



SECRETARIA  
DE  
EDUCACION PUBLICA

**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA MARINA**

**"HABITOS ALIMENTARIOS DEL ANGEL REAL *Holacanthus passer*  
Valenciennes, 1846 Y DEL ANGEL DE CORTÉS *Pomacanthus zonipectus*  
Gill, 1863 (OSTEICHTHYES:POMACANTHIDAE) EN LA COSTA  
SUR-OCCIDENTAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA."**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA

**HORACIO PÉREZ ESPAÑA**

La Paz, B.C.S., diciembre de 1994.

## ÍNDICE GENERAL:

Índice de figuras.....	iii
Índice de tablas .....	iv
Resumen .....	v
Abstract .....	vi
1. INTRODUCCIÓN .....	1
1.1. Alimentación .....	1
1.2. Comportamiento .....	2
2. ANTECEDENTES .....	3
2.1. Acerca de los peces ángel .....	3
2.2. Alimentación .....	4
2.2.1. Traslapamiento de dietas .....	5
2.3. Comportamiento .....	5
3. OBJETIVO .....	6
3.1. Objetivos generales .....	6
3.2. Objetivos específicos .....	6
4. JUSTIFICACIÓN .....	6
5. METODOLOGÍA .....	8
5.1. Área de estudio .....	8
5.2. Manejo de muestras .....	9
5.3. Análisis de muestras en el laboratorio .....	9
5.4. Análisis estadísticos .....	10
5.4.1. Tamaño de muestra .....	10
5.4.2. Factor de corrección .....	11
5.4.3. Índice de importancia relativa .....	11
5.4.4. Asociaciones según su alimentación .....	12
5.4.5. Índice de traslapamiento .....	13
5.4.6. Digestibilidad relativa .....	13
5.4.7. Índice gonadosomático .....	14
5.4.8. Frecuencia de tallas .....	14
5.4.9. Correlación longitud del intestino-longitud patrón .....	15
5.4.10. Horas de mayor alimentación .....	15
5.5. Descripción del aparato digestivo .....	16
5.6. Censos visuales .....	16
5.7. Temperaturas .....	16
5.8. Estudios conductuales .....	16
6. RESULTADOS .....	17
6.1. Tamaño de muestra .....	17
6.2. Identificación de los organismos encontrados en el tubo digestivo .....	18
6.3. Factor de corrección .....	18
6.4. Digestibilidad relativa .....	18
6.5. Índice de importancia relativa .....	19
6.6. Agrupaciones según su alimentación .....	21
6.7. Índice de traslapamiento .....	23

6.8. Índice gonadosomático .....	23
6.9. Frecuencia de tallas .....	25
6.10. Relación longitud patrón/longitud del intestino .....	26
6.11. Horas de mayor alimentación .....	27
6.12. Descripción del aparato digestivo .....	27
6.12.1. Determinación de pH's .....	29
6.13. Censos visuales .....	29
6.14. Temperaturas .....	30
6.15. Conducta .....	31
6.15.1. Socialización .....	31
6.15.2. Comportamiento alimentario .....	31
6.15.3. Asociación con otras especies .....	31
6.15.4. Alimentación .....	32
6.15.5. Actividad nocturna .....	32
7. ANÁLISIS .....	32
7.1. Acerca de los métodos .....	32
7.1. Alimentación .....	33
7.2. Herbivorismo .....	35
7.2.1. pH .....	37
7.2.2. Endosimbiontes .....	38
7.2.3. Descripción del sistema digestivo y su relación con la dieta .....	39
7.2.4. Efecto de la dieta de ambos pomacantidos sobre el ecosistema .....	41
7.3. Competencia interespecífica .....	42
7.4. Reproducción .....	43
7.5. Comportamiento .....	44
7.6. Efecto del estudio sobre los peces de la zona de muestreo .....	45
8. CONCLUSIONES .....	47
9. RECOMENDACIONES PARA TRABAJOS POSTERIORES .....	48
10. BIBLIOGRAFÍA .....	49
APÉNDICES .....	59

## ÍNDICE DE FIGURAS:

Figura 1.	Ubicación de las zonas de muestreo. ....	8
Figura 2.	Tamaño de muestra obtenido mediante la diversidad acumulada. ....	17
Figura 3.	Abundancias anuales de los grupos y las especies más consumidas por ambas especies de peces ángel. ....	19
Figura 4.	Dendrograma del ángel real y del ángel de Cortés. ....	21
Figura 5.	Variaciones mensuales del IGS de ambas especies. ....	24
Figura 6.	Valores de la longitud patrón de las hembras contra su valor de IGS. ....	24
Figura 7.	Histograma de frecuencias de las tallas del ángel real y del ángel de Cortés. ....	25
Figura 8.	Relación existente entre la longitud patrón y la longitud del intestino para el ángel real y el ángel de Cortés. ....	26
Figura 9.	Llenado del tubo digestivo de ambas especies. ....	27
Figura 10.	Esquema del tubo digestivo de los peces estudiados. ....	28
Figura 11.	Abundancias estimadas a partir de los censos realizados. ....	29
Figura 12.	Temperaturas medidas en las zonas de muestreo. ....	30
Figura A1	Indices de Importancia Relativa por grupos y especies alimentarios para los dos sexos y las distintas épocas del año de <i>H. passer</i> y <i>P. zonipectus</i> ..	65

## ÍNDICE DE TABLAS:

Tabla 1.	Trabajos sobre la alimentación de especies de la Familia Pomacanthidae realizados por diferentes autores. ....	4
Tabla 2.	Resultados de las pruebas de Mann-Whitney realizadas para comparar los métodos (por áreas y volumétrico) empleados para estimar la abundancia de cada componente en el tubo digestivo. ....	18
Tabla 3.	Resultados del análisis pareado de t-Student entre la abundancia de cada especie en el estómago comparada con su abundancia en el saco final. ....	19
Tabla 4.	Porcentajes de peces que de acuerdo al análisis de funciones discriminantes corresponden al trimestre o sexo en el que fueron colocados. ....	22
Tabla 5.	Distribución de los componentes en la dieta de <i>H. passer</i> y <i>P. zonipectus</i> . ....	23
Tabla 6.	Valores de pH medidos a través del tubo digestivo de ambas especies. ....	29
Tabla 7.	Frecuencia de mordidas de <i>H. passer</i> sobre cada grupo alimentario. ..	32
Tabla 8.	Algas y esponjas que se sabe son o pueden ser tóxicas o nocivas para los peces y que se encontraron en los tractos digestivos de <i>H. passer</i> y <i>P. zonipectus</i> . ....	36
Tabla A1.	Clasificación taxonómica y los valores del Índice de Importancia Relativa de las especies alimentarias de <i>H. passer</i> y <i>P. zonipectus</i> . ....	59

## RESUMEN

*Holacanthus passer* y *Pomacanthus zonipectus* son especies explotadas por los acuaristas con fines de ornato, sin embargo es poco lo que se conoce sobre su biología y relaciones con otros organismos. En el presente trabajo se analizaron los hábitos alimentarios de estos peces para determinar sus dietas y el traslapamiento interespecífico que presentan, así como las adaptaciones morfológicas de sus tubos digestivos para observar si muestran adaptaciones físicas que les permitan aprovechar los nutrientes de origen vegetal. Se revisaron los tubos digestivos de 72 individuos de *H. passer* y 58 de *P. zonipectus*; encontrándose en el contenido gástrico del primero 71 especies, y en del segundo 53, de las cuales, sólo 15 tuvieron una abundancia mayor al 1%; en base al gran número de especies alimentarias fueron catalogados como omnívoros generalistas. Los alimentos más abundantes fueron las algas y las esponjas, y en el caso del ángel real, también lo fueron los crustáceos. El traslapamiento de sus dietas es elevado; sin embargo esto no necesariamente significa que compitan por alimento. Al analizar las variaciones en la abundancia de las especies encontradas en los tubos digestivos se observó que en estos peces no existe una división clara por sexo, talla o época del año. Se plantea la posibilidad de que esto sea resultado de su comportamiento, ya que para alimentarse mordisquean sobre las rocas y son poco selectivos, lo que ocasiona que tengan un espectro trófico amplio, con lo cual, el alimento no es un factor limitante. De esta manera la disminución de dos o tres presas no se refleja en cambios de la dieta y permite también que los individuos pequeños tengan acceso a el mismo alimento que los organismos más grandes. Estos peces son ramoneadores diurnos que viven en arrecifes rocosos o de coral y frecuentemente fueron vistos solos o en parejas.

La morfología del tubo digestivo de ambas especies es muy parecida, aún cuando el intestino de *H. passer* es ligeramente más largo que el de *P. zonipectus* (5.9 y 4.3 veces la longitud patrón respectivamente). Ambos pomacántidos poseen una boca pequeña con dientes setiformes, un esófago corto y un estómago bien definido de paredes relativamente delgadas, así como un saco final en la parte terminal del tubo digestivo. Se piensa que este saco final, el pH ácido en el estómago y el intestino largo les permiten aprovechar las algas de manera más eficiente. En base a la morfología del sistema digestivo estos peces fueron clasificados como peces herbívoros. Ambas especies de pomacántidos presentan una época reproductiva en los meses cálidos y se observó que las hembras poseen tallas significativamente más pequeños que los machos, lo cual apoya la idea de que estas especies son hermafroditas protogínicas.

## ABSTRACT

Feedings habits of the king angelfish (*Holacanthus passer*) and Cortes angelfish (*Pomacanthus zonipectus*) were analyzed to determine their diets and species overlap, as well as morphological adaptations of the digestive tract. Stomach contents were examined. Seventy two specimens of *H. passer*, and 58 of *P. zonipectus* were analyzed. Seventy one different species were found in the digestive tract of king angelfish and 53 in the digestive tract of Cortes angelfish. Only 15 species had an abundance greater than 1%. Because of the wide variety in their diet, both angelfish can be classified as omnivorous generalist. The most frequent foods were seaweeds and sponges. For the king angelfish, crustaceans were important also. Though the diet overlap is high, this does not necessarily mean food competition exists. When the diet variations were analyzed, I saw no differences among the fish of each species by sex, size, or season. No differences exist because of their behavior. Angelfish graze on the bottom and are not selective. Because of this, food is not a limiting resource. When two or three prey species are absent, there is no visible change in the diet. Small fish have access to the same food as the biggest. Both angelfish are diurnal grazers that live on rocky or coral reefs. They were generally seen alone or in pairs.

The digestive tracts of both species are similar. The king angelfish intestine is slightly larger; 5.9 times standard length vs. 4.3 for the Cortes angelfish. Both have a small mouth with villiform teeth, a short esophagus, a well defined stomach with relatively thin walls, and a final sac at the end of digestive tract. This final sac, the acid pH in the stomach, and its long intestine may allow them to be efficient users of nutrients from seaweed. The morphology of their digestive systems allowed them to be classified as herbivorous fish.

Using the gonadosomatic index, the reproductive season was determined. This happens during the hot months for both species. The females are smaller than the males. This supports the idea they are protogynous hermaphrodites.

# 1. INTRODUCCIÓN:

El éxito de la supervivencia de las especies depende de su capacidad de respuesta a los cambios ambientales, de tal manera que deben solucionar los problemas básicos de alimentación, escape de los depredadores y reproducción. El presente trabajo está enfocado sobre la alimentación de dos especies de peces de arrecife: *Holacanthus passer* o ángel real y *Pomacanthus zonipectus* o ángel de Cortés, aunque también abarca algunos aspectos etológicos y reproductivos.

## 1.1. Alimentación.

Los estudios de alimentación aportan información biológica básica que permite conocer las vías de flujo energético en las comunidades (Cailliet *et al.* 1986). La necesidad de manejar ecosistemas marinos ha incrementado el interés de los ecólogos y científicos pesqueros en diseñar modelos tróficos de cada sistema (Palomares y Pauly, 1989; Pauly, 1989); sin embargo, entre las variables más costosas y difíciles de conocer se encuentran la dieta y la tasa de consumo de alimento (Pauly, 1989).

La mayoría de los peces posee una disposición natural para modificar su dieta de acuerdo a la disponibilidad de alimento (Reese y Lighter, 1978; Horn, 1989), a la cantidad de proteínas, lípidos y/o carbohidratos que contengan (Neighbors y Horn, 1991) y a la presencia de compuestos químicos u otros medios de protección del alimento (Green, 1977). Estos cambios pueden ser diurnos, estacionales, ontogénicos o geográficos (Horn, 1989), aunque conservándose dentro de cierto tipo de presas, ya que la selección de alimento está relacionada con sus características morfológicas y digestivas (Ogden y Lobel, 1978), así como por la selectividad del pez, lo que ocasiona que no siempre el alimento más abundante sea el más comido (Horn, 1989).

La alimentación y la digestión son procesos secuenciales que están especialmente unidos en aquellos peces que, como estos pomacántidos, incluyen algas como parte importante en su dieta, ya que el pez no sólo debe alimentarse de un material bajo en proteínas, sino que además este alimento se encuentra dentro o formando parte de una pared celular indigerible que frecuentemente posee defensas químicas y morfológicas (Horn, 1992). En relación a esto cabe mencionar que evolutivamente los peces herbívoros parecen ser una de las más recientes innovaciones tróficas (Ogden y Lobel, 1978). A pesar de esto, la convergencia en el herbivorismo aparentemente no tiene una relación filogenética (Horn, 1992).

Dentro de los peces marinos, los herbívoros constituyen una pequeña porción y están concentrados en 19 (5%) de las 409 familias de teleósteos que reconoce Nelson (1984), 15 de esas familias se encuentran dentro del Orden Perciformes; siendo mayor la riqueza de

especies en las zonas tropicales y sólo muy pocas especies herbívoras se encuentran más allá de los 40° N y S (Horn, 1989).

Las esponjas constituyen otro grupo importante dentro de la dieta de los peces ángel (*e.g.* Reynolds y Reynolds, 1976; Hourigan *et al.*, 1989). Esto es particularmente importante ya que según Bergquist (1987), los depredadores de esponjas son raros y su influencia sobre estos organismos es mínima. Como organismos sésiles, las esponjas son vulnerables a la depredación y a servir como **sustrato** a otros organismos, por lo que producen sustancias tóxicas como medio de defensa (Bakus, 1969; Bergquist, 1987).

## 1.2. Comportamiento

La etología es el estudio de todos los aspectos del comportamiento, el cuál generalmente es un fenómeno muy complicado. La conducta es el primer mecanismo a través del cuál los organismos son capaces de adaptar sus funciones a los cambios del ambiente (Baerends, 1971). Dentro de las características etológicas más notables que permiten la sobrevivencia de las especies de peces encontramos la formación de cardúmenes, las migraciones, el territorialismo, el cortejo y la selección del alimento (Seghers, 1981).

La mayoría de los estudios conductuales han sido enfocados a la reproducción, ya que su importancia ahí es más evidente, pues muchos peces forman harenes, cardúmenes o realizan cortejos. En ocasiones las barreras etológicas son las que impiden el entrecruzamiento de las especies (Turner, 1986). Sin embargo, la conducta alimentaria también tiene una gran importancia.

El comportamiento alimentario incluye la búsqueda, captura y deglución del alimento, y muestra adaptaciones muy específicas de acuerdo al tipo de alimento que se tome. Mediante este comportamiento, un organismo debe obtener la máxima cantidad de alimento por unidad de tiempo, lo cuál le permitirá tener más tiempo para otras actividades biológicas (Davey, 1989).

Los animales deben tomar cierto número de decisiones relacionadas a su comportamiento alimentario; así, si un individuo se alimenta de presas que son comunes, pero que tienen distinto valor nutritivo y calórico, debe decidir cuando ignorar las menos adecuadas y hacer una elección que implique un menor esfuerzo, menor riesgo de ser depredado, menor competencia y máximo rendimiento energético. Es aquí donde interviene el aprendizaje que se haya tenido con anterioridad (Davey, 1989; Hughes *et al.* 1992).

Como puede verse, alimentación, reproducción y comportamiento están altamente relacionados, por lo que aún cuando el presente trabajo es sobre alimentación, también se abordan algunos puntos de los otros dos temas.

## 2. ANTECEDENTES.

### 2.1. Acerca de los peces ángel.

La Familia Pomacanthidae está formada por 74 especies que se encuentran distribuidas en 7 géneros (Choat y Bellwood, 1991), de las cuales 11 se encuentran en América, 7 en las costas del Atlántico y 4 en las costas del Pacífico (Moyer *et al.*, 1983). Del género *Holacanthus* existen tres especies: *H. passer* Valenciennes, *H. clarionensis* Gilbert y *H. haughi* Baldwin, mientras que *Ponzacanthus zonipectus* Gill, es la única especie de su género en el Pacífico americano (Moyer, *et al.*, 1983).

*Holacanthus passer* (conocido comúnmente como ángel real) habita desde Bahía San Francisquito, en la parte media del Golfo de California y desde Isla Guadalupe por el lado del Pacífico (Gotshall, 1982), hasta Ecuador y las Islas Galápagos, aunque ocasionalmente ha sido observado al norte de Puerto Lobos, Sonora (Thomson *et al.*, 1979); verticalmente se le encuentra desde la zona intermareal hasta profundidades de 76.2 m (Kerstitch, 1987). *Pomacanthus zonipectus* (o ángel de Cortés) se distribuye en todo el Golfo de California, y desde La Jolla, California, hasta Perú (Gotshall, 1982). Verticalmente se encuentra desde la zona intermareal hasta 30 m (Gotshall, 1982).

El juvenil de *Holacanthus passer* es de color naranja con barras azules, y presenta el margen de las aletas dorsal y anal de color azul. El adulto es de color morado oscuro con una barra blanca detrás del opérculo, y tiene las aletas pectorales y la caudal anaranjadas. Las aletas pélvicas de los machos son blancas, en tanto las de las hembras son amarillas. Alcanza tallas de 40 cm de longitud total (Gotshall, 1982).

Los juveniles de *Ponzacanthus zonipectus* tienen una coloración negra, con barras curvas amarillas y azules dirigidas hacia atrás, el borde de la dorsal y anal también son azules. El adulto es de color gris con dos barras gruesas de color amarillo opaco; el borde de la dorsal es de color azul claro. Esta especie no presentan dimorfismo sexual y llega a medir hasta 50 cm de longitud total (Gotshall, 1982).

De acuerdo a su tipo de presa, los peces ángel pueden ser ubicados de acuerdo a las categorías ictiotróficas propuestas por Cailliet *et al.* (1986) como peces omnívoros, ya que se alimentan de algas y de animales sésiles y planctónicos. Sin embargo, Harmelin-Vivien (1978) los coloca como carnívoros que se alimentan de organismos sésiles, especializados en la depredación de esponjas. Por otro lado, Lobel (1981) y Horn (1989) los clasifican como peces herbívoros, ya que las algas constituyen su alimento más abundante y presentan adaptaciones morfológicas al herbivorismo. Por su comportamiento alimentario, ambas especies pueden ser llamadas ramoneadoras, ya que se alimentan mordisqueando en el fondo, ya sea sobre algas o invertebrados sésiles (Cailliet *et al.*, 1986).

## 2.2. Alimentación.

Diversos autores han estudiado la alimentación de pomacántidos y, en general, coinciden en que las esponjas y las algas son los elementos más importantes en la dieta (Tabla 1).

**Tabla 1. Trabajos sobre la alimentación de especies de la Familia Pomacanthidae realizados por diferentes autores. \*En Reynolds y Reynolds, 1976. \*\*En Horn, 1989.**

ESPECIE	LUGAR	ALIMENTO PRINCIPAL	AUTOR
<i>Apolemichtys trimaculatus</i>	Tanzania	Algas	Talbot, 1965**
<i>Holacanthus spp</i>	?	Esponjas	Randall, 1963*
<i>H. bermudensis</i>	Bermudas	Algas	Menzel, 1960*
<i>H. ciliaris</i>	Caribe	Esponjas	Randall y Hartman, 1968*
<i>H. tricolor</i>	Caribe	Esponjas	Randall y Hartmann, 1968*
<i>H. tricolor</i>	Caribe	Esponjas y algas	Neudoecker y Lobel, 1982
<i>H. tricolor</i>	Caribe	Algas y esponjas	Hourigan, <i>et al.</i> 1989
<i>H. passer</i>	Golfo de California	Esponjas y algas	Reynolds y Reynolds, 1976
<i>H. passer</i>	Golfo de California	Algas	Bermúdez y García, 1985
<i>H. passer</i>	Golfo de California	Esponjas, algas y briozoarios	Baynes, 1993
<i>Pomacanthus paru</i>	?	Esponjas	Randall y Hartman, 1968*
<i>P. arcuatus</i>	Cuba	Esponjas y algas	Valdez y Silva, 1977
<i>P. arcuatus</i>	Caribe	Gorgonias, algas y esponjas	Hourigan, <i>et al.</i> 1989
<i>P. paru</i>	Caribe	Esponjas y algas	Hourigan, <i>et al.</i> 1989
<i>P. zonipectus</i>	Golfo de California	Esponjas y algas	Reynolds y Reynolds, 1976
<i>P. zonipectus</i>	Golfo de California	Algas y cnidarios	Bermúdez y García, 1985
<i>Centropyge argi</i>	Puerto Rico	Algas y detritus	Randall, 1967**
<i>C. polteri</i>	Hawaii	Algas y detritus	Hobson, 1974**
<i>C. flavissimus</i>	Oceanía	Algas	Hialt y Strasburg, 1960**
<i>C. bispinosus</i>	Tanzania	Algas	Talbot, 1965**

### **2.2.1. Traslapamiento de dietas.**

La frecuencia de ocurrencia del alimento se ha utilizado como un indicador de competencia interespecífica, asumiendo que donde un mismo alimento se encuentra en la dieta del 25% de los individuos de dos o más depredadores, la competencia existe (Johnson, 1977; citado por Hyslop, 1980). Hourigan et al. (1989), al aplicar el índice de traslapamiento de Schoener a tres especies de pomacántidos (*Holacanthus tricolor* Bloch, *Pomacanthus arcuatus* Linnaeus y *Pomacanthus paru* Bloch) para conocer el grado de similitud en sus dietas, encontraron valores de 0.352 a 0.496, con una mayor similitud entre las especies del mismo género, y sólo en ellas el alimento fue un factor limitante.

### **2.3. Comportamiento.**

Los pomacántidos son organismos diurnos que se alimentan en sustratos rocosos (Reynolds y Reynolds, 1976); poseen una estrategia de ramoneo llamada “ámbito de residencia” (home range), el cuál consiste en limitar sus movimientos a un área específica en el arrecife, en el cuál concentran su alimentación. Esta estrategia se diferencia del territorialismo en que el área no es defendida, no se aumenta la productividad y se desarrolla sólo en lugares donde el alimento no es un factor limitante (Ogden y Lobel, 1978). Estos ámbitos de residencia frecuentemente se traslapan con los de otros individuos de la misma especie (Roberts y Ormond, 1992).

De acuerdo con Reynolds y Reynolds (1971), los juveniles del ángel real y del ángel de Cortés ocasionalmente pueden ser limpiadores y son altamente territorialistas; los mismos autores no encontraron evidencia de depredadores sobre ninguna de las dos especies. En contraste a lo anterior McCourt y Thomson (1984), no encontraron juveniles del ángel real actuando como limpiadores, aunque si observaron este comportamiento en juveniles del pez ángel de Cortés.

### 3. OBJETIVO.

#### 3.1. OBJETIVOS GENERALES :

- Estudiar los hábitos alimentarios de los pomacántidos: *Holacanthus passer* y *Pomacanthus zonipectus* para determinar el grado de similitud en sus dietas.
- Describir el aparato digestivo con el fin de observar si estas especies presentan adaptaciones físicas que les permitan aprovechar los nutrientes de origen vegetal.

#### 3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS :

- Identificar el contenido estomacal de *H. passer* y *P. zonipectus*.
- Determinar la preferencia alimentaria de ambas especies mediante el análisis del contenido gástrico.
- Establecer si existen variaciones en la alimentación de acuerdo al sexo, talla, estación del año o durante la época de reproducción.
- Hacer una descripción morfológica del tubo digestivo de ambas especies.
- Describir las actividades que estas especies realizan a través de observaciones en su ambiente natural.

### 4. JUSTIFICACIÓN:

En la actualidad existen muchas especies marinas que se explotan con fines de exhibición, principalmente peces de acuario conocidos como “especies de ornato”, cuya finalidad es abastecer a los mercados extranjeros donde son vendidos en acuarios públicos o privados.

La explotación de las especies marinas de ornato en la región sur del Golfo de California se vino incrementando en los últimos años, hasta alcanzar su máximo en 1992 (Bitácoras de pesca de los permisionarios de peces de ornato), debido a la gran difusión y demanda que está cobrando esta actividad en los mercados extranjeros. Las dos especies de pomacántidos que se estudian en el presente trabajo: *Holacanthus passer* y *Pomacanthus zonipectus*, alcanzan precios de 6 a 8 dólares por individuo juvenil al mayoreo; y al público alcanzan precios de hasta 100 dólares (Rodolfo Pecero, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Playa el Conchalito s/n, Apdo, Postal 592, com. pers.).

Según registros oficiales de la Secretaría de Pesca (SEPESCA), en 1992 en Baja California Sur, existían 8 permisionarios que operaban desde Loreto a las Islas Revillagigedo, exportando cada uno de ellos alrededor de 300 individuos de *H. passer*, 12 de *P. zonipectus* y 300 de *H. clarionensis* al mes. Sin embargo, extraoficialmente se sabe que

el número de organismos capturados llegó a ser de 30 ángeles reales y 200 ángeles de Cortés por cada inmersión (Bitácoras de pesca de los permisionarios de peces de ornato).

Los beneficios que ofrece esta pesquería, aunque a pequeña escala, contribuyen al empleo y bienestar de varias familias, así como a la captación de divisas, ya que toda la producción se exporta. El valor de las especies en el mercado depende de su colorido, rareza y tamaño, así como el acceso a ellas, la facilidad de transporte y su manejo en cautiverio,

Actualmente en Baja California Sur no existen permisos para extraer especies marinas de ornato, lo cuál ha frenado la captura de los peces ángel. Esta medida ha sido tomada ante la necesidad de efectuar estudios que permitan normar la continuidad de esta actividad, ya que debido a las relaciones tróficas y de cualquier otro tipo que los peces de ornato mantienen con el resto de las poblaciones arrecifales, es peligroso explotarlas pues pudieran estarse afectando no solo a las poblaciones que son capturadas, sino también a aquellas especies que cohabitan con ellas (José de Jesús Gallo, Centro Regional de Investigación Pesquera de La Paz, Km. 1 carretera a Pichilingue, La Paz, B.C.S. com. pers.).

Debido al desarrollo político y económico alcanzado en los últimos años en Baja California Sur y por el modelo de desarrollo actual del país, sobre todo con respecto a las actividades turísticas y pesqueras, se requiere de un mayor impulso a los estudios que ayuden a conocer y evaluar los recursos marinos, lo cuál permitirá realizar una mejor administración de los mismos, lo que conllevará a la conservación del recurso.

Por otro lado, los peces ramoneadores regulan en gran parte las comunidades bentónicas de los arrecifes tropicales (Bakus, 1966, 1969; Green, 1977; Montgomery, 1980; Montgomery *et al.* 1980), gracias a su movilidad, abundancia, tasa metabólica, excreciones (Duffy y Hay, 1990) y por el hecho de que algunas especies poseen dientes fusionados que les permiten romper estructuras duras. En lugares tropicales, la producción de los peces herbívoros es de hasta 2.89 Tm Km<sup>2</sup> año<sup>-1</sup>, y constituyen del 4 al 16% de la producción total de ciertas pesquerías arrecifales (Russ y John, 1988), por lo que si se afectan las poblaciones de estos peces podrían verse afectadas también otras especies, ya sea de manera directa o indirecta. Además, los estudios complementarios de adaptaciones estructurales relacionadas a la dieta y el comportamiento son escasos (Bermudez *et al.*, 1993).

Por lo anterior es importante realizar estudios sobre todo en aquellos organismos que se explotan en estado juvenil, ya que no se les da oportunidad de reproducirse y al verse reducido el número de reproductores se puede afectar a la población.

La pesquería de peces de ornato puede desarrollarse si se explota racionalmente y si se conoce el impacto que se puede ocasionar sobre la población de peces. La realización del presente trabajo nos permite conocer aspectos biológicos básicos con lo cuál se asientan las primeras bases para llegar a realizar un mejor manejo del recurso.

## 5. METODOLOGÍA:

### 5.1 Área de estudio.

Los muestreos se realizaron en varios puntos de la costa sur-oriental de B.C.S., en el Golfo de California (Fig. 1).

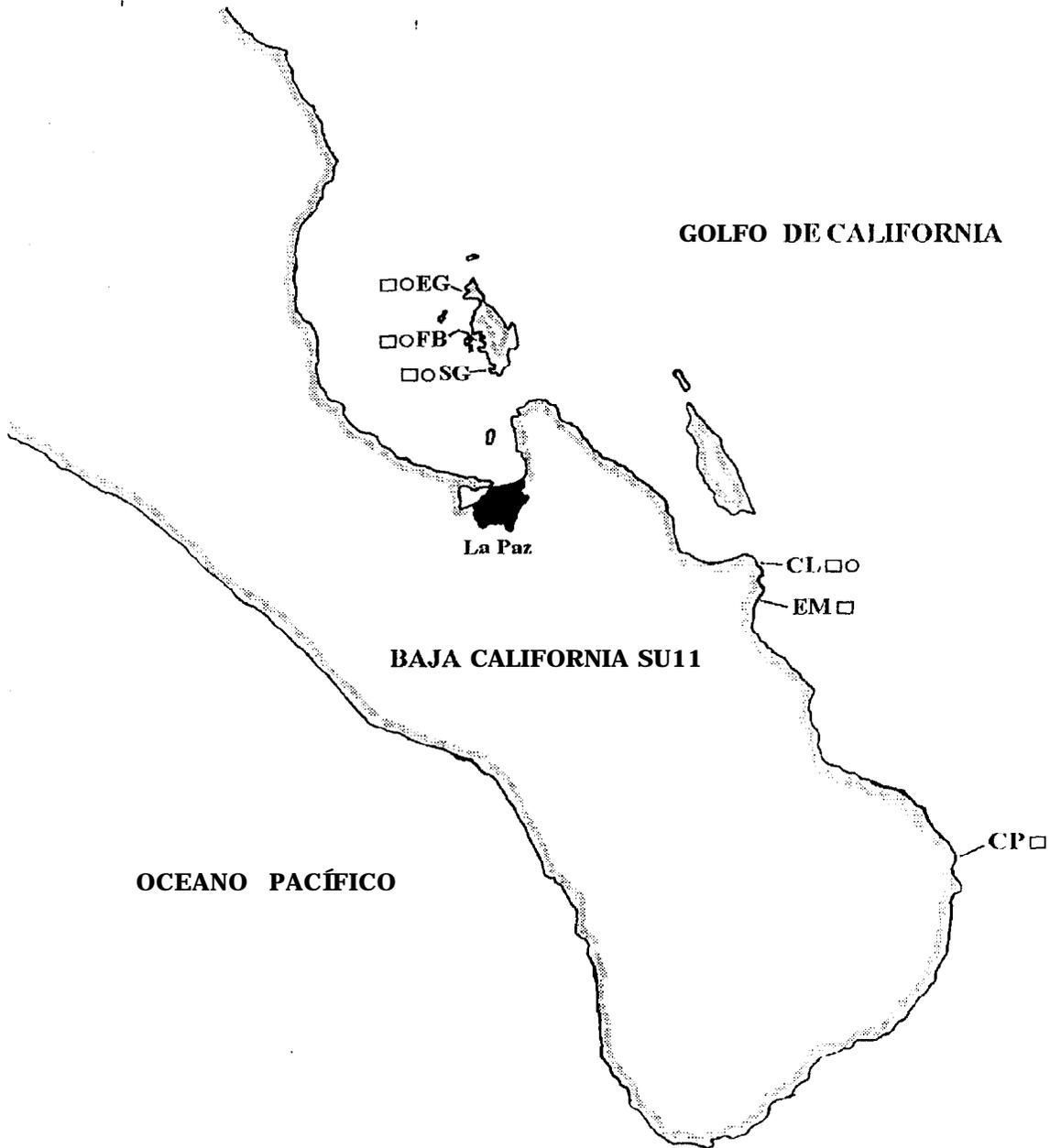


Fig. 1. Ubicación de las zonas de muestreo y de censos. CL= Cueva de León, EG= Ensenada Grande, FB= frente a la Isla Ballena, SG= San Gabriel, EM= Ensenada de Muertos, CP= Cabo Pulmo. ○=zona de captura de peces, □=zona de observación de conducta.

Los ejemplares de *H. passer se* colectaron en áreas rocosas de Cueva de León (24°02'00"N, 109°49'00"W), y los de *P. zonipectus* en la Isla Espíritu Santo' (Punta San Gabriel 24°24'45"N, 110°21'45"W; frente a la Isla Ballena 24°28'45"N, 110°23'30"W y Ensenada Grande 24°33'10"N, 110°24'20"W). Las observaciones conductuales se realizaron en estas cuatro zonas y además en Cabo Pulmo (23°27'00" N, 109°25'00" W) y Ensenada de Muertos (23°59'30" N, 109°49'25" W), la primera es un arrecife coralino y la segunda es una zona rocoso-arenosa.

Las capturas fueron realizadas mensualmente desde junio de 1992 a junio de 1993, y se efectuaron aproximadamente a la misma hora durante el día; salvo los peces que se atraparon de noche o madrugada para estimar el tiempo de tránsito del alimento. Las observaciones de Cabo Pulmo se realizaron durante el mes de agosto de 1993 y las de Ensenada de Muertos durante el mes de noviembre del mismo año; el resto de las observaciones se efectuaron durante las salidas de captura.

## 5.2. Manejo de muestras.

Se capturaron peces adultos de ambas especies durante el día empleando arpón hawaiano. Todos los peces muestreados fueron capturados en profundidades menores a 10 metros. Los individuos fueron fijados en el lugar de captura lo más rápido posible con formol al 10% y posteriormente fueron procesados en el laboratorio.

## 5.3. Análisis de muestras en el laboratorio.

Los tubos digestivos fueron pesados llenos y vacíos para obtener el peso del contenido por sustracción. Algunos de ellos fueron medidos para determinar la relación longitud intestinal/longitud patrón. Los métodos más usuales para estudiar el contenido alimenticio de los peces son :1) Frecuencia de ocurrencia, 2) abundancia numérica y 3) importancia volumétrica o gravimétrica (Hyslop, 1980). Sin embargo!, al hacer revisiones previas del contenido estomacal, se observó que ninguna de las metodologías era la apropiada para estos peces, por lo que se optó por el método propuesto por Jones (1968), con las modificaciones hechas por Montgomery (1980).

Para aplicar este método se dividió el tubo digestivo en cuatro regiones (estómago, mitad anterior del intestino, mitad posterior y saco final); el contenido de cada segmento se colocó en una caja de petri y se homogeneizó con agua. De esta mezcla se tomaron 5 cc con una jeringa de 0.8 cm de diámetro de boca. Esta submuestra se colocó en otra caja de petri, a la cual previamente se le había trazado una cuadrícula de 1 cm<sup>2</sup> con divisiones de 1mm<sup>2</sup>. Una vez sobre la caja, se contaron las veces que el material alimenticio quedó sobre las intersecciones de cualquiera de los dos ejes centrales con las divisiones de 1 mm

(intersecciones positivas IP), incluyendo la intersección entre los dos ejes centrales, lo cual dio un total de 21, que a su vez es el máximo número posible de IP's por cada submuestra. Del número de IP de una especie o grupo en particular, dividido entre el número de IP totales, resulta la abundancia proporcional para esa especie o grupo en el estómago. La fórmula es la siguiente:

$$\%I_i = \frac{\text{No. de } IP_i}{\text{No. de } IP_t} \times 100$$

Donde: %I = Porcentaje de intersecciones de la especie i.

IP<sub>i</sub> = Intersecciones positivas de la especie i.

IP<sub>t</sub> = Intersecciones positivas totales.

Para reducir el efecto del volumen y hacer comparables las algas y las esponjas, estas últimas fueron cortadas en pedazos pequeños cuando se encontraban en trozos grandes,

Para cada pez fueron tomadas 20 submuestras, lo cual según Jones (1968), es representativo de la dieta.

Para la identificación de los organismos encontrados en la dieta se contó con la ayuda de varias personas. Las algas fueron identificadas por el Biol. Mar. Rafael Riosmena Rodríguez, del Herbario Ficológico de la Universidad Autónoma de Baja California Sur; las esponjas por la Biol. Mar. Laura Vázquez Maldonado y la Biol. Patricia Gómez del Laboratorio de Farmacología Marina del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México; los crustáceos, los huevos y algunos cnidarios fueron identificados por el M. en C. Ricardo J. Saldierna Martínez y la Biol. Mar. Roxana Dc Silva Davila del Departamento de Plancton del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas y los moluscos por el M. en C. Arturo Tripp Quezada del Departamento de Pesquerías del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Los organismos restantes fueron identificados por el autor de esta tesis, utilizando las claves de Brusca (1980), Morris *et al.* (1980) y Kozloff (1987).

## **5.4. Análisis estadísticos.**

### **5.4.1. Tamaño de muestra.**

Para establecer el tamaño mínimo de peces a revisar se utilizó la metodología recomendada por Hoffman (1978), la cual consiste en graficar el número de peces revisados (eje horizontal) contra la diversidad (H') (estimada con el índice de Shannon-Wiener) acumulada al i-ésimo pez revisado. En la gráfica, la diversidad se va incrementando

conforme aumenta el número de peces revisados, sin embargo llega un momento en que la curva se estabiliza y es en este punto en el cual se fija el tamaño mínimo de muestra.

Para evitar los efectos de las posibles variaciones temporales en la curva, ésta se realizó tomando al azar un pez de cada uno de los meses muestreados hasta completar un año, después del cuál se repitió el procedimiento hasta volver a completar otro año y así sucesivamente.

#### 5.4.2. Factor de corrección.

Se compararon los resultados de abundancia obtenidos utilizando el método volumétrico (que en este caso fue igual al gravimétrico) y el método de intersecciones de Jones (1968) para los mismos peces, con el fin de observar si existía alguna diferencia entre ambas metodologías. Se aplicó la prueba de rangos de Mann-Whitney (U) cuya fórmula es la siguiente:

$$U = n_1 n_2 + \frac{n_1 (n_1 + 1)}{2} - R_1$$

Donde:  $n_1$  y  $n_2$  = Numero de observaciones en las muestras 1 y 2 respectivamente.

$R_1$  = Suma de los rangos de las observaciones en la muestra 1

Además:

$$U' = n_1 n_2 - U$$

Si el valor calculado de U o U' es mayor o igual que el estadístico U de las tablas, se rechaza la hipótesis nula.

Ho: Los rangos asignados para los componentes alimentarios con el método volumétrico son iguales a los rangos asignados con el método de áreas. Lo cual en este caso significa que no hay diferencia entre las metodologías o éstas son muy pequeñas.

#### 5.4.3. Índice de importancia relativa.

Se utilizó el índice de importancia relativa (IIR), propuesto por Yáñez-Arancibia *et al.* (1976), por considerarlo el más apropiado para este caso particular, ya que solo involucra la frecuencia (F) y la abundancia (en este caso particular representado por las intersecciones I), sin considerar la abundancia numérica, la cual no se pudo calcular debido al tipo de alimento y a la manera de alimentarse de las especies estudiadas. El IIR se utilizó para determinar la importancia de cada Phylum y de cada especie consumida, así como para detectar sus diferencias por época del año y/o sexos. El índice es expresado en porcentajes, y sus valores

pueden ir de 0 a 100, indicando ausencia o único alimento respectivamente. La fórmula del índice es la siguiente:

$$\text{IIR} = \frac{\%I \times \%F}{100}$$

Originalmente en el IIR se utiliza el porcentaje del volumen, sin embargo en este trabajo se sustituyó por el porcentaje de intersecciones, para lo cual previamente (5.4.2) se determinó si existían diferencias entre las metodologías.

#### 5.4.4. Asociaciones según su alimentación.

Con el fin de determinar si existían asociaciones del ángel real o del ángel de Cortés por época del año, sexos o tallas, se hizo un análisis de agrupamiento (cluster analysis) tomando como variables las abundancias en porcentajes de las principales especies ( $\%I \geq 1$ ) en su dieta (Borton *et al.*, 1981). Los datos no fueron estandarizados ya que todas las unidades eran de un mismo tipo (intersecciones) y para cada pez se tomó el mismo tamaño de muestra. Se eligió un método no paramétrico ya que las variables siguen una distribución de Poisson que no pudo ser normalizada debido a las altas frecuencias de los valores de cero. Se utilizó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman ( $r_s$ ) para crear la matriz de similitud y el método del vecino más lejano (Complete linkage) para agrupar los peces. Los valores del coeficiente de correlación van de -1 a 1, donde 1 es una correlación máxima, -1 es una correlación negativa máxima y cero indica ausencia de correlación. Los coeficientes de correlación se aplican para construir la matriz de similitud cuando los datos que se tienen son de tipo multiestado (es decir, con más de dos valores distintos) y las variables no son independientes entre sí (Crisci y López-Armengol, 1983), como en este caso en donde la presencia de una especie puede influir en la presencia o ausencia de otra. A continuación se describe la fórmula del coeficiente de correlación de Spearman:

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum_{i=1}^n (R_1 - R_2)^2}{n(n^2 - 1)}$$

Donde:

R, y  $R_2$  = rangos de las variables del pez 1 y 2 respectivamente.

n = número de variables.

En el dendrograma, las distancias de unión entre los individuos equivalen a  $1 - r_s$ .

Los dendrogramas y los cálculos se hicieron con el programa STATISTICA del ambiente WINDOWS de Microsoft®.

También se realizaron análisis de funciones discriminantes para corroborar los resultados de los dendrogramas. Aquí es importante señalar que aún cuando los datos no cumplieran con la distribución normal exigida, se empleó este método paramétrico, aunque sólo con la finalidad de **observar** si se formaban los grupos, ya que no podían hacerse inferencias estadísticas. Tabachnick y Fidell (1989) recomiendan que cuando lo único que nos interesa es la clasificación, la prueba es robusta en relación a los supuestos estadísticos. Se le dieron al paquete distintos grupos formados por: trimestres del año (haciendo todas las combinaciones posibles de tres meses consecutivos), sexos y tallas. Las combinaciones de los meses se hicieron debido a que no se quiso formar trimestres de manera arbitraria, sino que se buscó una asociación natural, que estuviera dada únicamente por los cambios en el régimen alimentario. Por otro lado, puesto que las tallas están asociadas con el sexo, al hacer asociaciones por sexos intrínsecamente se estaban haciendo asociaciones entre individuos grandes y chicos, es decir, por tallas. El análisis se realizó en el paquete STATGRAPHICS™ de la Statistical Graphics Corp.

#### 5.4.5. Índice de traslapamiento.

Se aplicó el índice de Schoener (D) para ver el grado de traslapamiento de la dieta de ambos peces ángel. Este índice ha sido utilizado para estudios en peces por Bouchon-Navaro (1986), Hourigan *et al.* (1989) y Næsje *et al.* (1991), entre otros.

$$D = 1 - 0.5 \sum_{i=1}^n |P_{x_i} - P_{y_i}|$$

Donde:  $P_{x_i}$  = Proporción del alimento i en la especie X.

$P_{y_i}$  = Proporción del alimento i en la especie Y.

n = número de distintos tipos de alimento encontrados en ambas especies.

#### 5.4.6. Digestibilidad relativa.

Para conocer (de manera indirecta) el grado de aprovechamiento que tienen los peces ángel de los componentes más abundantes en su dieta, se aplicó una prueba pareada de t-Student, ya que no existía la condición de independencia en los datos. Se compararon las abundancias relativas de los componentes alimentarios en el estómago (en donde se supone que la digestión es mínima), con las de el saco final (en donde se supone que la digestión ya casi ha terminado); esto para todo los peces.

Puesto que se emplearon valores porcentuales para hacer similares las regiones a comparar, se aplicó la transformación recomendada por Sokal y Rohlf (1969) para normalizar los datos, aún cuando la prueba es robusta respecto a desviaciones ligeras de la normalidad (Zar, 1974). La fórmula de la transformación es la siguiente:

$$\arcsen\sqrt{p}$$

Donde:

p = proporción de cada componente dentro de la dieta

Sólo se tomaron en cuenta las especies ingeridas en mayor abundancia (%I≥1) y con mayor frecuencia (%F≥30) ya que las demás estaban ausentes en la mayoría de los tubos digestivos analizados, por lo que al considerarlos se estarían sesgando los resultados por las especies incidentales.

#### **5.4.7. Índice gonadosomático.**

Se calculó el índice gonadosomático (IGS) utilizado por Miller (1984) para determinar si existía un período reproductivo y, de existir, en que época del año se presentó. Este período pudiera estar asociado con una variación en la alimentación. El índice se calculó con la siguiente fórmula:

$$IGS = \frac{\text{Peso de la gonada}}{\text{Peso del pez eviscerado}} \times 100$$

Se graficaron los valores mensuales promedio para estimar cuando ocurrió la temporada reproductiva.

Puesto que se encontró una época reproductiva, se graficó la longitud estandar de las hembras capturadas contra su valor de IGS para ver la talla de reproducción.

#### **5.4.8. Frecuencia de tallas.**

Se graficaron las frecuencias de tallas para detectar una posible diferencia de tamaño entre los sexos. Asimismo, se realizó un análisis de **varianza** de una vía (modelo XI) para determinar si la diferencia encontrada era significativa ( $H_0$ =no existe diferencia entre las tallas medias de los machos con respecto a la de las hembras).

#### 5.4.9. Correlación longitud intestinal-longitud patrón.

Se realizó una regresión lineal (modelo II) y se determinó el coeficiente de correlación existente entre la longitud patrón del pez y la longitud del intestino para determinar si existía relación entre estas variables, y de ser así, analizar si existían diferencias entre las especies. Una diferencia en el tamaño relativo del intestino puede indicar una diferente capacidad de aprovechar el alimento. Se hizo un análisis de **varianza** para observar cuál fue la significancia de la regresión ( $H_0: \beta=0$ ,  $H_a: \beta \neq 0$ ). Finalmente se realizó una comparación estadística entre las pendientes de las regresiones de ambas especies utilizando la prueba t-Student ( $H_0$ : La pendiente de la regresión longitud patrón-longitud del intestino de *H. passer* ( $b_1$ ) es igual a la pendiente de la regresión longitud patrón-longitud del intestino de *P. zonipectus* ( $b_2$ )); las fórmulas son las siguientes:

$$t = \frac{b_1 - b_2}{S_{(b_1-b_2)}}$$

Donde :  $b_1$  y  $b_2$ =pendiente 1 y 2

$$S_{(b_1-b_2)} = \sqrt{\frac{(S_{YX}^2)_P}{(\sum X^2)_1} + \frac{(S_{YX}^2)_P}{(\sum X^2)_2}}$$

Donde : X = variable independiente

Y = variable dependiente

$$(S_{YX}^2)_P = \frac{(SC_{residual})_1 + (SC_{residual})_2}{(g.l. residual)_1 + (g.l. residual)_2}$$

SC=Suma de cuadrados

g.l.=grados de libertad

El valor crítico de t para esta prueba tiene  $n_1+n_2-4$  grados de libertad.

#### 5.4.10. Horas de mayor alimentación.

Para observar si los peces estudiados hacen una división del recurso durante el día, se graficó la hora de captura (eje horizontal) contra la relación peso vacío/peso lleno del tubo digestivo (eje vertical); por el tipo de algoritmo utilizado para calcular los valores del eje vertical, los peces relativamente más llenos tienen un menor valor, en tanto aquéllos cuyos tractos tienen un menor grado de llenado o están vacíos poseen un valor mayor. Se hizo de esta manera para que los valores obtenidos fueran mayores que cero y con un máximo de 1; así como para reducir el efecto que pudiera tener el tamaño del pez; ya que si sólo se hubieran utilizado los pesos del alimento, los peces más grandes tendrían mayores valores.

## **5.5. Descripción del aparato digestivo.**

En los estudios de prospección se observó que la dieta de ambas especies está constituida en gran parte por algas, por lo que se hizo una descripción del aparato digestivo desde la boca hasta el ano para hacer un análisis sobre la posibilidad de que cuenten con estructuras que les permitan romper la pared celular de las algas. Para la descripción del aparato digestivo se utilizó un ‘microscopio estereoscópico. También se obtuvo el valor de pH del estómago e intestino para ver si es posible que por su acidez puedan romper la pared celular algal (Lobel, 1981). La medición del pH se realizó dentro de los dos minutos posteriores a la captura según lo recomienda Lobel (1981), y sólo se tomaron en cuenta aquellos individuos que no tuvieron dañado el tubo digestivo. El pH fue obtenido insertando papel universalindikator pH O-14 Merck®, en siete puntos a través del tubo digestivo: Esófago, estómago, ciegos pilóricos, tres puntos del intestino (uno en cada tercio) y en el saco final.

## **5.6. Censos visuales.**

Con el fin de estimar un posible efecto de la captura de peces sobre las poblaciones de ambas especies estudiadas, se realizaron censos visuales de la ictiofauna presente en el lugar de muestreo. Éstos fueron realizados en transectos paralelos a la línea de costa, cuyas longitudes fueron de 100, 117 y 136 m, con una amplitud aproximada de 4 m. Las longitudes de los transectos fueron fijas para cada zona. Los censos fueron realizados mediante buceo libre por un mismo buzo (el autor de la presente tesis) y las anotaciones se realizaron sobre tablas de acrílico. Se esperaba encontrar diferencias en número entre los primeros meses de cada lugar con respecto a los últimos del período de muestreo.

## **5.7. ‘Temperaturas.**

Durante el año de muestreo se tomó la temperatura superficial en las zonas de captura con un termómetro termolab de Brannan®. Con estos datos se construyó una gráfica para observar cuales fueron las temperaturas durante los meses y relacionarlas con la alimentación o reproducción del ángel real y del ángel de Cortés.

## **5.8. Estudios conductuales.**

Para los estudios conductuales se realizaron observaciones de las actividades de los peces al momento de encontrarlos.

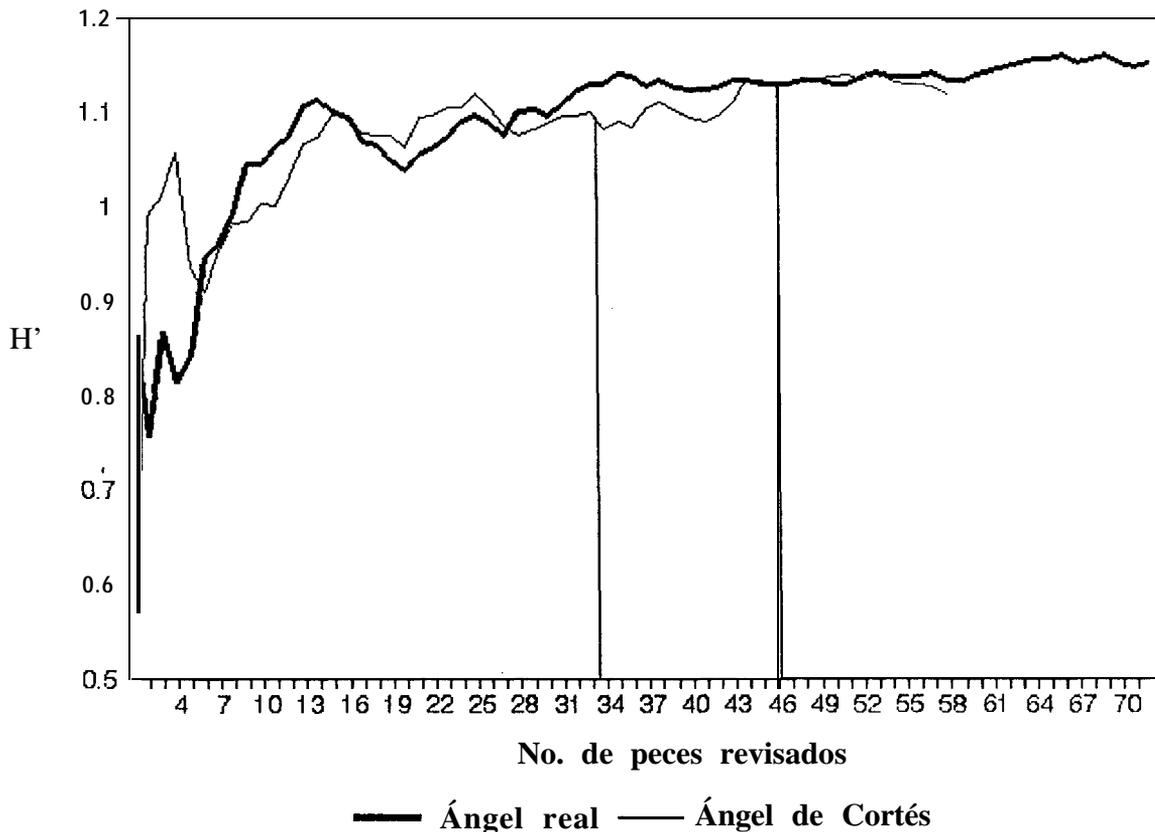
Para observar el comportamiento se realizaron 10 buceos en seis sitios distintos (Fig. 1.) durante el período de noviembre de 1992 a enero de 1993; para cada pez se anotó el tipo

de sustrato sobre el que estaban así como si se encontraban solos o en grupos y cuál era su actividad. Cuando fue posible, también se anotó el sexo, la profundidad y su ubicación en la columna de agua (fondo, superficie o media agua). Ocho de los diez buceos se realizaron entre las 10:00 y las 14:00 horas, uno se hizo a la 1:00 y otro a las 5:30 a.m. Sólo se anotó la actividad de los peces al ser vistos por primera vez y a una distancia mayor de 3 metros (excepto para los buceos de la 1:00 y 5:30 a.m.) para evitar que la presencia del observador alterara su comportamiento. Las observaciones fueron hechas por un mismo buzo (el autor de esta tesis).

## 6. RESULTADOS.

### 6.1. Tamaño de muestra.

Se revisaron un total de 125 estómagos, 72 de *H. passer* (ángel real) y 53 de *P. zonipectus* (ángel de Cortés); los cuales, de acuerdo a la metodología utilizada, son representativos de la población (Fig. 2).



**Fig. 2. Tamaño de muestra obtenido mediante la diversidad acumulada. La línea vertical indica el tamaño de muestra estimado.**

En las gráficas se puede observar que el tamaño de muestra fue menor para el ángel de Cortés que para el ángel real.

## 6.2. Identificación de los organismos encontrados en el tubo digestivo.

Fueron identificadas a nivel de especie todas las algas, esponjas, moluscos y equinodermos; y a niveles taxonómicos superiores el resto de los componentes (Tabla 1 A en el Apéndice). Un total de 81 especies fueron registradas en los estómagos, de las cuales el ángel real consumió 72 y el ángel de Cortés 53, con un traslapamiento de 44 especies. Esto se determinó a partir de un total de 21,635 intersecciones positivas para la primera especie y 16,498 para la segunda.

## 6.3. Factor de corrección.

Puesto que los resultados obtenidos en cuanto a la cantidad de algas y esponjas incluidas en la dieta difieren de lo encontrado por otros autores para la misma especie y otras especies del mismo género, se determinaron las posibles diferencias entre las metodologías (Tabla 2); los resultados indican que estas diferencias no se deben al hecho de haber utilizado áreas en lugar de volúmenes o pesos.

**Tabla 2. Resultados de las pruebas de Mann-Whitney realizadas para comparar los métodos (por áreas y volumétrico) empleados para estimar la abundancia de cada componente en el tubo digestivo. n=6.**

<b>GRUPO ALIMENTARIO</b>	<b>Diferencia de metodologías</b>	<b>Valor de P</b>
ALGAS	NO	P>0.20
ESPONJAS	NO	P>0.20
OTROS	NO	P>0.20

## 6.4. Digestibilidad relativa.

Del análisis de t-Student pareada llevado a cabo para comparar las abundancias relativas de las especies alimentarias en el estómago y en el saco final se encontraron diferencias significativas solo en algunas especies (Tabla 3), lo cuál indica, de manera indirecta, que sólo muy pocas especies ingeridas son aprovechadas de manera eficiente. Por esta razón, para los análisis se tomaron en cuenta los datos obtenidos del estómago, en donde existe un menor grado de digestión,

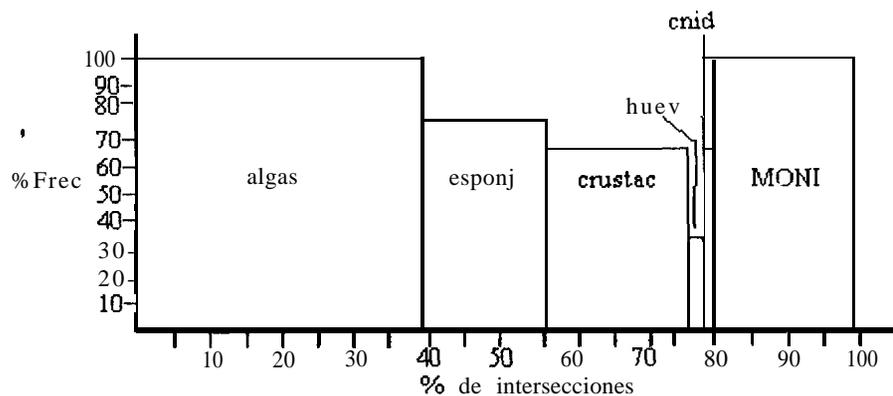
**Tabla 3. Resultados del análisis pareado de t-Student entre la abundancia de cada especie en el estómago comparada con su abundancia en el saco final. Sólo se consideraron las especies más importantes en su dieta. \*esponjas, \*\*crustáceos, \*\*\*cnidarios, el resto son algas. No importante = la especie no fue abundante ni frecuente en la dieta de los peces. Número de peces revisados= $n_1=n_2$ . Grados de libertad= $n_1+n_2-2$ .  $P<0.05$**

<b>ESPECIE ALIMENTO</b>	<b>H. passer (<math>n_1=72</math>)</b>	<b>P. zonipectus (<math>n_1=53</math>)</b>
<i>Cladophora microcladiodes</i>	No significativo	No significativo
<i>Caulerpa sertularoides</i>	No significativo	No significativo
<i>Ectocarpus acutus</i>	Significativo	No significativo
<i>Prionitis abbreviata</i>	No significativo	No importante
<i>Ahnfeltia plicata</i>	No significativo	No significativo
<i>Dictyopteris delicatula</i>	Significativo	No significativo
<i>Hypnea cervicorne</i>	Significativo	Significativo
<i>Callyspongia californica</i> *	Significativo	No significativo
CLADOCEROS**	Significativo	No importante
PLUMARIIDAE***	Significativo	Significativo

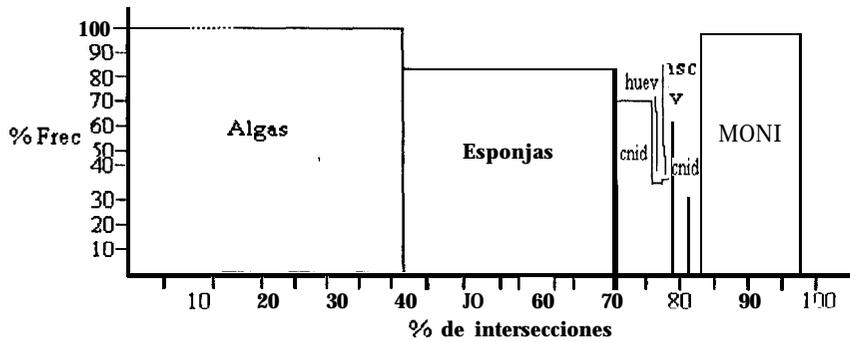
### 6.5. Índice de importancia relativa.

Se identificaron las especies del tubo digestivo y se observó que para el ángel real, de las 72 especies encontradas en su dieta, sólo 15 tienen una abundancia mayor al 1%. Para el ángel de Cortés, de un total de 57 especies sólo 14 tienen una abundancia mayor al 1% (Tabla AI del Apéndice). En las gráficas siguientes (Fig. 3) se muestran los IIR anuales, por grupos y por especies. Nótese la abundancia de las algas en las dietas de ambas especies de pomacántidos. Las gráficas con los IIR's mensuales y por sexos se muestran en la Fig. AI del Apéndice.

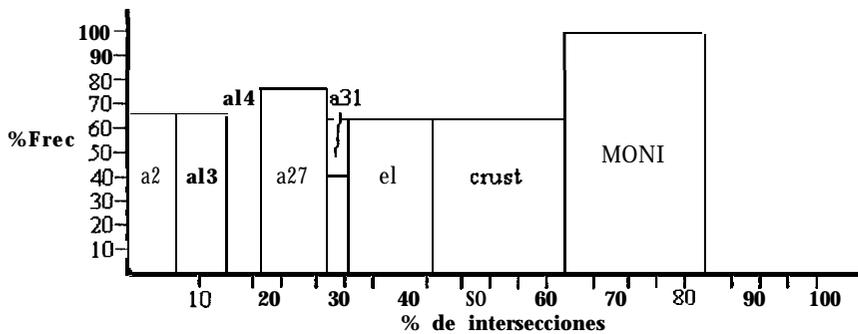
**a) Ángel real**



b) Ángel de Cortés



c) Ángel real



d) Ángel de Cortés

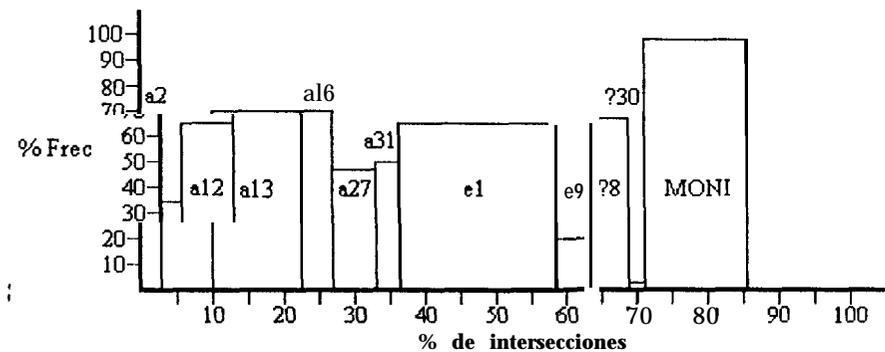
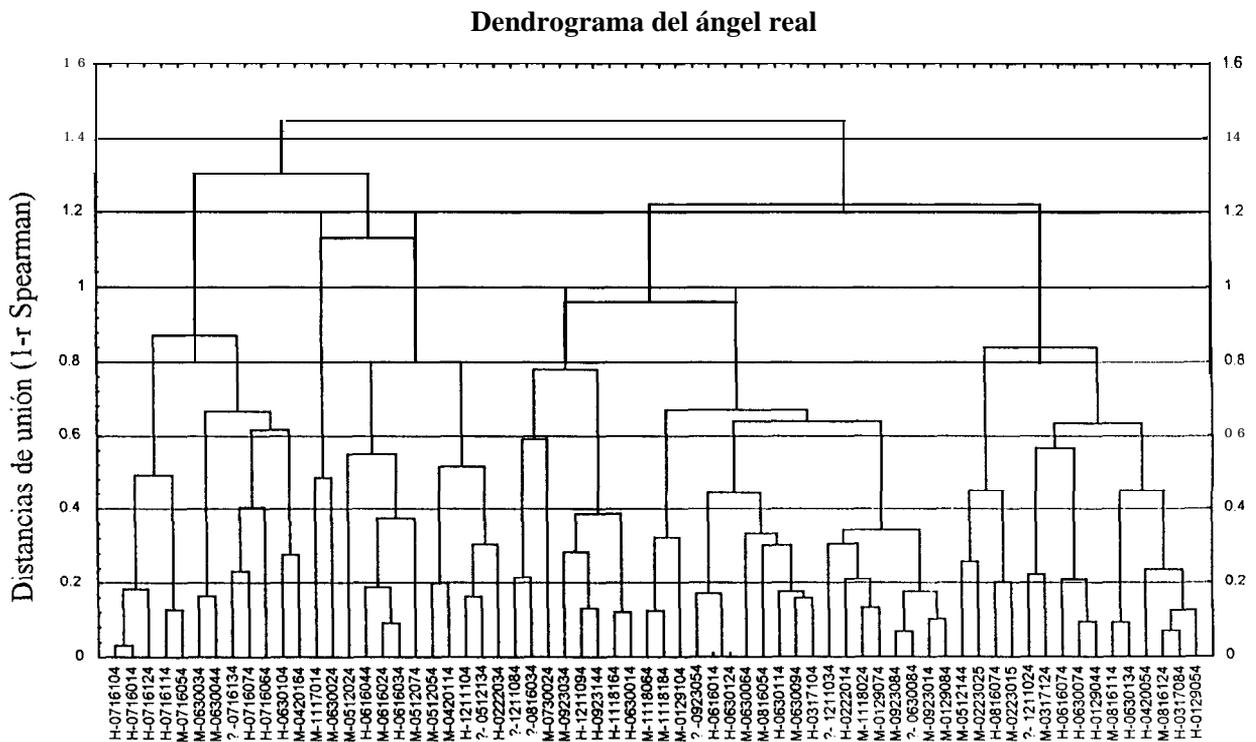


Fig. 3. Abundancias anuales de los grupos (A y B) y las especies (C y D) más consumidas por ambas especies de peces ángel. Por grupos: esponj= esponjas, crustac=crustáceos, huev=huevos, cnid=cnidarios y MONI= materia orgánica no identificada. Por especies: a2=*Cladophora microcladiodes*, a12=*Caulerpa sertularoides*, a13=*Ectocarpus acutus*, a14=*Ralfsia confusa*, a16=*Ahnfeltia fastigata*, a27=*Dictyopteris delicatula*, a31=*Hypnea cervicorne*, e1=*Callyspongia californica*, e9=*Haliclona palmata*, ?8=*Obelia sp.*, ?30=*Palythoa ignota*.

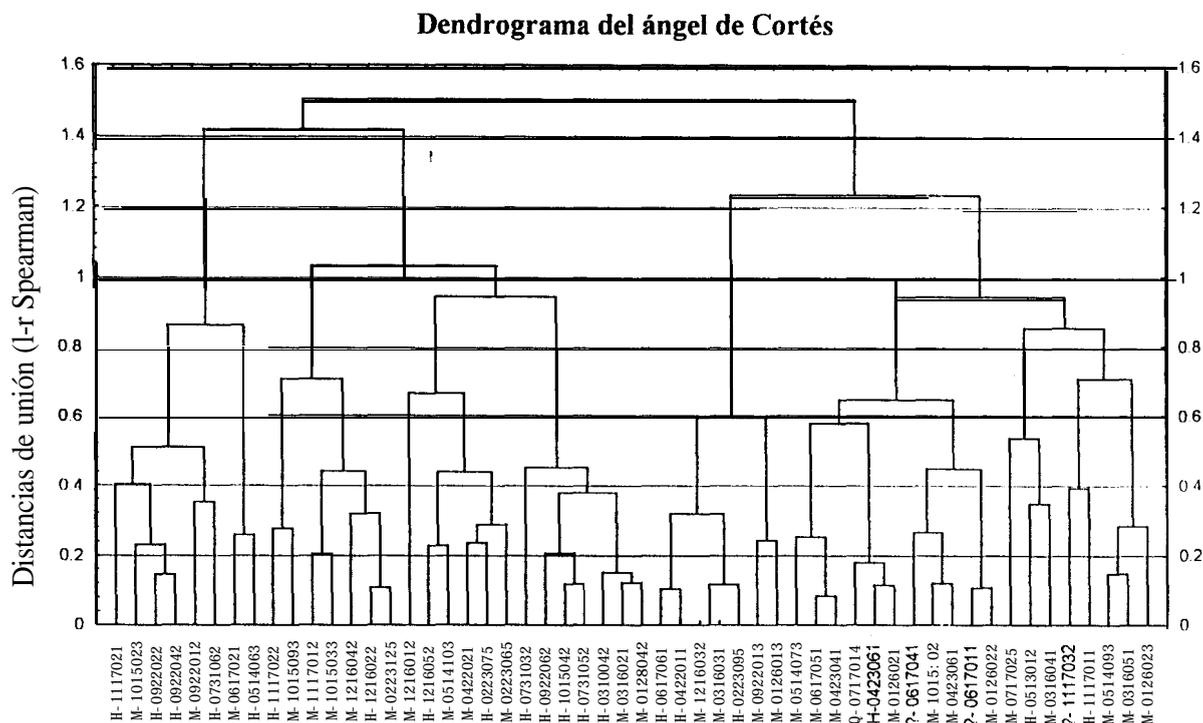
## 6.6. Agrupaciones según su alimentación.

De los análisis de agrupamiento realizados se obtuvieron dos dendrogramas (Fig. 4). En ambos, si se hace un corte a una distancia de 1.18, se observan cuatro grupos. En el del ángel real estos grupos no mantienen un patrón de asociación claro, ya sea por talla, sexo o época del año con excepción de los dos grupos de la izquierda que incluyen a todos los individuos de julio (mes 7) y a muchos de junio (mes 6). Para el dendrograma del ángel de Cortés, dos de los 4 grupos engloban a la mayoría de los individuos y se observa que las estaciones 2 y 3 (frente a la Isla Ballena y San Gabriel) están concentradas en los grupos de la izquierda, en tanto que los de la estación 1 (Ensenada Grande) están en los dos grupos de la derecha. Sin embargo, estas diferencias no son muy claras y los grupos se unen hasta la parte superior del dendrograma, esto es importante, sobre todo si tomamos en cuenta que para construir la matriz de similitud se empleó un método no paramétrico, el cuál no es sensible a diferencias pequeñas. Con todo esto no puede afirmarse que existan diferencias en la alimentación por tallas, sexos, estaciones del año o temporada reproductiva; lo cuál fue apoyado por los resultados de los análisis de funciones discriminantes (Tabla 4).

a)



b)



**Fig. 4. Dendrograma del ángel real (A) y del ángel de Cortés (B). M=macho, H=hembra, ? sexo indeterminado. El primer dígito de derecha a izquierda en las claves de los peces representa la zona de captura (1=Ensenada Grande, 2=Frete a la Isla Ballena, 3=San Gabriel, 4=Cueva de León y 5=Isla Espíritu Santo), los siguientes dos números son el número de identificación asignado a cada pez, los dos números siguientes son el día y los últimos dos el mes de captura.**

**Tabla 4. En a) y b) se muestran los porcentajes de peces que de acuerdo al análisis de funciones discriminantes corresponden al trimestre en el que fueron colocados, es decir, fueron bien clasificados. En c) y d) lo mismo pero agrupándolos por sexo.**

a) *H. passer*

Trimestre→	ENE-MAR	ABR-JUN	JUL-SEP	OCT-DIC
	83%	52%	73%	60%
Trimestre→	FEB-ABR	MAY-JUL	AGO-OCT	NOV-ENE
	70%	77%	100%	22%
Trimestre→	MAR-MAY	JUN-AGO	SEP-NOV	DIC-FEB
	54%	87%	70%	57%

**b) *P. zonipectus***

Trimestre→	E N E - M A R	ABR-JUN	JUL-SEP	OCT-DIC
	57%	66%	80%	60%
Trimestre+	FEB-ABR	MAY-JUL	AGO-OCT	NOV-ENE
	57%	73%	70%	46%
Trimestre→	MAR-MAY	JUN-AGO	SEP-NOV	DIC-FEB
	60%	60%	80%	57%

**c) *H. passer***

sexo→	machos	hembras
	53%	60%

**d) *P. zonipectus***

sexo+	machos	hembras
	78%	66%

### 6.7. Índice de traslapamiento.

Los componentes de la dieta se distribuyen como se muestra en la Tabla 5. Se puede observar que las algas son el componente más abundante de la dieta, con valores porcentuales muy similares en ambos pomacántidos.

**Tabla 5. Distribución de los componentes en la dieta de *H. passer* y *P. zonipectus*. En el componente “otros” se incluyen cnidarios, ofiúridos, huevos, moluscos y ascidias. *H. passer* n=72, *P. zonipectus* n=53.**

COMPONENTE	<i>H. passer</i>	<i>P. zonipectus</i>
Algas	39.76%	39.84%
Espojas	17.18%	31.61%
Crustáceos	19.66%	00.36%
Otros	03.07%	14.10%
MONI	20.33%	14.09%

### 6.8. Índice Gonadosomático.

En base al IGS mensual puede observarse que ambas especies poseen una temporada reproductiva semejante (Fig. 5) Los valores del IGS que alcanzó el ángel de Cortés fueron visiblemente mayores que los del ángel real.

Al graficar la talla contra su valor de IGS, se observa que los mayores valores se encuentran a partir de una talla de 125 mm. Para el ángel de Cortés esto es difícil de saber ya

que se carece de tallas menores a 140 mm (Fig. 6). En general las variaciones de las dos especies son similares y los valores más altos están asociados con el verano.

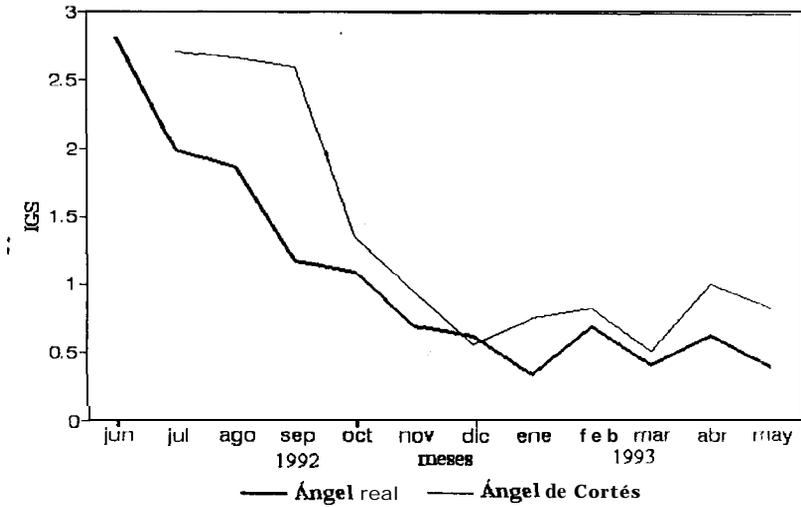


Fig. 5. Variaciones mensuales del IGS en ambas especies de peces ángel.

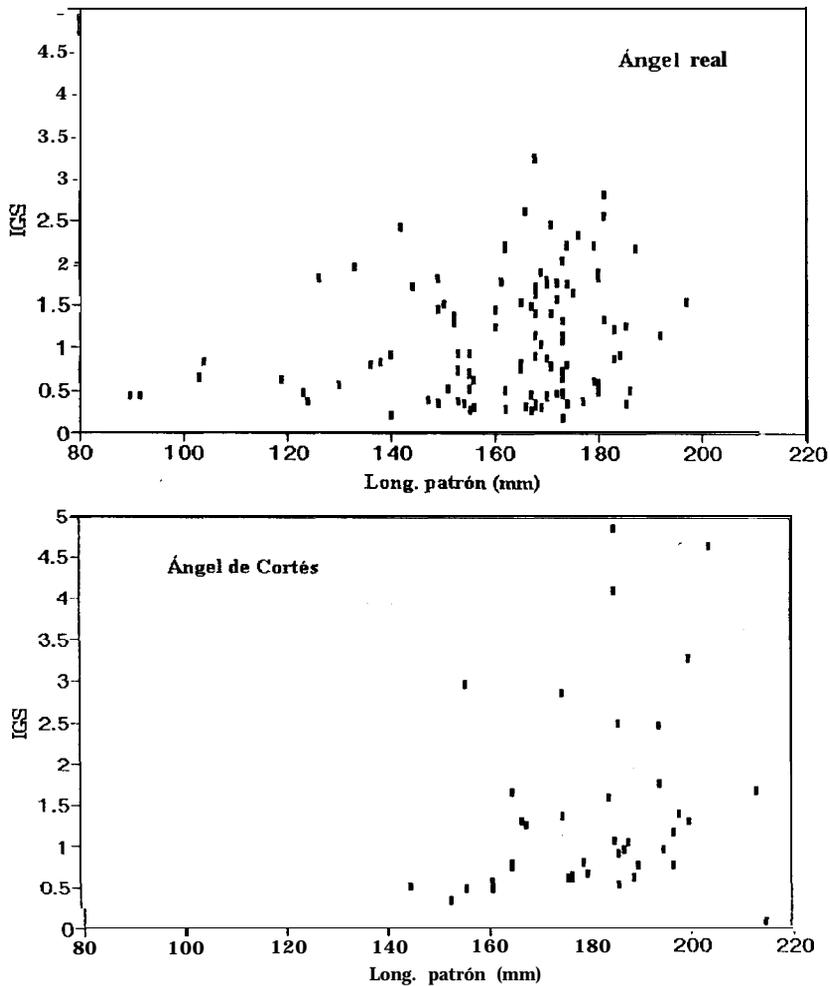


Fig. 6. Valores de longitud patrón de las hembras contra sus valores de IGS.

## 6.9. Frecuencia de tallas.

En el análisis de tallas para cada especie se observaron claramente dos modas; la de tallas más pequeñas corresponde a las hembras y la de tallas grandes a los machos (Fig. 7). Como se ve en las gráficas, las diferencias son más notables en el ángel real que en el ángel de Cortés, ya que en esta última especie el traslape de tallas entre los sexos es mayor. Al hacer un análisis de **varianza** se obtuvo que estadísticamente las medias de ambos sexos presentan una diferencia significativa (*H. passer* n=231 individuos, F=87.15, P<0.0005, g.l.=2, 229. *P. zonipectus* n=122 individuos, F=8.86, P<0.0005, g.l.=2, 120).

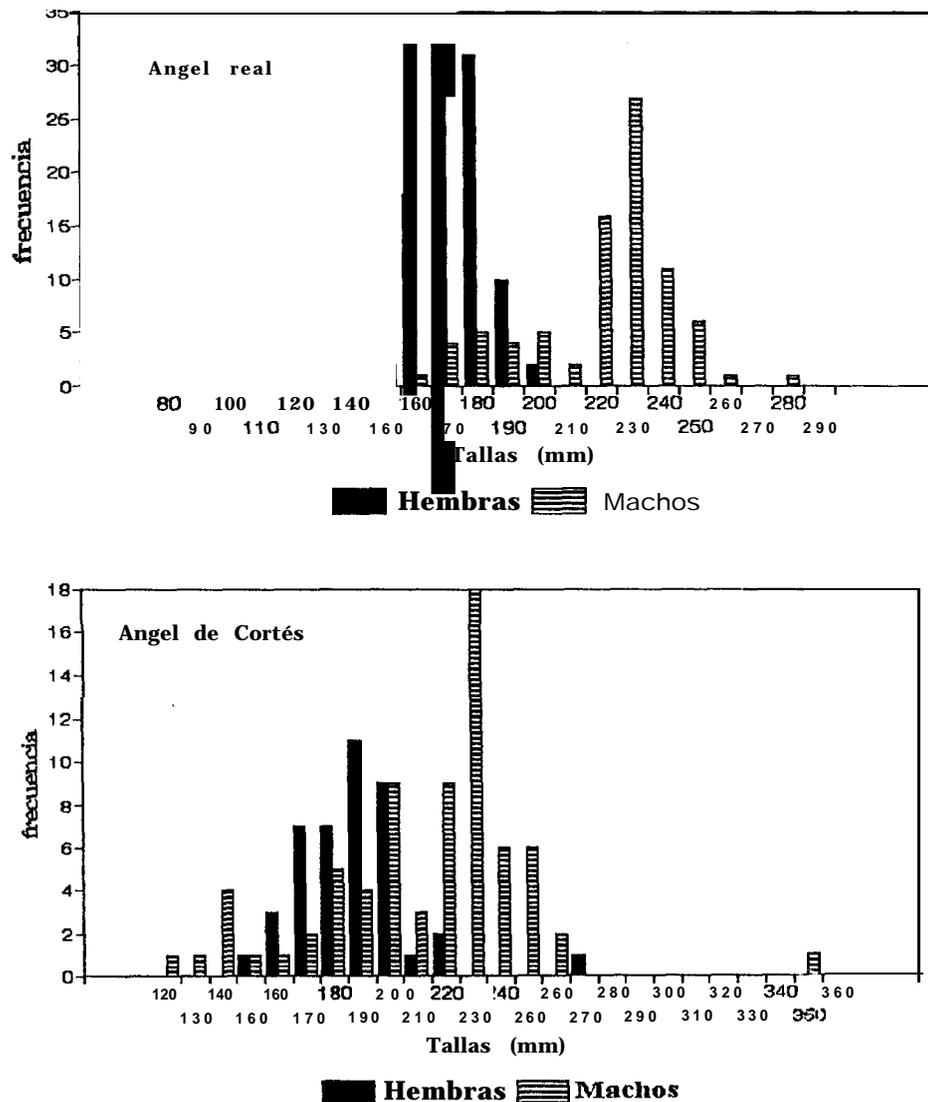
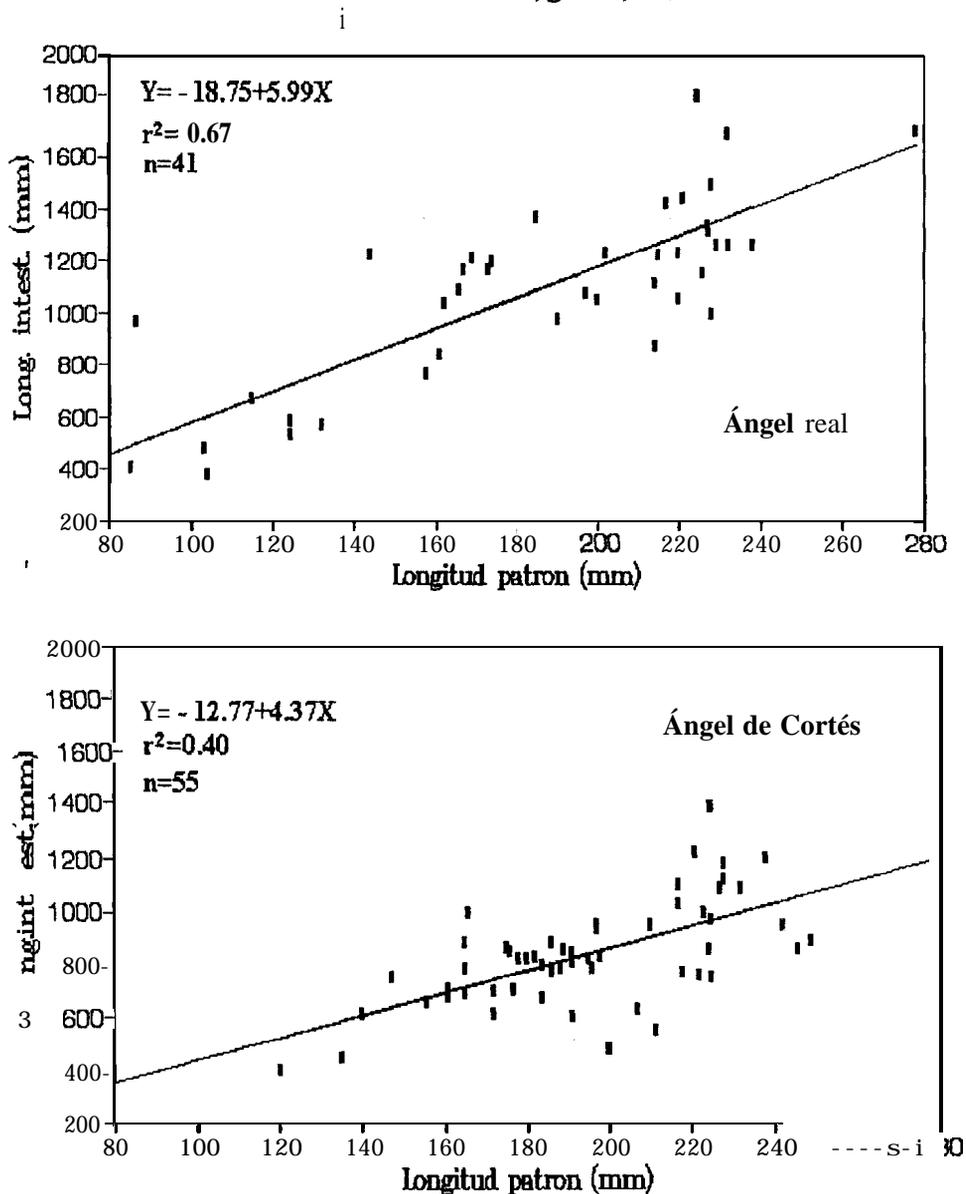


Fig. 7. Histograma de frecuencia de tallas del ángel real y del ángel de Cortés.

### 6.10. Relación longitud patrón/longitud intestinal.

Existe una relación lineal entre la longitud patrón del pez y la longitud de su intestino (Fig. 8). En ambas especies, al realizar un análisis de **varianza** para la regresión se obtuvo que ésta fue estadísticamente diferente de cero (*H. passer* n=40 individuos, F=81, P<0.0005, g.l.=1, 39 y en *P. zonipectus* n=54 individuos, F=35.4 P<0.0005, g.l.=1, 53).



**Fig. 8.** Relación entre la longitud patrón y la longitud del intestino para el ángel real y el ángel de Cortés.

Posteriormente, al comparar las pendientes se observó que ambas son estadísticamente diferentes ( $n_1=40, n_2=54, t=9.57 P<0.0005, g.l.=90$ ). Y, como puede verse en la Fig. 8, la pendiente del ángel real es mayor que la del ángel de Cortés.

### 6.11. Horas de mayor alimentación.

Analizando la relación “peso del estómago vacío/peso del estómago lleno”, se pudo determinar que al menos entre las 12 y las 14 horas, cuando es alto el valor de llenado del ángel real, existe una disminución del llenado del ángel de Cortés (fig. 9). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que las dos especies de peces ángel fueron capturadas en lugares diferentes, por lo que no puede decirse que la intensidad de ramoneo de una especie afecte a la otra.

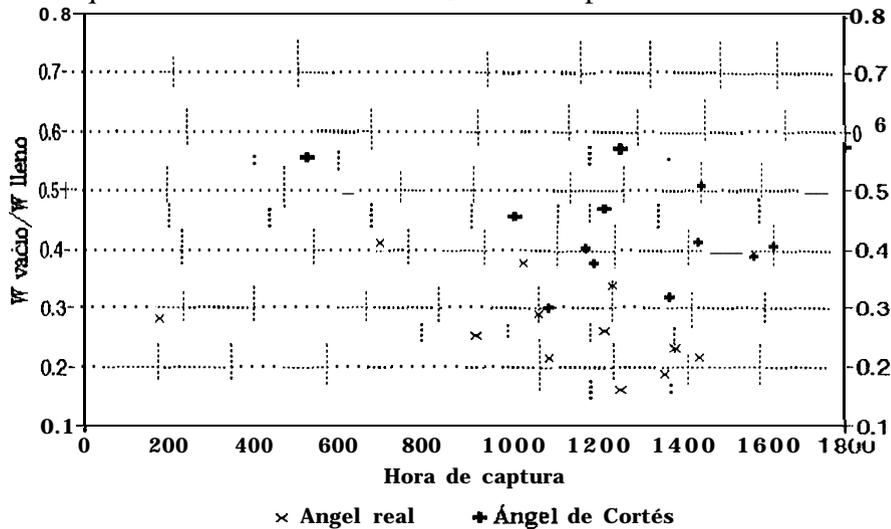


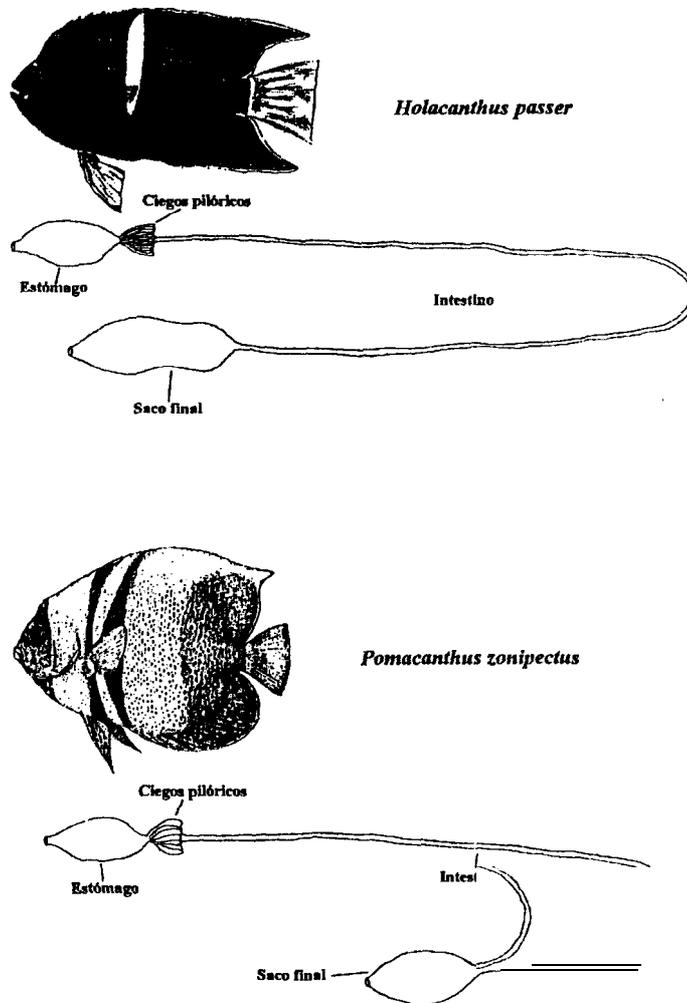
Fig. 9. Llenado del tubo digestivo de ambas especies. Debido a la ecuación utilizada en el cálculo de los valores del eje vertical, los peces más llenos tienen valores pequeños.

En la gráfica se observa que a partir de las 10:00 a.m. se encuentran individuos llenos. Sin embargo, no se observa con claridad que los peces se alimenten con mayor intensidad a ciertas horas en particular; lo que si es claro es que el ángel de Cortés siempre presenta un valor de llenado menor que el ángel de real. El hecho de que el pez capturado a la 1:00 a.m. esté lleno, puede ser un indicador de la baja velocidad de digestión de estos pomacántidos.

### 6.12. Descripción del aparato digestivo.

Ambos peces tienen una boca pequeña, con dientes setiformes, un esófago corto y un estómago muscular bien definido, aunque con paredes delgadas y sin llegar a formar una molleja. En la unión del estómago con el intestino se encuentra una serie de ciegos pilóricos que varían de 9 a 10 para el ángel de Cortés y de 21 a 28 para el ángel real. Estos ciegos presentan secreciones grasosas. Cabe mencionar que todos los ejemplares del ángel de Cortés, tienen uno de los ciegos dirigido hacia adelante, en sentido contrario a los demás. El intestino de ambas especies es largo y al final de él se encuentra un ensanchamiento que en el

ángel real es más grande que el estómago, en tanto para el ángel de Cortés es casi del mismo tamaño o menor que el estómago. En este saco final, el ángel real invariablemente presentó nemátodos y casi siempre en gran cantidad, en tanto que el ángel de Cortés está parasitado sólo ocasionalmente y en menor cantidad. Una característica distintiva entre estas dos especies es que el ángel de Cortés casi siempre presenta grasa acumulada en el tubo digestivo y ciegos pilóricos & la cuál puede llegar a pesar más que todo el tubo digestivo con alimento, en tanto el ángel real casi nunca la presenta, o bien la tiene en menor cantidad que el ángel de Cortés. Además de esto, también varía la longitud relativa de los intestinos, ya que para el ángel real ésta es de  $5.9 \pm 0.43$  ( $n=37$  intestinos medidos) veces la longitud patrón, mientras que para el del ángel de Cortés es de  $4.3 \pm 0.20$  ( $n=37$  intestinos medidos) veces.



**Fig. 10.** Tubo digestivo de los peces estudiados. Sólo la longitud del tubo está a escala con respecto al pez. El estómago y el saco final se dibujaron de tamaño proporcional entre sí. El ángel real tiene un intestino más largo, tiene más ciegos pilóricos y posee un saco final más grande que el ángel de Cortés.

### 6.12.1. Determinación de pH's

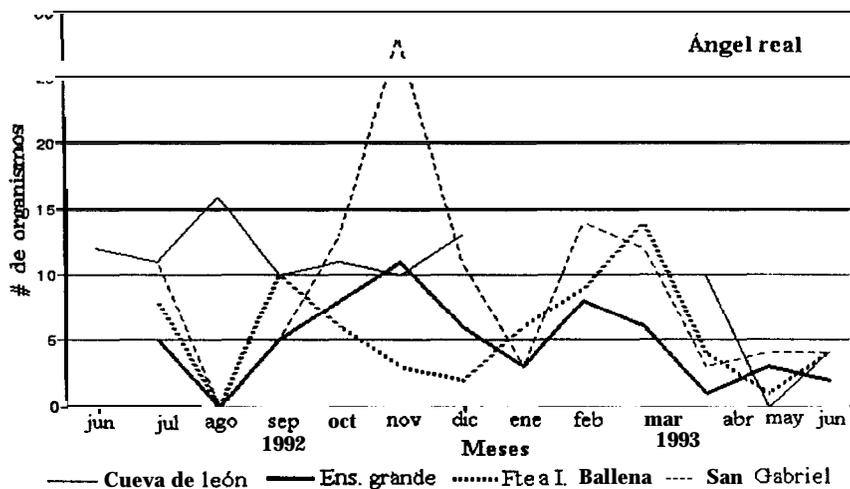
Los valores de pH obtenidos se muestran en la Tabla 6. Los pH's en el estómago de ambas especies son bastante ácidos, mientras que el pH en el resto del tubo digestivo es neutro o ligeramente alcalino. También puede observarse que las dos especies poseen valores similares.

**Tabla 6. Valores de pH medidos a través del tubo digestivo de ambas especies. El paréntesis a la derecha indica el valor de la desviación estandar.**

REGIÓN DEL TRACTO	<i>H. passer</i> (n=8)	<i>P. zonipectus</i> (n=8)
Parte anterior del estómago	3.9 (1.45)	2.9 (1.74)
Estómago	3.2 (0.43)	3.0 (1.39)
Ciegos pilóricos	7.0 (0.00)	7.1 (0.33)
Primer tercio intestinal	7.9 (0.17)	7.8 (0.24)
Segundo tercio	8.3 (0.35)	8.0 (0.00)
último tercio	8.5 (0.43)	8.2 (0.22)
Saco final	8.2 (0.24)	8.0 (0.00)

### 6.13. Censos visuales.

Se graficaron las abundancias estimadas en los conteos para ambas especies (Fig. 11). En la gráfica del ángel real no se observa una disminución clara de la abundancia que pueda ser atribuible al efecto del muestreo. Para el ángel de Cortés se nota la ausencia de peces en los últimos tres meses de muestreo, aunque fue común que durante todo el año se observaran algunas estaciones sin individuos de ésta especie, pues esta especie nunca fue muy abundante.



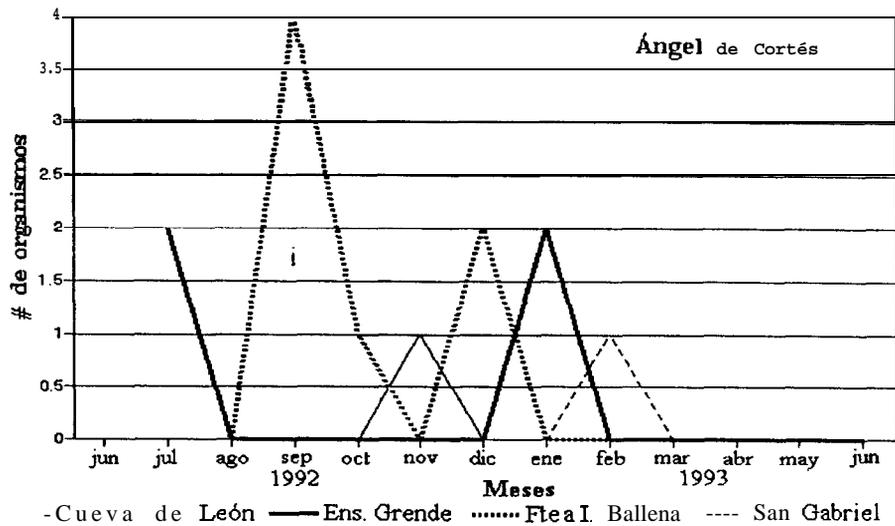


Fig. 11. Abundancias estimadas a partir de censos del ángel real y el ángel de Cortés.

### 6.14. Temperaturas.

En la Fig. 12 se observan los valores de temperaturas superficiales obtenidas durante los muestreos. Se ve que ambas zonas siguen una misma tendencia (con excepción de junio de 1992), y que las temperaturas más altas se presentaron de junio a octubre.

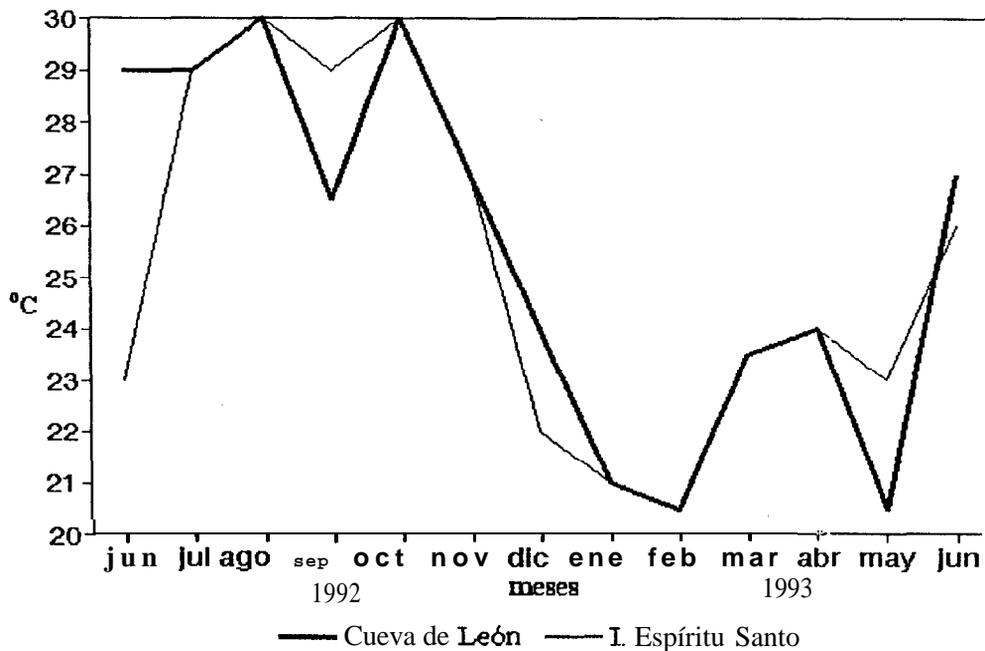


Fig. 12. Temperaturas medidas en las zonas de muestreo. Los valores de Isla Espiritu Santo son el promedio de las obtenidas en Ensenada Grande, frente a la Isla Ballena y punta San Gabriel.

## 6.15. Conducta.

En los buceos realizados se observaron 146 organismos, de los cuales sólo cuatro eran ángeles de Cortés; por lo cuál esta parte del estudio sólo se realizó sobre el pez ángel real.

### 6.15.1. Socialización. †

El 79% de los peces fueron vistos nadando a menos de 1 m del fondo y en el 58% de las veces se encontraban solos. Cuando no estaban solos, generalmente formaban parejas (31%) y sólo en muy pocas ocasiones (11%) **fueron** vistos en grupos de 3 o más individuos. Las parejas estuvieron formadas por hembras o por un macho y una hembra, nunca por dos machos, y sólo en grupos de tres o mas organismos se vieron juntos dos o mas machos e incluso podían encontrarse en mayor proporción que las hembras.

### 6.15.2. Comportamiento alimentario.

Para alimentarse en el fondo, estos peces mordisquean sobre las rocas y generalmente lo hacen sin la compañía de individuos de su misma especie. En tanto que cuando se alimentan en la columna de agua, generalmente lo hacen junto con otras especies como *Chromis atrilobata* Gill y *Abudefduf troschelii* Gill, formando grupos compactos en un área específica. Cuando se alimentan en el fondo, frecuentemente se inclinan sobre un costado antes de dar una mordida, quizás esto les permita ver mejor el alimento y/o posibles depredadores, ya que según Hyatt (1979), los peces que se alimentan durante las horas de luz, bagan la búsqueda del alimento en la visión.

Pudo comprobarse que los juveniles son territorialistas, ya que en general siempre se encontraban cerca de un mismo sitio, regresaban a él cuando se les alejaba y mostraban agresividad hacia otros peces pequeños que se acercaban a su territorio, aunque en ocasiones se llegaron a encontrar dos y hasta tres individuos en un mismo refugio. No se encontraron indicios de que los adultos también **fueran** territorialistas.

### 6.15.3. Asociación con otras especies.

*H. passer fue* visto frecuentemente en compañía de otros peces; en general la especie con la que mas se observó fue *C. atrilobata* (70%) seguido de *Thalassoma lucassanum* Gill (13%), *Prionurus punctatus* Gill (10%) y *A. troschelii* (7%). Con *C. atrilobata* y *A. troschelii* generalmente fue visto a media agua, moviéndose dentro de un área relativamente pequeña, al parecer para alimentarse de crustáceos planctónicos (según lo encontrado en los análisis de contenido estomacal). Con **las otras** dos especies se le observó alimentándose en el fondo.

#### 6.15.4. Alimentación.

De acuerdo a las observaciones, se calcularon los porcentajes de abundancia de cada grupo alimentario en la dieta. Sin embargo en la mayoría de las ocasiones fue imposible determinar sobre que grupo dirigían sus mordidas. Como puede verse en la Tabla 7, los resultados son poco precisos.

**Tabla 7. Frecuencia de mordidas de *H. passer* sobre cada grupo alimentario.**

<b>GRUPO ALIMENTARIO</b>	<b>FRECUENCIA</b>
Algas	<b>36%</b>
Indeterminado en la columna	24%
Indeterminado en el fondo	40%

#### 6.15.5. Actividad nocturna.

En el buceo nocturno se observó que ambas especies no tienen actividad durante la noche y reposan en cavidades entre las rocas. En el buceo de las 5:30 a.m. se pudo observar que estos organismos inician su actividad poco antes del amanecer, pues al inicio del buceo se encontró a los peces en sus refugios y al final de éste, ya se encontraban alimentándose o nadando fuera de sus refugios.

## 7. ANÁLISIS.

### 7.1. Acerca de los métodos.

De acuerdo a la metodología empleada, el tamaño de muestra para determinar la dieta en ambas especies fue similar. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que la estimación se realizó a nivel anual, por lo que aún cuando en ambos casos se revisaron más estómagos de los que se supone son representativos de la dieta, no puede asumirse que los peces revisados de un mes en particular sean representativos de la alimentación de la población durante ese intervalo de tiempo, ya que mensualmente el número de estómagos fue bajo. Para poder determinar la dieta mensual sería necesario **realizar** las mismas gráficas de diversidad acumulada con los peces capturados en un mes, y así obtener un tamaño de muestra representativo. Además, si los peces estudiados son omnívoros, con un gran número de

especies en su dieta, como en este caso, cabría esperar que las diferencias mensuales no sean significativas.

Respecto al método de Jones (1968), puede decirse que es una buena alternativa en aquellos casos en los que se estudian organismos cuya dieta está constituida por individuos o trozos de ellos de tal tamaño y heterogeneidad de especies, que no permiten utilizar el método gravimétrico o volumétrico.

Considerando que el método de Jones (1968) se basa en la probabilidad de que cada alimento quede sobre las intersecciones, y a su vez, esta probabilidad está en función del tamaño y abundancia de cada especie o grupo, el método puede ser considerado como un buen estimador de la cantidad de cada especie que se encuentre en el tubo digestivo.

Por otro lado, puesto que en este caso, al comparar los métodos para estimar la abundancia (método por intersecciones, volumétrico y gravimétrico) no se encontraron diferencias significativas, estos pueden emplearse indistintamente.

## 7.1. Alimentación.

Aun cuando el ángel real (*H. passer*) tiene un espectro trófico más amplio que el ángel de Cortés (*P. zonipectus*), ambos peces son generalistas ya que presentan una gran riqueza de componentes alimentarios. Sobre el concepto de generalistas y especialistas existen varias versiones, las cuales varían de acuerdo a las características que se consideren para su definición; así por ejemplo, Hyatt (1979) quien se basa en la dieta, morfología y comportamiento, utiliza el termino generalista como sinónimo de omnívoro u oportunista. Moyle y Cech (1982) mencionan que para diferenciar a un depredador generalista de uno especialista, debe tomarse en cuenta la morfología del aparato digestivo y el comportamiento. Por otro lado, Jones et al. (1991), utilizando la dieta como criterio, definen como generalistas a aquellas especies que **impactan** a una variedad de tipos de presa; y como especialistas a aquellos que inciden sobre una o pocas especies. Esta última definición es la que se utiliza en el presente trabajo.

Con base en la morfología del tubo digestivo, los peces ángel se pueden clasificar como herbívoros, ya que poseen un intestino muy largo, pH estomacal ácido y un saco final en el que quizás existan endosimbiontes que le permitan romper las paredes celulares de las algas. Estas características, según Lobel (1981) y Horn (1989), son típicas de organismos herbívoros. Asimismo, el hecho de que las algas sean el grupo más abundante en su dieta, apoya esta clasificación (las características del sistema digestivo son discutidas en páginas posteriores).

Con respecto a su comportamiento, ambas especies de pomacántidos fueron clasificados como ramoneadores generalistas, ya que no presentan comportamientos

especializados para capturar sus presas y aún básicamente se alimentan en el fondo, el ángel real también puede alimentarse en la columna de agua. Considerando que se encontraron peces con el estómago lleno de un sólo tipo de alimento y que este alimento era raro en los demás peces, además de haber encontrado en el estómago trozos de plástico, coral, rocas y hasta una avispa, podemos considerarlos como oportunistas, pues al parecer, si existe un alimento disponible, aún cuando no sea común en su dieta, los peces lo ingieren.

Con respecto a las diferencias en alimentación, en los dendrogramas no se formaron grupos que compartieran un factor en común, esto tal vez como resultado de ser generalistas que se alimentan de lo que encuentran, aunque manteniéndose desde luego dentro de cierto tipo de presas; lo cual ocasiona que entre individuos que presenten **tallas** similares, el mismo sexo y que cohabiten, pueden encontrarse diferencias en alimentación tan grandes o mayores que entre individuos de diferentes tallas, sexos y que se encuentren viviendo en el mismo lugar. Este comportamiento ocasiona que no existan diferencias obvias entre sexos, tallas, ni época del año. En el dendrograma del ángel de Cortés, no se observan asociaciones dadas por algún patrón claro, aunque de manera un tanto difusa, pueden observarse ciertas diferencias por zonas, las cuales, suponemos, son debidas a diferencias en las abundancias de los alimentos entre las zonas, que a su vez se reflejan en diferencias de dietas.

En el dendrograma obtenido a partir los ejemplares del ángel real, se observa cierta agrupación de los peces capturados en los meses de mayo, junio y julio. Sin embargo, con excepción de julio, los otros dos meses tienen individuos fuera del grupo y en especial junio presenta más individuos fuera del grupo que dentro de él (tanto del año '92 como del '93). En la Fig. 12 se observa que para Cueva de León, que es donde se capturaron los peces ángel real, la temperatura en mayo, junio y julio tiene diferencias grandes (de 20.5 a 29.5°C), lo cual es un indicador de que el factor temperatura no tiene una influencia suficiente como para verse reflejada en la alimentación, pues los peces capturados en estos meses son los que se presentan una correlación más alta en el dendrograma, aún cuando las diferencias de temperatura **fueron** de 9° C.

Por otro lado, existen correlaciones muy altas entre peces de meses distintos, con temperaturas muy diferentes y de tallas y sexos distintos. Hourigan, et *al.* (1989), tampoco encontraron diferencias en el alimento de *Holacanthus tricolor* al analizar la dieta entre las diferentes tallas.

Durante 1992 se presentó el fenómeno de Oscilación Sureña de "El Niño" (Halpert y Ropelewski, 1993), lo cual pudo haber influido sobre las especies de la dieta que tienen sus mayores abundancias durante los meses de frío, **y** pudo permitir que las comunidades que normalmente se presentan durante los meses cálidos, persistieran de manera más o menos

abundante durante todo el año, lo que a su vez pudo permitir que la dieta de ambos peces ángel se mantuviera relativamente constante.

## 7.2. Herbivorismo

Las algas presentan defensas para evitar el herbivorismo; entre éstas se incluyen: baja digestibilidad (Santelices y Ugarte, 1987), calcificación o dureza del talo, crecimiento impredecible en espacio y tiempo (Littler y Littler, 1980) y toxicidad resultante de la síntesis y almacenamiento de compuestos secundarios (Paul y Hay, 1986; Horn, 1989), las cuales generalmente se emplean de manera combinada (Duffy y Hay, 1990; Hay, 1992), tratando de mantener un equilibrio entre los costos y beneficios de presentarlas (Hay, 1984). Los mecanismos de defensa han sido producto de las presiones selectivas generadas por los propios herbívoros (Duffy y Hay, 1990; Hay, 1992).

En general, aquellos herbívoros con estructuras bucales débiles, que no pueden romper talos cuya dureza o calcificación es elevada, suelen ser tolerantes a las defensas químicas (Paul y Hay, 1986). Parámetros como la temperatura y grado de llenado del estómago, pueden afectar el tiempo de tránsito del alimento por el estómago (Horn y Gibson, 1990) y por lo tanto su tasa de asimilación de nutrientes. Por otro lado, también el contenido nutricional de las algas varía entre las distintas especies y formas (Hanisak *et al.*, 1988), e inclusive las variaciones pueden darse entre la mañana y la tarde (Horn, *et al.*, 1990). El contenido de tóxicos, también presenta variaciones que pueden ser anuales, poblacionales, individuales o entre las diferentes partes del alga (Hay *et al.* 1988); lo cuál puede provocar que los peces prefieran alimentarse de las algas más nutritivas y menos tóxicas.

Como organismos bentónicos, las esponjas presentan mecanismos de defensas similares a los de las algas. Aunque con menor frecuencia que en las algas, también se han realizado estudios para determinar la toxicidad de estos invertebrados sésiles (Green y Bakus, 1975; Green, 1977), y se sabe que en zonas tropicales existe un mayor porcentaje de esponjas tóxicas, el cual tiene una relación inversa con la latitud. Estas esponjas tóxicas son evitadas por la mayoría de los peces y se supone que al igual que en las algas, es la intensidad de ramoneo lo que ocasiona la mayor toxicidad de las esponjas tropicales por lo que es de esperar que la toxicidad de las algas también aumente de manera inversa con la latitud. Se han hecho trabajos sobre toxicidad en algas (Pauly y Hay, 1986) y esponjas (Green, 1977) y se ha encontrado que algunos pomacántidos de los géneros *Pomacanthus* y *Holacanthus* consumen especies tóxicas sin daño aparente. En la Tabla 8 se muestran algunas especies tóxicas o potencialmente tóxicas o nocivas encontradas en los estómagos del ángel real y el ángel de Cortés.

**Tabla 8. Algas y esponjas que se sabe son o pueden ser tóxicas o nocivas para los peces y que se encontraron en los tractos digestivos de *H. passer* y *P. zonipectus*. \*No de la misma especie encontrada en los tubos digestivos, pero si del mismo género.**

ESPECIE O GÉNERO	TÓXICO QUE PRESENTA
<b>Algas</b>	
<i>Caulerpa sertularoides</i>	Caulerpina, un tóxico débil hacia los herbívoros; caulerpicina y caulerpenina, esta última detiene la división celular en huevos de erizo fertilizados,
<i>Halimeda discoidea</i>	Halimedatetraacetato en concentraciones relativamente altas; ictiotóxico e ictiodisuasivo.
<i>Dictyota cervicornis</i> *	Presenta algunos metabolitos secundarios. El género ha mostrado presencia de metabolitos terpenoides.
<i>D. menstrualis</i> *	Paquidictiol-A y dictiol-E, ambos son alcoholes diterpenos que actúan como ictiodisuasivos.
<i>H. bartayresii</i>	Diterpenoides con propiedades fungicidas.
<i>D. dichotoma</i>	Mostró puntos polares activos en la cromatografía de capa fina al verse bajo luz ultravioleta (UV).
<i>Dictyopteris membranacea</i> *	Mostró puntos activos con UV. El Género contiene una variedad de metabolitos de origen biogénico mezclado (terpenoides y porciones aromáticas).
<i>D. delicatula</i>	Dictioterpereno-A y B, los cuales son carbohidratos ictiodisuasivos.
<i>Padina vickersiae</i> *	Mostró un punto polar púrpura estaño. En la especie no se han encontrado metabolitos secundarios extraños.
<i>Sargassum polycetatum</i> *	Polifenol bactericida y antilarval con capacidad ictiodisuasiva.
<b>Esponjas</b>	
<i>Haliclona</i> spp. *	De 14 especies reportadas, 7 son ictiotóxicas.
<i>Aplysina</i> spp. *	De 3 especies, una resultó ictiotóxica.
<i>Geodia</i> spp. *	Dos especies ictiotóxicas registradas.
<i>Tedania</i> sp.	Produce un mucus ictiotóxico que incluso puede afectar al hombre.
<i>Chondrilla nucula</i>	Ictiotóxica.
<i>Callyspongia</i> spp. *	De dos especies, una ictiotóxica.

**Fuente: Green, 1977; Hay, 1984; Paul y Hay, 1986; Bergquist, 1987; Hay, 1992.**

Este alto número de especies tóxicas ingeridas es congruente con su estructura bucal, ya que estos peces ángel no poseen adaptaciones que les permitan romper estructuras duras.

Los peces herbívoros, casi sin excepción, carecen de la capacidad enzimática intrínseca para digerir compuestos estructurales vegetales como la celulosa (Rimmer y Wiebe, 1987). Esto se debe a que sólo tienen carbohidrasas las cuales son capaces de romper los enlaces alfa, pero no los enlaces **beta**, los cuales se presentan en la celulosa y compuestos estructuralmente similares (Mackie y Preston, 1974; citado por Horn, 1989). Las algas verdes y rojas contienen enlaces alfa en sus productos de almacenamiento, en tanto las algas café tienen enlaces beta (Craigie, 1974; citado por Horn, 1989), lo cuál dificulta aún más el aprovechamiento de éstas últimas. Presumiblemente es por carecer de la capacidad enzimática para romper estos enlaces beta que en los tractos de los peces herbívoros existen especializaciones morfológicas y fisiológicas (Horn, 1992), con lo cuál se poseen medios alternativos para tener acceso a los nutrientes de las células vegetales.

Anteriormente se creía que la producción de carbohidrasas estaba asociada a un hábito herbívoro, sin embargo esto no siempre es cierto, ya que muchos carnívoros contienen carbohidrasas (Horn, 1989). Varios autores han discutido sobre la capacidad de los peces para digerir y aprovechar las algas (Montgomery, 1980; Lobel, 1981; Lubchenco y Gaines, 1981, entre otros); sin embargo se desconocía qué tanto un pez puede realmente absorber los compuestos de las algas. En 1987, Anderson utilizó  $^{14}\text{C}$  para demostrar la capacidad de *Girella tricuspidata* para absorber carbono desde el alga *Enteromorpha*; con el experimento quedó claramente demostrado que esta especie es capaz de aprovechar hasta el 80% del carbono proveniente del citoplasma y de la pared celular.

### 7.2.1. pH.

Según Lobel(1981), los peces pueden tener acceso a los nutrientes de las algas mediante cuatro mecanismos:

1. Por lisis ácida en el estómago. Este mecanismo se presenta en peces con paredes estomacales delgadas, pH ácido en el estómago e intestino largo. Según el autor, un pH menor a 3.5 es suficiente para romper la pared celular de algunas algas, y a un pH de 2, son muy pocas las algas resistentes a la hidrólisis ácida.
2. Por trituración del material con molinos faríngeos. Además de los molinos faríngeos, los peces que presentan este mecanismo tienen un intestino moderadamente largo.
3. Por trituración del material. Se presenta en peces con estómagos musculares gruesos en forma de molleja y con un intestino largo.
4. Manteniendo microorganismos que fermenten el alimento en algún compartimento del tracto. Los peces que presentan esta adaptación poseen uno o más ciegos en la parte

posterior del tubo digestivo y tienen un intestino largo. Las poblaciones de microorganismos pueden contribuir con enzimas hidrolíticas, incluyendo la celulasa y quitinasa.

Lobel (1981) clasifica a los pomacántidos dentro del grupo de peces con bajo pH en el estómago y un intestino largo.

Al medir el pH a lo largo<sup>1</sup> del tubo digestivo de los peces ángel real y de Cortés, se encontraron valores muy bajos en el estómago, lo cuál permite suponer que mediante una fuerte acidez estos peces son capaces romper las paredes celulares y así pueden tener acceso a los nutrientes encerrados en las células vegetales. Lobel (1981) encontró que con valores de pH de 2 a 3.5, las paredes celulares pueden ser rotas; estos valores y aún más bajos, fueron registrados en el presente estudio para ambas especies de peces ángel. Los valores de pH bajos no son exclusivos de los peces herbívoros, pues también están presentes en el estómago de los peces carnívoros, ya que la pepsina (una proteasa) tiene una actividad máxima a un pH de 2 (Horn, 1989), esto quizás pudo haber sido una preadaptación que facilitó el herbivorismo en los peces (Horn, 1989). En el resto del tubo digestivo de *H. passer* y *P. zonipectus se* obtuvieron valores neutros o ligeramente básicos, lo cuál es necesario para que enzimas como las lipasas y algunas carbohidrasas (las cuales son producidas en el páncreas o intestino) puedan efectuar una digestión enzimática, ya que requieren de un pH neutro o ligeramente alcalino (Horn, 1989), además un pH alcalino también puede disociar algunos ictiotóxicos constituidos por proteínas-taninos (Lobel, 1981).

### 7.2.2. Endosimbiontes.

Al final del intestino de *H. passer* y de *P. zonipectus se* encuentran dos esfínteres; el primero aproximadamente a diez centímetros del final del tubo digestivo y el segundo en el ano. Entre estos dos esfínteres, el intestino presenta una gran distensión donde el pez mantiene una gran cantidad de alimento semidigerido; esta distensión o saco final es más marcada en el ángel real, en y llega a ser incluso más grande que el estómago. Quizá este saco final sea utilizado para mantener simbiontes que le permitan aprovechar al máximo las algas ya que esto ha sido observado en otras especies de peces herbívoros (Rimmer y Wiebe, 1987; Clements, 1991).

Para que este saco final pueda funcionar como zona de fermentación donde los simbiontes pudieran romper los enlaces de la pared celular, es necesario que se cumplan los siguientes requisitos (Horn 1989):

- a) Un aporte constante de algas.
- b) Un tiempo de transito en el intestino relativamente largo.

- c) Condición anaeróbica.
- d) Un pH constante.
- e) Temperatura constante, de preferencia elevada.

Todos estos requisitos parecen cumplirse para el ángel real, puesto que nunca se encontró un saco **final** vacío, con lo cuál se tiene asegurada la presencia constante de algas. Y a su vez, como se sabe que estos peces no se alimentan durante la noche (como observó en los buceos nocturnos y en los peces capturados durante la noche y madrugada), nos permite suponer que el tiempo de tránsito del alimento a través del tubo digestivo es mayor a 13 horas. El pH es bastante constante como pudimos observarlo en la Tabla 6, y solo faltaría saber si existe una condición anaerobia. Lo que si es **difícil** suponer que se cumpla es el mantener una temperatura constante, ya que por ser el lugar de estudio una zona de transición (límite de la Provincia Mexicana y la Provincia de Cortés (Briggs, 1974)), está sujeta a marcados cambios en la temperatura durante el año. Y puesto que estamos hablando de organismos poiquiloterms, es de esperar que estos cambios también se presenten a nivel del aparato digestivo. Para el ángel de Cortés, además de estos cambios de temperatura se presenta la dificultad de que no siempre tienen algas en el saco final, lo cuál provoca que no se tenga un aporte constante de alimento para los endosimbiontes y que se presenten más variaciones en el pH del tubo digestivo (Anderson, 1991), y por lo tanto, puede disminuir la eficiencia de las enzimas encargadas de descomponer la celulosa y compuestos similares, ya que de acuerdo a Fänge y Grove (1979), la mayoría de las enzimas operan mejor a un pH específico. Quizás para aquellos organismos que viven en zonas más tropicales, este saco final funcione mejor, ya que las temperaturas son más elevadas y constantes que en las zonas templadas o subtropicales.

### **7.2.3. Descripción del sistema digestivo y su relación con la dieta.**

No existen trabajos histológicos sobre el sistema digestivo de pomacántidos, sin embargo Anderson (1986), ha descrito histológica y citológicamente el tubo gástrico de *Girella tricuspidata* (Quoy y Gaimard), un pez herbívoro marino de la familia Kyphosidae. La región anterior del estómago de este pez contiene una superficie de epitelio mucoso y una red de glándulas tubulares constituidas por un sólo tipo de células glandulares, a las cuales se les ha atribuido la secreción de pepsinógeno y ácido clorhídrico. Estas glándulas tubulares no están presentes en la región pilórica en donde existen células secretoras de gránulos de naturaleza desconocida. La mucosa intestinal se divide en una región anterior (aprox. 30%) y una sección posterior; los enterocitos de la porción anterior muestran evidencia de absorción de lípidos, en tanto los de la región posterior y el recto muestran una actividad pinocítica

considerable. Se encontraron **amilasas** y lipasas en los ciegos pilóricos, intestino y recto, pero no en el esófago y estómago. En general no tienen alteraciones histológicas o ultracelulares que las diferencien del resto de los teleósteos. Suponemos que un arreglo similar puede presentarse en el sistema digestivo de los pomacántidos.

Como peces herbívoros, cabe suponer que la relación longitud del intestino/longitud de los peces ángel aumente con la edad (y por lo tanto con la talla), ya que los peces herbívoros inician su alimentación como omnívoros (White, 1985), y es conocido que los omnívoros poseen intestinos relativamente más cortos que los herbívoros (Horn, 1989). Sin embargo, esto no se observa en la gráfica (Fig. 8), lo cuál tal vez sea debido a que no fueron capturados individuos juveniles.

Con sus adaptaciones al herbivorismo, los pomacántidos aparentemente poseen una alta eficiencia de asimilación de las algas. Menzel (1959 citado en Horn, 1989), reportó eficiencias de asimilación entre 72 y 85% para *Holacanthus bermudensis*; lo cuál es un valor muy alto, ya que para los herbívoros Anderson (1988) reporta valores de asimilación entre 29 y 65%. Considerando esta información (aún cuando las especies estudiadas en esta tesis no tengan valores tan altos, existe el precedente de que en esta familia se tienen los valores más altos registrados), el prolongado tiempo de tránsito a través del tubo digestivo, los valores de pH encontrados en el tracto y la presencia del saco final, se podría suponer que las dos especies de peces ángel estudiadas pueden aprovechar de manera eficiente las algas ingeridas, así como el resto del alimento. Sin embargo, puesto que fueron muy pocas especies en la dieta las que presentaron una diferencia significativa entre sus concentraciones del estómago y del saco final, quizás no puedan aprovechar de manera total el alimento ingerido y más bien debe existir un equilibrio energético entre los costos de aprovechar al máximo todo el alimento ingerido y el costo de conseguir más alimento; esto es algo similar a lo que Krebs (1978) menciona, sólo que en lugar de estar referido a la búsqueda, en este caso lo que se busca hacer más eficiente es el aprovechamiento del alimento, es decir, aprovechar el alimento ingerido hasta el punto en el que energéticamente sea igual de costoso digerirlo y absorberlo que conseguir más alimento.

No se sabe con certeza por qué un pez que incluye animales en su dieta debe incluir también una gran cantidad de vegetales, puesto que éstos son de menor calidad energética, presentan dificultades para poder acceder a sus nutrientes y disminuyen la tasa de crecimiento (Fris y Horn, 1993). Una posible explicación puede ser que los vegetales sirvan para aumentar el volumen, lo cuál llena el estómago y esto hace que se secreten más ácidos y se aproveche mejor tanto el alimento de origen animal como vegetal (Montgomery y Targett 1992), o bien para obtener vitaminas y minerales, o simplemente porque es fácil su obtención, pues no requiere una conducta especializada.

Por lo general, en los trabajos de alimentación no se hacen reflexiones sobre la digestibilidad del material ingerido y, específicamente, en los estudios de alimentación que se han realizado sobre *H. passer* y *P. zonipectus* no se analizan más de 10 organismos por cada especie (e.g. Reynolds y Reynolds, 1976; Bermudez y García, 1985), así como tampoco se discute sobre los posibles cambios temporales, espaciales o fisiológicos que pudieran hacer que se modifique su dieta, lo cual puede hacer que los resultados y conclusiones de tales resultados estén sesgados.

#### **7.2.4. Efecto de la dieta de ambos pomacántidos sobre el ecosistema.**

Los depredadores de animales sésiles pueden tener profundos efectos sobre las plantas (Lubchenco y Gaines, 1981) y viceversa, ya que por ser el sustrato un factor limitante, al remover un organismo de un lugar, deja un espacio vacío, el cual puede ser ocupado por uno o varios organismos de otra especie, modificando así la abundancia de ambas especies, la que deja el espacio y la que lo ocupa. Como resultado de esto, la mayoría de los patrones de distribución local son reguladas por interacciones bióticas (Lubchenco y Gaines, 1981). En los artículos de herbivorismo (e.g. Ogden y Lobel, 1978) se dice que los erizos son más importantes que los peces en ciertas localidades. Sin embargo, al no existir erizos en abundancia en las zonas del presente estudio, se puede suponer que las comunidades algales son controladas por los peces y por factores abióticos además de por el reclutamiento.

En las zonas donde la luminosidad es escasa, las algas se encuentran en desventaja competitiva con respecto a las esponjas, y en zonas bien iluminadas ocurre lo contrario (Baynes, 1993) por lo que los peces, al comerse las esponjas en zonas con escasa luminosidad podrían estar permitiendo a las algas tener más oportunidades de acceder al sustrato, y al comerse las algas en las zonas con buena iluminación estarían permitiendo a las esponjas tener más área; de ésta manera los peces pueden estar haciendo que la comunidad presente una mayor diversidad.

En Cabo Pulmo, un arrecife coralino relativamente cercano a la zona de estudio, el ramoneo (principalmente por peces) es el responsable de regular la comunidad algal en superficies horizontales y de restringir la abundancia de invertebrados sésiles en todo el arrecife (Baynes, 1993). Algo muy parecido puede estar ocurriendo en los arrecifes rocosos, en donde el número de ramoneadores es grande, y en donde al igual que en los arrecifes coralinos, los pomacántidos pueden estar participando en cierta medida.

### 7.3. Competencia interespecífica.

En general, los peces de arrecife se traslapan extensivamente en su alimento y microhabitat, y la especialización puede estar prácticamente ausente (Anderson *et al.*, 1981).

Hourigan *et al.* (1989), al trabajar con tres especies de pomacántidos en el Caribe, obtuvieron valores de traslapamiento con el índice de Schoener de 0.496 para especies del mismo Género y valores de 0.490 y 0.352 para especies de la misma Familia pero de diferente Género. Estos valores son menores al encontrado entre el ángel real y el ángel de Cortés (0.562), lo que indica que existe un traslapamiento de dietas mayor al 50%, el cuál es un valor alto, sobre todo si se considera que para el cálculo no sólo se toma en cuenta el número de especies repetidas en ambas dietas; sino también las abundancias de cada especie presa en la dieta de cada especie depredador. Sin embargo, esto no implica que exista competencia entre los pomacántidos estudiados, ya que los peces fueron capturados en zonas diferentes, lo cuál permite a ambas especies explotar el mismo recurso puesto que tienen diferente nicho espacial. O bien, aún cuando vivan en la misma zona, pueden explotar el mismo recurso si éste existe en abundancia, lo cuál le permite al alimento no ser limitativo.

El hecho de que ni *H. passer* ni *P. zonipectu* sean territorialistas como adultos, refuerza la idea de que el recurso alimentario no es un factor limitante, ya que este comportamiento sólo se presenta cuando los costos energéticos necesarios para mantener un territorio son menores que los beneficios obtenidos de él (Brown, 1964; citado por Draud, *et al.*, 1990). Según este autor, si un recurso no es limitativo, no es necesario hacer gastos en mantener un territorio.

Otra manera de evitar la competencia conviviendo en la misma área puede ser teniendo un comportamiento diferente, pues es más fácil ajustar el comportamiento que cambiar los hábitos alimentarios (Hespenheide, 1982). En este caso podría ser que una especie explotara las zonas más profundas (el ángel de Cortés) y otra las zonas someras y la columna de agua (el ángel real). Esta premisa es apoyada por observaciones en campo y por haber encontrado crustáceos planctónicos en los estómagos del ángel real en una proporción grande y casi no haber encontrado éste componente en el estómago de los ángeles de Cortés.

Hourigan *et al.* (1989) encontraron que en el Caribe el alimento y el refugio son un factor limitante para *Holacanthus tricolor* en tanto para *Pomacanthus paru* y *Pomacanthus arcuatus* el alimento no fue factor limitante, pero si lo fueron las zonas de refugio. Puesto que los pomacántidos estudiados en el presente trabajo comparten el alimento, coinciden en la época reproductiva y frecuentemente también comparten el área, debe de existir alguna manera de disminuir la competencia, y es que no sólo comparten el recurso entre ellos, sino que también con muchas otras especies\_ que habitan el arrecife. En lo referente a alimentación, los mecanismos pueden ser el obtener recursos con mayor intensidad durante

ciertas horas del día, y que este lapso de mayor pastoreo no se traslape entre especies; los resultados obtenidos al hacer el análisis del llenado de los tractos digestivos durante el día parecen apoyar esta hipótesis, aunque todavía no es suficiente la información como para poder afirmar esto.

En los peces capturados, se observó que el ángel real presenta el estómago más vacío a las 6:00 a.m. y el máximo llenado a la 1:00 p.m. Probablemente antes de la 1:00 p.m. disminuye su tasa de ingestión puesto que una vez lleno no puede ingerir más de 10 que evacua. Para el caso del ángel de Cortés se encontraron dos máximos de llenado durante el día, el primero alrededor de las 10:00 a.m. y el segundo alrededor de las 2:00 p.m.; sin embargo, su máximo llenado es menor al del ángel real, es decir, proporcionalmente el pez ángel de Cortés tuvo siempre menos alimento que el pez ángel real; lo cual puede ser debido a la mayor longitud de su intestino y al mayor tamaño de su saco final (Fig. 10).

#### **7.4. Reproducción.**

Al realizar la disección de los peces se observaron gónadas maduras durante todo el año, sin embargo al ver los valores del índice gonadosomático (Fig. 5) se observó que éste es mayor durante el período julio-septiembre lo cual indica que es probablemente durante este periodo de altas temperaturas (Fig. 12) cuando se tiene el mayor porcentaje de hembras maduras.

Moyer *et al.* (1983) reportan un hermafroditismo protogínico en esta familia; y Hourigan, *et al.* (1989) encontraron que en *Holacanthus tricolor* la hembra más grande se transforma en macho en ausencia de éste.

Bauer y Bauer (1981) quienes trabajaron con seis especies del Género *Centropyge* (Pomacanthidae) y cuyos resultados concuerdan con los dos trabajos citados previamente, encontraron que el ser protogínico es una característica generalizada en la Familia. Además reportan que estos peces presentan una estrategia reproductiva diferente a las descritas anteriormente, la llaman “estrategia de desove continuo” la cuál consiste en una producción diaria sostenida de gametos por cada individuo, que se efectúa durante todo el año o época reproductiva, dependiendo de la latitud, y resulta en una dispersión larval máxima y continua. En latitudes subtropicales la producción de gametos no se efectúa durante todo el año (Bauer y Bauer, 1981).

Según Moyer *et al.* (1983), la formación de harenes en *H. passer* ocurre mediante la reunión de varios machos en una zona específica, en donde cada uno forma un territorio al cuál llegan las hembras; el macho más grande establece su territorio en la zona central y es el que se reproduce con más hembras, Estos territorios son únicamente con fines reproductivos y sólo se presentan al anochecer, con una duración de aproximadamente media hora.

Aunque durante el presente estudio no se pudo comprobar si las especies estudiadas son hermafroditas protogínicas debido a que no se hicieron estudios histológicos, se infiere que sí lo sean, ya que las hembras presentaron tallas significativamente más pequeñas que los machos. Sin embargo, al ver la proporción entre machos y hembras para ambas especies se ve que para el ángel real esta es de 1: 1.35 (n=2 12) y para el ángel de Cortés es de 1 :0. 55 (n=115); ambas proporciones **son** estadísticamente diferentes de una proporción 1:1 entre machos y hembras (*H. passer*,  $\chi^2=5.21, 0.025>P>0.01$ , g.l.=1 y *P. zonipectus*,  $\chi^2=9.47, 0.005>P>0.001, g.l.=1$ ; Ho: La proporción entre sexos es 1:1). Estas diferencias entre las especies pueden ser debido a distintos hábitos reproductivos (en cuyo caso los valores obtenidos son representativos de la población), o a que por errores de muestreo se haya subestimado a alguno de los sexos en alguna o ambas especies (en este caso nuestros datos no serían representativos de la población). Moyer *et al.* (1983) reportaron que en la zona norte de la distribución de algunos pomacántidos existen más machos que en las zonas tropicales, sin embargo, no da una explicación de este fenómeno. A pesar de esto, puede ser que el hermafroditismo protogínico se presente, aunque para corroborarlo es necesario hacer estudios histológicos.

## 7.5. Comportamiento.

Reynolds y Reynolds (197 1) reportan que *P. zonipectus* se encuentra en áreas rocosas situadas cerca de la arena, en tanto *H. passer* se encuentra en zonas rocosas en donde el agua es relativamente clara. Cuando se combinan ambas condiciones es común ver juntas a las dos especies; sin embargo, en las seis zonas que fueron muestreadas no se observaron muchos ángeles de Cortés, aún cuando se tuvieron sustratos rocosos, rocoso-arenosos y de coral, con condiciones de claridad del agua muy diversas. La ausencia de esta última especie puede deberse a que en la zona, sus poblaciones son menores a las del ángel real o bien existe una división del área, la cuál no está dada ni por el sustrato ni por la turbidez del agua. Quizás su distribución este en función de las zonas de refugio, que Reynolds y Reynolds (197 1) y Hourigan *et al.* (1989) mencionan como un factor limitante de ambas especies. O tal vez tengan microhabitats dados por el comportamiento, como sucede en los pomacéntridos estudiados por Ebersole (1985).

Al comparar los resultados del análisis del contenido estomacal con los obtenidos mediante la observación directa de los hábitos alimentarios se ve que no concuerdan los datos de abundancia para las esponjas y los crustáceos (Tablas 6 y 8). Para el caso de las esponjas puede deberse a que quizás quedaron ocultas en el 40% de las veces que no pudo determinarse el tipo de alimento que los organismos estaban mordisqueando. Es posible que las especies aquí estudiadas se estén alimentando de esponjas en zonas más profundas, ya que

al realizar un muestreo de esponjas en las zonas en la que se capturaron los peces no pudo obtenerse más que una especie, y ésta no era la más consumida por el pez (sólo se obtuvo *Aplysina* spp.). Por otro lado, tal vez la abundancia de los crustáceos esté sobrevaluada en las observaciones directas ya que por ser éste un tipo de alimento que se captura a media agua, los peces fueron más visibles al momento de realizar los buceos, en tanto algunos de los peces que pudieron estar alimentándose en el fondo quizás no fueron vistos por estar ocultos tras alguna roca.

En las observaciones fue común ver solos a los individuos de *H. passer*, tal como ocurre en otras especies del mismo género, como *H. ciliaris* y *H. tricolor* (Neudecker y Lobel, 1982). Este comportamiento puede deberse a que el ramoneo en parejas es menos efectivo que el ramoneo en solitario (Neudecker y Lobel, 1982).

No se observaron conductas reproductivas, lo cuál era de esperarse ya que no se realizaron buceos en la tarde, que es cuando se efectúan los cortejos (Bauer y Bauer, 1981; Neudecker y Lobel, 1982; Moyer *et al.*, 1983).

Lo encontrado en relación a las actividades del ángel real durante el día y la noche coinciden con lo reportado por Hobson (1965), quien dice que esta especie se alimenta durante el día a media agua o en el fondo, y que por la noche los individuos se refugian en cuevas y grietas para reposar.

## **7.6. Efecto del estudio sobre los peces de la zona de muestreo.**

Los ángeles real fueron capturados en Cueva de León y los ángeles de Cortés en tres zonas distintas de la Isla Espíritu Santo. Se eligió tener zonas de muestreo fijas de entre 50 y 100 metros de longitud para que en caso de que la abundancia de los peces del lugar disminuyera debido a la captura, no se afectara a la población, ya que sólo se estaría impactando a una parte muy pequeña y gracias a su movilidad, estas zonas podían ser cubiertas nuevamente por aquellos peces que no estuvieran dentro de la zona de extracción.

Para hacer una estimación de los cambios que pudiera sufrir la comunidad de peces, se utilizaron los resultados de censos visuales realizados en las zonas de muestreo. En los censos no se observa una disminución clara en el número de peces ángel real y de Cortés que pudiera ser atribuible a la extracción (Fig. II). Aunque debe tenerse en cuenta que los censos visuales no son estimadores precisos de la abundancia (Buckley y Hueckel, 1989; Greene y Alevizon, 1989; Borton *et al.*, 1991), a no ser que se realicen sobre una sola especie (McCormick y Choat, 1987), y los censos que se realizaron en este estudio fueron hechos sobre la ictiofauna en general.

Al parecer los ángeles real no se vieron afectados ya que siempre se observó aproximadamente la misma cantidad de peces, aunque sí se modificó su comportamiento ya

que presentaron un aprendizaje muy rápido, y aprendieron a **menterarse** a una distancia adecuada de los buzos para no ser capturados.

Desde el inicio del estudio los peces ángel de Cortés no fueron muy abundantes; sin embargo, con la extracción, la abundancia de estos peces en las zonas de captura disminuyó aún más, esto no se vio reflejado en los censos, pero si se reflejó en la dificultad para obtener muestras para los últimos meses.’

## 8. CONCLUSIONES. <sup>1</sup>

- I. En base a su dieta, tanto *H. passer* como *P. zonipectus* son omnívoros generalistas ya que incluyen un gran número de especies en su alimentación (tanto vegetales como animales).
- II. De acuerdo a la morfología de su sistema digestivo, estos peces fueron clasificados como herbívoros y presentan adaptaciones anatómicas y fisiológicas que según la bibliografía, hacen más eficiente el aprovechamiento del material vegetal.
- III. *H. passer* incluye 72 especies en su dieta y *P. zonipectus* 56, pero la base de ambas dietas está dada por **15** especies, de las cuales 8 son iguales en ambos peces.
- IV. Ambas especies presentan un traslapamiento muy alto en sus dietas, sin embargo no se tiene evidencia de que compitan por alimento.
- V. Los peces estudiados no presentan diferencias en su alimentación por sexos, tallas, periodo reproductivo o épocas del año.
- VI. Aún cuando durante todo el año pueden encontrarse individuos con gónadas muy desarrolladas, las dos especies presentan una época reproductiva similar, la cuál ocurre en el verano, cuando la temperatura del mar es más alta.
- VII. *H. passer* y *P. zonipectus* son peces ramoneadores diurnos. Al primero es más común encontrarlo en la columna de agua que al segundo.
- VIII. **No** presentan una conducta alimentaria especializada.
- IX. En ambas especies existe una clara división de tallas por sexo, siendo las hembras de tallas más pequeñas que los machos.

## 9. RECOMENDACIONES PARA TRABAJOS POSTERIORES

Para saber cual es la función del saco final descrito en el presente trabajo, y comprobar si realmente son un lugar en donde existen endosimbiontes, pueden hacerse cultivos de bacterias y/o protozoarios en medios con celulosa o compuestos similares como única fuente de alimento; a la vez, pueden hacerse estudios histológicos del tubo digestivo para ver si el saco final es una zona de absorción, ya que por encontrarse en la parte posterior, si realmente tiene endosimbiontes debe tener una absorción muy eficiente o de lo contrario el material digerido se iría junto con las heces, haciendo ineficiente a este sistema.

Para un resultado más concluyente sobre la época reproductiva es necesario hacer un estudio histológico. Este mismo estudio comprobaría lo hallado mediante el índice gonadosomático, el cuál muestra un mayor valor durante la época cálida (junio-septiembre), lo cuál coincide con lo reportado por Thomson *et al.* (1979), ya que ellos dicen que es durante el verano cuando se presenta la reproducción; aunque durante todo el año pudieron encontrarse gónadas en estadios de madurez aparentemente avanzado.

Es importante realizar estudios de abundancia poblacional y de distribución de juveniles, ya que según Harrington (1993), ésta distribución puede influir en los patrones de distribución de los adultos y puede proveer información de los factor-es que influyen en el reclutamiento de los juveniles a la población adulta.

Una vez que se obtengan los resultados de estudios poblacionales y de reproducción, en unión con los resultados del presente trabajo, se tendrán suficientes bases para poder regular adecuadamente este recurso para iniciar estudios de cultivo de estas especies.

Además de lo mencionado anteriormente, aún faltan cuestiones por resolver, como cuales son los factores que determinan la elección del alimento; efectos fisiológicos de los compuestos secundarios de las algas en la alimentación y digestión; la influencia del pH en los procesos digestivos; limitantes en el crecimiento de los peces herbívoros; el impacto ecológico de los peces en las comunidades bentónicas y competencia inter e intraespecífica.

## 10. BIBLIOGRAFÍA

ANDERSON, T.A. 1986. Histological and cytological structure of the gastrointestinal tract of the luderick, *Girella<sup>1</sup> tricuspidata* (Pisces, Kyphosidae), in relation to diet. J. Morphology. 190:109-119.

ANDERSON, T.A. 1987. Utilization of algal cell fractions by the marine herbivore the luderick, *Girella tricuspidata* (Quoy and Gaimard). J. Fish Biol. 31:221-228.

ANDERSON, T.A. 1988. The effect of feeding frequency on utilization of algal nutrients by the marine herbivore, the luderick, *Girella tricuspidata* (Quoy and Gaimard). J. Fish Biol. 32:911-921.

ANDERSON, T.A. 1991. Mechanisms of digestion in the marine herbivore, the luderick, *Girella tricuspidata* (Quoy and Gaimard). J. Fish Biol. 39:535-547.

ANDERSON, G.R.V., A.H. EHRLICH, P.R. EHRLICH, J.D. ROUGHGARDEN, B.C. RUSSELL y F.H. TALBOT. 1981. The community structure of coral reef fishes. Am. Nat. 117(4):476-495.

BAERENDS, G.P. 1971. The ethological analysis of fish behavior. In: HOAR, W.S. and CAILLIET, G.M., M.S. LOVE y A.W. EBEING (Eds.). 1986. Fishes: A field and laboratory manual and their structure, identification and natural history. Wadsworth Inc. EE.UU. 194 pp.

BAKUS, G.J. 1966. Some relationships of fishes to benthic organisms on coral reefs. Nature. 210(5033):280-284.

BAKUS, G.J. 1969. Effects of the feeding habits of coral reef fishes on the benthic biota. Proc. Symp. Corals and Coral Reefs. 445-448.

BAUER, J.A.Jr. y S.E. BAUER. 1981. Reproductive biology of pigmy angelfishes of the genus *Centropyge* (Pomacanthidae), Bull. Mar. Sc. 31(3):495-513.

- BAYNES, T.W. 1993. Effects of sedimentation, light and grazing **on** the encrusting community of a tropical rock reef **in** the southern Gulf of California. Tesis doctoral. University of California, San Diego, EE.UU. 159 pp.
- BERGQUIST, P.R. 1987. Sponges. University of California Press. Los Angeles, EE.UU. 268 **pp.**
- BERMÚDEZ, A.B.R. y L.G. GARCÍA. 1985. Hábitos alimenticios en los peces de las zonas rocosas de la Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias marinas. UNAM. México, D.F., 259 pp.
- BOUCHON-NAVARO, Y. 1986. Partitioning of food and **space** resources by chaetodontid **fishes on** coral reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **103:21-40.**
- BORTONE, S.A., D. SEIGEL y J.L. OGLESBY. 1981. The use of **cluster** analysis **in** comparing multi-source feeding studies. *Northeast Gulf Science.* **5(1):81-86.**
- BORTONE, S.A., T. MARTIN y C.M. BUNDRICK. 1991. Visual **census** of reef fish assemblages: A comparison of slate, audio, and video recording devices. *Northeast Gulf Science.* **12( 1): 17-23.**
- BRIGGS, J.C. 1974. Marine zoogeography. **McGraw-Hill.** New York, EE.UU. 475 pp.
- BRUSCA, R.C. 1980. Common intertidal invertebrates of the Gulf of California. Second edition. Univ. of Arizona Press. Arizona, EE.UU. 5 13 pp.
- BUCKLEY, R.M. y G.J. HUECKEL. 1989. Analysis of visual transects for **fish** assessment **on** artificial reefs. *Bull. Mar. Sc.* **44(2):893-898.**
- CAILLIET, G.M., M.S. LOVE y A.W. EBELING. 1986. **Fishes: a field** and laboratory manual **on** their **structure**, identification, and natural **history**. Wadsworth Publishing. California, EE.UU. 194 pp.
- CHOAT, J.H. y D.R. BELLWOOD. 1991. Reef **fishes**: their history and evolution. In: SALE, P.F. (Ed.). The ecology of **fishes on** coral reefs. **Academic** Press. San Diego, EE.UU. 39-66 pp.

- CLEMENTS, K.D. 1991. Endosymbiotic communities of two herbivorous **labroid fishes**, *Odax cyanomela* and *O. pullus*. *Mar. Biol.* 109:223-229.
- CRISCI, J.V. y M.F. LÓPEZ-ARMENGOL. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. EE.UU. 132 pp.
- DAVEY, G. 1989. Ecological learning theory. Routledge. Londres, Reino Unido. 340 pp.
- DRAUD, M., D.E. ITZKOWITZ y M. ITZKOWITZ. 1990. Co-defense of territory **space** by two species of coral reef **fishes**. *Bull. Mar. Sc.* 47(3):721-724.
- DUFFY, J.E. y M.E. HAY. 1990. Seaweed adaptations to herbivory. *BioScience* 40(5):368-375.
- EBERSOLE, J.P. 1985. **Niche** separation of two damselfish species by aggression and differential microhabitat utilization. *Ecology* 66(1): 14-20.
- FÄNGE, R. Y GROVE, D. 1979. Digestion.. *In*: HOAR, W.S., D.J. RANDALL, y J.R. BRETT (Eds.). *Fish Physiology, Vol VIII*. Academic Press. New York, EE.UU. 161-260 pp.
- FRIS, M.B. y M.H. HORN. 1993. Effects of diets of different protein **content** on food consumption, gut retention, protein **conversion** and growth of *Cebidichthys violaceus* (Girard) an herbivorous fish of temperate zone marine waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 166: 185-202.
- GOTSHALL, D.W. 1982. Marine **Animals** of Baja California: A guide to the **common fishes** and invertebrates. Sea Challengers. Monterey, EE. W. 112 pp.
- GREEN, G. 1977. Ecology of toxicity **in** marine sponges. *Marine Biology.* 40:207-215.
- GREEN, G. y G.J. BAKUS. 1975. Toxicidad en esponjas y holoturias. *An. Centro del Mar y Limn. Univ. Nal. Autón. México.* 2(1):61-66.

- GREENE, L.E. y W.S. ALEVIZON. 1989. Comparative accuracies of visual assessment methods for coral reef **fishes**. *Bull. Mar. Sc.* **44(2):899-912**.
- HALPERT, M.S. y C.F. ROPELEWSKI (Ed.). 1993. Fourth annual **climate** assessment: 1992. U.S. Govt. Printing **Office**: 1993. Wasington, D.C., EE. W. 90 pp.
- HANISAK, M.D., M.M. LITTLER y D.S. LITTLER. 1988. Significance of macroalgal polymorphism: intraspecific tests of the **functional-form** model. *Mar. Biol.* 99: 157-165.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L. 1978. Comparative feeding behaviours of marine and terrestrial vertebrates (Fish and Mammals) **in** a tropical environment. **In**: REESE, E.S. and F.J. LIGHTER (Ed.). *Contrast in behaviour. Adaptations in the aquatic and terrestrial Environments*. John Wiley and **Sons**, EE.UU. 406 pp.
- HARRINGTON, M.E. 1993. Agression **in damselfish**: Adult-juvenile interactions. *Copeia* (1):67-74.
- HAY, M.E. 1984. **Predictable** spatial escapes from herbivory: How do these affect the evolution of herbivore resistance **in** tropical marine communities? *Oecologia* 64:396-407.
- HAY, M.E. 1992. The role of seaweed chemical defenses **in** the evolution of feeding specialization and **in** the mediation of **complex** interactions. **In**: PAUL, V.J. (Ed.). *Ecological roles of marine natural products*. Capitulo 3. Comstok Publishing Associates, **Ithaca**, EE.UU. 93-1 18 pp.
- HAY, M.E., P.E. RENAUD y W. FENICAL. 1988. **Large** mobile **versus** small **sedentary** herbivores and their resistance to seaweed chemical defenses. *Oecologia*. 75:246-252.
- HESPENHEIDE, H.A. 1982. Prey Characteristics and predator **niche** width. **In**: CODY, M.L. y J.L. DIAMOND (Eds.). *Ecology and evolution of communities*. Belknap press of Harvard press. Cambridge, EE.UU. 545 pp.

- HOBSON, E.S. 1965. Diurnal-nocturnal activity of **some** inshore **fishes** in the Gulf of California. *Copeia* (3):291-302.
- HOFFMAN, M. 1978. The use of Pielou's method to determine **sample size** in food studies. **In:** Fish food **habits** studies. *Proc. 2nd Pacific Northwest technical workshop*. Washington Sea Grant Publ. Seattle, Washington, EE.UU. 56-61.
- HORN, M.H. 1989. Biology of marine herbivorous **fishes**. **In:** BARNES, M. (Ed.). *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* Aberdeen University press. Aberdeen, Reino Unido 27: 167-272.
- HORN, M.H. 1992. Herbivorous **fishes**: Feeding and digestive mechanisms. **In:** JOHN, D.M., S.J. HAWKINS y J.H. PRICE (Ed.). *Plant-animal interactions in the marine benthos. Systematics Association Special Vol. No. 46.* Clarendon Press, Oxford, Reino Unido. 339-362 pp.
- HORN, M.H. y R.N. GIBSON. 1990. Effects of temperature on the food processing of three species of seaweed-eating **fishes** from **European Coastal Waters**. *J. Fish Biol.* 37:237-247.
- HORN, M.H., S.N. MURRAY, M.B. FRIS y C.D. IRELAN. 1990. Diurnal feeding periodicity of an herbivorous Blenniid fish, *Parablennius sanguinolentus*, in the western Mediterranean. **In:** BARNES, M. y R.N. GIBSON (Ed.). *Trophic relationships in the marine environment. Proc. 24th Europ. Mar. Biol. Symp.* Aberdeen University Press. Aberdeen, Reino Unido. 170-182 pp.
- HORN, M.H. y K.S. MESSER. 1992. Fish guts as chemical reactors: A Model of the alimentary **canals** of marine herbivorous **fishes**. *Mar. Biol.* 113 :527-535.
- HOURIGAN, T.F., F.G. STANTON, P.J. MOTTA, C.D. KELLEY y B. CARLSON. 1989. The feeding ecology of three species of Caribbean angelfishes (Family Pomacanthidae). *Env. Biol. Fishes.* 24(2): 105-116.
- HUGHES, R.N., M.J. KAISER, P.A. MACKNEY y K. WARBURTON. 1992. Optimizing foraging behaviour through learning. *J. Fish Biol.* 41(Supplementary B):77-91.

- HYATT, K.D. 1979. Feeding strategy **In:** HOAR, W.S., D.D. RANDALL y J.R. BRETT (Eds.). Fish physiology. Vol III. Bioenergetics and growth. Academic Press. Orlando, EE.UU. 71-113 pp.
- HYSLOP, E.J. 1980. Stomach contents analysis -a review of methods and their application. J. Fish Biol. 17:411-429.
- JONES, R.S. 1968. A suggested method for **quantifying** gut contents in herbivorous fishes. Micronesia. 4(2):369-371.
- JONES, G.P., D.J. FERRELL y P.F. SALE. 1991. Fish predation and its **impact on** the invertebrates of coral reefs and adjacent sediments. **In:** SALE, P.F. (Ed.). The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press. San Diego, EE.UU. 156-179 pp.
- KERSTITCH, A. 1987. The King Angelfish. Freshwater and Marine Aquarium. 1 O(6): 8-9.
- KOZLOFF, E.N. 1987. Marine invertebrates of the **Pacific** Northwest. Univ. of Washington Press. Seattle, EE.UU. 511 pp.
- KREBS, J.R. 1987. Optimal foraging: **Decision** rules for predators **In:** KREBS, J.R. y N.B. DAVIES (Eds.). Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sinaver associates. Oxford, Reino Unido. 23-63 pp.
- LITTLER, M.M. y D.S. LITTLER. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: **field** and **laboratory** tests of a **functional** form model. Am. Nat. 116(1):25-44.
- LOBEL, P.S. 198 1. Trophic biology of herbivorous reef fishes: Alimantar-y, pH, and digestive capabilities. J. Fish Biol. 19:365-397.
- LUBCHENCO, J. y S.D. GAINES. 1981. A **unified** approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12:405-437.
- McCOURT, R.M. y D.A. THOMSON. 1984. Cleaning behavior of the **juvenile** panamic sergeant major, *Abudefduf troschelii* (Gill), with a resume of cleaning associations in the gulf of California and adjacent waters. Calif. Fish and Game. 70(4):234-239.

- McCORMICK, M.I. y J.H. CHOAT. 1987. Estimating total abundance of a **large temperate-**reef fish using visual strip-transects. *Mar. Biol.* **96:469-478.**
- MILLER, P.J. 1984. The Tokology of **Gobioid Fishes**. *In*: POTTS, G.W. y R.J. WOOTON (Ed.). *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press. Londres, Reino Unido. 119-153 pp.
- MONTGOMERY, W.L. 1980. Comparative feeding ecology of two herbivorous **damsel**fishes (POMACENTRIDAE: TELEOSTEI) from the **Gulf** of California, México. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 4:9-24.
- MONTGOMERY, W.L., T. GERRODETTE y L.D. MARSHALL. 1980. Effects of grazing by the yellowtail surgeonfish, *Prionurus punctatus* **on** algal communities **in** the Gulf of California, México. *Bull. Mar. Sc.* **30(4):901-908.**
- MONTGOMERY, J.L.M. y T.E. TARGETT. 1992. The nutritional role of seagrass **in** the diet of the omnivorous **pinfish** *Lagodon rhomboides* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **158:37-57.**
- MORRIS, R.H., D.P. ABBOTT y E.C. HADERLIE. 1980. Intertidal invertebrates of California. Stanford Univ. Press. Stanford, EE.UU. 690 pp.
- MOYER, J.T., R.E. THRESHER y P.L. COLIN. 1983. Courtship, spawning and inferred social organization of **American** angelfishes (Genera *Pomacanthus*, *Holacanthus* and *Centropyge*; POMACANTHIDAE). *Env. Biol. Fishes.* **9(1):25-39.**
- MOYLE, P.B. y J.J.Jr. CECH. 1982. **Fishes:an** introduction to ichthyology. Second edition. Prentice Hall. New Jersey, EE.UU. 559 pp.
- NÆSJE, T.F., B. JONSSON y O.T. SANDLUND. 1991. Habitat switch and **niche** overlap **in** coregonid **fishes**: Effects of zooplankton abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48:2307-23 15.**
- NEIGHBORS, M.A. y M.H. HORN. 1991. Nutritional quality of macrophytes **eaten an** d not **eaten** by two temperate-zone herbivorous **fishes**: a multivariate comparison. *Marine Biology.* **108:47 1-476.**

- NELSON, J.S. 1984. **Fishes** of the world. Second edition. John Wiley & Sons. New York. EE.UU. 523 pp.
- NEUDECKER, S. y P.S. LOBEL. 1982. Mating systems of chaetodontid and pomacanthid **fishes** at St. Croix. Z. Tierpsychol. **59**:299-318.
- OGDEN, J.C. y P.S. LOBEL. 1978. The role of herbivorous **fishes** and urchins in coral reef communities. Inv. Biol. Fish. **3(1)**:49-63.
- PALOMARES, M.L. y D. PAULY. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine **fish** populations. Aust. J. Mar. Freshwater Res. **40**:259-273.
- PAUL, V.J. y M.E. HAY. 1986. Seaweed susceptibility to herbivory: Chemical and morphological correlates. Mar. Ecol. Prog. Ser. **33**:255-264.
- PAULY, D. 1989. Food consumption by tropical and temperate **fish** populations: some generalizations. J. Fish Biol. **35(Supplement A)**: 1-20.
- REESE, E.S. y F.J. LIGHTER (Ed.). 1978. Contrast in behaviour. Adaptations in the aquatic and terrestrial environments. John Wiley and Sons. EE.UU., 406 pp.
- REYNOLDS, W.W. y L.J. REYNOLDS. 1971. Behavioral ecology of the angelfishes *Pomacanthus zonipectus* and *Holocanthus passer* in the Gulf of California. In: SCHWARTZLOSE, R.A. y J.R. HENDRICKSON (Eds.). Biological studies in the Gulf of California. Vol. 19. (Collected students Papers from University of Arizona Marine Ecology Class). 2 15-227 pp.
- REYNOLDS, W.W. y L.J. REYNOLDS. 1976. Observations on food habits of the angelfishes *Pomacanthus zonipectus* and *Holocanihus passer* in the Gulf of California. Calif **fish** and Game. **63(2)**: 124-125.
- RIMMER, D.W. y W.J. WIEBE. 1987. Fermentative microbial digestion in herbivorous **fishes**. J. Fish Biol. **31**:229-236.

- ROBERTS, C.M. y R.F.G. ORMOND. 1992. **Butterflyfish** social behaviour, with **special reference** to the incidence of territoriality: a review. *Env. Biol. Fishes.* **34**:79-93.
- RUSS, G.R. y J.St. JOHN. 1988. Diets, growth rates and secondary production of herbivorous coral reef **fishes**. *Proc. 6th Internac. Coral Reef Symposium, Australia, 1988. Vol. 2.* 37-43 pp.
- SANTELICES, B. y R. UGARTE. 1987. Algal **life-story** strategies and resistance to digestion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **35**:267-275.
- SEGHERS, B.H. 198 1. **Facultative** schooling behavior **in** the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible **costs** and benefits. *Env. Biol. Fish.* **6(1)**:21-24.
- SOKAL, R.R. y F.J. ROHLF. 1969. *Biometry*. Freeman and Company. San Francisco, EE.UU., 776 pp.
- TABACHNICK, B.G. y L.S. FIDELL. 1989. *Using multivariate statistics*. Second edition. Harper Collins. New York, EE.UU. 746 pp.
- THOMSON, D.A., L.T. FINDLEY y A.N. KERSTITCH. 1979. Reef **fishes** of the sea of Cortéz. John Wiley & Sons. EE.UU. 302 pp.
- TURNER, G. 1986. Teleost mating: systems and strategies. *In*: PITCHER, T. J. (Ed.) *The behavior of teleost fishes*. Johns Hopkins Univ. Press. Maryland, EE.UU. 253-274 pp.
- VALDEZ, M.E. y L.A.F. SILVA. 1977. Alimentación de los peces de arrecifes artificiales en la plataforma suroccidental de Cuba. Informe científico técnico No. 24, Inst. de Oceanología de la Academia de Ciencias de Cuba.
- WHITE, T.C.R. 1985. When **is** a herbivore not a herbivore? *Oecologia.* **64(4)**:596-597.
- YÁÑEZ-ARANCIBIA, A., J. CURIEL-GÓMEZ y V.L. DE YÁÑEZ. 1976. Prospección biológica y ecológica del bagre marino *Galeichthys caerulescens* (Günther) en el sistema lagunar costero de Guerrero, México (PISCES: ARIIDAE). *An. Centro Cienc. del Mar y Limn. Univ. Nal. Autón. México.* **3( 1)**: 125-180.

ZAR, J.H. 1974. Biostatistical analysis. Second edition. Prince-Hall. New Jersey. EE.UU.  
718 pp.

# APÉNDICES

**Tabla A1. Lista taxonómica de las especies consumidas por el ángel real (*H. passer*) y el ángel de Cortés (*P. zonipectus*). Se muestran también sus valores del Índice de Importancia Relativa.**

<b>CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA</b>	<b><i>H. passer</i></b>	<b><i>P. zonipectus</i></b>
Algas no identificadas	0.0123	0.0000
DIVISION CHLOROPHYTA		
CLASE ULVOPHYCEAE		
ORDEN CLADOPHORALES		
FAMILIA CLADOPHORACEAE		
<i>Cladophora microcladiodes</i> Collins	4.6743	0.8367
ORDEN CAULERPALES		
FAMILIA CAULERPACEAE		
<i>Caulerpa sertularoides</i> (Gmelin) Howe	0.2574	4.9122
<i>Caulerpa racemosa</i> Linnaeus	0.0008	0.0240
FAMILIA CODIACEAE		
<i>Codium simulans</i> Setchell y Gardner	0.0000	0.0000
FAMILIA UDOTACEAE		
<i>Halimeda discoidea</i> Decaisne	0.0000	0.0000
DIVISION PHAEOPHYTA		
CLASE PHAEOPHYCIDAEAE		
ORDEN ECTOCARPALES		
FAMILIA ECTOCARPACEAE		
<i>Ectocarpus acutus</i> Setchell y Gardner	5.0170	8.9037
ORDEN RALFSIALES		
FAMILIA RALFSIACEAE		
<i>Raljsia confusa</i> Hollenberg	0.0077	0.0000
ORDEN SYTOSIPHONALES		
FAMILIA SYTOSIPHONACEAE		
<i>Rosenvingea intricata</i> (Jacob Agardth) Borgensen	0.2336	0.0276
ORDEN DICTYOTALES		
FAMILIA DICTYOTACEAE		
<i>Dictyota volouvillis</i> (Kützinger) <i>sensu</i> Vickers	0.0657	0.0141
<i>Dictyota jlabellata</i> (Collins) Setchell y Gardner	0.0000	0.0000
<i>Dictyota dichotoma</i> (Hudson) Linnaeus	0.0006	0.0000
<i>Dictyota</i> sp.	0.0019	0.0000
<i>Dictyopteris delicatula</i> Linnaeus	6.7712	2.8103
<i>Padina durvillaei</i> Bory	0.0008	0.0000
ORDEN SPHACELARIALES		
FAMILIA SPHACELARIACEAE		
<i>Sphacelaria californica</i> (Sauver) Setchell & Gardner	0.0385	0.0002
ORDEN FUCALES		
FAMILIA SARGASSACEAE		
<i>Sargassum horridum</i> Setchell y Gardner	0.0000	0.0000
<i>Sargassum sinicola</i> Setchell y Gardner	0.003 1	0.0042

Tabla A I. Continuación... ..

<b>CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA</b>	<b><i>H. passer</i></b>	<b><i>P. zonipectus</i></b>
DIVISION RHODOPHYTA		
CLASE RHODOPHYCEAE		
ORDEN ERYTHROPELTIDALES		
FAMILIA ERYTHROPELTIDACEAE		
<i>Erythrofrichia carnea</i> (Dillwyn) Jacob Agardth	∞	∞
ORDEN GELIDIALES		
FAMILIA GELIDIPELLACEAE		
<i>Gelidiella acerosa</i> (Forsskål) Felmand	0.0000	0.0000
FAMILIA GELIDIACEAE		
<i>Pterocladia capillacea</i> (Gmelin) Bomet & Thuret	0.0012	0.0122
ORDEN GRACILARIALES		
FAMILIA GRACILARIACEAE		
<i>Gracilaria textorii</i> (Sauver) De Toni	0.1507	0.0495
<i>Gracilaria spinigera</i> Dawson	0.0116	0.0047
ORDEN HILDENBRANDIALES		
FAMILIA HILDENBRANDIACEAE		
<i>Hildenbrandia prototupys</i> Nardo	0.0000	0.0000
ORDEN CORALLINALES		
FAMILIA CORALLINACEAE		
<i>Jania adherens</i> Lamouroux	0.0019	0.0000
ORDEN AHNFEITIALES		
FAMILIA AHNFEITIACEAE		
<i>Ahnfeltia plicata</i> (Hudson) Fries	0.8099	3.0693
ORDEN GIGARTINALES		
FAMILIA GRATELOUPIACEAE		
<i>Prionitis abbreviata</i> Setchell y Gardner	3.1737	0.0763
FAMILIA HYPNEACEAE		
<i>Hypnea cervicorne</i> Jacob Agardth	1.3097	1.9265
<i>Hypnea johnstonii</i> Setchell y Gardner	0.2365	0.1451
ORDEN RODHYMENIALES		
FAMILIA CHAMPIACEAE		
<i>Champia parvula</i> (Carl Agardth) Harvey	0.0019	0.0002
ORDEN CERAMIALES		
FAMILIA RHODOMELACEAE		
<i>Polysiphonia johnstonii</i> Setchell y Gardner	0.0000	0.0000
CLASE FLORIDEOPHYCEAE		
ORDEN CORALLINALES		
FAMILIA CORALLINACEAE		
<i>Amphiroa misakiensis</i> Yendo	0.0006	0.0007
<i>Amphiroa beauvoisii</i> Lamauroux	0.0000	0.0000
<i>Lithophyllum pallescens</i> Foslie	0.0013	0.0009

Tabla AI. Continuación...

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA	<i>H. passer</i>	<i>P. zonipectus</i>
PHYLUM PORIFERA		
spp. no identificadas	0.0048	0.0000
CLASE DEMOSPONGIAE		
ORDEN HOMOSCLEROPHORIDA		
FAMILIA PLAKINIDAE		
<i>Plakortis angulospiculatus</i> Carter	0.0013	0.0094
SUBCLASE TETRACTINOMORPHA		
ORDEN ASTROPHORIDA		
FAMILIA GEODIIDAE		
<i>Geodia nuptuni</i> Sollas	0.0000	0.0000
<i>Erylus goffrilleri</i> Wiedenmayer	0.0191	0.0438
ORDEN HADROMERIDA		
FAMILIA TETHYDAE		
<i>Aaptos aaptos</i> Schmidt	0.0000	0.0268
FAMILIA CHONDRILLIDAE		
<i>Chondrilla nucula</i> Schmidt	0.0000	0.0000
ORDEN AXINELLIDA		
FAMILIA AXINELLIDAE		
<i>Axinella</i> sp.	0.0075	0.0120
SUBCLASE CERACTINOMORPHA		
ORDEN POECILOSCLERIDA		
FAMILIA MYXILLIDAE		
<i>Tedania nigrescens</i> Schmidt	0.0069	0.0954
ORDEN HAPLOSCLERIDA		
FAMILIA HALICLONIDAE		
<i>Haliclona palmata</i> Ellis y Solander	0.0232	1.0983
FAMILIA NIPHATIDAE		
<i>Amphimedon</i> sp.	0.0004	0.0005
FAMILIA CALLYSPONGIIDAE		
<i>Callyspongia californica</i> Dickinson	8.1493	14.3333
ORDEN DICTYOCERATIDA		
FAMILIA SPONGIIDAE		
<i>Hyatella intestinalis</i> Lamark	0.473 1	0.0629
ORDEN VERONGIDA		
FAMILIA APLYSINIDAE		
<i>Aplysina</i> sp.	0.1409.	0.0099
PHYLUM CNIDARIA		
CLASE ANTHOZOA		
SUBCLASE ALCYONARIA		
ORDEN GORGONACEA		
SUBORDEN HOLAXONIA		
FAMILIA GORGONIIDAE		
<i>Lophogorgia</i> sp.	0.0054	0.0141

Tabla Al. Continuación...

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA	<i>H. passer</i>	<i>P. zonipectus</i>
SUBCLASE ZOANTHARIA		
ORDEN MADREPORARIA		
FAMILIA POCILLOPORIDAE		
<i>Pocillopora elegans</i> Dana	0.0000	0.0000
ORDEN ZOANTHIDEA		
FAMILIA ZOANTHIDEA		
<i>Palythoa ignota</i> Carlgren	0.0000	0.0374
CLASE HYDROZOA		
ORDEN HYDROIDA		
sp. no identificada	0.0000	0.0005
SUBORDEN CALYPTOBLASTEA		
FAMILIA CAMPANULARIIDAE		
<i>Obelia</i> sp.	0.4261 ☐	3.4503 ☐
FAMILIA PLUMULARIIDAE		
<i>Plumaria</i> sp.	0.4261 ☐	3.4503 ☐
<i>Aglaophenia</i> sp.	0.4261 ☐	3.4503 ☐
PHYLUM ARTHROPODA		
CLASE CRUSTACEA		
SUBCLASE CIRRIPIEDIA		
ORDEN THORACICA (*)		
SUPERFAMILIA BALANOIDEA(*)		
sp. no identificada	0.0328	0.0000
SUBCLASE MALACOSTRACA		
SUPERORDEN PERACARIDA		
ORDEN AMPHIPODA		
spp. no identificadas	0.0002	0.0014
SUBORDEN CAPRELLIDEA		
spp. no identificadas	0.0008	0.0320
SUBCLASE BRANCHIOPODA		
ORDEN CLADOCERA		
spp. no identificadas	12.0580	0.0057
PHYLUM MOLLUSCA		
CLASE GASTROPODA		
ORDEN SACOGLOSA		
FAMILIA JULIDAE		
<i>Berthellina chloris</i>	0.0015 ☐	0.0000 ☐
ORDEN ANASPIDEA		
FAMILIA APLYSIIDAE		
<i>Aplysia californica</i> Cooper	0.0000	0.1837
ORDEN MESOGASTROPODA		
FAMILIA CERITHIDAE		
<i>Triphora hannai</i> Baker	0.0000	0.0000
CLASE PELECYPODA		
sp. no identificada	0.0008	0.0000

Tabla Al. Continuación... ..

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA	<i>H. passer</i>	<i>P. zonipectus</i>
ORDEN PTERIDIDA		
FAMILIA PTERIIDAE		
<i>Pinctada mazatlanica</i> Hanley	0.0015 ☐	0.0000 ☐
ORDEN VENEROIDA		
FAMILIA VENERIDAE		
<i>Chione californiensis</i> Broberip	0.0015 ☐	0.0000 ✎
PHYLUM ANNELIDA		
CLASE POLYCHAETA		
ORDEN ERRANTIA		
FAMILIA CIRRATULIDAE		
sp. no identificada	0.0000	0.0000
ORDEN SEDENTARIA		
sp. no identificada	0.0000	0.0000
PHYLUM EQUINODERMATA		
CLASE ECHINOIDEA		
ORDEN CIDAROIDEA		
FAMILIA CIDARIDAE		
<i>Diadema mexicanum</i> A. Agassiz	0.0000	0.0000
<i>Eucidaris thouarsii</i> Valenciennes	0.0000	0.0000
ORDEN CAMARODONTA		
FAMILIA ECHINOMETRIDAE		
<i>Equinometra vanbrunti</i> A. Agassiz	0.0000	0.0000
CLASE OPHIUROIDEA		
ORDEN OPHUIRAE		
FAMILIA OPHIONEREIDAE		
<i>Ophionereis</i> sp.	0.0011	0.0009
PHYLUM CHORDATA		
SUBPHYLUM UROCHORDATA		
CLASE ASCIDIACEAE		
sp. no identificada 1	0.0553	0.1272
sp. no identificada 2	0.0004	0.0012
ORDEN PLEUROGONA		
sp. no identificada	0.0000	0.04 14
ORDEN ENTEROGONA		
SUBORDEN PHLEBOBRANCHIA		
FAMILIA DIAZONIDAE		
<i>Rhopaleae</i> sp.	0.0000	0.1545
SUBPHYLUM VERTEBRATA		
CLASE OSTEICHTHYES		
ORDEN PERCIFORMES		
FAMILIA POMACENTRIDAE		
<i>Microspatodon dorsalis</i> Gill (huevos)	0.0226	0.0000

*Tabla Al. Continuación.. ....*

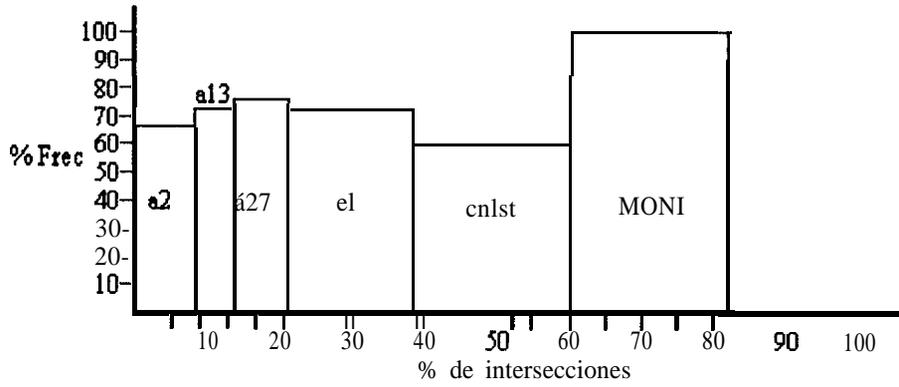
<b>CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA</b>	<b><i>H. passer</i></b>	<b><i>P. zonipectus</i></b>
<b>OTROS GRUPOS</b>		
Huevos que no son de peces 1	0.0680	0.3827
Huevos que no son de peces 2	0.0004	0.03 11
Huevos que no son de peces 3	0.0000	0.0024
M.O.N.I.	20.3343	13.8295

☐, ☒, ☓, ☔ fueron contadas como una sola especie por los que su abundancia real se desconoce  
 ☞ especie epifita de *Cladophora microcladiodes*.

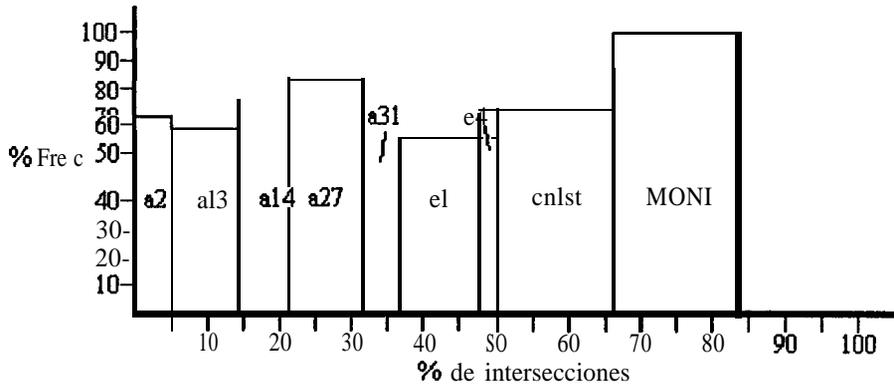
**Fig. A1.**

**i) IIR de las especies más abundantes en la dieta de ambos peces de acuerdo a su sexo:**

**IIR DE LAS HEMBRAS DEL ÁNGEL REAL**



**IIR DE MACHOS DEL ÁNGEL REAL**



**IIR DE HEMBRAS DEL ÁNGEL DE CORTÉS**

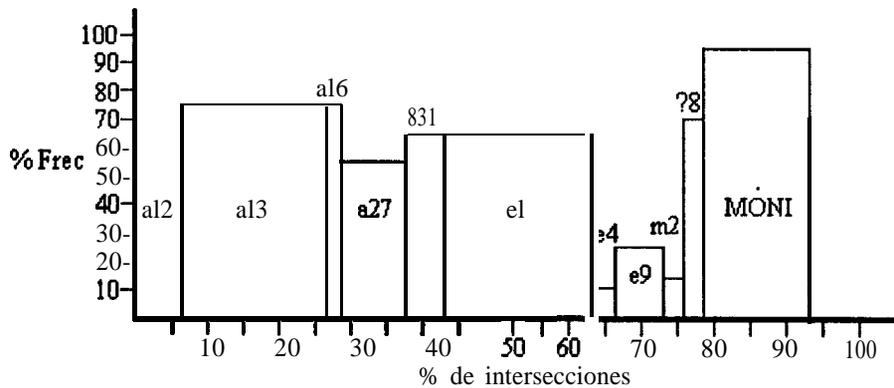
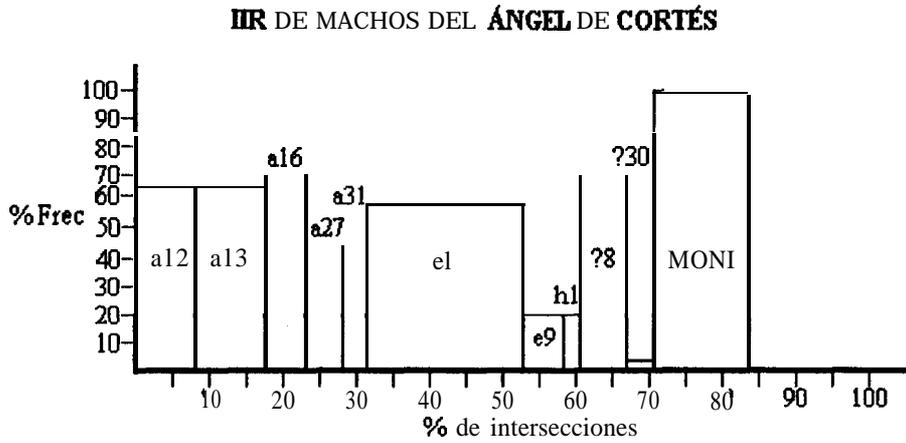


Fig. A1. Continuación. . . . .



ii) IIR de los grupos en la dieta de ambas especies:

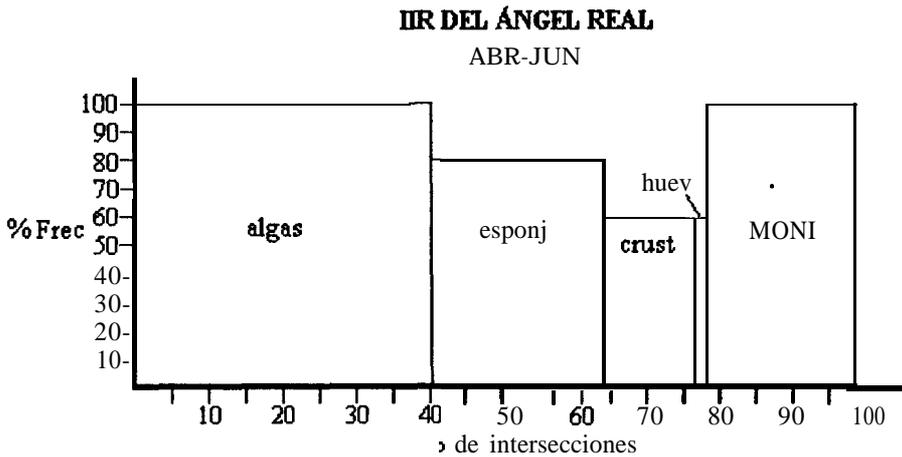
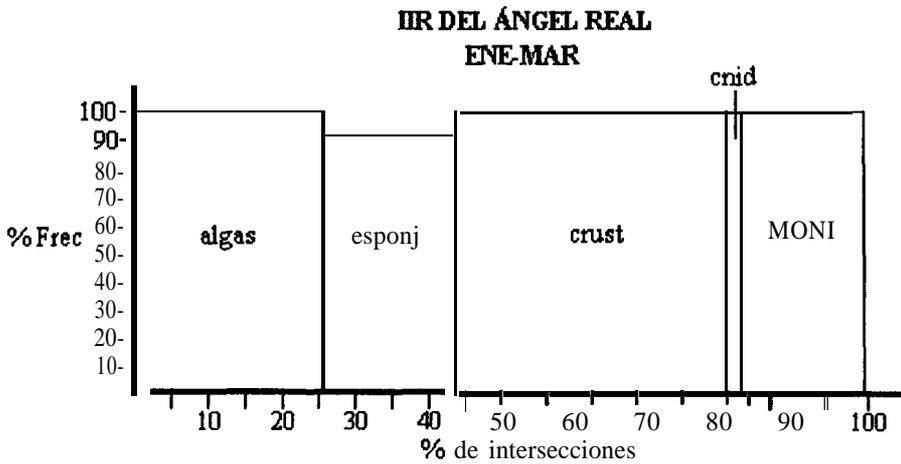


Fig. Al. Continuación... .

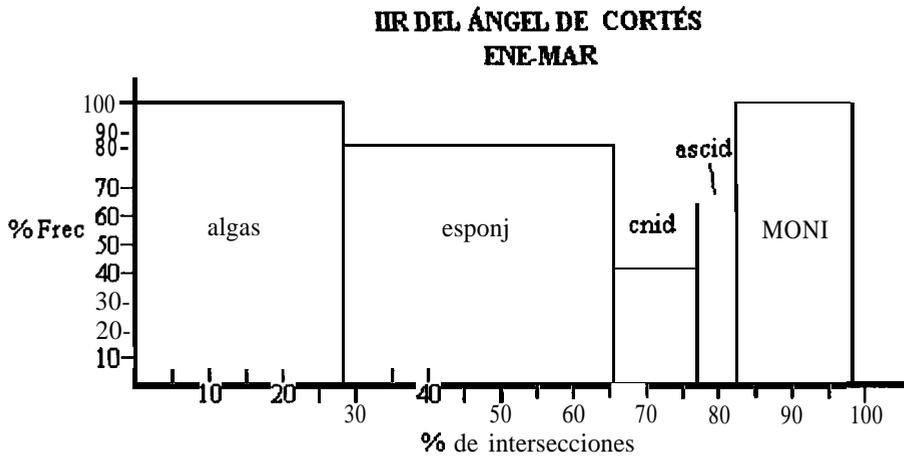
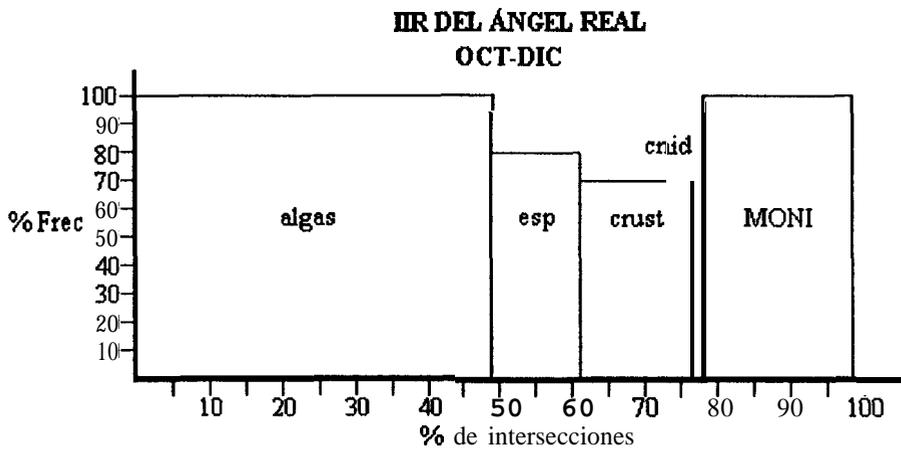
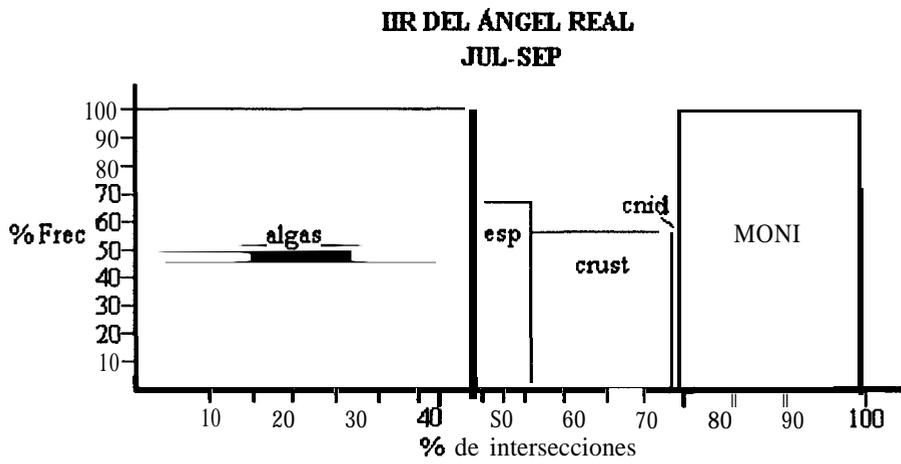
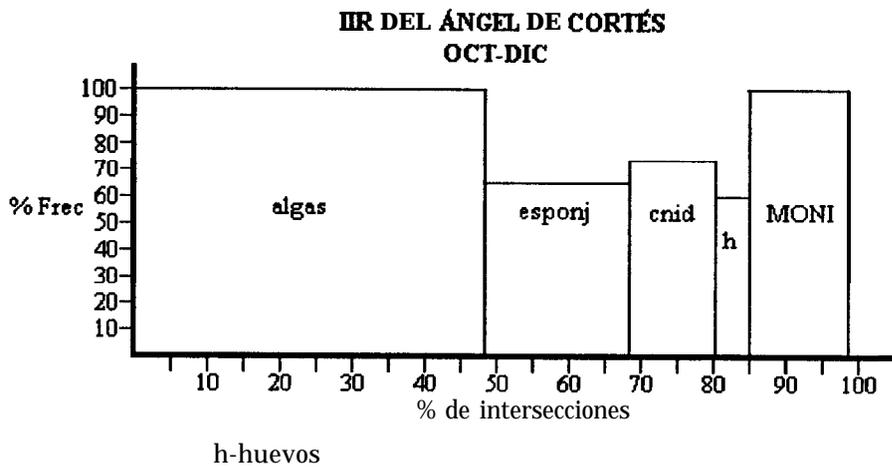
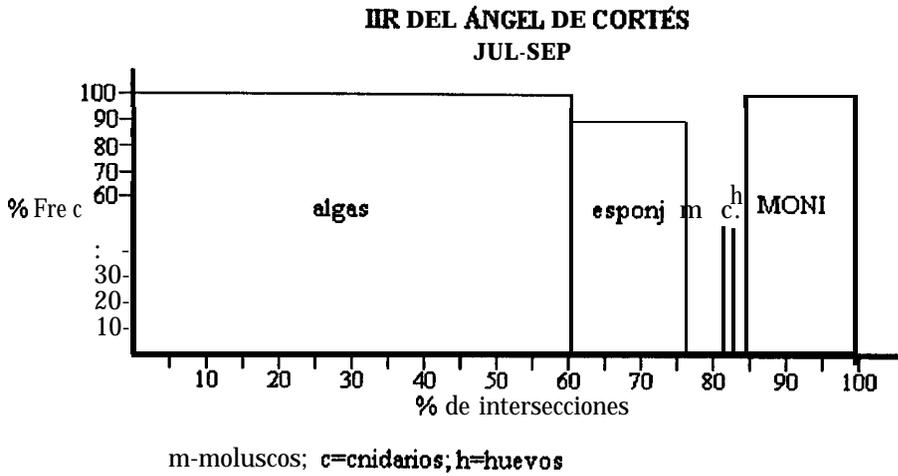


Fig. A 1. Continuación.. ..



iii) IIR de las especies más abundantes en la dieta de ambos peces:

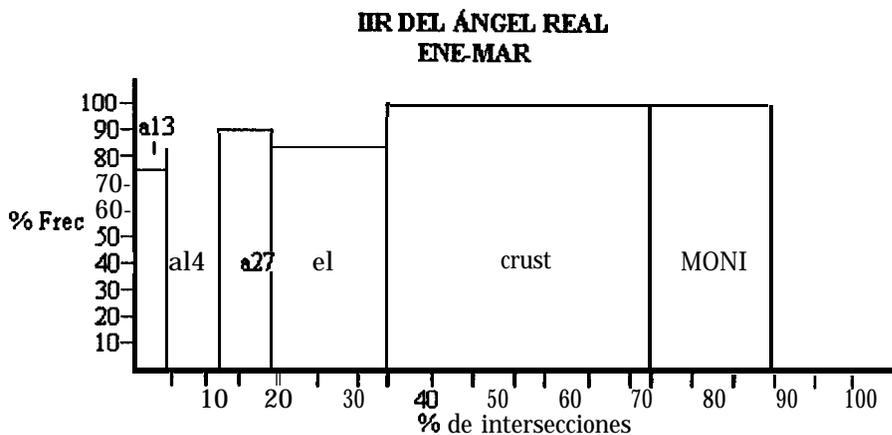


Fig. Al. Continuación.. ....

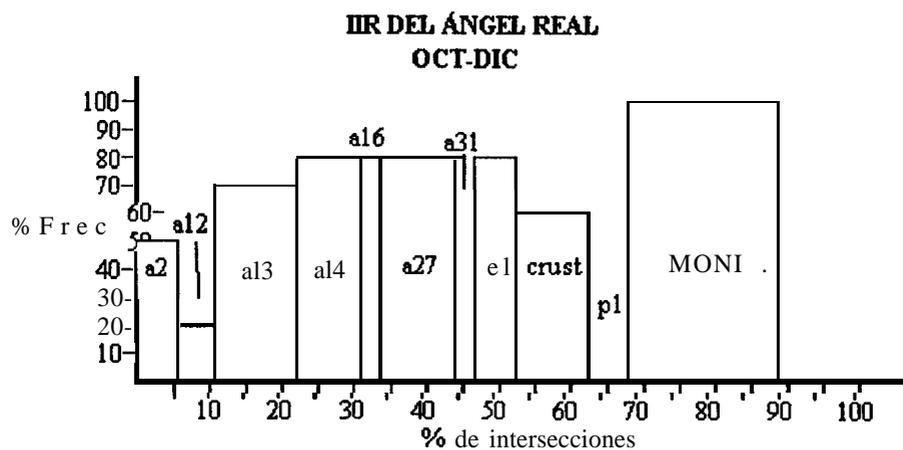
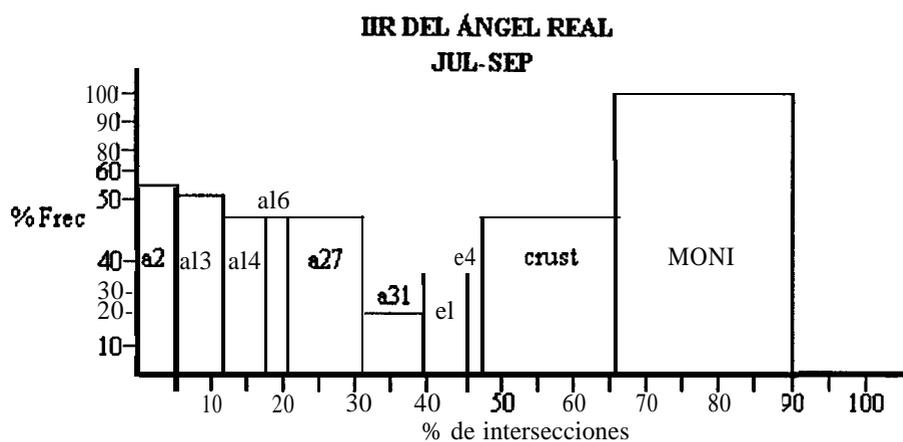
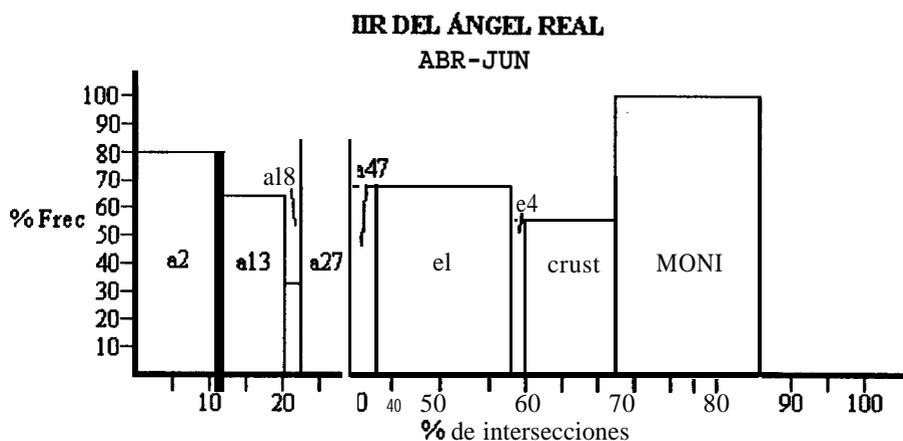
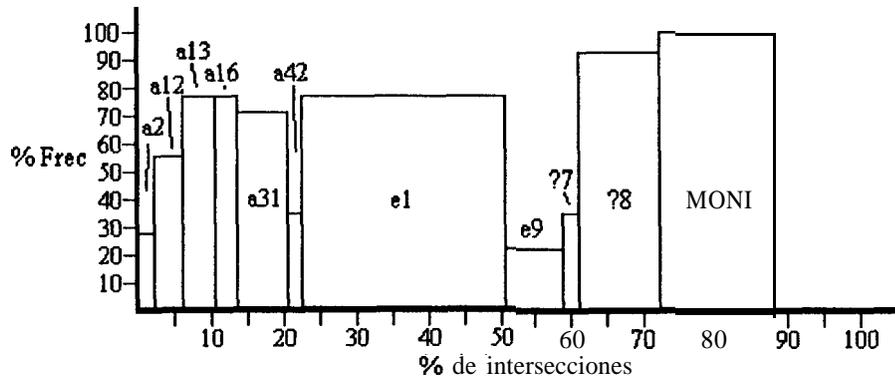
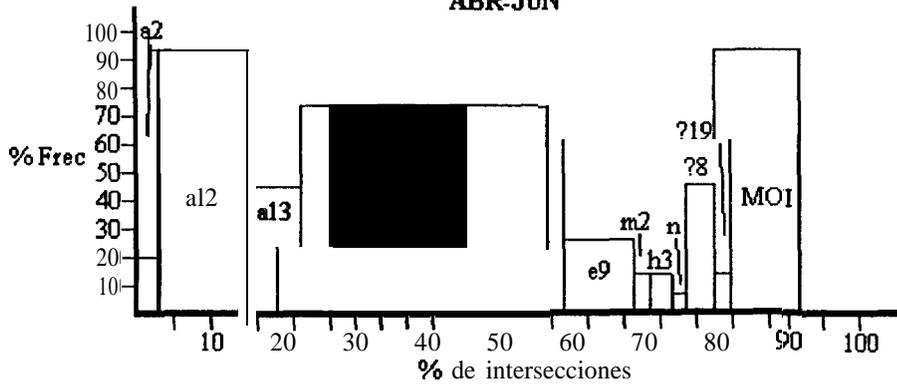


Fig. Al. Continuación....

**IIR DEL ÁNGEL DE CORTÉS  
ENE-MAR**



**IIR DEL ÁNGEL DE CORTÉS  
ABR-JUN**



**IIR DEL ÁNGEL DE CORTÉS  
JUL-SEP**

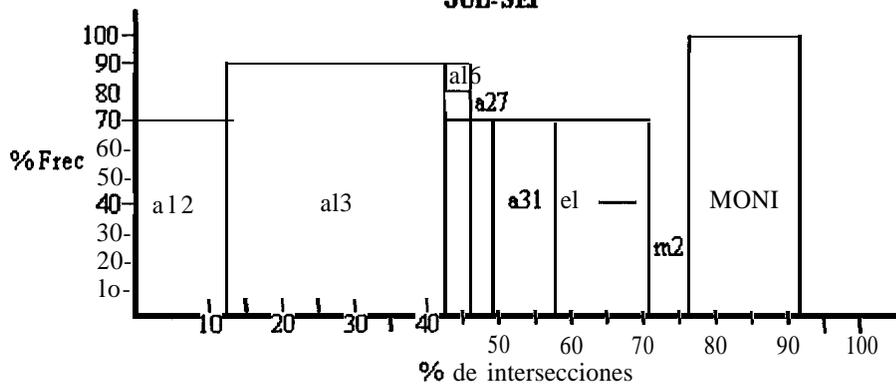


Fig. A1. Continuación.. ...

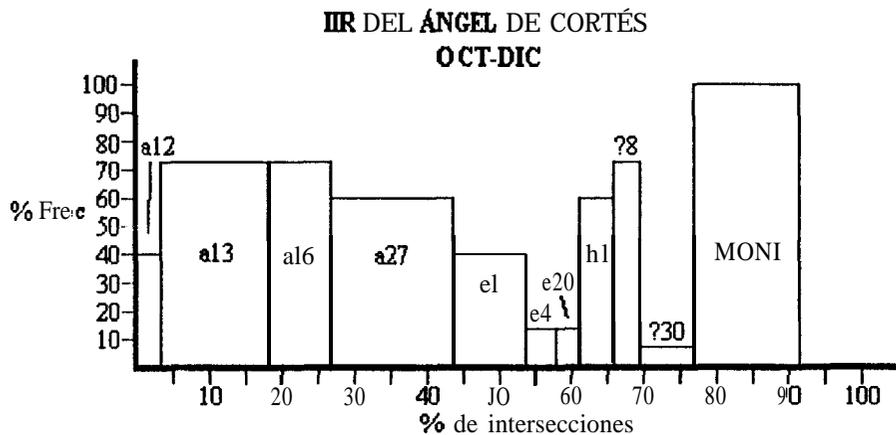


Fig. A1. IIR's de ambas especies **i)** por sexos, **ii)** por grupos de especies en su dieta y **iii)** por especies de su dieta. Las claves son las siguientes, a no ser que se indique en la misma gráfica: **crust.**=crustaceos cladoceros, **cnid**=cnidarios, **huevo**=huevos, **esp** (esponj)=esponjas, **a2**=*Cladophora microcladiodes*, **a12**=*Caulerpa certularoides*, **a13**=*Ectocarpus acutus*, **a14**=*Prionitis abreviata*, **a16**=*Ahnfeltia plicata*, **a18**=*Rosenvingea intricata*, **a27**=*Dictyopteris delicatula*, **a31**=*Hypnea cervicorne*, **a47**=*Hypnea johnstonii*, **e1**=*Callyspongia californica*, **e4**=*Hyatella intestinalis*, **e9**=*Haliclona palmata*, **e20**=*Erylus goffrilleri*, **pl**=balanos (Superfamilia Balanoidea), **m2**=*Aplysia californica*, **n**=*Tedania nigrescens*, **hl**=huevos que no son de peces, **h2**=Huevos de *Microspatodon dorsalis*, **?8**=*Obelia sp.*, **?19**=*Rhopaleae sp.*, **?30**=*Palythoa ignota*, **MONI**=Materia orgánica no identificada.