

112  
2ej.



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**TAMAÑO DEL TERRITORIO, AGRESIVIDAD Y ESFUERZO DE DEFENSA EN *Scorpaenopsis planifrons* (PISCES: POMACENTRIDAE) EN EL ARRECIFE POSTERIOR DE PUERTO  
MORELOS, QUINTANA ROO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGO**

**P R E S E N T A N**

**LUIS MENDOZA CUENCA Y OSCAR RÍOS CÁRDENAS**



CIUDAD UNIVERSITARIA, MÉXICO, D.F.

Septiembre 1994

**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.



## AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos agradecer al Dr. Carlos García Saez de Nanclares, por la dirección y apoyo otorgado durante la realización de éste trabajo y al M. en C. Rogelio Macías Ordoñez por la asesoría brindada durante el desarrollo del mismo.

A los revisores, Dr. Virgilio Arenas Fuentes, Dr. Carlos Robinson Mendoza, M. en C. Mario Lara Pérez Soto y al M. en C. Ariel Rojo Curiel, por sus comentarios que ayudaron a mejorar ésta tesis.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología y a todo el personal de la estación de Puerto Morelos.

A Nacho Castellanos, por sus ideas, su amistad y porque una parte de éste trabajo es suya también. A Anna Ludlow, por su gran apoyo en el campo. A Carla Gutiérrez por su compañía. A Mario Lara, Claudia Padilla y Javier Pizaña, por sus consejos y los momentos de esparcimiento.

A todos nuestros amigos con los que compartimos los estudios, haciéndolos más agradables, divertidos y muy trascendentes: Elleli, Mayte, Erika, Iriana, Arturo, Pablo, Claudio (el pollo), Jorge (el escarabajo), Daniel (el Evodio), Hugo, María, Guille y Sonia.

### Oscar.

A mi madre, porque te quiero y por todo (tu sabes lo que eso significa). A mi padre, porque sin tu apoyo no lo hubiera logrado. A mis hermanos, porque si me hubieran dejado escogerlos, los hubiera escogido a ustedes. A mis primos Luis Angel y Marcelo, por compartir sus vidas y pensamientos conmigo. A Luis Antonio, por haber sido una influencia en mi vida. A Carla, por todo su amor, cariño, apoyo, etc.... y porque espero dedicarte la siguiente tesis. A Lucho, porque además de ser coautor de éste trabajo, lo has sido de muchas otras cosas y espero que lo sigas siendo. Finalmente, a todos los parientes y amigos que he omitido, pero que me han brindado su apoyo (ellos saben quienes son).

**Luis.**

A mi madre, porque si no hubiera sido por su apoyo, comprensión y cariño (aún cuando desaparezo), no hubiera llegado hasta aquí. A mis hermanos y sobrina, porque a pesar de saber que estoy loco, me quieren y yo a ellos. A mis abuelos, padrinos, tíos, primos, sobrinos, hijos, nietos, bisnietos, perros, gallos, peces y conejos, con los cuales pasé y espero pasar momentos inolvidables. Muy en especial a mi madrina y a mi padre por... (ellos saben porque). Y también ¿por que no? a Oscar, por estos 5 años (que espero sean más) de una amistad a prueba de todo.

**TABLA DE CONTENIDO**

	RESUMEN 1
I	INTRODUCCIÓN 2
II	ÁREA DE ESTUDIO 7
2.1	Caracterización de la zona posterior del arrecife. 9
III	MATERIAL Y MÉTODOS 11
3.1	Toma de Datos. 11
3.2	Análisis de Datos. 17
IV	RESULTADOS 18
V	DISCUSIÓN 29
VI	CONCLUSIONES 33
	LITERATURA CITADA 34

## RESUMEN

Con el objeto de determinar si existe un tamaño de territorio óptimo, y si este se modifica por el tipo de intruso, se presentaron en su ambiente natural, a adultos territoriales del pez *Stegastes planifrons* cuatro tipos de intrusos: *Thalassoma bifasciatum* (pez depredador de huevos), *Scarus iserti* (pez herbívoro), *Stegastes diencaeus* (adulto territorial) y *S. planifrons* (adulto coespecíficos). Se midió la distancia de ataque (estimador del tamaño del territorio), observándose una relación inversa entre esta distancia (para los casos del depredador de huevos y el herbívoro) y la frecuencia del número de ahuyentamientos contra intrusos (estimador de los costos de defensa). Esto sugirió que la energía requerida es mayor cuando se defiende un territorio pequeño. Como explicación alternativa se propone que los intrusos son capaces de reconocer la calidad del dueño del territorio, por lo tanto los propietarios menos agresivos reciben más intrusos que aquellos que atacan a una mayor distancia. Para corroborar lo anterior, se confirmó que la distancia de ataque puede ser un estimador de la agresividad y además se colocaron sobre los territorios de *S. planifrons* a intrusos coespecíficos con diferentes estimaciones de agresividad. Se observó que los propietarios de territorios pueden distinguir entre los diferentes intrusos atacando más a los intrusos menos agresivos.

La ausencia de relación entre las variables distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos pasado el periodo de luna llena y en los casos de *S. diencaeus* y *S. planifrons*, así como otros análisis, hacen suponer que la estrategia de defensa se modifica bajo estas condiciones, posiblemente debido a los periodos reproductivos y a una competencia más intensa con estos intrusos.

Se observó que en condiciones artificiales el tamaño de *S. planifrons* determina la capacidad de defensa del territorio.

## CAPÍTULO I

### INTRODUCCIÓN

El comportamiento es un componente del fenotipo, y como tal una parte importante de éste, tiene una base genética. Por lo tanto la conducta juega un papel idéntico a la morfología en la sobrevivencia y reproducción diferencial de los individuos, ésta sujeta a la selección natural y es producto de la evolución. (Huntingford, 1984).

En el estudio de la ecología de la conducta se busca explicar el comportamiento en términos de las ventajas adaptativas que confiere. Es decir, el efecto de la conducta en la adecuación, definida ésta como la contribución promedio del genotipo, a la siguiente o sucesivas generaciones, comparada con la de otros genotipos o alelos (Dawkins, 1987).

Éste tipo de hipótesis que pueden explicar la supervivencia diferencial, se conocen como causas últimas y dan explicaciones funcionales (Krebs y Davies, 1987). Se puede suponer entonces que existe una relación estrecha entre conducta, ecología y evolución.

Cuando varios individuos de la misma o diferentes especies explotan un mismo recurso y éste es limitado, surge entre ellos competencia. Las decisiones que tomen cada uno de los competidores están influidas por lo que hagan los demás individuos en la población. Una forma de competencia entre individuos de ciertas especies es "la defensa del recurso", en donde los individuos alejan a otros de los recursos mediante despliegues agresivos o luchas (Krebs y Davies, 1987); él monopolizar un recurso puede favorecer la adecuación.

En estos casos en que la forma de competencia es la defensa del recurso, los individuos son denominados "egoístas", pues al obtener los recursos de mayor calidad (con lo que aumentan su adecuación) obligan a sus competidores a utilizar áreas o recursos de menor calidad, e incluso excluirlos totalmente del recurso en conflicto. La defensa del recurso es un tipo de competencia en la cual se interfiere con los otros competidores, reduciendo como resultado su adecuación (Krebs y Davies, 1987).

La territorialidad (defensa de un área con uno o varios recursos) tiene costos (gasto de energía, riesgo de sufrir daños), como también tiene el beneficio de la prioridad en el acceso del recurso. Se espera por lo tanto, que la selección natural favorezca la territorialidad cuando los costos involucrados en mantener un territorio sean menores que los beneficios que éste otorga, estimando estos últimos con base a su éxito reproductivo (Brown, 1964; Krebs y Davies, 1987; Itzkowitz, 1991).

Existe evidencia de que los organismos modifican el tipo o la intensidad de defensa de su territorio debido a aspectos relacionados indirectamente con la reproducción, como son el forrajeo (Ebersole, 1980) y la calidad del hábitat (Itzkowitz, 1979). Es decir que los individuos, tienden a maximizar los beneficios y a disminuir los costos (optimizan), dependiendo de las condiciones, problemas y recursos con los que se enfrenta en un medio ambiente dado (Krebs y Davies, 1987).

Los individuos no pueden gastar una cantidad muy alta de energía en una sola función (defender un territorio, reproducirse, etc.), dado que esto disminuiría la cantidad de energía que puede asignar a otras funciones. Es por ello que los individuos al tener éstos "compromisos", deben optimizar la proporción de energía que asignan a cada función, y de ésta manera maximizar su adecuación.

Los individuos, tienden a maximizar los beneficios y a disminuir los costos (optimizan), pero esto no sólo depende de lo que el individuo "quiera" hacer; sino que existen limitaciones tanto intrínsecas como extrínsecas al propio individuo que modulan la asignación de los recursos, dependiendo de las condiciones y problemas con los que se enfrenta en un medio ambiente dado. De tal manera que se esperaría que la selección natural favoreciera aquella combinación de costos y beneficios que resulte en una maximización de la adecuación de los individuos. (Krebs y Davies, 1987)

Poder establecer el rango de recursos necesarios para que el individuo satisfaga sus requerimientos, nos proporciona datos cuantitativos, con los cuales podemos construir un modelo económico de optimización del tamaño de territorio, en donde el criterio principal en el modelaje sería la maximización de los beneficios (en términos de adecuación), la minimización de costos, o una combinación de ambas. (Krebs y Davies, 1987).

El concepto de optimización de un territorio puede representarse en forma de una gráfica de costos y beneficios, con la cual se pueden predecir los efectos de los cambios en la densidad de los recursos (calidad de territorio) además del número y tipo de competidores (Krebs y Davies, 1987).

El aplicar estos modelos de optimización nos puede dar una buena descripción de la conducta de los organismo. Sin embargo, existen razones por las cuales los organismo pudieran no siempre tener la optima conducta posible, como son limitaciones fisiológicas y ambientales. De tal manera que es necesario conocer muy bien la biología de los individuos y ser cuidadosos al momento de elegir las divisas (variables que se modifican en respuesta a las descisiones del individuo) sobre las cuales se basara el modelaje. De manera que las medidas, sean lo más precisas y confiables posible, para que de este modo el modelaje sea lo más apegado posible a la realidad y nos permita con ello plantear ideas y obtener conclusiones. (Krebs y Davies, 1987).

En muchas especies territoriales, la forma más común de defender la posesión de este recurso, es por medio de despliegues agresivos (Archer, 1988). Esta forma de defensa del recurso, en la mayoría de los casos presenta variaciones intraespecíficas, debidas a diferentes factores como pueden ser el estímulo, periodo y edad reproductiva, sexo, etc. (Huntingford, 1976).

Se tienen por tanto diferentes tipos de agresión dependiendo del estímulo y condiciones del individuo, de manera que podemos hablar de agresión protectora, cuando es resultado de presiones de depredación. Así mismo cuando el estímulo que provoca la agresión es algún organismo que compite con el poseedor del territorio por alguno o todos los recursos contenidos en este, la agresión es de tipo competitiva (Huntingford, 1976).

Estos tipos de agresión, pueden ser muy similares en algunos organismos, llegando a utilizarse el mismo tipo de despliegues en ambos casos, mientras que en otros, si encontramos una clara diferenciación entre ambas conductas (Huntingford, 1976). A pesar de que estos tipos de agresión sean o no similares, las presiones de selección han minimizado los potenciales daños de los encuentros competitivos, particularmente en aquellos casos donde la agresividad antidepredador puede causar fuertes daños a los individuos (Archer, 1988).

La modulación de la agresividad competitiva es usualmente mayor, ya que puede modificarse en intensidad y forma debido a muy diversos factores, como pueden ser la calidad del territorio (Itzkowitz, 1979), el grado de parentesco entre los individuos (Myrberg y Thresher, 1974) e incluso por el periodo reproductivo durante el cual se da el encuentro (Itzkowitz, 1985). De tal forma que conforme aumenta la capacidad competitiva del intruso, y con ello la posibilidad de que este tenga acceso a parte del territorio (o incluso llegue a ocuparlo totalmente), el propietario incrementará su agresividad en proporción del daño potencial que el intruso pueda causar en su adecuación (Itzkowitz, 1990).

Cuando dos individuos compiten por un recurso, son varios los factores que influyen en el resultado final del encuentro, la edad y el tamaño de los competidores suelen ser dos de los más importantes, pero muchas veces el simple hecho de ser dueño del recurso representa una ventaja frente a otros competidores. Esto se debe probablemente a que el propietario al conocer mejor el recurso puede evaluarlo más eficientemente que el intruso y por lo tanto "tiene más que ganar" (Krebs y Davies, 1987).

Pero no en todos los casos de competencia por un territorio, se dan encuentros agresivos entre los individuos (Krebs y Davies, 1987). Es muy común en diversos grupos, que los individuos desplieguen diversas señales (extensión de aletas, mostrar los dientes, etc.) que modifican la conducta de sus competidores (Krebs y Davies, 1987). Evolutivamente estas señales pudieron surgir como simples movimientos incidentales, que posteriormente fueron seleccionados por su efectividad en modificar la conducta de sus competidores. Además por su efectividad al permitirles a los diferentes competidores evaluar la fuerza, tamaño, agresividad y habilidad competitiva del dueño del territorio (Zahavi, 1979).

De manera que en respuesta a estas señales, los intrusos pueden decidir si invadir o no un territorio, de acuerdo a la relación de costos y beneficios asociados con esta decisión (Enquist, 1985). Pero no sólo los intrusos deben modular su conducta en respuesta a las señales del propietario, sino que también estos pueden modificar la intensidad o tipo de conducta que desplegar frente a la calidad competitiva que reflejen las señales de los intrusos (Krebs y Davies, 1987).

Existe por tanto toda una compleja relación entre las señales, calidad del territorio e historia de vida de los organismos que en conjunto determinan la posesión de un territorio (Krebs y Davies, 1987).

Los peces de la familia Pomacentridae, producen un gran número de descendientes, que se dispersan durante el estado larval pelágico. Los pomacentridos desovan a lo largo de todo el año, durante el crepúsculo, cuando la intensidad de depredación de huevos disminuye. Dichos huevos son demersales y la hembra los deposita en sustrato duro asociado al territorio del macho, que se encarga de su cuidado y protección de los depredadores. La incubación dura ocho días, surgiendo una larva pelágica de un milímetro de longitud, la cual se encuentra bien desarrollada pero no morfológicamente especializada (Sale 1980). La duración de la etapa larval es cercana a los 21 días, pero en ausencia de sitios adecuados para el reclutamiento este periodo puede extenderse (Johannes 1978).

La territorialidad permanente o semipermanente es común en peces bentónicos como los pomacentridos (Myrberg y Thresher, 1974), lo que facilita el estudio del ciclo de vida de estos peces. La conducta territorial comienza en el estado juvenil, cuando asocian su territorio a una amplia variedad de sustratos, los adultos seleccionan sustratos específicos (Itzkowitz 1977).

Los individuos adultos del pez *Stegastes planifrons* mantienen territorios permanentes en los arrecifes de coral (Itzkowitz, 1974), que son usados para alimentarse y como sitios de apareamiento (Gronell, 1980). Las hembras depositan sus huevos en los territorios, donde los machos los cuidan, y el apareamiento es más frecuente durante los días de luna llena (Williams, 1978). No se han realizado estudios sobre el tamaño de territorio de estos organismos, que establezcan el rango de recursos necesarios para ellos, por lo que el primer objetivo general de éste trabajo es determinar si existe un tamaño óptimo de territorio en *S. planifrons*, en condiciones naturales.

El reconocimiento de territorios de alta y baja calidad sugiere que se emplean diferentes tácticas territoriales para defender áreas de diferente calidad (Itzkowitz, 1979). En los territorios de *S. planifrons* el área defendida suele tener una alta cobertura algal (Brawley y Adey, 1977), haciéndolos atractivos a herbívoros como *Scarus iserti* (Scaridae; Lewis, 1986). Los territorios donde las hembras han ovopositado se convierten en foco de atracción para depredadores de huevos (i.e. *Thalassoma bifasciatum*; Labridae). Al ser un lugar con alimento y huevos, y ser éstos posibles indicadores de alta calidad de territorio, otros machos de *S. planifrons* intentaran apoderarse de éste (Itzkowitz, 1985). Los machos que defienden posiblemente tengan estrategias de defensa diferentes (en tiempo y calidad) para enfrentar diferentes tipos de intrusos. Un objetivo particular es por tanto determinar, en caso de que exista, si el tamaño óptimo de territorio de *S. planifrons* se ve afectado por el tipo de competidor o predador con el que interacciona; al ser diferentes los costos de defensa del recurso ante un herbívoro (con el que compete por alimento), la interacción con otro pez territorial, un coespecífico y un depredador de huevos.

Tanto la calidad como el tamaño de un territorio son difíciles de medir en el campo, pero pueden hacerse estimaciones a través de medidas indirectas como la cantidad de alimento o el área defendida respectivamente. Los cambios estacionales afectan la condición reproductiva y ésta a su vez el tamaño de territorio en *S. planifrons* (Myrberg y Thresher, 1974).

Se sabe que algunos organismos pueden decidir él invadir o no un territorio (Enquist, 1985), como esto puede afectar la frecuencia de ahuyentamientos que efectúa un propietario de un territorio, el segundo objetivo general será determinar las condiciones y características que evalúa un intruso para decidir si invade o no un territorio de *S. planifrons*.

Generalmente los individuos de *S. planifrons* ubican sus territorios en las ramas del coral *Acropora cervicornis*, otro sustrato puede ser elegido, pero sólo si está adyacente al ya mencionado (Itzkowitz, 1977). En el arrecife posterior de Puerto Morelos, Quintana Roo, el huracán "Gilberto" (1988) provocó que la población de *A. cervicornis* desapareciera casi por completo, por lo que los individuos de *S. planifrons* han tenido que utilizar otro tipo de sustrato para establecer sus territorios (Loreto, 1989).

Es común que el tamaño de los organismos este correlacionado con su éxito reproductivo, Itzkowitz (1978) encontró que los individuos más grandes de *S. planifrons* ocupan las mejores áreas en las colonias de *Acropora cervicornis*, sin embargo Itzkowitz y Makie (1986) determinaron que la longitud de *S. leucostictus* no tiene relación con su éxito reproductivo en condiciones naturales. En condiciones artificiales no se conoce el efecto del tamaño del individuo en los resultados de un encuentro en él cual *S. planifrons* compite por un territorio. Con base en esto surge el tercer objetivo general de éste trabajo, que es determinar si en estas condiciones la agresividad es un factor determinante en la capacidad defensa de un recurso en *S. planifrons*.

Con el fin de cumplir con los objetivos propuestos, se desarrollaron las siguientes hipótesis:

- existe un tamaño de territorio óptimo para adultos de *Stegastes planifrons*.
- El tamaño de territorio óptimo en *S. planifrons* se ve afectado por el tipo de competidor o predador presentes, siendo éste menor cuando hay herbívoros, y mayor frente a coespecíficos.
- Los intrusos evalúan la agresividad del propietario de un territorio a través de una característica del territorio.
- Los intrusos evalúan la agresividad del propietario de un territorio a través de una característica del propietario.
- Cuando no existe un conocimiento previo de un posible territorio de *S. planifrons*, éste es ganado por el competidor más agresivo, (en condiciones artificiales).
- Cuando no existe un conocimiento previo de un posible territorio de *S. planifrons*, éste es ganado por el competidor de mayor tamaño, (en condiciones artificiales).

## CAPÍTULO II

### ÁREA DE ESTUDIO

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

La península se encuentra formada por anhidritas y carbonato autigénico, cuyo origen corresponde al Mioceno y al Plioceno en la parte norte. En ésta área la plataforma continental es muy extensa frente a las costas septentrional y occidental, y en cambio, la margen caribeña, presenta una plataforma muy estrecha y prácticamente desaparece al sur de Puerto Morelos. (López-Ramos, 1974).

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

La barrera arrecifal de Puerto Morelos donde se desarrolló el presente trabajo se encuentra en la parte norte del estado y se localiza entre los 20°48' y 20°52' de latitud norte y los 86°54' de longitud oeste, cubriendo una extensión aproximada de 6 Km de longitud (Jordán, 1979), Figura 1. Esta barrera arrecifal se originó durante el Holoceno como resultado de la última glaciación (Castañares, 1978). Se desarrolla sobre una terraza comprendida entre los 0 y 25 metros de profundidad (Castañares y Soto, 1982), y tiene una pendiente suave entre 8° y 15° (Jordán, 1979).

Siguiendo la división propuesta para los arrecifes de tipo barrera, con base en la composición específica de los corales, la distribución de especies dominantes y a la topografía de la formación arrecifal (Castañares, 1978; Jordán, 1980), se reconocen 4 zonas principales: Laguna, Posterior, Rompiente y Frontal.

Es una estructura continuamente perturbada por huracanes (Jauregui y Cruz, 1980), por lo tanto ésta situación modifica periódicamente el desarrollo de las comunidades marinas del área (Espejel-Montes, 1983).

De acuerdo con el sistema de clasificación de Köeppen modificado por García (1973) el clima es cálido subhúmedo entre Aw1 y Aw2, con precipitación máxima en verano, aunque por la ausencia

de ríos el escurrimiento es mínimo y los únicos aportes de agua dulce continental son a través de cenotes que predominan hacia el sur.

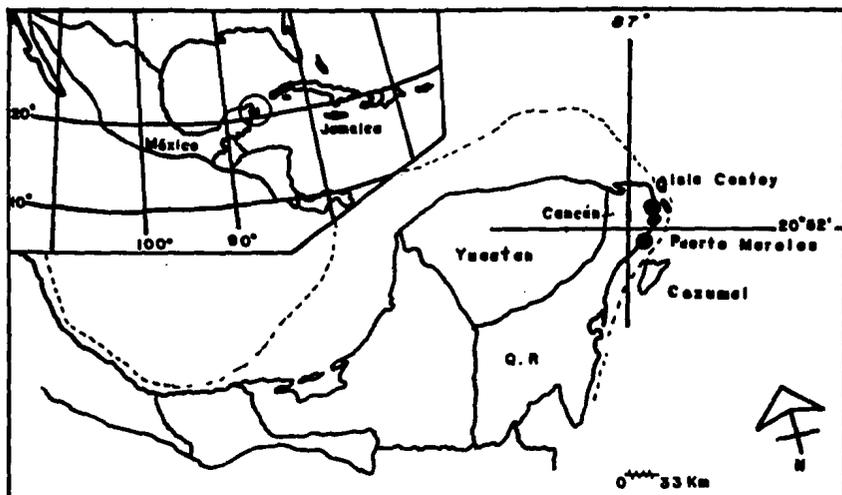


Figura 1. Área de estudio frente a Puerto Morelos, Quintana Roo, en el Caribe Mexicano (tomado de Loreto 1989).

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

Los vientos dominantes son alisios con dirección Este y ocasionalmente Sureste, de octubre a mayo es común el efecto de los "nortes" (García, 1973).

Las mareas son mixtas y de poca amplitud, y la corriente superficial marina va en dirección sur a norte (Secretaría de Marina, 1979).

Los sedimentos son de origen calcáreo (Castañares y Soto, 1982), y en cuanto a la flora acuática es común observar pastizales de *Syringodium sp.*, *Halodule sp.* y *Thalassia testudinum*, estos pastos cubren la mayor parte del fondo de la laguna, siendo *T. testudinum* más abundante conforme aumenta la profundidad. Son comunes las algas de los géneros *Halimeda*, *Udotes*, *Turbinaria*, *Padina*, *Rhizocephalus* y *Penicillus* (Castañares y Soto, 1982).

## 2.1 Caracterización de la zona posterior del arrecife.

La zona posterior se caracteriza por un abundante desarrollo de corales escleractinios, en términos de cobertura horizontal y vertical (Espejel-Montes, 1983). Esto se debe a que la comunidad coralina de ésta zona tiene condiciones ambientales estables y favorables en cuanto al grado de agitación, como resultado de la protección del oleaje de temporal que proporciona la pendiente baja de la zona frontal. El hecho de que las especies *Acropora palmata* y *Montastrea annularis*, los típicos constructores arrecifales de las Antillas, están representados en ésta zona es una evidencia de esto (Jordán, 1980).

La zona posterior comprende una extensión de 50 a 150 metros a lo largo del eje menor de la barrera arrecifal. Su límite hacia mar abierto lo constituyen crecimientos de *A. palmata* en la zona de rompiente, la cual alcanza de 1 a 2 metros de altura sobre el sustrato; hacia el continente se delimita por el fondo cubierto por *Thalassia testudinum* en la zona de laguna y algunos macizos del coral *M. annularis*. Inmediatamente después de este límite se aprecia una subzona mixta que se caracteriza por la mayor diversidad específica del arrecife encontrándose además de *M. annularis* otras especies de coral 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 diámetro de 1 a 2 metros la hace muy conspicua (Jordán, 1980), Figura 2.

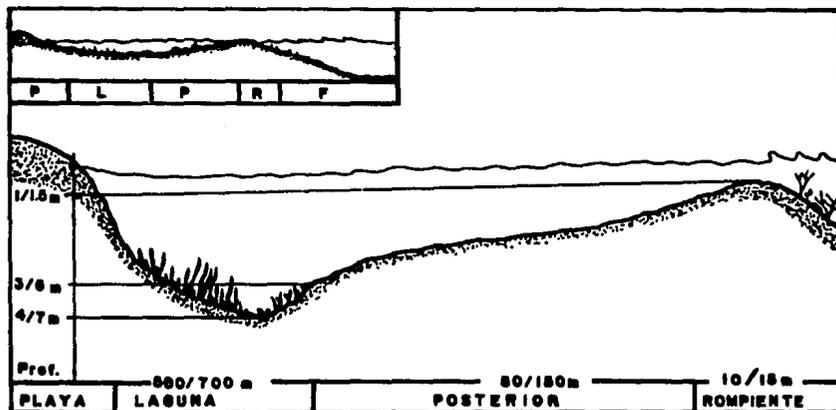


Figura 2. Perfil arrecifal desde la Laguna a la Rompiente (tomado de Loreto 1989).

---

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

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 la aparente zonación de hexacorales descrita para la parte posterior del arrecife es más evidente, pues de este modo se permite que la energía del oleaje sea disipada de modo que no es lo bastante fuerte para resuspender los sedimentos acumulados en el fondo e imponer sus efectos deletéreos en el crecimiento de los corales (Castañares, 1978; Jordán, 1980).

---

## CAPÍTULO III

### MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1 Toma de Datos.

Los datos se obtuvieron durante ocho salidas al campo (Tabla 1). La toma de datos se realizó entre las 08:00 h. y 17:00 h., los días próximos a la luna llena (cuatro días antes y cuatro días después), excepto el control en donde los datos se tomaron una semana después de la luna llena (mayo de 1992). Se eligieron territorios formados por cabezos de coral (formación arrecifal con crecimiento radial, de tamaño variable, que no ha perdido su continuidad inicial, por lo que se encuentra relativamente aislado de otras formaciones) del género *Montastrea* ocupados por un solo individuo adulto de *Stegastes planifrons*. Las observaciones para determinar el tamaño de territorio y la agresividad se realizaron en los meses de enero, mayo y septiembre de 1992, y marzo y julio de 1993.

Para estimar el tamaño óptimo de territorio se midió la Distancia de Ataque (distancia a la cual el propietario comienza a defender su territorio) de machos de *S. planifrons* hacia un intruso, y se comparó con la frecuencia de ahuyentamientos (interacciones mediante las cuales el propietario expulsa de su territorio a los intrusos) que este pez realizaba en un lapso de 15 minutos, todo esto para una muestra de 10 a 16 peces cada mes, esto se consideró como un estimador de los costos (esfuerzo de defensa) pues las interacciones representan un gasto de energía. La distancia de ataque se consideró como un estimador del tamaño de territorio; también puede ser un estimador de la agresividad (la tendencia a combatir), pues un pez que ataca a un intruso a una gran distancia puede ser considerado más agresivo que otro que lo hace a una corta distancia. Con el fin de corroborar la agresividad de los propietarios de territorios, durante los últimos dos muestreos (abril y junio de 1993) se obtuvo otro estimador que consistió en la frecuencia de mordidas que el propietario realizaba hacia un frasco de vidrio transparente de 4 litros, colocado en su territorio durante 5 minutos, y que contenía un macho en fase terminal de la especie *Thalassoma bifasciatum* (un depredador de huevos). Se realizaron controles con el frasco conteniendo únicamente agua de mar, sin encontrarse respuesta hacia éste.

Para medir la distancia de ataque el intruso fue acercado al propietario del territorio dentro de un frasco de vidrio transparente, avanzado a intervalos regulares de cinco centímetros cada treinta segundos, si el propietario del territorio mostraba alguna respuesta hacia el intruso, el frasco era

acercado a intervalos de distancia más cortos, hasta que el frasco era mordido (el pez lo tocó con la boca) Figura 3. La distancia de ataque se midió a partir del punto en donde se encontraba el pez al salir del cabezo hasta la posición final del frasco con el intruso (Figura 4). Se realizaron controles con el frasco conteniendo únicamente agua de mar, sin encontrarse respuesta hacia éste.

Todos los registros fueron ciegos, es decir la persona que tomó la frecuencia de ahuyentamientos (Figura 5) no conocía las distancias de ataque, además de que se realizaron validaciones interobservadores de todas las observaciones para asegurar que las medidas fueran confiables (esto se hizo midiendo el grado de similitud entre las observaciones de los dos observadores que registraron a un mismo individuo, en el mismo momento, pero sin comunicarse entre ellos).

Para saber si *S. planifrons* modifica su estrategia de defensa en respuesta al tipo de intruso, se midió la distancia de ataque presentando un macho terminal de la especie *T. bifasciatum* (depredador de huevos), un adulto de *Scarus iserti* (herbívoro) en los muestreos de abril y mayo de 1992, un adulto de la especie *Stegastes diencaeus* (territorial) y un adulto de la especie *S. planifrons* (macho coespecífico), estos dos últimos sólo durante mayo y septiembre de 1992.

El análisis de las condiciones que podría evaluar un intruso para decidir la invasión de un territorio se efectuó mediante manipulaciones, que consistieron en:

-Retirar al propietario de su territorio y observar la frecuencia y tipo de intrusos que llegaban a alimentarse a este territorio vacío (muerden el sustrato), durante un lapso de 15 minutos, inmediatamente después de retirado el propietario; éstas observaciones se asumieron como una estimación de la calidad del territorio. Esto se realizó en los meses de mayo y septiembre de 1992 y marzo de 1993.

-Los peces de nivel de agresividad conocido (estimado por su distancia de ataque), se colocaron en frascos de vidrio transparente, sobre territorios de otros *S. planifrons*. Se contó la frecuencia de mordidas que recibía cada intruso, con el fin de observar si existía una diferencia en la frecuencia de mordidas recibidas, y si ésta tenía relación con el nivel de agresividad del intruso (Figura 6).

Con el fin de observar si la agresividad está relacionada con el poder de defensa de un recurso, los peces retirados se colocaron en tinas que contenían hábitats artificiales (condominios) como los utilizados por Itzkowitz (1989, Figura 7), durante 24 horas. Posteriormente se formaron parejas al azar, que competían por un solo condominio (territorio), en una tina de mayor tamaño, durante 6 horas. Al terminar el lapso de tiempo durante el cual competían, se observó cual era el pez que defendía el condominio mediante ahuyentamientos, si ésta defensa duraba al menos 15 minutos, se le determinaba ganador. Estos datos se tomaron sólo durante los últimos dos muestreos.

**Tamaño del territorio, agresividad y esfuerzo de defensa  
en *Siegestes planifrons***

**Tabla 1.** Descripción de los registros, indicando su propósito y el período durante el cual se realizaron.

		1992				1993			
		Después de la luz llena	Durante la luna llena						
Registros para estimar:	Distancia de ataque:	Mayo (Control)	Enero	Abril	Septiembre	Marzo	Abril	Junio	Julio
tamaño óptimo del territorio	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	X	X		X	X	X	X	X
	<i>Scorpaenopsis laerti</i>	X		X					
	<i>Siegestes discaesus</i>	X			X				
	<i>S. planifrons</i>	X			X				
	Frecuencia de:								
	ataques	X	X	X	X	X			X
agresividad	mordidas hacia <i>T. bifasciatum</i>						X	X	
calidad del territorio	mordidas en el territorio	X			X	X			
reconocimiento de intruso	mordidas hacia <i>Siegestes planifrons</i>							X	X
poder de defensa	Combates							X	X



Figura 3. Material y método utilizado para medir la distancia de ataque de machos adultos de *Stegastes planifrons* hacia los diferentes intrusos.



Figura 4. Distancia de Ataque, medida desde el punto inicial del ataque, hasta la posición final del frasco con el intruso.



Figura 5. Ahuyentamientos efectuados por un propietario, macho, adulto de *Stegastes planifrons*, hacia diferentes intrusos.

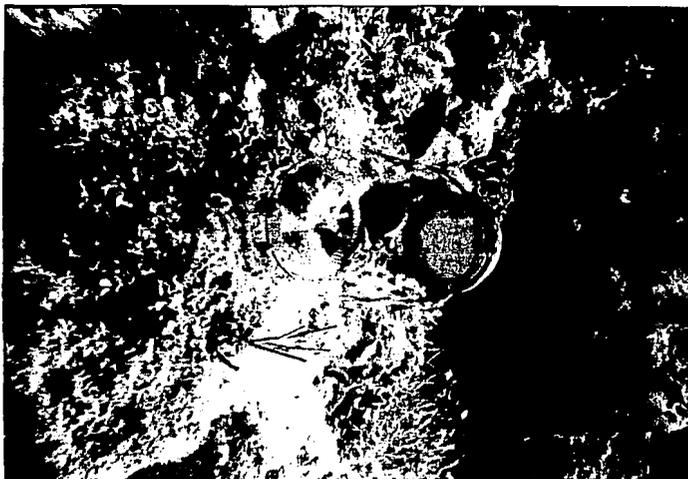


Figura 6. Mordidas efectuadas por un macho adulto de *Stegastes planifrons*, hacia un intruso coespecífico, colocado dentro de un frasco, sobre el territorio del propietario.

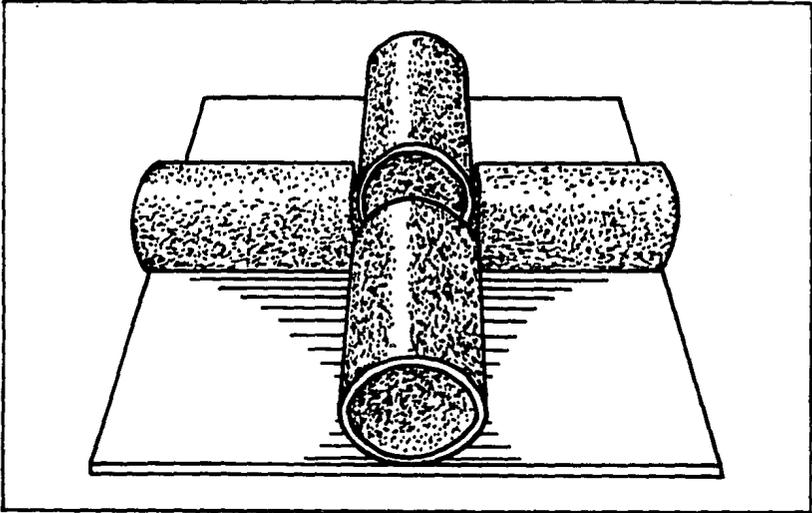


Figura 7. Hábitat artificial (condominio) utilizado durante las manipulaciones para determinar el poder de defensa de un recurso. (Tomado de Itzkowitz 1989).

### 3.2 Análisis de Datos.

Para examinar la relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos se realizó un análisis de regresión no lineal obteniéndose, las respectivas correlaciones, tomando arbitrariamente como variable independiente la distancia de ataque, y como variable dependiente la frecuencia de ahuyentamientos. Este método se basa en minimizar la suma de cuadrados de los residuales, para la curva calculada por el modelo (Zar, 1984).

Para analizar la relación entre la distancia de ataque hacia *Thalassoma bifasciatum* y la frecuencia de mordidas dirigidas al mismo intruso, así como con la frecuencia de mordidas que recibió el territorio (mordidas al sustrato) se realizó una prueba de Spearman (correlación no paramétrica), al no ser normal la distribución de frecuencia de estos datos (Zar, 1984).

Para la comparación entre intrusos con diferente grado de agresividad, se utilizó un análisis de varianza del tipo Newman-Keuls. Esta prueba se aplicó porque la distribución de frecuencias de los datos fue normal además de que involucra rangos de medias (Zar, 1984).

Se aplicó una prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney (equivalente no paramétrico a la prueba *t* de student) con el fin de observar si hay diferencias significativas en el poder de defensa de un recurso entre individuos de *Stegastes planifrons*. La aplicación de esta prueba se debió al pequeño tamaño de muestra, y a que la distribución de frecuencias de estos datos no fue normal (Zar, 1984).

La comparación entre distancias de ataque y frecuencia de ahuyentamientos hacia diferentes intrusos así como entre los periodos de luna llena y después de ésta, se efectuó mediante un análisis de varianza Newman-Keuls (Zar, 1984).

## CAPÍTULO IV

### RESULTADOS

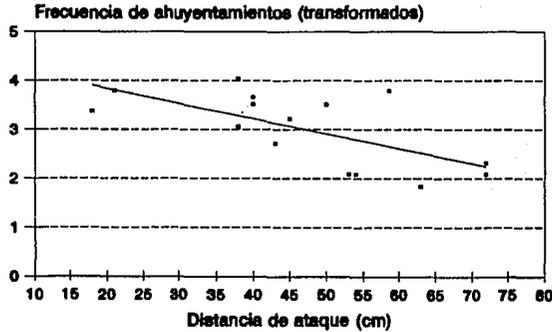
Al ser los ahuyentamientos una variable discreta (eventos en el tiempo), su distribución de frecuencias no fue normal, una distribución de Poisson explicó la distribución de estos, por lo tanto se les aplicó una transformación del tipo  $y = \sqrt{y + 0.375}$  (Zar, 1984).

La relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Thalassoma bifasciatum* como intruso, fue no lineal e inversamente proporcional, se encontró que el modelo de tipo  $y = Ae^{(Bx)} + Ce^{(Dx)} + Ex$  se ajusta a estos datos ( $y$  = variable dependiente;  $e$  = epsilon 2.718;  $x$  = variable independiente;  $A, B, C, D$  y  $E$  = parametros estimados). Los resultados se muestran en la Tabla 2 y las Figuras 8 a 11.

Tabla 2. Resultados de las correlaciones entre distancia de ataque de adultos de *Stegastes planifrons* hacia machos terminales de *Thalassoma bifasciatum*, y su frecuencia de ahuyentamientos (transformados) a diferentes intrusos, en un lapso de 15 minutos.  $n$  = tamaño de muestra,  $r$  = coeficiente de correlación.

Durante la luna llena												Después de la luna llena (control)		
Enero de 1992			Septiembre de 1992			Marzo de 1993			Julio de 1993			Mayo de 1992		
n	r <sup>2</sup>	r	n	r <sup>2</sup>	r	n	r <sup>2</sup>	r	n	r <sup>2</sup>	r	n	r <sup>2</sup>	r
15	0.375	0.612 *	15	0.423	0.6504 *	16	0.617	0.786 **	16	0.671	0.819 ***	10	0.128	0.357771
* significativa (p<0.04), ** muy significativa (p<0.002), *** extremadamente significativa (p<0.0007)														

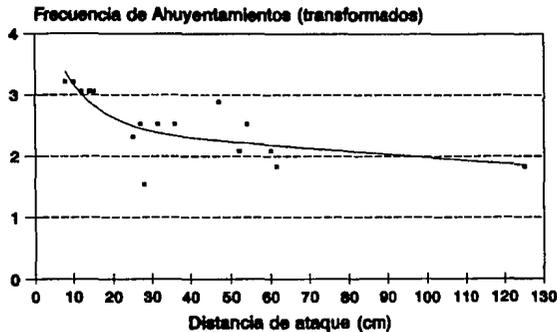
**Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque**  
*Thalassoma bifasciatum*  
 Depredador de huevos, septiembre 1992



Durante la Luna Llena

Figura 8. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos, con *Thalassoma bifasciatum* como intruso, durante el mes de septiembre.  $r=0.6504$ ,  $p<0.03$ .

**Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque**  
*Thalassoma bifasciatum*  
 Depredador de huevos, marzo 1993

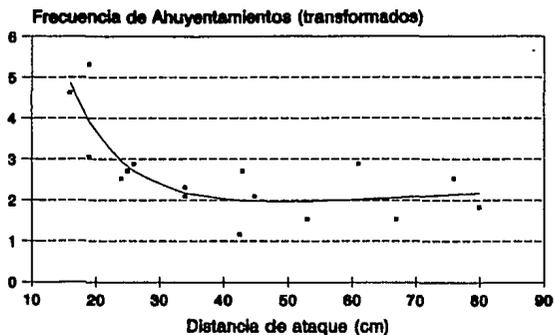


Durante la Luna Llena

Figura 9. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Thalassoma bifasciatum* como intruso, durante el mes de marzo.  $r=0.786$ ,  $p<0.002$ .

### Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque

*Thalassoma bifasciatum*  
Depredador de huevos, julio 1993

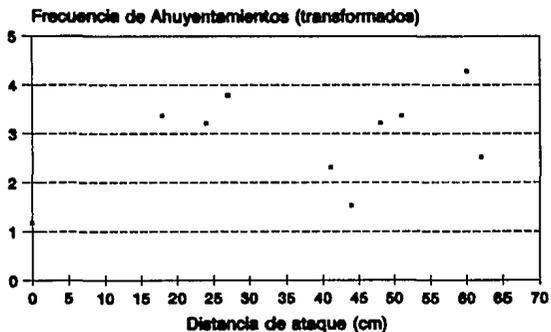


Durante la Luna Llena

Figura 10. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Thalassoma bifasciatum* como intruso, durante el mes de julio.  $r=0.819$ ,  $p<0.0007$ .

### Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque

*Thalassoma bifasciatum*  
Depredador de huevos, mayo 1992



Después de la Luna Llena

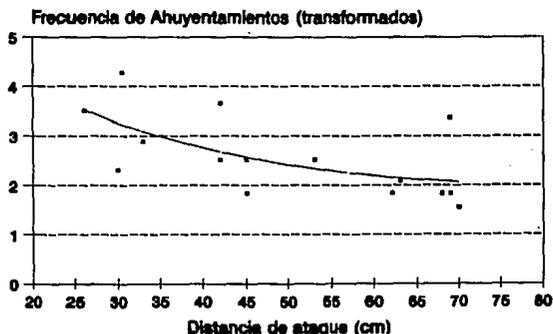
Figura 11. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Thalassoma bifasciatum* como intruso, durante el mes de mayo (después de la luna llena).  $r=0.358$ ,  $p>0.05$ .

Utilizando a *Scarus iserti* como intruso, se observó una relación del mismo tipo, y el mismo modelo se ajustó a los datos. Los resultados se muestran en la Tabla 3 y las Figuras 12 y 13.

Tabla 3. Resultado de las correlaciones entre distancia de ataque de adultos de *Stegastes planifrons* hacia individuos de *Scarus iserti* (herbívoro), y su frecuencia de ahuyentamientos (transformados) a diferentes intrusos, en un lapso de 15 minutos. n=tamaño de muestra, r= coeficiente de correlación.

Durante la luna llena			Después de la luna llena (control)		
Abril de 1992			Mayo de 1992		
n	r <sup>2</sup>	r	n	r <sup>2</sup>	r
15	0.377	0.614 *	10	0.214	0.462601
* significativa (p<0.04)					

**Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque**  
*Scarus iserti*  
 Herbívoro, abril 1992



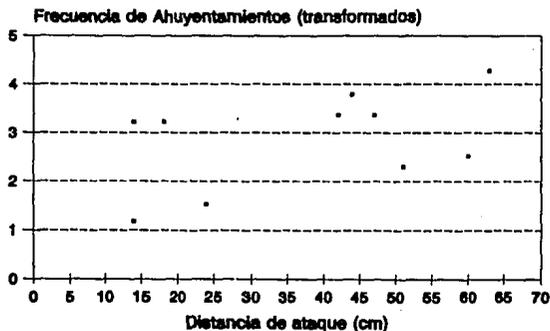
Durante la Luna Llena

Figura 12. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Scarus iserti* como intruso, durante la luna llena. r=0.614, p<0.04.

**Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque**

*Scarus iserti*

Herbívoro, mayo 1992



Después de la Luna Llena

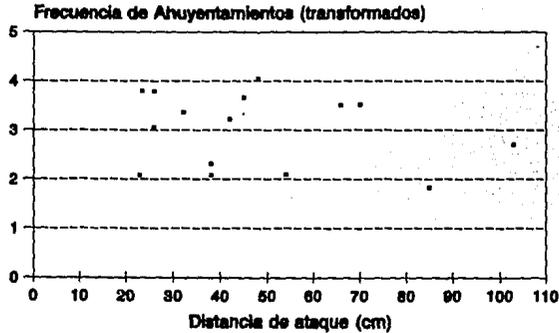
Figura 13. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Scarus iserti* como intruso, después de la luna llena.  $r=0.463$ ,  $p>0.05$ .

En los casos en que se utilizaron como intrusos *Stegastes diencaeus* y *S. planifrons* no se obtuvieron resultados significativos para ninguno de los dos periodos como se muestra en la Tabla 4 y en las Figuras 14 a 17.

Tabla 4. Resultados de la correlación entre distancia de ataque de adultos de *Stegastes planifrons* hacia adultos de *Stegastes diencaeus* y adultos coespecíficos, así como su frecuencia de ahuyentamientos (transformados) hacia diferentes intrusos en un lapso de 15 minutos.

Durante la luna llena						Después de la luna llena (control)					
<i>Stegastes diencaeus</i>			<i>Stegastes planifrons</i>			<i>Stegastes diencaeus</i>			<i>Stegastes planifrons</i>		
n	r <sup>2</sup>	r	n	r <sup>2</sup>	r	n	r <sup>2</sup>	r	n	r <sup>2</sup>	r
15	0.044	0.209762	15	0.067	0.258844	10	0.05	0.223607	10	0.159	0.398748

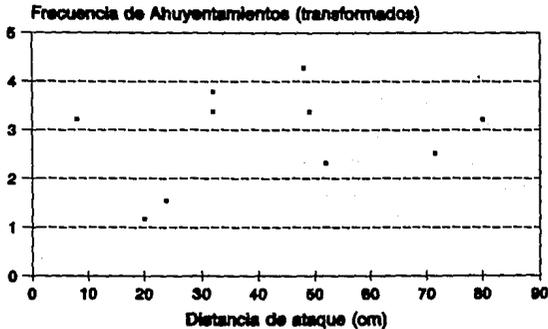
**Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque**  
***Stegastes diencaeus***  
 Septiembre 1992



Durante la Luna Llena

Figura 14. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Stegastes diencaeus* como intruso, durante la luna llena.  $r=0.21, p>0.05$ .

**Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque**  
***Stegastes diencaeus***  
 Mayo 1992



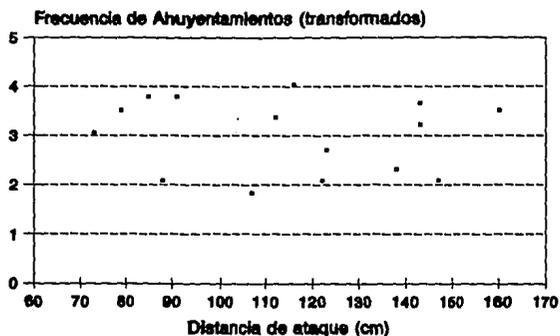
Después de la Luna Llena

Figura 15. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Stegastes diencaeus* como intruso, después de la luna llena.  $r=0.224, p>0.05$ .

### Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque

#### *Stegastes planifrons*

Septiembre 1992



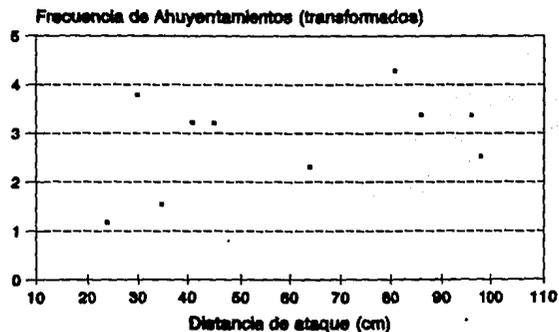
Durante la Luna Llena

Figura 16. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Stegastes planifrons* como intruso, durante la luna llena.  $r=0.259$ ,  $p>0.05$ .

### Ahuyentamientos como función de la Distancia de ataque

#### *Stegastes planifrons*

Mayo 1992



Después de la Luna Llena

Figura 17. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de ahuyentamientos con *Stegastes planifrons* como intruso, después de la luna llena.  $r=0.399$ ,  $p>0.05$ .

Una correlación de Spearman de la distancia de ataque hacia *T. bifasciatum* y la frecuencia de mordidas efectuadas hacia éste mismo intruso, mostró una correlación extremadamente significativa:  $r_s=0.6171$ ,  $n=30$ ,  $p<0.0003$  (Figura 18), la relación fue lineal y directamente proporcional.

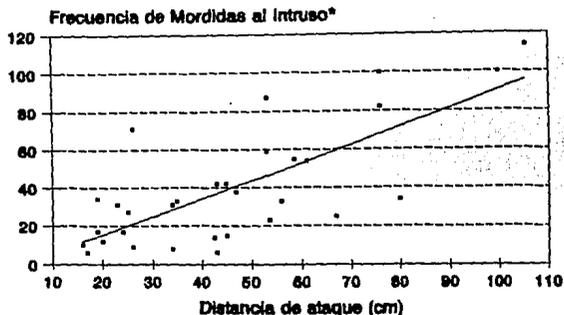
Al no ser normal la distribución de frecuencias de las mordidas en el territorio, se realizó una prueba de Spearman para ver si existía alguna relación entre ésta variable y la distancia de ataque hacia *T. bifasciatum*. El resultado de dicha correlación no fue significativa:  $r_s=0.165$ ,  $n=46$ ,  $p>0.05$  (Figura 19). Se realizó éste mismo análisis distinguiendo el tipo de competidor que mordía el territorio pero tampoco se encontraron correlaciones significativas.

El análisis de varianza Newman-Keuls realizado con la frecuencia de mordidas efectuadas hacia intrusos coespecíficos con diferente grado de agresividad, muestra que existen diferencias significativas ( $F=6.869$ ,  $n=48$ ,  $p<0.01$ ) entre el grupo muy agresivo y el grupo poco agresivo (Figura 20), de tal forma que el grupo muy agresivo recibe menos mordidas que el poco agresivo.

La prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney efectuada con las distancias de ataque hacia *T. bifasciatum* de los competidores por un territorio artificial, demostró que no existen diferencias significativas ( $z=0.231$ ,  $n=12$ ,  $p>0.05$ ) entre ganadores y perdedores. Mientras que al efectuar ésta misma prueba utilizando la longitud patrón de los competidores, se encontraron diferencias significativas ( $z=2.569$ ,  $n=12$ ,  $p<0.02$ ), siendo los ganadores los peces más grandes.

Al comparar las distancias de ataque hacia diferentes intrusos pasado el periodo de luna llena, mediante un análisis de varianza Newman-Keuls, no se encontraron diferencias significativas entre éstas ( $F=2.211$ ,  $n=40$ ,  $p>0.05$ ) (Figura 21); sin embargo, si se realiza éste análisis durante la luna llena, *S. planifrons* es atacado a una distancia significativamente mayor ( $F=36.638$ ,  $n=60$ ,  $p<0.001$ ) (Figura 22). Éste mismo análisis aplicado a los diferentes intrusos en los diferentes periodos, sólo encontró diferencias significativas para *S. planifrons* (adulto coespecífico), el cual durante la luna llena es atacado a una distancia significativamente mayor que después de ésta ( $F=23.464$ ,  $n=25$ ,  $p<0.001$ ) (Figura 23).

### Mordidas a un intruso como función de la distancia de ataque del propietario *Stegastes planifrons*



\**Thalassoma bifasciatum*

Figura 18. Relación entre distancia de ataque y frecuencia de mordidas efectuadas hacia *T. bifasciatum*.  $r_s=0.6171$ ,  $p<0.0003$ .

### Mordidas en el territorio como función de la distancia de ataque del propietario

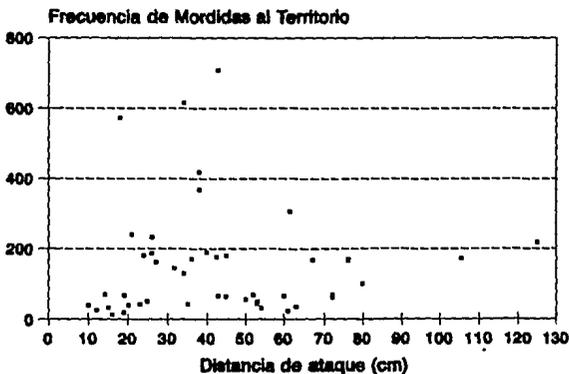


Figura 19. Relación entre distancia de ataque efectuada hacia *T. bifasciatum*, y la frecuencia de mordidas que recibía el territorio por parte de los diferentes intrusos, que llegaban al ser retirado el propietario.  $r_s=0.165$ ,  $p>0.05$ .

**Mordidas hacia intrusos con diferente grado de agresividad**  
*Stegastes planifrons*

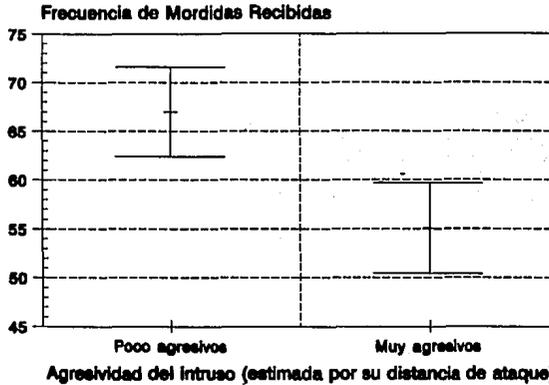
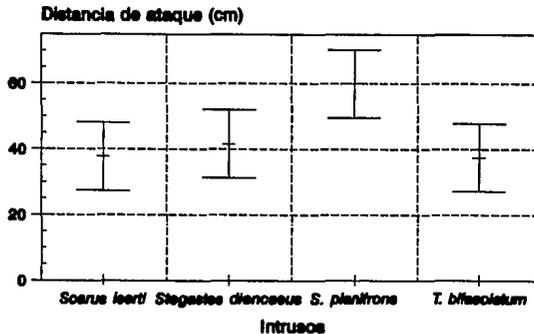


Figura 20. Medias e intervalos de confianza de la frecuencia de mordidas efectuadas hacia conspecificos con diferente nivel de agresividad.  $F=6.869$ ,  $p<0.01$ .

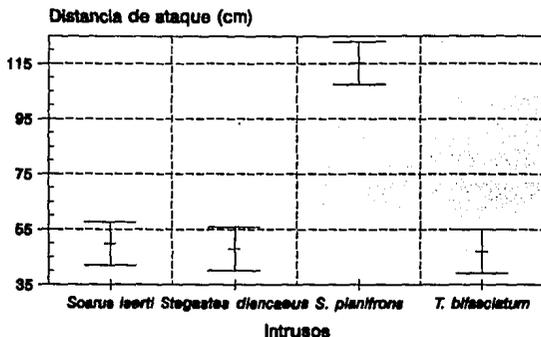
**Distancias de ataque hacia diferentes intrusos**  
*Stegastes planifrons*



Después de la luna llena

Figura 21. Medias e intervalos de confianza de las distancias de ataque efectuadas hacia diferentes intrusos, por adultos de *Stegastes planifrons*, pasado el periodo de luna llena.  $F=2.211$ ,  $p>0.05$ .

### Distancias de ataque hacia diferentes intrusos *Stegastes planifrons*



Durante la luna llena

Figura 22. Medias e intervalos de confianza de las distancias de ataque efectuadas hacia diferentes intrusos, por adultos de *Stegastes planifrons*, durante el periodo de luna llena.  $F=36.638$ ,  $p<0.001$ .

### Distancias de ataque hacia intrusos coespecíficos durante la luna llena y después de ésta *Stegastes planifrons*

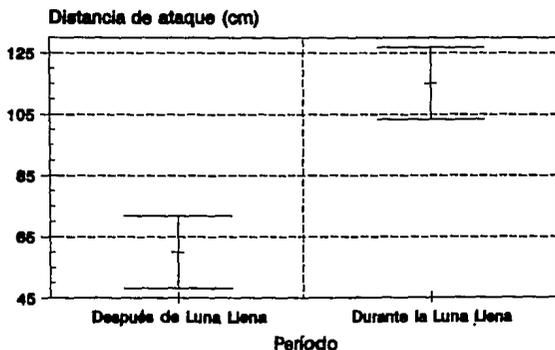


Figura 23. Medias e intervalos de confianza de las distancias de ataque efectuadas hacia coespecíficos, durante y después del periodo de luna llena.  $F=23.464$ ,  $p<0.001$ .

## CAPÍTULO V

### DISCUSIÓN

La teoría de optimización indica que un mayor tamaño de territorio implica un mayor costo de defensa (Lendrem, 1986). Los datos obtenidos con *Thalassoma bifasciatum* y *Scarus iserti* como intrusos, muestran un comportamiento contrario a lo esperado, al parecer con un tamaño de territorio mayor los costos de defensa son menores. Esto puede deberse a que la distancia de ataque no sea un buen estimador del tamaño de territorio, parece poco probable que está sea la explicación ya que estimadores muy similares se han usado con el mismo fin ("máxima distancia de ataque" definida por Myrberg y Thresher en 1974) sin mostrar ningún problema, de hecho Mahoney (1981) observó que en *Stegastes dorsopunicans* el tamaño de territorio (estimado por la "máxima distancia de ataque") aumenta de manera directamente proporcional al sobreposición de la dieta de los intrusos, estos resultados son similares a los que se obtuvieron y que se discutirán más adelante. Una explicación alternativa es que además de ser un estimador del tamaño de territorio, sea también un estimador de la agresividad de los propietarios del territorio, por lo tanto podríamos explicar dichos resultados si los individuos de *Stegastes planifrons* más agresivos son menos visitados por intrusos. Se sabe que los organismos no sólo buscan alimento con base en su demanda alimenticia, sino que balancean está con los riesgos que el forrajeo tiene intrínsecos (Krebs y Davies, 1987); si esto fuese así, la relación encontrada sería consecuencia del reconocimiento por parte de los intrusos de alguna característica en los individuos agresivos o en sus territorios, los intrusos de alguna forma tenderían a minimizar riesgos al no visitar a estos peces.

El análisis de los datos al utilizar a *S. diencaeus* y *S. planifrons* como intrusos mostró que no existe correlación significativa entre las variables. Esto puede deberse a que estos compiten además de por el alimento, por el territorio, que proporciona también un sitio para el apareamiento, el cuidado de los huevos y como refugio (Thresher 1976), de tal manera que *S. planifrons* tiene una respuesta diferencial ante estos intrusos, por lo tanto la relación distancia de ataque-ahuyentamientos no se mantiene. Myrberg y Thresher (1974) han observado que *S. planifrons* es más agresivo con los intrusos que están más relacionados taxonómicamente con él; por otro lado Itzkowitz (1990) menciona que los coespecíficos y otros peces territoriales (con capacidades competitivas similares) pueden usurpar el territorio del propietario y de esta manera afectar su adecuación, por lo tanto es fácil entender que el propietario incremente su agresividad en proporción al daño potencial que el intruso pueda causar; estos resultados apoyan la explicación descrita anteriormente para los resultados obtenidos con *S. diencaeus* y *S. planifrons*.

Los resultados obtenidos durante el mes de mayo, una semana después de la luna llena (control), no mostraron correlación significativa para ningún tipo de intruso. El periodo de ovoposición en *S. planifrons* está sincronizado con el ciclo lunar, apareciendo las nuevas puestas entre el día 4 y 7 después de la luna llena (Williams, 1978). Itzkowitz (1985) ha observado que la variabilidad en el éxito reproductivo de *S. leucostictus* se puede atribuir a las diferencias entre machos territoriales y machos no territoriales de tal forma que los machos que defienden áreas permanentes se reproducen más exitosamente. Ya que los machos requieren de un sitio donde la hembra pueda depositar los huevos, la necesidad de un territorio durante el periodo de ovoposición es fundamental para tener éxito reproductivo, además la presencia de huevos hace a los territorios más atractivos al ser un posible indicador de su calidad (Itzkowitz, 1985). Por lo tanto no sólo el tipo de competidor, sino también el periodo de puesta podrían modificar la respuesta de los propietarios y de los intrusos, esto explicaría la ausencia de la relación distancia de ataque-frecuencia de ahuyentamientos, presente en otras condiciones.

La correlación significativa encontrada entre la distancia de ataque hacia *T. bifasciatum* y las mordidas dirigidas hacia este mismo intruso, nos hacen suponer que la distancia de ataque si puede ser un estimador de la agresividad del propietario del territorio, ya que los valores de esta variable se relacionan de manera directamente proporcional a las mordidas efectuadas hacia el intruso.

Al no encontrar correlación entre las mordidas en el territorio y la distancia de ataque del propietario, podemos deducir que la agresividad del propietario no está relacionada con la calidad del territorio, como ésta fue estimada, de hecho en algunas especies las hembras no seleccionan a los machos con base a las diferencias de los territorios (Leonard y Picman, 1988). Si la anterior aseveración es correcta, los intrusos potenciales de un territorio, no pueden estimar la agresividad del propietario por alguna característica de su territorio. Sin embargo los resultados obtenidos al comparar el número de mordidas efectuadas hacia intrusos con diferente nivel de agresividad, nos hace suponer que esta evaluación se puede llevar a cabo con alguna característica (visualmente reconocible) del propietario, ya que entre ellos si existe un reconocimiento, e inclusive una modificación de su respuesta de defensa que depende de la agresividad del intruso. Schmale (1981) observó que en *S. partitus* la frecuencia de cortejos de los machos está correlacionada con la cantidad de huevos que las hembras depositan en sus territorios, el comportamiento de cortejo puede ser un indicador de la calidad del territorio y del rango social de los propietarios (Schmale, 1981); esto nos sugiere que estas mismas variables pueden ser utilizadas para evaluar a los individuos de *S. planifrons*.

De los resultados obtenidos en los combates por un territorio, podemos asumir que en condiciones artificiales, la agresividad podría no ser un factor determinante en la capacidad de defensa de un recurso, puesto que no son los individuos más agresivos los que obtienen el territorio. Por otro lado en condiciones artificiales, el tamaño del individuo parece ser un factor que si determina la capacidad de defensa de un recurso, al ser los individuos más grandes los que obtienen el territorio. Itzkowitz (1978) ha observado que los individuos más grandes de *S. planifrons* se encuentran en las áreas de mayor calidad dentro de una colonia de estos individuos, así mismo éste autor (1991) observó que las hembras de *S. leucostictus* parecen seleccionar a machos con los que copularán con base en su habilidad para controlar nuevas áreas inhabitadas. Estas características parecen estar favorecidas por el hecho de que los Pomacentridos habitan en regiones sometidas a tormentas frecuentes y huracanes (estos fenómenos suelen destruir los hábitats fácilmente, al ser

someros y con gran cantidad de pequeña pedacera de coral) (Itzkowitz, 1991); además de que generalmente los machos más grandes son dominantes sobre los pequeños (Bisazza y Marconato, 1988).

En lo que respecta a los resultados obtenidos por el análisis de varianza Newman-Keuls para las distancias de ataque hacia diferentes intrusos después de la luna llena, estos nos indican que en éste periodo no hay diferencias significativas entre éstas. En contraste, el mismo análisis nos indica que durante la luna llena existen diferencias significativas entre la distancia de ataque hacia *S. planifrons* y los otros intrusos, éste resultado es congruente con lo observado por Mahoney (1981) en *S. dorsopunicans*, pues entre coespecíficos la sobreposición de la dieta es del 100%, y en nuestro caso la distancia de ataque hacia intrusos coespecíficos es, de las observadas, la mayor; además en *S. planifrons* el tamaño de territorio se incrementa no sólo con la sobreposición de la dieta sino también con el grado en que los intrusos utilizan los otros dos recursos fundamentales: el sitio para aparearse y el refugio (Thresher, 1976). Esto apoya también nuestras observaciones hechas anteriormente, en el sentido en que con los coespecíficos la estrategia de defensa cambia, pues el propietario es más agresivo con los intrusos taxonómicamente más cercanos (Myrberg y Thresher, 1974), en este caso atacándolos a una distancia considerablemente mayor que a los otros intrusos.

Con base al análisis de varianza entre los datos durante la luna llena y una semana después de ésta podemos decir que este comportamiento pudiera deberse a que los machos de *S. planifrons* (por los motivos ya explicados anteriormente), compiten más intensamente durante la época reproductiva con los coespecíficos y esto lo hacen mostrándose más agresivos y no permitiendo que los competidores se acerquen mucho al territorio, esto ocurre sólo durante la luna llena porque es en éste periodo cuando se puede afectar de manera considerable la reproducción a largo plazo de estos organismos (Itzkowitz, 1990).

Finalmente, estos últimos análisis, al no mostrar cambios en lo que respecta a distancias de ataque durante y después de la luna llena excepto para los coespecíficos, nos hacen suponer que efectivamente la frecuencia de ahuyentamientos durante la luna llena es el factor que determina la relación que se presenta entre estas variables, en este periodo y con *T. bifasciatum* y *Scarus iserti* como intrusos. Los intrusos podrían variar la frecuencia de ahuyentamientos de dos formas: al ser mayor la frecuencia de cortejo durante el periodo de luna llena (Schmale, 1981) los intrusos entrarían más al territorio al quedar éste descuidado (Emery en 1986 observó que los ataques de varios depredadores se hacían efectivos cuando *S. planifrons* estaba cortejando); y haciendo la intrusión más selectiva durante la luna llena, ya que el comportamiento de cortejo puede ser un estimador del status del macho (Schmale, 1981). Itzkowitz (1977) ha observado que *Scarus iserti* puede no sólo competir por alimento (algas) con los propietarios de territorios, sino que también ha sido observado alimentándose de sus huevos; *T. bifasciatum* es un conocido depredador de huevos; esto puede explicar el hecho de que la relación ya mencionada se de con las distancias de ataque estimadas con estos dos intrusos.

Éstas últimas suposiciones no pudieron comprobarse, ya que al considerar los datos del periodo posterior a la luna llena como control, los datos de la frecuencia de ahuyentamientos durante éste periodo no fueron suficientes como para realizar un análisis confiable que los comparara con los

---

del periodo de la luna llena; además por la misma razón no se obtuvieron los datos que especificaran el tipo de intrusos, para este periodo.

Como se pudo observar desde el inicio de esta discusión, la relación entre el tamaño de territorio y los costos de defensa se ve modificada, esto no permite estimar un tamaño de territorio óptimo para *S. planifrons* en condiciones naturales con estos estimadores. Por lo anterior, se propone que un trabajo posterior, que busque este objetivo, debe tener las adecuadas modificaciones, y a continuación se proponen algunas consideradas importantes:

-Estimar el tamaño de territorio midiendo el área defendida por el método de mínimo polígono convexo (Ebersole, 1980).

-Estimar los beneficios del territorio, a través del éxito reproductivo del propietario, por ejemplo obtener el área de la puesta, y a partir de ésta estimar la sobrevivencia de los huevos.

-Estimar los costos de defensa por el tiempo efectivo dedicado a ésta.

## CAPÍTULO VI

### CONCLUSIONES

1. La relación entre tamaño de territorio y los costos (frecuencia de ahuyentamientos) se ve modificada, haciendo parecer que la defensa de un territorio grande requiere un menor esfuerzo de defensa. Lo anterior no permite estimar un tamaño de territorio óptimo para *Stegastes planifrons* en condiciones naturales con los estimadores y métodos propuestos.

2. La distancia de ataque puede ser considerada un estimador de la agresividad en *S. planifrons*.

3. La estrategia de defensa en *S. planifrons* (tamaño de territorio o nivel de agresividad) se modifica durante los periodos reproductivos (luna llena) y con organismos que también compiten por el territorio.

4. Es muy probable que el factor que altera la relación tamaño de territorio-frecuencia de ahuyentamientos durante la luna llena y una semana después de ésta, sea una variación en la segunda variable y ésta puede ser de dos formas:

-los depredadores de huevos tienden a entrar más al quedar el territorio descuidado durante los cortejos.

-Los intrusos son capaces de reconocer la agresividad del dueño del territorio basándose en las conductas que estos realizan durante la luna llena, y con base en esto tomar la decisión de invadir o no un territorio.

5. En condiciones artificiales el tamaño de *S. planifrons* es un factor que determina la capacidad de defensa de un recurso.

LITERATURA CITADA

- ARCHER, J. 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press. Cambridge. 257 pp.
- BISAZZA, A. and A. MARCONATO. 1988. Female mate choice, male-male competition and parental care in the river bullhead, *Cottus gobio* L. (Pisces: Cottidae). Anim. Behav. **36**: 1352-1360.
- BRAWLEY, S.H. and W.H. ADEY. 1977. Territorial behavior of the three spot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity. Env. Biol. Fish. **2**: 45-51.
- BROWN, J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bull. **76**: 160-169.
- CASTAÑARES, G.L. 1978. Corales pétreos de la costa noroeste de la Península de Yucatán, México. (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). Tesis profesional. Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. p. 182.
- CASTAÑARES, G.L. y L.A. SOTO. 1982. Estudios sobre los corales escleractinios hermatípicos de la Costa noreste de la península de Yucatán, México. Parte I: sinopsis taxonómica de 38 especies (Cnidaria, Anthozoa, Scleractinia). An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México. **9**(1): 295-344.
- DAWKINS, R. 1982. The Extended Phenotype. W.H. Freeman and Company. Oxford. 303 pp.
- EBERSOLE, J.P. 1977. The adaptive significance of interspecific territoriality in the reef fish *Eupomacentrus leucostictus*. Ecology. **58**: 914-920.
- EBERSOLE, J.P. 1980. Food density and territory size: an alternative model and test on the reef fish *Eupomacentrus leucostictus*. Am. Nat. **115**(4): 492-509.
- EMERY, A. R. 1968. Comparative ecology of damselfishes at Alligator Reef, Florida Keys. In: SCHMALE, M. C. 1981. Sexual selection and reproductive success in males of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* (Pisces: Pomacentridae). Anim. Behav. **29**: 1172-1184.
- ENQUIST, M. 1985. Communication during aggressive interactions with particular references to variation in choice of behaviour. Anim. Behav. **33**: 1152-1161.

- ESPEJEL-MONTES, J. J. 1983. Análisis de la distribución y la abundancia del género *Cyphoma* (Gasteropoda: Ovulidae) en el arrecife de Puerto Morelos, Q. Roo. Tesis profesional, Universidad Nacional Autónoma de México. p. 78.
- GARCÍA, E. 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación de Köeppen. Inst. de Geografía, Univ. Nal. Autón. de México. p. 246.
- GRONELL, A. 1980. Space utilization by the cocoa damselfish, *Stegastes variabilis* (Pisces: Pomacentridae). Bull. Mar. Sci. 30: 237-251.
- HUNTIGFORD, F. A. 1976. The relationship between inter and intra-specific aggression. Anim. Behav. 24: 485-497.
- HUNTIGFORD, F. A. 1984. The Study of Animal Behaviour. Chapman and Hall. London. 300 pp.
- ITZKOWITZ, M. 1974. A behavioral reconnaissance of some Jamaican reef fishes. Zool. J. Linn. Soc. 55:87-118.
- ITZKOWITZ, M. 1977. Spatial organization of the Jamaican damselfish community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 28:217-241.
- ITZKOWITZ, M. 1978. Group organization of a territorial damselfish community, *Eupomacentrus planifrons*. Behavior. 65 (1-2): 125-137.
- ITZKOWITZ, M. 1979. Territorial tactics and habitat quality. Am. Nat. 114(4): 585-590.
- ITZKOWITZ, M. 1985. Aspects of 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. Envir. Biol. Fish.
- ITZKOWITZ, M. 1990. Heterospecific intruders, territorial defense and reproductive success in the beaugregory damselfish. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 140: 49-59.
- ITZKOWITZ, M. 1991. Territorial Dominance, Mate Choice and Reproductive success in the beaugregory damselfish. Anim. Behav. 40: 1357-1368.
- ITZKOWITZ, M. and D. MAKIE. 1986. Habitat structure and reproductive success in the beaugregory damselfish. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 97: 305-312.
- JAUREGUI, E.J.V. y F. CRUZ. 1980. Los ciclones y tormentas tropicales en Quintana Roo durante el periodo 1871-1978. Instituto de Geografía, Univ. Nal. Autón. de México. p. 47-63.

- JOHANNES, R.E. 1978. Reproductive strategies of coast marine fishes in the tropics. Env. Biol. Fish 3: 141-160.
- JORDÁN, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noroeste de la península de Yucatán, México. An. Centro Cienc. del Mar y Limnol., Univ. Nal. Autón. México 6 (1): 69-86.
- JORDÁN, E. 1980. Arrecifes coralinos del noreste de la Península de Yucatán: Estructura comunitaria un estimador del desarrollo arrecifal. Tesis Doctoral. Inst. Cienc. del Mar y Limnol., Universidad Nacional Autónoma de México, p. 118.
- KREBS, J.R. and N.B. DAVIES. 1987. An Introduction of Behavioural Ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 389 pp.
- LENDREM, D. 1986. Modeling in Behavioural Ecology: An introductory text. Timber Press. USA, Portland. 214 pp.
- LEONARD, M. L. and J. PICMAN. 1988. Mate choice by marsh wrens: the influence of male and territory quality. Anim. Behav. 36: 517-528.
- LEWIS, S.M. 1986. The role of herbivorous fishes en the organization of a Caribbean reef community. Ecol. Monogr. 56 (3): 183-200.
- LOPEZ-RAMOS, E. 1974. Estudio geológico de la Península de Yucatán. Bol. Asoc. Mex. Geol. Petr. 15 (1-3): 25-76.
- LORETO R.M. 1989. Organización espacial de peces damisela, Caribe Mexicano. Tesis profesional. Fac. Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. p 68.
- MAHONEY, B. M. 1981. An examination of interespecific territoriality in the dusky damselfish, *Eupomacentrus dorsopunicans*. Poey. Bull. Mar. Sci. 31(1): 141-146.
- MYRBERG, A.A. & R.E. THRESHER. 1974. Interespecific aggression and its relevance to the concept of territoriality in reef fishes. Amer. Zool. 14: 81-96.
- SALE, P.F. 1980. The ecology of fishes on coral reefs. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 18: 367-421.
- SCHMALE, M. 1981. Sexual selection and reproductive success in males of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partius* (Pisces: Pomacentridae). Anim. Behav. 29 (4): 1172-1184.
- SECRETARIA DE MARINA. 1979. Atlas Oceanográfico del Golfo de México y Mar Caribe. Direcc. Gral. de Oceanogr. y Señ. Mar., México, p. 78.
- THRESHER, R. E. 1976. Field analysis of the Territoriality of the Three spot Damselfish, *Eupomacentrus planifrons* (Pomacentridae). Copeia 2: 266-282.

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

ZAHAVI, A. 1979. Ritualisation and evolution of movements signals. Behaviour 72: 77-81.

ZAR, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. New Jersey, U. S. A. 718 pp.