

COMPORTAMIENTO TERRITORIAL DE *STEGASTES PLANIFRONS* (PERCIFORMES: POMACENTRIDAE) EN DOS ARRECIFES CON DIFERENTE GRADO DE IMPACTO EN EL PARQUE NACIONAL MORROCOY, VENEZUELA.

TERRITORIAL BEHAVIOUR OF *STEGASTES PLANIFRONS* (PERCIFORMES: POMACENTRIDAE) IN A CORAL REEF WITH DIFFERENT DEGREES OF ENVIRONMENTAL IMPACT IN MORROCOY NATIONAL PARK, VENEZUELA.

José Gregorio Rodríguez¹ y Estrella Villamizar²

¹ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias y Tecnología, Universidad de Carabobo, Valencia, Venezuela. Apartado Postal 2001. Telf: 0241-8244326. stegastes@hotmail.com

² Laboratorio de Ecosistemas Marino Costeros, IZT, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. Apartado Postal 20513. Caracas 1020-A.

RESUMEN

El territorialismo de *Stegastes planifrons* fue evaluado en los arrecifes de Cayo Sombrero y Playa Mero, dos localidades del Parque Nacional Morrocoy cuyas comunidades bentónicas presentan diferentes grados de impacto. Playa Mero representa la localidad de mayor impacto, con una elevada cobertura de algas, por lo cual se espera encontrar cambios en el comportamiento de esta especie asociados a variaciones en la disponibilidad del recurso alimenticio. Solo los individuos adultos presentaron un comportamiento agonístico y el mismo estuvo enfocado principalmente sobre otras especies de peces herbívoros, siendo por ende una estrategia que asegura el recurso alimenticio para el individuo. No se encontraron diferencias en el tamaño de los territorios al comparar ambas localidades, lo que se atribuye a que la cobertura de algas filamentosas, recurso alimenticio de esta especie, es similar en ambos arrecifes. Para cada localidad, se encuentran diferencias en los tamaños territoriales de este pomacéntrido a lo largo del gradiente de profundidad, asociadas a cambios en la disponibilidad del recurso, siendo estas áreas mayores en la medida que la cobertura de algas disminuía. Se observaron variaciones individuales en el grado de agresividad de la especie.

ABSTRACT

Stegastes planifrons territorialism was evaluated in the reefs of Cayo Sombrero and Playa Mero, two localities in the Morrocoy National Park whose benthic communities have varying degrees of environmental impact. Mero Beach with a high algal cover was the area of greatest impact, thus changes in the behavior of this species associated with variations in food resource availability were expected. Only adult individuals showed agonistic behavior focused mainly towards other species of herbivorous fish, constituting thus a strategy ensuring the individual's food resources. No differences in territory size were found for both locations, which were attributed to a similar coverage of filamentous algae, a food resource utilized by the species. For each location there were differences in territory size along a depth gradient. Territory size was larger where the algal cover decreased, thus these differences were associated with changes in resource availability. We also found variations in the degree of aggressiveness of different individuals of the species.

Palabras Clave: Pomacentridae, territorialismo, estructura comunitaria, Morrocoy, Venezuela.

Keywords: Pomacentridae, territoriality, community structure, Morrocoy, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

El Parque Nacional Morrocoy, es un parque marino costero con una superficie de 32.090 ha, situado en el extremo oriental del estado Falcón, entre las poblaciones de Tucacas y Chichiriviche (10°47' y 10°59' N, 68°09' y 68°22' O) (Díaz y *col.*, 1985). Sus arrecifes se caracterizan por presentar una baja cobertura coralina viva, inferior al 10 %, producto de un evento de mortalidad masiva ocurrido en 1996 (Losada y Klein, 1996; Villamizar, 2000; Laboy-Nieves y *col.*, 2001). Así mismo, debido a tal pérdida de corales, se produjo un incremento en la cobertura de algas, generando una mayor disponibilidad de recursos alimenticios para los peces herbívoros, lo cual puede no solo afectar los tamaños poblacionales de los mismos, sino que en el caso de herbívoros territorialistas como la familia Pomacentridae, puede estar generando cambios en su comportamiento.

El comportamiento territorialista de algunos ejemplares de la familia Pomacentridae se interpreta como una estrategia para defender y monopolizar el recurso alimenticio (Low, 1971; Ebersole, 1977), pudiendo tener importantes efectos sobre otros componentes del ecosistema arrecifal. Esta conducta afecta la composición y diversidad de las comunidades de algas en forma directa, así como la biomasa en pie de las mismas (Russ, 1987), siendo numerosos los trabajos que reportan altos valores de estos parámetros, así como una alta productividad de las algas dentro de los territorios de los pomacéntridos (Potts, 1977; Mahoney, 1981; Hixon y Brostoff, 1983; Hinds y Ballantine, 1987; Russ, 1987; Klump y Polunin, 1989; Hixon, 1997). Este efecto es consecuencia de la exclusión de otros herbívoros, lo que disminuye la presión de pastoreo dentro de los territorios. Al afectar a estas comunidades de algas, los pomacéntridos pueden tener efectos sobre otros organismos herbívoros como algunos

invertebrados y peces (Hixon, 1997), pudiendo, además, con sus respuestas agonísticas, modificar la estructura de la comunidad de peces dentro del arrecife, en cuanto al uso del hábitat a lo largo del gradiente de profundidad (Wellington, 1982).

El recurso alimentario, en este caso representado por las algas, también puede afectar a la comunidad de peces. Se ha encontrado una relación inversa entre el tamaño del territorio que defienden estos peces y la disponibilidad de este recurso (Ebersole, 1980), lo que a su vez debe verse reflejado en las distancias de ataque y grado de agresividad de los representantes de esta familia.

Generar el conocimiento sobre los aspectos ecológicos que giran en torno a este grupo de peces arrecifales es de suma importancia, por los diversos efectos que pueden ejercer sobre otros componentes del arrecife, en especial, en zonas que hayan sufrido grandes impactos ambientales, como el ocurrido en el Parque Nacional Morrocoy. El objetivo principal de este trabajo, es evaluar el comportamiento agonístico de *Stegastes planifrons* en dos localidades del Parque Nacional Morrocoy cuyas comunidades coralinas presentan diferentes grados de afectación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se evaluó el comportamiento territorialista de la especie *Stegastes planifrons* en las localidades Playa Mero y Cayo Sombrero. El arrecife de Playa Mero ha sido reportado como un ambiente muy impactado, a raíz de un evento de mortalidad masivo ocurrido en 1996 (Villamizar, 2000) y en donde se reportan coberturas de coral vivo inferiores al 10 %, mientras que el arrecife de Cayo Sombrero se presenta como un ambiente de menor afectación (Losada y Klein, 1996; Villamizar, 2000; Laboy-Nieves y *col.*, 2001).

La selección de esta especie se debe a que es el pomacéntrido de mayor abundancia poblacional y frecuencia de aparición en estos ambientes (Alvarado, 2000; Rodríguez y Villamizar, 2000), y adicionalmente, ha sido sugerida como especie potencialmente clave en la regulación de la diversidad de algas en estas comunidades arrecifales (Narváez, 1995).

El estudio de la conducta de esta especie se realizó mediante el seguimiento de un total de 58 individuos directamente en sus territorios. Estos territorios estaban ubicados a lo largo de transectas paralelas a la costa en los estratos de 3, 6, 9 y 12 metros y los mismos fueron marcados para hacer el estudio del comportamiento sobre los mismos individuos durante todo el muestreo, el cual implicó 4 meses de observaciones (abril, julio y octubre del 2000 y enero del 2001). Se caracterizó simultáneamente la comunidad bentónica sésil sobre las mismas transectas, mediante cuadratas de 1m x1m (modificado de Weinberg, 1981), método que permite estimar la cobertura de las diferentes categorías bénticas (especies de corales, algas, esponjas, gorgonios, arena, entre otros). La cobertura de algas fue estimada por separado para los tres grupos funcionales: algas cespitosas, macroalgas y crustosas. Se realizaron un total de 30 cuadratas por estrato de profundidad. El estatus de la familia Pomacentridae con respecto al resto de la comunidad íctica se determinó a través de censos visuales, con el método de transectos con paradas de observación de Bortone y col. (1992).

Para estudiar el comportamiento territorialista de *S. planifrons*, se utilizó una metodología similar a la empleada por Low (1971), Clarke (1971) y Thresher (1976). Esta consiste en hacer observaciones de 10 min. sobre cada territorio seleccionado, registrando cuáles de las especies de peces que incursionan dentro del mismo, generan una respuesta agonística por parte del

pomacéntrido. Esto permitió identificar tanto las especies de peces atacadas como aquellas que fueron toleradas en dichos territorios, así como la distancia máxima y mínima a la que se genera esta respuesta agonística. Todas estas observaciones se registraron en el campo sobre fotografías digitalizadas de cada territorio e impresas en hojas impermeables (Dura-Copy Waterproof # 6511), siendo posteriormente procesadas con el programa SIGMA-SCAN PRO 5, el cual permite medir distancias y áreas. También se categorizaron las especies que fueron atacadas según el nivel trófico al que pertenecen, utilizando el trabajo de Randall (1967). En la evaluación del comportamiento se consideró si los ejemplares seleccionados eran individuos adultos o juveniles, para determinar si existen variaciones ontogenéticas en el comportamiento territorialista.

Basados en los datos tróficos reportados por Randall (1967), se calculó la sobreposición de nicho entre cada una de las especies atacadas y *S. planifrons*, para lo cual empleamos el índice de Pianka (Krebs, 1989), y se realizaron correlaciones no paramétricas (R-Spearman) entre estos valores y las máximas distancias de ataque para cada especie, para determinar si existe relación entre el grado de agresividad (distancia de ataque) y la similitud en la dieta.

El tamaño del territorio se estimó sobre la base del área de patrullaje del pomacéntrido, ya que estos peces realizan periódicamente un recorrido por la periferia de su territorio, información que fue complementada con las distancias de ataque a cada una de las especies de peces (Jan y col. 2003). Estas estimaciones se registraron en el campo sobre las fotos digitalizadas de cada territorio y con estos datos se estimó el área, procesando cada foto mediante el uso del programa SIGMA-SCAN PRO 5. Para verificar la presencia de diferencias en las áreas promedio de

los territorios entre localidades y a lo largo del gradiente de profundidad, se realizaron análisis de varianza (ANOVA).

RESULTADOS

La caracterización de la comunidad arrecifal permitió verificar las diferencias en el grado de impacto que presentan las dos localidades seleccionadas. Así, el arrecife de Playa Mero se caracteriza por presentar una alta cobertura de algas creciendo sobre coral muerto, con un valor promedio para todo el arrecife de 60,93%. Este valor, sumado al de coral muerto con 17,04% y arena con 13,06%, dejan sólo un 8,97% de cobertura para los organismos bentónicos vivos que conforman este sustrato arrecifal. Esto refleja el alto impacto de esta localidad con relación a Cayo Sombrero, el cual está caracterizado por una menor cobertura de algas, estimada en 31,16%. Sin embargo, estas diferencias están determinadas principalmente por la cobertura de las macroalgas, siendo la cobertura de algas cespitosas para cada estrato similar en ambas localidades (ANOVA, $p < 0.05$) (Figura 1).

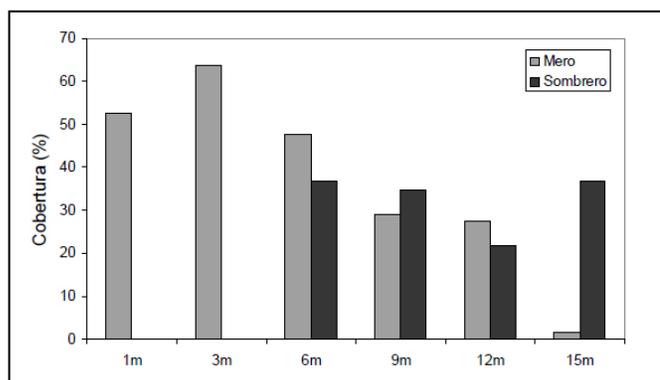


Figura 1. Cobertura de algas cespitosas por localidad a lo largo del gradiente de profundidad.

En cuanto al estatus de la familia Pomacentridae, esta resultó la más importante dentro de la comunidad íctica para ambos arrecifes, con una abundancia relativa superior al 40%. Esta familia estuvo representada por 9 especies, de las cuales *Stegastes planifrons* fue la más abundante, con una importancia relativa dentro de la familia del 32 % para Playa Mero y de 70 % para Cayo Sombrero. La segunda familia en importancia fue la Scaridae, también herbívoros y en donde *Scarus iseri* resultó la especie más abundante dentro de la misma, con valores de importancia relativa de 37 % para Playa Mero y 41% para Cayo Sombrero. Ambas familias representan el 65 % del total de peces en ambos arrecifes, lo cual denota la importancia de los herbívoros en estos ambientes.

Estudio del comportamiento. Los resultados del presente estudio están basados en 40 horas de observaciones de la conducta de este pomacéntrido (58 individuos). Se observó que la respuesta agonística fue una conducta exclusiva de individuos adultos, donde cada territorio era custodiado por un solo pez.

Del total de peces que incursionaron en los territorios seleccionados, se obtuvo que 17 especies generaron en mayor o menor grado una respuesta agonística por parte de *S. planifrons* (Tabla 1), mientras que 9 especies fueron toleradas (no atacada) con alta frecuencia (Figura 2). Es importante destacar que alguna de estas especies toleradas, eventualmente también generaron una respuesta agonística, aunque en baja frecuencia, siendo un caso particular el de *Stegastes partitus*.

Scarus iseri fue la especie que con mayor frecuencia generó este tipo de respuesta agonística por parte del pomacéntrido, seguido por el mismo *S. planifrons* (territorialismo intraespecífico), *Thalassoma bisfaciatum*, *Chaetodon capistratus* y

Canthigaster rostrata (Tabla 1). Estos resultados revelan un comportamiento agonístico enfocado sobre especies de peces herbívoros y coralívoros, mientras que las especies que son toleradas están representadas principalmente por peces carnívoros de las familias Haemulidae y Serranidae (Figura 2). Dentro de la familia Haemulidae las especies mejor representadas fueron *Haemulon aurolineatum* y *H. flavolineatum*, mientras que para la familia Serranidae lo fue el género *Hypoplectrus*. Estas especies suelen incursionar e incluso compartir el territorio de *S. planifrons* en la mayoría de los casos.

Cuando se analizan las distancias de ataque a las principales especies de peces que incursionaron en los territorios de *S. planifrons*, se observa que los mayores valores en ambas localidades estuvieron enfocados contra peces coralívoros de la familia Chaetodontidae y Tetraodontidae, así como a herbívoros estrictos de la familia Scaridae (Figura 3).

Tabla 1. Especies de peces que generaron una respuesta agonística por parte de *Stegastes planifrons*.

FAMILIA	Especie	No. de Ataques
Acanthuridae	<i>Acanthurus bahianus</i>	4
	<i>A. coereleus</i>	3
Labridae	<i>Halichoeres garnoti</i>	2
	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	26
Scaridae	<i>Scarus iseri</i>	50
	<i>S. taeniopterus</i>	7
	<i>Sparisoma viride</i>	2
	<i>S. aurofrenatum</i>	3
Tetraodontidae	<i>Canthigaster rostrata</i>	16
Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i>	23
	<i>C. ocellatus</i>	5
Pomacentridae	<i>Abudedefduf taurus</i>	3
	<i>Chromis cyaneus</i>	3
	<i>Microspatodon chrysurus</i>	3
	<i>S. partitus</i>	13
	<i>S. planifrons</i>	28
	<i>S. variabilis</i>	4

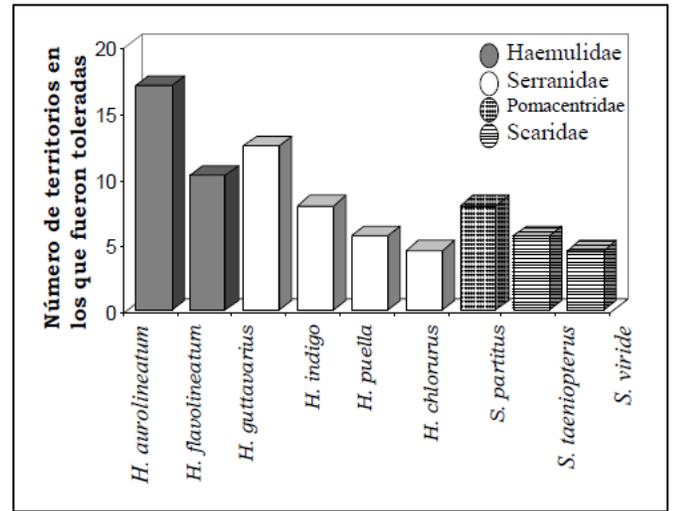


Figura 2. Especies toleradas en los territorios de *Stegastes planifrons*.

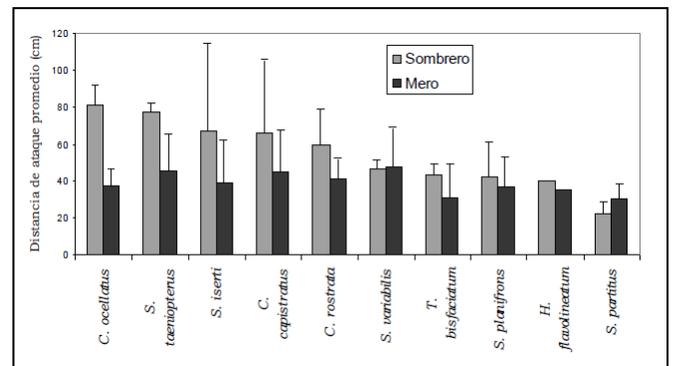


Figura 3. Distancias de ataque por parte de *S. planifrons* a las diferentes especies de peces en ambas localidades de estudio.

Estas distancias de ataque promedio presentan además diferencias a lo largo del gradiente de profundidad en cada una de las localidades en forma independiente (ANOVA, $p < 0,05$), donde la tendencia general es de una mayor distancia de ataque en los territorios que se encuentran a mayor profundidad (Figura 4), aunque para la localidad

de Cayo Sombrero, donde los territorios llegan a ubicarse hasta los 15-16 m de profundidad, estas distancias alcanzan un máximo a 12 m y disminuyen entre los 13 y 16 m de profundidad (Figura 4).

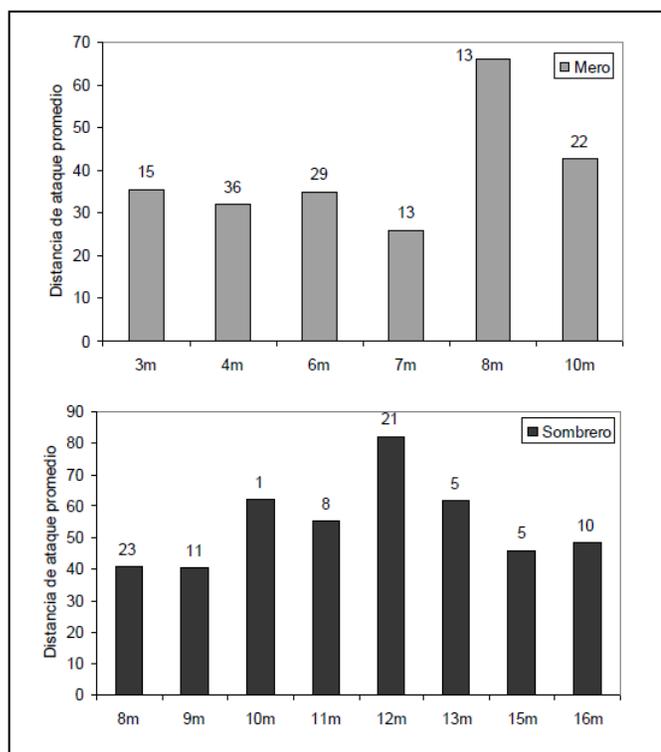


Figura 4 Distancias de ataque promedio para cada localidad a lo largo del gradiente de profundidad. Número de observaciones sobre cada barra.

Los peces que dispararon las respuestas agonísticas en este estudio van desde herbívoros estrictos como *S. iseri* y *S. taeniopterus* hasta herbívoros que pueden incorporar en mayor o menor grado pequeños invertebrados como parte de su dieta, como es el caso de la misma familia Pomacentridae. A pesar de la diversidad en el grado de uso del recurso alimentario representado

por las algas, no se encontró ninguna relación entre la sobreposición de nicho de estas especies con *S. planifrons* y las distancias a las que fueron atacadas.

En ninguno de los meses en los que se estudió el comportamiento, se observaron masas de huevos de esta especie de pomacéntrido sobre los corales en los territorios estudiados, por lo que los resultados aquí planteados sobre la conducta de esta especie no deben presentar variaciones debidas a la protección de los mismos.

El número de ataques que manifestó cada individuo fue variable (Figura 5). Se encontraron individuos que durante todo el estudio no manifestaron ninguna respuesta agonística, así como individuos que generaron hasta 18 ataques en contra de otras especies de peces.

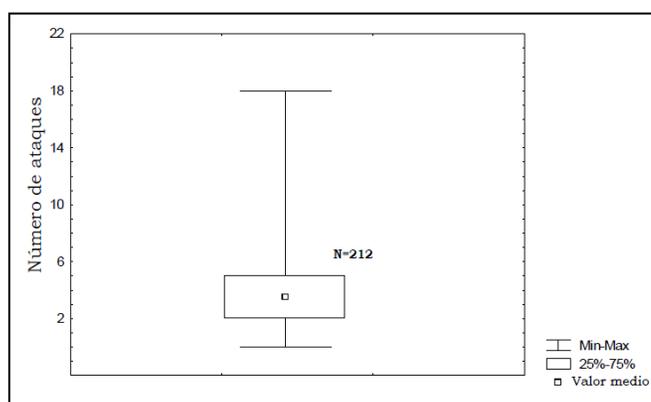


Figura 5. Número de ataques promedio por individuo territorialista para todo el período de muestreo. N= número total de observaciones en ambas localidades bajo estudio.

Los resultados de la estimación del tamaño territorial basados en el área de patrullaje del pez y complementados con las distancias de ataque,

revelan diferencias entre ambas localidades (ANOVA; $p < 0,01$), encontrándose que los territorios son más grandes para la localidad de Cayo Sombrero, donde el área territorial es casi el doble con respecto a Playa Mero (Figura 6).

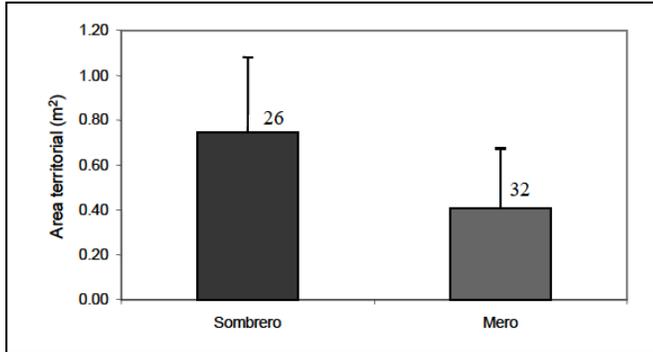


Figura 6. Tamaños territoriales promedio para ambas localidades de estudio. Número de observaciones sobre cada barra.

Estas localidades sin embargo, son topográficamente diferentes y la concentración de territorios a lo largo del gradiente de profundidad también es diferente. En Playa Mero, los territorios se encuentran hasta los 10m de profundidad, mientras que en Cayo Sombrero, dada su topografía de bajo arrecifal, los mismos se ubican desde los 7 hasta los 15 m de profundidad (Figura 7). Al hacer el análisis solo para el estrato de profundidad común a ambas zonas de estudio (7-10m), no se encontraron diferencias entre las áreas territoriales de ambas localidades ($H(df1, N=20) = 0,518$; $p = 0,47$). El análisis a lo largo del gradiente de profundidad para cada localidad sí reveló diferencias (ANOVA; $p < 0,01$), presentándose una tendencia a incrementar el área territorial hacia las zonas más profundas en ambos arrecifes (Figura 8).

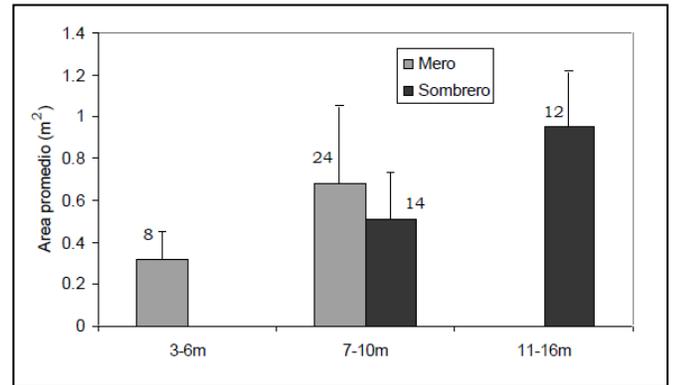


Figura 7. Tamaños territoriales promedio para ambas localidades de estudio por estratos de profundidad. Número de observaciones sobre cada barra.

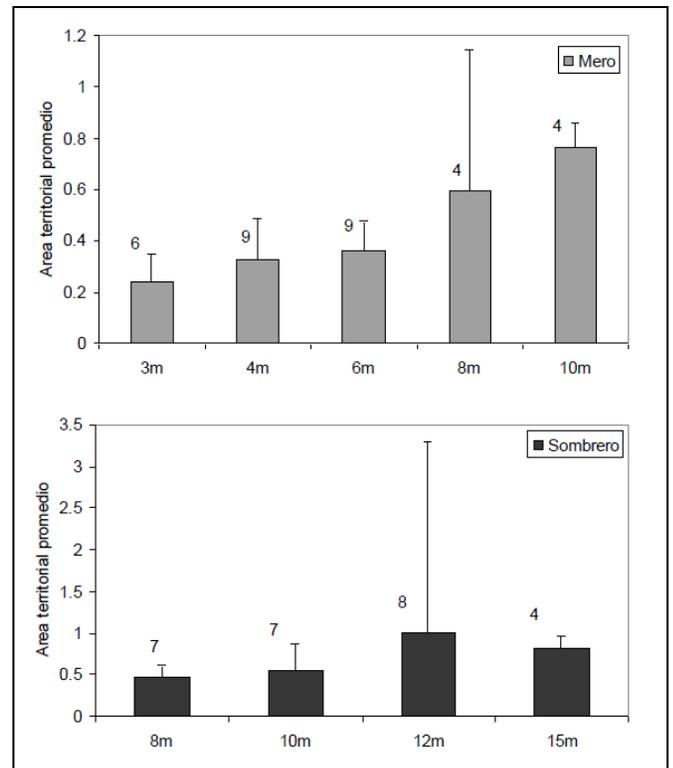


Figura 8. Áreas territoriales promedio para cada localidad a lo largo del gradiente de profundidad. Número de observaciones sobre cada barra.

Con estos resultados se pudo determinar cómo son las variaciones del tamaño territorial a lo largo del gradiente de profundidad y entre las localidades bajo estudio, con lo cual se puede establecer si existe alguna relación entre el área de territorio y la disponibilidad de recurso o algún otro factor.

DISCUSIÓN

En nuestro estudio, el comportamiento territorialista de *Stegastes planifrons* resultó una conducta exclusiva de individuos adultos, no manifestando los juveniles respuestas agonísticas contra otras especies. Los juveniles de esta especie no presentan un territorio definido y frecuentemente utilizan territorios protegidos por individuos adultos de su misma especie hasta que alcanzan cierta madurez (Wellington, 1992), cuando buscan un nuevo territorio donde establecerse.

Las especies de peces que dispararon una respuesta agonística por parte de *Stegastes planifrons*, fueron en su mayoría especies herbívoras y coralívoras, mientras que las especies de peces toleradas en los territorios fueron carnívoras. Entre los herbívoros, se encuentran además las especies que fueron atacadas con mayor frecuencia por parte de este pomacéntrido, lo que es un primer indicio de que el comportamiento territorialista de esta especie puede estar enfocado en la defensa del recurso, representado en este caso por algas cespitosas (Rodríguez y col., 2009).

Estas especies herbívoras que con mayor frecuencia dispararon la respuesta agonística en los territorios, representan dentro de sus respectivas familias los ejemplares con mayores abundancias poblacionales. Tal es el caso de *Scarus iseri*, la especie más atacada en este estudio y que representó al loro más abundante en ambas

localidades. Así mismo, la mayor frecuencia de ataque a esta especie se observó en Playa Mero, donde sus densidades también fueron mayores. Esto hace pensar que la mayor frecuencia de ataque a estos individuos se corresponde con una mayor probabilidad de encuentro dentro de los arrecifes estudiados, representando una conducta densodependiente de la especie herbívora intrusa.

La distancia de ataque es otro parámetro importante al hacer inferencias acerca del comportamiento territorialista, ya que la misma ha sido reportada como un reflejo del grado de agresividad por parte de algunos peces en contra de intrusos (Shigeru y Nagoshi, 1990). En nuestros resultados observamos la presencia de mayores distancias de ataque por parte del pomacéntrido contra especies herbívoras y coralívoras, lo que hace inferir que para esta especie una mayor distancia está relacionada a un mayor grado de agresividad, resultado que coincide con el análisis realizado sobre las especies que fueron atacadas y la frecuencia con la cual esto ocurrió.

Tomando en cuenta tanto la distancia de ataque como la frecuencia con la que una especie es atacada por este pomacéntrido, queda clara la tendencia a enfocar el comportamiento territorialista sobre peces herbívoros, lo que permite establecer que la defensa del recurso (algas cespitosas) como estrategia que asegura la disponibilidad del mismo para el individuo, explica la manifestación de este tipo de comportamiento en esta especie. Sin embargo, entre los peces atacados, se encuentran ejemplares de la misma especie así como ejemplares de la familia Chaetodontidae (*Chaetodon capistratus*) y Tetraodontidae (*Canthigaster rostrata*), las cuales son reportadas por González (1996) y Reyes-Nivia y col. (2001) como coralívoras. Estos ataques intraespecíficos y contra especies que no son herbívoras, parecen indicar que la defensa del

territorio como zona reproductiva y de refugio, también pudiese estar generando esta respuesta agonística por parte del pomacéntrido, lo que a su vez tendría un efecto positivo para las colonias de corales que estarían siendo defendidas por estos peces. Sin embargo, las especies antes señaladas, no son coralívoros estrictos. Los ejemplares juveniles de la familia Chaetodontidae pueden alimentarse de pequeños invertebrados, principalmente del grupo de los anélidos (Díaz, 1997), siendo probable que los individuos adultos puedan incorporar estos ítems como complemento de su dieta, particularmente en localidades de alto impacto como Playa Mero, donde la cobertura coralina es muy baja. Lo mismo ocurre con el Tetraodontidae *C. rostrata*, que puede inclusive incorporar como componente principal de su dieta pequeños invertebrados (Randall, 1967). Tomando en cuenta que los ejemplares de la familia Pomacentridae, incluyendo a *S. planifrons*, pueden alimentarse también de invertebrados (Randall, 1967), el ataque tan marcado a estos peces considerados coralívoros, pudiese nuevamente asociarse a la defensa del recurso alimenticio, aunque en este caso no estaría asociado a las algas cespitosas.

Las distancias de ataque, como lo destacan los resultados, presentaron variaciones a lo largo del gradiente de profundidad, lo que parece estar relacionado a la disponibilidad del recurso alimenticio, donde para la localidad de Playa Mero, el aumento de las distancias de ataque con la profundidad coincide con la disminución de la cobertura de algas cespitosas, lo cual es un resultado esperado ya que una disminución del recurso debe generar una respuesta agonística más agresiva, que se traduce en estas mayores distancias de ataque. Algo similar ocurre en la localidad de Cayo Sombrero, donde el mayor valor de distancia de ataque se alcanza a los 12 m de profundidad, lo que coincide con la menor cobertura de algas cespitosas; estos resultados apoyarían la hipótesis que planteaba que el territorialismo en esta especie permite defender y

monopolizar en cierto grado el recurso alimentario (Low, 1971; Ebersole, 1977).

El análisis de la conducta de *S. planifrons* indica que esta especie enfoca sus ataques sobre otros peces que potencialmente pueden consumir algas y/o invertebrados béticos, lo que le garantiza en cierto grado el uso del recurso alimentario. Sin embargo, los resultados del análisis de correlación entre la sobreposición de nicho y las distancias de ataque, revelan que este pomacéntrido no presenta diferentes perímetros territoriales (reflejo de las distancias de ataque) relacionados a las diferentes especies que son atacadas, no siendo capaz por ende de discernir cuán herbívoro o bentófago es la especie en cuestión. Esto coincide con los resultados reportados por Itzkowitz y col. (2000), quienes no encontraron variaciones en los perímetros de ataque contra las diferentes especies que incursionaban en los territorios de *Stegastes leucostictus*, rechazando así, al igual que en este estudio, la hipótesis de Thresher (1976) quien trabajando con *S. planifrons* reporta una relación entre la distancia de ataque máxima hacia una especie y la sobreposición de nicho con la misma (diferentes perímetros contra cada especie).

Los resultados de sobreposición de nicho sólo permiten aseverar que *Stegastes planifrons* es capaz de diferenciar a las especies carnívoras de las herbívoras, centrando sus ataques en estas últimas. Estos resultados se ajustan con la mayor frecuencia de ataque que se registró sobre los individuos con mayores abundancias poblacionales, lo que en conjunto permite concluir, que la especie puede discernir a gran escala entre un herbívoro y un carnívoro a la hora de dirigir su respuesta agonística, pero no puede discernir el grado de herbivoría que presenta una determinada especie.

Los resultados destacan diferencias en el grado de agresividad que se pueden atribuir al individuo, presentándose tanto ejemplares muy agresivos, como otros que no manifestaron el comportamiento agonístico en contra de otros peces. No se encontró una relación entre las variaciones individuales del comportamiento territorialista y a la talla de los individuos adultos, contrario a lo reportado por otros autores trabajando con especies diferentes de esta misma familia (Myrberg Jr., 1972; Williams, 1978). El comportamiento agonístico en el presente estudio, pareciera manifestarse en forma variable una vez que los individuos alcanzan la madurez, estando ausente en los individuos juveniles.

En referencia a los tamaños territoriales, los resultados parecen indicar en principio, que existen diferencias entre ambas localidades, lo que pudiera estar relacionado al grado de impacto que presenta cada uno de estos arrecifes y que determina a su vez la disponibilidad de recursos para los herbívoros. Estas diferencias, sin embargo, son producto de un efecto indirecto de las profundidades estudiadas en cada una de las localidades, donde en la zona somera sólo hay territorios para Playa Mero y en la zona profunda para Cayo Sombrero. El análisis del estrato de profundidad que es común a ambas localidades (7-10 m) indica, que no existen diferencias en el tamaño de estos territorios, por lo cual la disponibilidad diferencial del recurso alimentario pareciera no estar afectando los tamaños territoriales entre los dos arrecifes estudiados.

Sin embargo, debemos recordar que esta mayor cobertura de algas en Playa Mero está determinada por una mayor presencia de macroalgas, donde las diferencias en la cobertura de algas cespitosas entre localidades, que son las que predominan en los territorios de los pomacéntridos y de las que se alimentan (Randall, 1967), no es tan notoria.

El análisis de cobertura de algas cespitosas indica que no hay diferencias entre localidades donde los estratos comunes de profundidad de 6, 9 y 12 m presentaron valores de cobertura similares, con lo cual se explica el por qué no hay diferencias en los tamaños territoriales para esta zona común de los arrecifes, ya que el recurso alimentario de este pomacéntrido es similar; ésto permite apoyar los principios de la hipótesis de disponibilidad de recursos de Ebersole (1980).

Al analizar cada localidad en forma independiente, los resultados destacan que para el arrecife de Playa Mero, el incremento del tamaño del área territorial con la profundidad es lineal, lo que se corresponde con la menor disponibilidad de algas cespitosas en el mismo gradiente, asimismo, para Cayo Sombrero la mayor área se da a los 12 m, donde la cobertura de algas cespitosas es también menor. Estas variaciones del tamaño territorial a lo largo del gradiente de profundidad, están directamente relacionadas con las variaciones en la cobertura de algas cespitosas, con lo cual se cumplen nuevamente los principios de la hipótesis de disponibilidad de recurso de Ebersole (1980).

Finalmente, ambas localidades si bien presentan diferencias en el grado de afectación de su comunidad bentónica, ésta no se refleja en el recurso potencial para los peces territorialistas de la familia Pomacentridae, que según Randall (1964) son las algas cespitosas, por lo cual su comportamiento territorialista no se ve afectado. Sin embargo, está claro que la comunidad arrecifal tardará muchos años en recuperarse, si es que ésto eventualmente ocurre y en el transcurso de ese tiempo pueden darse cambios en la relación macroalgas-algas cespitosas que puedan generar cambios en la conducta territorialista de los peces.

LITERATURA CITADA

- Alvarado, D. 2000. Variabilidad espacial de la estructura de la comunidad de peces de arrecifes del P. N. Morrocoy. Trabajo Especial de Grado, Universidad Simón Bolívar, 80 pp.
- Bortone, S., J. Tassell, A. Brito y C. Bundrick. 1992. Visual census as a means to estimate standing biomass, length, and growth in fishes. *Diving for Science*, 13-21 pp.
- Clarke, T. 1971. Territory boundaries, courtship, and social behaviour in the garibaldi, *Hypsypops rubicunda* (Pomacentridae). *Copeia*, 1971(2): 295-299.
- Díaz, Y. 1997. Relaciones tróficas en la ictiofauna asociada a praderas de *Thalassia* en el P. N. Morrocoy. Trabajo Especial de Grado, U.S.B. 120 pp.
- Díaz, H., M. Bevilacqua y D. Bone. 1985. *Esponjas en manglares del Parque Nacional Morrocoy*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. 62 pp.
- Ebersole, J. 1977. The adaptative significance of interspecific territoriality in the reef fish *Eupomacentrus leucostictus*. *Ecology*, 58:914-920.
- Ebersole, J. 1980. Food density and territory size: an alternative model and a test on the reef fish *Eupomacentrus leucostictus*. *The American Naturalist*, 115(4):492-509.
- González, A. 1996. Peces depredadores de corales pétreos en un arrecife del Parque Nacional Morrocoy, Edo. Falcón. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 68 pp.
- Hinds, P. y D. Ballantine. 1987. Effects of the caribbean threespot damselfish, *Stegastes planifrons* (Cuvier), on algal lawn composition. *Aquatic Botany*, 27:299-308.
- Hixon, M. 1997. Effects of reef fishes on coral and algae. In: C. Birkeland (Ed.) *Life and death of coral reefs*. Chapman y Hall . New York, U.S. Chap. 10: 230-248.
- Hixon, M. y W. Brostoff. 1983. Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science*, 220:511-513.
- Itzkowitz, M., A. Ludlow y M. Haley. 2000. Territorial boundaries of the male beaugregory damselfish. *Journal of Fish Biology*, 56:1138-1144.
- Jan, R.Q., C.T. Ho y F.K. Shiah. 2003. Determinants of territory size of the dusky Gregory. *Journal of Fish Biology*, 63:1589-1597.
- Klump, D. y N. Polunin. 1989. Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 125:145-169.
- Krebs, C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publisher. 654 pp.
- Laboy-Nieves, E., E. Klein, J. Conde, F. Losada, J. Cruz y D. Bone. 2001. Mass mortality of tropical marine communities in Morrocoy, Venezuela. *Bulletin of Marine Science*, 68 (2):163-179.
- Losada, F. y E. Klein. 1996. Informe sobre la mortandad masiva de organismos marinos en el Parque Nacional Morrocoy (enero de 1996). Grupo ad hoc de trabajo de la Comisión Nacional de Oceanología. 20 pp.
- Low, R. 1971. Interspecific territoriality in a pomacentrid reef fish, *Pomacentrus flavicauda* Whitley. *Ecology*, 52(4):648-654.
- Mahoney, B. 1981. An examination of interspecific territoriality in the dusky damselfish, *Eupomacentrus dorsopunicans* Poey. *Bulletin of Marine Science*, 31(1):141-146.
- Myrberg Jr., A. 1972. Social dominance and territoriality in the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* (Poey) (Pisces: Pomacentridae). *Behaviour*, XLI:207-231.
- Narváez, A. 1995. Ecología de comunidades de algas que se establecen sobre sustratos artificiales en un arrecife coralino del Parque Nacional Morrocoy. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, 81 pp.
- Potts, D. 1977. Suppression of coral populations by filamentous algae within damselfish territories. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 28:207-216.
- Randall, J. 1967. Food habits of reef fishes of The West Indies. *Studies in Tropical Oceanography*, 5:665-847.
- Reyes-Nivia, M., J. Garzón-Ferreira y A. Rodríguez. 2001. Depredación de coral vivo por peces en las bahías de Chengue y Gayraca, Parque Nacional Natural Tayrona (Caribe colombiano). Resúmenes IX COLACMAR. 124.

- Rodríguez, J. y E. Villamizar. 2000. Estructura de la comunidad de peces arrecifales de Playa Mero, Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 48 (1):107-113.
- Rodríguez, J., E. Villamizar y S. Ardito. 2009. Efecto del herbívoro territorialista *Stegastes planifrons* (Pisces: Pomacentridae) sobre la comunidad de algas en el Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Faraute de Ciencias y Tecnología*, 4(1):5-14.
- Russ, G. 1987. Is rate of removal of algae by grazers reduced inside territories of tropical damselfish?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 110:1-17.
- Shigeru N. y M. Nagoshi. 1990. Brood defence and parental roles in a biparental cichlid fish *Lamprologus toae* in Lake Tanganyika. *Japanese Journal of Ichthyology*, 36(4):468-476.
- Thresher, R. 1976. Field analysis of the territoriality of the threespot damselfish *Eupomacentrus planifrons* (Pomacentridae). *Copeia* 1976(2): 266-276.
- Villamizar, E. 2000. Estructura de una comunidad arrecifal en Falcón, Venezuela, antes y después de una mortalidad masiva. *Revista de Biología Tropical*, 48(1):19-30.
- Wellington, M. 1982. Depth zonation of coral in the Gulf of Panamá: control and facilitation by resident reef fishes. *Ecological Monographs*, 52(3):223-241.
- Wellington, G. 1992. Habitat selection and juvenile persistence control the distribution of two closely related Caribbean damselfishes. *Oecologia*, 90:500-508
- Weinberg, S. 1981. A comparison of coral reef survey methods. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 51(2):199-218.
- Williams, A. 1978. Ecology of threespot damselfish: social organization, age structure and population stability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 34:197-213.