciones de peces, su distribución, y abundancia a causa de las condiciones resultantes tales como la sedimentación y el oleaje que directamente originan la muerte y fragmentación del sustrato donde estas especies establecen su territorio (Sousa, 1984).

A estos factores biológicos y físicos del ambiente que pueden explicar la distribución de los peces damisela en un hábitat, es importante agregar características de la historia de vida de estos peces tales como los patrones de reclutamiento más que las elevadas tasas de reproducción. Se ha registrado (Sale, 1981) que si bien estos peces como todos los peces arrecifales, producen un gran número de descendientes que son dispersados

durante el estado larval pelágico, el reclutamiento de los juveniles a los sustratos es al azar y al parecer depende del patrón de reclutamiento y de la capacidad del primer recluta para ocupar y mantener cada sitio exitosamente de los reclutas subsecuentes y de los residentes cercanos. A gran escala, el patrón de reclutamiento determinará el habitat que utilizará una especie, y a pequeña escala, (a nivel intrasustrato) este patrón determinará la distribución de los juveniles en áreas donde circundan los adultos residentes.

### Especie-sustrato

La comunidad de peces damisela en el arrecife de Puerto Morelos presenta un patrón de distribución caracterizado por la frecuencia de algunas especies en más de un tipo de sustrato (Tabla 3): *S. leucostictus* y *S. partius* en pedacera de coral muerto, *S. dorsopunicans*, *S. variabilis*, *S. diencaeus*, y *S. mellis* en pedacera de coral muerto y macizos de coral, y *S. planifrons* y *M. chrysurus* en varios macizos de coral. Este patrón de distribución concuerda con el registrado para comunidades de damisela en otros arrecifes del Atlántico Occidental (Panamá, Puerto Rico, Jamaica, Bahamas y Florida) excepto que *S. leucostictus*, *S. variabilis*, *S. diencaeus* y *S. mellis* utilizaron además otros sustratos adicionales o diferentes (Tabla 4) aunque con menor frecuencia que los anteriormente mencionados para cada especie. Estas diferencias pueden ser parcialmente reflejo de la distinta plasticidad de los organismos que integran cada comunidad como resultado de los factores físicos que prevalecen en cada ambiente arrecifal, o de las diferencias en las técnicas de muestreo empleadas en cada estudio. Así por ejemplo en todos estos estudios se utilizó el muestreo basado en observaciones *in situ*, sin embargo en casos particulares (Itzkowitz, 1977) los sustratos muestreados fueron marcados para realizar varias observaciones y después complementarlas con experimentos de laboratorio. En otro caso (Robertson and Lassing, 1980) además de utilizar un transecto perpendicular a la cresta arrecifal se emplearon subtransectos paralelos a ésta para determinar hasta que extensión se puede repetir el patrón de distribución de los damisela. Además para precisar este patrón de distribución en sustratos particulares, se realizaron observaciones en intervalos mensuales por un periodo de varios años, etc. Por lo anterior, resulta difícil hacer comparaciones directas en algunos casos.

Definir específicamente que aspectos del sustrato determinan la frecuencia de las especies en éstos permanece como un problema. Se ha descrito (Itzkowitz, 1986) que los organismos territoriales compiten intensamente por aquellos sustratos que maximizan su éxito reproductivo evaluado por el número y tamaño de las puestas de huevos en cada territorio, de manera que los machos con territorios de "alta calidad" atraen más hembras y su éxito reproductivo es mayor que el de los machos que establecen su territorio en habitats de "baja calidad". Esta hipótesis ha sido propuesta para explicar la distribución de las especies de peces damisela en tales sustratos, sin embargo no se ha definido que constituye un "buen habitat" para los individuos de estas especies.

Itzkowitz (comunicación personal) ha señalado que la estructura del hábitat y su relación con la presencia de depredadores como los ofiuridos son factores que pueden caracterizar la calidad del hábitat. Este autor (1986) registró, en base a la elaboración de sitios artificiales para la reproducción, que los machos que seleccionaron los sitios cerrados o cubiertos donde se pueden esconder los ofiuridos, tuvieron menor éxito reproductivo que los machos que seleccionaron sitios abiertos. Los ofiuridos son importantes depredadores nocturnos de los huevos de los peces damisela, y es posible que su presencia determine la distribución de estas especies en algunos sustratos. Asimismo también es posible que la heterogeneidad del sustrato, las habilidades competitivas que muestran los individuos de estas especies, y la relación de ambos con la probabilidad de éxito en la competencia sean relevantes en la distribución de los damisela. Así, probablemente cada especie trata de distribuirse en el sustrato donde la probabilidad de éxito en la competencia sea mayor. Tal puede ser el caso de *S. leucostictus* y *S. paritius* en los parches de pedacera en donde muestran una conducta agresiva que les permite defender sus recursos en este sustrato que tiene una estructura interna simple sin cavidades pero con algunas fisuras o colonias de algas que proporcionan refugio. Esta especie emplea como táctica de combate contra competidores y depredadores el ataque y permanencia, la cual puede ser favorecida cuando el campo de combate ofrece pocas oportunidades de celada o evasión porque el terreno es muy simple (homógeno) (Ebersole, 1985). Por el contrario especies como *S. planifrons* y *S. diencaeus* frecuentes en *Montastrea* y *A. palmata* tienden a emplear tácticas de ataque-huida que pueden ser favorecidas en sustratos con muchas cavidades que servirán como refugio durante la huida (Ebersole, 1985). Sin embargo, otras especies frecuentes en estos sustratos no emplean las mismas tácticas de ataque, por ejemplo *S. dorsopunicans* que coexiste en roca coralina y macizos de coral vivo se observó realizando largos recorridos entre ambos sustratos. Bartels (1984) señaló que esta especie con frecuencia realiza movimientos más allá de los límites de su territorio a pesar de su extrema tenacidad, los cuales le permiten monitorear otros sustratos y cambiar su territorio siempre que sea "ventajoso", aunque pasa la mayoría del tiempo en territorios pequeños de pedacera de coral.

Por lo anterior, es probable que la cercanía entre los sustratos utilizados con frecuencia influya en la distribución de los damisela. Así por ejemplo, *S. dorsopunicans* junto con *S. mellis* frecuentemente establecieron su territorio en relación con pedacera cuando entre los sustratos más cercanos se encontraron macizos de *A. palmata* y *Montastrea* que también fueron utilizados por los adultos de éstas especies respectivamente. Acerca de esto Itzkowitz (1977) señaló que los peces damisela pueden establecer su territorio en asociación con un sustrato secundario dependiendo de la cercanía al sustrato preferido o primario y de la disponibilidad de este sustrato primario. Sin embargo, la permanencia de las especies es mayor en el sustrato primario que en el secundario. Al respecto, el uso de hábitats secundarios por organismos territoriales ha sido registrado con frecuencia en poblaciones de pájaros cuando éstos se encontraron adyacentes al hábitat preferido (Itzkowitz, 1977).

La localización del sustrato en el arrecife y su exposición a la acción del oleaje y del viento, son posiblemente factores relevantes en la selección y establecimiento de territorios de estos peces ya que por ejemplo *M. chrysurus*, *S. planifrons* y *S. dorsopunicans* coexistieron en *A. palmata* aunque las dos primeras fueron frecuentes hacia la rompiente arrecifal, mientras que la última lo fué en las zonas con menos turbulencia como cerca de la laguna arrecifal. En donde se distribuyó tanto en *A. palmata* como en pedacera de coral. Otra evidencia de lo anterior es que *S. leucostictus* se encontró en zonas con pedacera pero fué frecuente en áreas protegidas, lo cual también ha sido registrado por Itzkowitz (1977) en Jamaica. En otro caso se observó que *S. partitus* fué más frecuente, en relación con otras especies que coexisten en pedacera, en zonas profundas (más de 5 metros) y expuestas a corrientes y vientos como la zona frontal y los canales del arrecife ("Bocana"). Aunado a éstos factores físicos y su influencia en la distribución de los damisela se encuentra la profundidad. Por ejemplo, mientras que *S. leucostictus* y *S. planifrons* fueron las especies que se observaron en parches de *A. cervicornis* en zonas someras y protegidas (hacia el sur del área de estudio), Itzkowitz (1977) en Jamaica y Waldner y Robertson en Panamá y Puerto Rico (1980) señalaron que *S. dorsopunicans* es frecuente en *A. cervicornis* creciendo en zonas someras con alta energía del oleaje y *S. planifrons* predomina en el mismo coral pero en zonas profundas.

En términos de estas condiciones físicas del ambiente se encontró que la distribución de los peces damisela varía dentro y entre las estaciones de muestreo. Acerca de ésto Waldner y Robertson (1980) señalaron que aunque un tipo de sustrato puede ser uno de los más importantes indicadores de la distribución de peces damisela con territorios permanentes, un sustrato particular puede sustentar diferentes especies en distintas profundidades, o bien en sitios con diferente grado de exposición a la acción del oleaje. Mientras que Itzkowitz (1977), y Robertson y Lassing (1980) señalaron que las diferentes zonas del arrecife pueden representar el habitat preferido o primario de algunas especies dependiendo de la ubicación del sustrato en el arrecife y de las condiciones del ambiente, los cuales son parámetros importantes para la definición de los sustratos primario y secundario.

A todo esto se puede agregar el efecto de las perturbaciones físicas en los sustratos utilizados por las especies de damisela y en consecuencia en la distribución de estas especies, y además el efecto de estas perturbaciones en la mortalidad de las poblaciones de peces a causa de las condiciones resultantes como la sedimentación (Sousa, 1984). Tal puede ser el caso de los efectos del huracán "Gilberto" en algunos sustratos utilizados por los damisela como *A. palmata*, y en las poblaciones de peces como *S. leucostictus*, *S. variabilis* y *S. mellis* que fueron poco frecuentes, lo cual probablemente se debió a que estas especies no tuvieron la capacidad para recuperarse poblacionalmente después de esta perturbación (Huston, 1985).

Por otra parte, además de los factores biológicos y físicos del ambiente que al parecer afectan la distribución de los damisela Itzkowitz (1977) señaló que es posible que el



patrón de coloración de las especies sea aprovechado para encubrirse en algunos tipos de sustrato, lo cual explica su distribución en éstos. Si es así, en el caso de los juveniles de estas especies el amarillo de *S. planifrons*, el café rojizo de *S. dorsopunicans*, y el azul y amarillo de *S. leucostictus* pueden protegerlos en sustratos primarios, a saber, el canela de *Montastrea*, el parduzco de pedacera de coral, y el blanco y canela de la pedacera pequeña y arena respectivamente.

### Especie-nivel del sustrato

Hasta este punto se ha tratado de explicar la distribución de las especies en sustratos particulares que tuvieron un uso multispecifico. En este término, el establecimiento de territorios en asociación al mismo tipo de sustrato resultó en el alto grado de sobreposición entre las curvas de utilización de las especies, a excepción de seis pares de especies donde se consideró a los adultos de *S. leucostictus*. Este grado de sobreposición puede ser más realista si se considera la distribución de las especies en otra dimensión del nicho, ya que estas especies territoriales dividen el área defendida de acuerdo con sus distintas actividades (Groneil, 1980).

Si bien, se describió el patrón de distribución vertical de las especies de damisela sin hacer la distinción para juveniles y adultos. Debe señalarse que aparentemente la distribución de los juveniles en el sustrato se debe principalmente a su dependencia por sitios utilizados como refugio contra depredadores y/o adultos. Así por ejemplo se observó que los juveniles de *S. planifrons*, *S. dorsopunicans*, *S. variabilis*, *S. paritius* y *M. chrysurus* fueron más frecuentes en macizos de *Montastrea* y *Agaricia*, sustratos que ofrecen mayor número de cavidades y fisuras que aquellos utilizados por sus adultos, y en sustratos que no ofrecen cavidades para refugio como la pedacera de coral los juveniles fueron frecuentes en las alfombras de algas que colonizan este sustrato y en los espacios formados por el enramado de estos fragmentos. Sin embargo, los adultos parecen más minuciosos en la selección ya que tienen mayores requerimientos de espacio que los juveniles porque además de buscar sitios para refugiarse, necesitan de espacio para depositar e incubar huevos y mantener sus recursos alimenticios como las algas. Por otra parte es probable que las habilidades competitivas que generalmente tienen los adultos tales como mayor longitud y que ofrecen agresiones más fuertes que los juveniles pueden modificar la distribución de éstos en un sustrato. Itzkowitz (1977) y Sale (1981) han registrado que los juveniles que se encuentran solos, pasivamente se mueven alrededor de los bloques buscando su alimento en el sustrato, pero con la presencia de grandes individuos (adultos, intermedios o juveniles de mayor tamaño) sus movimientos son limitados. Por otra parte, Robertson y Lassing (1980) reportaron que para varios territorios del Caribe y Océano Indico los adultos son capaces de desplazar a pequeños juveniles coespecificos y penetrar en sus territorios con o sin resistencia.

Por otra parte, puede especularse que las diferencias de la distribución vertical entre especies (Tabla 6 y Fig. 3) se deben a diferencias en las actividades realizadas por

éstas durante este estudio, tales como la reproducción y la alimentación. Así por ejemplo, estas especies se reproducen durante todo el año en el crepúsculo donde los huevos son depositados por la hembra en las paredes de hoquedades, y la alimentación es a base de algas que principalmente colonizan los niveles superiores del sustrato donde pueden captar más luz. Estas actividades de alguna manera pueden influir en la distribución intrasustrato de las especies. Asimismo es probable que las diferencias en las habilidades competitivas como la longitud del cuerpo y la intensidad de las agresiones, sean importantes para explicar la distribución de las especies sobre el sustrato. Lo anterior puede especularse porque resultó que las especies con mayor longitud como *S. planifrons*, *S. diencaeus* y *M. chrysurus*, se distribuyeron en los niveles medio y superior de los sustratos (0.5 m). Mientras que, las especies más agresivas como *S. leucostictus* y *S. partius* que atacan y permanecen en el combate fueron frecuentes en los niveles medio e inferior de los sustratos. Estas diferencias en la distribución vertical de las especies y la probable partición de nichos a nivel intrasustrato fueron apoyadas por los resultados del análisis de sobreposición de nichos. Resultando que los valores más bajos del índice (0 a 0.04) y las diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre curvas de utilización se registraron para las especies frecuentes en el nivel superior de los sustratos, por parte de las especies frecuentes en el nivel inferior de éstos. De alguna manera estas diferencias dan lugar a la repartición del recurso sustrato y pueden ser el resultado de los procesos de competencia para permitir la coexistencia de estas especies, y acerca de esto MacArthur (1972) señaló que aún cuando dos o más especies utilicen el mismo recurso la competencia es difusa porque la utilización es en diferentes dimensiones del nicho.

### 6.3 PROBABILIDAD DE SOBREPOSICION Y COEXISTENCIA DE LAS ESPECIES EN ESTUDIO

Uno de los puntos de interés en el estudio de comunidades de peces en sistemas arrecifales ha sido comprender la coexistencia y el mantenimiento de la alta diversidad de especies en estos ambientes, donde varias de las especies tienen requerimientos muy similares en cuanto a espacio y alimento. Las explicaciones en los trabajos existentes se han enfocado a dos hipótesis principalmente basadas en la repartición de recursos (Robertson and Lassing, 1980; Waldner and Robertson, 1980; Ebersole, 1985), o bien en la producción de perturbaciones y la capacidad de las especies para ocupar los espacios vacantes creados por estos eventos (Sale, 1978).

La hipótesis basada en la repartición de recursos como resultado de los procesos de competencia, se refiere a que cada especie tiene diferentes habilidades como competidor que le permiten mantener un habitat refugio del cual no puede ser excluida por competidores o depredadores, o bien, a que los recursos difieren en su distribución espacial y temporal permitiendo la repartición de éstos. Al parecer, este tipo de especialización reduce la intensidad de la competencia interespecífica y permite la coexistencia. Sin embargo, Sale (1978) explicó en su hipótesis de "lotería" que varias

especies de peces arrecifales tienen esencialmente los mismos requerimientos por espacio y alimento, y las mismas habilidades como competidores de manera que no están especializados. La coexistencia de estas especies se permite por la creación de nuevos espacios y la capacidad de éstas para ocupar los sitios vacantes. Tal situación puede ser descrita en términos de una "lotería" por el espacio disponible. En ésta las larvas son los "boletos" y el primero en arribar al espacio vacante el "ganador". Estas áreas libres o vacantes son el resultado de eventos impredecibles, tales como perturbaciones físicas (tormentas y huracanes) que directa o indirectamente desplazan a los organismos residentes.

En el caso de la comunidad de peces damisela de Puerto Morelos se encontró un patrón de organización que resultó en el alto grado de sobreposición en la distribución de las especies en términos de la utilización del sustrato, indicando que las curvas de utilización de las especies fueron muy semejantes. Sin embargo, el análisis de sobreposición en términos de la utilización intrasustrato indicó que los valores más bajos de sobreposición resultan entre las especies que fueron frecuentes en distintos niveles del sustrato, resultando que las curvas de utilización del sustrato para estas especies fueron significativamente diferentes ( $P < 0.05$ ). De esta manera resultó que si bien, todos los sustratos tuvieron un uso multispecífico las diferencias en la distribución vertical probablemente hicieron posible la repartición del sustrato y permitieron la coexistencia de las especies en la comunidad. Puede especularse que estas diferencias dependieron de las habilidades competitivas de las especies como la longitud del cuerpo o agresividad para mantener su territorio en tales sustratos. Así por ejemplo, la mayor longitud del cuerpo de los adultos de *M. chrysurus*, *S. planifrons* y *S. dorsopunicans*, frecuentes en el nivel superior del sustrato, puede ser considerada como una "ventaja" competitiva que permite a estas especies dominar en contiendas o combates para proteger el territorio y sus recursos. Estas especies con frecuencia coexisten en *A. palmata*, y si bien resultó el alto grado de sobreposición del nicho entre genera (Fig. 4 b, f, h), algunas diferencias pueden permitir la coexistencia. Los juveniles y adultos de *M. chrysurus* tienen con frecuencia una longitud mayor (longitud total máxima de 100 y 180 mm respectivamente) que los juveniles y adultos del género *Stegastes* (longitud total máxima de 60 y 120 mm respectivamente) (Randall, 1983). Además, esta especie no muestra una conducta agresiva y al parecer, únicamente patrulla sustratos en busca de alimento (Iitzkowitz, 1974). Su mayor longitud parece proporcionarle una ventaja en las interacciones de combate con especies que muestren una conducta agresiva, como *S. planifrons*. Waldner y Robertson (1980) describieron que *M. chrysurus* coexiste en algunos sustratos con *S. dorsopunicans* y *S. planifrons*, y que ésta especie estableció su territorio en áreas donde se observaron individuos de *S. dorsopunicans* de varias longitudes, e individuos de *S. planifrons* que solo alcanzaron la mitad de su longitud máxima. Mientras que, Robertson y Lassing (1980) encontraron que individuos de *S. dorsopunicans* son capaces de excluir de las áreas donde se encuentra su alimento (colonias de algas) a los individuos de *M. chrysurus* con una longitud menor o con cerca de la mitad de su

longitud máxima. De esta manera, parece que la repartición del habitat no solo se debe a diferencias morfológicas de las especies sino que la conducta agresiva también es importante para mantener un área libre de "intrusos". Ebersole (1985) señaló que la diferenciación del nicho de dos especies de peces damisela (*S. leucostictus* y *S. planifrons*) es debida tanto a distintas preferencias por sustrato como a la conducta mostrada por cada una de estas especies con el fin de proteger los recursos alimenticios. Por lo anterior, parece que la conducta de agresión no permite que las especies mantengan territorios adyacentes a nivel intrasustrato, de manera que ésta es otra forma de repartición del sustrato. Myrberg y Thresher (1974) señalaron que la conducta territorial con agresiones intra e interespecíficas proporciona algunos beneficios para el habitante del territorio como la protección de sus recursos. Por ejemplo, especies como *S. leucostictus*, *S. planifrons* y *S. dorsopunicans* muestran una conducta agresiva en la competencia por interferencia limitando el acceso de otras especies a las áreas aledañas a su territorio. Myrberg y Thresher (1974) describieron que la conducta agresiva de *S. planifrons* es utilizada no solo para proteger el suministro de alimento, sino también en la defensa de los huevos, y para mantener sitios de anidación. Ebersole (1977) señaló que la agresión interespecífica de *S. leucostictus* es utilizada en la preservación del recurso alimentario y para proteger los nidos de los depredadores de huevos, mientras que Mahoney (1981) señaló que una función de la conducta agresiva de *S. dorsopunicans* es la protección del recurso alimentario. No obstante, se discute si la intensidad de la agresión es mayor entre individuos de la misma especie o entre especies. Myrberg y Thresher (1974) han sugerido que la intensidad de la agresión se relaciona directamente con la semejanza coespecífica. Sin embargo, Miller (1967) señaló que la intensidad de la agresión es mayor hacia individuos diferentes (cogénricos) que hacia aquellos más semejantes (coespecíficos).

Por otra parte, se ha descrito (sección 6.2) que si bien los sustratos tuvieron un uso multispecífico, la frecuencia de las especies en éstos difirió dependiendo tal vez de aspectos relacionados con estos sustratos. Por ejemplo, su ubicación en el arrecife y las condiciones físicas del ambiente en que se distribuyen, o la cercanía a otros sustratos utilizados con frecuencia, o bien su estructura y la relación con el éxito reproductivo, o con el éxito en la competencia, o con la presencia de depredadores.

Por lo anterior, puede considerarse que las diferencias en la distribución espacial del sustrato, o bien, en las características morfológicas y conductuales de los organismos de estas especies, probablemente permiten la repartición del sustrato y sus recursos, y de esta manera la coexistencia de las especies de damisela en la comunidad. Algunos trabajos (Waldner and Robertson, 1980; Robertson and Lassing, 1980; Ebersole, 1985) en comunidades de peces damisela han registrado que la repartición del microhabitat y la especialización de las especies por éstos son factores importantes para permitir la coexistencia de las especies en estas comunidades. En estos trabajos la repartición del sustrato resultó de que las especies tienen habilidades competitivas únicas que les permite mantener su territorio en el sustrato sin ser excluidas, y Waldner

y Robertson (1980) describieron que estas diferencias pueden promover que la intensidad de la competencia por espacio sea mínima y se permita la coexistencia.

En este caso, considerando las dos hipótesis propuestas para explicar la coexistencia de especies de damisela se puede señalar que para el grupo de especies formado por *S. planifrons*, *M. chrysurus*, *S. variabilis*, *S. mellis*, y *S. diencaeus* que fueron frecuentes en sustratos afectados en parte por el "huracán Gilberto", la hipótesis basada en la repartición de los recursos (MacArthur and Levins, 1967) al parecer es más importante para explicar su coexistencia. A causa de las condiciones resultantes de ésta perturbación física los sustratos frecuentemente utilizados por estas especies como macizos de coral, fueron fragmentados o se provocó su muerte. En general, estos efectos fueron ocasionados por la intensidad del oleaje asociado al huracán, de manera que es muy probable que el sustrato constituya un recurso limitante para estas especies, debido a que para éstas los valores del índice de sobreposición en términos de la utilización del sustrato fueron mayores que entre las especies que utilizaron con frecuencia pedacera. Por lo anterior, la intensidad de la competencia entre las especies puede resultar en la repartición del sustrato, la cual pudo manifestarse por la distinta distribución vertical de las especies en éstos, o bien por las distintas habilidades competitivas de estas especies.

Sin embargo, para *S. leucostictus*, *S. partius*, y *S. dorsopunicans* que utilizaron con frecuencia pedacera, la hipótesis de "lotería" puede ser relevante para explicar la coexistencia. El huracán "Gilberto" influyó en la muerte de coral y creó pedacera además de la generada por los procesos diarios de muerte, deterioro, y destrucción de coral, y así más sustrato disponible para que estas especies establecieran su territorio, asimismo la actividad territorial de estas especies, que permite el sobrecrecimiento de algas verdes y así la muerte de coral y algas coralinas, contribuye a la producción de pedacera de coral. De esta manera, puede haber más sustrato disponible para estas especies debido a que a diferencia del caso anterior los valores del índice de sobreposición fueron más bajos que para las especies que utilizaron macizos de coral. De esta manera el establecimiento de estas especies en los sustratos probablemente se define por su capacidad para arribar primero a estos sitios, tal como lo predice la hipótesis propuesta por Sale (1977) y basada en las perturbaciones físicas. En esta hipótesis cabe señalar el grado de similitud entre estas especies en cuanto a requerimientos ecológicos debido a que inicialmente, Sale (1977) desarrolló la hipótesis de "lotería" para explicar la coexistencia de tres especies de peces damisela que establecieron su territorio asociado exclusivamente a pedacera de coral y consideró que estas especies formaron un gremio (Root, 1967) por utilizar el mismo tipo de recurso de una manera similar. En estas condiciones la comunidad de especies en estudio puede considerarse que esta integrada por dos gremios: el integrado por *S. leucostictus*, *S. partius*, y *S. dorsopunicans* que utilizaron con mayor frecuencia la pedacera como sustrato primordial para establecer sus territorios, y el otro gremio lo integran *S. variabilis*, *S. mellis*, *S. planifrons*, *M. chrysurus* y *S. diencaeus* que fueron frecuentes en macizos de coral.

# ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

## VII.- DISCUSION GENERAL

La descripción de la distribución de sustratos en la zona posterior del arrecife constituye solo una aproximación para evaluar los efectos del huracán "Gilberto" en una sección de la franja arrecifal del Caribe Mexicano. Los cambios observados en la distribución no deben atribuirse solo a esta perturbación física, y se debe considerar que los arrecifes de la región Zoogeográfica del Caribe tienen una configuración atípica en comparación con otros arrecifes de esta región, la cual se debe a su fisiografía, y en consecuencia se dan diferencias en la severidad ambiental (intensidad del oleaje, sedimentación) entre las zonas y secciones del arrecife que influyen en la distribución y abundancia de la comunidad coralina. Permanece abierta la posibilidad de realizar trabajos enfocados a evaluar los efectos de ésta y otras perturbaciones (actividades del hombre como el anclaje de botes, contaminación por desechos, etc) sobre este sistema arrecifal que, como otros en nuestro país, en su mayoría son explotados tanto por el turismo como por la pesca de producción y subsistencia.

La interacción de varios factores físicos y biológicos influye en el patrón de distribución de peces damisela territoriales, tales como la competencia, la presencia de depredadores como los ofiuridos (*Ophiocoma echinata*) y otros peces (*Thalassoma bifasciatum*), la estructura del sustrato y su influencia en el éxito reproductivo y en la competencia, las condiciones físicas del ambiente como la acción diaria del oleaje, y eventos impredecibles como las perturbaciones (tormentas y huracanes).

Este trabajo permite tener una primera aproximación para comprender la organización espacial de esta comunidad, y constituye la base para elaborar trabajos experimentales más particulares acerca de su organización social, intensidad de la conducta territorial intra e interespecífica, estrategias reproductivas y otros componentes de la historia de vida de estos organismos. Estos aspectos deberán considerarse también para especies de importancia comercial, tomando en cuenta los efectos de la pesca selectiva en la reproducción.

Estos trabajos requieren de observaciones de campo a lo largo de un día, de manera que sería deseable utilizar un método que permita realizar observaciones repetidas. Los métodos basados en observaciones con video permitirán una mejor apreciación en estos trabajos.

Respecto al alto grado de sobreposición del nicho y la coexistencia de las especies de la comunidad, este grado de sobreposición resultó en términos de solo un componente del nicho: el establecimiento de territorios en asociación con el mismo tipo de sustrato. Sin embargo, se debe señalar que un sustrato puede soportar territorios de varias especies. Sin embargo, estos rara vez se sobreponen. Las diferencias de la distribución

vertical) en los sustratos, la conducta agresiva del residente utilizada en la competencia por interferencia, las diferencias morfológicas como longitud del cuerpo de los organismos y así diferencias en los requerimientos de espacio por juveniles y adultos, evitan la sobreposición permitiendo la repartición del sustrato y posiblemente la coexistencia de las especies.

Los trabajos experimentales futuros que consideren varias dimensiones del nicho de estas especies permitirán poner a prueba la existencia de la repartición del sustrato. Este trabajo considera como importante que más que evaluar la distribución vertical de las especies en base a factores físicos como la altura sobre el sustrato, se realicen trabajos experimentales que hagan el planteamiento de hipótesis biológicas para explicar la repartición del sustrato.

Un arrecife coralino constituye la comunidad más compleja en el ambiente marino. La coexistencia y la alta diversidad de las especies ahí presentes no solo es determinada por interacciones bióticas como la competencia que resultan en la repartición de los recursos, o la depredación que puede actuar sobre la población de especies dominantes competitivamente dando oportunidad a las otras especies para establecerse, sino que las perturbaciones físicas también tienen un papel importante al dar origen a áreas ("claros") para el establecimiento de nuevas especies. Tal es el caso de la comunidad de peces damisela en Puerto Morelos. En ésta la coexistencia de especies podrá explicarse al considerar dos hipótesis: la que se basa en la repartición del sustrato como resultado de la competencia (MacArthur and Levins, 1967) para las especies que fueron frecuentes en sustratos afectados probablemente a causa de las condiciones resultantes del huracán "Gilberto", y la hipótesis que se basa en la producción de perturbaciones físicas para las especies que fueron frecuentes en fragmentos de coral muerto, debido a que estos eventos promueven la formación de pedacera de coral.

## VIII.- CONCLUSIONES

La abundancia y distribución actual de los componentes del arrecife de Puerto Morelos no pueden ser atribuidas solo al huracán "Gilberto". La forma de esta barrera contribuye a que los efectos de éste y otros procesos físicos como la acción diaria del oleaje influyan en distinto grado en la comunidad arrecifal. De esta manera, la descripción de la distribución de los componentes de esta comunidad coralina no puede ser generalizada para todas las secciones y zonas del arrecife.

Las ocho especies de peces damisela territoriales (7 del género *Stegastes* y 1 del género *Microspathodon*) de la comunidad de Puerto Morelos tienden a establecer su territorio en asociación con ciertos tipos de sustrato, mismos que han sido registrados para otras comunidades del Atlántico Occidental.

*S. leucostictus* y *S. partitus* se observaron en pedacera de coral. Los adultos de *S. planifrons*, *S. dienaecus*, *S. dorsopunicans*, y *M. chrysurus* establecieron su territorio asociado a *A. palmata* principalmente.

Los juveniles de *S. planifrons*, *M. chrysurus*, *S. variabilis* y *S. mellis* se encontraron en sustratos con varias cavidades como los macizos de *Montastrea* y *Agaricia*.

*S. leucostictus*, *S. mellis*, y *S. variabilis* fueron poco frecuentes probablemente porque no tuvieron la capacidad para recuperarse poblacionalmente a los efectos de la última perturbación física en esta área.

La distribución intrasustrato se define por la presencia de juveniles en las partes donde se encuentran cavidades para refugiarse de los adultos y depredadores. Mientras que los adultos prefieren aquellas áreas en las cuales se puedan mantener los recursos alimenticios (colonias de algas), la hembra pueda depositar huevos y el macho logre protegerlos de los depredadores. Las habilidades como competidores de los adultos (tamaño y conducta agresiva) delimitan la distribución de los juveniles u otros competidores de menor tamaño. Estas diferencias de la distribución intrasustrato entre especies resultaron significativas ( $P < 0.05$ ) resultando el patrón donde *S. planifrons*, *M. chrysurus*, y *S. dienaecus* se distribuyeron en el nivel superior ( $> 0.5$  metros) de los sustratos y *S. leucostictus*, *S. partitus*, *S. dorsopunicans*, y *S. variabilis* en el nivel inferior ( $< 0.5$  metros).

El grado de sobreposición del nicho entre pares de especies: en términos del uso del sustrato es alto, por lo tanto las curvas de utilización del sustrato de estas especies son muy semejantes. La producción de pedacera disminuye la probabilidad de sobreposición entre aquellas especies que utilizan este sustrato para establecer sus territorios. Mientras que, la muerte y destrucción de coral vivo aumenta la probabilidad de



sobreposición para las especies que utilizan este sustrato, aunque la diferenciación del nicho a nivel intrasustrato como resultado de los procesos de competencia puede impedir la exclusión de especies.

No obstante, aún cuando los sustratos tienen un uso multispecífico, estos pueden soportar varios territorios que rara vez se sobreponen.

La hipótesis basada en la repartición de recursos como resultado del proceso de competencia (MacArthur and Levins, 1967) y la hipótesis que se basa en la producción de perturbaciones son consideradas para explicar la coexistencia de especies de ésta comunidad (Sale, 1977; Connell, 1978).

## VIII.- LITERATURA CITADA

- ALVAREZ-GUILLEN, H., M. C. A. GARCIA., M. G. TAPIA., G. J. Z. VILLALOBOS., A. YAÑEZ-ARANCIBIA., 1986. Prospección ictioecológica en la zona de pastos marinos de la laguna arrecifal en Puerto Morelos, Quintana Roo, Verano 1984. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 13(3):317-336.
- AGUIRRE, A. L., A. YAÑEZ-ARANCIBIA y F. L. AMEZCUA., 1972. Taxonomía, diversidad, distribución y abundancia de las mojarras de la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Gerreidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 9(1):213-250.
- AMEZCUA. L. F., 1972. Aportación al conocimiento de los peces de Agua Brava, Nayarit. Tesis profesional. Fac. Ciencias, Univ. Nal. Autón. México. p 209.
- BARTELS, P. J., 1984. Extra-territorial movements of a perennially territorial damselfish, *Stegastes dorsopunicans* Poey. *Behaviour.* 91:312-322.
- BEGON, M., J. L. HARPER and C. R. TOWNSEND, 1986. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Oxford Blackwell Scientific Publications p 876.
- BRAVO-NUÑEZ, E., A. YAÑEZ-ARANCIBIA., 1979. Ecología en la Boca de Puerto Real, Laguna de Términos I. Descripción del área y análisis estructural de las comunidades de peces. *An. Centro. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 6(1):125-182.
- BRAWLEY, S. H. and W. H. ADEY., 1977. Territorial behavior of the threespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity *Env. Biol. Fish.* 2:45-51.
- BROCK, V. E., 1954. *J. Wildl. Mgmt.* 18:297-308.
- CASTAÑARES, G. L., 1978. Corales pétreos de la costa noreste de la Península de Yucatán, México, (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). Tesis profesional. Fac. Ciencias, Univ. Nal. Auton. de México. p 182.
- CASTAÑARES, G. L. y L. A. SOTO., 1982. Estudios sobre los corales escleractinios hermatípicos de la Costa noreste de la península de Yucatán, México. Parte I: sinopsis taxonómica de 38 especies (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México.* 9(1):295-344.
- CHAVES, E. A., E. Hidalgo and M. A. Izaguirre, 1985. A comparative analysis of Yucatan coral reefs. *Proc. Fifth. Int. Coral reef. Congress.* Tahiti (in press).

- CHAVES, E. A. y E. Hidalgo, 1988. Los arrecifes coralinos del Caribe Noroccidental y Golfo de México en el contexto socioeconómico. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México*. 15(1):167-176.
- CHAVEZ, H., 1966. Peces colectados en el arrecife Triángulo oeste y en Cayo Arenas, Sonda de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 8(1):2-12.
- CODY, M. L., 1974. Optimization in ecology. *Science*. 183:1156-1164
- CONNELL, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*. 199:1302-1310.
- DE RUYTER VAN STEVENINCK, E. D., 1984. The composition of algal vegetation in and outside damselfish territories on a Florida Reef. *Aquat. Bot.* 20:11-19.
- EBERSOLE, J. P., 1977. The adaptive significance of interspecific territoriality in the reef fish *Eupomacentrus leucostictus*. *Ecology* 58:914-920.
- EBERSOLE, J. P., 1985. Niche separation of two damselfish species by aggression and differential microhabitat utilization. *Ecology*. 66(1):14-20.
- EMERY, A. R., 1973. Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfishes (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.* 23: 649-770.
- EMERY, A. R. and W. E. BURGESS., 1974. A new species of damselfish (*Eupomacentrus*) from the western Atlantic, with a key to know species of that area. *Copeia*. 879-886.
- ESPEJEL-MONTES, J. J., 1983. Análisis de la distribución y la abundancia del género *Cyphoma* (Gasteropoda: Ovulidae) en el arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo. Tesis profesional., Univ. Nat. Autón. de México. p 78.
- FEINSINGER, P., E. SPEARS and R. W. POOLE, 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*. 62(1):27-32.
- GARCIA, E., 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación climática de Koeppen. Inst. de Geografía, Univ. Nat. Autón. de México. p 246.
- GOREAU, T. F., 1979. Corales y Arrecifes Coralinos. *Investigación y Ciencia*. 37:48-60.
- GRONELL, A., 1980. Space utilization by the cocoa damselfish, *Stegastes variabilis* (Pisces: POMACENTRIDAE). *Bull. Mar. Sci.* 30:237-251.
- HELFMAN, G. S., 1978. Patterns of community structure in fishes: Summary and overview. *Env. Biol. Fish.* 3:65-84.
- HILDEBRAND, H. H., H. CHAVEZ y H. COMPTON, 1964. Aporte al conocimiento de los peces del Arrecife Alacranes, Yucatán (México). *Ciencia*. 23(3):107-134.
- HUGHES, R. B., 1986. Theories and Models of Species abundance. *Am. Nat.* 128:879-899.

- HURLBERT, S. H., 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*. **59**:67-77.
- HUSTON, M. A., 1985. Patterns of species diversity on coral reefs. *Ann. Rev. Ecol.* **16**:149-177.
- HUTCHINSON, G. E., 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* **22**:415-427.
- ITZKOWITZ, M., 1974. A behavioural reconnaissance of some Jamaican reef fishes. *Zool. J. Linn. Soc.* **55**:87-118.
- ITZKOWITZ, M., 1977. Spatial Organization of the Jamaican Damselfish community. *J. Exp. Mar. Biol.* **28**:217-241.
- ITZKOWITZ, M., 1978. Group organization of a territorial damselfish, *Stegastes planifrons*. *Behavior*. **65**:125-137.
- ITZKOWITZ, M., 1985. Aspects of population dynamics and reproductive success in the permanently territorial beaugregory damselfish. *Mar. Behav. Physiol.* **12**:57-69.
- ITZKOWITZ, M., 1986. Habitat structure and reproductive success in the beaugregory damselfish. *Exp. Mar. Biol. Ecol.* **97**:305-312.
- ITZKOWITZ, M., 1989. Habitat selection and subsequent reproductive success in the beaugregory damselfish. *Env. Biol. Fish.* (in press).
- JAUREGUI, E., J. Vidal, y F. Cruz. 1980. Los ciclones y tormentas tropicales en Quintana Roo durante el periodo 1871-1978. *Instituto de Geografía, Univ. Nal. Autón. de México*:47-63
- JOHANNES, R. E., 1978. Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Env. Biol. Fish.* **3**:141-160.
- JORDAN, E., M. ANGOT, y R. DE LA TORRE, 1978. Prospección biológica de la laguna de Nichupté (Cancún), Q. Roo. México. *Nota Científica. An. Centro. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. **5**(1):179-188.
- JORDAN, E., 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *An. Centro. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México*. **6**(1):69-86.
- JORDAN, E., 1980. Arrecifes coralinos del noreste de la Península de Yucatán: Estructura comunitaria un estimador del desarrollo arrecifal. Tesis Doctoral. Inst. de Cien. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. de México, p 118.
- JORDAN, E., M. Merino, O. Moreno and E. Martín, 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. *Proc. Fourth. Int. Symp. Coral Reefs. Manila*. **2**: 303-308.
- KAUFMAN, L., 1977. The three spot damselfish: effects on benthic biota of Caribbean coral reefs. *Proc. Third. Int. Symp. Coral Reefs*. **1**:559-564.

- KLUMPP, D. W., D. MCKINNON and P. DANIEL, 1987. Damselfish territories: zones of high productivity on coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40:41-51.
- KLUMPP, D. W. and N. V. C. POLUNIN., 1989. Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 125:145-169.
- LARA, M., 1989. Zonación y caracterización de los escleractinios en el arrecife Anegada de Afuera, Veracruz, México. Tesis profesional. Fac. Ciencias, Univ. Nat. Autón. México. p 91.
- LEVINS, R., 1968. Evolution in changing environments. *Monogr. Pop. Biol.* 2:1-120.
- LEWIS, S. M., 1986. The role of herbivorous fishes in the organization of a Caribbean reef community. *Ecol. Monogr.* 56(3):183-200.
- LINCOLN, R. J., G. A. Boxshall and P. F. Clark, 1985. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Cambridge University Press, London. p 298.
- LOBEL, P. S., 1980. Herbivory by damselfishes and their role in coral reef community ecology. *Bull. Mar. Sci.* 30:273-289.
- LOPEZ-RAMOS, E., 1974. Estudio geológico de la Península de Yucatán. *Bol. Asoc. Mex. Geol. Petr.* 15(1-3):25-76.
- LOYA, Y., 1972. Community Structure and species diversity of hermatipic corals at Eilat, Red Sea. *Mar. Biol.* 13:100-123.
- LUDWING, J. A., 1988. Statistical ecology. A primer on methods and computing. John Wiley & Sons, U. S. A. p 337.
- MACARTHUR, R. H. and R. LEVINS., 1967. The limiting similarity convergency and divergency of coexisting species. *Am. Nat.* 101:377-385.
- MACARTHUR, R. H. and R. M. MAY., 1972. Niche overlap as a function of environmental variability. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 69:1109-1113.
- MAHONEY, B. M., 1981. An examination of interspecific territoriality in the dusky damselfish, *Eupomacentrus dorsopunicans* Poey. *Bull. Mar. Sci.* 31(1):141-146.
- MALLARD, C. L., A. YAÑEZ-ARANCIBIA, y F. L. AMEZCUA., 1982. Taxonomía, Biología y Ecología de los Tetraodontidos de la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pisces: Tetraodontidae). *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México.* 9(1):161-212.
- MENGE, B. A. and A. M. OLSON., 1990. Role of Scale and Environmental Factors in Regulation of Community Structure. *Tras. S(2):*52-56.
- MILLER, R. S., 1967. Pattern and process in competition. *Adv. Ecol. Res.* 4:1-74.

- MONTGOMERY, L. W., 1980. The impact of non-selective grazing by the giant blue damselfish, *Microspathodon dorsalis*, on algal communities in the Gulf of California, México. Bull. Mar. Sci. 30:290-303.
- MYRBERG, A. A., R. E. THRESHER., 1974. Interspecific aggression and its relevance to the concept of territoriality in the reef fishes. Amer. Zool. 14:81-96.
- PETRAITIS, S. P., 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. Ecology. 60(4):703-710.
- PIANKA, E. R., 1973. The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4:53-74.
- PIZAÑA, A. J., 1990. Moluscos Arrecifales de Antón Lizardo, Veracruz. Un enfoque biogeográfico. Tesis profesional. Fac. Ciencias, Univ. Nal. Autón. México. p 36.
- RANDALL, E. J., 1983. Caribbean Reef Fishes. T. F. H. Publications U. S. A. p 350.
- RESENDEZ, M. A., 1970. Estudio de los peces de la laguna de Tamiahua, Veracruz, México. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Cienc. del Mar y Limnol. 41(1):79-146.
- RESENDEZ, M. A., 1971. Peces colectados en el arrecife la Blanquilla, Veracruz, México. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Cienc. del Mar y Limnol. 42(1):7-30.
- RESENDEZ, M. A., 1973. Estudio de los peces de la laguna de Alvarado, Veracruz, México. Revta. Soc. Mex. Hist. Nat. 34:183-281.
- RESENDEZ, M. A., 1975. Lista preliminar de peces colectados en las lagunas de Nichupté y Bojórquez, Cancún, Quintana Roo, México. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México. Ser. Zoología. 46(1):87-100.
- ROBERTSON, D.R. and B. LASSING, 1980. Spatial Distribution Patterns and Coexistence of a group of territorial damselfishes from the Great Barrier Reef. Bull. Mar. Sci. 30:187-203.
- ROOT, R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37:317-350.
- SALE, P. F., 1974. Mechanisms of coexistence in a guild of territorial fishes at Heron Island. Proc. Second. Int. Symp. Coral Reefs, Brisbane Australia. 1:193-206.
- SALE, P. F., 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. Am. Nat. 3(978):337-359.
- SALE, P. F., 1978. Coexistence of coral reef fishes—a lottery for living space. Env. Biol. Fish. 3:85-102
- SALE, P. F., 1980. The ecology of fishes on coral reefs. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 18:367-421.
- SALE, P. F., P. J. DOHERTY and W. A. DOUGLAS., 1981. Juvenile recruitment strategies and the coexistence of territorial pomacentrid fishes. Bull. Mar. Sci. 30:147-158.

- SALE, P. F., W. A. DOUGLAS and P. J. DOHERTY, 1984. Choice of microhabitats by coral reef fishes at settlement. *Coral Reefs* 3:91-99.
- SANO, M., M. SHIMIZU and Y. NOSE, 1984. Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of haermatypic corals: observational and experimental views. *Pac. Sci.* 38(1):51-79.
- SCHOENER, T. W., 1974. Some methods for calculating competition coefficients from resource utilization spectra. *Am. Nat.* 108:332-340.
- SECRETARIA DE MARINA, 1979. Atlas Oceanográfico del Golfo de México y Mar Caribe. Direcc. Graf. de Oceanogr. y Señ. Mar, México, p 78.
- SOUSA, W. P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15:353-91.
- STOKES, F. J., 1984. Guide to the fishes and sea life of the Caribbean, Florida, Bahamas and Bermuda. Academy of Natural Sciences of Philadelphia. p 160.
- TALBOT, F. H., B. S. RUSSELL and G. R. V. ANDERSON, 1978. Coral reef fish communities: unstable, high-diversity systems? *Ecol. Monogr.* 48(4):425-440.
- WALDNER, R. E. and D. R. ROBERTSON, 1980. Patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean damselfishes (Pisces:POMACENTRIDAE). *Bull. Mar. Sci.* 30:171-186.
- WILLIAMS, A. H., 1978. Ecology of threespot damselfish: social organization, age structure, and population stability. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 34:197-213.
- WILLIAMS, A. H., 1979. Interference behavior and ecology of threespot damselfish (*Stegastes planifrons*). *Oecologia (Berl.)* 38:223-230.
- YAÑEZ-ARANCIBIA, A., F. AMEZCUA-LINARES y M. T. GARCIA, 1979. Prospección ictioecológica del estuario del río Champotón, Campeche, México. Verano 1979. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México.* 395