

ARTICULO ORIGINAL

Conducta alimentaria de *Scarus coelestinus* (Teleostei: Scaridae) en hábitats arrecifales del Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba

Feeding behavior of *Scarus coelestinus* (Teleostei: Scaridae) in reef habitats of the Jardines de la Reina National Park, Cuba

Patricia Vicente-Castro^{1*}
Patricia González-Díaz^{1,2}
Fabián Pina-Amargós³
Tamara Figueredo-Martín³
Ariandy González González⁴
Alain Duran⁵

¹ Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana (CIM-UH), 16 No. 114, Miramar, Playa, CP 11300, La Habana, Cuba.

² International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University-Corpus Christi, Corpus Christi, Texas, USA.

³ Blue Sanctuary-Avalon, Ciego de Ávila, Jardines de la Reina, Cuba.

⁴ Centro de Estudios Ambientales de Villa Clara, Santa Clara, CP: 50100, Cuba.

⁵ Institute of the Environment, Department of Biological Sciences, Florida International University, Miami, FL 33199, USA.

Autores para la correspondencia:
pv412373@gmail.com

OPEN ACCESS

Distribuido por:
Creative Commons Atribución-
NoComercial 4.0 Internacional
(CC BY-NC 4.0)

Editor:
Dorka Cobián Rojas
Parque Nacional Guanahacabibes,
Pinar del Rio, Cuba

Recibido: 12.04.2024

Aceptado: 12.09.2024

Resumen

Los peces loro (Teleostei: Scaridae) como *Scarus guacamaia*, *S. coelestinus* y *S. coeruleus*, se encuentran en peligro de extinción debido a la sobrepesca. Estos peces herbívoros son controladores de las macroalgas y claves para la resiliencia arrecifal. El objetivo de esta investigación fue describir la conducta alimentaria de *S. coelestinus* en dos hábitats de los arrecifes coralinos del Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. Se llevaron a cabo censos visuales en 27 veriles y 19 crestas arrecifales entre 2019 y 2022. Cada pez muestreado fue seguido por 10 min en, aproximadamente, 80 min de buceo por sitio. La frecuencia de alimentación de 38 peces fue el doble en las crestas arrecifales, al parecer por una mayor disponibilidad de refugio. En ambos hábitats, las tasas de alimentación y defecación fueron bajas en comparación con las tasas encontradas en arrecifes de la Florida y del Caribe. Los resultados indicaron que *S. coelestinus* es raspadora y se alimenta principalmente del turf (> 50 %), y en menor porcentaje de algas articuladas calcáreas. Además, en las crestas se alimenta de algas coralinas costrosas y, en los veriles, de turf largo asociado con sedimento y macroalgas como *Lobophora* spp. La especie no consume coral y entre el 9-16 % de sus mordidas son en la esponja *Cliona aprica* (en especial en el veril). La composición de la población del pez loro (talla corporal y agrupación) y el tipo de hábitat influye en su función ecológica.

Palabras clave: crestas, función ecológica, peces loro, tasa de alimentación, veriles.

Abstract

Parrotfishes (Teleostei: Scaridae) such as *Scarus guacamaia*, *S. coelestinus* and *S. coeruleus*, are endangered because of overfishing. These herbivorous fish are controllers of macroalgae and are key to reef resilience. The objective of this research was to describe the feeding behavior of *S. coelestinus* in two habitats of the coral reefs in the Jardines de la Reina National Park, Cuba. Visual surveys were carried out on 27 fore reefs and 19 reefs crest between 2019 and 2022. Each sampled fish was followed for 10 min

in approximately 80 min of diving per site. The feeding frequency of 38 fish was double on the reef crests, associated with the greater possibility of shelter. In both habitats, feeding and defecation rates were low compared to rates found on Florida and Caribbean reefs. The results indicated that *S. coelestinus* is a scraper and feeds mainly on turf (> 50 %), and a lower percentage of calcareous articulated algae. Additionally, on the reefs crest it feeds on crusty coralline algae and on the fore reefs on long turf associated with sediment and macroalgae such as *Lobophora* spp. The species does not consume coral and between 9-16 % of their bites are on the sponge *Cliona aprica* (especially on the fore reef). Parrotfish population composition (body size and grouping) and habitat type influence their ecological function.

Keywords: ecological function, feed rate, fore reefs, parrotfishes, reefs crest.

Introducción

La herbivoría en organismos marinos es un proceso regulador que influye en la resiliencia, desarrollo y estabilidad de los arrecifes de coral (Adam *et al.*, 2015a). Esta función ecológica está asociada con un alto consumo de macroalgas (hasta 90 % de la productividad diaria) que facilita el reclutamiento, la supervivencia y el crecimiento de corales (Hughes *et al.*, 2007; Burkepile & Hay, 2008; Suchley & Álvarez-Filip, 2017). En el Caribe, los herbívoros principales de los arrecifes son el erizo *Diadema antillarum* (Phillippi, 1845) (Williams & Carpenter, 1988), los peces loro (Familia Scaridae) y los peces barbero (Familia Acanthuridae) (WoRMS, 2024) (Hughes, 1994; Valles & Oxenford, 2018). Después de la mortalidad masiva de *D. antillarum* (1983-1984), los peces loro se convirtieron en los principales herbívoros de estos ecosistemas (Bonaldo *et al.*, 2014; Shantz *et al.*, 2020). Se han reportado 16 especies de pez loro en el Caribe, de las cuales 11 están registradas dentro de los 20 herbívoros principales de la región por su abundancia y distribución. Dichas especies son:

Sparisoma viride (Bonnaterre, 1788), *Sparisoma chrysopteron* (Bloch y Schneider, 1801), *Sparisoma rubripinne* (Valenciennes, 1839), *Sparisoma aurofrenatum* (Valenciennes, 1839), *Sparisoma atomarium* (Poey, 1861), *Scarus vetula* (Schneider, 1801), *Scarus taeniopterus* (Desmarest, 1831), *Scarus iseri* (Bloch, 1789) y las tres especies de grandes peces loro (*Scarus guacamaia* Cuvier, 1829, *Scarus coelestinus* Valenciennes, 1840 y *Scarus coeruleus* (Bloch, 1786) (WoRMS, 2024) (Bonaldo *et al.*, 2014; Harms-Tuohy, 2021a).

En la década de los 90, en el Caribe comenzaron estudios pioneros sobre las diferencias en la conducta alimentaria de algunas especies de peces herbívoros, por ejemplo *S. viride* y *S. vetula* en Bonaire (Bruggemann *et al.*, 1994a, b; Bruggemann *et al.*, 1996; van Rooij *et al.*, 1996a, b). Para ese entonces, ya se conocía que algunas especies de peces loro, además de macroalgas, consumían corales (Bruckner & Bruckner, 1998; Miller & Hay, 1998) y esponjas (Dunlap & Pawlik, 1996, 1998; Wulff, 1997). En las últimas dos décadas se incrementaron los estudios sobre hábitos alimentarios de los peces loro hacia corales (Rotjan & Lewis, 2006, 2008; Roff *et al.*, 2011; Burkepile *et al.*, 2019) y esponjas (Smith *et al.*, 2018; Burkepile *et al.*, 2019). Hasta el momento, seis especies de pez loro consumen diez especies de corales y siete especies de pez loro se alimentan de cuatro géneros de esponjas. Se ha encontrado una selectividad y preferencia hacia los corales/esponjas entre los géneros *Sparisoma* y *Scarus*. También, existen diferencias en la densidad, la biomasa y la función ecológica asociada a la conducta alimentaria entre especies de un mismo género y estas variables pueden cambiar según el tipo de hábitat (biotopo) (Catano *et al.*, 2015; Wilson *et al.*, 2021; Sherman *et al.*, 2022).

Las tres especies de grandes peces loro tienen una función ecológica de mayor magnitud. Esto se debe a que, por su tamaño y características morfológicas pueden consumir mayor cantidad de macroalgas que las otras especies (hasta 9 g de consumo por m² anual) (Ruttenberg *et al.*, 2019; Shantz *et al.*, 2020). Además

de consumir macroalgas, solo los adultos grandes (>30 cm) de *S. guacamaia* y *S. coelestinus* pueden raspar/excavar el sustrato. De esta manera, remueven hasta el 100 % del área arrecifal al año liberando espacio que puede ser colonizado por corales u otros invertebrados sésiles (Adam *et al.*, 2018). A su vez, son uno de los mayores productores de arena en los arrecifes (Bonaldo *et al.*, 2014). A pesar de las investigaciones mencionadas, aún el conocimiento de las funciones ecológicas de los grandes peces loro es escaso y geográficamente sesgado. Según informes recientes, las tres especies están amenazadas y han sido catalogadas En Peligro de extinción debido a la pesca de subsistencia en la región (Chasqui *et al.*, 2017; NOM 059, 2019).

Las poblaciones de los grande peces loro son raras o ausentes en la mayoría de los arrecifes tropicales, a excepción de los arrecifes de la Florida, USA (Paddack *et al.*, 2006). En estos arrecifes se ha estudiado la diversidad funcional, las diferencias en la conducta alimentaria y en el uso de hábitats de los peces loro (incluyendo las especies grandes) en veriles o arrecifes frontales, arrecifes traseros y arrecifes de parches (Paddack *et al.*, 2006; Adam *et al.*, 2015b; Burkepille *et al.*, 2019). Sin embargo, no existen estudios en las crestas arrecifales por lo que se desconoce la función ecológica de este grupo de peces en el biotopo.

En Cuba, los grandes peces loro son poco abundantes o han desaparecido de las listas de especies de los arrecifes de La Habana (Duran & Claro, 2009; Duran *et al.*, 2018; Vicente-Castro, 2020) e incluso de algunos Parques Nacionales como Punta Francés (Navarro-Martínez & Angulo-Valdés, 2015), Guanahacabibes (Cobián *et al.*, 2011) y Cayos de San Felipe (de la Guardia *et al.*, 2018). En el Parque Nacional Jardines de la Reina, la protección basada en el manejo pesquero, es efectiva para el mantenimiento de las comunidades de los peces loro. En los estudios realizados en las crestas y veriles, se han registrado 11 especies de peces loro con tallas máximas superiores a los 100 cm en individuos de *S. guacamaia* y *S. coelestinus* (Pina-Amargós

et al., 2012, 2014; Navarro-Martínez *et al.*, 2022). Sin embargo, no existen estudios en el parque sobre la conducta alimentaria de los peces loro en dichos biotopos.

Debido a lo planteado anteriormente, el objetivo de este trabajo es describir la conducta alimentaria y la función ecológica de *S. coelestinus* en los biotopos arrecifales de cresta y veril en el Parque Nacional Jardines de la Reina.

Materiales y métodos

Área de estudio

Los muestreos se realizaron en el Parque Nacional Jardines de la Reina, el cual se extiende 360 km sobre la región sur de las provincias Ciego de Ávila y Camagüey, Cuba (Pina-Amargós *et al.*, 2008). El Parque agrupa a 661 cayos que integran tres cayerías localizadas a más de 45 millas náuticas de la isla (Pina-Amargós *et al.*, 2023). En 2010 se convirtió en uno de los parques más grandes de todo el Caribe con, aproximadamente, 2000 km² por el Acuerdo 6803/2010 del Comité Ejecutivo del Consejo de Ministros (Fig. 1).

Se muestrearon los veriles y las crestas por ser los biotopos donde se ha reportado la presencia de grandes peces loro (Pina-Amargós *et al.*, 2014). El muestreo se realizó en 19 crestas y 27 veriles teniendo en cuenta que hay más cantidad de veriles que crestas (estas últimas se interrumpen de manera natural en algunas áreas del parque). Se llevó a cabo durante tres años (noviembre 2019, diciembre 2021 y marzo/agosto 2022) y en dos momentos del día (la mañana y la tarde). Para los muestreos se utilizó buceo ligero (snorkeling) en las crestas y buceo autónomo (SCUBA) en los veriles (Fig. 1).

Toma de datos y estructura poblacional de *Scarus coelestinus*

La conducta alimentaria se evaluó *in situ* por 80 min en cada sitio. Cada buzo observador esperó dos minutos de aclimatación del pez ante la presencia humana. Durante esos minutos se anotaron características de la especie relacionadas con la estructura de la población

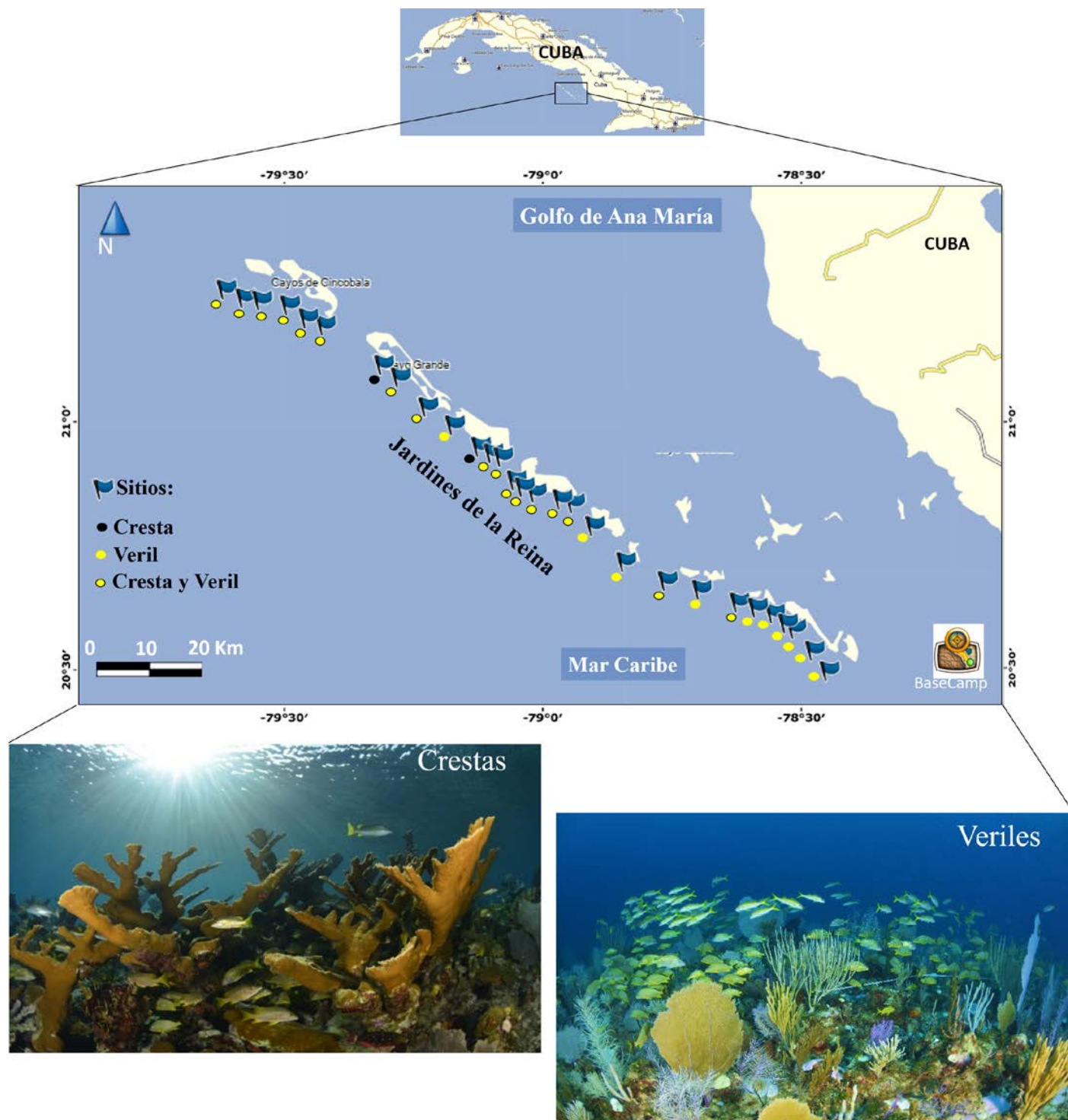


Fig. 1. Ubicación de los sitios de muestreo en crestas y veriles en el Parque Nacional Jardines de la Reina. Créditos de las fotos: Maydel Pérez Valle.

Fig. 1. Location of the sampling sites on reefs crest and fore reefs in the Jardines de la Reina National Park. Photo credits: Maydel Pérez Valle.

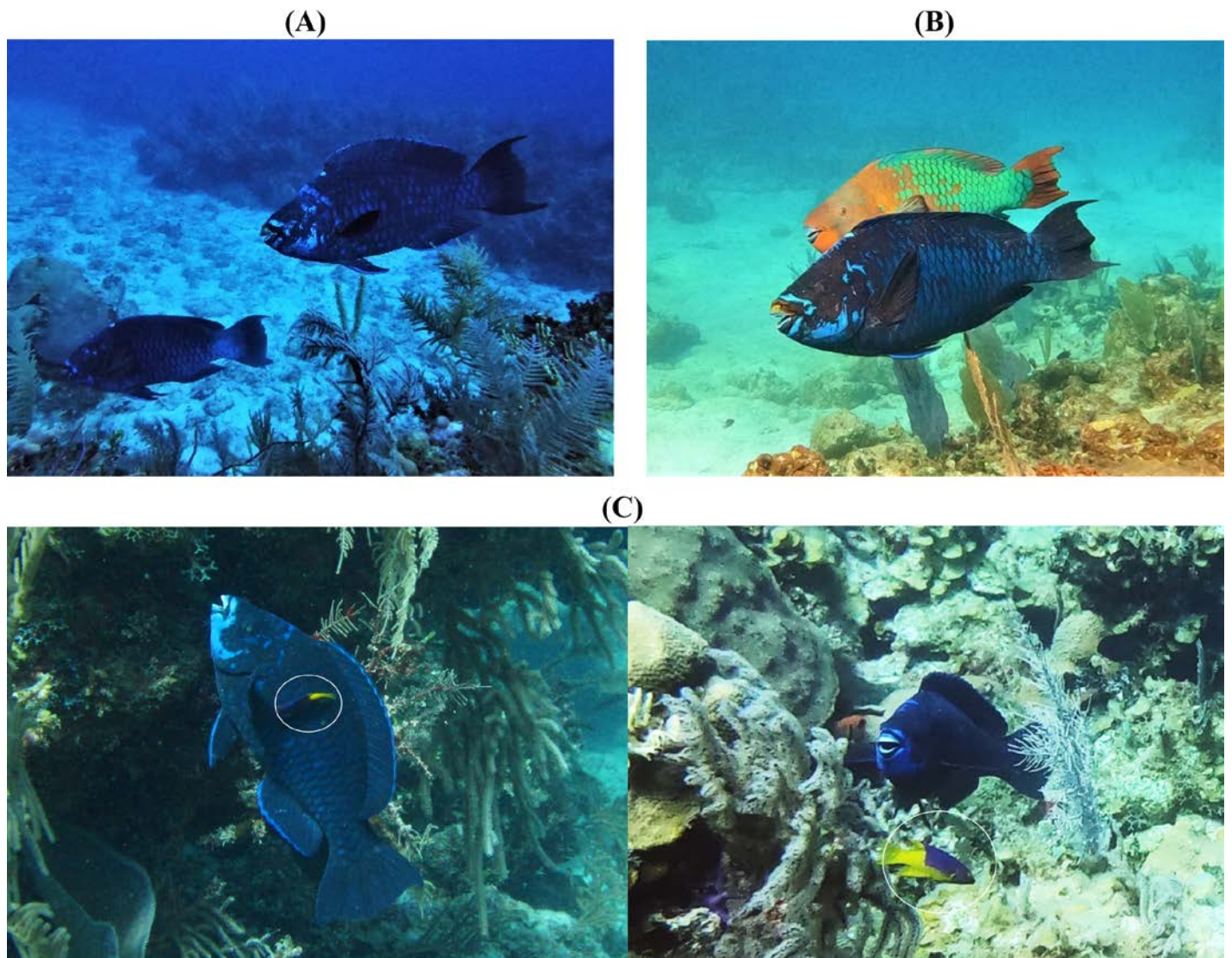


Fig. 2. Individuos de *S. coelestinus* en diferentes fases de desarrollo en los dos biotopos del parque. (A) Dúo de la especie (en fase final) en el veril, (B) dúo mixto de la especie y *S. guacamaia* (ambos en fase final) en una cresta (crédito de la foto a Pedro Reyes) y (C) estación de limpieza de la especie (en fase inicial) con *Bodianus rufus* en el veril.

Fig. 2. Individuals of *S. coelestinus* in different stages of development reefs habitat on the park. (A) Duo of the specie (in final stage) in fore reef, (B) mixed duo of the specie and *S. guacamaia* (both in final stage) in a reef crest (photo credit to Pedro Reyes) and (C) cleaning station of the specie (in initial stage) with *Bodianus rufus* on the fore reef.

como: la fase de desarrollo, la talla estimada y datos de la agrupación (presencia o no de agrupación y número de individuos por grupo). Los individuos en fase final se distinguen de los de fase inicial por tener mayor talla (\approx mayor de 40 cm) y características morfológicas diferentes. Las características a simple vista más evidentes

son la aleta caudal (ligeramente redondeada en la fase inicial y doblemente emarginada con los lóbulos cada vez más alargados en la fase final) y la forma del cuerpo (oval-alargado en la fase inicial y comprimido-robusto en la fase final) (Froese & Pauly, 2024) (Fig. 2). Para determinar la talla de los peces se estimó de manera visual

la longitud horquilla (LH) en centímetros (distancia desde la boca hasta el punto medio de la cola). Para esta estimación se tuvo un entrenamiento previo siguiendo la metodología de trabajo de Pina-Amargós *et al.* (2014). Este consistió en llevar un instrumento plástico en forma de T (de un metro de ancho con medidas incorporadas cada cinco centímetros) e ir viendo desde diferentes ángulos las tallas de los peces.

Tasas de alimentación y defecación

Después de la aclimatación, cada pez fue seguido por 10 min (o hasta que se dejó de ver) y en ese tiempo se registraron: la distancia recorrida aproximada en metros (en intervalos de 10 m), el número de mordidas por forrajeo y la cantidad de defecaciones. Los forrajeos son eventos de alimentación discretos sin intervalos discernibles entre las mordidas sucesivas (Bellwood & Choat, 1990). Además, se evaluó la forma de alimentación y la dieta. Para la forma de alimentación se consideró la clasificación dada por Adam *et al.* (2018), en la cual establece cinco tipos de peces: (1) los ramoneadores que pastorean las macroalgas invasoras, (2) los consumidores de la primera porción de algas, (3) los desgarradores o rasgadores de macroalgas, (4) los raspadores de algas del sustrato, y/o (5) los excavadores del sustrato. Dichas formas de alimentación se distinguieron en el momento de los seguimientos.

Cubrimiento del sustrato y preferencias en la dieta

En cada sitio se registró el cubrimiento de sustrato para identificar la disponibilidad de alimento por biotopo. Este se evaluó en diez transectos lineales de 10 m paralelos al arrecife por cada sitio y se registró por metro la cantidad de centímetros de cada categoría. En todos los muestreos se consideraron seis categorías principales: algas, corales, esponjas, arena, *Palythoa* y roca. En diciembre 2019 y diciembre 2021 se muestrearon las crestas y veriles del parque. En marzo del 2022 se revisaron siete crestas y en agosto 2022 otras nueve crestas. En cada muestreo se especificaron algunos grupos de algas (macroalgas, césped

de algas o turf (< 2 cm), turf largo asociado a sedimento (TLAS), algas costrosas y cianobacterias) y de especies de corales (especies ingenieras en los veriles y especies predominantes en las crestas) (Supl. 1).

Para el análisis de la dieta se registró la cantidad de mordidas por categoría alimentaria en el momento de los seguimientos. Se tuvo en cuenta la alimentación atendiendo a las algas, los corales vivos, las esponjas u otros organismos. El análisis de la depredación ejercida hacia dichos organismos vivos se llevó a cabo *in situ* según los criterios de González-Ferrer (2004) y Humann *et al.* (2013). A su vez, con un cuchillo se tomaron muestras del sustrato (en un área de 5 x 5 cm) del alimento consumido por cada individuo en su tercer forrajeo. Las muestras de algas se conservaron cubiertas de sal en pomos de cristal, para su posterior identificación en el laboratorio, según los criterios de Littler y Littler, 2000 y Suárez *et al.* (2015). Se consideró la clasificación de grupos morfofuncionales de algas de Littler y Littler (1980): macroalgas foliosas no corticadas, foliosas corticadas, coriáceas, articuladas calcáreas y costrosas. Además, se agregaron las categorías turf y cianobacterias bentónicas, consideradas como grupos morfofuncionales por Steneck y Dethier (1994) así como del TLAS. Para la actualización de los nombres científicos y correcta clasificación taxonómica se utilizó la base de datos World Register of Marine Species (WoRM, 2024). Por último, se anotaron observaciones como: la conducta ante la depredación, la territorialidad, los descansos y la limpieza de sus cuerpos.

Análisis de datos

Los datos del cubrimiento fueron procesados en Excel para calcular los porcentajes por categoría en cada biotopo por año. Se hizo mayor hincapié en los grupos que constituyen posibles categorías alimentarias para el pez loro (algas, corales y esponjas). Se calculó el valor promedio y máximo de la tasa de alimentación (cantidad de mordidas/min), de la tasa de forrajeo (cantidad de forrajeos/min), de la tasa de defecación (cantidad de defecaciones/min) y de la distancia de desplazamiento (m por min).

Para la dieta, se realizaron dos análisis:

$$\text{I. Porcentaje de mordidas por categoría alimentaria} = \frac{\text{Número de mordidas por categoría}}{\text{Número de mordidas total}} \times 100$$

$$\text{II. Porcentaje de aparición de las algas en muestras} = \frac{\text{Frecuencia de aparición de algas}}{\text{Número de muestras}} \times 100$$

El primer análisis se llevó a cabo con los datos de las anotaciones durante los muestreos y el segundo análisis con los datos de las colectas en los marcos de 5 x 5. Además, para describir el tipo de alimentación se analizaron las fotografías de las marcas de las mordidas y se observaron los videos realizados durante la alimentación.

Los datos fueron analizados con el programa R (R 2022, versión 4.1.0). Los biotopos (dos hábitats) fueron el factor a tener en cuenta para comparar. Se verificó la Normalidad (Shapiro-Wilk) y Homogeneidad de Varianza (Levene). Dado que el tamaño de muestra es pequeño ($N = 22$ en veriles y $N = 16$ en crestas) se tuvieron las siguientes consideraciones: los datos que cumplieron con normalidad y homogeneidad de varianza (talla) fueron comparados con un Análisis de Varianza (ANOVA) y los datos que no cumplieron con alguna de las premisas (tasa de alimentación, tasa de forrajeo, tasa de defecación y distancia de desplazamiento) se les aplicó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis (K-W). Además, se hicieron análisis de Regresión Lineal Simple con el objetivo de distinguir la relación de dependencia entre variables (tasa de alimentación y defecación con la talla; tasa de defecación con la tasa de alimentación). Los datos fueron representados en gráficos de barra en R con la media y el error estándar.

Resultados

Estructura poblacional de *S. coelestinus*

Se encontraron 38 peces de los cuales fueron evaluados el 87 %. La cantidad de individuos encontrados fue

solo 1.4 veces mayor en veriles que en crestas. La talla promedio de los individuos fue similar entre las crestas (47.81 cm LH) y los veriles (51.14 cm LH) (ANOVA: $F_{(1,36)}=1.12$, $p=0.29$), con valores desde 35-60 cm LH en el primer biotopo y de 35-70 cm LH en el segundo. En las crestas, fue similar la cantidad de individuos en fase final ($n=9$) con respecto a la cantidad en fase inicial ($n=7$). Sin embargo, en los veriles predominaron los individuos en fase final (solo cuatro individuos en fase inicial).

En las crestas, la cantidad de individuos solitarios ($n=10$) fue similar a la cantidad de individuos agrupados ($n=6$) mientras que en los veriles fue la misma cantidad ($n=11$). Hubo dos tipos de grupos: (I) grupos entre individuos de *S. coelestinus* (Fig. 2 A) y (II) grupos mixtos entre individuos de *S. coelestinus* y *S. guacamaia* (Fig. 2 B). En el veril hubo un 57 % del Tipo II y un 43 % de Tipo I de hasta tres individuos. En la cresta hubo un 80 % de grupos de Tipo II y un 20 % de Tipo I. El de Tipo I con dos individuos y el de Tipo II con predominio de cinco individuos y con uno de los grupos de 15 individuos. En los grupos mixtos no hubo más de un individuo de *S. coelestinus*; y en tres ocasiones en el veril los dúos de *S. coelestinus* fueron una pareja de hembra y macho (Fig. 2 A). Se observaron en tres ocasiones estaciones de limpieza de *S. coelestinus* con *Bodianus rufus* (Linnaeus, 1758) (Fig. 2 C).

Frecuencia de alimentación y defecación. Distancia de desplazamiento

La tasa de alimentación promedio fue 3.7 veces mayor en crestas (2.54 ± 1.03 mordidas/min) que en veriles (K-W test: $X^2=3.96$, $p=0.04$), siendo la tasa de alimentación máxima seis veces mayor en este biotopo (12 mordidas/min) (Fig. 3 A). De igual manera, en las crestas la tasa de eventos de forrajeo promedio (0.92 ± 0.36 forrajeos/min) y la cantidad máxima (4.2 forrajeos/min) fueron el doble que en los veriles (K-W test: $X^2=3.24$, $p=0.07$). En ambos biotopos la cantidad de individuos con actividad alimentaria fue mayor en la

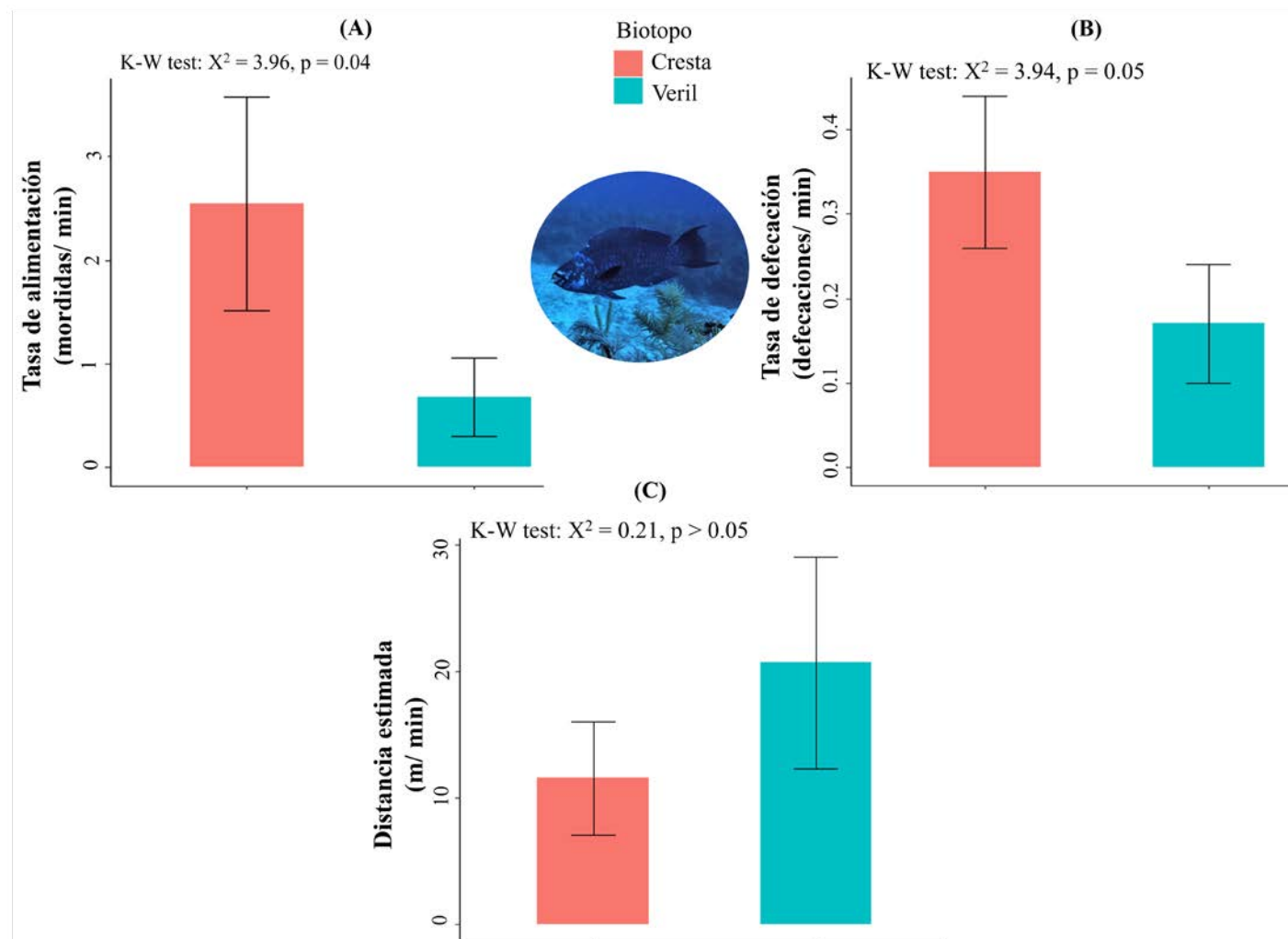


Fig. 3. Valores promedio por biotopos de: (A) la tasa de alimentación, (B) la tasa de defecación y (C) la distancia de desplazamiento. Se muestra la media aritmética y el error estándar.

Fig. 3. Mean values by biotope of: (A) grazing rate, (B) defecation rate and (C) displacement distance. The arithmetic mean and standard error are shown.

mañana [78 % de los individuos en la cresta (N=9) y 43 % de los individuos en el veril (N=7)] que en la tarde [20 % de los individuos en crestas (N=5) y 35 % de los individuos en el veril (N=13)]. También, la tasa de alimentación tuvo una ligera disminución con el aumento en la talla corporal [Regresión Lineal: cresta ($R^2=0.31$, Prueba $F_{(1, 12)}=5.27$ y $p=0.04$); veril ($R^2=0.25$, Prueba $F_{(1, 17)}=5.79$ y $p=0.02$)] (Fig. 4 B). Por otro lado, en ambos biotopos la tasa es un poco

mayor en individuos solitarios. La diferencia en crestas fue de 1.4 unidades (2.85 ± 1.43 mordidas/min) (K-W test: $X^2=0.31, p=0.58$) y en los veriles de 0.3 unidades (0.87 ± 0.74 mordidas/min) (K-W test: $X^2=0.16, p=0.68$).

La tasa de defecación promedio fue el doble en las crestas (0.35 ± 0.09 defecaciones/min) (K-W test: $X^2 = 3.94, p = 0.05$) y el valor máximo en ambos biotopos fue de una defecación/min (Fig. 3 B). Esta tasa no

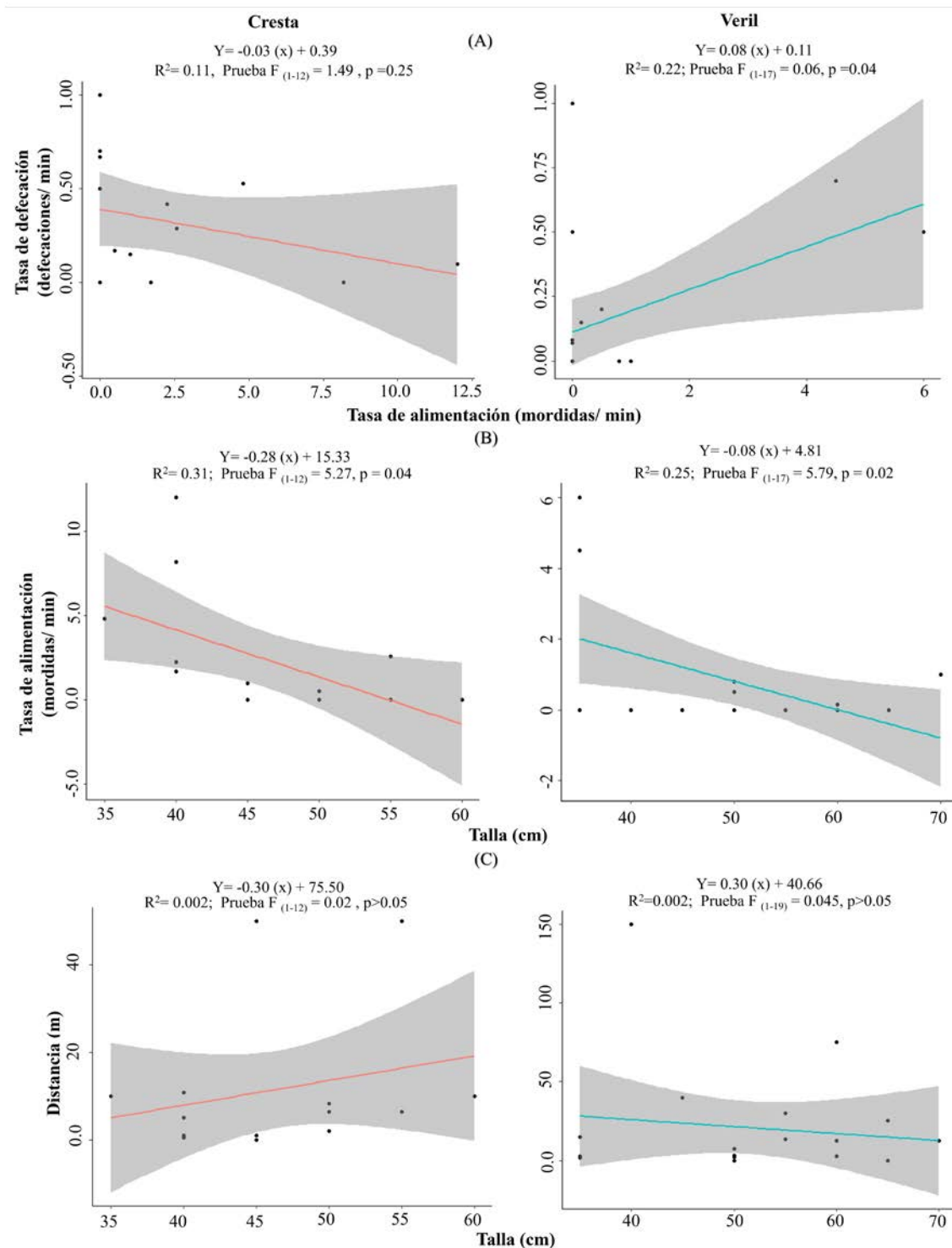


Fig. 4. Regresión lineal simple entre: **(A)** la tasa de defecación con respecto a la tasa de alimentación, **(B)** la tasa de forrajeo con respecto a la talla y **(C)** la distancia con respecto a la talla.

Fig. 4. Simple linear regression between: **(A)** defecation rate with respect to grazing rate, **(B)** grazing rate with respect to length and **(C)** distance with respect to length.

guarda relación con la tasa de forrajeo en las crestas (Regresión Lineal: $R^2=0.11$, Prueba $F_{(1, 12)}=1.48$ y $p=0.25$), pero sí tiene una ligera dependencia positiva en los veriles (Regresión Lineal: $R^2=0.22$; Prueba $F_{(1, 17)}=0.06$ y $p=0.04$) (Fig. 4 A). Además, no se encontró dependencia de la tasa de defecación con respecto a la talla de los individuos.

La distancia de desplazamiento promedio fue similar entre biotopos, siendo solo 1.8 veces mayor en el veril (20.66 ± 8.37 m/min) (K-W test: $X^2=0.21$, $p=0.65$). La distancia máxima fue el triple en este biotopo (150 m/min) con respecto a la cresta (Fig. 3 C). Dicha distancia no guarda relación con la talla corporal de los peces [Regresión Lineal: cresta ($R^2=0.002$;

Prueba $F_{(1, 12)}=0.02$ y $p=0.89$); veril ($R^2=0.002$; Prueba $F_{(1, 19)}=0.045$ y $p=0.83$)] (Fig. 4 C).

Cubrimiento bentónico y preferencias en la dieta

En las crestas, el cubrimiento del sustrato estuvo dominado en el tiempo por algas (37-62 %) y corales (18-24 %). El cubrimiento de esponja aumentó en el tiempo (0.25-5 %) y el de *Palythoa* se mantuvo igual (6 %). En el último período de muestreo, el cubrimiento de algas estuvo dominada por TLAS y turf (20 %), seguido de las algas costrosas (14 %) y las macroalgas (9 %); mientras que, en los corales un 11 % fue de *Porites astreoides* (Lamarck, 1816). En los veriles, prevalecieron en el tiempo las algas (55-60 %) seguido

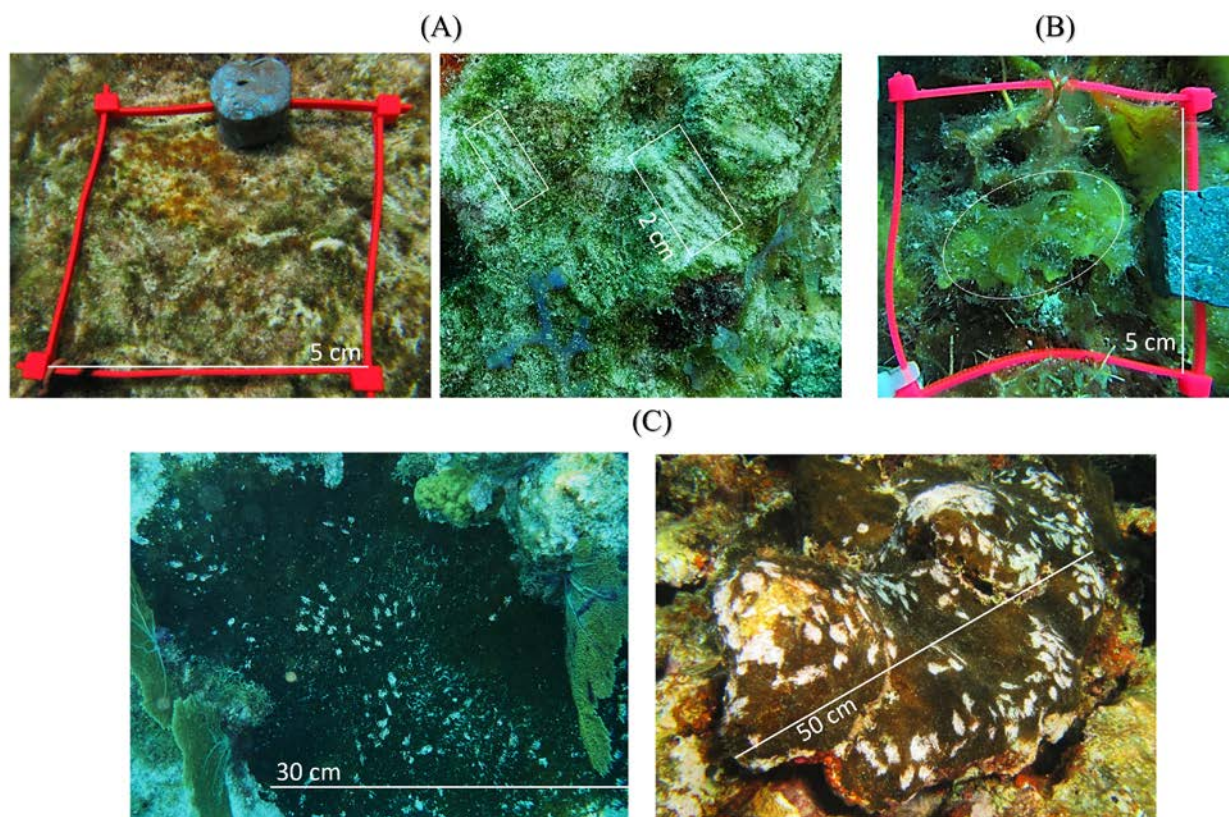


Fig. 5. Forma de alimentación de *S. coelestinus*. (A) Marcas de las mordidas en el turf hechas por individuos raspadores, (B) *Lobophora* spp. consumida por ramoneadores y (C) marcas de mordidas en la esponja *C. aprica* realizadas por individuos excavadores en el veril (a la izquierda) y en las crestas (a la derecha).

Fig. 5. Feeding patterns of *S. coelestinus*. (A) Bite marks on turf made by scraping individuals, (B) *Lobophora* spp. consumed by browsers and (C) bite marks on the sponge *C. aprica* made by excavators individuals on the fore reef (left) and on the reef crest (right).

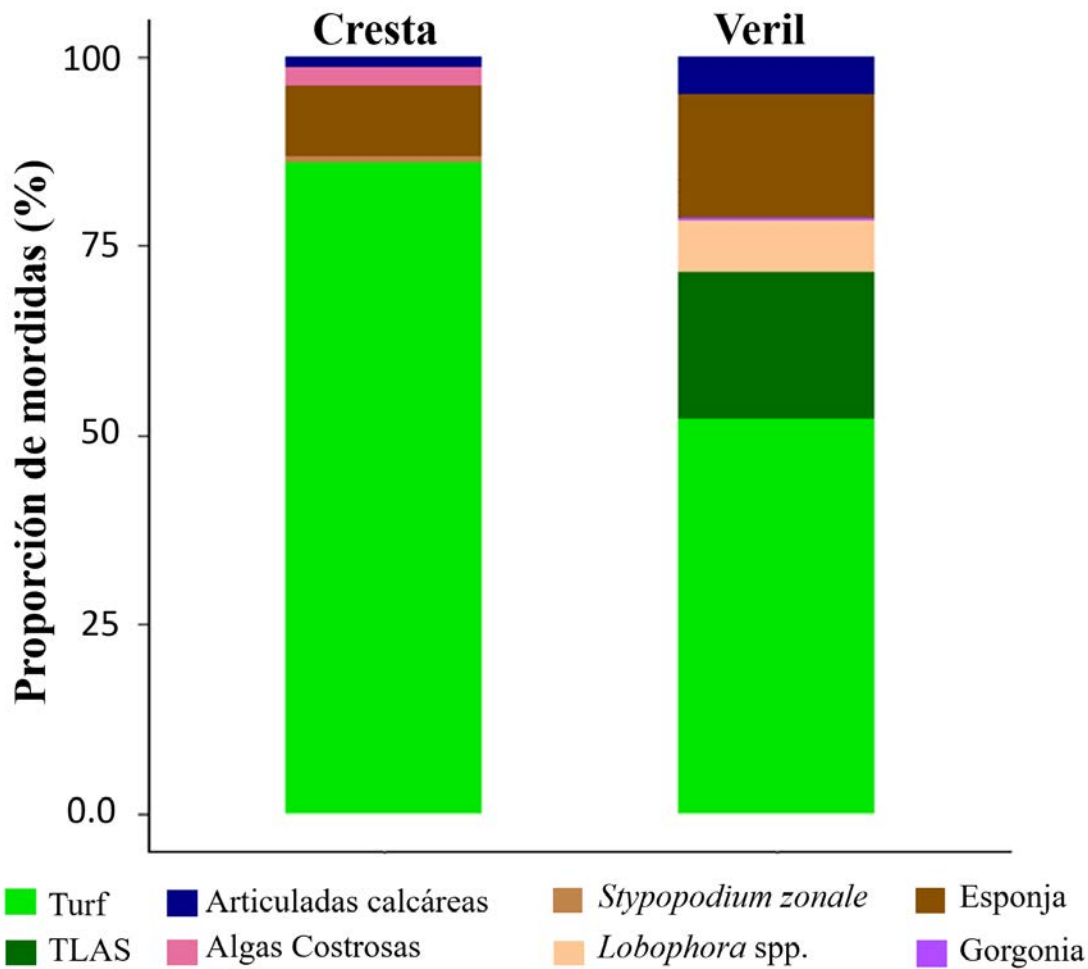


Fig. 6. Proporción de alimentación (%) sobre las diferentes categorías alimentarias en los dos biotopos.
Fig. 6. Feeding proportion (%) on the different food categories in the two biotopes.

de los corales (25-28 %) y el cubrimiento de esponjas (4%) se mantuvo igual en el tiempo. Además, en el segundo muestreo, el cubrimiento de corales estuvo dominado por especies ingenieras (16 %) siendo el 10 % de *Siderastrea siderea* (Ellis y Solander, 1786) (Supl.1).

El 75 % del total de los peces rasparon el sustrato (Fig. 5 A), mientras que 15 % forrajearon macroalgas (como *Lobophora* spp.) (Fig. 5 B) y 10 % dejaron marcas profundas en el sustrato (Fig. 5 C). Las algas recolectadas en los marcos de 5 x 5 cm estuvieron en un 90 % en los primeros estadios de desarrollo de su ciclo de vida. Se registraron cinco géneros de algas en las

crestas y seis en el veril. En las crestas, la frecuencia de algas fue: *Polysiphonia* spp. (en un 43 % de las muestras), seguido de cianobacterias bentónicas, turf, corallinas costrosas y *Jania* spp. (en un 29 %) y de *Dictyota* spp., *Dictyosphaeria* spp. y *Acantophora* spp. (en un 14 %). Por otro lado, en el veril se encontró principalmente *Jania* spp. y *Halimeda* spp. (en un 100 %), seguido de cianobacterias bentónicas, *Lobophora* spp., *Dictyota* spp., *Sargassum* spp. y *Anadyomene* spp. (en un 50 %).

La alimentación de *S. coelestinus* fue más diversa en el veril comparado con la cresta (Fig. 6). No

se observaron individuos consumiendo corales y solo lo hicieron en un 0.2 % de gorgonias en veriles. La esponja depredada fue *Cliona aprica* Pang, 1973 (9.4 % en cresta y 16.6 % en veril) (Fig. 5C). Sobre la esponja se encontraron algas epizoicas del género *Ceramiun* spp. y *Dictyota* spp. Dentro de los biotopos hubo diferencias marcadas entre las categorías alimentarias siendo la categoría predominante el turf (> 50 %). En la cresta, la segunda categoría con mayor porcentaje de algas fue costrosas (2.31 %), seguido de las articuladas calcáreas y foliosas corticadas (< 1.5 %). En el veril, la segunda categoría predominante de algas fue el TLAS (19.4 %), seguido de las coriáceas (6.8 %) y articuladas calcáreas (4.8 %) (Fig. 6). El turf no identificado estuvo compuesto por algas filamentosas verdes y rojas, mientras que, el identificado presentó *Hypnea* spp. y *Dasya* spp. Las articuladas calcáreas estuvieron representadas por algas rojas (*Jania* spp. y *Amphiroa* spp.) y algas verdes (*Halimeda* spp.); las foliosas corticadas por algas pardas como *Styopodium zonale* (J. V. Lamouroux) Papenfuss y *Dictyota* spp.; las coriáceas por el alga parda *Lobophora* spp.; y las costrosas por algas coralino costrosas y *Peyssonelia* spp.

Discusión

Los resultados muestran que *Scarus coelestinus* presenta mayor actividad alimentaria (*e.g.*, tasa de alimentación) en las crestas comparada con el veril. En este biotopo existe mayor posibilidad de refugio en colonias vivas y esqueletos de *Acropora palmata* (Lamarck, 1816) y *Millepora complanata* (Lamarck, 1816). Catano *et al.*, (2015, 2016) demostraron que los peces loro tienden a residir y alimentarse en sitios con mayor rugosidad probablemente para reducir el riesgo de depredación. Además, muchos peces loro en los veriles se registraron por la tarde (4:30-6:00 pm) (N=10) en busca de refugio, por lo que, tuvieron una actividad alimentaria baja (solo el 30 % de los individuos). Con respecto a esto, se ha reportado que varias especies de peces loro presentan

áreas de alimentación durante el día y migración en la tarde-noche hacia áreas más profundas con grietas para dormir (van Rooij *et al.*, 1996c; Gomi *et al.*, 2021; Pickholtz *et al.*, 2022). Sin embargo, no hubo diferencias estadísticas ($p \leq 0.01$) entre biotopos, posiblemente por tener un tamaño de muestra inferior al necesario para encontrarlas.

La frecuencia de alimentación de *S. coelestinus* encontrada en esta investigación fue menor que la reportada para el género *Scarus* en arrecifes de la Florida, USA (hasta 10 mordidas/forrajeo y de 10-20 mordidas/min en los tres grandes loros) (Adam *et al.*, 2015b, 2018). Además, es inferior que la encontrada en arrecifes de Bonaire (Países Bajos, Caribe) para ambos géneros de peces loro (*Sparisoma*: \approx 5-10 mordidas/min y *Scarus*: \approx 15-30 mordidas/min) (Manning & McCoy, 2023b). El tipo y calidad del alimento puede que sean diferentes en los arrecifes del parque con respecto a los arrecifes de la Florida. Este factor pudiera ser una de las causas de las diferencias en las tasas alimentarias. Por ejemplo, si el turf del sustrato es pequeño (menor que 1 cm) y fino deben raspar mayor cantidad para satisfacer sus necesidades energéticas (mayor frecuencia de alimentación). Sin embargo, si el turf es largo (> 1 cm) y denso necesitan raspar menos el sustrato para suplir las necesidades energéticas (menor frecuencia de alimentación). Además, si se alimentan de esponjas u otro grupo bentónico que tenga más nutrientes, la frecuencia de alimentación en el tiempo debe ser menor. Por otro lado, la tasa de defecación encontrada en Jardines de la Reina es baja en comparación con la reportada en veriles de la Florida (hasta 2 defecaciones/min) (Duran, A., comunicación personal, 2023).

Algunos aspectos que influyen la conducta alimentaria son la biomasa de peces depredadores, la presión de pesca y el nivel de protección del área (Adam *et al.*, 2015b, 2018). En Florida los grandes loros se mantienen sin cambios en la conducta ante la presencia humana (*op.cit.*). En cambio, en el parque *S. coelestinus* manifestó estado de alerta ante la presencia de los

buzos. Este comportamiento de escape podría ser otra de las causas de la frecuencia menor de alimentación y defecación con respecto a otros lugares del Caribe y de la Florida. El mismo podría estar influenciado por factores estresantes como la elevada cantidad de depredadores naturales (tiburones) presentes en el parque (Pina-Amargós *et al.*, 2021). Por otro lado, debido al tamaño de muestra pequeño, no se pudo incluir en este estudio los diferentes niveles de protección con respecto al patrullaje que reciben los arrecifes del Parque Nacional Jardines de la Reina (Pina-Amargós *et al.*, 2014). Dicha protección pudiera influenciar en la conducta de la especie, y por ende en la interpretación de los resultados. Sin embargo, para conocer las verdaderas causas de las menores tasas se deben llevar a cabo investigaciones experimentales con diseños apropiados para evaluar el tema y sus posibles implicaciones.

Con el aumento de la talla hubo una disminución de la tasa de forrajeo en ambos biotopos. Esto podría deberse a que, este género (como la mayoría de los animales en su patrón ontogénico) presenta mayor frecuencia de alimentación en las fases iniciales de desarrollo para satisfacer sus necesidades energéticas (Tamburello *et al.*, 2015). Por el contrario, a medida que aumenta la talla corporal disminuye la frecuencia de alimentación pero aumenta la robustez y fuerza de la mandíbula (Bellwood & Choat, 1990). Debido a esto, peces de mayores tallas eliminan mucha mayor cantidad de alimento y tienen una dieta más amplia que los peces pequeños (Scott *et al.*, 2018). También, pueden consumir más cantidad de sedimentos y así defecar mayor cantidad de residuos calcáreos por lo que aumentan la producción de arena en los arrecifes (Bonaldo *et al.*, 2014). Dicha correlación negativa entre la talla y la tasa de forrajeo fue encontrada anteriormente en la Florida para el género *Scarus* (incluidos los grandes peces loro) (Adam *et al.*, 2015b). Lellys *et al.* (2019) también encontraron dicha correlación en arrecifes de Brazil (Suroeste del Atlántico) en *Scarus trispinosus* Valenciennes, 1840, así como,

correlación positiva de la talla con el volumen de la mordida y con la tasa de bioerosión. Por ello, nuestros resultados corroboran el efecto positivo de la talla en el buen desempeño de la función ecológica de la especie en los arrecifes del parque.

Se observó que los individuos de *S. coelestinus* tienden a estar agrupados entre ellos y con *S. guacamaia*. La agrupación de individuos en la naturaleza puede tener varios fines, tales como: facilitar la alimentación, la reproducción y la defensa de los individuos o de sus territorios (Brown & Orians, 1970; van Rooij *et al.*, 1996c; Harms-Tuohy, 2021b). En nuestro caso, la agrupación en la especie parece ser una estrategia de sobrevivencia. Por otro lado, con el aumento de la frecuencia de alimentación debe haber un aumento de la frecuencia de defecación. Esta correlación se cumplió en los veriles, pero no en las crestas. En los veriles el estado de alerta de estos peces es mucho menor, por lo que, mientras los individuos se van alimentando van defecando. Por el contrario, en las crestas los individuos tienden a alimentarse constantemente cuando se sienten seguros, pero al sentirse amenazados nadan y defecan sincrónicamente. Sin embargo, el desconocimiento sobre la tasa de defecación de los grandes peces loro impide esclarecer mucho más el tema.

La forma de alimentación encontrada aquí (principalmente raspadores) coincide con la reportada para *S. coelestinus*, *S. guacamaia* y *S. viride* (raspadores/excavadores) en veriles de la Florida (Adam *et al.*, 2018). Según esa investigación, la forma de alimentación de estas tres especies es diferente a la de *S. coeruleus*, quien se alimenta de la primera porción de las algas del turf e ingiere mayor cantidad de sedimento en esa actividad. Las preferencias encontradas en esta investigación, principalmente hacia el turf (en ambos biotopos) seguido del TLAS (en el veril) coincide con lo reportado en arrecifes de la Florida para el género *Scarus* (Cardoso *et al.*, 2009; Smith *et al.*, 2018). Algunas autores han llamado matriz de algas epilíticas (EAM por sus siglas en inglés) al conjunto de tres categorías (turf + costrosas

+ sedimento asociado) predominantes en la dieta de *S. coelestinus* (Wilson *et al.*, 2003; Adam *et al.*, 2015b; Lellys *et al.*, 2019). El turf es predominante en el cubrimiento bentónico de los arrecifes de la Florida (Adam *et al.*, 2015b; Duran *et al.*, 2019), así como en las crestas de Jardines de la Reina (Supl. 1). Su eliminación constante debido a la herbivoría crea microhábitats que ayudan al reclutamiento de los corales (Hughes *et al.*, 2007). También, la alimentación basada en las algas articuladas calcáreas (en ambos biotopos) ha sido previamente reportada como tercera categoría predominante en la dieta de la especie en los veriles de la Florida (Adam *et al.*, 2018). Este grupo de algas (en especial *Halimeda* spp.) junto a las algas costrosas presentan las mayores cantidades de carbonato de calcio, por lo que la alimentación hacia ellas ayuda al reciclaje y producción de sedimentos en los arrecifes de coral (Perry *et al.*, 2014; Castro-Sanguino *et al.*, 2020).

El consumo de los tres géneros de algas perteneciente al Orden Dictyotales (*Lobophora*, *Dictyota* y *Styopodium*) no se esperaba. Los miembros de este orden son tóxicos y presenta mecanismos de defensa contra los herbívoros (Pereira & Gama, 2008; Simas *et al.*, 2014). Sin embargo, varias investigaciones en arrecifes de la Florida han reportado la alimentación de dichas macroalgas pardas (en especial de *Dictyota* spp.) como tercera categoría predominante en *Scarus* (incluido *S. coelestinus*) (Adam *et al.*, 2015b, 2018) y como categoría predominante para algunas especies del género *Acanthurus* (Duran *et al.*, 2019). Esta alimentación se considera un comportamiento positivo para los arrecifes de coral, porque estos géneros compiten intensamente con los corales y suelen ganar en la competencia (Foster *et al.*, 2008; Evensen *et al.*, 2019; Harrell & Lirman, 2023).

Hasta el momento, la alimentación en cianobacterias bentónicas no había sido reportada para *S. coelestinus*, pero sí para otras especies de peces loro (Clements *et al.*, 2017; Cissel *et al.*, 2019; Manning & McCoy, 2023b), peces ángel y peces barbero (Cissel *et al.*, 2019).

Las cianobacterias en exceso son tóxicas, compiten activamente con los corales y aumentan la mortalidad de los mismos (Titlyanov *et al.*, 2007; Brown *et al.*, 2017; Reverter *et al.*, 2020). Este grupo de algas pueden inhibir el reclutamiento-desarrollo-sobrevivencia de las larvas y de las colonias de coral (Kuffner *et al.*, 2006; Ford *et al.*, 2021). Con el aumento de las temperaturas en el Caribe su proliferación excesiva se ha convertido en un problema crítico para los arrecifes (Ford *et al.*, 2018). Sin embargo, la especie se alimenta de las cianobacterias asociadas al turf y según los datos de diciembre del 2021 en los arrecifes del parque no existe una proliferación excesiva de las mismas (Supl. 1).

Los peces loro son mayormente herbívoros, pero también son depredadores de corales, esponjas, huevos de peces y pequeños invertebrados (Bruggemann *et al.*, 1996; Bonaldo *et al.* 2014; Clements *et al.*, 2017). En el Caribe, para seis especies de loro está descrito el consumo de hasta diez especies de corales (Rotjan & Lewis, 2006; Mumby, 2009; Burkepile, 2012). En el parque, el cubrimiento de coral en los períodos de muestreo fue de 18-24 % en crestas y de 25-28 % en veriles (Supl. 1). Sin embargo, no se observó que esta especie se alimentara de corales. De igual manera, Burkepile *et al.* (2019) la reportan como una especie que rara vez se alimenta de corales vivos (solo en bajos porcentajes de *S. siderea* y *P. astreoides*). Por otro lado, estudios anteriores han descrito a especies de peces loro como importantes depredadores de esponjas (Dunlap & Pawlik, 1996, 1998; Burkepile *et al.*, 2019). Para *S. coelestinus* solo se ha reportado la depredación de *Geodia gibberosa* (Lamarck, 1815) (Dunlap & Pawlik, 1998) y según otros estudios la especie evita o rara vez consume esponjas (Smith *et al.*, 2018; Burkepile *et al.*, 2019). En el parque el cubrimiento de esponjas tuvo valores de hasta un 8 % en crestas y hasta un 4 % en veriles (Supl. 1) y *S. coelestinus* solo depredó a *C. aprica*. Este resultado no se esperaba, porque las especies de *Cliona* spp. presentan defensas químicas para la

competencia con los corales y para disuadir a sus depredadores (Chaves-Fonnegra *et al.*, 2005).

Anteriormente se ha reportado la depredación de *Cliona* spp. en peces loro (López-Victoria *et al.*, 2003; Chaves-Fonnegra *et al.*, 2005; Burkepile *et al.*, 2019). Según Chaves-Fonnegra *et al.* (2005), las mordidas o raspaduras las encontraron sobre los bordes de la interacción coral-esponja, lo cual facilita el desarrollo y recubrimiento de la esponjas sobre los corales. Sin embargo, en nuestra investigación, las marcas se encontraron en toda la extensión de la esponja. Las posibles hipótesis para la depredación de *C. aprica* podrían ser: (1) la alimentación hacia el propio organismo, (2) la alimentación hacia las algas epífitas encontradas sobre la esponja y/o (3) marcas territoriales. En cualquier caso, consume tejido vivo de los organismos por lo que puede tener un impacto en la distribución y abundancia de *C. aprica* (Dunlap & Pawlik, 1998; Loh & Pawlik, 2014). Además, este género de esponjas ha ido aumentando considerablemente en el Caribe en las últimas tres décadas y con ello se han acrecentado sus efectos negativos (bioerosión y competencia) sobre los corales (Nava & Carballo, 2008; Wisshak *et al.*, 2012; Araya-Vargas *et al.*, 2020). Por ello, la depredación de *C. aprica* por parte de *S. coelestinus* puede tener un efecto positivo en los arrecifes del parque.

Son pocas las investigaciones que se han referido al área influenciada por la herbivoría de peces loro (Buckman & Ogden 1973; Dubin, 1981; Mumby & Wabnitz, 2002; Manning & McCoy, 2023a) y aún menos la referidas a la distancia de desplazamiento de los mismos en el tiempo (Adam *et al.*, 2015b). Contrario a lo encontrado en la presente investigación, en la Florida se ha reportado correlación positiva entre la talla y el tamaño del territorio para el género *Scarus* (incluyendo *S. coelestinus*) (Adam *et al.*, 2015b). También, ha sido registrada en arrecifes de Bonaire para varias especies de peces loro (Manning & McCoy, 2023a). Sin embargo, debido al vacío de conocimiento que existe sobre el tema no hay resultados para comparar los valores

obtenidos y no se han encontrado hipótesis objetivas para explicar las correlaciones.

Por toda la complejidad intrínseca asociada con la conducta alimentaria de peces arrecifales y la importancia de entender sus funciones ecológicas, con fines de manejo, se sugiere incluir las características del hábitat en los modelos de forrajeo.

Agradecimientos

Agradecemos a todos lo que hicieron posible esta investigación. En especial, se agradece a la organización financiadora de las expediciones: International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University-Corpus Christi, Texas, USA; al Centro de Investigaciones Marinas de la Universidad de La Habana y a las organizaciones colaboradoras: The Ocean Foundation, Ocean for Youth Foundation y Avalon Cuban Diving Center (muy especialmente a Giuseppe Omegna sin quien no hubiera sido posible esta investigación, porque no habrían grandes loros para estudiar en Jardines de la Reina). También a las MSc. Amanda Ramos, MSc. Claudia Bustamante y Dr. Ana María Suárez, por su apoyo en la identificación de las algas colectadas; y a los instructores de buceo (Pedro Enrique Reyes, Leonardo Espinosa y Anthony Sardiñas) por la ayuda en la realización de los muestreos.

Declaraciones

Financiamiento

El presente estudio ha sido financiado por International Chair for Coastal and Marine Studies, Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A&M University-Corpus Christi, Corpus Christi, Texas, USA.

Conflicto de intereses

Los autores no tienen conflicto de intereses financieros o no financieros que declarar que sean relevantes para el contenido del manuscrito.

Comportamiento ético

No se utilizaron animales durante la realización del presente estudio.

Permisos de muestreo y otros permisos:

Los autores han recibido de las autoridades pertinentes los permisos necesarios para realizar los muestreos.

Declaración sobre las contribuciones de los autores:

Diseño de muestreo: AD, FPA, PVC y PGD, Toma de datos: PVC, FPA, TFM y AGG, Investigación y Escritura: PVC, PGD y AD, Revisión y Edición: PVC, PGD, AD, FPA, TFM y AGG, Visualización y Supervisión: PGD y AD.

Referencias

- Adam, T.C., Burkepile, D.E., Ruttenberg, B.I., Paddock, M.J. (2015a). Herbivory and the resilience of Caribbean coral reefs: Knowledge gaps and implications for management. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 520, 1-20. <https://doi.org/10.3354/meps11170>
- Adam T.C., Kelley, M., Ruttenberg, B.I., Burkepile, D.E. (2015b). Resource partitioning along multiple niche axes drives functional diversity in parrotfishes on Caribbean coral reefs. *Oecologia*. 179, 1173-1185.
- Adam, T.C., Duran, A., Fuchs, C.E., Roycroft, M.V., Rojas, M.C., Ruttenberg, B.I., Burkepile, D.E. (2018). Comparative analysis of foraging behaviour and bite mechanics reveals complex functional diversity among Caribbean parrotfishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 597, 207-220.
- Araya-Vargas, A., Busutil, L., García-Rojas, A. (2020) Evaluation of the community structure of marine sponges in reef patches of the southern Caribbean, Costa Rica. *Bull. Mar. Coast. Res.* 49 (1), 39-62.
- Bellwood, D. R., Choat, J.H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): The ecological implications. *Environ. Biol. Fish.* 28, 189-214.
- Bonaldo, R.M., Hoey, A.S., Bellwood, D.R. (2014). The ecosystem roles of parrotfishes on tropical reefs. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 52, 81-132.
- Brown, J.L., Orians, G.H. (1970). Spacing patterns in mobile animals. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 1, 239-262.
- Brown, K.T., Bender-Champ, D., Bryant, D.E., Dove, S., Hoegh-Guldberg, O. (2017). Human activities influence benthic community structure and the composition of the coral-algal interactions in the central Maldives. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 497, 33-40.
- Bruggemann, J.H., Kuyper, M.W., Breeman, A.M. (1994a). Comparative analysis of foraging and habitat use by the sympatric Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride* (Scaridae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112, 51-66.
- Bruggemann, J.H., van Oppen, M.J., Breeman, A.M. (1994b). Foraging by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. I. Food selection in different, socially determined habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106, 41-55.
- Bruggemann, J.H., van Kessel, A.M., van Rooij, J.M., Breeman, A.M. (1996). Bioerosion and sediment ingestion by the Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride*: implications of fish size, feeding mode and habitat use. *Mar Ecol Prog Ser.* 134, 59-71.
- Bruckner A.W., Bruckner, R.J. (1998). Rapid-wasting disease: Pathogen or predator? *Science.* 279, 2019-2025.
- Burkepile, D.E., Hay, M.E. (2008). Herbivore species richness and feeding complementarity affect community structure and function on a coral reef. *PNAS.* 105 (42), 16201-16206.
- Burkepile, D.E. (2012). Context-dependent corallivory by parrotfishes in a Caribbean reef ecosystem. *Coral Reefs.* 31, 111-120 <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0824-5>
- Burkepile, D.E., Adam, T.C., Roycrof, M., Ladd, M.C., Munsterman, K.S., Ruttenberg, B.I. (2019). Species-specific patterns in corallivory and spongivory among Caribbean parrotfishes. *Coral Reefs* 38, 417-423.
- Buckman, N.S., Ogden, J.C. (1973). Territorial behaviour of the striped parrotfish *Scarus croicensis* (Bloch Scariidae). *Ecology.* 54, 1377-1382.
- Cardoso, S.C., Soares, M.C., Oxenford, H.A., Cote, I.M. (2009). Interspecific differences in foraging behaviour and functional role of Caribbean parrotfish. *Mar. Biodivers. Rec.*, 2, ei48.

- Castro-Sanguino, C., Bozec, I.M., Mumby, P.J. (2020). Dynamics of carbonate sediment production by *Halimeda*: implications for reef carbonate budgets. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 639, 91-106.
- Catano, L.B., Gunn, B.K., Kelley, M.C., Burkepile, D.E. (2015). Predation Risk, Resource Quality, and Reef Structural Complexity Shape Territoriality in a Coral Reef Herbivore. *PLoS ONE*, 10 (2): e0118764. doi:10.1371/journal.pone.0118764
- Catano, L.B., Barton, M.B., Boswell, K.M., Burkepile, D.E. (2016). Predator identity and time of day interact to shape the risk–reward trade-off for herbivorous coral reef fishes. *Oecologia*. doi10.1007/s00442-016-3794-z
- Chasqui, L., Polanco, A., Acero, A., Mejía-Falla, P., Navia, P., Zapata, L.A., Caldas, J.P. (Eds). (2017). *Libro Rojo de peces marinos de Colombia*. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras Invemar, Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Serie de Publicaciones Generales INVEMAR, Colombia.
- Chaves-Fonnegra, A., López-Victoria, M., Parra-Velandia, F., Zea, S. (2005). Ecología química de las esponjas excavadoras *Cliona aprica*, *C. caribbaea*, *C. delitrix* y *C. tenuis*. *Bol. Invest. Mar. Cost.* 34, 43-67.
- Cissell, E.C., Manning, J.C., McCoy, S.J. (2019). Consumption of benthic cyanobacterial mats on a Caribbean coral reef. *Sci Rep.* 9, 12693.
- Clements, K.D., German, D.P., Piché, J., Tribollet, A., Choat, J.H. (2017). Integrating ecological roles and trophic diversification on coral reefs: multiple lines of evidence identify parrotfishes as microphages. *Biol. J. Linn. Soc.* 120, 729-751.
- Cobián, D., Claro, R., Chavalier, P., Perera, S., Caballero, H. (2011). Estructura de las asociaciones de peces en los arrecifes coralinos del Parque Nacional Guanahacabibes, Cuba. *Rev. Mar. Cost.* 3, 153-169
- de la Guardia, E., Cobián-Rojas, D., Martínez-Daranas, B., González-Díaz, P. (2018). Componentes más comunes de la flora y la fauna marina del Parque Nacional Cayos de San Felipe, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 38, 21-43
- Dubin, R.E. (1981). *Social behaviour and ecology of some Caribbean parrotfish (Scaridae)*. (Ph.D. Thesis), University of Alberta, Edmonton.
- Dunlap, M., Pawlik, J.R. (1996). Video-monitored predation by Caribbean reef fishes on an array of mangrove and reef sponges. *Mar. Biol.* 126, 117-123.
- Dunlap, M., Pawlik, J.R. (1998). Spongivory by Parrotfish in Florida Mangrove and Reef Habitats. *Mar. Ecol.* 19, 325-337 <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1998.tb00471.x>
- Duran, A., Claro, R. (2009). Actividad alimentaria de los peces herbívoros y su impacto en arrecifes con diferente nivel de degradación antrópica. *Rev. Biol. Trop.*, 57 (3), 687-697.
- Duran, A., Shantz, A.A., Burkepile, D.E., Collado-Vides, L., Ferrer, V.M., Palma, L., Ramos, A., González-Díaz, S.P. (2018). Fishing, pollution, climate change, and the long-term decline of coral reefs of Havana, Cuba. *Bull Mar Sci.* 94 (2), 1-16.
- Duran, A., Adam, T., Palma, L., Moreno, S., Collado-Vides, L., Burkepile, D. (2019). Feeding behavior in Caribbean surgeonfishes varies across fish size, algal abundance, and habitat characteristics. *Mar. Ecol.*, e12561.
- Evensen, N.R., Doropoulos, C., Wong, K.J., Mumby, P.J. (2019). Stage specific effects of *Lobophora* on the recruitment success of a reef-building coral. *Coral Reefs.* 38, 489-498.
- Ford, A.K., Bejarano, S., Nugues, M.M., Visser, P.M., Albert, S., Ferse, S.C. (2018). Reefs under siege: the rise, putative drivers, and consequences of benthic cyanobacterial mats. *Front. Mar. Sci.* 5, <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00018>
- Ford, A.K., Visser, P.M., van Herk, M.J., Jongepier, E., Bonito, V. (2021). First insights into the impacts of benthic cyanobacterial mats on fish herbivory functions on a nearshore coral reef. *Sci. Rep.*, 11, <https://doi.org/10.1038/s41598-021-84016-z1>
- Foster, N.L., Box, S.J., Mumby, P.J. (2008). Competitive effects of macroalgae on the fecundity of the

- reef-building coral *Montastraea annularis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 367, 143-152.
- Froese, R., Pauly, D. Editors. (2024). *FishBase*. World Register of Marine Species. www.fishbase.org, version
- Gomi, K., Nakamura, Y., Kanda, M., Honda, K., Nakaoka, M., Honma, C., Adachi, M. (2021). Diel vertical movements and feeding behavior of blue humphead parrotfish *Scarus oviifrons* in a temperate reef of Japan. *J. Fish. Biol.* 99, 131-142.
- González-Ferrer. (2004). *Corales Pétreos. Jardines sumergidos de Cuba*. Editorial Academia, Instituto de Oceanología, Cuba.
- Harms-Tuohy, C.A. (2021a). Parrotfishes in the Caribbean: a regional review with recommendations for management. *FAO Fish. Aquac. Circ.*, 1240. Rome, FAO. <https://doi.org/10.4060/cb7855en>
- Harms-Tuohy, C.A. (2021b). Parrotfish spawning aggregations in the Caribbean -a brief review of historic and recent observations. *Technical Report*. Caribbean Fishery Management Council. <https://www.researchgate.net/publication/357352702>
- Harrell, C., Lirman, D. (2023). *Dictyota* defense: Developing effective chemical protection against intense fish predation for outplanted massive corals. *PeerJ.*, 11, e14995
- Hughes, T.P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of the Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547-1551.
- Hughes, T.P., Rodrigues, M.J., Bellwood, D.R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L. Moltschaniwskij, N., Pratchett, M., Steneck, R., Willis, B. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Curr. Biol.*, 17, 360-365.
- Humann, P., Deloach, N., Wilk, L. (2013). *Reef Creature Identification. Florida, Caribbean, Bahamas (3rd ed.)*. New World Publications Inc., U.S. Jacksonville.
- Jackson, J.B.C., Donovan, M.K., Cramer, K.L., Lam, V.V. (eds) (2014). *Status and Trends of Caribbean Coral Reefs: 1970-2012*. Global Coral Reef Monitoring Network, IUCN, Gland, Switzerland.
- Kuffner, I. B., Walters, L.J., Becerro, M.A., Paul, V.J., Ritson-Williams, R., Beach, K.S. (2006). Inhibition of coral recruitment by macroalgae and cyanobacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 323, 107-117.
- Lellys, N.T., de Moura, R.L., Bonaldo, R.M., Francini-Filho, R.B., Gibran, F.Z. (2019). Parrotfish functional morphology and bioerosion on SW Atlantic reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 629, 149-163.
- Littler, M.M., Littler, D.S. (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, 25-44.
- Littler, D.S., Littler, M.M. (2000). *Caribbean Reef Plants. An Identification Guide to the Reef Plants of the Caribbean*, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico: Offshore Graphics, Washington D. C., EE.UU.
- Loh, T.L., Pawlik, J.R. (2014). Chemical defenses and resource trade-offs structure sponge communities on Caribbean coral reefs. En *Overfishing of sponge predators, PNAS*, 111 (11),3897-4346.
- López-Victoria, M., Zea, S., Weil, E. (2003). New aspects on the biology of the encrusting excavating sponges *Cliona aprica*, *Cliona caribbaea* y *Cliona* sp. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 68, 425-432.
- Miller, M.W., Hay, M.E. (1998). Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia*. 113, 231- 238 <https://doi.org/10.1007/s004420050373>.
- Manning, J.C., Mc.Coy, S.J. (2023a). Territoriality drives patterns of fixed space use in Caribbean parrotfishes. *Ecol. Evol.*, 13, e9833. <https://doi.org/10.1002/ece3.9833>.
- Manning, J.C., Mc.Coy, S.J. (2023b). Preferential consumption of benthic cyanobacterial mats by Caribbean parrotfishes. *Coral Reefs*. 42, 967-975 <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02404-5>
- Mumby, P.J. (2009). Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs*. 28, 683-690. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0501-0>

- Mumby, P.J., Wabnitz, C.C. (2002). Spatial patterns of aggression, territory size, and harem size in five sympatric Caribbean parrotfish species. *Environ. Biol. Fish.* 63, 265-279.
- Nava, H., Carballo, J.L. (2008). Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. *J. Exp. Biol.* 211, 2827-2831.
- Navarro-Martínez, Z., Angulo-Valdés, J. (2015). Estado de conservación de la ictiofauna arrecifal en Parques Nacionales cubanos: una revisión. *Rev. Invest. Mar.* 35 (1), 82-99.
- Navarro-Martínez, Z.M., Maykel, A., Espinosa, L., Lake, J.J., Aprill, A. (2022). Taxonomic and functional assemblage structure of coral reef fishes from Jardines de la Reina (Caribbean Sea, Cuba). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 690, 113-132 <https://doi.org/10.3354/meps14049>
- NOM-059. (2019). *Actualización de la NORMA Oficial Mexicana*. Protección ambiental-Especies nativas de México de Flora y Fauna silvestres- Categorías en riesgo y especificaciones para inclusión o cambio-Lista de Especies en Riesgo.
- Paddock, M.J., Cowen, R.K., Sponaugle, S. (2006). Grazing pressure of herbivorous coral reef fishes on low coral-cover reefs. *Coral Reefs*, 25, 461-472.
- Pereira, R.C., Gama, B.A. (2008). *Macroalgal Chemical Defenses and Their Roles in Structuring Tropical Marine Communities*. Springer. C.D. Amsler (ed.), *Algal Chemical Ecology*.
- Perry, C.T., Murphy, G.N., Kench, P.S., Edinger, E.N., Smithers, S.G., Steneck, R.S., Mumby, P.J. (2014). Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proc. R. Soc. B.*, 281.
- Pickholtz, R., Kiflawi, M., Crossin, G.T., Pickholtz, E., Zamsky, R., Kahan, I., Gavriel, T., Belmaker, J. (2022). Highly repetitive space-use dynamics in parrotfishes. *Coral Reefs*, 41, 1059-1073.
- Pina-Amargós, F., González-Sansón, G., Jiménez del Castillo, A., Zallas, A., Martín-Blanco, F., Acosta, W., Movement of Adult Fish in the Jardines de la Reina Marine Reserve, Cuba. En: Grober-Dunsmore, R y B.D. Keller (Eds). (2008). *Caribbean connectivity: Implications for marine protected area management. Proceedings of a Special Symposium*, 127-144.
- Pina-Amargós, F., Torres, H.S., López-Fernández, N. (2012). Ictiofauna del archipiélago Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.* 32 (2), 54-65.
- Pina Amargós, F., González-Sansón, G., Martín-Blanco, F., Valdivia, A. (2014). Evidence for protection of targeted reef fish on the largest marine reserve in the Caribbean. *PeerJ*, 2, e274. <https://doi.org/10.7717/peerj.274>
- Pina Amargós, F., Figueredo-Martín, T., Rossi, N.A. (2021). The Ecology of Cuba's Jardines de la Reina: A review. *Rev. Invest. Mar.*, 41(1), 2- 42.
- Pina-Amargós, F., González-Díaz, P., González-Sansón, G., Aguilar-Betancourt, C., Rodríguez-Cueto, Y., Olivera-Espinosa, Y., Figueredo-Martín, T., Rey-Villiers, N., Arias Barreto, R., Cobián-Rojas, D., Claro, R., Perera-Valderrama, S., Navarro-Martínez, Z.M., de la Cruz, E.R., Durán, A., Cabrales-Caballero, Y., Espinosa-Pantoja, L., Hernández-González, Z., Caballero-Aragón, H., ... S., Farrington, S. (eds.). *Coral Reefs of Cuba, Coral Reefs of the World*, (18), (pp. 283-307), Florida, Estados Unidos. Ed. Springer.
- Reverter, M., Jackson, M., Daraghme, N., von Mach, C., Milton, N. (2020). 11-yr of coral community dynamics in reefs around Dahab (Gulf of Aqaba, Red Sea): the collapse of urchins and rise of macroalgae and cyanobacterial mats. *Coral Reefs*, 39, 1605-1618.
- Rocha, L.A., Choat, J.H., Clements, K.D., Ruddell, B., Myers, R., Lazuardi, M.E., Muljadi, A., Pardede, S., Rahardjo, P. (2012). *Scarus coelestinu*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2012*: e.T190720A17793912. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK>
- Roff, G., Ledlie, M.H., Ortiz, J.C., Mumby, P.J. (2011). Spatial Patterns of Parrotfish Corallivory in the

- Caribbean: The Importance of Coral Taxa, Density and Size. *PLoS ONE*, 6 (12), 1-11.
- Rotjan, R.D., Lewis, S.M. (2006). Parrotfish abundance and selective corallivory on a belizean coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 335, 292-301.
- Rotjan, R.D., Lewis, S.M. (2008). Impact of coral predators on tropical reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 367, 73-91.
- Ruttenberg, B.I., Adams, T.C., Duran, A., Burkepile, D.E. (2019). Identity of coral reef herbivores drives variation in ecological processes over multiple spatial scales. *Ecol. Appl.*, 29 (4), e01893.
- Scott, A.L., York, P.H., Duncan, C., Macreadie, P.I., Connolly, R.M., Ellis, M.T., Jarvis, J.C., Jinks, K.I., Marsh, H., Rasheed, M.A. (2018). The role of herbivory in structuring tropical seagrass ecosystem service delivery. *Frontiers in Plant. Science*. 9, 127.
- Shantz, A.A., Ladd, M.C., Burkepile, D.E. (2020). Overfishing and the ecological impacts of extirpating large parrotfish from Caribbean coral reefs. *Ecol. Monogr.*, <https://doi.org/01403.10.1002/ecm.1403>
- Sherman, K.D., Gómez, M.I., Kemenes, T., Dahlgren, C.P. (2022). Spatial and Temporal Variability in Parrotfish Assemblages on Bahamian Coral Reefs. *Diversity*, 14, 625 <https://doi.org/10.3390/d14080625>
- Simas, D.L., Kaiser, C.R., Gestinari, L.M., Duarte, H.M., de Paula, J.C., Soares, A.R. (2014). Diterpenes from the brown seaweed *Dictyota caribaea* (Dictyotaceae, Phaeophyceae): the ecological and taxonomic significance. *Biochem. Syst. Ecol.*, 52 (1), 33-37 <https://doi.org/10.1016/J.BSE.2013.11.001>
- Smith, K.M., Quirk-Royal, B.E., Drake-Lavelle, K., Childress, M.J. (2018). Influences of ontogenetic phase and resource availability on parrotfish foraging preferences in the Florida keys, FL (USA). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 603, 175-187.
- Steneck, R.S., Dethier, M.N. (1994). A functional group approach to the structure of algal-dominated communities. *Oikos*, 69, 476-498.
- Suárez, A.M., Daranas, B.M., Alfonso, Y. (2015). *Macroalgas marinas de Cuba*. Editorial UH. La Habana, Cuba.
- Suchley, A., Álvarez-Filip, L. (2017). Herbivory facilitates growth of a key reef-building Caribbean coral. *Ecol. Evol.*, 00, 1-11. <https://doi.org/10.1002/ece3.3620>.
- Tamburello, N., Coté, I.M., Dulvy, N.K. (2015). Energy and the scaling of animal space use. *The American Naturalist*, 186, 196-211.
- Titlyanov, E.A., Yakovleva, I.M., Titlyanova, T.V. (2007). Interaction between benthic algae (*Lyngbya bouillonii*, *Dictyota dichotoma*) and scleractinian coral *Porites lutea* in direct contact. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, 342, 282-291.
- Valles, H., Oxenford, H. (2018). Simple family-level parrotfish indicators are robust to survey method. *Ecological indicators*. 85, 244-252.
- van Rooij J.M., de Jong, E., Vaandrager, F., Videler, J.J. (1996a). Resource and habitat sharing by the stoplight parrotfish *Sparisoma viride* a Caribbean reef herbivore. *Environ. Biol. Fish.*, 47, 81-91.
- van Rooij J.M., Kok, J.P., Videler, J.J. (1996b). Local variability in population structure and density of the protogynous reef herbivore *Sparisoma viride*. *Environ. Biol. Fish.*, 47, 65-80.
- van Rooij, J.M., Kroon, F.J., Videler, J.J. (1996c). The social and mating system of the herbivorous reef fish *Sparisoma viride*: One-male versus multi-male groups. *Environ. Biol. Fish.* 47, 353-378.
- Vicente-Castro, P. (2020). *Caracterización de comunidades de herbívoros en el arrecife aledaño a la calle 16, Miramar, La Habana, Cuba*. (Tesis de Diploma), Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana, Cuba.
- Williams, S.L., Carpenter, R.C. (1988). Nitrogen-limited primary productivity of coral reef algal turfs: potential contribution of ammonium excreted by *Diadema antillarum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 47, 145-152.

- Wilson, S.K., Bellwood, D.R., Choat, J.H., Furnas, M.J. (2003). Detritus in the epilithic algal matrix and its use by coral reef fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 41, 279-309.
- Wilson, M.W., Gaines, S.D., Stier, A.C., Halpern, B.S. (2021). Variation in herbivore grazing behavior across Caribbean reef sites. *Mar. Biol.*, 168, 53. <https://doi/10.1007/s00227-021-03844-9>
- Wisshak, M., Schönberg, C.H., Form, A., Freiwald, A. (2012). Ocean acidification accelerates reef bioerosion. *PLoS One*, 7 (9), e45124
- Wulff, J.L. (1997). Parrotfish predation on cryptic sponges of Caribbean coral reefs. *Mar. Biol.*, 129, 41-52.
- WoRMS Editorial Board (2024). *World Register of Marine Species*. Checklist dataset <https://doi.org/10.14284/170>

Como citar este artículo

Vicente-Castro, P., González-Díaz, P., Pina-Amargós, F., Figueredo-Martín, T., González González, A., Duran, A. (2024). Conducta alimentaria de *Scarus coelestinus* (Teleostei: Scaridae) en hábitats arrecifales del Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 44(2), e-10320.

Material Suplementario

Suplementario 1. Datos de cubrimiento del sustrato por biotopos a lo largo de tres años en Jardines de la Reina.
 Supplementary 1. Benthic cover data by reefs habitat over three years in Jardines de la Reina

Mes/año	Categorías	Cresta (%)	Veril (%)
Diciembre/2019	ALGAS	37.37	55.28
	ARENA	2.55	3.75
	CORALES	24.51	28.33
	ESPONJA	0.25	4.22
	<i>PALYTHOA</i>	6.66	0.45
	ROCA	28.66	7.97
Diciembre/2021	ALGAS	56.89	59.12
	Macroalgas	55.74	58.95
	Cianobacterias	1.15	0.17
	ARENA	9.20	11.62
	CORALES	16.04	24.87
	<i>Diploria labyrinthiformis</i>	-	0.39
	<i>Montastraea cavemosa</i>	-	0.64
	<i>Orbicella annularis</i>	-	1.46
	<i>O. faveolata</i>	-	1.99
	<i>O. franksi</i>	-	0.37
	<i>Pseudodiploria strigosa</i>	-	1.11
	<i>Siderastrea siderea</i>	-	10.06
	ESPONJA	8.34	3.62
	<i>PALYTHOA</i>	6.43	0.22
	ROCA	3.10	0.55
Marzo-Agosto/2022	ALGAS	62.24	-
	Costrosas	14.44	
	Macroalgas	8.46	
	TLAS	20.24	
	Turf	19.11	
	ARENA	5.20	-
	CORALES	18.91	-
	<i>Acropora palmata</i>	2.48	
	<i>Millepora complanata</i>	2.61	
	<i>Porites astreoides</i>	10.54	
	ESPONJA	5.35	-
	<i>PALYTHOA</i>	6.23	-
ROCA	2.07	-	