

Research Article

Selectividad de presas de *Coralliophila abbreviata* y *C. caribaea* en arrecifes coralinos del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela: una aproximación experimental

Carlos del Mónaco¹, Estrella Villamizar¹ & Samuel Narciso²

¹Laboratorio de Estudios Marino Costeros, Universidad Central de Venezuela
Caracas, Venezuela. Apdo. Postal 1080

²Fundación por la Defensa de la Naturaleza, Chichiriviche, Estado Falcón, Venezuela

RESUMEN. Se evaluó la selectividad de presas de *Coralliophila abbreviata* y *C. caribaea* en seis arrecifes coralinos del Parque Nacional Morrocoy (PNM), Venezuela, mediante métodos descriptivos y experimentales. Se estimó la abundancia y riqueza coralina, el número de *Coralliophila* spp. y su presa coralina mediante cuadratas aleatorias de 1 m² en tres sitios por cada arrecife. Se utilizaron ocho jaulas de exclusión de 1 m³ en cuyo interior se colocaron cinco colonias coralinas de diferentes especies, equidistantes a 10 individuos de *C. abbreviata*. Se observó una estrecha relación depredador-presa entre *C. abbreviata* y la hexacoralina *Montastraea annularis*, representando el 56,8% de todas las interacciones en todas las localidades, seguida por *Diploria strigosa* (19,3%), *Agaricia agaricites* (12,2%), *Colpophyllia natans* (4,6%) y *A. tenuifolia* (3,1%). *C. caribaea* exhibió una mayor afinidad con el octocoral *Erythropodium caribaeorum* (42,6%) y las hexacorquinas *C. natans* (24,1%), *Montastraea faveolata* (11,1%), *Porites porites* (7,4%) y *D. strigosa* (11,1%). De igual forma, el experimento mostró mayor asociación de *C. abbreviata* con *M. annularis* 53,3%, seguida por *C. natans* (17,8%), *A. tenuifolia* y *D. strigosa* (11,1% cada una) y *A. agaricites* (6,7%). Según estos resultados, *C. abbreviata* debería generar un mayor impacto que *C. caribaea* sobre el PNM debido a que sus presas más frecuentes están entre las principales formadoras de arrecife mientras que *C. caribaea* depredó mayormente a *E. caribaeorum*, la cual es competidora de hexacorales.

Palabras clave: *Coralliophila* sp., coralívoro, selectividad de presas, arrecifes coralinos, Parque Nacional Morrocoy, Mar Caribe, Venezuela.

Selectivity of preys of *Coralliophila abbreviata* and *C. caribaea* in coral reefs of the National Park Morrocoy, Venezuela: an experimental approximation

ABSTRACT. *Coralliophila abbreviata* and *C. caribaea* are tropical gastropods of the Caribbean Sea. These gastropods have shown to be important corallivores. The objective of this work was to evaluate *in situ* the prey selectivity of *C. abbreviata* and *C. caribaea* in some coral reefs of Morrocoy National Park by means of experimental and descriptive methods. We used quadrats of 1 m² to estimate coral abundance and richness, number of *Coralliophila* specimens, and coral species preyed on by *Coralliophila* sp. in three sites at each locality. For the experiment, we enclosed in cages five coral colonies of different species together with 10 individuals of *C. abbreviata* located in the center of the cages and equidistant to all colonies. A total of 8 exclusion cages of 1 m³ were evaluated. We observed *in situ* a higher relation predator-prey between *C. abbreviata* and the hexacoral species *M. annularis*, representing 56.8% of the total interactions at all localities, followed by *D. strigosa* (19.3%), *A. agaricites* (12.2%), *C. natans* (4.6%) and *A. tenuifolia* (3.1%). *C. caribaea* presented a higher relation predator-prey with the octocoral species *E. caribaeorum* (42.6%), followed by those with the hexacoral species *C. natans* (24.1%), *M. faveolata* (11.1%), *P. porites* (7.4%) and *D. strigosa* (11.1%). The experiment showed a major relation between *C. abbreviata* and *M. annularis*, with

53.3% of total interactions, followed by those of *C. natans* (17.8%), *A. tenuifolia* and *D. strigosa* (11.1%) and *A. agaricites* (6.7%). According to the outcomes *C. abbreviata* is thought to generate a larger impact than *C. caribaea* on Morrocoy National Park because its more common preys are mainly coral reef building species while *C. caribaea* predate mainly on *E. caribaeorum*, which is a competitive species of hexacorals.

Keywords: *Coralliophila* sp., corallivorous, prey selectivity, coral reef, Morrocoy National Park, Caribbean sea, Venezuela.

Corresponding author: Carlos del Mónaco (carlosdelmonaco@gmail.com)

INTRODUCCIÓN

La selectividad de presas por un depredador es una asociación no aleatoria que resulta a partir del comportamiento del depredador en la elección de la presa a consumir; esta condición se encuentra supeditada a muchos factores, como la calidad nutricional y la abundancia de presas, su disponibilidad y el tiempo de manipulación de la misma por parte del depredador, tiempo de captura y probabilidad de encuentro entre otros aspectos. Todas estas condiciones podrían ser consideradas por los depredadores para exhibir un comportamiento específico cuya finalidad es alcanzar un óptimo que maximice su eficacia biológica individual (Underwood *et al.*, 2004).

Las especies del género *Coralliophila* son gasterópodos coralívoros comunes en los arrecifes coralinos del Caribe. Se encuentran en aguas someras y habitualmente permanecen en agregaciones por encima de veinte individuos sobre las colonias coralinas vivas (Ward, 1965), en la frontera entre el tejido vivo y el tejido muerto (Lewis, 1960). Se alimentan de tejido coralino mediante una probóscide que insertan sobre la cavidad celentérica del coral que, mediante acción enzimática, provoca la fragmentación del epitelio. Se alimentan al menos de 14 especies de corales escleractínidos (Miller, 1981), entre los cuales sus presas principales son *Acropora palmata* y *A. cervicornis* que son de amplia importancia ecológica en el mar Caribe (Miller, 2001). Ott & Lewis (1972) reportaron que *C. abbreviata* puede consumir 9 cm² de tejido coralino vivo en 24 h en condiciones de laboratorio mientras que Del Mónaco *et al.* (2008a) registraron una tasa máxima de 3,70 cm² d⁻¹ *in situ*. Por otra parte, Hayes (1990) y Del Mónaco *et al.* (2008b) encontraron que la abundancia y características poblacionales de *C. abbreviata* varían en función de la abundancia y presencia de la especie-presa del coral y de la localidad.

El objetivo del presente estudio fue evaluar la selectividad de presas de *C. abbreviata* y *C. caribaea* con observaciones descriptivas y experimentales en el

Parque Nacional Morrocoy de Venezuela lo cual permitió comparar ambos resultados y estudiar de un modo integral este proceso, ya que en este trabajo no solamente se describieron patrones observados *in situ* sino que también se verificaron mediante condiciones experimentales. También es importante destacar que el PNM posee arrecifes considerados entre los arrecifes costeros más importantes de Venezuela y que se está recuperando de una importante mortandad masiva que sufrió en 1996 (Laboy-Nieves *et al.*, 2001).

MATERIALES Y MÉTODOS

El Parque Nacional Morrocoy (PNM) está localizado en la costa noroccidental de Venezuela (10°52'N, 69°16'W). Comprende una superficie total de 320 km² de ecosistemas continentales, insulares y marinos entre los que destacan bosques de manglar, praderas de fanerógamas, fondos arenosos y arrecifes coralinos (Bone *et al.*, 1998). Las localidades evaluadas fueron Cayo Sombrero, Playuelita, Playa Mero, Cayo Borracho, Cayo Peraza y Punta Brava entre agosto y diciembre de 2005 (Fig. 1).

Para realizar la evaluación descriptiva de la selectividad de presas se estimó la frecuencia de la asociación depredador-presa y la abundancia de las especies de coral mediante cuadratas de 1 m² ubicadas aleatoriamente en tres sitios dentro de cada localidad; en cada sitio se evaluaron 24 cuadratas, totalizando 72 por localidad, todas a la misma profundidad (4 m) Se consideró la cobertura de cada especie de coral, el número de individuos de *C. abbreviata* y *C. caribaea* y sus respectivas presas coralinas en cada cuadrata.

La evaluación experimental de la selectividad de presas por *C. abbreviata* fue realizada solamente en Cayo Sombrero. Esta localidad se seleccionó porque presentó las mayores coberturas coralinas y abundancia de *C. abbreviata* (Del Mónaco, 2006), lo cual facilitó la extracción del número de individuos requeridos para el experimento. Para esto se utilizaron jaulas de exclusión de 1 m³ con orificios de 1 cm de diámetro. Las jaulas se ubicaron a 4 m de profundidad

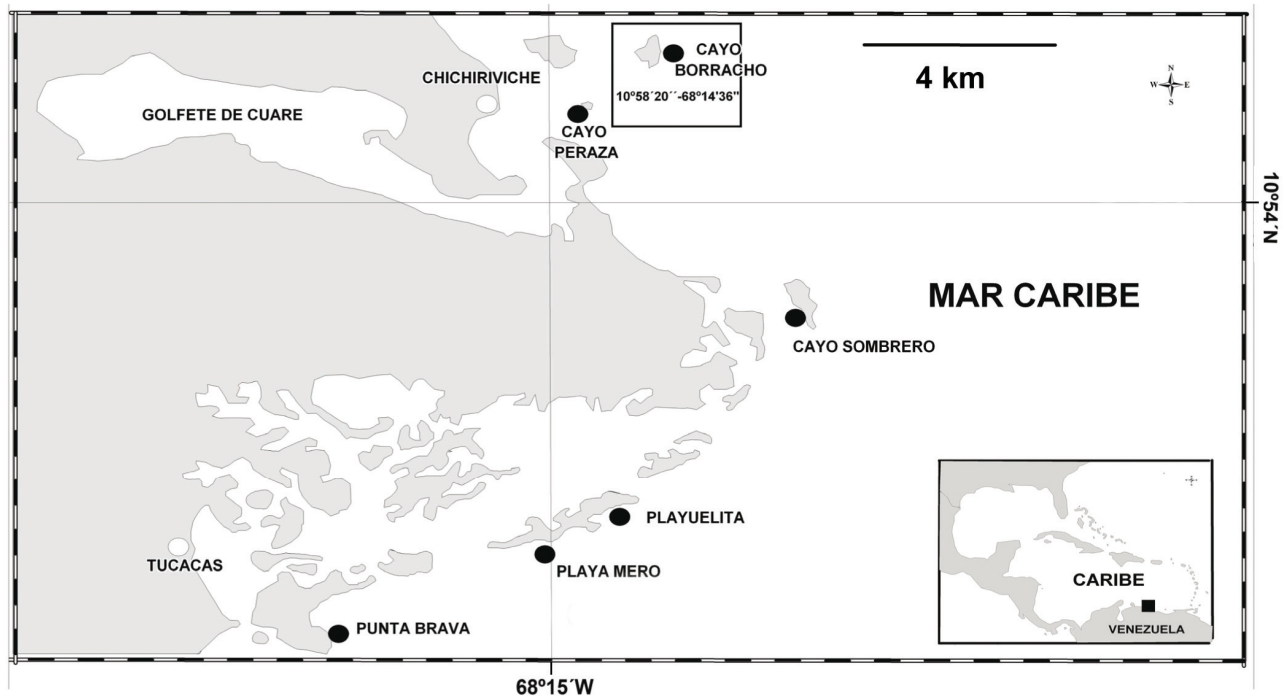


Figura 1. Mapa del Parque Nacional Morrocoy con las estaciones analizadas y su ubicación relativa en el Caribe.

Figure 1. Morrocoy National Park map with evaluated localities and its relative location in the Caribbean.

y se colocó en su interior una colonia de cada una de las siguientes especies coralinas: *Montastraea annularis*, *Colpophyllia natans*, *Diploria strigosa*, *Agaricia agaricites* y *A. tenuifolia*. Estas especies se utilizaron porque registraron el mayor número de interacciones con *C. abbreviata* durante las evaluaciones descriptivas de este estudio. Dentro de cada jaula se colocaron diez individuos de *C. abbreviata*. Dos de cada jaula experimental fueron tomados de distintas especies coralinas del arrecife de Cayo Sombrero, es decir en cada jaula dos fueron tomados de colonias de *A. agaricites*, dos de *A. tenuifolia*, dos de *M. annularis*, dos de *C. natans* y dos de *D. strigosa*. Esta actividad se realizó para amortiguar lo que Hayes (1990) denominó “Home substrate”, el cual sugiere que el molusco seleccionará la presa que está habituado a depredar, independientemente de su predilección (Fig. 2).

Los moluscos fueron colocados en el centro de la jaula (sobre arena) y las colonias coralinas fueron dispuestas a su alrededor, formando un círculo, de forma que estuvieran equidistantes a los depredadores. Transcurrido 24 h se observó la ubicación de los gasterópodos para identificar las especies coralinas que fueron seleccionadas por ellos. De este experimento se efectuaron ocho réplicas (Fig. 2).

Análisis estadísticos

Para analizar estadísticamente la selección de presas observada en las localidades se utilizó la prueba de chi-cuadrado (Sokal & Rohlf, 1998), en la cual los valores observados fueron las frecuencias absolutas del número de interacciones de *C. abbreviata* con cada una de las especies de corales y los valores esperados fueron dichas interacciones ponderadas con la cobertura coralina (como indicador de la disponibilidad de presas), mediante la fórmula $VE = \sum F_{aj} C_{ej} / 100$ donde: VE = valor esperado; F_{aj} = frecuencia absoluta de interacciones del depredador sobre la especie coralina j ; C_{ej} = cobertura coralina de la especie j .

Para determinar si existe relación entre la presencia de los depredadores y las distintas especies de coral (presas), se realizó una regresión lineal múltiple (stepwise) para relacionar la densidad de *C. abbreviata* y *C. caribaea* (ind m^{-2} hexacoral vivo) con la cobertura de algunas especies coralinas. En ambos casos la variable dependiente fue la abundancia de *Coralliophila* spp. y las variables independientes fueron las coberturas coralinas de cada una de las especies coralinas.

Para evaluar los patrones de selectividad de presas en todas las jaulas experimentales se utilizó una

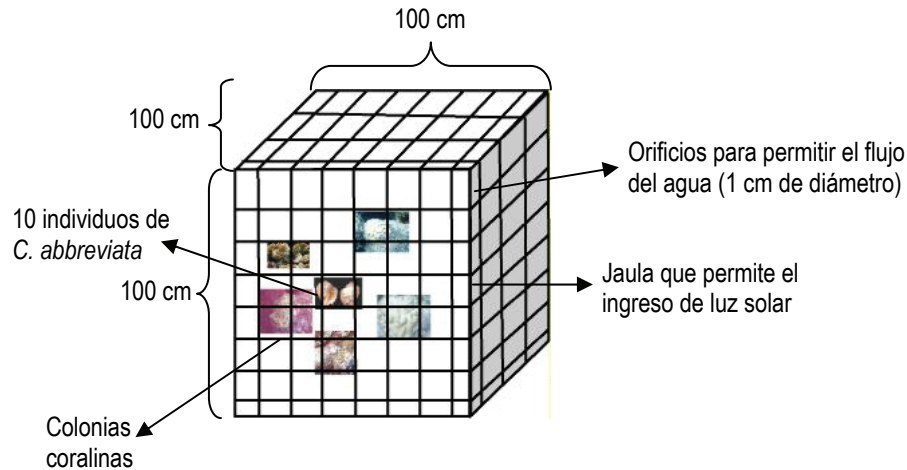


Figura 2. Diagrama de la jaula experimental con las cinco colonias coralinas y sus depredadores.

Figure 2. Diagram of the experimental cage including the five coral colonies and their predators.

prueba de chi-cuadrado con réplicas (Replicated Goodness-of-fit tests, G-Statistic) (Sokal & Rohlf, 1998), el cual consideró a cada uno de los resultados de cada jaula como una réplica (8 jaulas, 8 réplicas). En dicho análisis se utilizaron como valores observados las frecuencias absolutas de las interacciones de *C. abbreviata* con las distintas especies coralinas, mientras que los valores esperados fueron obtenidos a partir de la división del número total de interacciones con cada especie de coral, entre el número de colonias experimentales por jaula.

RESULTADOS

Selectividad de presas en las localidades analizadas

Las especies de presas de *C. abbreviata* y *C. caribaea* encontradas en este trabajo dentro y fuera de las cuadratas evaluadas se presentan en la Tabla 1. Las observaciones realizadas en los arrecifes indican una fuerte interacción depredador-presa entre *C. abbreviata* y la hexacoralina *M. annularis* (56,8% de todas las interacciones), seguida por *D. strigosa* (19,3%), *A. agaricites* (12,2%), *C. natans* (4,6%) y *A. tenuifolia* (3,1%). Por otra parte, *C. caribaea* mostró una mayor afinidad con el octocoral *E. caribaeorum* (42,6%) y las hexacorquinas *C. natans* (24,1%), *M. faveolata* (11,1%), *P. porites* (7,4%) y *D. strigosa* (11,1%). El número de individuo de *C. abbreviata* y *C. caribaea* registrados sobre cada una de las especies coralinas consideradas en el presente estudio se presentan en la Tabla 2.

Los análisis estadísticos de chi-cuadrado (X^2) permitieron rechazar la hipótesis nula de suposición de

aleatoriedad en la selección de presas por *C. abbreviata* S/C y *C. caribaea* ($p < 0,05$, $X^2 = 3028,6$ y $1250,76$ respectivamente), indicando que ambos depredadores seleccionan sus presas aunque tengan menores coberturas que otras presas potenciales. De estos análisis se puede destacar que el diferencial entre los valores de frecuencia de interacciones observados y esperados de *C. abbreviata* presentó altos valores negativos para las especies *P. caribaeorum* y *E. caribaeorum*, indicando una baja selectividad por este depredador hacia estas especies. Sin embargo, para las especies coralinas *D. strigosa*, *M. annularis* y *A. agaricites* este diferencial resultó en valores positivos muy altos que indican alta selectividad de *C. abbreviata* por esas especies coralinas (Tabla 2). Con respecto a *C. caribaea* los valores negativos más altos se obtuvieron con las especies *M. annularis* y *P. caribaeorum*, indicando una baja selectividad hacia dichas especies. Por el contrario, los diferenciales más altos con signo positivo fueron con las especies *C. natans* y *E. caribaeorum* reflejando una alta selectividad por estas especies (Tabla 3).

Según los análisis de regresión lineal múltiple, la densidad de *C. abbreviata* expresada en ind m^{-2} está relacionada en forma positiva con la cobertura de tres especies coralinas: *C. natans* ($p = 0,00$), *M. annularis* ($p = 0,05$) y *A. agaricites* ($p = 0,00$). Por otra parte, la densidad de *C. abbreviata* expresada en ind m^{-2} de hexacoralina viva es positiva y significativamente relacionada con la cobertura de cuatro especies coralinas: *C. natans* ($p = 0,05$), *M. annularis* ($p = 0,04$), *D. strigosa* ($p = 0,05$) y *M. faveolata* ($p = 0,04$). Durante las evaluaciones realizadas *in situ* estas especies coralinas fueron observadas en reiteradas ocasiones siendo consumidas por *C. abbreviata*.

Tabla 1. Especies de presas de *C. abbreviata* y *C. caribaea* encontradas en el presente estudio.**Table 1.** Prey species of *C. abbreviata* and *C. caribaea* identified in this study.

Grupo	Especie coralina	<i>C. abbreviata</i>	<i>C. caribaea</i>
Hexacorales	<i>Diploria strigosa</i>	X	X
	<i>Diploria clivosa</i>	X	
	<i>Diploria labyrinthiformis</i>	X	
	<i>Colpophillia natans</i>	X	X
	<i>Montastraea annularis</i>	X	
	<i>Montastraea franksi</i>	X	
	<i>Montastraea faveolata</i>	X	X
	<i>Agaricia agaricites</i>	X	
	<i>Agaricia tenuifolia</i>	X	
	<i>Agaricia lamarcki</i>	X	
	<i>Madracis decactis</i>	X	
	<i>Acropora palmata</i>	X	X
	<i>Siderastrea siderea</i>		X
	<i>Porites astreoides</i>	X	
	<i>Porites porites</i>		X
<i>Eusmilia fastigiata</i>	X		
<i>Montastrea cavernosa</i>	X		
Octocorales	<i>Erithropodium caribaeorum</i>		X
	<i>Plexaura</i> sp.		X
Zoántidos	<i>Palithoa caribaeorum</i>	X	

Tabla 2. Diferencias entre los valores observados y esperados de la prueba χ^2 de selectividad de presas de *C. abbreviata* y *C. caribaea*.**Table 2.** Differences between observed and expected values of χ^2 test of prey selectivity of *C. abbreviata* and *C. caribaea*.

Especie coralina	<i>C. abbreviata</i> (Obs-Esp)	<i>C. caribaea</i> (Obs-Esp)
<i>D. strigosa</i>	62,016	5,07
<i>D. clivosa</i>	2,789	-0,03
<i>C. natans</i>	14,381	12,75
<i>M. annularis</i>	172,227	-3,34
<i>M. faveolata</i>	-3,158	4,26
<i>P. astreoides</i>	-5,526	-0,86
<i>P. porites</i>	-0,211	3,97
<i>S. siderea</i>	-0,634	1,9
<i>A. agaricites</i>	41,31	-0,26
<i>M. franksi</i>	1,648	-0,06
<i>A. tenuifolia</i>	9,205	-0,28
<i>P. caribaeorum</i>	-42,824	-6,85
<i>E. caribaeorum</i>	-39,248	16,87
Total	1239,04	33,121

Tabla 3. Número de interacciones depredadoras de *C. abbreviata* y *C. caribaea* encontradas sobre las especies coralinas en el presente estudio.

Table 3. Predation interactions of *C. abbreviata* and *C. caribaea* on coral species found in this study.

Especie coralina	<i>C. abbreviata</i>	<i>C. caribaea</i>
<i>D. strigosa</i>	68	6
<i>M. annularis</i>	200	1
<i>A. tenuifolia</i>	11	0
<i>C. natans</i>	16	13
<i>M. faveolata</i>	8	6
<i>A. agaricites</i>	43	0
<i>Erythropodium</i> sp.	0	23
<i>D. clivosa</i>	3	0
<i>P. caribaeorum</i>	1	0
<i>M. franksi</i>	2	0
<i>P. porites</i>	0	4
<i>Plexaura</i> sp.	0	1
Total	352	54

La densidad de *C. caribaea* resultó positiva y significativamente relacionada con la cobertura del hexacoral *M. faveolata* ($p = 0,01$), mientras que expresada en ind m⁻² de coral vivo estuvo relacionada positivamente con *E. caribaeorum* ($p = 0,02$). Ambas especies fueron observadas en varias ocasiones siendo consumidas por *C. caribaea* durante las evaluaciones *in situ*.

Es importante señalar que estos análisis no contradicen los resultados obtenidos en el análisis de X^2 sino más bien los robustecen debido a que ambos análisis sugieren que *C. abbreviata* se alimenta de *M. annularis*, *A. agaricites*, *C. natans* y *D. strigosa*, mientras que no se consumen *E. caribaeorum* y *P. caribaeorum* a pesar de su disponibilidad, mientras que *C. caribaea* se alimenta principalmente de *E. caribaeorum* y *M. faveolata*.

Selección de presas por localidad

En las Figuras 2 y 3 se representaron para cada especie coralina, la cobertura y frecuencia (%) de interacción depredador-presa de *C. abbreviata*, *C. caribaea* estimadas en cada arrecife. El total de interacciones observadas (TI) se especificó para cada localidad y la misma estuvo relacionada con la abundancia de moluscos en cada una. Se observó una escasa frecuencia de interacciones depredador-presa hallada en las localidades de Cayo Peraza y Punta Brava para *C. abbreviata*. (Fig. 2).

Cuando se analizó la relación cobertura coralina-presencia de *C. abbreviata*, sobre cada una de las especies coralinas, se puede señalar que el porcentaje de interacciones depredador-presa sobre *D. strigosa*, *C. natans*, *M. annularis* y *A. agaricites* fue mayor al número de interacciones observadas con *P. astreoides*, *P. caribaeorum* y *E. caribaeorum* a pesar de su relativa alta disponibilidad (Fig. 3). Por otra parte, en la relación cobertura coralina-presencia de *C. caribaea* los porcentajes de interacciones depredador-presa mayores fueron sobre *E. caribaeorum*, *D. strigosa*, *P. porites*, *C. natans* y *M. faveolata* (Fig. 4).

Es importante señalar que los análisis anteriormente mencionados no contradicen los resultados obtenidos en las regresiones, sino que los robustecen debido a que ambos análisis sugirieron que *C. abbreviata* mostraría una predilección de presas por las especies *M. annularis*, *C. natans*, *A. agaricites* y *D. strigosa*, y no por *P. asteroides*, *E. caribaeorum* y *P. caribaeorum* a pesar de su disponibilidad. Además, ambos análisis también sugirieron que *C. caribaea* mostró una predilección por *E. caribaeorum* y *M. faveolata*.

Evaluaciones experimentales de predilección de presas

El experimento realizado indicó una mayor asociación de *C. abbreviata* con el hexacoral *M. annularis*, ya que el 53,3% de las interacciones ocurrió con esa especie, seguida por *C. natans* (17,8%), *A. tenuifolia* y *D. strigosa* (11,1% cada una) y *A. agaricites* (6,7%). Las áreas de las colonias utilizadas durante el experimento variaron según la especie, siendo las colonias de *C. natans* las de mayor tamaño (150–324 cm²) seguida por *D. strigosa* (64–225 cm²), *A. tenuifolia* (120–156 cm²), *M. annularis* (60–144 cm²) y *A. agaricites* (22–40 cm²). Es importante señalar que las especies utilizadas en el experimento fueron las más atacadas en las evaluaciones descriptivas (Fig. 5).

El análisis de X^2 con réplicas (Sokal & Rohlf, 1998) dio como resultado tres estadísticos, el Gh, Gp y Gt cuyas hipótesis nulas fueron rechazadas. El rechazo de la hipótesis nula de Gh indicó que *C. abbreviata* no siempre registró las mismas frecuencias absolutas de interacciones con cada una de las especies coralinas experimentales en cada una de las jaulas, por lo que las réplicas fueron heterogéneas.

Por otra parte Gp agrupó todas las frecuencias de todas las jaulas. El rechazo de su hipótesis nula significó que *C. abbreviata* mostró un patrón de selectividad de presas, ya que no seleccionó de igual manera cada una de las especies coralinas en todas las jaulas.

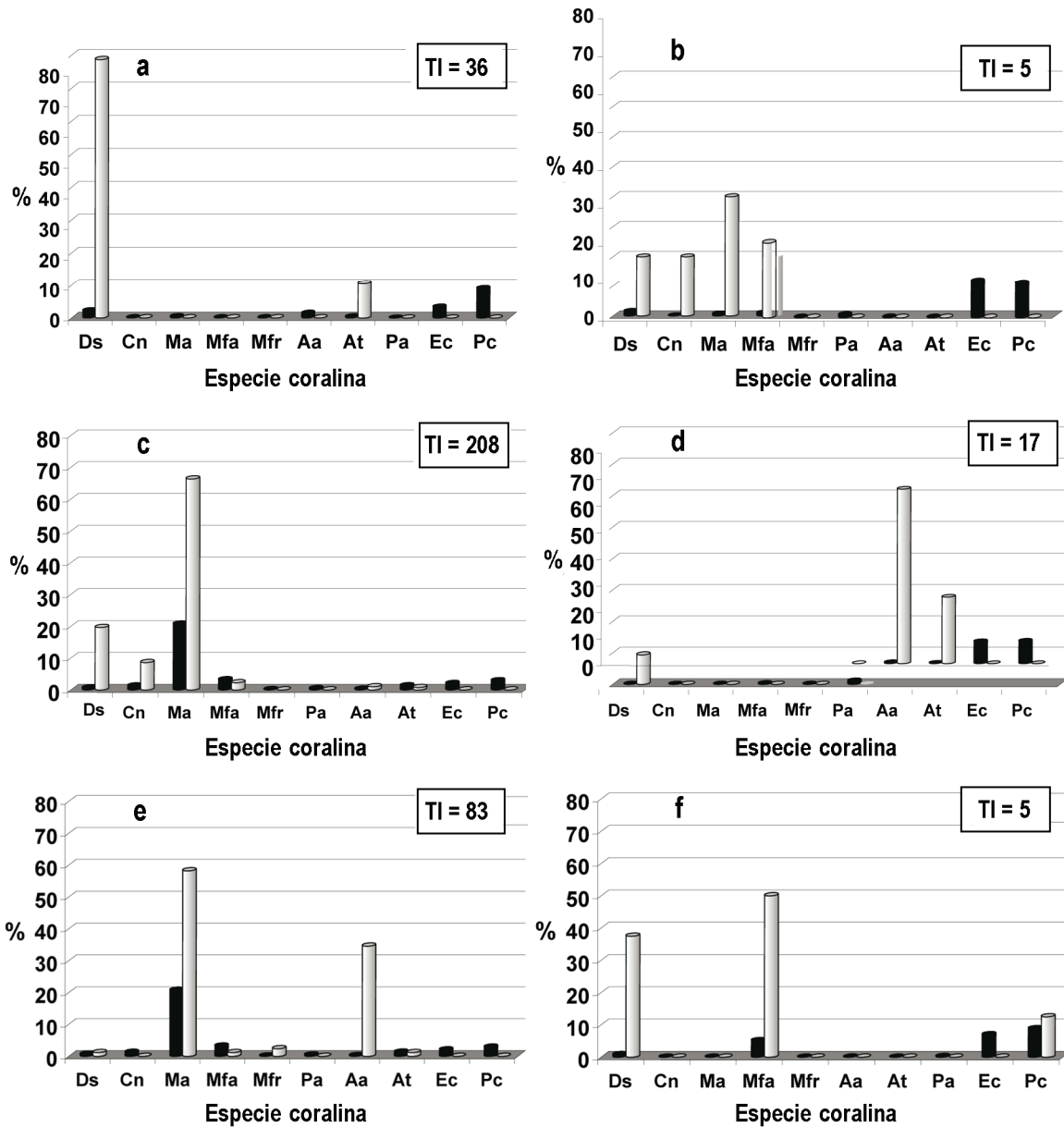


Figura 3. Porcentaje de interacciones depredadoras de *C. abbreviata* y coberturas de las presas coralinas en las localidades evaluadas. a) Cayo Borracho, b) Cayo Peraza, c) Cayo Sombrero d) Playuelita, e) Playa Mero, y f) Punta Brava, Ds: *D. strigos*, Cn: *C. natans*, Ma: *M. annularis*, Mfa: *M. faveolata*, Mfr: *M. franksi*, Pa: *P. asteroides*, Pp: *P. porites*, Ss: *S. siderea*, Aa: *A. agaricites*, At: *A. tenuifolia*, Ec: *E. caribaeorum*, Pc: *P. caribaeorum*, TI: Total de interacciones.

Figure 3. Percentage of predation interactions of *C. abbreviata* and cover of coral species in the evaluated localities a) Cayo Borracho, b) Cayo Peraza, c) Cayo Sombrero d) Playuelita, e) Playa Mero and f) Punta Brava. Ds: *D. strigos*, Cn: *C. natans*, Ma: *M. annularis*, Mfa: *M. faveolata*, Mfr: *M. franksi*, Pa: *P. astreoides*, Pp: *P. porites*, Ss: *S. siderea*, Aa: *A. agaricites*, At: *A. tenuifolia*, Ec: *E. caribaeorum*, Pc: *P. caribaeorum*, TI: Total interactions.

El tercer estadístico es simplemente la sumatoria de los dos estadísticos anteriores, por lo que el rechazo de su hipótesis nula, significó el rechazo de ambas hipótesis nulas anteriormente mencionadas, lo cual verifica y fortalece lo señalado en las mismas.

DISCUSIÓN

Selectividad de presas en las localidades

La predilección de presas por un depredador ha sido definida como una asociación no aleatoria entre ambos

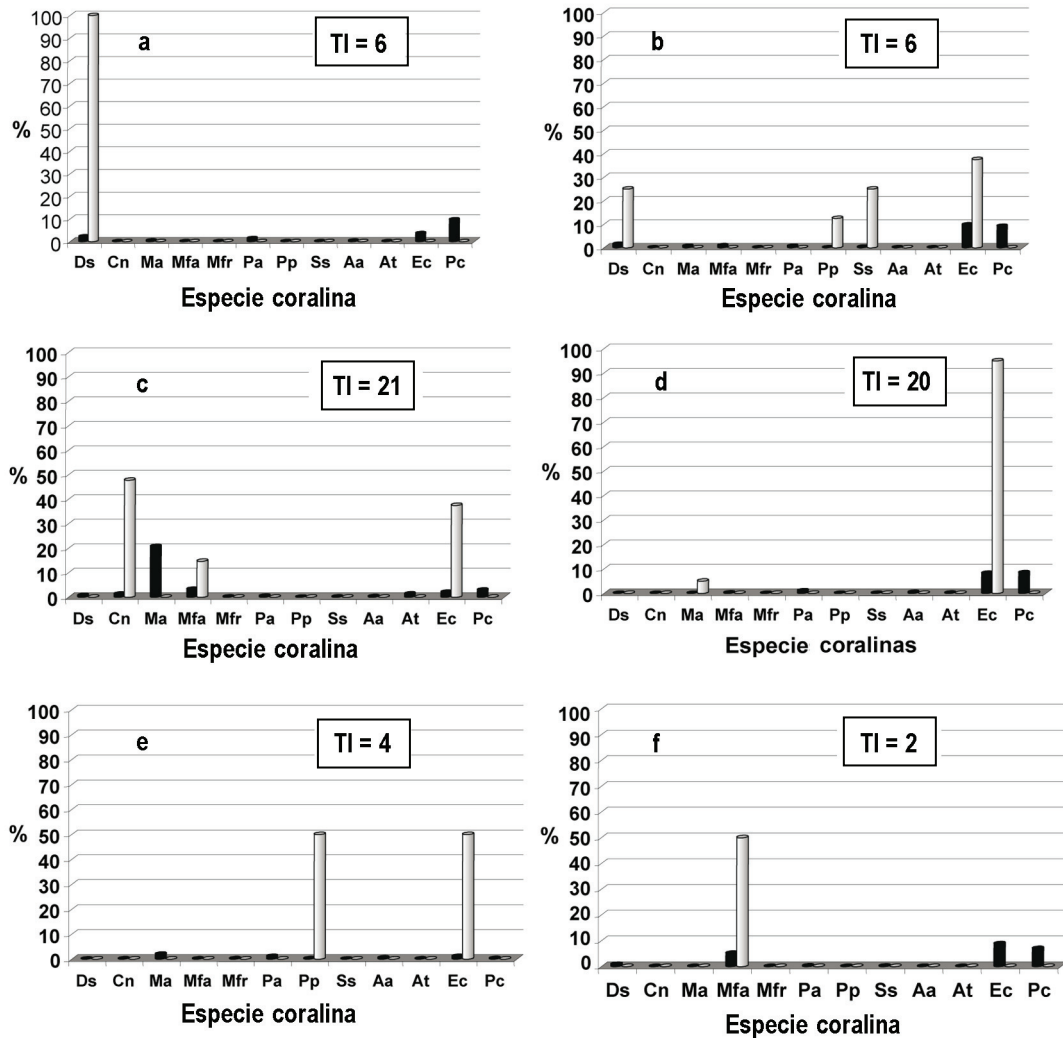


Figura 4. Interacciones depredadoras de *C. caribaea* (%) y coberturas de las presas coralinas en localidades evaluadas. a) Cayo Borracho, b) Cayo Peraza, c) Cayo Sombrero d) Playuelita, e) Playa Mero, f) Punta Brava. Ds: *D. strigosa*, Cn: *C. natans*, Ma: *M. annularis*, Mfa: *M. faveolata*, Mfr: *M. franksi*, Pa: *P. asteroides*, Pp: *P. porites*, Ss: *S. siderea*, Aa: *A. agaricites*, At: *A. tenuifolia*, Ec: *E. caribaeorum*, Pc: *P. caribaeorum*, TI: Total de interacciones. (*) el otro 50% de las interacciones fue con el octocoral *Plexaura* sp.

Figure 4. Percentage of predation interactions of *C. caribaea* and cover of coral species in the evaluated localities a) Cayo Borracho, b) Cayo Peraza, c) Cayo Sombrero d) Playuelita, e) Playa Mero and f) Punta Brava. Ds: *D. strigosa*, Cn: *C. natans*, Ma: *M. annularis*, Mfa: *M. faveolata*, Mfr: *M. franksi*, Pa: *P. astreoides*, Pp, *P. porites*, Ss: *S. siderea*, Aa: *A. agaricites*, At: *A. tenuifolia*, Ec: *E. caribaeorum*, Pc: *P. caribaeorum*, TI: Total interactions. (*) the remaining 50% of the interactions was on *Plexaura* sp.

y es el resultado de un comportamiento particular del depredador en la selección de su dieta (Underwood *et al.*, 2004). Se ha planteado que la preferencia de presas se demuestra mediante la diferencia entre las proporciones relativas de la presa en la dieta comparado con la proporción de presas disponible en el medio (Underwood *et al.*, 2004).

C. abbreviata presentó, para todas las localidades estudiadas, una alta frecuencia de interacciones

depredador-presa con los corales *D. strigosa*, *C. natans*, *M. annularis* y *A. agaricites*, a pesar que muchas especies no exhibieron altas coberturas indicando un patrón de selectividad hacia estas presas. Estas especies de corales se encuentran entre las reportadas por Miller (1981) para *C. abbreviata* (exceptuando *C. natans*), quien encontró un total de 16 especies de presas, de las cuales catorce fueron corales escleractínidos, un zoántido y una especie per-

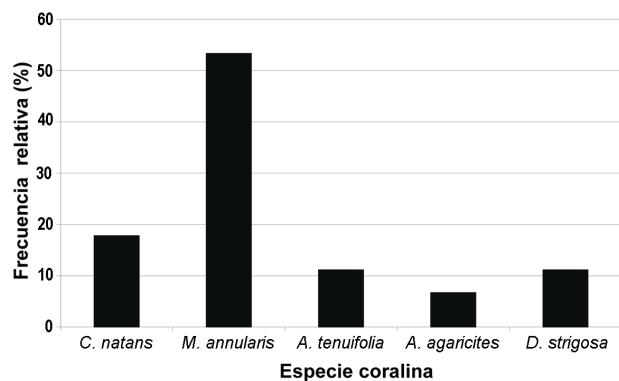


Figura 5. Frecuencia relativa del total de interacciones de *C. abbreviata* con cada una de las especies coralinas en el experimento.

Figure 5. Relative frequency of the total interactions of *C. abbreviata* on each of the coral species in the experiment.

teneciente al orden Corallimorpharia. Por el contrario, en este estudio las especies *P. astreoides*, *P. caribaeorum* y *E. caribaeorum* mostraron porcentajes de cobertura altos en la mayoría de los sitios y pocas interacciones con estos depredadores, sugiriendo que *C. abbreviata*, no selecciona estas especies como recurso alimenticio, a pesar que están disponibles.

Por otra parte, *C. abbreviata* presentó una alta frecuencia de interacción con *M. annularis* independientemente de su cobertura en todas las localidades, por lo que se puede aseverar que en la actualidad esta especie coralina es una presa habitual de este depredador.

Miller (1981) encontró una frecuente interacción depredador-presa entre *C. abbreviata* y *M. annularis* y *A. agaricites*, sin embargo dicho autor no encontró interacciones con las especies coralinas *C. natans*, *A. tenuifolia*, *A. lamarcki* y *M. decactis*, a diferencia del presente estudio. Es importante destacar que Miller (1981) no reporta las especies de corales presentes en su área de estudio, aunque todas las especies mencionadas son comunes en el Caribe.

Por otra parte, Bruckner *et al.* (1997) encontraron a *C. abbreviata* asociada con un total de 15 especies de coral, aunque señalaron que estos moluscos fueron más frecuentemente observados sobre *A. palmata*, *C. natans*, *D. labyrinthiformis*, *D. strigosa*, *M. annularis* y *Mycetophyllia ferox*. Ward (1965) determinó que en Barbados *C. abbreviata* se alimenta casi exclusivamente de *M. annularis*. Un aspecto importante a destacar es el gran porcentaje de interacciones de *C. abbreviata* con *D. strigosa* en todas las localidades, exceptuando Playa Mero debido a su baja cobertura probablemente, incrementando dichas interacciones en

aquellas localidades donde la cobertura coralina de *M. annularis* es baja, como por ejemplo Cayo Borracho, Punta Brava y Cayo Peraza. De forma similar, se encontró una mayor frecuencia de interacción de *C. abbreviata* con *A. agaricites* que con *M. annularis* en Playa Mero y Playuelita, localidades donde se estimó una baja cobertura de *M. annularis*. Estos resultados indicarían que *C. abbreviata* puede reemplazar a *M. annularis* por otras especies como *A. agaricites* y *D. strigosa* como fuentes de alimento, sugiriendo una posible jerarquía en la selectividad de presas y una capacidad de adaptación del depredador en función de la disponibilidad del recurso. Esta condición se observó también con el zoántido *P. caribaeorum* el cual fue solamente depredado por *C. abbreviata* en Punta Brava, que es una localidad con un gran impacto ecológico y con escasa cobertura coralina.

Hayes (1990) señala que *C. abbreviata* es capaz de alterar su dieta en función de los cambios del arrecife, lo que le permite mantenerse en el sistema coralino a pesar de los posibles disturbios que pueden ocurrir en estos. Esta capacidad de *C. abbreviata* podría evitar que se recupere el arrecife ante dicho disturbio sin retornar a sus condiciones originales, ya que puede depredar los reclutas o las colonias remanentes de *A. palmata* del PNM, impidiendo la recuperación de sus poblaciones, a su condición previa a la mortandad masiva en 1996.

C. caribaea exhibió una selectividad de presas diferente a la de *C. abbreviata*, depredando principalmente a *E. caribaeorum*, *D. strigosa*, *P. porites*, *C. natans* y *M. faveolata*, a pesar de las bajas coberturas de las mismas en los sitios evaluados, indicando una predilección hacia dichas presas según el criterio de Underwood *et al.* (2004). Por el contrario, otras especies coralinas exhibieron coberturas mayores a algunas de las especies mencionadas, como por ejemplo *M. annularis*, *P. astreoides*, *P. caribaeorum* y no presentaron interacciones depredador-presa con *C. caribaea* indicando que este depredador no selecciona estas especies para su alimentación a pesar de su disponibilidad.

Un hecho importante a destacar en el comportamiento depredador de *C. caribaea* es que en Cayo Sombrero, cuyos arrecifes son los que se encuentran en mejores condiciones (mayor cobertura de coral vivo), mostró un cambio en la composición de presas de su dieta en comparación con lo observado en las otras localidades con arrecifes más impactados, exhibiendo una mayor frecuencia relativa de interacciones sobre *C. natans* a pesar de la presencia de *D. strigosa* la cual no fue atacada (*D. strigosa* fue depredada por *C. caribaea* en el resto de las loca-

lidades). Es importante señalar que tanto con *D. strigosa* como con *E. caribaeorum*, *C. caribaea* exhibió una alta frecuencia de interacciones depredador-presa en las demás localidades, donde se estimaron coberturas muy bajas de *C. natans*, sugiriendo nuevamente una posible predilección hacia esta especie coralina y un ajuste en la dieta alimenticia acorde con la disponibilidad de presas.

Por otra parte, *E. caribaeorum* y *M. faveolata* fueron observadas en varias ocasiones siendo depredadas por *C. caribaea* durante las evaluaciones *in situ*. Miller (1981) reporta 12 especies de presas para *C. caribaea*, de las cuales seis fueron escleractinidos, tres gorgonáceos, un zoántido y dos especies del orden Corallimorpharia. Este autor encontró una alta interacción depredador-presa entre *C. caribaea* y *Briareum asbestinum*, especie que no fue registrada como presa en el presente estudio. Un aspecto relevante del trabajo de Miller (1981) es que el 50% de las presas reportadas fueron hexacorales y 25% octocorales. Esta condición indica que *C. caribaea* no se alimenta exclusivamente de hexacorales sino que tiene habilidad en consumir otros grupos del phylum Cnidaria en comparación con *C. abbreviata*; si se compara dichos resultados con los obtenidos en este estudio, se puede resaltar que *C. caribaea* se encontró principalmente sobre *E. caribaeorum*, por lo que ambos trabajos indican la relevancia de los octocorales en la dieta de *C. caribaea*.

Experimento “*in situ*”

Los resultados del experimento coinciden en gran parte con las observaciones de campo, señalando la predilección de *C. abbreviata* por *M. annularis*. Underwood *et al.* (2004) y Lacher *et al.* (1982) señalan que es necesario considerar diferentes aspectos durante el diseño de un experimento para determinar la predilección de presas de un depredador, entre ellos el tiempo de manipulación de la presa, su disponibilidad y abundancia, el tiempo de encuentro de la presa y tiempo de captura. El tiempo de manipulación y su efecto sobre la estimación de la predilección de un depredador por alguna especie, consiste en que si una de ellas requiere de un mayor tiempo de manipulación que otra, se podría sobrevaluar el número de veces que es depredada y suponer predilección hacia la misma. Este factor no pudo haber afectado los resultados del experimento debido a que *C. abbreviata* selecciona la colonia coralina y se mantiene inmóvil sobre la misma durante periodos de tiempo relativamente largos (observación personal).

Para aligerar el efecto de la disponibilidad de cada una de las presas durante el experimento, se procuró que cada una de las colonias experimentales fueran similares en tamaño, sin embargo la naturaleza de cada especie no permite que todas las colonias sean de igual tamaño, siendo las colonias de *A. agaricites* las más pequeñas y las de *C. natans* las mayores. Aunque dicha condición parece no haber afectado los resultados obtenidos, debido a que la presa más atacada fue *M. annularis*, cuyas colonias no fueron las más grandes.

Otro aspecto que pudiese alterar los resultados de selectividad fue la ubicación de las colonias con respecto a los depredadores. Sin embargo, esta condición tampoco pudo haber afectado los resultados debido a que esta nunca fue la misma en cada réplica del experimento.

El tiempo de encuentro de la presa en el experimento se encontró supeditado al tamaño de cada colonia y a la distancia de cada una de las colonias coralinas seleccionadas con respecto a los depredadores. Es poco probable que dicho factor haya alterado los patrones de consumo de *C. abbreviata*, ya que en el diseño del experimento se estableció una distancia equivalente de los depredadores con todas las colonias presas. Por otra parte el factor “capturabilidad” es definido por Rapport & Turner (1970) como el tiempo requerido por el depredador para conseguir, capturar y consumir la presa. El único elemento de los mencionados anteriormente que no ha sido discutido, es el tiempo de captura de cada una de las presas coralinas, dicha condición fue considerada similar para todas las colonias del experimento ya que son organismos bentónicos fijos al sustrato sin capacidad de escapar del depredador.

Un elemento importante que favorecería la nutrición y selectividad del depredador por alguna especie coralina es la capacidad de regeneración de su tejido, ya que según Oren *et al.*, (1998) *Coralliophila* satisface sus requerimientos nutricionales mediante la energía translocada por la colonia durante la recuperación de sus lesiones y la regeneración del tejido. Croquer *et al.* (2002) señalan que la tasa de regeneración de tejido de *M. annularis* puede alcanzar hasta $9,6 \text{ cm}^2 \text{ día}^{-1}$ y puede variar según la tasa de sedimentación del medio y el tipo, tamaño y posición de la lesión generada en la colonia.

Harland *et al.* (1992) señalaron que *M. annularis* presenta un contenido de lípidos relativamente alto en comparación con otras especies coralinas, como *P. porites*. Meyers (1977) señaló que existe una alta variabilidad en el contenido de lípidos en los corales, incluso dentro de la misma especie según la localidad, pero señala que en general *A. palmata* y *A. agaricites*

registraron altas concentraciones de lípidos, en comparación con *M. annularis*, *P. astreoides*, *P. porites* y *C. natans* que fueron más bajos. Esto podría favorecer la nutrición de *C. abbreviata*, prefiriendo así a dicha presa coralina sobre otras. Stimson (1987) afirma que el tejido coralino es rico en lípidos, los cuales son reservas energéticas que las zooxantelas translocan a partir de su proceso fotosintético.

En condiciones de laboratorio *C. abbreviata* mostró preferencia por *A. cervicornis* (Hayes, 1990). En otro experimento Fujioka & Yamazato (1983) reportaron una gran asociación entre *Coralliophila violacea* y las especies del género *Porites*, *Coralliophila erosa* y *C. bulbiformis* por acropóridos y *Quoyula monodonta* por la familia Pocilloporidae.

En experimentos de campo, Baums *et al.* (2003) señalaron que *C. abbreviata* prefirió a *A. palmata* sobre *M. annularis*, a pesar que la relación carbono/nitrógeno de esta última es más favorable para su nutrición. Gochfeld (2004) y Glynn & Krupp (1986) indican que la preferencia de una presa no solamente podría depender de la calidad del alimento, sino que también puede estar en función de la estructura del esqueleto coralino, cantidad y calidad de los nematocistos y otras defensas del coral, lo cual involucraría un mayor esfuerzo energético por parte del depredador para alimentarse. Sin embargo, estos autores también destacaron que puede existir un efecto de la ubicación del tejido, lo cual implicaría diferencias en el riesgo del depredador a ser atacado por sus respectivos depredadores. Gochfeld (2004) durante un trabajo realizado con quetodóntidos y colonias de *Porites lutea*, detectó una correlación negativa entre la densidad de nematocitos y la intensidad de depredación. Según Lasker *et al.* (1988) otro factor que puede afectar la selectividad de la presa está relacionado con el hábitat, ya que muchas colonias pueden constituir refugios o zonas para interacciones reproductivas.

La diferencia en la selección de distintas especies de presas por parte de ambos depredadores puede obedecer a diversas causas, como por ejemplo *C. caribaea* y *C. abbreviata* podrían presentar preferencias de presas distintas o *C. abbreviata* o *C. caribaea* monopolizan el recurso alimenticio de sus presas evitando que su competidora deprede las mismas. La primera hipótesis plantea una diferenciación de nicho entre ambas especies, generado por un proceso coevolutivo que permitió la coexistencia entre ambos depredadores; la segunda hipótesis, supone que ambas especies de *Coralliophila* compiten por el recurso alimenticio siendo una de las dos una competidora superior. Ambas hipótesis propuestas están alineadas con lo señalado por Grinnell (1914),

Hardin (1960) y Hutchinson (1957) acerca de la teoría de nicho.

Miller (1981) señaló que *C. abbreviata* y *C. caribaea* presentan un leve grado de sobreposición en sus dietas. Fujioka & Yamazato (1983) sugieren que las peculiaridades en la selectividad de presas de *Drupella cornus* y *D. fragum* podrían ser un evento de repartición del recurso debido a la competencia.

Es importante señalar que ambos depredadores se alimentaron de una misma especie coralina, como es el caso de las especies *C. natans* y *D. strigosa* y *A. palmata*, las cuales fueron presas importantes para ambos, no obstante las frecuencias de depredación de las distintas especies presas fueron diferentes.

CONCLUSIONES

Un aspecto importante en relación al impacto relativo de *C. abbreviata* y *C. caribaea* sobre los arrecifes del área de estudio se encuentra supeditado a la selectividad de presas de cada especie depredadora, en base a esta perspectiva el impacto de *C. abbreviata* debe ser mayor que el de *C. caribaea* debido a que sus presas más habituales están entre las principales formadoras de arrecife (*M. annularis*, *D. strigosa*, *C. natans* y *A. palmata*). Por su parte, aunque *C. caribaea* fue observada en reiteradas ocasiones depredando a *C. natans*, la mayoría de las veces se encontró depredando al octocoral *E. caribaeorum*, el cual es un fuerte competidor de los hexacorales y muy frecuente en arrecifes deteriorados (obs. personal), lo que podría ser beneficioso para las especies hexacorales. En contraposición a lo anterior, *C. caribaea* también fue observada depredando a *A. palmata* (de muy baja abundancia actualmente en los arrecifes de Morrocoy), actividad que podría afectar en cierto grado la recuperación de esta especie en el parque. Así pues, la presencia y abundancia de estas especies de depredadores en las áreas coralinas estudiadas es un factor de interés en la dinámica de recuperación de estas comunidades.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Nicida Noriega, Humberto "caborro", Juan Pablo Jiménez, Freddy Bustillos, Ana Iranzu, Mariangela Nieves, León Barrios y Napoleón Reyes por su invaluable colaboración durante la realización de este trabajo.

REFERENCIAS

- Baums, I., M. Miller & A. Szmant. 2003. Ecology of a corallivorous gastropod, *Coralliophila abbreviata* on two scleractinian hosts I: population structure of snails and corals. *Mar. Biol.*, 142: 1083-1092.

- Bone, D., D. Pérez, A. Villamizar, P. Penchaszadeh & E. Klein. 1998. Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. In: B. Kjerfve (ed.). CARICOMP-Caribbean Coral Reef, Seagrass and Mangrove sites. UNESCO, Paris, pp. 151-159.
- Bruckner, R., A. Bruckner & E. Williams. 1997. Life history strategies of *Coralliophila abbreviata* Lamarck (Gastropoda: Coralliophilidae) on the southwest coast of Puerto Rico. Proceedings of the Eighth International Coral Reef Symposium, Panamá, pp. 1: 627-632.
- Croquer, A., E. Villamizar & N. Noriega. 2002. Environmental factors affecting tissue regeneration of the reef-building coral *Montastraea annularis* (Faviidae) at Los Roques National Park, Venezuela. Rev. Biol. Trop., 50(3/4): 1055-1065.
- Del Mónaco, C. 2006. Evaluación del efecto de *Coralliophila* spp. (Mollusca: Gastropoda) sobre algunas especies coralinas de los arrecifes del Parque Nacional Morrocoy. Tesis de Magíster, Universidad Central de Venezuela, 211 pp.
- Del Mónaco, C., E. Villamizar & S. Narciso. 2008a. Tasa de depredación de *Coralliophila abbreviata* (Neogastropoda: Coralliophilidae) sobre algunas especies coralinas del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. Rev. Biol. Trop., 56(Suppl. 1): 235-246.
- Del Mónaco, C., E. Villamizar & S. Narciso. 2008b. Distribución batimétrica y composición de presas de gastrópodos coralívoros (*Coralliophila* spp.) en arrecifes coralinos del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. Bol. Centro Invest. Biol., 42(2): 205-228.
- Fujioka, Y. & K. Yamazato. 1983. Host selection of some Okinawan coral associated gastropods belonging to the genera *Drupella*, *Coralliophila* and *Quoyula*. Galaxea, 2: 59-73.
- Glynn, P. & D. Krupp. 1986. Feeding biology of a Hawaiian sea star corallivore, *Calcita novaeguineae* Muller & Troschel. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 96: 75-96.
- Gochfeld, D. 2004. Predation-induced morphological and behavioral defenses in a hard coral: implications for foraging behavior of coral-feeding butterfly-fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 267: 145-158.
- Grinnell, J. 1914. An account of the mammals and birds of the Lower Colorado Valley with especial reference to the distributional problems presented. University of Colorado Publication in Zoology, 12: 51-294.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. Science, 131: 1292-1297.
- Harland, A., S. Davies & L. Fixter. 1992. Lipid content of some Caribbean corals in relation to depth and light. Mar. Biol., 113: 357-361.
- Hayes, J. 1990. Prey preference in a Caribbean corallivore, *Coralliophila abbreviata* (Lamarck) (Gastropoda, Coralliophilidae). Bull. Mar. Sci., 47: 557-560.
- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 415-427.
- Laboy-Nieves, E., E. Klein, J. Conde, F. Losada, J. Cruz & D. Bone. 2001. Mass mortality of tropical marine communities in Morrocoy, Venezuela. Bull. Mar. Sci., 68: 163-179.
- Lacher, T., M. Willig & M. Mares. 1982. Food preference as a function of resource abundance with multiple prey types: an experimental analysis of optimal foraging theory. Am. Natur., 120: 297-316.
- Lasker, H., M. Coffroth & L. Fitzgerald. 1988. Foraging patterns of *Cyphoma gibbosum* on octocorals: the roles of host choice and feeding preference. Biol. Bull., 174: 254-266.
- Lewis, J. 1960. The coral reefs and coral communities of Barbados. Can. J. Zool., 38: 1133-1145.
- Meyers, P. 1977. Fatty acids and hydrocarbons of Caribbean corals. Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium, Miami, pp. 529-536.
- Miller, A. 1981. Cnidarian prey of the snails *Coralliophila abbreviata* and *C. caribaea* (Gastropoda: Muricidae) in Discovery Bay, Jamaica. Bull. Mar. Sci., 31: 932-934.
- Miller, M. 2001. Corallivorous snail removal: evaluation of impact on *Acropora palmata*. Coral Reefs, 19: 293-295.
- Oren, U., I. Brickner & Y. Loya. 1998. Prudent sessile feeding by the corallivore snail *Coralliophila violacea* on coral energy sinks. Proc. Roy. Soc. London, 265: 2013-2030.
- Ott, B. & J. Lewis. 1972. The importance of the gastropod *Coralliophila abbreviata* (Lamarck) and the polychaete *Hermodice carunculata* (Pallas) as coral reef predators. Can. J. Zool., 50: 1651-1656.
- Rapport, D. & J. Turner. 1970. Determination of predator food preference. J. Theor. Biol., 26: 365-372.
- Schoener, T. 1971. Theory of feeding strategies. Ann. Rev. Ecol. Syst., 2: 369-404.
- Sokal, R. & J. Rohlf. 1998. Biometry. Freedman and Company, New York, 507 pp.

- Stimson, J. 1987. The location, quantity and rate of change in quantity of lipids in tissues of Hawaiian hermatypic corals. *Bull. Mar. Sci.*, 41: 889-904.
- Underwood, A., M. Chapman & T. Crowe. 2004. Identifying and understanding ecological preferences for habitat or prey. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 300: 161-187.
- Ward, J. 1965. The digestive tract and its relations to feeding habitats in the stenoglossan prosobranch *Coralliophila abbreviata* (Lamarck). *Can. J. Zool.*, 43: 47-464.

Received: 10 December 2008; Accepted: 18 October 2009

