

102
2e;



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Ciencias

**Movimientos extraterritoriales,
ocupación de territorios y calidad
del habitat en *Stegastes diencaeus***

T E S I S

Que para obtener el Título de

B I O L O G O

presenta

ANNA MELINA LUDLOW GONZALEZ

México, D. F.

1993

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.

RESUMEN

En este trabajo se analizan algunos aspectos relacionados con la calidad del habitat en una especie de pez Damisela (*Stegastes diencaeus*) para determinar si existe una preferencia entre los individuos por vivir en grupos o vivir aislados. Se cuantificaron las correrías que realizaba el pez fuera de su territorio y el número de ahuyentamientos hacia otros peces, y se compararon estos datos entre individuos solitarios e individuos viviendo en grupo. Se encontró que los individuos solitarios realizan más correrías para monitorear otros territorios que los individuos en grupos. Los cabezos habitados por individuos en grupos presentan algunas diferencias físicas en relación con los habitados por individuos solitarios.

Se removieron de su territorio 18 peces solitarios y 18 peces en grupo y se observó la reocupación de éstos territorios. Se encontró que los territorios de individuos en grupo se ocupan más rápido que los territorios de peces solitarios después de 15 minutos de remover al residente original.

INDICE

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

I. INTRODUCCION.....	7
1.1 Arrecifes coralinos.....	7
1.2 Peces arrecifales.....	9
1.2.1 Taxonomía.....	9
1.2.2 Ciclos de vida.....	10
1.2.3 El arrecife como hábitat.....	11
1.3 Sistemas sociales en peces arrecifales.....	12
1.4 Territorialidad.....	13
1.4.1 Territorialidad en peces Damisela.....	15
1.4.2 Calidad del hábitat.....	18
1.4.3 Movimientos extraterritoriales.....	19
1.4.4 Vivir en grupos, grupos territoriales.....	20
1.5 Organismo de estudio.....	23
II. AREA DE ESTUDIO.....	26
III. MATERIAL Y METODOS.....	29
3.1. Tipo de hábitat (solitarios y grupos).....	30
3.2 Movimientos extraterritoriales y agresividad.....	30
3.3 Características del sustrato.....	31
3.4 Remociones.....	31
3.5 Tratamiento estadístico.....	33
IV. RESULTADOS.....	34
4.1 Movimientos extraterritoriales.....	34
4.2 Agresividad.....	35
4.3 Tamaño del pez.....	36
4.4 Características del cabezo.....	36
4.5 Remociones.....	38
V. DISCUSION.....	40
5.1 Conducta.....	40
5.1.1 Correrías.....	40
5.1.2 Agresividad.....	44
5.2 Características del hábitat.....	45
5.3 Ocupación de Territorios.....	48
5.3.1 Diferencias en reocupacion entre solitarios y grupos.....	48

VI. COCNCCLUSIONES.....51

VI. LITERATURA CITADA.....52

I. INTRODUCCION

1.1 ARRECIFES CORALINOS

Los arrecifes coralinos son formaciones marinas estructuralmente complejas, con un amazón externo producto de los elementos esqueléticos de una gran diversidad de organismos coloniales (Fagerstrom, 1987 en Sale, 1991). Son el resultado de procesos biológicos constructivos que producen carbonato de calcio y de procesos erosivos que reducen los elementos esqueléticos a sedimentos (Hubbard *et. al.* 1990 en Sale, 1991). Las estructuras resultantes generalmente tienen un relieve topográfico muy complejo que está siendo continuamente modificado por el crecimiento activo de los corales (Sale, 1991).

Los arrecifes están geográficamente limitados a aguas cálidas, muy iluminadas y poco turbias en mares tropicales. Se localizan básicamente en el Indopacífico y en el Atlántico oeste (Goreau y Goreau, 1979). Son importantes constructores en áreas tropicales, formando cadenas enteras de islas y alterando la línea de costa de los continentes (Goreau y Goreau, 1979).

Existen tres tipos principales de arrecifes coralinos (Goreau y Goreau, 1979): Los arrecifes bordeantes, que crecen en aguas someras y bordean a la costa muy de cerca, o están separados de ésta por un canal estrecho de agua. Los arrecifes de barrera, que corren también paralelos a la costa pero están mucho más alejados de ésta que los arrecifes bordeantes, y son más largos y continuos en términos de distancia. Por último los atolones, que son anillos de islas de coral rodeando una laguna central.

A pesar de que las aguas tropicales son aguas pobres en nutrientes y que tienen bajas concentraciones de nitratos y fosfatos, los arrecifes coralinos presentan las tasas más altas de fijación fotosintética de carbono, fijación de nitrógeno, y depositación de roca caliza de todos los ecosistemas (Goreau y Goreau, 1979). Además, el ecosistema arrecifal

alberga probablemente un número mayor de especies de animales y plantas que cualquier otro ecosistema (Goreau y Goreau, 1979).

Los arrecifes afectan profundamente el ambiente local en el que se desarrollan. Modifican las condiciones hidrológicas de tal modo que su influencia se extiende a todo lo largo de la columna de agua (Choat y Bellwood, 1991).

A pesar de que se pueden encontrar sustratos duros y estructuras producidas biológicamente a varias profundidades en el océano, la fauna arrecifal está generalmente restringida a zonas someras dentro del rango de profundidad fotosintéticamente activo.

Los corales escleractinios son las formas dominantes en los arrecifes de aguas tropicales. Su crecimiento, influenciado por la acción fotosintética de algas simbios (zooxantelas) produce una matriz calcárea expuesta directamente a la luz y cubierta por una compleja biota de organismos sésiles (Choat y Bellwood, 1991).

Muchas especies de corales escleractinios producen, ya sea por muerte o por fragmentación, áreas superficiales considerables de ésta matriz calcárea, que pueden ser fácilmente colonizadas por grandes cantidades de algas filamentosas o incrustantes (Steneck, 1988 en Choat y Bellwood, 1991). Una característica de éstos mantos de algas, es que pueden atrapar detritus orgánicos y proporcionar sitios favorables para el crecimiento de colonias de bacterias. Estos complejos son una fuente importante de productividad primaria, accesible a herbívoros bentónicos ramoneadores y a detritívoros (Steneck, 1988 en Choat y Bellwood, 1991).

Existen numerosas interacciones entre organismos ramoneadores y sésiles, corales escleractinios, y la matriz calcárea del arrecife. Los agentes de erosión tanto interna (invertebrados), como externa (peces), convierten biológicamente las estructuras calcáreas en sedimentos. En las bases del arrecife y en la laguna, éstos sedimentos proporcionan un hábitat adecuado para invertebrados y un medio para el crecimiento infaunal y bacteriano. A su vez, ésta materia orgánica es explotada por peces de hábitos bentónicos y por invertebrados más grandes (Choat y Bellwood, 1991).

Por último, los arrecifes están sujetos a un régimen de perturbaciones que es totalmente diferente al de ambientes en mayores latitudes. Las mayores perturbaciones estructurales y biológicas ocurren impredeciblemente o con una periodicidad de aproximadamente 10 a 15 años. A pesar de que los efectos estacionales tienen alguna influencia en los arrecifes, especialmente en ambientes costeros, la variación durante el año produce patrones de perturbación considerables en el arrecife. Sin embargo, dentro de éstos periodos de tiempo, las complejas estructuras a fina escala que caracterizan los hábitats del arrecife, suelen mantenerse sin perturbación alguna (Choat y Bellwood, 1991).

1.2 PECES ARRECIFALES

Los estudios acerca de la ecología de los peces arrecifales comenzaron hace relativamente poco tiempo (Sale, 1991). Los primeros artículos datan de la década de los 50s, y el mayor interés se presentó durante los años sesenta y setenta.

Los peces arrecifales son generalmente pequeños y sedentarios. La gran mayoría de especies miden menos de 30 cm de largo como máximo (Sale, 1991). A pesar de que existe variación en el grado en el que éstos peces se mueven, en general son más sedentarios que otros vertebrados de tamaños comparables (Sale, 1991). Una posible razón es el hecho de vivir en un ambiente altamente estructurado, formado por la compleja arquitectura de los corales, y que difiere marcadamente de un lugar a otro en escalas de metros (Sale, 1991).

Todas las especies tienen una fase larval pelágica de dispersión que puede durar días o semanas, durante la cual pueden recorrer distancias considerables (Sale, 1980). Sin embargo, son relativamente sedentarios durante la mayor parte de su vida (Sale, 1991).

1.2.1 TAXONOMIA

Los peces arrecifales son teleosteos avanzados, producto de una gran radiación que ocurrió durante el Terciario temprano (Sale, 1991). Esta radiación aparentemente se dió al mismo tiempo que la radiación de los corales escleractinios modernos, que data del

comienzo del Terciario (Sale, 1991). Los grupos más característicos en el sentido de estar más asociados a los ambientes arrecifales son (Sale, 1991):

1. Tres familias labroideas: los Labridae o "wrasses", los Scaridae o peces loro, y los Pomacentridae o peces Damisela .

2. Tres familias acanthuroideas: los Acanthuridae o peces cirujano, los Siganidae o peces conejo, y los Zanclidae, con un único género (*Zanclus*).

3. Dos familias chaetodontoideas: los Chaetodontidae o peces mariposa, y los Pomacanthidae o peces angel.

Hay muchas otras familias que son importantes entre los peces arrecifales, y aunque la mayoría de los estudios se han enfocado en éstas 8, se ha calculado que existen 100 familias de peces que tienen representantes en ambientes arrecifales.

1.2.2 CICLOS DE VIDA

Los peces arrecifales generalmente tienen un ciclo de vida de dos fases, con una fase larval de dispersión (Sale, 1991).

Presentan una gran variabilidad en cuanto al lugar, modo, y época de reproducción. Mientras que la mayoría liberan el esperma y los huevos a media agua (generalmente en desoves en pareja); algunos diseminan los huevos en algún sustrato; otros preparan y defienden nidos; y otros cargan los huevos fecundados en la boca hasta que eclosionan (Sale, 1991).

Existe una gran variabilidad de patrones de desove entre los peces arrecifales, en las escalas diaria, lunar y estacional (Robertson, 1991).

Algunas especies tienen períodos fijos cortos durante el día, en los cuales liberan los huevos, mientras que otras desovan a lo largo de casi todo el día (Robertson, 1991).

Las puestas pueden variar en tamaño, desde cientos hasta miles de huevos por puesta, y los juveniles una vez asentados después de la fase pelágica, pueden presentar poca o alta mortalidad durante las primeras dos semanas en el arrecife (Sale, 1991).

1.2.3 EL ARRECIFE COMO HABITAT

Los arrecifes coralinos presentan ciertas características físicas y biológicas que los hacen únicos como hábitats marinos (Choat y Bellwood, 1991). Para los peces, el arrecife es principalmente un sustrato duro, pero que es topográficamente muy diferente a todos los demás (Sale, 1991). Los arrecifes ofrecen una gran diversidad, en cuanto a formas y tamaños, de refugios que son utilizados por los peces. La mayoría de los peces arrecifales son de actividad diurna, mientras que los restantes son principalmente activos de noche (Sale, 1991). Virtualmente, todos buscan un refugio durante la parte del día en la que son inactivos, y algunos incluso durante la que son activos, por lo que este factor puede ser el responsable de la fuerte asociación entre estos peces y las estructuras duras del ambiente (Sale, 1991).

Además, los arrecifes de coral no son ambientes continuos, sino que el sustrato se distribuye en parches o manchones. A escalas pequeñas, presentan una serie de zonas distintas entre sí por sus características físicas, entre otras. Dentro de cada zona, a escala de metros, existe un arreglo de parches físicamente distintos, que se debe a las diferentes morfologías de los corales de distintas especies, y a las mezclas de colonias de coral con pedacería, arena, y sustratos de roca caliza (Sale, 1991).

Los arrecifes no sólo contienen estructuras complejas, sino que la escala de heterogeneidad de las superficies es enorme, y se repite muchas veces dentro de áreas pequeñas. Por esto, áreas relativamente pequeñas pueden albergar a un amplio rango de peces de diferentes tamaños (Choat y Bellwood, 1991).

Los peces pueden explotar a los corales en diferentes formas. Estas incluyen interacciones directas tales como el alimentarse de sus tejidos y simbiontes asociados, o de sus productos secundarios, tales como el mucus.

1.3 SISTEMAS SOCIALES EN PECES ARRECIFALES.

La estructura social en animales terrestres se ha relacionado comúnmente con la distribución espacial y temporal del alimento, agua, refugio, parejas y otros recursos (Shapiro, 1991).

En comparación con los estudios en vertebrados terrestres, los estudios de sistemas sociales en peces arrecifales son pocos, y han sido realizados por unos cuantos investigadores (Shapiro, 1991). Sin embargo, éstos trabajos demuestran que la variación intra e interespecífica en la organización social de los peces arrecifales es amplia.

Parte de la explicación a tal variabilidad está relacionada con la complejidad y variabilidad en la distribución de los recursos dentro de los arrecifes de coral (Shapiro, 1991). Dentro de zonas ecológicas similares, la distribución espacial de estructuras físicas, animales y plantas; a una escala relevante para los peces, puede variar ampliamente dentro de los arrecifes. Por esto, es de esperarse que los peces presenten adaptaciones en su comportamiento social y en algunas características de su sistema social, en respuesta a estas variaciones locales (Robertson y Hoffman, 1977).

Otra parte de la explicación está relacionada con las estrategias alimenticias (especialistas o generalistas) de las especies de peces, que les permiten ocupar un rango de hábitats a microescala (Shapiro, 1991).

Los sistemas sociales hacen que los peces compitan durante la reproducción (Itzkowitz, 1978). Los machos compiten contra otros machos por acceso a las hembras y las hembras compiten entre ellas por acceso a los machos.

Existen básicamente tres formas generales de sistemas sociales:

1. Peces gregarios (no forman escuelas): son grupos de peces formados por miembros de la misma especie y/o de diferentes especies que se mueven en grupo a lo largo del fondo, principalmente en busca de alimento. Estos grupos son altamente inestables; en un lapso de 15 minutos la composición del grupo cambia aproximadamente 30 veces (el grupo se deshace y se vuelve a hacer, pero no siempre con los mismos

individuos)(Itzkowitz, 1980). Los grupos están constantemente creciendo y decreciendo; los pequeños se vuelven grandes y viceversa. Al encontrarse con objetos grandes (obstrucciones) el grupo se rompe y los individuos nadan en diferentes direcciones. Posteriormente se vuelven a unir y el grupo vuelve a crecer (Itzkowitz, 1980). Los individuos están constantemente buscando alimento, aunque no es la única razón por la que se mueven de un sitio a otro.

2. Peces territoriales: defienden un área determinada que puede estar conformada por arena o por sustrato duro. Existen peces que son territoriales durante alguna época del año (generalmente la época reproductiva) como los Acanthuridae, y otros que defienden territorios durante todo el año (peces Damisela). En éste caso, el pez obtiene varios recursos del territorio; alimento, refugio, un medio para conseguir pareja, y sitio para la oviposición (Bartels, 1984).

3. Peces aislados: se encuentran generalmente solos. No defienden áreas sino que nadan libremente. Son en su mayoría depredadores.

En algunas especies, los individuos pueden cambiar el tipo de sistema social que presentan conforme aumenta la edad (Helfman, 1978 en Shapiro, 1991).

1.4 TERRITORIALIDAD.

La territorialidad se refiere al asentamiento (temporal o perenne) de los individuos en un área (territorio) con la consiguiente defensa de ésta. Un territorio es un lugar en el que el individuo pasa la mayor parte del día y lo defiende porque existe un recurso limitado. Este último puede ser: alimento, refugio, pareja, y sitios para aparearse entre otros.

Sin embargo, el ser territorial es costoso, y puede tener desventajas. Si el defender un territorio es reductible, debe haber una recompensa, en términos reproductivos, del recurso que se defiende. Por lo tanto, la territorialidad implica que los beneficios obtenidos de la defensa de un territorio, sean mayores a los costos de mantenerlo (Brown, 1969).

Los individuos pueden establecer territorios temporales o permanentes. Los territorios temporales, en general, se establecen en la época reproductiva con el fin de obtener apareamientos y/o sitios para la oviposición. Muchas especies de aves y mamíferos defienden éste tipo de territorios (Watson, 1967; Krebs, 1971; Jarman, 1974; Wiley, 1974). En éstas especies, la agresividad territorial está limitada a un periodo de tiempo relativamente corto (durante el establecimiento y mantenimiento del territorio). Durante éste periodo, algunos individuos defienden territorios, mientras que otros están relegados a una parte de la población formada por individuos "flotadores" no territoriales (Brown, 1969). Estos últimos, en muchos casos, podrán aparearse hasta la siguiente temporada reproductiva (Bartels, 1984).

Los territorios permanentes, también llamados territorios "para todo propósito" (all-purpose territories, Itzkowitz, 1977), son defendidos durante todo el año. De éstos el individuo obtiene, además de los recursos antes mencionados, alimento, parejas y refugio contra depredadores, entre otros. En las especies que defienden territorios permanentes, la ontogenia de la territorialidad es totalmente diferente a la de los individuos territoriales temporales. En el primer caso, la agresividad se presenta desde el estadio juvenil (en la mayoría de los casos), y en los adultos la conducta agresiva se presenta durante todo el año (Bartels, 1984). Puede ser que la agresividad hacia ciertas especies aumente con la presencia de huevos (Itzkowitz, 1990).

El desarrollo de la territorialidad debe reflejar los costos de mantener un territorio en función del gasto de energía que realiza el individuo al defenderlo (Itzkowitz, 1979). Desde un punto de vista económico, el poseedor de un territorio debe gastar una cantidad de energía en la defensa del mismo, en relación con el valor del territorio. Asimismo, debe atacar a otras especies en relación con el grado de sobreposición que tenga con éstas, en las necesidades por los recursos del territorio (Alcock, 1989). Por esto, la territorialidad interespecífica está relacionada con el grado en que organismos de otras especies explotan el mismo recurso, y por lo tanto están en competencia directa con el defensor.

Se ha encontrado que la relación costos/beneficios en la obtención y mantenimiento de un territorio cambia dependiendo de la etapa del desarrollo en la que se encuentre el organismo (Osorno, J. y E. González, 1987). Las presiones de selección que enfrentan los juveniles y los adultos de muchas especies en la obtención y defensa de un territorio, son totalmente diferentes. Cuando una de las funciones del territorio es la reproducción, los adultos sexualmente maduros obtendrán un beneficio en éste aspecto que no podrá aplicarse a los juveniles. Es por ésto que en algunos casos, los juveniles que empiezan a defender un territorio, presentan una conducta mucho menos agresiva que los adultos (Itzkowitz, 1977).

Muchas especies de peces arrecifales defienden territorios permanentes de los que obtienen alimento, refugio y sitio para la reproducción y oviposición. Estos territorios son defendidos contra intrusos coespecíficos y contra una gran variedad de otras especies de peces (Robertson y Allen, 1981).

1.4.1 TERRITORIALIDAD EN PECES DAMISELA.

Los peces Damisela (Pomacentridae) mantienen territorios permanentes durante todo el año (Itzkowitz, 1977). Se han sugerido una serie de hipótesis para explicar la conducta territorial en varios miembros de la familia Pomacentridae. Clarke (1970) y Fishelson (1970) han sugerido que una posible función de ésta conducta es la protección de los huevos. Low (1971) propuso que las respuestas agonísticas de *Pomacentrus flavicuda*, son principalmente para la protección de recursos alimenticios. Myreberg y Tresher (1974), y posteriormente Itzkowitz (1978, 1990), demostraron que la conducta agresiva en *Stegastes planifrons* le sirve al pez, no sólo para la preservación de los recursos alimenticios, sino también para la defensa de los huevos, y el mantenimiento de sitios para la oviposición. Ebersole (1977) e Itzkowitz (1978), presentaron evidencias de que la conducta territorial en *Stegastes leucostictus*, tiene como función la preservación de recursos alimenticios, la protección de huevos contra depredadores y la obtención de

pareja. Mahoney (1981) describió la conducta territorial de *Stegastes dorsopunicans*, indicando que una función de ésta es la protección de los recursos alimenticios.

En general en todas las especies de peces Damisela, los huevos son depositados por la hembra en algún sustrato asociado al territorio del macho, quien queda a cargo de su cuidado y protección (Loreto, 1991).

La conducta territorial puede presentarse en ambos sexos y comienza en el estadio juvenil. Los juveniles asocian su territorio a una amplia variedad de sustratos, mientras que los adultos seleccionan sustratos específicos (Itzkowitz, 1977). Robertson y Lassing (1980), reportaron que en varias especies del Caribe y del Océano Indico, Los adultos son capaces de desplazar a los juveniles y penetrar en sus territorios con o sin resistencia.

Existe una gran variabilidad interespecifica en la conducta agresiva de los individuos, en particular dentro del genero *Stegastes*. *S. leucostictus* y *S. partitus* por ejemplo, cuando están en parches de pedacera, presentan una conducta agresiva que les permite defender sus recursos en éste tipo de sustrato (básicamente una estructura simple sin cavidades, pero con algunas fisuras que proporcionan refugio). Esta especie emplea como táctica de agresión el ataque y permanencia, la cual es favorecida cuando hay pocas oportunidades de evasión por que el terreno es muy simple (Ebersole, 1985). Por el contrario, especies como *S. planifrons* y *S. diencaeus*, frecuentes en *Montastrea annularis* y *A. palmata*, tienden a emplear tácticas de ataque-huida que pueden ser favorecidas en sustratos con muchas cavidades que le sirven como refugio (Ebersole, 1985).

Clarke (1977), Itzkowitz (1977), Waldner y Robertson (1980) y Loreto (1991) demostraron que existe un grado considerable de partición del habitat entre varias especies de peces Damisela, en varios arrecifes del Atlántico oeste. Estos estudios parecen estar de acuerdo en que cada especie, está comunmente asociada a un mismo tipo de sustrato en puntos separados dentro del caribe.

Waldner y Robertson (1980) encontraron que en Puerto Rico, todas las especies de peces Damisela diferian, en el tipo de sustrato que habitaban, a excepción de los

juveniles de *S. partitus* y *S. dorsopunicans*, y los adultos de *S. leucostictus* y *S. mellis*. En Panama, encontraron que tres especies (*S. planifrons*, *S. dorsopunicans*, y *S. partitus*), presentaban una ocupación exclusiva sobre un tipo de sustrato. Esta exclusividad no se presentaba en *S. leucostictus* y *S. variabilis*. *S. diencaeus* por otro lado, se encontró principalmente en corales masivos tales como *Montastrea annularis* y *Siderastrea sidera*, o en formaciones horizontales de coral muerto.

Loreto (1991) propuso que después de una catástrofe que destruye el sustrato (un huracán por ejemplo), las diferentes especies utilizan el sustrato disponible, y en este tipo de situaciones la separación de hábitat entre las especies no es muy clara.

Itzkowitz (1977), definió cuatro tipos de sustrato (pequeños parches de pedacera y arena; grandes parches; *Acropora palmata* y *Acropora cervicornis*), y encontró que con excepción de uno, todos estaban ampliamente poblados por una sola especie. *S. leucostictus*, *S. dorsopunicans* y *S. planifrons*, se encontraron con mayor abundancia en pequeños parches de pedacera, grandes parches y *A. cervicornis*, respectivamente. *Microspathodon chrysurus* se encontró comunmente en *A. cervicornis*, donde a veces se sobreponía con *S. dorsopunicans* y *S. planifrons*. *S. partitus* era poco frecuente, pero cuando se encontraba se sobreponía con *S. dorsopunicans* en parches grandes de pedacera.

Loreto (1991) encontró que en el arrecife posterior de Puerto Morelos la comunidad de peces Damisela presentaba un patrón de distribución, caracterizado por la frecuencia de algunas especies en más de un tipo de sustrato. *S. leucostictus* y *S. partitus* se encontraron principalmente 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.

Estas diferencias en los patrones de distribución, pueden ser resultado de diferencias en necesidades ecológicas y preferencias de hábitat entre las distintas especies, diferencias en habilidades competitivas, o una combinación de ambas (Waldner y

Robertson, 1980). Itzkowitz (1977) sugirió que tales diferencias, se deben a una mortalidad diferencial de los juveniles de cada especie, en los diferentes hábitats.

1.4.2 CALIDAD DEL HABITAT

La optimización de la relación costos/beneficios en el mantenimiento de un territorio, implica que los individuos aparentemente competirán más vigorosamente por áreas de alta calidad, lo que hace que éstas esten menos disponibles que otras de menor calidad, por las cuales la competencia es menor (Itzkowitz, 1979).

Es de esperarse que los individuos territoriales puedan evaluar los hábitats disponibles, y seleccionar aquéllos que maximizen su éxito reproductivo (Itzkowitz, 1989). Gran parte de la evidencia que apoya ésta hipótesis, se deriva de la fuerte correlación que generalmente existe entre el hábitat del defensor y su éxito reproductivo (Orians, 1961, 1969; Verner y Willson, 1966; Holm, 1973; Lenington, 1980; Kodrick-Brown, 1983).

Por consiguiente, los individuos que estén en hábitats superiores, tenderán a mantener su posición, mientras que aquéllos relegados a un hábitat inferior tenderán a buscar uno de mejor calidad (Itzkowitz, 1979). Esto ocasiona que los individuos en hábitats inferiores, inviertan más tiempo buscando sitios para vivir que los que están en hábitats preferidos.

La competencia por territorios de alta calidad es un mecanismo claro de selección intrasexual, en donde los individuos en áreas subóptimas tienen una adecuación menor que los que están en áreas óptimas (Itzkowitz, 1979).

En muchos peces, se ha hecho un gran progreso en separar la calidad del hábitat de otros componentes propios del individuo que pueden maximizar el éxito reproductivo. En muchos casos, el tamaño del pez tiene una correlación con el éxito reproductivo (Itzkowitz, 1979). Sin embargo, si el tamaño fuera el único componente en la calidad de un individuo (machos solamente), entonces la variación en la reproducción entre individuos de igual tamaño, debe ser resultado de diferencias en el hábitat.

Bartels (1984) e Itzkowitz (1989), presentaron evidencias de cambios de hábitat (de uno inferior a uno superior) en dos especies de peces Damisela, seguidos por un incremento en el éxito reproductivo.

Sin embargo, no se ha definido aun lo que constituye un "buen habitat" para la mayoría de las especies de peces Damisela. Itzkowitz (1978; y Koch, 1991), ha señalado algunas características de los territorios que pueden estar relacionadas con la calidad del hábitat en *S. planifrons*; y Bartels (1984) analizó dos tipos de hábitat en *S. dorsopunicans*, el que parecía ser el óptimo. Sin embargo, aun no se ha identificado el hábitat óptimo para el resto de las especies de peces damisela.

No se sabe con seguridad si la presencia generalizada de una especie en un tipo de sustrato es producto de una preferencia de hábitat o de algún otro factor (como se mencionó anteriormente). Por ésto, al buscar el hábitat óptimo para una especie, es necesario analizar los factores que pueden estar relacionados con la preferencia de un hábitat, y no solamente la frecuencia de una especie en un tipo de sustrato. Algunos de estos factores serian: la adecuacion del individuo, la calidad del habitat y la disponibilidad de este.

1.4.3 MOVIMIENTOS EXTRATERRITORIALES.

La competencia por un hábitat de alta calidad implica que algunos individuos estarán en hábitats preferidos, mientras que otros estarán relegados a un hábitat inferior.

Como algunos individuos pueden pasar gran parte de su vida en hábitats subóptimos, es de esperarse que éstos traten de buscar uno mejor. Sin embargo, un posible cambio de territorio estará limitado por los individuos que vivan en hábitats óptimos (Bartels, 1984). Por lo tanto, los individuos deberán invertir tiempo (lo cual muchas veces es costoso) en monitorear continuamente la ocupación de territorios, facilitando la rápida ocupación de un hábitat óptimo cuando existan vacantes (Bartels, 1984).

Itzkowitz (1978) y Bartels (1984), encontraron que dos especies de peces *Damisela* hacen salidas fuera de su territorio a las que Itzkowitz (1978) denominó "forays" (correrías). En estas correrías, los peces pueden abandonar su territorio durante más de un minuto (observación personal) y pueden viajar hasta 7 m de distancia (Itzkowitz, 1978). Itzkowitz (1978) sugirió que estas correrías no están relacionadas con el cortejo ni con la reproducción. Sin embargo, Bartels (1984) observó que algunas de las correrías, sobre todo las más largas, terminaban en un cortejo.

Bartels (1984) encontró que otro tipo de correrías terminaban en el ramoneo de algas o cualquier otro sustrato, y sugirió que formaban parte de la conducta de forrajeo.

Un tercer tipo de correrías no terminan en ninguna de las actividades anteriores. Itzkowitz (1978, 1985) propuso que en *S. planifrons* estas correrías eran utilizadas para localizar áreas superiores vacantes. En este tipo de correrías, si el pez encontraba un área vacante, podía establecer un territorio ahí. Bartels (1984) encontró que en *S. dorsopunicans* estas correrías eran un mecanismo para monitorear áreas libres, y que estaban fuertemente asociadas con el reestablecimiento de territorios. Comparando estas correrías entre individuos viviendo solos (un sólo individuo en un parche de pedacera) e individuos en grupo (varios individuos en un parche de pedacera) encontró que los individuos solitarios hacían más correrías de este tipo que los individuos que vivían en grupo. A partir de aquí, propuso que los individuos de *S. dorsopunicans* que vivían en grupo estaban en un hábitat óptimo, mientras que los individuos solitarios estaban en un hábitat subóptimo.

1.4.4 VIVIR EN GRUPOS: GRUPOS TERRITORIALES.

La territorialidad en grupo implica conductas aparentemente contradictorias; por una parte una alta agresividad que crea un área exclusiva para el defensor, y por otra, la agregación de individuos formando grupos (Itzkowitz, 1978). Los pocos estudios conductuales que existen en relación a la formación de estos grupos territoriales (Van Den Assem, 1967;

Phillips, 1974 en Itzkowitz, 1978) parecen estar de acuerdo con estudios ecológicos que sugieren que éste fenómeno es una consecuencia de la partición de un hábitat preferido y limitado (Horn, 1968; Watson y Jenkins, 1968).

Brown (1969) construyó un modelo relacionando la selección del hábitat con la territorialidad. En éste, se asume que los hábitats varían en calidad, y que inicialmente los individuos eligen el mejor hábitat. Suponiendo que los territorios tienen un tamaño mínimo fijo, es de esperarse que cuando el mejor hábitat este lleno, los individuos ocuparán hábitats de menor calidad. Para ésto, se asume que el hábitat preferido puede estar habitado por varios individuos con territorios contiguos, formando un grupo.

Sin embargo, éstos grupos territoriales pueden ser el resultado de una preferencia de los individuos territoriales por vivir en grupos.

El hecho de vivir en grupo puede tener una serie de ventajas y desventajas para el individuo. Algunas de las desventajas pueden ser: mayor competencia por recursos tales como alimento, pareja, sitios de anidación, y otros. Entre las ventajas, por otro lado, están: una mayor eficiencia en el forrajeo cuando hay recursos efímeros; una mejor defensa de los huevos y/o crías y una reducción en la presión por parte de los depredadores, entre otras. En relación con este último punto, varios estudios han demostrado que la formación de grupos representa en parte una respuesta a la depredación (Pulliam, 1973; Powell, 1974; Siegrfid y Underhill, 1975; Kenward, 1978).

Una gran variedad de mecanismos pueden estar actuando para favorecer la vida en grupo en comparación con los individuos solitarios. Por ejemplo, la defensa de los recursos alimenticios es mucho mas eficiente en los individuos que viven en grupo (Pulliam y Caraco, 1984).

Una consecuencia de esto, es que los individuos del grupo, generalmente invierten menos tiempo en la vigilancia del territorio, y por lo tanto pueden dedicar mas tiempo a otras actividades como la reproducción (Pulliam y Caraco, 1985). Por otro lado, Itzkowitz

(1990) sugiere que los costos territoriales pueden ser reducidos compartiendo la defensa con otras especies.

Asimismo, Itzkowitz (1978) analizó la dinámica de grupos territoriales en *Stegastes planifrons* y encontró que los individuos preferían formar parte de un grupo que vivir aislados, y que los individuos que vivían aislados tendían a establecer su territorio cerca de un grupo.

Bartels (1984), por otro lado, encontró que en *Stegastes dorsopunicans* los individuos que estaban en grupos invertían menos tiempo monitoreando otros territorios que los individuos solitarios.

La existencia de estos grupos territoriales en varias especies de peces *Damisela* por lo tanto, puede ser el resultado de: la partición de un hábitat preferido, de una preferencia por vivir en grupos, o de una combinación de ambas.

Los estudios relacionados con la formación de grupos territoriales (Itzkowitz, 1978; Bartels, 1984), así como con la calidad del hábitat ((Itzkowitz 1977, 1979, 1989; Loreto, 1991; Sale, 1991; Robertson et.al., 1981) en peces *Damisela*, se han enfocado a unas cuantas especies dentro del género *Stegastes*. La especie menos estudiada del género es *S. dienaenus*. Esta especie presenta la formación de grupos territoriales (observación personal), por lo que es un buen sujeto de estudio para analizar algunos aspectos de la conducta territorial relacionados con la calidad del hábitat y la preferencia por vivir en grupos.

El objetivo principal de este trabajo es determinar si existe una preferencia en los individuos de *Stegastes dienaenus* por vivir en grupos o vivir solos, mediante algunas características conductuales de los individuos.

La hipótesis en la que se basa este trabajo, es que los individuos que viven en grupos, obtienen mayores beneficios, en términos territoriales, que los individuos solitarios. Esto puede deberse a que los individuos en grupo están compartiendo un hábitat

óptimo, o a que el hecho de vivir en grupos les confiere ventajas (alimenticias, en la defensa y/o en la reproducción).

Para poner a prueba ésta idea, se proponen dos hipótesis:

- 1.- Los individuos que viven en grupo realizan un menor número de correrías para monitorear otros hábitats que los individuos solitarios.
- 2.- Al ser removidos los peces de su territorio, los territorios dentro de un grupo se ocuparán mas rápidamente que los territorios de individuos solitarios.

Para complementar las hipótesis anteriores, se comparan las características del sustrato de ambos tipos de hábitat.

1.5 ORGANISMO DE ESTUDIO

Los individuos adultos de *Stegastes diencacus* (figura 1) se caracterizan por ser de un color bastante oscuro y por tener una aleta anal muy larga, lo que los diferencia de la especie mas cercana y parecida del género; *Stegastes dorsopunicans* (Greenfield y Woods, 1974).

Esta especie es bastante abundante dentro de la Laguna arrecifal y el arrecife posterior, aunque también se encuentra en la cresta arrecifal o en sitios mas profundos (Greenfield y Woods, 1974).

Los individuos son territoriales y establecen comúnmente sus territorios en profundidades de 1 a 4 m, en las partes protegidas del arrecife (Robertson y Allen, 1981). Suelen estar en los márgenes externos del arrecife, donde empieza a ser menos frecuente el sustrato duro y comienzan las extensiones arenosas con pastos bentónicos (Greenfield y Woods, 1974). Se pueden encontrar en corales masivos, tales como *Siderastrea siderea* y *Montastrea annularis*, aunque también pueden establecer sus territorios en corales no masivos tales como *Agaricia agaricites* y en pedacera de coral muerto (Robertson y Allen, 1981).

En el arrecife posterior de Puerto Morelos, se encuentran comunmente en corales masivos, principalmente en aquéllos del genero *Montastrea*, o en pedacería de coral muerto formando cabezos. Pueden estar solos en un cabezo, o en grupo con otros individuos. En la mayoría de los casos, éstos cabezos tienen asociadas una o más especies de Gorgonáceos.

La alimentación de esta especie consiste principalmente en algas bentónicas, algunas de ellas comúnmente asociadas a su territorio. Sin embargo, algunos estudios de contenido estomacal demuestran la presencia de sedimentos calcáreos, lo que sugiere que el pez es capaz de alimentarse de corales masivos para obtener sustancias suplementarias, si hay pocas algas en su territorio (Robertson y Allen, 1981).

Los adultos defienden su territorio contra una gran variedad de peces, pero los intrusos más comunes son: peces loro (Scaridae), depredadores de huevos tales como *Thalassoma bifasciatum*, peces sargento (*Abudefduf saxatilis*) e individuos coespecíficos y congénéricos.

No se ha reportado si los territorios son defendidos por individuos de ambos sexos. Sin embargo, en varios cortejos (observación personal), el pez cortejado (supuestamente hembra) nadaba libremente. En otras especies congénéricas (por ejemplo *Stegastes planifrons*), las hembras pueden defender territorios o nadar libremente (Itzkowitz, 1977). En el caso de defender territorios, no existe diferencia alguna en la conducta territorial con respecto a la de los machos (Bartels, 1984; Itzkowitz, 1978).

Stegastes diencaeus presenta una conducta reproductiva típica de la familia Pomacentridae (Robertson y Allen, 1981). Durante el cortejo, el macho nada alrededor de la hembra en círculos, al mismo tiempo que va adquiriendo otra coloración; eventualmente una gran parte del cuerpo, se torna de un color blancuzco. Este cambio de color se lleva a cabo en unos segundos, y es inmediatamente reversible.

Los huevos son depositados por la hembra en la parte inferior de cuevas u oquedades, o sobre el coral (Robertson y Allen, 1981), y son defendidos por los machos.

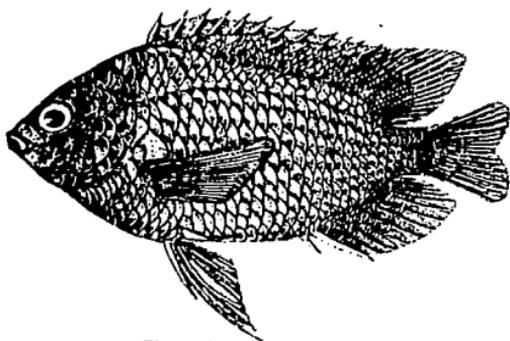


Figura 1.

Individuo adulto de Stegastes diencaeus

Fuente: Greenfield y Woods, 1974

II. AREA DE ESTUDIO

El estado de Quintana Roo se localiza en la parte noreste de la península de Yucatán. Tiene aproximadamente 400 Km de litoral marino, de los cuales unos 300 Km corresponden al Mar Caribe y los restantes al canal de Yucatán (Jordan, 1979)

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).

La barrera arrecifal de Puerto Morelos, donde se realizó el presente trabajo, se encuentra en la parte norte del estado. Se localiza entre los 20 58' y 20 52' N y los 86 54' W, y cubre una extensión aproximada de 6 Km (Jordán, 1979) (ver mapa en Loreto, 1991).

Como en la mayoría de los arrecifes de tipo barrera, el perfil ha sido dividido en cuatro zonas principales: Laguna, Arrecife Posterior, Rompiente, y Arrecife Frontal. Esta zonación fue realizada con base en 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 et.al., 1980), situación que controla periódicamente el desarrollo de las comunidades marinas del área (Espejel, 1983).

De acuerdo con el sistema de clasificación de Koeppen modificado por García (1973), el clima es cálido subhúmedo entre Aw1 y Aw2, 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).

Los vientos dominantes en el año son alisios con dirección éste-oeste y ocasionalmente sureste-noroeste, sin embargo entre octubre y mayo es común la presencia de vientos provenientes del norte o "Nortes" (García, 1973).

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

2.1 CARACTERIZACION DE LA ZONA POSTERIOR DEL ARRECIFE

La Zona Posterior se caracteriza principalmente por el desarrollo abundante de corales escleractinios, no solo en términos de cobertura, sino verticalmente (Espejel, 1983). Esto se debe a que la comunidad coralina de ésta 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 coralina. 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 (Jordán, 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 de coral de *M. annularis*. Inmediatamente después de esta zona y conforme se avanza del borde de la Laguna hacia la rompiente, se aprecia una subzona mixta que se caracteriza por la mayor diversidad específica del arrecife. En esta subzona se encuentran, además de *Montastrea*, otras especies de corales como *Porites porites*, *Siderastrea siderea*, *Diploria stigosa* 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 diámetros de 1m o más, la hace muy conspicua (Jordán, 1980).

La profundidad va de 1 a 6 metros en los canales que comunican a la zona protegida del arrecife con el mar abierto. El fondo 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, 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. Este banco permite que la energía del oleaje sea disipada, de modo que no es suficientemente fuerte para resuspender los sedimentos acumulados en el fondo e imponer sus efectos deletéreos en el crecimiento de los corales (Castañares, 1978; Jordán, 1980).

III. MATERIAL Y METODOS

Los datos fueron obtenidos en tres temporadas de trabajo de diez días cada una; Septiembre de 1992, Diciembre de 1992, y Febrero de 1993.

Los datos fueron registrados en una tablilla de acrílico mediante observaciones hechas a 1 m o más de distancia del pez, utilizando equipo básico de buceo, y en una ocasión, scuba. A esta distancia, no se observaron cambios conductuales obvios (en comparación con los peces que estaban en otros cabezos a más de dos metros de distancia) en el pez como respuesta a la presencia del observador.

Las medidas de los cabezos fueron tomadas con una cinta métrica plástica, y las medidas de los peces con un vernier de plástico Skilltech.

Únicamente se trabajó con individuos adultos, ya que éstos presentan una conducta territorial diferente a la de los juveniles. Por un lado, los juveniles son menos agresivos que los adultos, y por otro, los adultos pueden penetrar en los territorios de los juveniles con o sin resistencia, lo cual no sucede en el caso contrario. Los juveniles por lo general no penetran en los territorios de los adultos. Se pueden diferenciar fácilmente, ya que los juveniles presentan una coloración marcadamente diferente a la de los adultos.

Para evitar sesgos en los resultados ocasionados por las diferencias en la actividad del pez durante el día (sobre todo en las correrías y agresividad), todos los registros se hicieron en un mismo período del día (10 AM - 5 PM), para el cual se ha reportado una actividad en las correrías y ahuyentamientos más o menos constante (Aguirre, et al., 1992).

Por otro lado, todos los datos fueron tomados durante los periodos de luna llena, comprendiendo cuatro días antes y cuatro días después de ésta. Se ha reportado que la actividad reproductiva de estos peces se lleva a cabo en los días proximos anteriores y posteriores a la luna llena (Tresher, 1991), sin embargo no se observo en ningun caso la presencia de huevos dentro de un territorio.

A continuación se detalla el tipo de datos que fueron registrados durante los experimentos y las observaciones realizadas.

3.1 TIPO DE HABITAT (SOLITARIOS Y GRUPOS)

Para establecer la diferencia entre peces solitarios y peces en grupo, se distinguieron básicamente dos tipos de hábitat. Uno lo conformaron cabezos de coral del género *Montastrea*, bloques de pedacera, o macizos formados por ambos, aislados de cualquier otro cabezo o sustrato por cuando menos 1m de arena, y que fueran defendidos únicamente por un individuo. El otro lo conformaron cabezos de *Montastrea*, bloques de pedacera, o macizos mixtos (formados por ambos), con dos o más individuos habitándolos, defendiendo territorios contiguos. Este tipo de hábitat también estaba separado de cualquier otro sustrato en por lo menos 1 m.

3.2 MOVIMIENTOS EXTRATERRITORIALES Y AGRESIVIDAD

Estos datos fueron obtenidos durante la primera temporada de trabajo (Septiembre 1992). 27 individuos solitarios y 28 individuos en grupos fueron observados durante 15 minutos cada uno, intercaladamente en una misma área del arrecife. La observaciones comprendieron entre 8 y 10 días dentro de cada temporada de trabajo, y fueron hechas por un observador solamente. Dentro de los grupos, cada individuo fue observado por separado, y todos los individuos del grupo fueron observados.

Durante estas observaciones se registró: la frecuencia de movimientos extraterritoriales del pez (en este caso denominadas correrías) definidos como las salidas del pez fuera de su territorio a una distancia igual o mayor a 1m.; el destino final de estas (morder algún sustrato o visitar algún territorio o sustrato sin comer ahí), y en el caso de visitar algún territorio ajeno, si éste era un grupo de individuos o un individuo solitario.

Además se registró: el número de ahuyentamientos que efectuó el pez hacia otros peces intrusos (sin importar la identidad de estos) durante los 15 minutos. Los ahuyentamientos se definieron como las persecuciones que efectuaba el pez hacia otros individuos.

3.3 CARACTERISTICAS DEL SUSTRATO.

Después de las observaciones conductuales, para cada individuo observado se registró el tipo de sustrato del cabezo en el que estaba (*Montastrea*, pedacera o mixto), el tamaño del cabezo (largo, ancho en la parte mas ancha y alto en la parte mas alta), y el número de huecos que tenía éste en base a una escala nominal (pocas, regular, muchas).

Una vez registrados todos estos datos, cada territorio fué marcado con una cinta de plástico para no ser observado dos veces. Los peces tienden a mantener su territorio y no cambian de territorio con otros peces. De hecho solo se observaron cambios de territorio al hacer las remociones, por lo que un mismo pez no fue registrado dos veces.

3.4 REMOCIONES

Para poner a prueba la hipótesis de que los territorios en grupos son ocupados preferencialmente (más rápido) con respecto a los territorios solitarios (se asume que los primeros son de mejor calidad), se realizó un experimento removiendo de su territorio a 18 peces solitarios y 18 peces en grupos registrando la ocupacion de esos territorios. Estas remociones se realizaron en la segunda y tercera temporada de trabajo (Diciembre 1992 y Febrero 1993).

Para remover a los peces de su territorio, se introdujo un pez de la misma especie dentro de un frasco de vidrio, y el frasco se colocó en algun sitio del territorio del pez que se quería remover o enfrente de éste. En la mayoría de los casos, el pez residente se acercó al frasco a ahuyentar al intruso. Cuando esto sucedía, el pez residente fué atrapado con una atarraya, y colocado en un frasco de plástico. Inmediatamente después de la remoción, el territorio fue observado durante 15 minutos, registrando las visitas que

hacían otros peces a este territorio y la posible ocupación de éste. Se registró el territorio nuevamente 1 hora después y posteriormente 24 horas después de la remoción del individuo, para ver si el territorio había sido ocupado.

Se definió que un territorio era reocupado, cuando el pez visitante, además de estar en el área y comer ahí, lo defendía. Cuando fue posible, se registró si el nuevo ocupante provenía de un hábitat solitario o de un grupo.

Después de los 15 minutos, se registró el tamaño del cabezo (largo, ancho y alto) y la cantidad de huecos de la misma forma que en la primera temporada de trabajo. Posteriormente se colocó en el territorio una etiqueta Dymo con un número individual para cada territorio y un código diferente para grupos y solitarios.

Una vez registrados todos los datos y marcado el territorio, el pez removido fue medido fuera del agua con un vernier, tomando como medida de longitud la distancia de la boca a la parte más larga de la aleta caudal (fig.1). Después de esto, los peces fueron liberados a una distancia de 30 m o más de su territorio inicial. Aguirre *et al.* (1992) encontraron que al ser removidos de su territorio y liberados a diferentes distancias, los adultos de *S. planifrons* no regresan a su territorio si se encuentran a 15m. o más de este. A partir de este dato se consideró conveniente liberar a los peces a 30m de distancia de su territorio original. Sin embargo, 4 individuos regresaron a su territorio, por lo que en la última temporada de trabajo los peces fueron liberados a más de 100m de su territorio original. A esta distancia ningún pez regresó a su territorio.

Los casos en los que el dueño original del territorio regresó a éste (4 casos) en cualquiera de los tres periodos de tiempo (15 minutos, 1 hora, 1 día), no fueron considerados para los análisis.

3.5 ANALISIS ESTADISTICO.

Todos los datos obtenidos, tanto conductuales (correrías, ahuyentamientos y reocupación de los territorios), como del sustrato (superficie, largo, ancho, alto, cantidad de cuevas) y tamaño de los peces, fueron comparados entre los peces solitarios y los peces en grupos.

Los datos conductuales y los datos de número de huecos fueron analizados con una prueba estadística no paramétrica. Como lo que se pretendía era comparar dos series de datos independientes se utilizó la prueba de Wilcoxon-Mann Whitney (Siegel y Castellan 1988). Esta prueba se utiliza para comparar muestras independientes y es una alternativa a la prueba paramétrica de "T" de Student cuando no se tienen los supuestos de esta prueba.

Para los datos de superficie, largo, ancho y alto del cabezo, así como las medidas de los peces, se hicieron análisis estadísticos paramétricos. En este caso, para comparar las series de datos se utilizó la prueba de "T" de Student.

IV. RESULTADOS

Los individuos de *Stegastes diencaeus* presentan una conducta territorial similar a la de las demás especies del género. Los adultos defienden su territorio contra una gran variedad de peces intrusos ahuyentando a los peces que se acercan a este. Los individuos realizan salidas fuera de su territorio que pueden terminar en el ramoneo de algas o algún otro sustrato, o en la visita de otros territorios.

4.1 MOVIMIENTOS EXTRATERRITORIALES.

Se definieron básicamente dos tipos de correrías: a) las que terminaban en el ramoneo de algún sustrato o algas fuera del territorio del individuo, y b) las que no terminaban en un ramoneo pero involucraban la visita a otros territorios. Las primeras fueron llamadas "correrías-alimentación", suponiendo que tenían como finalidad alimentarse fuera del territorio (Bartels, 1984). Las segundas fueron denominadas "correrías-monitoreo", suponiendo que tenían como finalidad monitorear otros territorios disponibles (Bartels, 1984; Itzkowitz, 1977, 1985). No se observó ninguna correría que terminara en cortejo. Solamente se midió la frecuencia de las correrías, no la duración de éstas.

Al comparar las correrías-alimento que realizaron los peces en ambos tipos de hábitat, no se encontró diferencia significativa entre las frecuencias de ambas categorías (solitarios: $\bar{x} = 0.703$ e.e. = 0.276 n=27; en grupo: $\bar{x} = 0.6071$ e.e. = 0.231 n=28, Wilcoxon: $Z=0.069$; $p > 0.05$). Esto indica que los individuos en ambos hábitats salen a morder otros sustratos con igual frecuencia.

Si consideramos que éstas correrías tienen como fin buscar alimento, se puede decir que los individuos de ambos hábitats se alimentan fuera de su territorio en un grado similar.

En general, cuando los individuos realizaban una correría de éste tipo mordían el sustrato varias veces. Casi nunca se observó a un individuo que saliera fuera de su territorio y mordiera otro sustrato una sola vez.

En varios casos, los individuos salían a comer huevos de algún otro pez (casi siempre eran de pez sargento (*Abudefduf saxatilis*). Estos peces ponen huevos solamente durante el período de luna llena). En este caso, varios individuos de la misma especie llegaban a comer al sustrato con los huevos, de tal modo que había generalmente más de tres individuos alimentándose ahí al mismo tiempo. En estos casos no habían interacciones agresivas entre ellos. Siempre que habían huevos de pez sargento cerca (dentro del rango de sus correrías), el individuo salía a comer.

Por otro lado, al comparar las correrías-monitoreo de los individuos en los dos tipos de habitat, sí se encontró una diferencia significativa en el número de correrías que realizan los individuos solitarios vs. los individuos en grupos; Los individuos solitarios realizan un mayor número de correrías-monitoreo que los individuos que viven en grupos (solitarios: $x = 1.59$ e.e. = 0.365 $n=27$; en grupo: $x = 0.142$ e.e. = 0.067 $n=28$, Wilcoxon: $Z=3.48$; $p < 0.01$, $N=54$).

Estos datos coinciden con los obtenidos por Bartels (1984) al comparar estas correrías entre individuos solitarios e individuos en grupo de *S. dorsopunicans*.

En el 30% de los casos, en éste tipo de correrías el pez adquiría una coloración más clara en la parte dorsal. Esto no ocurre en las correrías-alimentación.

4.2 AGRESIVIDAD.

Al comparar el número de ahuyentamientos que realizan los peces en ambos tipos de habitat, la prueba estadística muestra que no hay diferencia significativa (Wilcoxon: $Z=1.88$; $p=0.054$, $N=54$) pero esta muy cerca de serlo ($p=0.054$), aparentemente con un mayor número promedio de ahuyentamientos entre los individuos solitarios (solitarios: $x =$

16.44 e.e= 2.75 n=27; en grupo: \bar{x} = 10.53 e.e= 1.62 n=28). No se estimó la agresividad hacia alguna especie en particular.

Es posible que la agresividad del pez cambie en intensidad y hacia ciertas especies en la época reproductiva (alrededor de la luna llena) o con la presencia de huevos (Itzkowitz, 1990). Para evitar este sesgo, todas las observaciones fueron hechas en la época reproductiva, aunque no se observó en ningún caso la presencia de huevos.

4.3 TAMAÑO DE LOS PECES.

Los datos de tamaño de los peces solo corresponden a la segunda y tercera temporada de trabajo. Los peces que a simple vista eran considerablemente más pequeños que la mayoría (aunque fueran del mismo color) no fueron considerados en el experimento, ya que Bartels (1984) considera a los peces menores de 7cm de *S. dorsopunicans* como inmaduros (aunque tengan coloración de adultos). Esto no se sabe con seguridad para la especie de estudio, sin embargo no se eligieron peces demasiado pequeños. Todos los peces obtenidos miden más de 7cm de largo. No se encontró diferencia significativa al comparar los tamaños de los peces solitarios con los de los peces en grupo (solitarios: \bar{x} = 100.44 e.e= 2.46 n=18; en grupo: \bar{x} = 100.5 e.e= 2.30 n=18, "t" Student: t=0.017; p> 0.05 N=19; figura 2)

Al parecer, el tamaño del pez no está relacionado con el tipo de hábitat en el que se encuentra.

4.4 CARACTERÍSTICAS DE LOS CABEZOS.

Para ver si existían diferencias en tamaño entre los cabezos de ambos tipos de hábitat, se midió la altura, largo y ancho de cada cabezo, y se compararon entre solitarios y grupos (figuras 3, 4 y 5). Los resultados muestran que los cabezos con grupos de individuos son significativamente más largos, anchos y altos que los cabezos con individuos solitarios (cabezos con individuos solitarios: altura: \bar{x} =68.78 e.e= 5.92; largo: \bar{x} = 103.78 e.e= 5.55;

ancho: $x = 73.81$ e.e= 4.83; cabezos con grupos: altura: $x = 129.56$ e.e= 7.97; largo: $x = 205.62$ e.e= 5.44; ancho: $x = 205.62$ e.e= 8.07. "T" Student: largo: $t = 8.657$; $p < 0.001$, $N = 34$, ancho: $t = 5.55$; $p < 0.001$, $N = 34$, altura: $t = 9.331$; $p < 0.001$, $N = 33$), y estimando el volúmen, se encontró que éste es significativamente mayor en los cabezos con grupos (solitarios: $x = 451950.18$ e.e=68211.51; grupos: $x = 672224.9$ e.e= 29479.11; "T"=4.66; $p < 0.001$, $N = 33$).

La diferencia más significativa se presenta en el caso de las alturas de los cabezos entre ambas categorías. Los cabezos con grupos de individuos son mucho más altos que los cabezos con individuos solitarios (figura 5).

Para estimar el área dentro del cabezo que defendía cada individuo del grupo, y compararla con la que defendían los individuos solitarios, se dividió la superficie total (largo por ancho) de los cabezos en grupo entre el número total de individuos en el grupo. Estos resultados se compararon con la superficie que defendían los individuos en cabezos solitarios, y se encontró que los individuos dentro de los grupos defienden un área menor que los individuos solitarios (solitarios: $x = 7500.68$ e.e= 552.62; en grupos: $x = 5514.69$ e.e= 275.73. "T" Student: $t = 3.219$; $p < 0.005$) (figura 6).

Para ver si existía diferencia en la composición del sustrato en cada tipo de hábitat, se consideraron básicamente tres tipos de sustrato: cabezos formados en su mayoría por coral del género *Montastrea*; cabezos mixtos (formados por más de una especie de coral, incluyendo pedacería de coral muerto) y cabezos formados por pedacería de coral muerto. No se encontró diferencia significativa en el tipo de sustrato presente en cada cabezo entre ambos tipos de hábitat (Wilcoxon: $Z = 0.044$; $p > 0.05$, $N = 54$). Esto parece indicar que tanto los individuos solitarios como los individuos en grupo ocupan los tres tipos de sustrato por igual.

Una característica de los cabezos que se consideró importante en la calidad del hábitat, fué la cantidad de huecos que tenían. En todas las especies del género *Stegastes*, la hembra deposita los huevos en el territorio del macho, generalmente en las paredes de

cuevas u oquedades (Loreto, 1991). Además, los huecos le sirven al individuo como refugio contra depredadores (Loreto, 1991). Por ésto, la presencia y cantidad de huecos en un territorio pueden ser importantes tanto para atraer a las hembras como para garantizar refugio. Sin embargo, es prácticamente imposible contar los huecos en un cabezo; por lo general forman un continuo de oquedades más, o menos denso. Por ésto, se hizo una estimación utilizando una escala nominal (pocos, mas o menos-pocos, regular, mas o menos-muchos, muchos).

Al comparar estos datos entre ambos tipos de hábitat, se encontró que los cabezos con grupos de individuos tienen una mayor cantidad de huecos que los cabezos con un sólo individuo (Wilcoxon: $Z=2.7428$; $p < 0.01$, $N=60$).

4.5 REMOCIONES.

Durante la tercera temporada de trabajo se removieron de su territorio 18 peces solitarios y 18 peces en grupos. Se monitoreó la ocupación de esos territorios libres 15 minutos, 1 hora y 24 horas después de la remoción.

En 4 casos el residente original regresó a su territorio antes de las 24 horas. Estos casos no fueron considerados para los análisis.

En los cabezos con individuos solitarios ocurrió una de dos cosas: el territorio era ocupado de nuevo, o el territorio quedaba libre.

En los cabezos con grupos de individuos por el contrario, sucedieron varios casos. Al igual que en los solitarios, el territorio podía ser ocupado o permanecer libre. Pero además en 10 casos, al remover un individuo de un grupo, otro u otros individuos del grupo expandían su territorio y defendían parte o todo el territorio del individuo que se removió. A veces el territorio parecía ser "repartido" entre varios individuos del grupo, cada uno defendiendo una parte de éste. En otros casos, algún individuo del grupo se cambiaba de posición dentro del cabezo; abandonaba su territorio y defendía el territorio libre.

En los casos en los que el territorio era defendido por otros miembros del grupo que habían expandido sus territorios, y en los que el individuo se cambiaba de posición dentro del cabezo, el territorio del pez removido fué considerado como ocupado (en ambos casos los individuos lo defendían).

Cuando fué posible (si el territorio anterior del nuevo ocupante estaba cerca), se registró si el nuevo ocupante provenía de un hábitat solitario o de un grupo. Los hábitats solitarios fueron habitados solamente por individuos que provenían de otros hábitats solitarios (N=10), mientras que los territorios en grupos fueron ocupados tanto por individuos solitarios (N=6) como por individuos de otros grupos (N=2) o del mismo grupo (N=7). La tabla 1 muestra una comparación de los territorios ocupados en cada periodo de tiempo entre ambos tipos de hábitat.

Se encontró una diferencia significativa en la ocupación de los territorios entre ambos tipos de hábitat solamente a los 15 minutos de la remoción (Wilcoxon: $Z=2.803$; $p<0.05$). Para los otros dos periodos de tiempo la diferencia no fue significativa (1 hora: $p=0.067$, 24 horas: $p=0.069$). Esto indica que los territorios en grupos se ocuparon más rápido que los solitarios a los 15 minutos de remover el pez. En la mayoría de los casos ésta ocupación inmediata fué por parte de los otros individuos del grupo.

Tamaño de Peces Residentes
Prueba de T: $t = .017$; $p = .987$; $n = 19$

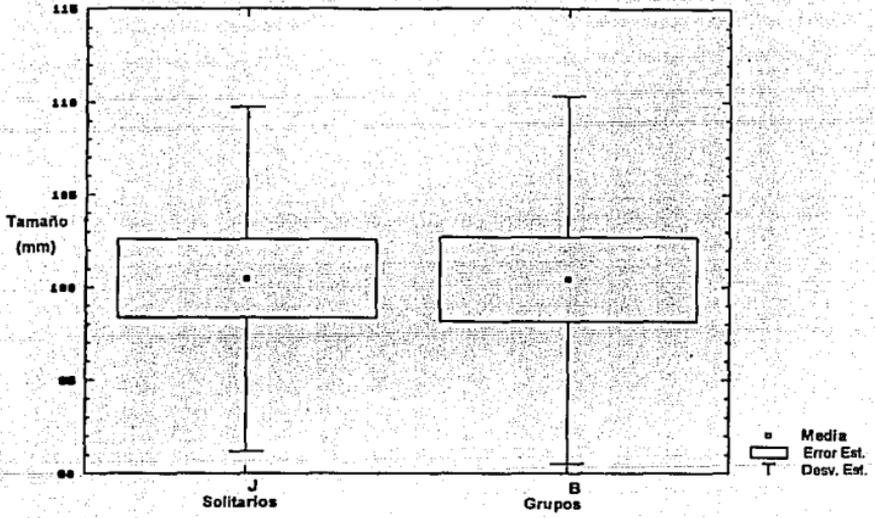


Figura 2.
Comparación entre el tamaño de los individuos solitarios y los individuos en grupo.

Longitud del "Cabezo"

Prueba de T: $t = -8.967$, $p = .000$, $n = 33$

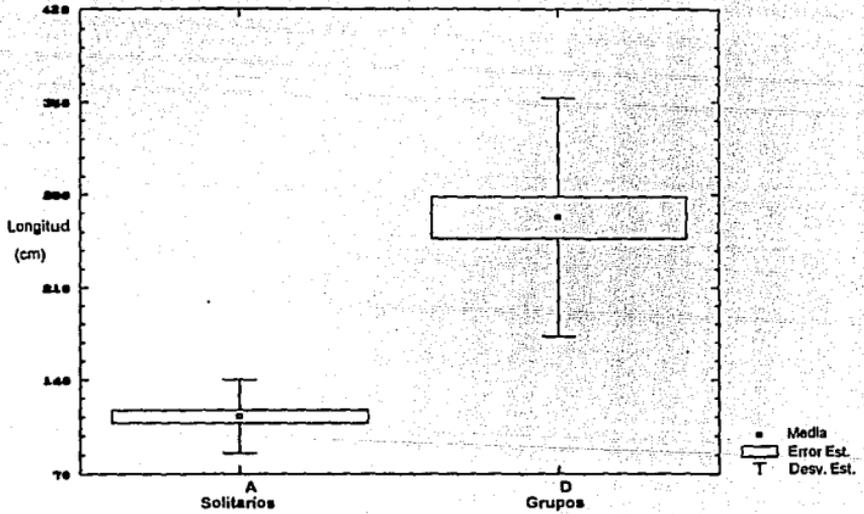


Figura 3.

Comparación entre la longitud de los cabezos con individuos solitarios y la longitud de los cabezos con individuos en grupo.

Ancho del "Cabezo"

Prueba de T: $t = -5.614$; $p = .000$; $n = 33$

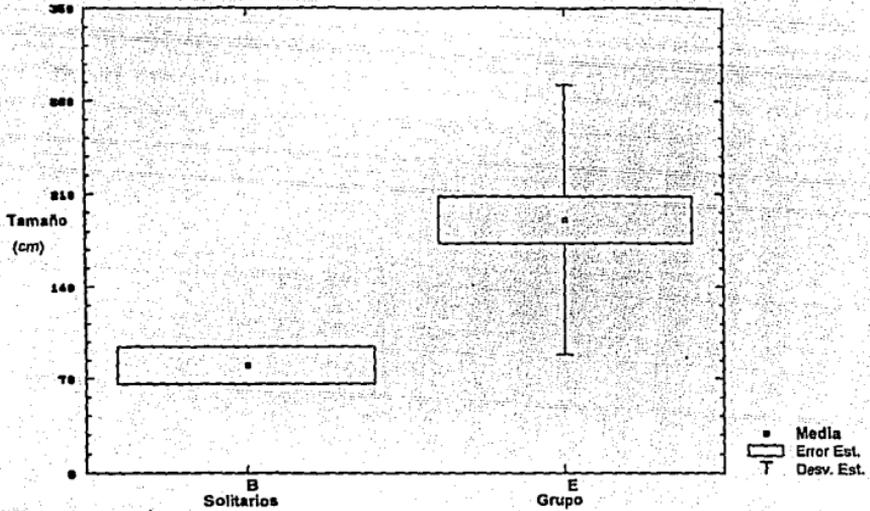


Figura 4.

Comparación entre el ancho de los cabezos con individuos solitarios y el ancho de los cabezos con individuos en grupo.

Altura del "Cabezo"

Prueba de T: $t = -9.331$; $p = .000$; $n = 33$

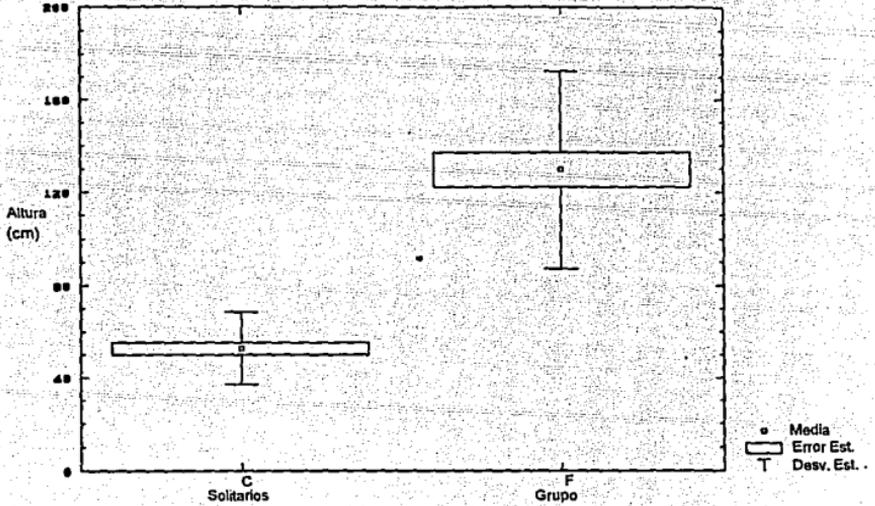


Figura 5.

Comparación entre la altura de los cabezos con individuos solitarios y la de los cabezos con individuos en grupo.

Superficie "Cabezos"

Prueba de T: $t = 2.970$; $p = .006$; $n = 33$

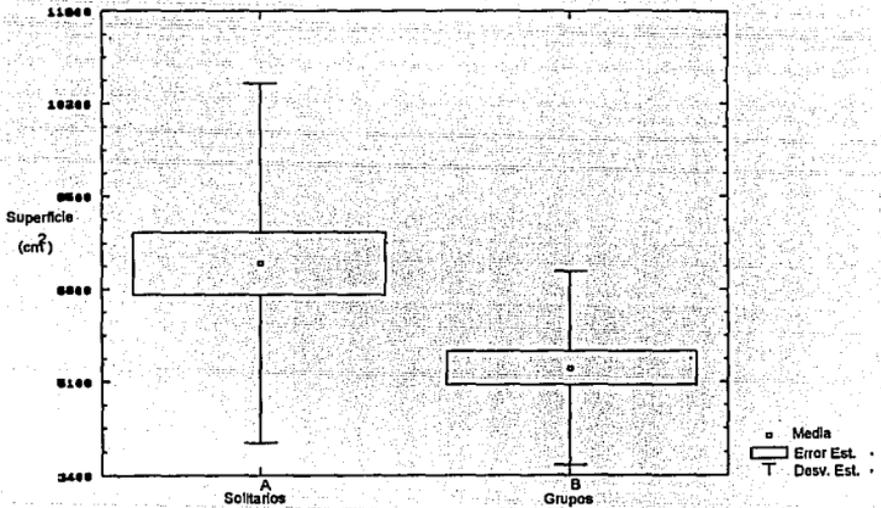


Figura 6.

Comparación entre la superficie que defienden los individuos solitarios y la superficie que defienden los individuos en grupo dentro de un cabezo.

Tabla 1.

	15 min. *	1 hr.	1 día	N
Individuos Solitarios	0	5	10	18
Individuos en Grupo	10	9	14	18

Ocupación de territorios de individuos solitarios y de individuos en grupo en tres períodos de tiempo.

* Datos para los cuales la prueba fué significativa.

Tabla 2.

	15 min.	1 hr.	1 día	N
Individuos Solitarios	7	9	1	18
Individuos en Grupo	3	4	0	18

Territorios visitados (sin ser defendidos) de individuos solitarios y de individuos en grupo en tres períodos de tiempo (No se incluyen los territorios reocupados).

V. DISCUSION.

5.1 CONDUCTA

La preferencia por un hábitat puede no estar indicada únicamente por la presencia de la especie en el mismo. Algunas características conductuales de los individuos pueden proporcionar mayor información acerca de las preferencias entre ellos y de la calidad del hábitat.

Es de esperarse que los individuos modifiquen su conducta territorial en relación con el tipo de hábitat en el que se encuentran (óptimo o subóptimo) (Itzkowitz, 1979), sobre todo aquéllas conductas que se relacionan directamente con la búsqueda y el establecimiento de un territorio. Por ejemplo, Itzkowitz (1979) encontró que los individuos de *S. leucostictus* modificaban su conducta agresiva en relación al tipo de hábitat; los individuos en el hábitat primario eran más agresivos que los individuos en el hábitat secundario.

Bartels (1984) por otro lado, encontró que los individuos de *S. dorsopunctatus* presentaban diferencias conductuales (en correrías y cortejos) que podrían estar asociadas al tipo de hábitat (comparando individuos de dos tipos de hábitat).

5.1.1 CORRERIAS

Alimentacion

Se podría decir que las correrías-alimentacion claramente forman parte de la conducta de forrajeo. El hecho de que el pez salga de su territorio para alimentarse en otro sitio es un indicio de que quizá el alimento dentro de su territorio no cubre todos sus requerimientos alimenticios. Además, la ingestión de un alimento de alta calidad (como son los huevos por ejemplo) en algún lugar fuera del territorio, puede compensar los costos de la salida de éste.

Robertson et al (1981), encontraron que los individuos de *S. planifrons* consumen alimento fuera de las matas de algas de sus territorios, sugiriendo que éstas probablemente

no proveen la suficiente cantidad o calidad del alimento necesario. Itzkowitz (1989) por otro lado, en un experimento en el que proporcionó hábitats artificiales de plástico a varios individuos de *S. leucostictus*, encontró que éstos cambiaban de territorio cuando se les proporcionaba uno nuevo sin algas, aunque tuvieran que dejar el suyo con una cantidad considerable de algas. Sugirió que las matas de algas no son importantes en la calidad de un territorio, o que la reproducción es más importante que la alimentación en éste.

Es posible que en *S. diucaeus* la cantidad de algas y de materia animal alimenticia que contiene el territorio, no sean determinantes en la calidad de éste.

No se encontró diferencia significativa entre las correrías-alimentación que realizaban los peces solitarios y los peces en grupos. Esto indica que los individuos de ambos hábitats salen a comer fuera de su territorio con la misma frecuencia. Esto puede deberse a que la cantidad de algas y pequeños animales (Mahoney (1981) reportó que en otra especie de peces Damisela la alimentación consiste en un 60% de materia vegetal y un 40% de materia animal) presentes en ambos tipos de hábitats no difieren considerablemente, o a que el valor alimenticio de las matas de algas e invertebrados en ambos hábitats es similar. Si esto ocurre, las diferencias en calidad del hábitat parecen no estar relacionadas con los recursos alimenticios presentes en cada uno de ellos. De ser el caso contrario, se esperaría que los individuos en el hábitat preferido realizaran menos correrías de este tipo ya que su territorio tendría más y mejores recursos alimenticios que los territorios en hábitats inferiores.

Monitoreo.

Las correrías-monitoreo por otro lado, parecen estar relacionadas con el establecimiento de un nuevo territorio. En varios casos durante éste tipo de correrías, el pez se quedó en el territorio visitado, e incluso lo defendió hasta que el residente lo ahuyentó. En el experimento de las remociones se observó que siempre que un pez era removido de su territorio, los peces vecinos salían de sus territorios a visitar el territorio vacante. Además, en todas las ocasiones en que uno de éstos territorios fué ocupado, la

ocupación fué precedida por una serie de salidas (de su territorio anterior) por parte del nuevo ocupante, para monitorear (el pez exploraba todo el territorio) el nuevo territorio.

Bartels (1984) encontró que en *S. dorsopunicans* el inicio de un cambio de territorio estaba caracterizado por un incremento en este tipo de correrías, mientras que Itzkowitz (1978) encontró que la remoción de un individuo de alto rango de *S. planifrons* dentro de un parche, ocasionaba un incremento en las correrías de los individuos con territorios adyacentes.

La evidencia que existe (Bartels, 1984; Itzkowitz, 1977, 1985) acerca de que estas correrías tienen como fin monitorear otros territorios, parece ser apoyada por las observaciones de campo. En el caso de *S. dieneaeus*, en varias ocasiones el pez que realizaba la correría pasaba gran parte del tiempo explorando el territorio visitado. En dos ocasiones, después de explorar un territorio por más de tres minutos (meterse dentro de todos los huecos que había y recorrer una buena parte del sustrato), el individuo permanecía ahí y comenzaba a defenderlo. En ambos casos el pez residente (que por alguna razón estaba fuera) llegó y ahuyentó al intruso, de modo que éste regresó a su territorio original. También se observó que cuando un individuo salía de su territorio éste tenía más visitas de individuos vecinos que cuando el ocupante estaba ahí.

Si éstas correrías tienen como fin monitorear los territorios disponibles y facilitar la ocupación cuando hay vacantes, es de esperarse que los individuos que estén en el (los) hábitat de mejor calidad inviertan menos tiempo en éstas correrías que los que están en un hábitat de menor calidad.

Los resultados demuestran que los peces en hábitats solitarios realizan más correrías-monitoreo que los peces en hábitats con grupos. Esto parece indicar que los peces en grupos se encuentran en un hábitat de mejor calidad que los peces solitarios.

Se podría pensar que los territorios en grupo son ocupados más rápidamente que los territorios de peces solitarios porque en los grupos hay más posibles "usurpadores".

Sin embargo la tabla 2 muestra que los territorios solitarios y los territorios en grupo son visitados con una frecuencia similar a los 15 minutos de remover al pez.

Bartels (1984) encontró que en S. dorsopunicans los individuos solitarios realizaban mas correrías de este tipo que los individuos que vivían en grupo. Además, los individuos solitarios visitaban más a los individuos en grupo que éstos a los solitarios.

A partir de la predicción de que los peces en hábitats pobres invertirán más tiempo en buscar hábitats mejores, que aquéllos que estén en hábitats superiores (Itzkowitz, 1978), se puede inferir que el hábitat inferior en éste caso, es el de los individuos solitarios.

Sin embargo, no sólo la calidad del hábitat puede influenciar la preferencia por vivir en grupos. También pueden existir ventajas que se presentan solo por el hecho de la cercanía con otros individuos. Por ejemplo, la defensa de los recursos de un territorio puede ser mas eficiente en un grupo debido a una defensa comunitaria de los recursos presentes en el cabezo. Además, la probabilidad de un intruso de no ser observado es menor en un cabezo con varios individuos. Por otro lado, quizá los cabezos con varios individuos son mas visibles para las hembras que buscan pareja, o quizá es mas fácil (o menos costoso en términos energéticos) encontrar pareja en un cabezo con varios individuos que buscar en varios cabezos con individuos solitarios. El tiempo de búsqueda de pareja de las hembras en cabezos con grupos sería menor que el que realizarían entre los cabezos solitarios. Aún considerando la posibilidad de que las hembras defendieran territorios, los machos en los cabezos con grupos tendrían mayores posibilidades de encontrar y cortejar una hembra que aquéllos en cabezos solitarios. Por ésto, aún cuando el hábitat de los grupos fuera subóptimo en algunos aspectos (mayor competencia por espacio entre los individuos, por ejemplo), quizá las ventajas de vivir en grupo sean suficientes para determinar la preferencia por éste tipo de hábitat.

5.1.2 AGRESIVIDAD

La agresividad de los individuos, en relación con la calidad del hábitat, puede enfocarse desde dos puntos de vista. Uno es que entre mejor sea la calidad de un hábitat, mayor será la inversión en la defensa que haga el residente. El otro sería que los mejores hábitats reciben una cantidad menor de intrusos debido a una defensa de los recursos más eficiente, por lo que los individuos en éstos hábitats gastan menos energía en la defensa que pueden utilizar para otras actividades. Este último caso suele suceder en la formación de grupos territoriales (Itzkowitz, 1978), donde los individuos tienen rangos dentro del grupo, y aquéllos en las mejores posiciones reciben menos intrusos y son menos agresivos que los que están en posiciones inferiores. Además, dentro de estos grupos los intrusos son ahuyentados por varios individuos del grupo, lo que crea una mayor eficiencia en la defensa. Este podría ser el caso de los grupos de individuos en *S. diemcaeus*. Parece ser que los individuos en grupos realizan un menor número de ahuyentamientos que los individuos solitarios (la prueba resultó muy cerca de ser significativa, quizá lo sería con una muestra más grande), pero esto no se puede afirmar. Posiblemente la defensa dentro de los grupos es más eficiente (por las razones antes mencionadas), lo que hace que éstos tengan un menor número de intrusos que los hábitats solitarios. La defensa comunitaria de un hábitat además, implica que los intrusos pueden ser ahuyentados por uno u otro individuos con territorios contiguos, por lo que un individuo no necesariamente debe ahuyentar a todos los intrusos que se acercan.

Los cálculos de área por individuo dentro de los grupos indican que los individuos en grupo defienden un área menor que los individuos solitarios. Esto también puede influir en el hecho de que los individuos en grupos reciban menos intrusos que los individuos solitarios.

Por otro lado, varios estudios (Parker, 1974; Reichert, 1979; Itzkowitz, 1979, Ewald y Orians, 1983 en Itzkowitz, 1990) han encontrado que el mismo estímulo (un intruso, por ejemplo) puede hacer que los individuos de la misma especie presenten

respuestas conductuales diferentes, debido a diferencias en la calidad de sus respectivos territorios. Itzkowitz (1990) propone que algunos hábitats pueden requerir una menor defensa con una retribución igual en éxito reproductivo. A esto le llamo "defendibilidad" de un hábitat.

Tamaño de los peces.

El tamaño de los peces parece no diferir significativamente entre ambos tipos de hábitat. Algunos estudios han encontrado que el tamaño del pez se relaciona con su éxito reproductivo como resultado de la selección sexual (Hastings, 1988; Warner, 1987; Itzkowitz, 1977 en Itzkowitz, 1989). Sin embargo en otros estudios (Itzkowitz y Makie, 1986) se encontró que las diferencias en éxito reproductivo entre los peces, se debían principalmente a diferencias en la calidad del hábitat, y no a diferencias en el tamaño del pez.

En este caso no se puede saber si el tamaño del pez está relacionado con la calidad del hábitat, pero al menos parece ser que ambos tipos de hábitat contienen peces del mismo tamaño.

5.2 CARACTERISTICAS DEL HABITAT.

Tipo de sustrato.

No se puede saber si existe una preferencia por un tipo de sustrato específico en los individuos de *S. diancaeus*, ya que no se conoce la disponibilidad del sustrato.

Loreto (1991) y Waldner y Robertson (1980) encontraron que ésta especie era frecuente en macizos de coral, sobre todo del género *Montastrea*, y que con menor frecuencia se encontraba en formaciones horizontales de pedacería de coral.

En el presente estudio se encontraron pocos individuos en formaciones horizontales de pedacería de coral. La mayoría de los individuos tanto solitarios como en grupos, se encontraban en cabezos formados por *Montastrea* o mixtos, y algunos de pedacería pero masivos.

Parece no existir una ocupación sobre algún sustrato específico, como es el caso de otras especies de *Damisela* (e.g. *S. planifrons*). Esto probablemente se deba al alto grado de sobreposición que existe en la distribución de las especies en términos del sustrato, en varias especies de peces *Damisela* en éste arrecife (Loreto, 1991). El mismo autor ha sugerido que lo anterior es resultado de una perturbación mayor (el huracán Gilberto) que causó la destrucción de varios tipos de sustrato y la sobreposición de éstos en el arrecife, creando así la sobreposición en los nichos con respecto al sustrato de varias especies.

Dimensiones de los Cabezos.

Las dimensiones de altura, ancho y longitud difieren significativamente entre los cabezos con individuos solitarios y los cabezos con grupos de individuos. Esto puede deberse a que los cabezos con grupos albergan a una mayor cantidad de individuos, y por lo tanto deberían ser mayores. Pero a su vez indica que probablemente exista un tamaño mínimo fijo de territorio, ya que la agregación de los individuos ocurre en cabezos considerablemente más grandes que los solitarios.

En los grupos los peces parecían dividirse el sustrato en partes equitativas. Los cálculos de la superficie de los cabezos con grupos indican que los individuos dentro de un grupo defendían un área menor que los individuos solitarios.

Un dato interesante es que la mayor diferencia entre las dimensiones se encontró para el caso de la altura del cabezo. Los cabezos con grupos son significativamente más altos que los cabezos con individuos solitarios. Loreto (1991) encontró que *S. dieneaeus* se distribuía en los niveles medio y superior de los sustratos (más de .5 metros), y que otras especies más agresivas se distribuían en los niveles medio e inferior. Quizá la distribución a nivel de altura este relacionada con la agresividad, y puede ser que la aparente mayor agresividad de los individuos solitarios sea producto de esto (por ejemplo que en los niveles inferiores sea mayor la frecuencia de intrusos). Para probar ésta idea, habría que medir la frecuencia de intrusos a diferentes niveles del sustrato, ó colocar

habitats artificiales de la misma composición pero con diferentes alturas, y una vez ocupados, medir la frecuencia de intrusos en cada uno de ellos. Si existe una preferencia en los individuos de ésta especie por ocupar los niveles medio y superior de los sustratos, puede ser que los cabezos altos sean una buena alternativa para vivir. De ser así, si además éstos cabezos pueden albergar a varios individuos, podría ocurrir una agregación de éstos para ocupar un hábitat preferido.

Cantidad de huecos.

La importancia de los huecos u oquedades dentro de un cabezo, radica por un lado, en que las hembras de las especies de *Stegastes* depositan los huevos en las paredes de éstas dentro de los territorios de los machos (Itzkowitz, 1977; Loreto, 1991), y por otro, le proporcionan al pez refugio contra depredadores.

La presencia de sitios para la oviposición de las hembras, es uno de los motivos más importantes en la defensa de un territorio. De hecho, se ha estimado el éxito reproductivo de un macho mediante la cantidad de huevos que recibe (área) (Itzkowitz, 1986;1989).

Algunos estudios han considerado la presencia de huecos en un sustrato en relación con la calidad del hábitat (Itzkowitz, 1985; y Makie, 1986;1989; Bartels, 1984). Todos parecen coincidir en que la presencia de oquedades es de suma importancia en el hábitat de un individuo. Itzkowitz (1986;1989) encontró que los machos que estaban en los hábitats con más huecos tenían un mayor éxito reproductivo que los que tenían menos acceso a ellos. Bartels (1984) por otro lado, encontró que cuando se tapaban los huecos de un cabezo o se impedía el acceso a ellos (mediante una red), los individuos abandonaban ese territorio.

Por lo tanto, parece ser importante el hecho de que el número de huecos en los hábitats con grupos es mayor que en los hábitats solitarios. Si efectivamente los huecos son un componente importante tanto en la reproducción como en el refugio de los

individuos, tal diferencia puede crear un efecto relevante en la calidad del hábitat.

5.3 OCUPACION DE TERRITORIOS

Varios autores han sugerido que para éstas especies territoriales (sobre todo para los machos) la vida sin un territorio es casi imposible (Bartels, 1984; Itzkowitz, 1977; Waldner y Robertson, 1980).

Un individuo puede establecer un territorio en menos de 15 minutos (Itzkowitz y Makie, 1986) si encuentra un área libre. Sin embargo, algunas especies (e.g. *S. leucostictus*) son más cuidadosas y se toman más tiempo que otras (e.g. *S. planifrons*) en la selección de un territorio (Itzkowitz, 1985).

En el caso de *S. diencaeus*, la ocupación de los territorios libres ocurrió en un período corto de tiempo (15 min), lo que podría indicar que debe haber una fuerte competencia por sitios para vivir entre los individuos.

Diferencias en reocupación entre solitarios y grupos.

Solamente existe diferencia significativa en el número de territorios ocupados en ambos hábitats, a los 15 minutos de remover al individuo. Esta diferencia muestra que los territorios en grupos se ocupan más rápido que los solitarios en este período de tiempo. Esta ocupación en la mayoría de los casos, fué por parte de uno o más miembros del grupo. Una posible razón para explicar ésto, es que si los individuos en grupo están compartiendo un hábitat preferido, al haber un vacante puede ser costoso el expandir sus territorios y defender un área mayor dentro del hábitat preferido.

Los casos en los que otro miembro del grupo cambió de territorio dentro del grupo (no expandió el suyo) podrían ser resultado de diferencias a nivel intrasustrato. Por ejemplo, si una parte del cabezo tiene más huecos que otra, quizá sería conveniente cambiarse a la que tiene más huecos si ésta está libre.

Por otro lado, la ocupación de territorios por individuos provenientes de otros cabezos en un lapso tan corto de tiempo, podría indicar que los individuos de cierta forma

"saben" (si suponemos que pueden evaluar la calidad del hábitat (Itzkowitz, 1979)) que ése es un hábitat de alta calidad y que un territorio libre ahí es muy valioso.

Itzkowitz (1978) y Bartels (1984) encontraron que en dos especies de peces *Damisela* que formaban grupos, ocurrían más cortejos dentro de los grupos que entre los individuos solitarios. Esto puede ser una razón fuerte para la preferencia de los individuos por vivir en grupos.

Al contrario de los grupos, ninguno de los territorios solitarios fué ocupado a los 15 minutos de ser removido el pez. En éstos lo que ocurría comúnmente era que cuando se removía al pez residente, uno o más peces de cabezos vecinos exploraban ese territorio y comían ahí, pero no lo defendían. Cuando un individuo ocupaba uno de estos territorios, era después de haberlo explorado durante un tiempo, y no lo defendía sino hasta que permanecía ahí todo el tiempo (1 hora o más). Esto parece indicar que, a diferencia de los grupos, los individuos no establecen territorios en hábitats solitarios, sin antes haberlos evaluado suficientemente. Quizá ésto se deba por un lado a que este tipo de hábitat es de menor calidad que el de los grupos, y por otro a que en un sitio donde hay varios territorios contiguos, otros individuos ya evaluaron la calidad de ese hábitat.

Itzkowitz (1989) encontró que los individuos de *S. leucostictus* cambiaban de hábitat si éste era de igual o mayor calidad que el suyo, pero no lo hacían si éste era de menor calidad (solamente individuos solitarios). Al parecer, el éxito reproductivo anterior no influenciaba la decisión de elegir un nuevo hábitat. Estos datos, según el autor, apoyan la hipótesis de que los individuos pueden evaluar la calidad de un hábitat.

Este experimento apoyó la hipótesis de que las correrías-monitoreo le sirven al pez para evaluar territorios disponibles, ya que siempre que había un territorio libre, sobre todo entre los individuos solitarios, se podía observar una alta actividad de correrías hacia ese cabezo entre los individuos vecinos.

Es de esperarse que los individuos en el hábitat preferido sean más estables que los individuos en el hábitat inferior (Itzkowitz, 1985). Esto resultaría de una tasa de cambio

de territorios más alta entre los individuos que están en el hábitat inferior. Quizá algún estudio relacionado con la estabilidad de los individuos de *S. diuncaeus* en cada hábitat (censos, por ejemplo), reforzaría ésta hipótesis.

Para apoyar el presente estudio, sería conveniente llevar a cabo otros experimentos u observaciones de campo. Algunos de estos serían:

1. Obstruir la entrada a los huecos (con hule-espuma o con una red) en los dos tipos de hábitat para ver si los individuos permanecen en su territorio o lo abandonan. Si el individuo lo abandona, se apoyaría la hipótesis de que la cantidad de huecos es importante en un territorio. Por otro lado, si la obstrucción de los huecos fuera seguida por un incremento en las correrías del individuo y posteriormente un cambio de territorio, se apoyaría la hipótesis de que las correrías-monitoreo tienen como finalidad el buscar territorios disponibles.

2. Otro experimento para apoyar la hipótesis de la cantidad de huecos, sería buscar cabezos con grupos de individuos, que tuvieran diferentes cantidades de huecos dentro del mismo cabezo (unas zonas con muchos y otras zonas con pocos), remover a todos los individuos del cabezo, y ver qué zonas de éste se ocupan primero.

3. Por último, creo que lo más importante sería comparar la frecuencia de cortejos y el éxito reproductivo (estimado por la cantidad de huevos) entre los individuos de ambos tipos de hábitats.

VI. CONCLUSIONES.

1) Los individuos de *Stegastes diencaeus* que viven en grupos realizan menos correrías para monitorear otros habitats que los individuos solitarios.

2) Los individuos en ambos tipos de hábitat realizan un número similar de correrías que terminan en el ramoneo de algas o algún otro sustrato.

3) Las únicas diferencias físicas significativamente diferentes entre ambos tipos de hábitat son: la cantidad de huecos que hay en cada uno y el tamaño del cabezo (altura, ancho, largo y volumen).

4) Los individuos en grupo defienden un área menor que la que defienden los individuos solitarios.

5) Los territorios dentro de un grupo se ocupan más rápido que los territorios de un pez solitario a los 15 minutos de remover al pez residente.

VII. LITERATURA CITADA.

AGUIRRE, E., I. CASTELLANOS, A. CERON y A. CRUZ, 1992. Hábitos territoriales y disponibilidad de sustrato en machos de *Stegastes planifrons* y *Stegastes diencaeus* en el arrecife posterior de Puerto Morelos, Quintana Roo. *Biología de Campo*, Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Auton. de Mexico.

ASSEM, J. VAN DEN. 1967. Territory in the three-spined stickleback. An experimental study in intra-specific competition. *Behaviour Suppl.* 16:1-164.

ALCOCK, J., 1989. Animal Behaviour. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Mass. p.280,472.

BARTELS, P.J., 1984. Extraterritorial movements of a perennially territorial damselfish, *Eupomacentrus dorsopunicans* Poey. Behaviour. 91: 312-322.

BROWN, J. 1969. Territorial behaviour and population regulation in birds: a review and re-evaluation. Willson Bull. 81: 293-329.

CASTAÑARES, G.L., 1978. Corales pétreos de la costa noreste de la Península de Yucatán, México (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. 9:295-344.

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. Auton. México. 9:295-344.

CHOAT, J.H. y D.R. BELLWOOD, 1991. Reef fishes: Their History and Evolution. En: Sale, P.F. (ed), 1991. The ecology of Fishes on Coral Reefs. Academic Press Inc, San Diego, CA.

CLARKE, T.A. 1970. Territorial behavior and population dynamics of a pomacentrid fish. Ecol. Monogr. 40: 189-212.

CLARKE, R.D., 1977. Habitat distribution and species diversity of Chaetodontid and Pomacentrid fishes near Bimini Bahamas. Mar. Biol. 40:227-289.

CROOK, J.H. 1972. Sexual selection, dimorphism, and social organization in the primates. En: Sexual selection and the Descent of Man, 1871-1971 (ed. B. Campbell). Aldine, Chicago.

DRAUD, M., D.C. ITZKOWITZ y M. ITZKOWITZ, 1990. Co-defense of territory space by two species of coral reef fishes. Bull. Mar. Sci. 47(3):721-724.

EBERSOLE, J.P. 1987. 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.

ESPEJEL-MONTES, J.J., 1983. Analisis de la distribucion y la abundancia del genero *Cyphoma* (Gasteropoda: Ovulidae) en el arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo. Tesis prof. Univ. Nal. Auton. de Mexico.

FISHELSON, L. 1970. Behavior and ecology of *Abudeduf saxatilis* (Pomacentridae, Teleostei) at Eliat (Red Sea). Anim. Behav. 18: 225-237.

GARCIA, E., 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koeppen. Inst. de Geografía, Univ. Nal. Autón. de México.

GOREAU, T.F., y N.I. GOREAU, 1979. Corals and Coral reefs. En: Life in the sea. Readings from Scientific American, W.H. Freeman and Company, S. Fco, 1982.

GREENFIELD, D.W. y L.P.P. WOODS, 1974. *Eupomacentrus diencaeus* Jordan and Rutter A valid species of Damsselfish from the Western Tropical Atlantic. Feldiana Zool. 65: 9-21.

HASTINGS, P.A. 1988. Female choice and male reproductive success in the angel blenny. Anim. Behav. 36:115-124.

HOLM, C.M. 1973. Breeding sex ratios, territoriality and reproductive success in the red-winged blackbirds. Ecology. 54: 356-365.

HORN, H.S. 1968. The adaptive significance of colonial nesting in the Brewer's blackbird. Ecology. 49: 682-694.

ITZKOWITZ, M., 1977. Spatial Organization of The Jamaican Damsselfish Community. J. Exper. Mar. Biol. Ecol. 28: 217-241.

ITZKOWITZ, M., 1978. Group Organization of a Territorial Damselfish, *Eupomacentrus planifrons*. Behaviour. 65: 125-137.

ITZKOWITZ, M., 1979. Territorial Tactics and Habitat Quality. Am. Nat. 114: 585-614.

ITZKOWITZ, M., 1980. Group formation of reef fishes induced through food provisioning. Biotropica. 12(4):277-281.

ITZKOWITZ, M., 1985. Aspects of the Population Dynamics and Reproductive Success in the Permanently Territorial Beaugregory Damselfish. Mar. Behav. Physiol. 12: 57-69.

ITZKOWITZ, M., 1989. Habitat selection and subsequent reproductive success in the beaugregory damselfish. Env. Biol. Fish. (in press).

ITZKOWITZ, M., 1990. Heterospecific intruders, territorial defense and Reproductive Success in the Beaugregory Damselfish. J. Exper. Mar. Biol. Ecol. 40: 49-59.

ITZKOWITZ, M. y D. MAKIE, 1986. Habitat structure and reproductive success in the beaugregory damselfish. Env. Biol. Fish. in press.

ITZKOWITZ, M. y T. KOCH, 1991. Relationship between Damselfish egg loss and Brittlestars. Bull. Mar. Sci. 48: 164-166.

JARMAN, P.P. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. Behaviour, 48: 215-267.

JAUREGUI, E., J. VIDAL y F. CRUZ, 1980. Los ciclones y tormentas tropicales en Quintana Roo durante el periodo 1971-1978. Instituto de Geografía, Univ. Nal. Autón. de México: 47-63.

JORDAN, E., 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la region noreste de la península de Yucatán, México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. de México. 6: 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 Cienc. del Mar y limnol. Univ. Nal. Autón. de México.

JORDAN, E., M. MERINO, O. MORENO y E. MARTIN, 1981. Community structure of coral reefs in the Mexican Caribbean. Proc. Fourth. Int. Symp. Coral. Reefs. Manila. 2: 303-308.

KENWARD, R.E. 1978. Hawks and doves: attack success and selection in goshawk flights at wood-pigeons. J. anim. Ecol. 47: 449-460.

KODRICK-BROWN, A. 1983. Determinants of male reproductive success in pupfish. Anim. Behav. 31:128-137.

KREBS, J.R. 1971. territory and breeding density in the great tit, *Parus major*. Ecology. 52:2-22.

LENINGTON, S. 1980. Female choice and polygyny in red winged blackbirds. Anim. Behav. 28: 347-361.

LOPEZ-RAMOS, E., 1974. Estudio geológico de la península de Yucatán. Bol. Asoc. Mex. Geol. Petr. 15: 25-76.

LORETO, R.M., 1991. Organización espacial de peces damisela en el Caribe Mexicano. Tesis Prof. Fac. Ciencias, Univ. Nal. Autón. México.

LOW, R.M. 1971. Interspecific territoriality in a pomacentrid reef fish, *Pomacentrus flavicuda* Whitley. Ecology. 52: 648-654.

MAHONEY, B.M., 1981. An examination of interspecific territoriality in the Dusky Damselfish, *Eupomacentrus dorsopunicans* Poey. Bull. Mar. Sci. 31: 141-146.

MMYRBERG, A.A. Jr Y R.E. TRESHER. 1974. Interspecific aggression and its relevance to the concept of territoriality in reef fishes. Amer. Zool. 14: 81-96.

ORIAN, G.H. 1961. The evolution of blackbird social systems. Ecol. Monogr. 31:189-220.

ORIAN, G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. Amer. Nat. 103:347-361.

OSORNO, J.L. Y E.C. GONZALEZ. 1987. Dinámica de la territorialidad en una colonia de Bobo de patas azules en Isla Isabel, Nayarit, México. Tesis prof. Fac. Ciencias. Univ. Nal. Auton. de México.

PARKER, G.A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. J. Theor. Biol. 47:223-243.

POWELL, G.V.N. 1974. Experimental analysis of the social value of flocking by starlings in relation to predation and foraging. Anim. Behav. 22: 501-505.

PULLIAM, H.R., 1973. On the advantages of flocking. J. Theor Biol. 38: 419-422.

PULLIAM, H.R. y T. CARACO, 1984. Living in Groups: Is there an optimal group size?. En: Krebs, J.R. y N.B. Davies (eds), Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, 2a ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

REICHERT, S.E. 1979. Games spiders play. II Resource assesment strategies. Behav. Ecol. Sociobiol. 6:121-128.

ROBERTSON, D.R. y S.G. HOFFMAN, 1977. The roles of female mate choice and predation in the mating systems of some tropical labroid fishes. Z. Tierpsychol. 45: 295-320.

ROBERTSON, D.R. y G.R. ALLEN, 1981. *Stegastes melleis* (Emery et Burguess, 1974), le juvenile de la Demoiselle caraibe *Stegastes diencaeus* (Jordan et Rutter, 1898). Rev. Fr. Aquariol. 7: 109-112.

ROBERTSON, D.R., S.G. HOFFMAN y J.M. SHELDON, 1981. Availability of space for the territorial Caribbean Damselfish *Eupomacentrus planifrons*. Ecology. 62: 1162-1169.

ROBERTSON, D.R., 1991. The role of Adult Biology in the Timing of Spawning of Tropical Reef fishes. En: Sale, P.F. (ed), The ecology of fishes on Coral Reefs. Academic Press Inc, San Diego, CA.

ROBERTSON, D.R., 1992. Fish feces as fish food on a pacific Coral Reef. Mar. Ecol. Prog. Ser. 7: 253-265.

ROBERTSON D.R Y 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.

SALE, P.F., 1980. The ecology of fishes on Coral Reefs. Oceanogr. Mar. Biol. 18: 367-421.

SALE, P.F., 1991. Ecology of Coral Reef Fishes. En: Sale, P.F. (ed), The Ecology of Fishes on Coral Reefs. Academic Press Inc, San Diego, CA.

SECRETARIA DE MARINA, 1979. Atlas oceanográfico del Golfo de México y Mar Caribe. Direcc. Gral de Oceanogr. y Señ. Mar, México.

SIEGEL, S. Y J. CASTELLAN. 1988. Nonparametric statistics for the Behavioral Sciences, 2a ed. Mc. Graw-Hill.

SIEGFRID, W.R. Y L.G. UNDERHILL. 1975. Flocking as an anti-predator strategy in doves. Anim. Behav. 23:504-508.

SHAPIRO, D.Y., 1991. Intraspecific Variability in social Systems of Coral Reef fishes. En: Sale, P.F. (ed), The ecology of fishes on Coral Reefs. Academic Press Inc, San Diego, CA.

TRESHER, R.E., 1991. Geographic Variability in Fish Ecology. En: Sale, P.F. (ed), The ecology of Fishes in Coral Reefs. Academic Press Inc, San Diego, CA.

WALDNER, R.E. y D.R. ROBERTSON, 1980. patterns of habitat partitioning by eight species of territorial Caribbean Damselfishes (Pisces: Pomacentridae). Bull. Mar. Sci. 30: 171-186.

WATSON, A. 1967. Population control by territorial behavior in red grouse. Nature, 215: 1274-1275.

WATSON, A. Y JENKINS, D. 1968. Experiments on population control by territorial behaviour in red grouse. J. Anim. Ecol. 37: 595-614.

WIENS, J.A. 1976. Population responses to patchy environments. A. Rev. Ecol. Syst. 7: 81-120.

WILEY, R.H. 1974. Evolution of social organisation and life history patterns among grouse (Aves: Tetraonidae). Quarterly, Rev. Biol. 49: 201-227.