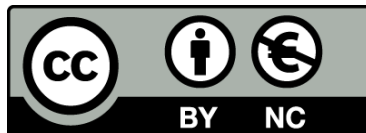




UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Invasiones biológicas en ambientes marinos tropicales: El caso del pez león (*Pterois volitans*)

Adolfo Sanjuan Muñoz



Aquesta tesi doctoral està subjecta a la llicència [Reconeixement- NoComercial 4.0. Espanya de Creative Commons](#).

Esta tesis doctoral está sujeta a la licencia [Reconocimiento - NoComercial 4.0. España de Creative Commons](#).

This doctoral thesis is licensed under the [Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0. Spain License](#).



INVASIONES BIOLÓGICAS
EN AMBIENTES MARINOS
TROPICALES:
EL CASO DEL PEZ
LEÓN (*Pterois volitans*)

Tesis Doctoral



Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals
Programa de Doctorat en Biodiversitat HDK04

INVASIONES BIOLÓGICAS EN AMBIENTES MARINOS TROPICALES: EL CASO DEL PEZ LEÓN (*Pterois volitans*)

Memoria presentada por **Adolfo Sanjuan Muñoz** para optar al grado de doctor
por la Universitat de Barcelona

Barcelona, junio de 2023

El doctorando

A handwritten signature in black ink, appearing to be "Adolfo Sanjuan Muñoz".

Adolfo Sanjuan Muñoz

El director

Arturo Acero P.
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar
Universidad Nacional de Colombia
Sede Caribe

La directora y tutora

Dolors Vinyoles Cartanyà
Facultat de Biologia
Universitat de Barcelona

Sanjuan Muñoz, Adolfo. 2023. Invasiones biológicas en ambientes marinos tropicales: el caso del pez león (*Pterois volitans*). Universidad de Barcelona.

Cubierta y diseño de tesis: Alejandra Ramírez.

Fotografías: Santiago Estrada R.

A Gladys, mi madre, un portento inigualable de ser humano y mujer.
A la memoria de mi papá. El tiempo pasa, pero tus enseñanzas y guía perduran.
A Luisy, mi tesoro, mi amor por ti solo se equipará con mi orgullo y admiración.
A mis hermanos Luis, Emmanuel y Manuel, y a mis sobrinos Luis Camilo, Andrés Felipe, Matías y
Gian Manuel.

Nunca es tarde para cumplir un sueño si se tiene pasión y tesón

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	1
ABSTRACT	2
RESUMEN	3
1 INTRODUCCIÓN GENERAL	5
1.1 INVASIONES BIOLÓGICAS	5
1.2 INVASIÓN DEL PEZ LEÓN	6
1.3 ÁREA DE ESTUDIO GENERAL	8
2 OBJETIVOS	14
2.1 OBJETIVO GENERAL	14
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	14
3. CAPÍTULO 1. UN NUEVO FORAJIDO EN ARRECIFES DEL CARIBE SUR: BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DEL PEZ LEÓN (<i>Pterois volitans</i>)	17
3.1 INTRODUCCIÓN	18
3.2 MATERIALES Y MÉTODOS	20
3.2.1 Área de estudio	20
3.2.2 Análisis morfométrico	21
3.2.3 Estructura poblacional del pez león	22
3.2.3.1 Distribución de frecuencias	22
3.2.3.2 Abundancia del pez león	22
3.2.4 Determinación del estado de madurez sexual y ciclo gonadal	23
3.2.5 Análisis del nicho isotópico del pez león	24
3.2.6 Riesgo del pez león para la salud humana por la acumulación de mercurio	25
3.2.7 Análisis de datos	26
3.2.7.1 Análisis morfométrico	27
3.2.7.2 Estructura poblacional del pez león	27
3.2.7.3 Análisis del nicho isotópico del pez león	27
3.2.7.4 Riesgo del pez león para la salud humana por la acumulación de mercurio	30
3.3 RESULTADOS	30
3.3.1 Análisis morfométrico	30
3.3.1.1 Tamaño del pez león	30
3.3.1.2 Relación entre la longitud total y la masa total	31
3.3.2 Estructura poblacional	35
3.3.2.1 Proporción de sexos	35
3.3.2.2 Distribución de tallas	36
3.3.2.3 Abundancia del pez león	36
3.3.3 Determinación del estado de madurez sexual y ciclo gonadal	37
3.3.4 Análisis del nicho isotópico del pez león	39
3.3.5 Riesgo del pez león para la salud humana por la acumulación de mercurio	44
3.4 DISCUSIÓN	45
4. CAPÍTULO 2. BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DEL PEZ LEÓN (<i>Pterois volitans</i>) EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL CORALES DE PROFUNDIDAD, CARIBE COLOMBIANO	59
4.1 INTRODUCCIÓN	60
4.2 MATERIALES Y MÉTODOS	61
4.2.1 Área de estudio	61
4.2.2 Muestreo de campo	62
4.2.3 Procedimiento de laboratorio	62
4.2.4 Análisis de datos	63

4.3	RESULTADOS	65
4.3.1	Abundancia y características de los fondos	65
4.3.2	Características morfológicas y relación talla-peso	68
4.3.3	Hábitos alimentarios	68
4.3.4	Reproducción	70
4.3.5	Condición corporal de los peces y ciclo gonadal	71
4.4	DISCUSIÓN	72
4.4.1	Hábitos alimentarios	74
4.4.2	Reproducción	76
5.	CAPÍTULO 3. INTERACCIÓN DEL PEZ LEÓN (<i>Pterois volitans</i>) CON SUS POTENCIALES PRESAS ÍCTICAS EN EL CARIBE SUR	79
5.1	INTRODUCCIÓN	80
5.2	MATERIALES Y MÉTODOS	82
5.2.1	Área de estudio	82
5.2.2	Fase de campo	83
5.2.2.1	Descripción del sustrato	83
5.2.2.2	Caracterización de especies presas	84
5.2.2.3	Análisis de isótopos estables (AIE) del pez león y las presas ícticas	84
5.2.3	Análisis de laboratorio	84
5.2.4	Análisis de datos	85
5.2.4.1	Descripción del sustrato	85
5.2.4.2	Caracterización de la comunidad de especies ícticas	86
5.2.4.3	Nicho isotópico y contribución de los recursos alimentarios al pez león	86
5.2.4.4	Interacción entre factores ambientales y especies presas nativas	87
5.3	RESULTADOS	88
5.3.1	Descripción del sustrato	88
5.3.2	Caracterización de la comunidad de presas ícticas nativas	89
5.3.3	Nicho isotópico y contribución de los recursos alimentarios al pez león	91
5.3.4	Interacción entre factores ambientales y especies presas ícticas nativas	94
5.4	DISCUSIÓN	96
6.	CAPÍTULO 4. INTERACCIÓN ENTRE EL PEZ LEÓN (<i>Pterois volitans</i>) Y LOS PECES MESODEPREDADORES NATIVOS EN EL CARIBE SUR	104
6.1	INTRODUCCIÓN	105
6.2	METODOLOGÍA	108
6.2.1	Área de estudio	108
6.2.2	Fase de campo	108
6.2.2.1	Caracterización de la comunidad de especies ícticas nativas mesodepredadoras	109
6.2.2.2	Captura de ejemplares de pez león y de especies ícticas nativas mesodepredadoras	110
6.2.3	Análisis de laboratorio	110
6.2.4	Análisis de datos	111
6.2.4.1	Caracterización de la comunidad de especies ícticas nativas mesodepredadoras	111
6.2.4.2	Interacción entre factores ambientales y especies ícticas mesodepredadoras nativas	112
6.2.4.3	Nicho isotópico del pez león versus especies ícticas nativas mesodepredadoras	112
6.2.4.4	Posición trófica del pez león y especies ícticas nativas mesodepredadoras	114
6.3	RESULTADOS	114
6.3.1	Caracterización de la comunidad de especies ícticas nativas mesodepredadoras	114
6.3.2	Interacción entre factores y especies ícticas mesodepredadoras nativas	117
6.3.3	Nicho isotópico del pez león versus especies ícticas nativas mesodepredadoras	118
6.3.4	Posición trófica del pez león y de las especies ícticas nativas mesodepredadoras	121
6.4	DISCUSIÓN	122
7.	DISCUSIÓN GENERAL	131
8.	CONCLUSIONES	142

9. BIBLIOGRAFÍA	145
MATERIAL SUPLEMENTARIO S1	171
MATERIAL SUPLEMENTARIO S2	192
MATERIAL SUPLEMENTARIO S3	217
MATERIAL SUPLEMENTARIO S4	224

AGRADECIMIENTOS

El realizar esta tesis doctoral conlleva navegar en días con un mar tranquilo, sol brillante y cielo azul y en otros con un oleaje intenso y un cielo con nubarrones, pero la colaboración de muchas personas permitió la llegada a buen puerto. Empiezo por agradecer a mis directores Arturo Acero P. y Maria Dolors Vinyoles Cartanyà por toda la confianza, dedicación, amistad y apoyo durante estos años. Su excelencia como investigadores y maestros solo es superada por su calidad humana. Sin su apoyo profesional y emocional hubiese sido aún más complicado seguir adelante. Al profesor Carlos Polos Silva por su colaboración en el componente trófico y la gestión para el análisis de isótopos estables. A los profesores Gabriel Navas Suárez y Adriana Bermúdez Tobón por su colaboración para la realización de las salidas de campo y el uso de los laboratorios de la Universidad de Cartagena. A los miembros del grupo de investigación Dinámica y Manejo de Ecosistemas Marino-Costeros (DIMARCO) de la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. Especialmente a Diana Bustos, Javier Torres Rodríguez, Alejandra Puentes Sayo, Nireth Sierra Sabalza, Shirly Bello Escobar, María Camila Castellanos Jiménez, Margui Almario García, Leidy Hernández Rivera, Luisa Díaz Vela, Daniel Pérez Ferro, Daniel Ortiz Oyola, Diana Vergara Barrero, Juan Pablo Lozano Peña, Laura Franco León, David Romero Arteaga, Mayra Morales, Diana Rubio Lancheros, Andrea Cortes Garzón, Shanly Coneo Gómez, Luz Helena Rodríguez Vargas, Luiz Felipe Garzón Rodríguez, Gysseth Herrera Villaraga, Jesús Ochoa Mogollón, Bibiana López Valenzuela, Daniela Ardila, Leandra Bent Hooker, Andrés Navarro Martínez, Ana María Hernández Chamorro, Guillermo Cera Ramírez y Mariana Cañizares Franco. Sin su invaluable apoyo en campo y laboratorio esta tesis no habría sido posible. A Shirly Bello Escobar, Juan Pablo Peña Lozano, Daniel Ortiz Oyola y Luis Felipe Garzón Rodríguez por la elaboración de los mapas y algunas figuras. Al centro de buceo Reef Shepard, a su propietario Santiago Estrada y su equipo de trabajo por la valiosa y fundamental colaboración durante la realización de las salidas de campo. También agradezco a Santiago Estrada por facilitar las estupendas fotos del pez león. A Viviana Suárez Villalba por su inestimable apoyo en España. Al Parque Nacional Natural Corales de Profundidad por facilitar las muestras de los peces del ambiente mesofótico. Esta tesis fue posible gracias a la financiación por la Universidad Jorge Tadeo Lozano de los proyectos “Biología y ecología del pez león en dos ambientes del Caribe colombiano, fases III, IV y V” (códigos 694-12-15, 794-13-16 y 822-15-17) e “Invasiones biológicas en ambientes tropicales marinos: El caso del pez león” (901-17-18). La realización del doctorado fue posible gracias al apoyo financiero de Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación a través de la beca doctoral para estudios en el exterior de la convocatoria 860 de 2019 y de la Universidad Jorge Tadeo Lozano mediante un permiso no remunerado.

ABSTRACT

The lionfish (*Pterois volitans*) had an unprecedented spread in terms of speed and magnitude from United States of America and maybe the Bahamas more than two decades ago. In the present day, it has established itself in the western Atlantic, the Caribbean, the Gulf of Mexico and more recently, in Brazil. Its arrival to Colombia was detected in 2008 in Providence Island, and a year later, it was registered in the continental coast of the Colombian Caribbean. Due to the success of this biological invasion and the possible impacts that it can generate in the marine ecosystems, its study is fundamental to generate scientific bases for its management and control. The biology and ecology of the lionfish was studied in the southern Caribbean in shallow and mesophotic areas and the relation between the potential fish prey and the mesopredator fish native to the coral formations was evaluated. Most of the captured samples surpassed the median size of maturity and the bigger fish tend to be found both in mesophotic and shallow oceanic environments. In general, the total biomass increases relatively quickly with the total size propitiating a positive allometric growth. The density of lionfish in the Colombian Caribbean is median when compared to other regions in the invaded area but surpasses the abundance of most of the mesopredator fishes in the Colombian Caribbean. A majority of the females have reproductive activity in most of the annual cycle regardless of the climatic conditions of the region. The isotopes $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ show that lionfish, regardless of its size, has tended to expand its isotopic niche as time passes and no trophic segregation between sizes is evidenced. The mixed models based on stable isotopes $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ show that the contribution of preys to the lionfish diet in Magdalena is based mostly on the consumption of planktivorous and herbivorous fishes whereas in Bolivar it is focused on planktivorous ones, which evidences its trophic plasticity. The species that contribute the most to the diet assimilated by the lionfish are among the most common and abundant in coral reefs being an indication of the invader focusing its depredation on the most abundant species and therefore benefitting the mortality of prey depending on the density. The lionfish exhibits a substantial trophic segregation of food resources with most of the native mesopredators, that is evidenced specially in the differential pattern of carbon resource use. The most likely probability of competition for food of the lionfish was found with the native snappers *Lutjanus synagris* and *L. mahogoni*. No significant influence between the abundance of lionfish and the abundance and presence of native prey and mesopredators was found. The variations in structure of native fishes is most related with the biotic components of the substrate that encourages three-dimensionality (corals, sponges and gorgonians). Finally, the weekly ingestion of methylmercury per person and the maximum consumption of fish without any adverse effects indicate that the consumption of lionfish does not generate any effects on health due to this toxic heavy metal.

RESUMEN

El pez león (*Pterois volitans*) inició una propagación sin precedentes en rapidez y magnitud a partir de Florida, Estados Unidos de América, y quizás las Bahamas hace más de dos décadas. Actualmente se ha establecido en el Atlántico occidental, el Caribe, el golfo de México y más recientemente en Brasil. En 2008 se detectó su llegada a Colombia, específicamente a la isla de Providencia y un año después se registró en la costa continental del Caribe colombiano. Debido al éxito de esta invasión biológica y los posibles impactos que puede causar en los ecosistemas marinos su estudio es fundamental para generar bases científicas para su manejo y control. Se estudió la biología y ecología del pez león en el Caribe sur en ambientes someros y mesofóticos, y se evaluó la relación con las potenciales presas ícticas y los peces mesodepredadores nativos en formaciones coralinas. La mayoría de los ejemplares capturados superaron la talla media la primera madurez sexual y los peces más grandes tendieron a encontrarse en ambientes mesofóticos y en oceánicos someros. En general, la biomasa total se incrementó relativamente rápido con la longitud total propiciando un crecimiento alométrico positivo. La densidad del pez león en el Caribe colombiano es media al compararse con otras regiones del área invadida, pero superó la abundancia de la mayoría de los peces mesodepredadores del Caribe colombiano. La mayoría de las hembras evidenciaron actividad reproductiva en gran parte del ciclo anual independientemente de las distintas condiciones climáticas presentes. Los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ indican que el pez león, independientemente de su tamaño, ha tendido a ampliar su nicho isotópico con el tiempo y no se evidencia segregación trófica entre tamaños. Los modelos de mezcla basados en los isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ revelaron que la contribución de las presas a la dieta del pez león en el sector del Magdalena se basó principalmente en el consumo de peces planctívoros y herbívoros mientras que en el sector de Bolívar se centró en peces planctívoros, lo que denota su plasticidad trófica. Las especies que más aportaron a la dieta asimilada por el pez león se encuentran entre las más comunes y abundantes en los arrecifes coralinos siendo indicio de que el invasor puede estar enfocando su depredación sobre las especies más abundantes y por ende favoreciendo una mortalidad de presas dependiente de la densidad. El pez león exhibió una segregación trófica sustancial de recursos alimentarios con la mayoría de los mesodepredadores nativos, que se evidencia especialmente en un patrón diferencial en el uso de los recursos de carbono. La mayor probabilidad de competencia por alimento del pez león se encontró con los pargos nativos *Lutjanus synagris* y *L. mahogoni*. No se detectó una influencia significativa entre la abundancia del pez león y la abundancia y presencia de las especies presas y mesodepredadores ícticas nativas. Las variaciones en la estructura de los peces nativos están más relacionadas con los componentes bióticos del sustrato que propician tridimensionalidad (corales, esponjas y gorgonáceos). Finalmente, la ingesta de metilmercurio semanal por persona y el máximo consumo de pescado sin efectos adversos indican que el consumo del pez león no genera afecciones a la salud por mercurio.



INTRODUCCIÓN GENERAL



1 INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 INVASIONES BIOLÓGICAS

Las especies exóticas son una amenaza potencial para la diversidad biológica (Mooney & Cleland, 2001; Muñoz *et al.*, 2011), ya que pueden impactar negativamente sobre las poblaciones de especies nativas, transformar los hábitats y propiciar cuantiosas pérdidas económicas (Molnar *et al.*, 2008; Ruiz *et al.*, 1997; Strayer *et al.*, 2006), constituyéndose por ello en especies exóticas invasoras (Arndt *et al.*, 2018). Entre los efectos negativos que causan las especies invasoras marinas están la degradación de los hábitats, cambios en la estructura de comunidades, introducción de nuevas enfermedades y parásitos, disminución de recursos pesqueros y desempleo en asentamientos humanos locales (Morris *et al.*, 2008; Rilov, 2009; Rilov & Crooks, 2009; Ruiz *et al.*, 1997; Vitousek *et al.*, 1997).

Las invasiones biológicas, que cada vez son más frecuentes, se han convertido en una gran amenaza para los sistemas marinos a nivel mundial (Anton *et al.*, 2019; Blakeslee *et al.*, 2019; Molnar *et al.*, 2008) y son consideradas como una de las causas más importantes de la pérdida de la biodiversidad de las especies nativas (Vitousek *et al.*, 1997), así como un problema para la conservación de los ecosistemas y sus servicios ecosistémicos (Chan & Briski, 2017). Las especies invasoras se establecen en nuevas áreas en las cuales proliferan, se distribuyen y persisten en detrimento de las especies y los ecosistemas nativos (Anton *et al.*, 2019; Blakeslee *et al.*, 2019; Molnar *et al.*, 2008). Como resultado de la introducción de especies exóticas derivada de actividades humanas la composición de las especies de diversos ecosistemas en el Caribe también está siendo homogeneizada causando efectos irreversibles en la pérdida de biodiversidad, deterioro de los hábitats y desequilibrio en la salud de los ecosistemas (Clavero & García-Berthou, 2005; Occhipinti-Ambrogi & Galil, 2010). Históricamente, la flora y la fauna han sido introducidas a nuevas regiones intencionalmente de manera regular con el propósito principal de sustentar la demanda de alimentos (Simberloff *et al.*, 2013). Asimismo, las especies marinas han sido movilizadas a nuevos lugares por otras causas siendo las más comunes: (a) transporte de organismos en tanques de lastre y sentinas de los barcos, (b) traslado de especímenes adheridos a la estructura de los barcos, (c) transporte y liberación intencional de especies acuícolas, pesqueras y usadas como cebo (junto con sus ensamblajes de especies asociadas y parásitos), (d) desplazamiento a través de canales construidos para la conexión de cuerpos de agua, (e) liberación de especies asociadas con las industrias de mascotas e (f) introducción de especies como estrategia de manejo (Ruiz *et al.*, 1997).



1.2 INVASIÓN DEL PEZ LEÓN

Dos especies morfológicamente similares del género *Pterois* (Oken 1817), originarias del Indopacífico, son invasoras relativamente recientes en el Atlántico americano pero siendo probablemente la invasión de peces marinos más perjudicial a nivel mundial (Hixon *et al.*, 2016). Actualmente el pez león (*Pterois volitans*) se ha establecido en el Atlántico de Estados Unidos de América, el Caribe, el golfo de México (Betancur-R *et al.*, 2011; Schofield, 2010) y la costa brasileña (Luiz *et al.*, 2021), mientras *P. miles* (pez fuego del diablo) en la costa atlántica de Estados Unidos y las Bermudas (Betancur-R *et al.*, 2011; Schofield, 2010). La hipótesis más plausible del origen de la invasión es el de múltiples liberaciones en la Florida, EE. UU. (Betancur-R *et al.*, 2011)

El pez león fue documentado por primera vez en el océano Atlántico en 1985 por un pescador en Florida (Courtenay, 1995), y a partir de 2000 inicio una propagación sin precedentes en rapidez y magnitud en el Atlántico de Estados Unidos y las Bermudas (Schofield, 2009, 2010; Whitfield *et al.*, 2002). Desde entonces, se han establecido en más de 4 millones de km² del Atlántico occidental, el Caribe y el golfo de México siguiendo una trayectoria de norte a sur (Aguilar-Perera & Tuz-Sulub, 2010; Freshwater *et al.*, 2009; Morris & Whitfield, 2009; Schofield, 2010). Más recientemente se registró en Brasil (Ferreira *et al.*, 2015) confirmándose su establecimiento en las costas brasileras al sur de la desembocadura del río Amazonas (Luiz *et al.*, 2021) que se considera una barrera porosa para las especies ícticas entre las provincias del Brasil y del Caribe (Rocha, 2003). En 2008 se detectó su llegada a Colombia, específicamente a la isla oceánica de Providencia (Schofield, 2009) y en 2009 se registró su presencia en la costa continental del Caribe colombiano (González *et al.*, 2009). Hoy en día es el único pez marino conocido que ha invadido el océano Atlántico occidental, el mar Caribe, el golfo de México y las costas brasileras.

El incremento de la densidad de las especies invasoras aumenta su impacto sobre las comunidades nativas (Arias-González *et al.*, 2011). La densidad del pez león en su distribución original en el Indopacífico es considerablemente inferior (Cure *et al.*, 2014; Grubich *et al.*, 2009; Kulbicki *et al.*, 2012) a la gran mayoría de localidades del Atlántico occidental (Chasqui *et al.*, 2020; Cobián-Rojas *et al.*, 2016; Elise *et al.*, 2015; Frazer *et al.*, 2012; Hackerott *et al.*, 2013; Sabido-Itzá & García-Rivas, 2019; Whitfield *et al.*, 2007). En casi todos los sitios del Atlántico occidental y el mar Caribe, el pez león alcanza altas densidades y mayores tallas que en su área de distribución natural (Darling *et al.*, 2011), superando la abundancia de la mayoría de los peces depredadores mesotróficos nativos (Green & Côté, 2009; Whitfield *et al.*, 2007). Se ha registrado en diversos ecosistemas tropicales como arrecifes coralinos, manglares, praderas de fanerógamas marinas, arrecifes rocosos, estuarios y arenales hasta 300 m de profundidad (Andradi-Brown *et al.*, 2017; Arbeláez & Acero-P., 2011; Barbour *et al.*, 2010; Vilorio & Acero-P., 2015). La alta abundancia



y amplia distribución del pez león en el Atlántico (Luiz *et al.*, 2021; Schofield, 2010) y por supuesto en el Caribe de Colombia (Chasqui *et al.*, 2020), demuestra su gran capacidad de dispersión y una mayor posibilidad de impacto.

El pez león tiene una mayor tasa de depredación en el área invadida que en su distribución original. En arrecifes del Indopacífico los peces león adultos pueden consumir hasta 8.5 g de presas $\times d^{-1}$, calculándose que 80 peces león consumieron 248.2 kg $\times año^{-1}$ (Fishelson, 1997). Mientras en arrecifes coralinos de las Bahamas se ha calculado una ingestión de 13.0 g de presas $\times d^{-1}$ en peces león con una longitud total de 25 ± 6 cm (Côté & Maljković, 2010).

Las invasiones bióticas son facilitadas por características o comportamientos específicos que permiten a las especies invasoras evitar a los depredadores, parásitos y patógenos (hipótesis de la liberación del enemigo), superar a las especies nativas o ser depredadores particularmente eficientes (Holway & Suarez, 1999). El pez león tiene una serie de estrategias de caza que lo hacen un depredador eficiente (Albins & Lyons, 2012; Côté & Maljković, 2010; Green *et al.*, 2011), algunas de ellas novedosas en el Caribe (Albins & Lyons, 2012) y que le puede conferir un mayor grado de eficiencia en la captura comparada con la de depredadores nativos de similar tamaño debido a la falta de conocimiento de las presas ante estrategias a las que no se han enfrentado (Albins & Lyons, 2012; Hackerott *et al.*, 2013). La principal estrategia de caza es abrir sus aletas pectorales perpendicularmente a su eje longitudinal, acercarse lentamente a sus presas hasta acorralarlas para lanzar un rápido e intempestivo ataque; además se encontró que lanza chorros de agua directamente a sus presas mientras se acerca, siendo el primer pez piscívoro en que se documenta esta estrategia (Albins & Lyons, 2012). Otras características que han facilitado la dispersión y el incremento poblacional del pez león son la duración de su larva pelágica de casi un mes (26.0 ± 3.5 días), reproducción continua, alta fecundidad, desarrollo asincrónico de huevos, alta supervivencia de las puestas debido a que las masas de huevos boyantes embebidas en una matriz gelatinosa pueden atrapar el esperma minimizando la dilución en el ambiente, amplia tolerancia para cruzar barreras permeables como las barreras salinas de las plumas de los ríos Amazonas y Orinoco, maduración temprana y alta habilidad competitiva (Ahrenholz & Morris, 2010; Bustos-Montes, 2021; Côté *et al.*, 2013; Fishelson, 1997; Luiz *et al.*, 2021; Morris *et al.*, 2011; Mumby *et al.*, 2011).

En su distribución original el género *Pterois* tiene pocos depredadores, lo que se explica en parte debido a que la toxina que posee en las espinas dorsales, pélvicas y anales disuade a los depredadores (Bernadsky & Goulet, 1991). En el Atlántico son raros los depredadores que son capaces de cazar y consumir al pez león (Maljković *et al.*, 2008; Mumby *et al.*, 2011); los que lo hacen no influyen significativamente su abundancia (Hackerott *et al.*, 2013) y la mayoría de los que potencialmente lo podrían hacer (e. g.



tiburones, meros y pargos) han sido sobreexplotados en la región (Stallings, 2009; Ward-Paige *et al.*, 2010), por lo cual es poco probable que reduzcan sustancialmente los efectos negativos que pueda producir la invasión del pez león (Albins & Hixon, 2008). En pequeños arrecifes aislados, se encontró que el pez león causaba una reducción significativa en la tasa neta de reclutamiento de 23 especies de peces arrecifales cercana a 79 % en promedio en cinco semanas, incluyendo especies herbívoras clave de la familia Labridae -Scarinae- (Albins & Hixon, 2008) que son cruciales para prevenir el sobrecrecimiento algal en los arrecifes coralinos (Mumby *et al.*, 2006; Shantz *et al.*, 2020; Williams & Polunin, 2001). Sin embargo, para esta especie considerada mesocarnívora demersal generalista, los impactos ecológicos que potencialmente puede provocar en los ecosistemas arrecifales en regiones templadas y tropicales no se han determinado a ciencia cierta, pero se presume que tiene el potencial de añadir más estrés a ecosistemas ya alterados por la sobrepesca (Burke *et al.*, 2011; Hughes, 1994; Shantz *et al.*, 2020), la contaminación, el cambio climático, el blanqueamiento coralino, las enfermedades en organismos arrecifales y la disminución o desaparición de especies clave (Burke *et al.*, 2011; Doherty, 1987; Garzón-Ferreira & Zea, 1992; Garzón *et al.*, 2001; Jackson *et al.*, 2001; Lessios *et al.*, 1984; Ward-Paige *et al.*, 2010; Wilkinson & Souter, 2008). Por esto es esencial entender cómo el pez león interactúa con las otras especies y cómo, su llegada, y establecimiento afecta la estructura de la comunidad y las poblaciones de especies nativas (Arias-González *et al.*, 2011; Côté & Maljković, 2010; Kalogirou *et al.*, 2007; Rilov, 2009). Además, el pez león posee un fuerte veneno en sus espinas (Cohen & Olek, 1989) que puede producir en los humanos dolor intenso, edema, náusea, mareos, debilidad muscular, disnea, hipertensión, cefalea, necrosis en algunos casos y raramente la muerte (Field-Cortazares *et al.*, 2008; Ray & Coates, 1958), por lo que puede representar un peligro para pescadores, buzos y turistas que tienen contacto con él.

La invasión del pez león es una amenaza potencial para los ecosistemas marinos tropicales pero el conocimiento de las consecuencias sobre las especies nativas es limitado, principalmente en el Caribe sur. Por consiguiente, es necesario realizar investigaciones que permitan establecer la dinámica poblacional de esta especie, su relación y potencial impacto con presas y competidores nativos que sienten las bases para que se planteen medidas adecuadas para su control y manejo.

1.3 ÁREA DE ESTUDIO GENERAL

La costa continental del Caribe colombiano tiene una amplia extensión latitudinal (8 a 13° N), desde cabo Tiburón en la frontera con Panamá (longitud 79° W) en el suroccidente y punta Castilletes en la Alta Guajira en la frontera con Venezuela (longitud 71° W) al nororiente (Bernal *et al.*, 2006), extendiéndose por 1 760 km en jurisdicción de los departamentos de La Guajira, Magdalena, Atlántico, Bolívar, Sucre, Córdoba, Antioquia y Chocó (Figura 1.1). El régimen climático del mar Caribe colombiano está



determinado por la ubicación en la zona tropical por lo cual no se presenta una marcada estacionalidad como en las templadas (Lozano-Duque *et al.*, 2010). Se caracteriza por tener un régimen pluviométrico bimodal, de carácter convectivo, influenciado por el desplazamiento sur-norte de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y por su influencia sobre los vientos alisios del nororiente (Andrade, 1993; Lozano-Duque *et al.*, 2010; Pujos *et al.*, 1986). Históricamente, la época climática seca se presenta de diciembre a abril y la lluviosa durante el resto del año, interrumpida por un mínimo relativo en julio y agosto conocido popularmente en Colombia como el “veranillo de San Juan” (Andrade-Amaya & Thomas, 1988; Andrade, 1993; Ricaurte-Villota & Bastidas-Salamanca, 2017; Salzwedel & Müller, 1983). En la época seca la ZCIT se encuentra en posición meridional y los vientos alisios soplan del noreste de manera fuerte y constante, mientras que en la lluviosa la ZCIT se posiciona septentrionalmente haciendo que los vientos se debiliten con dirección variable por la influencia de una ZCIT inestable (Bernal *et al.*, 2006; Pujos *et al.*, 1986). A partir de diciembre el viento nororiental tiene una tendencia creciente en su magnitud, alcanzando máximos en febrero y marzo. Desde abril, la magnitud disminuye gradualmente y hay prevalencia de vientos con dirección sur-suroccidente (Bernal *et al.*, 2006; Mancera-Pineda *et al.*, 2013). El chorro superficial atmosférico de San Andrés, es el responsable del clima seco al norte del Caribe colombiano (Poveda *et al.*, 1998) con características semidesérticas y lluvias que fluctúan entre 0.0 y 105.4 mm (Mancera-Pineda *et al.*, 2013). Al sur, el chorro superficial del Chocó, es el responsable de la advección de la humedad que conlleva a una alta humedad y mayores lluvias (Bernal *et al.*, 2006; Poveda & Mesa, 2000).

En el Caribe continental colombiano el río Magdalena desemboca en Bocas de Ceniza. Este río es un elemento fundamental de la variabilidad oceanográfica del Caribe colombiano por su aporte a la morfodinámica y al transporte de nutrientes (Restrepo *et al.*, 2006). El transporte de sedimentos en suspensión (TSS) del río Magdalena al mar Caribe es de $142.6 \times 10^6 \text{ t} \times \text{año}^{-1}$ que constituye el 38 % del total de sedimentos en suspensión estimados en el Caribe colombiano (Restrepo, 2015).

En la costa continental colombiana se pueden diferenciar dos regiones costeras con base en si se manifiesta o no un evento de surgencia cuya principal característica es la diferencia en la temperatura superficial del mar (Bernal *et al.*, 2006; Bula-Meyer, 1977). La región suroccidental, en la que no se presenta surgencia, se extiende desde cabo Tiburón hasta la desembocadura del río Magdalena, incluyendo el archipiélago de las islas del Rosario y San Bernardo, isla Barú y la isla de Tierra Bomba (Bula-Meyer, 1977). Se caracteriza por aguas con poca variación de la temperatura superficial del mar (TSM) y las variaciones físicas y químicas se determinan por la pluviosidad y las variaciones a lo largo del año de los grandes ríos como Magdalena, Sinú y Atrato (Bernal *et al.*, 2006; Bula-Meyer, 1977; Chollett *et al.*, 2012; Restrepo *et al.*, 2014).

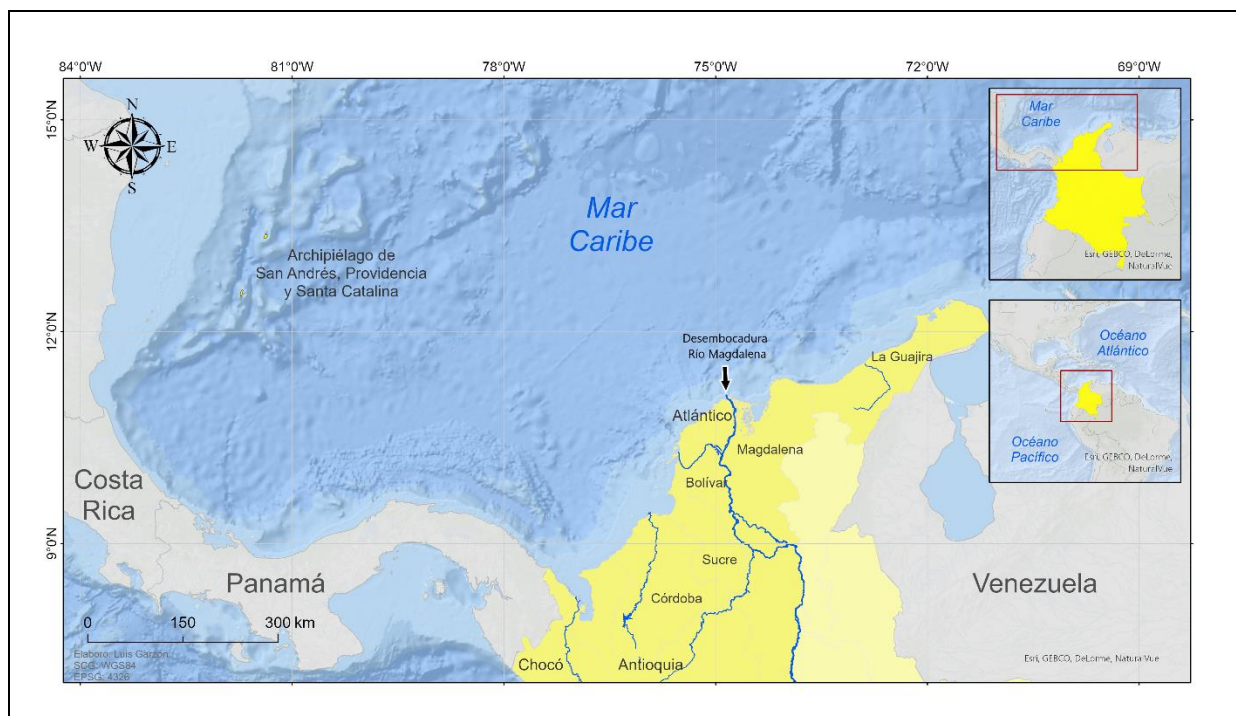


Figura 1.1. Ubicación del área costera continental y oceánica insular del Caribe colombiano. Se indica la desembocadura del río Magdalena que limita las regiones suroccidental y nororiental de la costa continental. Mapa elaborado por Luis Felipe Garzón Rodríguez (2022).

En la región suroccidental se trabajó en jurisdicción de los departamentos de Bolívar y Chocó. En Bolívar se muestreó específicamente en las islas de Barú y Tierrabomba que es un ambiente costero, en los bajos de Salmedina y Burbujas que es un ambiente con mayor influencia marina a 10 km de la costa y en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad que es un ambiente mesofótico. Las islas y bajos hacen parte de un complejo de arrecifes coralinos someros ubicados sobre la plataforma continental principalmente de tipo franjeantes pero también se presentan de parche y bancos coralinos (Cendales *et al.*, 2002; Díaz *et al.*, 2002) y se consideran de los más desarrollados del Caribe continental colombiano (Domínguez *et al.*, 2010; Pizarro *et al.*, 2017; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010). Estos arrecifes son afectados por aguas y sedimentos provenientes del río Magdalena por medio del canal del Dique (Domínguez *et al.*, 2010; Pizarro *et al.*, 2017) que es un canal artificial construido dragando más de 40 000 000 m², de sedimentos primordialmente en el siglo XX (Mogollón-Vélez, 2013). El Parque Nacional Natural Corales de Profundidad es un área protegida completamente sumergida, con una extensión de 142 192.15 ha a una distancia de 32 km de la península de Barú que es el punto más cercano al continente. La profundidad oscila entre 34 y 1 240 m y su punto más somero es el Bajo Frijol o Frijolito que es una montaña submarina con elevación de 116.0 m del fondo, 8.2 km de largo y 1.4 km de ancho (Morales-Giraldo *et al.*, 2017). Se caracteriza por un ambiente mesofótico único con 13 especies de escleractinios y una alta biomasa de peces arrecifales (Marrugo & Martínez, 2016; Sánchez *et al.*, 2016). En Chocó se muestreó entre la bahía de Capurganá y la ensenada de Aguacate que es un ambiente costero del golfo de Urabá el cual recibe



una importante descarga de agua dulce y aproximadamente $11\,000\,000\text{ t} \times \text{año}^{-1}$ de sedimentos principalmente del río Atrato (Restrepo & Kjerfve, 2000). Por esto, al sur del Golfo las condiciones del agua no son apropiadas para el crecimiento de corales, pero al nororiente, con menor influencia del Atrato, se desarrollan arrecifes coralinos franjeantes y de parche (Díaz *et al.*, 2002) que tienen la mayor cobertura (> 40 % en promedio) del Caribe continental colombiano (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010).

La región nororiental, en la que se presenta surgencia costera temporal, se extiende desde la desembocadura del río Magdalena hasta punta Gallinas (Bula-Meyer, 1977) y tiene una menor precipitación anual que la otra región (Ricaurte-Villota & Bastidas-Salamanca, 2017). Su situación geográfica y disposición paralela a los vientos alisios intensos en la época seca, así como una plataforma submarina de aguas someras propicia el afloramiento de aguas profundas relativamente frías (mínimos de $20\text{ }^{\circ}\text{C}$) y altas salinidades (Andrade & Barton, 2005; Bayraktarov *et al.*, 2012; Bernal *et al.*, 2006; Bula-Meyer, 1977; Correa-Ramírez *et al.*, 2020). Las concentraciones de nutrientes de las aguas afloradas aumentan la productividad del fitoplancton (Muller-Karger *et al.*, 2004), propician el crecimiento y el cambio de la estructura ecológica de los arrecifes de coral y las macroalgas (Bula-Meyer, 1977; Díaz-Pulido & Gárzon-Ferreira, 2002; Eidens *et al.*, 2014). En la época lluviosa, la influencia hacia mar adentro se intensifica por la contracorriente Panamá-Colombia que se desplaza en sentido SE-NE, favorecida por la disminución de la intensidad de los vientos alisios del NE sobre la costa y el desplazamiento del anillo nuboso de la ZCIT en dirección norte (Lozano-Duque *et al.*, 2010; Pujos *et al.*, 1986) propiciando aumento de la temperatura ($28.2 \pm 0.6\text{ }^{\circ}\text{C}$). La principal característica del relieve oceánico de este sector es la ausencia de una plataforma continental típica, debido a que el relieve montañoso de la Sierra Nevada de Santa Marta se prolonga en el mar (Arévalo-Martínez & Franco-Herrera, 2008; Bayraktarov *et al.*, 2012). Se estima que cerca de 95 % de la biomasa de pequeños pelágicos en el mar Caribe sur se sustenta en el aumento de la productividad biológica estimulado por las aguas afloradas (Rueda-Roa & Muller-Karger, 2013) que se derivan del agua subtropical y comparten la composición geoquímica de esta masa de agua (Muller-Karger *et al.*, 2001). Se muestreó específicamente en la bahía de Taganga y la ensenada de Granate.

La región insular oceánica comprende el archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, incluyendo las islas, cayos y bajos, y el área de régimen común con Jamaica, entre los meridianos 78° a 82° W y los paralelos 12° a 17° N (Ricaurte-Villota *et al.*, 2017). La precipitación muestra un régimen monomodal, con una época seca de enero a abril y una época lluviosa de mayo a diciembre. El régimen de vientos es bimodal con dos picos, uno en julio en el que se dan las mayores velocidades y otro entre diciembre y enero. Asimismo, se presentan dos mínimos, uno en mayo y el otro de septiembre a octubre, este último con los menores valores. La TSM exhibe sus menores valores en febrero (26.5 a $27.0\text{ }^{\circ}\text{C}$)



incrementándose paulatinamente a lo largo del año hasta llegar a los valores más altos octubre (28.3 a 29.0 °C) (Ricaurte-Villota *et al.*, 2017) con una variación anual promedio máxima de 3° C (Andrade-Amaya, 2012). El patrón de aumento de la TSM responde al régimen de vientos descrito, ya que cuando estos se relajan se atenúa el efecto mecánico de enfriamiento sobre las aguas de la región (Andrade-Amaya, 2012; Ricaurte-Villota *et al.*, 2017). La salinidad superficial exhibe máximos valores en julio (35.9-36.2) y mínimos en octubre (35.6-36.0).

En la región nororiental se muestreó en la costa en jurisdicción del departamento del Magdalena (MAG-COS) que incluye el Parque Nacional Natural Tayrona (PPN Tayrona) y las bahías de Taganga, Santa Marta y Gaira. Este ambiente está constituido por arrecifes y tapetes coralinos franjeantes y de parche (Díaz *et al.*, 2002) con la menor cobertura de coral (< 20 % en promedio) de los arrecifes del Caribe colombiano (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010). Sin embargo, las formaciones coralinas del PNN Tayrona ubicados más al norte y menos influenciados por los aportes del río Magdalena y la Ciénaga Grande de Santa Marta pueden hasta duplicar la cobertura coralina que poseen las localizadas más al sur y cercanas a los centros urbanos (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010; Vega-Sequeda *et al.*, 2008).

En la región insular oceánica se muestreó específicamente en la isla de San Andrés que tiene influencia oceánica y hace parte de la reserva de la Biosfera Seaflower. Está ubicada a unos 800 km de la costa Caribe colombiana con una longitud de 12 km, un ancho máximo de 4 km y un área de 26.6 km²; el complejo arrecifal que la rodea tiene 19 × 10 km (Díaz *et al.*, 2002; Vargas-Cuervo, 2004). Tanto la Isla como la plataforma submarina circundante son de origen coralino y están compuestas por calizas arrecifales formadas desde el Oligoceno-Mioceno, probablemente a partir de un cono volcánico hundido (Vargas-Cuervo, 2004). La isla de San Andrés está rodeada por un complejo arrecifal sobre la plataforma insular que consiste en arrecifes de barrera, franjeantes y de parche, además de ambientes lagunares asociados (Díaz *et al.*, 2002). La barrera arrecifal de barlovento está integrada por terrazas de fósiles calcáreos cubiertos por formaciones arrecifales bien desarrolladas, con hasta 50 % de coral vivo (Abril-Howard *et al.*, 2012).



Fotografía: Santiago Estrada R.



2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

Ampliar el conocimiento de la biología y ecología del pez león en el Caribe sur y evaluar la relación con las potenciales presas ícticas y peces mesodepredadores nativos en formaciones coralinas tropicales.

Para lograr esta meta se abordan los siguientes objetivos específicos:

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Evaluar las características biológicas y ecológicas del pez león en ambientes marinos con distintas condiciones oceanográficas en el Caribe colombiano, y establecer el potencial riesgo para la salud humana por su consumo.

Para este fin se evaluó *in situ* la abundancia del pez león, se realizaron mediciones morfométricas a ejemplares capturados, se determinó el estado de la madurez sexual y el ciclo gonadal mediante técnicas histológicas. Esto se llevó cabo en formaciones coralinas someras (< 30 m) con distintas características ambientales (surgencia versus no surgencia) y diferentes estados de conservación (capítulo 1). Se realizaron análisis de mercurio total y metilmercurio en músculos del pez león para determinar el potencial riesgo para los humanos (capítulo 1), ante la difundida estrategia de control de consumo por los humanos.

2. Conocer características biológicas y ecológicas del pez león del pez león en un ambiente mesofótico en el Caribe Sur.

Para abordar este objetivo se muestreo en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad que es el primer ambiente mesofótico protegido en Colombia. Los ejemplares capturados fueron medidos y pesados. Se extrajeron las gónadas y mediante análisis histológicos se determinó el sexo y a las hembras se les asignó el estado de desarrollo. Mediante los isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se evaluó la amplitud nicho isotópico teniendo en cuenta el sexo (capítulo 2).



3. Evaluar el efecto del pez león sobre las presas ícticas nativas en formaciones coralinas en el Caribe colombiano.

Se muestreo *in situ* la abundancia del pez león y la composición y abundancia de la comunidad de potenciales especies de peces presas en dos formaciones coralinas someras. Se evaluó si la densidad de la densidad del pez león afecta significativamente la estructura (composición y abundancia), la riqueza y la densidad de sus potenciales presas ícticas nativas. Se llevaron a cabo análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en el pez león y en especies de presas seleccionadas por ser de las más comúnmente consumidas por el pez león. Mediante modelos de mezcla se estimó la contribución de las presas en la dieta asimilada por el pez león (capítulo 3).

4. Explorar las relaciones interespecíficas entre el pez león y algunos peces mesodepredadores nativos potencialmente competidores.

La abundancia del pez león y la abundancia y composición de la comunidad de especies ícticas mesodepredadoras nativas se muestreo *in situ* en dos formaciones coralinas someras. Complementariamente se emplearon isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) examinando las relaciones tróficas entre el pez león y algunos mesodepredadores nativos para determinar la posición trófica y si presentaban o no segregación como un indicador de posible competencia intraespecífica (capítulo 4).



CAPÍTULO 1

UN NUEVO FORAJIDO EN
ARRECIFES DEL CARIBE SUR:
BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DEL
PEZ LEÓN (*Pterois volitans*)



3. CAPÍTULO 1. UN NUEVO FORAJIDO EN ARRECIFES DEL CARIBE SUR: BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DEL PEZ LEÓN (*Pterois volitans*)

Adolfo Sanjuan-Muñoz^{1,2}, Diana Bustos-Montes^{1,3}, Carlos Julio Polo-Silva^{1,5}, Antonio Delgado-Huertas⁴, Dolors Vinyoles-Cartanya² y Arturo Acero P.³

1. Área de Ciencias Biológicas y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, Carrera 2 # 11-68, El Rodadero, Santa Marta, Colombia.
2. Departament Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat Biologia, Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona (UB), Avda. Diagonal 643, Barcelona 08028, Spain.
3. Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia Sede Caribe. Calle 25 2-55, Rodadero Sur, Playa Salguero, Santa Marta, Colombia.
4. Laboratorio de Biogeoquímica de Isótopos Estables, Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC-UGR), Granada, España.
5. Coastal Marine Education and Research Academy. Clearwater, FL, USA

RESUMEN

El pez león ha invadido la costa oriental de Estados Unidos de América, el golfo de México, el Caribe y la provincia brasilera, irrumpiendo diversos ecosistemas tropicales y subtropicales hasta más de 300 m de profundidad. Se capturaron 2929 individuos de pez león en diversos ambientes del Caribe colombiano que tuvieron una longitud total de 23.9 ± 0.1 cm y una biomasa de 223.5 ± 3.7 g. Se detectó una tendencia a que los ejemplares sean de mayor tamaño en ambientes mesofóticos, oceánicos y marinos con respecto a los costeros, y en los ambientes costeros se evidenció una disminución del tamaño del pez león de sur a norte. La mayoría de los ejemplares (70.2 %) estaban aptos reproductivamente y las poblaciones están bien establecidas y estructuradas. La masa total ($b = 3.24$, $n = 2962$) se incrementa relativamente rápido con la longitud total independientemente del sexo. La densidad fue de 74.4 ± 7.3 peces \times ha⁻¹, siendo una abundancia media en el área invadida pero superior a la registrada en su área original. El índice gonadosomático fue alto (>2.0) en la mayoría de los meses muestreados indicando que la especie se puede reproducir durante todo el ciclo anual. Hubo una clara diferenciación en los isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre ambientes oceánicos y ambientes costeros. El mayor valor del $\delta^{15}\text{N}$ en los ambientes costeros puede deberse a que consume presas que se alimenta en mayor proporción de recursos bentónicos que usualmente tienen mayor cantidad de $\delta^{15}\text{N}$. Durante el periodo de estudio el nicho isotópico del invasor aumentó por enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ incrementando progresivamente su diversidad trófica. Las concentraciones de mercurio total (Hg total) y metilmercurio (MeHg) fueron al nivel de ingesta permisible. Los hallazgos de este estudio confirman que en el Caribe sur el pez león está prosperando en diversos hábitats y ambientes a pesar de las iniciativas de control que se realizan.

Palabras clave: pez invasor, bioinvasión, Caribe colombiano, crecimiento, estructura poblacional e isótopos estables.



3.1 INTRODUCCIÓN

Desde su primer avistamiento en 1985 en el Atlántico americano (Courtenay, 1995), el pez león (*Pterois volitans*) se ha establecido en la costa oriental de Estados Unidos de América, el golfo de México, el Caribe y la provincia brasilera (Luiz *et al.*, 2021; Schofield, 2010), invadiendo diversos ecosistemas tropicales y subtropicales en un amplio rango de profundidad (Andradi-Brown, 2019; Arbeláez & Acero-P., 2011; Barbour *et al.*, 2010; Biggs & Olden, 2011; Claydon *et al.*, 2012). El pez león representa una amenaza potencial para los ecosistemas de arrecifes de coral en la región del Caribe, ya sea por la depredación que ejerce sobre una gran cantidad de peces e invertebrados arrecifales (Acero-P. *et al.*, 2019; Albins & Hixon, 2008; Green *et al.*, 2012a) o por la competencia que establece con peces mesodepredadores nativos (Albins & Hixon, 2008; Arias-González *et al.*, 2011).

Las invasiones biológicas son facilitadas por características biológicas, ecológicas o etológicas específicas que permiten a las especies invasoras evitar a los depredadores y parásitos, superar a las especies nativas potencialmente competidoras o ser depredadores particularmente eficientes (Holway & Suarez, 1999). El rápido, amplio y contundente éxito de la invasión por parte del pez león se ha atribuido factores como su voracidad y generalismo trófico (Acero-P. *et al.*, 2019), rápido crecimiento (Bustos-Montes *et al.*, 2020), amplia tolerancia a distintas condiciones ambientales y hábitats (Arbeláez & Acero-P., 2011; Barbour *et al.*, 2010; Biggs & Olden, 2011; Claydon *et al.*, 2012; Gress *et al.*, 2017; Jud *et al.*, 2011; Lesser & Slattery, 2011; Switzer *et al.*, 2015; Whitfield *et al.*, 2002), escaso control biológico por depredadores, parásitos y enfermedades (Hackerott *et al.*, 2013; Harris *et al.*, 2020; Mumby *et al.*, 2011; Sellers *et al.*, 2015; Smith & Côte, 2021; Tuttle *et al.*, 2017), duración larval pelágica cercana a un mes (Ahrenholz & Morris, 2010), asincronía en el desarrollo ovocitario (Bustos-Montes, 2021), huevos bien protegidos (Morris *et al.*, 2011), desoves múltiples durante el periodo reproductivo (Bustos-Montes, 2021; Morris, 2009), alta fecundidad (Morris, 2009) y una gran resiliencia (Alemu-I., 2016).

El impacto producido por especies invasoras sobre las comunidades nativas se incrementa a medida que las primeras aumentan su densidad (Arias-González *et al.*, 2011). En su distribución original la densidad del pez león oscila considerablemente (Fishelson, 1997; Grubich *et al.*, 2009), pero es ampliamente superada en las localidades del Atlántico occidental, exceptuando en el Parque Nacional Natural Tayrona (Colombia) en el que registró una densidad de 2.9 peces león \times ha (Bayraktarov *et al.*, 2014). Las demás investigaciones (\approx 20) encontraron densidades entre 21.2 ejemplares \times ha en Carolina del Norte, EE. UU. (Whitfield *et al.*, 2007) y 650 ejemplares \times ha en Little Caimán Island, Reino Unido (Frazer *et al.*, 2012). Además, se ha reportado una tendencia de la especie a incrementar su abundancia en espacios de tiempo



relativamente cortos, como por ejemplo en la costa de Carolina del Norte, en donde la densidad pasó de 21.2 peces león \times ha⁻¹ en 2004 (Whitfield *et al.*, 2007) a 150 individuos león \times ha⁻¹ en 2008, con un máximo de 450 individuos \times ha⁻¹ registrada en 2007 (Morris & Whitfield, 2009).

El conocimiento de relaciones entre la longitud versus la masa, la estructura de tamaño y edades en una población, y los patrones de crecimiento son importantes para el éxito en la evaluación y manejo de las especies (Fogg *et al.*, 2019). Esta información también se puede utilizar para evaluar los potenciales impactos de las especies invasoras sobre las nativas y los ecosistemas donde habitan. Además, también podrían usarse como indicadores de éxito en el manejo de especies invasoras (Pasko & Goldberg, 2014) y para examinar los cambios en la estructura de la población durante las actividades posteriores al sacrificio o después de una enfermedad a gran escala o una perturbación ambiental (Fogg *et al.*, 2019). La relación longitud versus masa puede diferir en individuos de la misma especie entre regiones, épocas del año y sexo como respuesta a condiciones ambientales específicas (Froese, 2006).

En el área invadida no se han encontrado depredadores nativos que puedan regular efectivamente la población del pez león más allá de un consumo esporádico (Anton *et al.*, 2014; Bejarano *et al.*, 2014; Hackerott *et al.*, 2013; Rojas-Vélez *et al.*, 2019). De hecho, se ha encontrado que los peces león adultos canibalizan a sus conspecíficos más pequeños (Côté *et al.*, 2013a; Valdez-Moreno *et al.*, 2012), por lo que se ha propuesto que el mayor depredador de esta especie son sus congéneres de mayor tamaño. Probablemente por esto, se ha encontrado una alta segregación de los recursos alimentarios y el uso de hábitats distintos entre individuos grandes y pequeños en diferentes las localidades donde la especie ha invadido (Claydon *et al.*, 2012; Malpica-Cruz *et al.*, 2019; O'Farrell *et al.*, 2014). Según datos basados en isótopos estables, una vez que el pez león se ha establecido en un lugar expande su nicho trófico y aumenta su diversidad trófica a nivel de población con el paso del tiempo. Esta capacidad puede haber facilitado su expansión y persistencia en altas densidades en algunas áreas a pesar del incremento de la competencia entre congéneres y la disminución de las presas (Malpica-Cruz *et al.*, 2019).

La estrategia más difundida y popular para controlar la invasión del pez león en el continente americano es la promoción del consumo, para lo cual se ha investigado la posibilidad de su pesca y comercialización (Blakeway *et al.*, 2020, 2021; Carrillo-Flota & Aguilar-Perera, 2017; Huth *et al.*, 2018). Es sabido que el pez león tiene un buen contenido proteínico, buen sabor y tamaño adecuado para el consumo (Carreño-Montoya *et al.*, 2016), por lo que representa para las poblaciones costeras vulnerables (*e. g.* pescadores artesanales) una nueva opción viable para sustituir otros recursos marinos que han disminuido radicalmente en todo el Caribe. Sin embargo, en los asentamientos costeros existe preocupación por la ingesta de esta especie ya que las especies carnívoras suelen acumular mayores cantidades de metales



pesados, como el mercurio (Hg), con respecto a las herbívoras u omnívoras (Huge *et al.*, 2014), ya que, cuanto mayor es el nivel trófico del animal, mayor es la concentración de la sustancia tóxica (Maz-Courrau *et al.*, 2012). Considerando que la bioacumulación del metal depende de la ecología trófica de la especie y del tamaño de los ejemplares, estas concentraciones tienden a ser mayores en especies depredadoras y en los ejemplares más grandes (Ritger *et al.*, 2018), por lo que especies mesodepredadoras como el pez león, deberían encontrarse en rangos intermedios. Debido a que el metilmercurio (forma orgánica más común del mercurio) se incrementa en cada nivel trófico (biomagnificación), éste puede llegar a los humanos como alimento contaminado causando efectos negativos en la salud por su alta toxicidad (Maz-Courrau *et al.*, 2012). Colombia es el mayor contaminante de mercurio del mundo per cápita por minería artesanal con emisiones que pueden alcanzar los $150 \text{ t} \times \text{año}^{-1}$ (Cordy *et al.*, 2011), por lo cual es necesario determinar si el consumo de peces constituye riesgo para la salud humana (Fuentes-Gandara *et al.*, 2018a).

En este capítulo se abordan características biológicas y ecológicas fundamentales para entender el éxito de la invasión del pez león en los arrecifes del Caribe sur. Asimismo, se evalúa el potencial riesgo para la salud humana de su consumo que es la principal estrategia propuesta y usada para el control y el manejo.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1 Área de estudio

La costa continental Caribe colombiana tiene una extensión aproximada de 1 760 km en jurisdicción de los departamentos de La Guajira, Magdalena, Atlántico, Bolívar, Sucre, Córdoba, Antioquia y Chocó. En la costa continental colombiana se diferencian dos regiones (suroccidental y nororiental) según si se manifiesta o no un evento de surgencia, cuya principal característica es la diferencia en la temperatura superficial del mar (Bernal *et al.*, 2006; Bula-Meyer, 1977). En la región suroccidental se muestreó en jurisdicción de los departamentos de Bolívar y Chocó (Figura 3.1). En Bolívar se trabajó específicamente en (i) las islas de Barú y Tierrabomba, que es un ambiente costero (BOL-COS), (ii) en los bajos de Salmedina y Burbujas a 10 km de la costa, que es un ambiente con mayor influencia marina (BOL-MAR) y (iii) en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad (PNNCP) a 32 km de la costa que es un ambiente mesofótico (PCP-MES). En Chocó (CHO-COS) se muestreó entre la bahía de Capurganá y la ensenada de Aguacate que es un ambiente costero del golfo de Urabá el cual recibe una importante descarga de agua dulce y aproximadamente $11\,000\,000 \text{ t} \times \text{año}^{-1}$ de sedimentos principalmente del río Atrato (Restrepo & Kjerfve, 2000).



En la región nororiental se realizaron muestreos en la costa de la jurisdicción del departamento del Magdalena (MAG-COS), específicamente en las bahías de Taganga y Granate. En la región insular se muestreo en jurisdicción del departamento Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina (SYP-OCE) con influencia oceánica al estar a 800 km de la costa continental del Caribe colombiano (Figura 3.1), específicamente en la isla de San Andrés (SYP-OCE) que hace parte de la Reserva de la Biosfera Seaflower (Abril-Howard *et al.*, 2012).

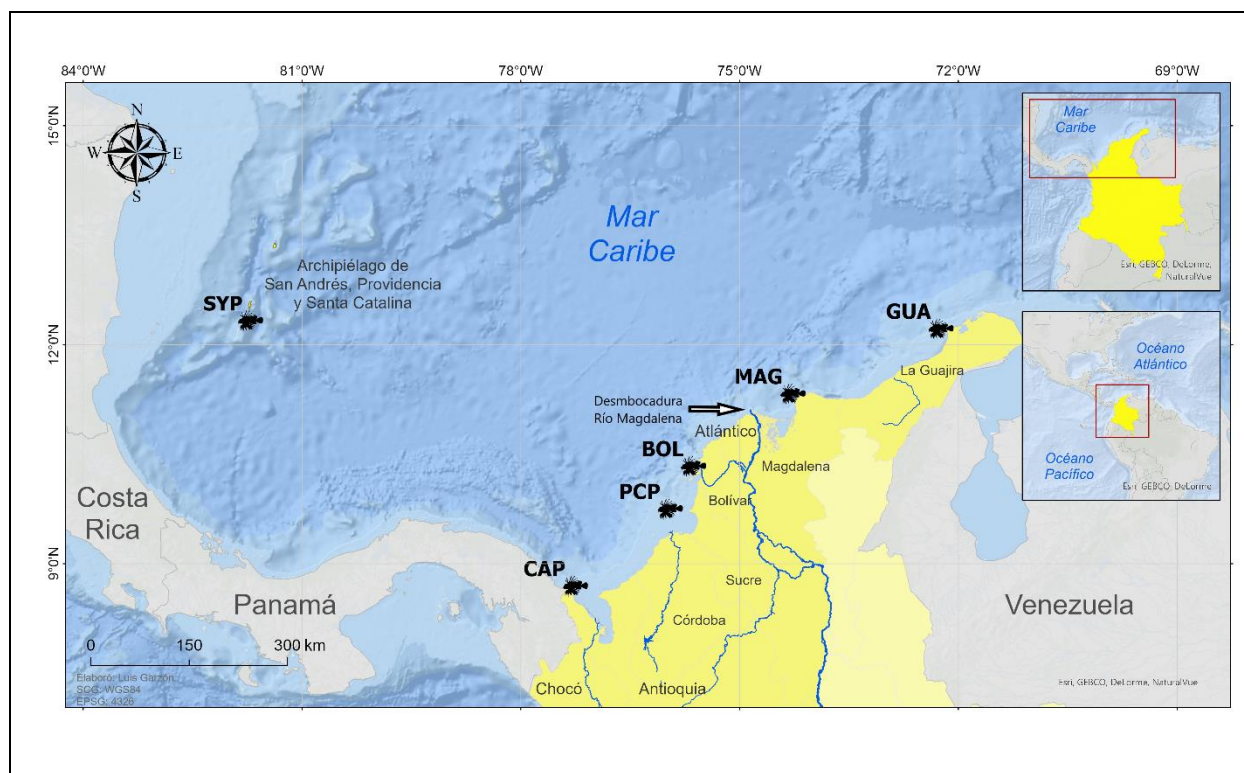


Figura 3.1. Ubicación de los sectores del Caribe colombiano en los que se muestreo. SYP: Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina, GUA: La Guajira, MAG: Magdalena, BOL: Bolívar, PCP: Parque Nacional Natural Corales de Profundidad y CAP: Capurganá. Mapa elaborado por Luis Felipe Garzón Rodríguez (2022)

3.2.2 Análisis morfométrico

Los peces fueron recolectados mediante inmersiones con equipo autónomo de buceo en distintas localidades de los sectores de Chocó (ambiente costero), Bolívar (ambiente costero, ambiente marino y ambiente mesofótico), Magdalena (ambiente costero) y San Andrés (ambiente oceánico). Los ejemplares fueron capturados con arpones tipo hawaiano (que minimiza el daño a corales, los peces nativos y otros componentes del arrecife) y se procedió a cortar las espinas dorsales, pélvicas y anales con tijeras para evitar accidentes. Los peces fueron depositados en una nasa y una vez en la embarcación se introdujeron en neveras con hielo suficiente para retrasar el proceso de digestión y descomposición durante el transporte al laboratorio. Los especímenes fueron procesados en laboratorio inmediatamente después



del muestreo y cuando no hubo un laboratorio disponible cerca al lugar de la captura fueron congelados para su posterior análisis.

Los individuos fueron codificados, fotografiados, contados, medidos (longitud total: L_T) y pesados (masa húmeda total: M_T). Para minimizar errores los ejemplares con L_T menor a 10 cm fueron medidos con un calibrador y los mayores a este tamaño con un ictiómetro o una cinta métrica (± 0.1 cm). La masa total se determinó usando una balanza analítica Ohaus (± 0.0001 g).

Se utilizaron subconjuntos de la muestra multianual total para los análisis morfométricos entre localidades. La relación entre longitud total (L_T) y masa húmeda total (M_T) se examinó y construyó utilizando el modelo potencial (Le Cren, 1951) usando la L_T como variable independiente:

$$M_T = a \times L_T^b$$

donde a es el origen de la función o el factor de condición y b es el coeficiente de alometría o indicador del tipo de crecimiento (Froese, 2006; Leonart *et al.*, 2000).

3.2.3 Estructura poblacional del pez león

La estructura poblacional se evaluó en base a la proporción de individuos de los dos sexos, distribución de frecuencias de la longitud total y la densidad poblacional.

3.2.3.1 Distribución de frecuencias

A partir de la longitud total se realizaron histogramas de frecuencia en cada ambiente diferenciando sexos. Para agrupar a los individuos analizados, se determinaron las clases de tallas correspondientes para cada especie siguiendo la regla de Sturges (Sturges, 1926):

$$C = \frac{R}{1 + 3.322 \times \log_{10} N}$$

Donde C es la amplitud del intervalo, N es el tamaño de la muestra y R es el rango del conjunto de datos.

3.2.3.2 Abundancia del pez león

En los ambientes costeros de Bolívar y Magdalena se realizaron recorridos exploratorios para definir las estaciones a muestrear basándose en la presencia del pez león. En cada sector se establecieron tres



estaciones y en cada estación se situaron tres transectos de banda fijos de 25 × 10 m que es un tamaño adecuado para la detección del pez león en hábitats marinos heterogéneos (Green, 2012). Estos transectos de banda fueron delimitados colocando boyas de buceo y se identificaron con láminas de acrílico con el código del transecto. El conteo de peces león se realizó a partir de censos visuales realizando buceos autónomos y nadando en patrón de S en cada transecto, buscando acuciosamente en cornisas, grietas, cuevas, hendiduras y oquedades (Green, 2012).

3.2.4 Determinación del estado de madurez sexual y ciclo gonadal

Los peces fueron diseccionados realizando un corte longitudinal en la región ventral en sentido posteroanterior (Green *et al.*, 2012b). Se extrajeron, examinaron (forma, color, presencia de oocitos o esperma) y pesaron (± 0.001 g) las gónadas derecha e izquierda. El sexo fue determinado macroscópicamente [(Gardner *et al.*, 2015; Priyadharsini *et al.*, 2013) (Suplemento S1-1)]. La gónada derecha de cada ejemplar se fijó en formalina neutralizada al 4 % y se preservó en etanol al 70 % una pequeña fracción de tejido para su respectivo procesamiento histológico con el fin de determinar el sexo en aquellos especímenes en que no fue posible hacerlo macroscópicamente. Se realizaron cortes transversales en la parte media de las gónadas fijadas, se colocaron en rejillas plásticas y se sometieron a técnicas de deshidratación, impregnación, penetración, corte y tinción en sucesivas soluciones de hematoxilina de Harris-eosina (Martoja & Martoja-Pierson, 1970). A partir de las preparaciones histológicas se determinó microscópicamente el estado de desarrollo de hembras como reproductivamente inactivas (fases de desarrollo temprano, regresión y regeneración) y activas (fases de desarrollo, desove y desove activo), y los machos solo fueron categorizados como maduros e inmaduros (Brown-Peterson *et al.*, 2011). Teniendo en cuenta que la especie es desovadora parcial asincrónica (Eddy *et al.*, 2019; Fogg *et al.*, 2017; Morris *et al.*, 2011), el estado de madurez más avanzado observado en los oocitos definió el estado reproductivo asignado (Gardner *et al.*, 2015).

Para inferir el periodo reproductivo se calculó, a partir de las hembras maduras, el factor de condición relativo [K_n (Le Cren, 1951)], el índice gonadosomático [I_G (Rizzo & Bazzoli, 2020)] y el índice hepatosomático [I_H (Jensen, 1979)]:

$$K_n = \frac{M_T \text{ (g)}}{a \times L_T^b} \quad I_G = \frac{M_G \text{ (g)}}{M_E \text{ (g)}} \times 100 \quad I_H = \frac{M_H \text{ (g)}}{M_E \text{ (g)}} \times 100$$

Siendo “a” es el origen de la función, b el coeficiente de alometría, M_T la masa húmeda total, M_E la masa del ejemplar eviscerado M_G la masa gonadal, M_H la masa del hígado y L_T la longitud total del pez.



Para MAG-COS y SYP-OCE se calcularon los valores medios mensuales de los índices y la proporción de hembras en cada fase y categorías reproductivas inactivas y activas. Las gráficas combinadas se utilizaron para determinar los periodos reproductivos. Un probable periodo reproductivo se considera en los meses con alto I_G , bajo I_H y una alta proporción de hembras en fases de desove y desove activo (Bustos-Montes, 2021; Gardner *et al.*, 2015).

3.2.5 Análisis del nicho isotópico del pez león

De los ejemplares de los ambientes BOL-COS, MAG-COS y SYP-OCE se extrajeron muestras de músculo de la región dorsal para análisis de isótopos estables (AIE) que fueron colocadas en viales. Posteriormente, se llevó a cabo la extracción química de lípidos y urea usando una técnica conservadora que mantiene la integridad de la muestra al minimizar la pérdida de aminoácidos e impidiendo modificaciones en las señales isotópicas, y extrae más eficientemente los lípidos (Kelly & Martínez del Rio, 2010; Kim & Koch, 2012). Los viales se colocaron en un horno a 60 °C durante 48 h para secar completamente las muestras. A cada muestra se le adicionó 25 mL de éter de petróleo, se colocaron en un baño de ultrasonidos por 15 min y finalmente se centrifugaron a 2200 RPM a baja temperatura; este procedimiento se realizó tres veces para una extracción de lípidos completa. Posteriormente las muestras fueron lavadas tres veces con agua desionizada y colocadas nuevamente en el baño de ultrasonidos por 10 min para remover la urea, porque se sabe que los tejidos a los cuales no se les extrae este compuesto tienden a presentar valores reducidos de ^{15}N (Kim & Koch, 2012). Finalmente se procedió a macerar cada muestra en un mortero de vidrio, con el fin de que el tejido deshidratado quedara lo más fino y homogéneo posible. Del tejido pulverizado se obtuvo una submuestra (0.6-1.0 mg) que fue pesada en una balanza analítica (± 0.0001 g) y almacenada en una cápsula de estaño (8 × 5 mm). Los isótopos de carbono y nitrógeno fueron determinados en un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 NC con una interfaz ConFlo III conectado un espectrómetro de masas Delta Plus XP (EA-IRMS; ThermoQuest) en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra en Granada, España.

Las razones isotópicas fueron expresadas en notación delta (δ) usando la siguiente fórmula que las expresa en partes por mil (McKinney *et al.*, 1950)

$$\delta^hX = ((R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}})-1) \times 1000$$

Donde X es el elemento, h es la masa del isótopo pesado y R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las razones isotópicas del isótopo pesado sobre el ligero (*i.e.* $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la muestra y el estándar respectivamente. El



estándar utilizado para el carbono fue V-PDB (*Belemnitella americana* de Viena) y para el nitrógeno fue el N₂ atmosférico. La precisión del método fue de 0.1.

3.2.6 Riesgo del pez león para la salud humana por la acumulación de mercurio

Para la determinación de mercurio total se seleccionaron aleatoriamente 39 peces en cantidades relativamente proporcionales para que todos los tamaños estuviesen representados (10-15 cm = 6, 15-20 cm = 7, 20-25 cm = 6, 25-30 cm = 8, 30-35 cm = 7 y > 35 cm = 5). A cada pez se le extrajo dos muestras de aproximadamente 5 g de tejido muscular debajo de la aleta dorsal, previo retiro de la piel y escamas. Entre la obtención de cada muestra, los cuchillos de teflón se enjuagaron secuencialmente en agua con jabón, agua del grifo, etanol y acetona para eliminar los compuestos orgánicos (Huge *et al.*, 2014). Las muestras se depositaron individualmente en tubos de microcentrífuga esterilizados y se mantuvieron congeladas (Fuentes-Gandara *et al.*, 2018b) hasta su análisis en el laboratorio de la Universidad de Córdoba (Colombia) para la determinación de Hg total. Además, las muestras de peces con el tamaño al cual es consumido normalmente por las poblaciones costeras (> 30 cm) fueron seleccionados para determinar el metilmercurio (MeHg). La lectura se llevó a cabo en un equipo analizador directo de mercurio (DMA-80) a partir de la metodología EPA 7473 (Milestone, 2019; USEPA, 2007).

El método EPA consiste en un calentamiento controlado en un horno de descomposición oxigenada para la liberación de mercurio. Inicialmente, la muestra (0.5 g) se seca y se descompone tanto química como térmicamente dentro del horno, los productos en descomposición son transportados de manera que se genere un flujo de oxígeno hacia la sección catalítica del horno. Una vez se completa la oxidación, los halógenos y los óxidos de nitrógeno/azufre quedan atrapados. Los productos restantes se llevan a un amalgamador que atrapa de manera selectiva el Hg. Se eliminan los gases restantes enjuagando el sistema con oxígeno y se calienta el amalgamador liberando vapor de Hg. El flujo de oxígeno transporta el vapor de Hg a través de células de absorbancia ubicadas en la trayectoria de la luz de un espectrofotómetro de absorción atómica de longitud de onda única de 2537 nm (Cizdziel *et al.*, 2002; Milestone, 2019).

Para determinar las concentraciones promedio ingeridas de mercurio se realizaron encuestas (Suplemento S1-2) a personas que indicaron tener al pez león en su dieta con el fin de determinar la cantidad de pescado consumido y calcular la ingesta semanal de mercurio, el nivel seguro de mercurio permisible para consumo en humanos y la máxima concentración de Hg que puede consumir una persona sin efectos adversos (Fuentes-Gandara *et al.*, 2018b, 2018a).



La ingesta semanal de metilmercurio (MeHg), el nivel seguro de MeHg permisible para consumo en humanos y la máxima concentración de MeHg que puede consumir una persona sin efectos adversos se calcularon a partir de las ecuaciones (UNEP & WHO, 2008):

$$IS_{MeHg} = \frac{CSP \times C_{MeHg}}{M_T}$$

Donde " IS_{Hg} " es la ingesta semanal de metilmercurio ($\mu\text{g} \times \text{kg}^{-1}$), " CSP " es el consumo semanal de pescado (kg), " C_{Hg} " es la concentración promedio de MeHg en pescado ($\mu\text{g} \times \text{kg}^{-1}$) y " M_T " es la masa corporal de la persona (kg).

$$NS_{MeHg} = \frac{ITPS \times C_{MeHg}}{IS_{MeHg}}$$

Donde " NS_{MeHg} " es el nivel seguro de metilmercurio permisible para consumo en humanos ($\mu\text{g} \times \text{kg}^{-1}$) e " $ITPS$ " es la ingesta tolerable provisional de MeHg semanal (1.6 μg de MeHg $\times \text{kg}^{-1}$ en niños y mujeres embarazadas, y 3.2 μg de MeHg $\times \text{kg}^{-1}$ en adultos).

$$MCS = \frac{ITPS \times CSP}{IS_{MeHg}}$$

Donde " MCS " es la cantidad máxima semanal de pez león que puede consumir una persona sin efectos adversos (kg).

De manera general, el NS_{MeHg} expresa la cantidad límite que se debería consumir en términos de mercurio mientras que el MCS expresa la cantidad de pescado que se puede consumir sin que este cause daños por su consumo.

3.2.7 Análisis estadísticos

Se realizó un análisis exploratorio de los datos utilizando como medida de tendencia central la media aritmética y como medidas de variabilidad el error estándar, el coeficiente de variación, y los valores mínimo y máximo (Zar, 2010). Previo a las pruebas se evaluó el ajuste de los datos a la distribución normal con la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Bartlett cuando hubo ajuste a la normalidad y Levene cuando no la hubo (McDonald, 2014; Zar, 2010).



3.2.7.1 Análisis morfométrico

La comparación de la L_T y la M_T entre sexos en cada ambiente y en general fue realizada mediante la prueba t-Student cuando se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, la t de Welch cuando solo se cumplió la normalidad y la prueba de Mood cuando no se cumplió ninguno de los dos supuestos (McDonald, 2014; Zar, 2010). Las diferencias de L_T y la M_T entre los ambientes fueron evaluados mediante pruebas de Permanova univariadas utilizando la distancia euclidiana, el método de permutación sin restricciones, la suma de cuadrados tipo III y 999 permutaciones. Para determinar entre que ambientes específicos se presentaban las diferencias se realizaron rutinas adicionales *post hoc* de Permanova para comparaciones por pares (Anderson *et al.*, 2008).

Para evaluar la relación entre L_T y M_T por sexo y ambiente los datos fueron transformados con logaritmo natural ($\ln M_T = \ln a + b \times \ln L_T$) y un análisis de regresión lineal fue realizado para evaluar la significancia (Froese, 2006). Previamente fueron calculados los residuales estudentizados (diferencia entre los valores observados " y_i " y los valores pronosticados " \hat{y} ") mediante transformaciones Box Cox (Box & Cox, 1964) identificando los residuales inusuales (aquellos estandarizados mayores a 3), los cuales no fueron considerados en los modelos (44 en total). Previo a la regresión se evaluó la normalidad de los residuos con la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) y la heterocedasticidad en el modelo de regresión lineal con la prueba de Breusch-Pagan (Breusch & Pagan, 1979). Se utilizó la prueba t-Student para identificar diferencias significativas entre los valores de " b " y el teórico de isometría y determinar si el crecimiento es isométrico ($b = 3$), alométrico negativo ($b < 3$) o alométrico positivo ($b > 3$) (Pauly, 1984; Zar, 2010).

Adicionalmente, se evaluaron las pendientes de las relaciones por sexo y ambiente de las regresiones mediante Ancova con la L_T como covariable evaluando previamente los supuestos de normalidad con Shapiro-Wilk, homogeneidad de las pendientes (paralelismo) e independencia entre la covariable y la variable independiente (Mason *et al.*, 2003; McDonald, 2014). Las medias marginales estimadas de los análisis se usaron para hacer comparaciones entre sexos de peso ajustado por la L_T media. Todos los Ancova se completaron utilizando SPSS Statistics, versión 20 (IBM Corp., Armonk, Nueva York)

3.2.7.2 Estructura poblacional del pez león

La proporción entre hembras y machos fue comparada usando una prueba de χ^2 (Zar, 2010). La diferencia temporal significativa de la abundancia se evaluó usando la prueba de Friedman debido a que los datos no se ajustaron a la normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) pero tuvieron homogeneidad de varianzas



(prueba de Levene) y la variación espacial con la prueba de la mediana de Mood por el incumplimiento de ambos supuestos (McDonald, 2014; Zar, 2010).

3.2.7.3 Análisis del nicho isotópico del pez león

Fueron utilizados los valores isotópicos de los ejemplares de pez león de los ambientes BOL-COS, MAG-COS y SYP-OCE porque se tenían suficientes datos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. Se evaluaron los supuestos de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Bartlett en los casos que se presenta normalidad y la prueba de Levene en los casos en que no la hubo (Zar, 2010). Los porcentajes de lípidos basados en la relación de C:N de cada muestra estuvieron en el rango de proteínas (C:N = 3.0-3.5), lo que indica que la extracción de lípidos y urea fue efectiva (Post *et al.*, 2007).

Con el fin de evitar sesgos en el análisis de isótopos estables (AIE) se realizaron métodos robustos de detección de valores atípicos multivariados basados en distancias de Mahalanobis usando el paquete MVN (Korkmaz *et al.*, 2014). Dado que los valores atípicos isotópicos pueden proporcionar información importante sobre aspectos tróficos de la población (Layman *et al.*, 2007), solo los valores más extremos (distancia de Mahalanobis > 10) fueron obviados del análisis (Curtis *et al.*, 2017). Por tanto, no se tuvieron en cuenta para los análisis 13 datos de isótopos estables de MAG-COS, 11 de SYP-OCE y 1 de BOL-COS.

Para evaluar el efecto del tamaño corporal sobre las señales isotópicas $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se llevaron a cabo modelos de regresión lineal empleando la L_T como variable explicativa. El no cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron examinadas a través de las pruebas de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) y Breusch-Pagan (Breusch & Pagan, 1979) respectivamente. Partiendo de la base de que los valores de los isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ están relacionados con el tamaño del pez león (O'Farrell *et al.*, 2014; Vander-Zanden *et al.*, 2000) se optó por un enfoque analítico basado en la mediana del tamaño corporal en cada ambiente para dividir los peces en las categorías de talla "grandes" y "pequeños" (O'Farrell *et al.*, 2014). La mediana usada en BOL-COS fue de 23.5 cm, en MAG-COS de 22.0 cm y en SYP-OCE de 28.4 cm.

Las diferencias de los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre los ambientes, categorías de tamaño y época climática fueron evaluados mediante pruebas de Permanova univariada utilizando la distancia euclidiana, el método de permutación sin restricciones, la suma de cuadrados tipo III y 999 permutaciones. Para determinar entre que ambientes específicos se presentaban las diferencias se realizaron rutinas adicionales *post hoc* de Permanova para comparaciones por pares (Anderson *et al.*, 2008).



Se calcularon cuatro métricas de población cuantitativas derivadas de datos de isótopos estables para revelar aspectos clave de la estructura trófica (Layman *et al.*, 2007) usando el paquete SIAR v4.2.2 en el ambiente de programación R (Parnell & Jackson, 2015). El rango de $\delta^{15}\text{N}$ (RN) proporciona indicios de la diversidad trófica de la población, el rango de $\delta^{13}\text{C}$ (RC) provee información sobre la diversificación del nicho en la base de la red alimentaria, la distancia media al centroide (DMC) se usó como una medida del nivel medio de la diversidad trófica, y la distancia media al vecino más cercano (DVC) corresponde a la medida de la densidad total de empaquetamiento de los individuos (Layman *et al.*, 2007). Para evaluar la significancia de la distancia euclidiana entre centroides se aplicó la prueba multivariada T^2 de Hotelling que es adecuada para comparar las medias de los vectores poblacionales. Para evaluar la significancia de las diferencias de los valores de DMC y DVC entre pares de grupos en los tres ambientes se implementaron procedimientos de permutación de residuales (PPR) que tienen la ventaja que no requieren normalidad multivariada (Turner *et al.*, 2010). Con el fin de dilucidar y comparar la trayectoria del nicho isotópico del pez león temporalmente se exploraron los radios de los isótopos estables $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ mediante el cálculo de las distancias y ángulos entre los centroides de los conjuntos de datos, y se evaluó estadísticamente el cambio del nicho isotópico mediante las pruebas T^2 de Hotelling (Turner *et al.*, 2010). Al interior de cada época y entre clases de talla, se calculó la diferencia entre la extensión total de los trayectos (suma de las distancias euclidianas entre centroides del mismo conjunto de datos), la diferencia entre la dirección de los trayectos (dirección del trayecto estimado como el ángulo del componente principal 1 de cada conjunto de datos), y la diferencia entre la forma de los trayectos [estimada mediante la distancia *Procrustes* o análisis estadístico de formas (Turner *et al.*, 2010)].

Para la estimación de la amplitud del nicho isotópico del pez león en los tres ambientes se graficaron áreas de elipses estándar partir de modelación bayesiana (SEA_b por su sigla en inglés) basado en métricas multivariadas usando el paquete SIBER [(*Stable Isotope Bayesian Ellipses in R*) (Jackson *et al.*, 2011)]. El objetivo de una elipse es definir el nicho isotópico (Newsome *et al.*, 2007) de miembros “típicos” de una población o comunidad en el δ -espacio y el enfoque bayesiano es el más adecuado cuando se tienen muestras con distintos tamaños porque es resistente a la variación por efecto del tamaño de las muestras (Jackson *et al.*, 2011). La elipse estándar de un conjunto de datos bivariados se calcula a partir de la varianza y la covarianza de los datos X e Y, y contiene aproximadamente el 40 % de los datos que revela el área de nicho central. También se empleó una versión corregida del tamaño de la muestra del área de elipse estándar (SEA_c por su sigla en inglés), para evitar el sesgo que surge cuando los tamaños de muestra son pequeños. Además, el cálculo de SEA_c permite estimar el grado de superposición de nichos isotópicos que luego puede usarse como una medida cuantitativa de la similitud dietética entre las poblaciones



(Jackson *et al.*, 2011). Todas las métricas se calcularon utilizando el paquete de cálculo estadístico R (R Development Core Team, 2007).

Para estimar la similitud en el uso de recursos alimentarios se calculó el porcentaje de solapamiento entre elipses usando la siguiente fórmula: Solapamiento (%) = $\frac{\text{área de solapamiento}}{(\text{área elipse 1} + \text{área elipse 2} - \text{área de solapamiento})}$. De este modo, el solapamiento fue expresado como una proporción de la suma de las áreas no solapadas de las elipses, cuyos resultados podrían variar de 0 (cuando las elipses son completamente distintas) a 1 (cuando las elipses son completamente coincidentes). Es ampliamente aceptado que un valor > 0.6 indica un solapamiento significativo de la dieta (Curtis *et al.*, 2017; Layman & Allgeier, 2012).

3.2.7.4 Riesgo del pez león para la salud humana por la acumulación de mercurio

Con el fin de poder determinar la relación entre las formas de mercurio se llevó a cabo el coeficiente de correlación de Pearson. Previamente se eliminó un dato atípicamente alto (mayor a 3 errores estándar) y se evaluó el cumplimiento del ajuste de los datos a la distribución normal usando la prueba de Shapiro-Wilk (Zar, 2010).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Análisis morfométrico

3.3.1.1 Tamaño del pez león

Entre 2011 y 2020 se capturaron 2929 individuos de pez león en los ambientes considerados en el Caribe colombiano. Los peces león tuvieron una L_T media de 23.9 ± 0.1 cm ($\bar{X} \pm EE$) y una biomasa media de 223.5 ± 3.7 g ($\bar{X} \pm EE$). Se detectaron diferencias significativas tanto en la talla (Permanova, pseudo-F = 90.9; gl = 5, 2982; $p = 0.001$) como en la masa (Permanova, pseudo-F = 50.8; gl = 5, 2974; $p = 0.001$) entre todos los ambientes ($p < 0.05$), excepto en el marino BOL-MAR, PCP-MES y SYP-OCE ($p > 0.05$), es decir los sectores con menor influencia continental. Asimismo, en los ambientes costeros se evidencia una disminución de tamaño de sur a norte, con la mayor talla en CHO-COS y la menor en MAG-COS (Figura 3.2). Sin embargo, en MAG-COS fue capturado el ejemplar con mayor tamaño (44.5 cm) y masa (1745 g), así como el de menor tamaño (4.3 cm) y masa (0.7 g), propiciando una mayor variabilidad de ambas variables [(coeficientes de variación: $L_T = 30.6\%$ y $M_T = 105.5\%$) (Suplemento S1-3)].

En general los machos tienden a tener significativamente mayor tamaño (Permanova, pseudo-t = 5.47; gl = 547; $p = 0.001$) y masa (Permanova, pseudo-t = 6.81; gl = 521; $p = 0.001$) que las hembras (Figura 3.3). Se observa una tendencia a que los ejemplares sean de mayor tamaño en ambientes mesofóticos (PCP-



MES = 30.5 ± 0.5 cm y 374.7 ± 18.7 g), oceánicos (SYP-OCE = 28.7 ± 0.3 cm y 345.1 ± 14.1 g) y marinos (BOL-MAR = 28.1 ± 0.5 cm y 327.9 ± 17.7 g) que en costeros (CHO-COS = 25.8 ± 0.3 cm y 252.9 ± 8.7 g; BOL-COS = 24.0 ± 0.3 cm y 198.4 ± 8.4 g; MAG-COS = 22.2 ± 0.2 y 190.4 ± 4.7 g)

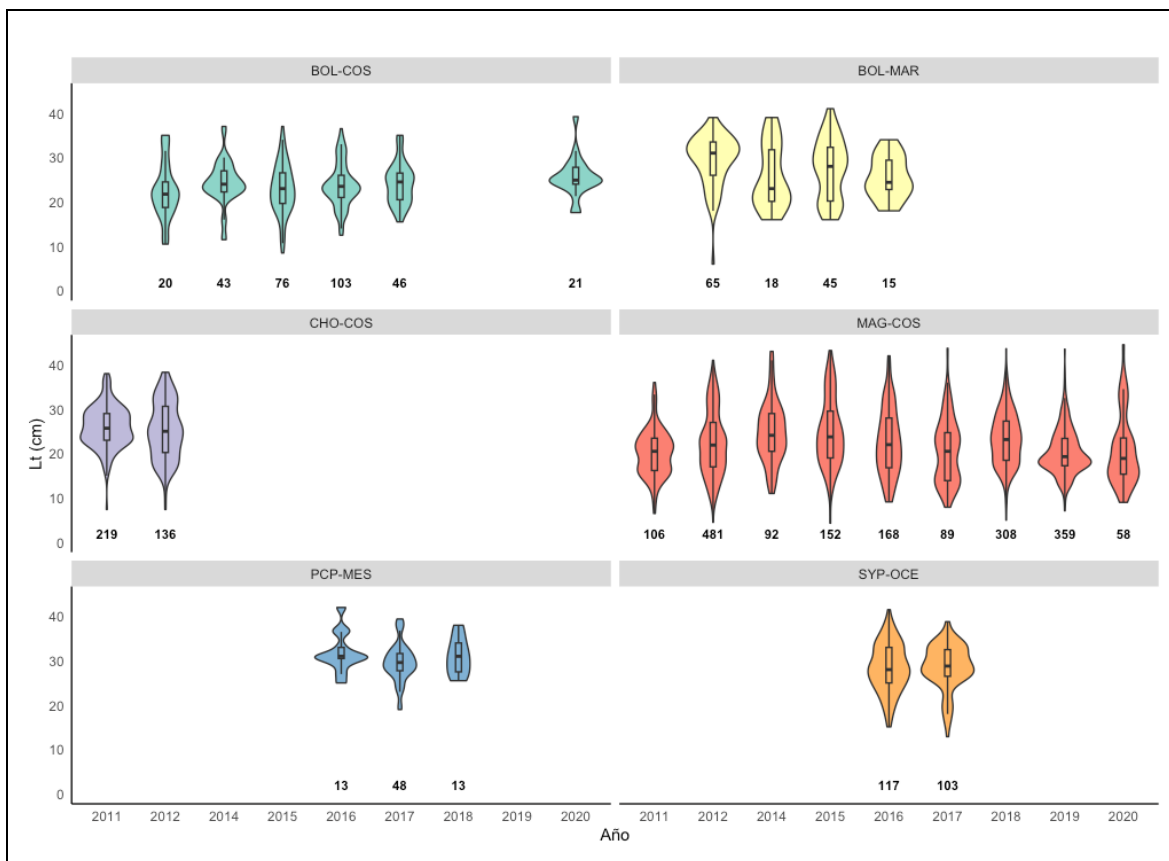


Figura 3.2. Longitud total de los peces león capturados en el Caribe colombiano. Gráfico de violín combinando el diagrama de cajas (mediana, Q1 y Q3) y bigotes (valores máximo y mínimo), y el diagrama de densidad (área sombreada). BOL-COS: Bolívar costero, BOL-MAR: Bolívar marino, CHO-COS: Chocó costero, MAG-COS: Magdalena costero, PCP-MES: Parque Nacional Natural Corales de Profundidad y SYP-OCE: San Andrés, Providencia y Santa Catalina.

3.3.1.2 Relación entre la longitud total y la masa total

En general la M_T se incrementa relativamente rápido con la L_T independientemente del sexo (Figura 3.4). La tendencia es que el parámetro b de hembras (3.197 ± 0.022) fue superior al de machos (3.164 ± 0.021) en todos los ambientes, excepto en el oceánico (Tabla 3.1). La relación L_T con M_T tanto en hembras como en machos indican un crecimiento alométrico positivo (prueba t, $p < 0.05$), excepto en los ambientes PCP-MES, SYP-OCE y CHO-COS, en los que fue isométrico (Tabla 3.1). Las pendientes de las relaciones de la L_T con la M_T entre sexos solo fueron significativamente diferentes en CHO-COS (Ancova, $p < 0.05$) pero no en lo demás ambientes (Ancova, $p > 0.05$). Estos resultados son corroborados por las medias marginales ajustadas por la L_T ya que las diferencias en M_T son mínimas y solo hay diferencias significativas entre machos y hembras en CHO-COS (Tabla 3.1).

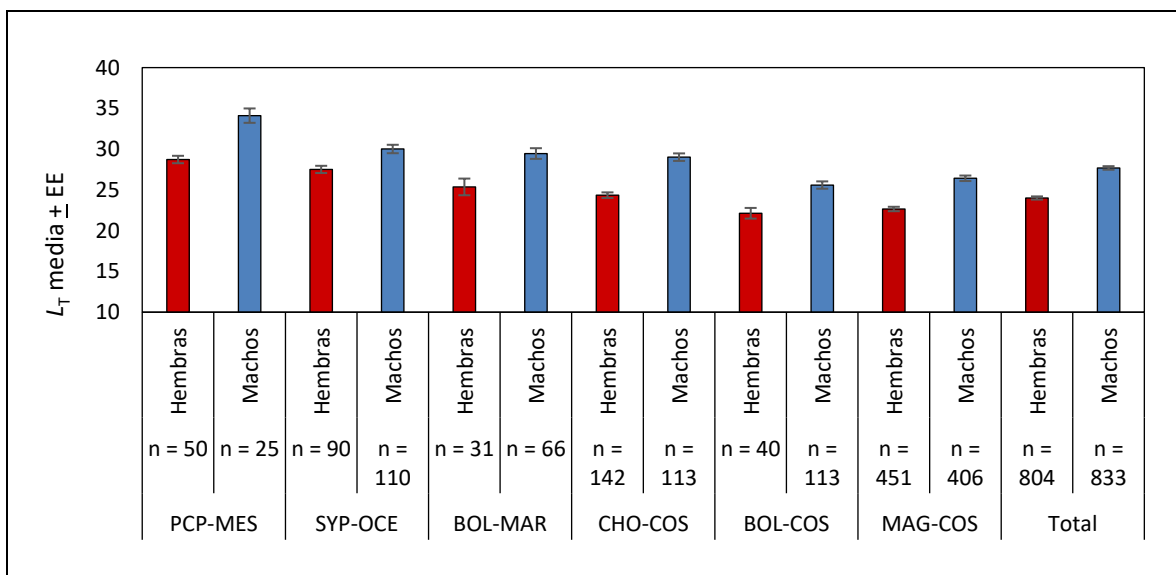


Figura 3.3 Longitud total media (\pm error estándar) de los peces león en el Caribe colombiano. PCP-MES: Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, SYP-OCE: San Andrés oceánico, BOL-MAR: Bolívar marino, BOL-COS: Bolívar costero, CHO-COS: Chocó costero y MAG-COS: Magdalena costero.

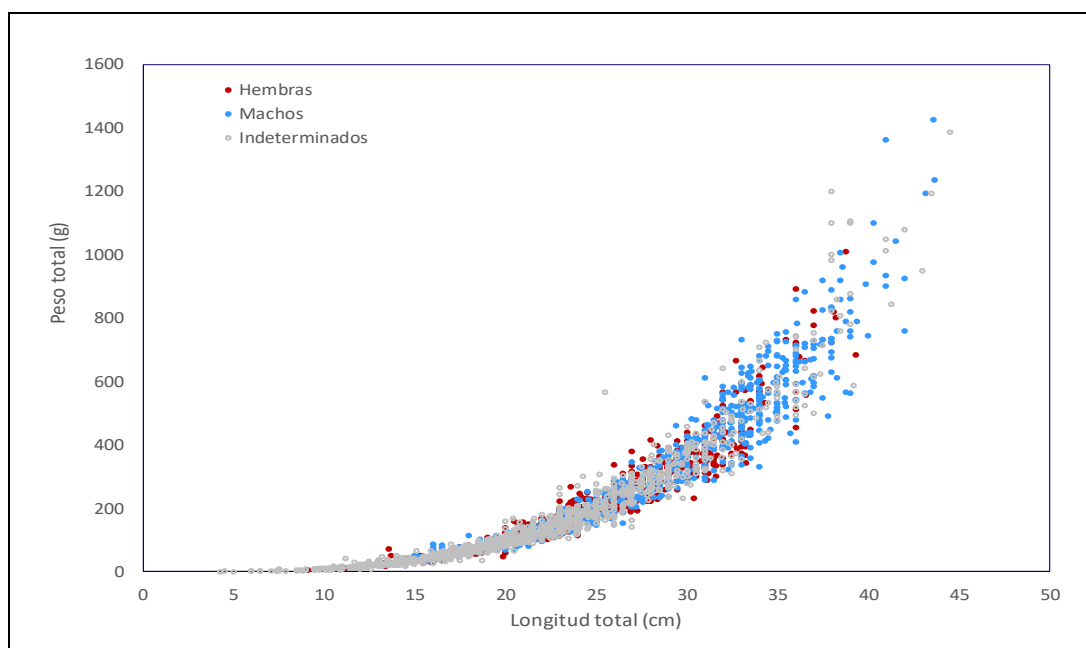


Figura 3.4. Relación L_T y M_T del pez león en el Caribe colombiano. Machos: $M_T = 0.0075 \times L_T^{3.1630}$ ($n = 804$). Hembras: $M_T = 0.0066 \times L_T^{3.2026}$ ($n = 833$). Indeterminados: $M_T = 0.0055 \times L_T^{3.2565}$ ($n = 1292$).



Tabla 3.1. Parámetros de la regresión entre la longitud total (L_T) en cm y la masa total (M_T) en g del pez león. S: sin sexar (incluye machos, hembras e indeterminados), H: hembras, M: machos, IC: intervalo de confianza 95 % y EE: error estándar. *: diferencias significativas ($p < 0.05$). **: Diferencias altamente significativas ($p < 0.001$). EE: Error estándar. La negrita indica valores p significativos.

Ambiente	Sexo (n)	Mín-Máx	a \pm EE (IC a)	b \pm EE (IC b)	Isometría	R ² (%)	Media marginal M_T (EE)	Comparación b entre sexos	Comparación de medias marginales de M_T	Proporción sexual
General	S (2929)	$L_T = 4.3-44.5$ $M_T = 0.7-1424.0$	0.0057 ± 0.031 (0.0054-0.0061)	3.246 ± 0.010 (3.226-3.265)	$t = 24.98$ p < 0.001**	97.4				
	H (804)	$L_T = 9.1-39.3$ $M_T = 7.3-1009.4$	0.0067 ± 0.070 (0.0058-0.0077)	3.197 ± 0.022 (3.153-3.241)	$t = 8.84$ p < 0.001**	96.2	252.1 (5.2)	Ancova, F = 0.18; p = 0.66; gl = 1, 1634	Diferencia = 13.45; p < 0.001	$\chi^2 = 0.25$ p = 0.61
	M (833)	$L_T = 11.7-43.7$ $M_T = 15.8-1424.0$	0.0075 ± 0.070 (0.0066-0.0086)	3.164 ± 0.021 (3.122-3.205)	$t = 7.73$ p < 0.001**	96.4	265.5 (5.1)			
BOL-COS	S (315)	$L_T = 8.5-39.2$ $M_T = 6.0-720.0$	0.0058 ± 0.156 (0.0042-0.0078)	3.236 ± 0.050 (3.138-3.333)	$t = 4.76$ p < 0.001**	93.2				
BOL-COS	H (40)	$L_T = 11.2-34.3$ $M_T = 12.7-530.0$	0.0049 ± 0.337 (0.0025-0.0097)	3.285 ± 0.109 (3.063-3.506)	$t = 2.60$ p = 1.3 $\times 10^{-2}$ *	96.0	200.0 (14.6)	Ancova, F = 0.23; p = 0.62; gl = 1, 150	Diferencia = 13.42; p = 0.15	$\chi^2 = 18.52$ p < 0.001**
	M (113)	$L_T = 17.0-36.5$ $M_T = 48.0-720.0$	0.0051 ± 0.212 (0.0035-0.0085)	3.281 ± 0.066 (3.151-3.411)	$t = 4.27$ p < 0.001**	95.7	213.4 (11.9)			
	BOL-MAR	S (143)	$L_T = 6.0-41.0$ $M_T = 2.0-1105.0$	0.0047 ± 0.143 (0.0036-0.0063)	3.292 ± 0.043 (3.206-3.377)	$t = 6.74$ p < 0.001**	97.6			
BOL-MAR	H (31)	$L_T = 16.7-36.2$ $M_T = 48.4-677.0$	0.0040 ± 0.344 (0.0020-0.0082)	3.3442 ± 0.107 (3.124-3.562)	$t = 3.21$ p < 0.001**	97.1	327.5 (25.9)	Ancova, F = 3.43 p = 0.07; gl = 1, 94	Diferencia = 6.50; p = 0.68	$\chi^2 = 6.56$ p = 1.0 $\times 10^{-2}$ *
	M (66)	$L_T = 18.0-39.0$ $M_T = 72.0-860.0$	0.0044 ± 0.287 (0.0025-0.0077)	3.315 ± 0.085 (3.146-3.485)	$t = 3.71$ p < 0.001**	96.0	321.0 (20.4)			



Un nuevo forajido en los arrecifes del Caribe sur

Continuación Tabla 3.1. Parámetros de la regresión entre la longitud total (L_T) en cm y la masa total (M_T) en g del pez león. S: sin sexar (incluye hembras, machos e indeterminados), H: hembras, M: machos, IC: intervalo de confianza 95 % y EE: error estándar. *: diferencias significativas ($p < 0.05$). **: Diferencias altamente significativas ($p < 0.001$). EE: Error estándar.

Ambiente	Sexo (n)	Mín-Máx	a \pm EE (IC a)	b \pm EE (IC b)	Isometría	R ² (%)	Media marginal M_T (EE)	Comparación b entre sexos	Comparación de medias marginales de M_T	Proporción sexual
CHO-COS	S (355)	$L_T = 7.4-38.3$ $M_T = 3.0-760.0$	0.0046 \pm 0.096 (0.0038-0.0056)	3.314 \pm 0.030 (3.256-3.373)	t = 10.55 p < 0.001**	97.2				
	H (142)	$L_T = 15.3-33.0$ $M_T = 43.0-443.0$	0.0066 \pm 0.174 (0.0047-0.0093)	3.199 \pm 0.055 (3.091-3.307)	t = 3.64 p < 0.001**	96.1	247.3 (8.6)	Ancova, F = 4.58 p = 0.03* ; gl = 1, 252	Diferencia = 18.70; p = 0.003*	$\chi^2 = 1.66$ p = 0.19
	M (113)	$L_T = 16.0-38.3$ $M_T = 47.0-760.0$	0.0084 \pm 0.232 (0.0053-0.0132)	3.137 \pm 0.069 (3.000-3.273)	t = 1.98 p = 0.05	94.9	266.1 (11.4)			
MAG-COS	S (182)	$L_T = 4.3-44.5$ $M_T = 0.7-1424.0$	0.0049 \pm 0.037 (0.0046-0.0053)	3.301 \pm 0.012 (3.277-3.325)	t = 24.73 p < 0.001**	97.6				
	H (452)	$L_T = 9.1-39.3$ $M_T = 7.3-1009.4$	0.0050 \pm 0.083 (0.0042-0.0059)	3.306 \pm 0.027 (3.253-3.359)	t = 11.38 p < 0.001**	97.1	238.2 (7.5)	Ancova, F = 0.29 p = 0.59; gl = 1, 857	Diferencia = 9.51; p = 0.09	$\chi^2 = 1.18$ p = 0.27
	M (408)	$L_T = 11.7-43.7$ $M_T = 15.8-1424.0$	0.0058 \pm 0.085 (0.0049-0.0069)	3.259 \pm 0.026 (3.207-3.310)	t = 9.85 p < 0.001**	97.4	247.7 (7.9)			
PCP-MES	S (77)	$L_T = 19.0-42.0$ $M_T = 61.0-790.0$	0.0086 \pm 0.391 (0.0040-0.0188)	3.105 \pm 0.115 (2.877-3.334)	t = 0.92 p = 0.36	90.7				
	H (50)	$L_T = 19.0-33.2$ $M_T = 61.0-573.0$	0.0057 \pm 0.654 (0.0015-0.0213)	3.227 \pm 0.195 (2.835-3.620)	t = 1.17 p = 0.25	85.1	353.7 (15.9)	Ancova, F = 0.19 p = 0.67; gl = 1, 72	Diferencia = 21.47; p = 0.17	$\chi^2 = 4.31$ p = 3.8 \times 10⁻²*
	M (25)	$L_T = 26.0-42.0$ $M_T = 230.0-790.0$	0.0173 \pm 0.578 (0.0052-0.0573)	2.907 \pm 0.164 (2.567-3.246)	t = 0.56 p = 0.57	93.2	375.2 (22.9)			
SYP-OCE	S (219)	$L_T = 12.9-41.5$ $M_T = 21.4-1200.0$	0.0076 \pm 0.205 (0.0051-0.0114)	3.134 \pm 0.062 (3.013-3.255)	t = 2.18 p = 0.031*	92.3				
	H (106)	$L_T = 15.5-39.0$ $M_T = 38.0-900.0$	0.0113 \pm 0.311 (0.0061-0.0210)	3.004 \pm 0.093 (2.819-3.188)	t = 0.04 p = 0.97	90.9	288.1 (11.7)	Ancova, F = 0.07 p = 0.79; gl = 1, 185	Diferencia = 9.28; p = 0.33	$\chi^2 = 1.00$ p = 0.31
	M (82)	$L_T = 15.1-41.5$ $M_T = 39.0-1043.0$	0.0098 \pm 0.258 (0.0058-0.0163)	3.046 \pm 0.077 (2.892-3.201)	t = 0.60 p = 0.55	95.1	297.3 (11.8)			



Tabla 3.2 Resultados del Ancova de las relaciones L_T versus M_T en machos, hembras y sexos combinados entre años y ambientes. La negrita indica valores p significativos.

Hembras					
Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrada	F	p
Covariable L_T	413.87	1	413.87	13789.89	< 0.001
Factor Año	0.31	6	0.05	1.71	0.11
Factor Ambiente	1.34	5	0.26	8.91	< 0.001
Residuos	23.74	791	0.03		
Total	494.18	803			
Machos					
Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrada	F	p
Covariable L_T	431.79	1	431.79	15392.63	< 0.001
Factor Año	0.32	6	0.05	1.89	0.08
Factor Ambiente	1.60	5	0.32	11.42	< 0.001
Residuos	23.00	820	0.03		
Total	509.08	832			
Sexos combinados					
Fuente	Suma cuadrados	gl	Media cuadrada	F	P
Covariable L_T	953.54	1	953.54	32846.52	< 0.001
Factor Año	0.37	6	0.06	2.13	0.05
Factor Ambiente	2.77	5	0.55	19.12	< 0.001
Residuos	47.14	1624	0.03		
Total	1089.18	1636			

Los Ancova revelan que existen diferencias significativas en la relación de la L_T con la M_T de machos, hembras y sexos combinados entre ambientes más no entre años (Tabla 3.2). La comparación por pares de las medias marginales estimadas de peso evidencia tendencia a que los ambiente MAG-COS y SYP-OCE se diferencian de los demás ($p < 0.05$) tanto en machos como en hembras y sexos combinados (Tabla 3.1).

3.3.2 Estructura poblacional

3.3.2.1 Proporción de sexos

La L_T de los 922 ejemplares a los que se les determinó el sexo microscópicamente oscilaron entre 9.6 y 44.5 cm. Se identificaron 449 machos y 472 hembras resultando en una proporción de sexos hembras: machos de 1.00: 1.05 y, por tanto, próxima a la igualdad ($\chi^2 = 0.31$; gl = 1; $p = 0.57$; Tabla 3.2). En los sectores no se evidencia una desviación de la proporción de sexos 1:1, excepto en Bolívar, en donde en PCP-MES se capturaron significativamente más hembras que machos, y en BOL-COS y BOL-MAR en los que se encontraron más machos que hembras (Tabla 3.2). Una cantidad significativamente mayor de hembras ($n = 173$) con respecto a machos ($n = 95$) fueron ejemplares inmaduros (< 19.8 cm sexos combinados; $\chi^2 = 11.59$; gl = 1, $p < 0.001$) con una proporción de 1.82: 1.00, mientras que en los maduros



(≥ 19.8 cm) la desviación de la unidad es significativamente mayor ($\chi^2 = 4,19$; gl = 1; $p = 0.04$) en favor de los machos ($n = 738$) con respecto a las hembras ($n = 631$).

3.3.2.2 Distribución de tallas

El tamaño de los peces león de ambos sexos presentó una distribución unimodal con un pico entre 20 y 30 cm en las hembras, y entre 22 y 36 cm en los machos (Figura 3.5), presentándose diferencias en las proporciones de L_T entre sexos ($\chi^2 = 168.7$; gl = 1, $p < 0.001$). Esta tendencia (distribución unimodal y picos a clases de talla mayores en machos) es similar en todos los ambientes. La proporción de ejemplares pequeños (< 16 cm) es inferior al 12 % en general.

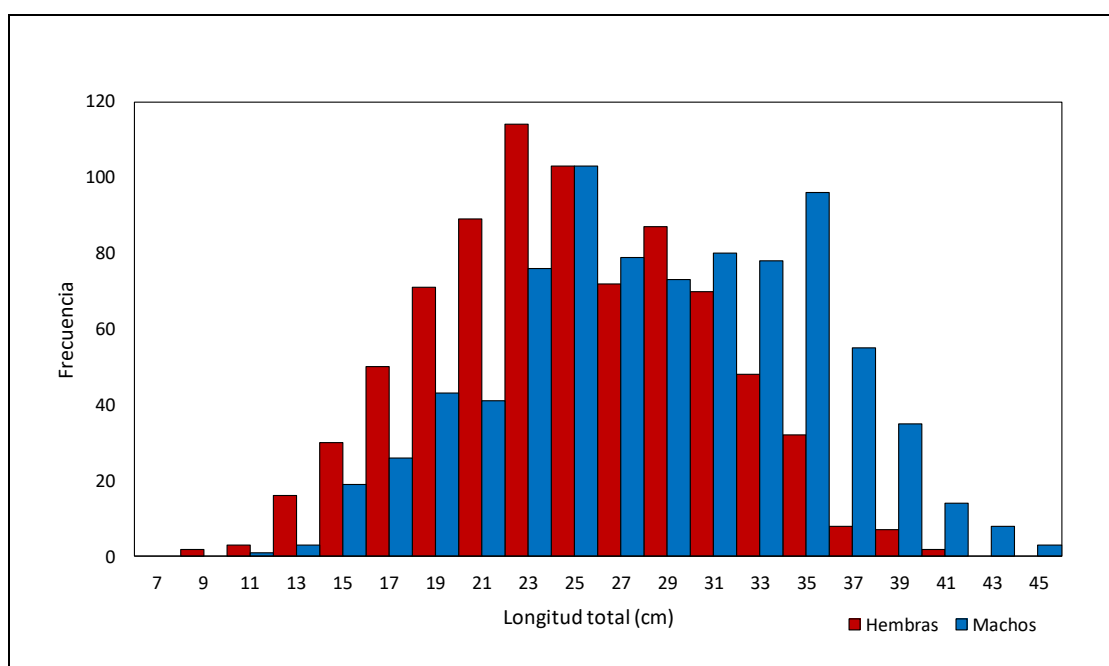


Figura 3.5. Distribución de frecuencia de la longitud total del pez león por sexos.

3.3.2.3 Abundancia del pez león

De los 194 censos realizados entre septiembre de 2016 y octubre de 2019 en BOL-CO y MAG-COS el pez león se avistó en 131 (67.1 %) y fue observado en todas las estaciones en al menos uno de los muestreos. La frecuencia relativa fue similar en ambos lugares (BOL-COS = 68.5 % y MAG-COS = 65.3 %) y mayor en la época lluviosa (72.7 %) con respecto a la seca (62.9 %). En los transectos en que se observaron peces león, se avistaron entre 1 (38.7 % de los censos) y 20 ejemplares (0.5 % de los censos), siendo las cantidades más y menos frecuentes respectivamente.

La densidad promedio general del pez león fue de 74.4 ± 7.3 peces \times ha $^{-1}$, oscilando entre 17.8 ± 13.5 peces \times ha $^{-1}$ (Bolívar en la época seca de 2016) y 165.7 ± 26.8 peces \times ha $^{-1}$ (Magdalena en la época lluviosa).



de 2016). La abundancia del pez león fue variable temporalmente ($CV = 42.5 \%$), especialmente en el Magdalena, presentándose mayor abundancia en la época lluviosa de 2016, 2018 y 2019 (Figura 3.6), sin embargo, no hubo diferencias significativas entre los muestreos (Permanova, pseudo-F = 1.01; $gl = 10, 187$; $p = 0.41$). En la época lluviosa (93.6 ± 11.8 peces $\times ha^{-1}$) se registró mayor abundancia que en la época seca (54.5 ± 10.8 peces $\times ha^{-1}$) pero no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre épocas (Permanova, pseudo-t = 0.97; $gl = 196$; $p = 0.34$).

En el sector del Magdalena hubo más densidad que en Bolívar (96.0 ± 5.0 y 53.7 ± 3.8 peces $\times ha^{-1}$ respectivamente), evidenciándose diferencias significativas (Permanova, pseudo-t = 3.15; $gl = 196$; $p = 0.001$). A nivel de localidades la mayor abundancia se registró en MAG-BOQ (103.8 ± 19.2 peces $\times ha^{-1}$) y MAG-REM (102.2 ± 30.1 peces $\times ha^{-1}$) y la menor en BOL-VAS (43.2 ± 7.3 peces $\times ha^{-1}$) y BOL-GIG (44.4 ± 8.1 peces $\times ha^{-1}$) detectándose diferencias significativas (Permanova, pseudo-F = 4.53; $gl = 5, 192$; $p = 0.001$), siendo Botas, Vásquez y Remanso distintas a la mayoría de las otras localidades (Permanova, pseudo-t; $p < 0.05$).

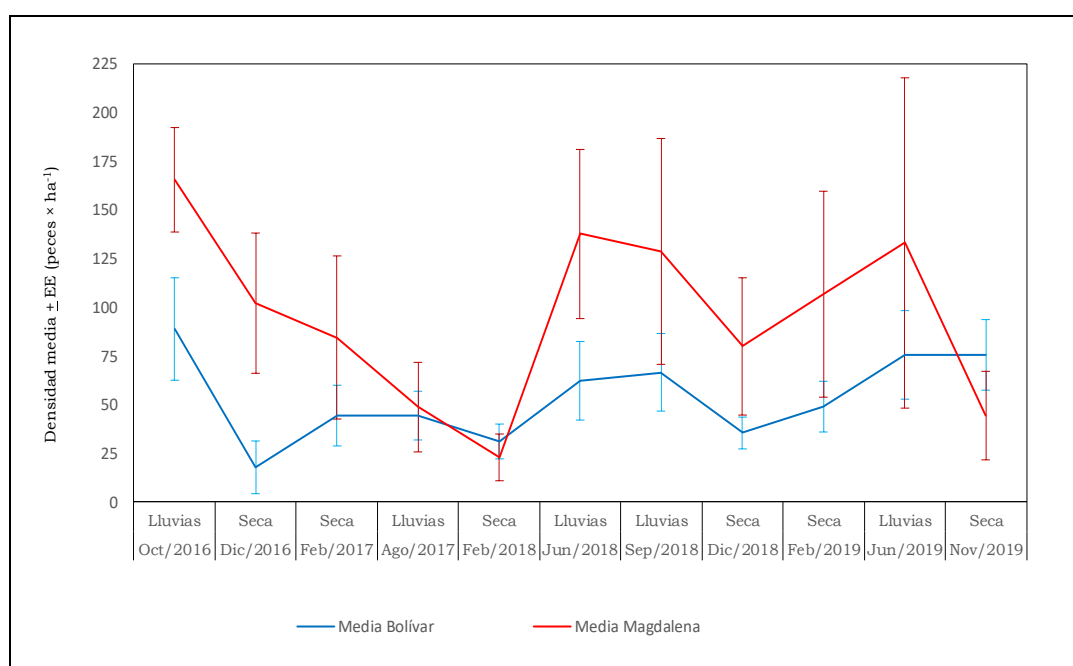


Figura 3.6. Densidad media \pm error estándar (EE) del pez león en los muestreos realizados.

3.3.3 Determinación del estado de madurez sexual y ciclo gonadal

Microscópicamente se analizaron cortes histológicos de las gónadas de 1011 ejemplares (473 hembras, 449 machos y 89 indeterminados). El 64.2 % ($n = 607$) de los ejemplares en los que se determinó el sexo presentaron algún estadio de madurez y a ocho no se les pudo establecer el estado de madurez (1 hembra y 7 machos). En las hembras se determinó que el 7.4 % ($n = 35$) estaban en desarrollo temprano, 4.0 % (n



= 19) en desarrollo, 4.4 % (n = 21) en desarrollo tardío, 23.9 % (n = 113) en desove, 11.8 % (n = 56) en desove activo, 4.0 % (n = 21) en regeneración y 5.3 % (n = 25) en regresión. La hembra madura más pequeña midió 14.9 cm de L_T y el macho 16.5 cm de L_T (Suplemento S1-4).

En MAG-COS y SYP-OCE se encontraron hembras en fase de desove y desarrollo en todos los meses muestreados, excepto en febrero en MAG-COS, indicando la probable reproducción del pez león a lo largo del año (Figura 3.7a y b). Asimismo, en MAG-COS fueron capturadas hembras en fases de regresión y/o regeneración en la mayoría de los meses proporcionando indicios de que el desove no es sincrónico. El I_G fue alto (>2.0) en la mayoría de los meses permitiendo inferir que se dan varios picos reproductivos en el ciclo anual en MAG-COS correspondientes a los meses marzo-abril (época seca mayor), junio-agosto (época seca menor) y octubre-noviembre (época lluviosa) (Figura 3.7c). En SYP-OCE, en los meses muestreados se evidencian picos de I_G en enero, junio, agosto y noviembre coincidiendo con lo detectado en MAG-COS (Figura 3.7d).

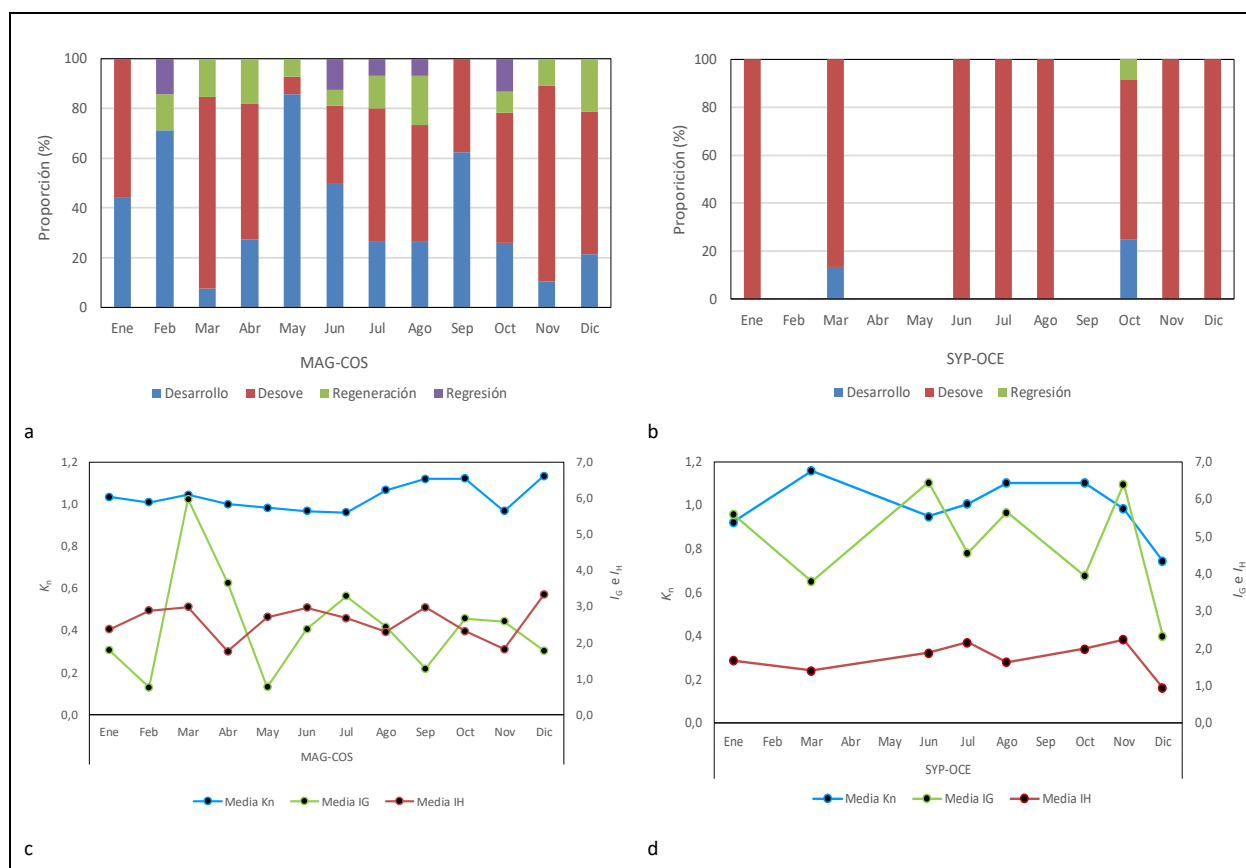


Figura 3.7. Variación mensual de los estados de madurez de las hembras, factor de condición relativo (K_n), índice gonadosomático (I_G) e índice hepatosomático (I_H) en MAG-COS (a y c) y SYP-OCE (b y d).



3.3.4 Análisis del nicho isotópico del pez león

Debido a que los cambios temporales pueden estar influenciadas por las épocas climáticas y la cantidad de muestreos en cada ambiente no fue igual en todos los años, se exploró de manera independiente cada año. Esto se hizo para dilucidar si las diferencias detectadas temporal y espacialmente siguen la misma tendencia espacial y temporal que cuando se integran todos los datos sin diferenciar los años. Como las tendencias fueron las mismas en años individuales (ver ejemplo 2016 en Suplemento S1-5) que, con los años integrados, se decidió analizar los resultados agrupados.

En general las medias del $\delta^{15}\text{N}$ en los ambientes continentales fueron similares (BOL-COS = 10.47 ± 0.04 ‰; 8.80-11.97 ‰; n = 182 y MAG-COS = 10.47 ± 0.04 ‰; 8.50-12.31 ‰; n = 808) y superiores a la del ambiente oceánico (SYP-OCE = 8.53 ± 0.04 ‰; 7.11-10.09 ‰; n = 195). Se detectaron diferencias significativas entre los ambientes (Permanova, pseudo-F = 306.2; gl = 2; 1182; p = 0.001), específicamente de SYP-OCE con BOL-COS (Permanova, pseudo-t = 33.6; gl = 375; p = 0.001) y con MAG-COS (Permanova, pseudo-t = 37.5; gl = 1001; p = 0.001). La variabilidad en todos los ambientes fue inferior a 7.0 %.

Contrariamente a lo esperado, el ambiente SYP-OCE (-15.35 ± 0.04 ‰; -16.52 a -13.91 ‰) tuvo mayor enriquecimiento en $\delta^{13}\text{C}$ que MAG-COS (-16.17 ± 0.05 ‰; -20.05 a -12.37 ‰) y BOL-COS (-16.32 ± 0.07 ‰; -18.42 a -13.13 ‰). Se detectaron diferencias significativas entre los ambientes (Permanova, pseudo-F = 42.2; gl = 2, 1182; p = 0.001), específicamente de SYP-OCE con BOL-COS (Permanova, pseudo-t = 13.1; gl = 375; p = 0.001) y con MAG-COS (Permanova, pseudo-t = 8.2; gl = 1001; p = 0.001). La variabilidad en todos los ambientes fue inferior a 8.5 %.

Los residuales de los datos de todos los modelos de regresión del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ cumplieron con el supuesto de homogeneidad de varianzas (prueba de Breusch-Pagan: p > 0.05) y ajuste a la distribución normalidad (prueba de Shapiro-Wilk: p > 0.05), excepto el modelo de $\delta^{13}\text{C}$ en SYP-OCE (prueba de Shapiro-Wilk, W = 0.098; p = 0.032). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los ejemplares capturados entre 2014 y 2021 tuvieron relación significativamente positiva con la L_T (Figura 3.8) en todos los ambientes (BOL-COS; F = 29.9; gl = 1, 180; p = 1.5×10^{-7} , $R^2 = 0.14$; MAG-COS; F = 21.3; gl = 1, 807; p = 4.6×10^{-6} , $R^2 = 0.03$; SYP-OCE; F = 6.3; gl = 1, 194; p = 1.3×10^{-2} , $R^2 = 0.03$). Aunque las regresiones entre el $\delta^{15}\text{N}$ y la L_T es significativa en todos los casos, la L_T explica menos de 15 % de la variación del $\delta^{15}\text{N}$ lo que limita la utilidad de los modelos de regresión para analizar las tendencias poblacionales en el uso de recursos de distintos niveles trófico con el crecimiento. La relación del $\delta^{13}\text{C}$ con la L_T no es consistente entre los ambientes. En BOL-COS fue significativamente positiva (F = 28.5; gl = 1, 180; p = 2.8×10^{-7} , $R^2 = 0.14$), mientras en SYP-OCE tuvo una pendiente positiva



y en MAG-COS negativa, pero en ambos casos las relaciones no fueron significativas (MAG-COS, $F = 1.7$; $gl = 1, 807$; $p = 0.19$, $R^2 = 2.0 \times 10^{-3}$; SYP-OCE, $F = 0.14$; $gl = 1, 194$; $p = 0.70$, $R^2 = 1.0 \times 10^{-3}$; Figura 3.8).

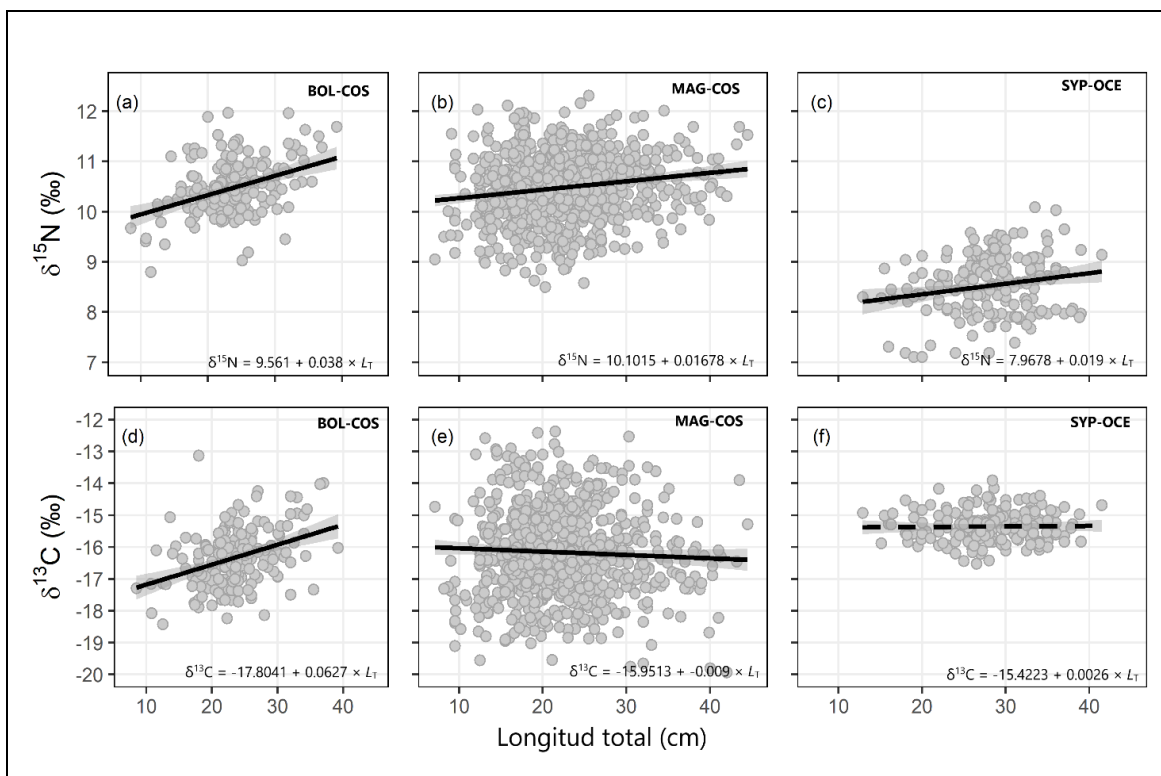


Figura 3.8 Regresiones lineales de la longitud total con el $\delta^{15}N$ y el $\delta^{13}C$ en BOL-COS (a y d), MAG-COS (b y e) y SYP-OCE (c y f). Los ejemplares fueron capturados entre 2014 y 2021.

En general, los peces con mayor tamaño en cualquiera de las categorías se encontraron en SYP-OCE y los más pequeños en MAG-COS (Tabla 3.3). No se detectaron diferencias significativas de las categorías de tamaño entre épocas climáticas en un mismo ambiente (Permanova, pseudo- $F = 1.60$; $gl = 1, 1173$; $p = 0.20$; permutaciones únicas = 993) pero si entre las categorías de talla (Permanova, pseudo- $F = 926.41$; $gl = 1, 1173$; $p = 0.001$; permutaciones únicas = 996) y entre todos los ambientes (Permanova, pseudo- $F = 6.41$; $gl = 2, 1173$; $p = 0.003$; permutaciones únicas = 999; BOL-COS versus MAG-COS: Permanova, pseudo- $t = 4.87$; $gl = 982$; $p = 0.001$; BOL-COS versus SYP-OCE: Permanova, pseudo- $t = 13.04$; $gl = 369$; $p = 0.001$; MAG-COS versus SYP-OCE: Permanova, pseudo- $t = 20.04$; $gl = 995$; $p = 0.001$).

El rango del carbono y el rango del nitrógeno son mayores en MAG-COS sugiriendo un mayor nivel de diversidad trófica y más diversificación del nicho por disponibilidad de recursos basales en la red alimentaria, caso contrario al ambiente SYP-OCE que presenta los menores valores de ambas métricas. La localización del centroide del pez león en el δ -espacio mostró que en BOL-COS y MAG-COS ocuparon posiciones tróficas similares en el espacio isotópico no evidenciándose diferencias significativas en la distancia euclidiana entre centroides (Tabla 3.4). Los ejemplares en SYP-OCE ocuparon una posición



trófica significativamente menor con respecto a los otros dos ambientes (T^2 de Hotelling, $p < 0.001$; Tabla 3.4) caracterizado por los menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ del sistema trófico, pero con valores isotópicos enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$. En MAG-COS se presentó la distancia media al centroide (DMC) más alta, secundado por BOL-COS y SYP-OCE con diferencias significativas entre todos los ambientes (PPR; $p < 0.001$). La distancia media al vecino más cercano (DVC) en BOL-COS fue significativamente superior a la de los otros dos ambientes evidenciando que tiene menor redundancia trófica entre sus miembros (Tabla 3.4).

Tabla 3.3. Medidas de tendencia central y variabilidad de los isótopos nitrógeno y carbono de las categorías de tamaño de los peces león en los tres ambientes. MA: media aritmética, DE: desviación estándar y EE: error estándar.

Ambiente	Época	Categoría	n	MA (L_T)	EE (L_T)	MA ($\delta^{15}\text{N}$)	EE ($\delta^{15}\text{N}$)	MA ($\delta^{13}\text{C}$)	EE ($\delta^{13}\text{C}$)
BOL-COS	Lluviosa	Grandes	45	27.5	0.55	10.56	0.08	-15.82	0.13
		Pequeños	46	20.1	0.47	10.31	0.08	-16.36	0.11
	Seca	Grandes	48	27.4	0.54	10.59	0.08	-16.34	0.11
		Pequeños	43	19.3	0.55	10.41	0.08	-16.79	0.15
MAG-COS	Lluviosa	Grandes	241	26.9	0.32	10.66	0.04	-16.14	0.09
		Pequeños	191	17.4	0.20	10.27	0.04	-16.48	0.10
	Seca	Grandes	166	27.0	0.37	10.47	0.06	-16.27	0.10
		Pequeños	210	16.7	0.20	10.43	0.05	-15.82	0.09
SYP-OCE	Lluviosa	Grandes	46	32.7	0.48	8.50	0.08	-15.45	0.06
		Pequeños	43	24.0	0.53	8.21	0.09	-15.46	0.08
	Seca	Grandes	55	32.0	0.36	8.73	0.08	-15.19	0.06
		Pequeños	51	24.1	0.53	8.61	0.06	-15.35	0.07

En cada ambiente el $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ fueron mayores en peces grandes y en la época lluviosa, exceptuando en MAG-COS en los que los peces pequeños presentaron mayor nitrógeno y carbono en la época seca (Tabla 3.3). En el $\delta^{15}\text{N}$ se detectaron diferencias significativas entre épocas, categorías de talla y ambientes (Tabla 3.5). En los ambientes, SYP-OCE fue significativamente menor a BOL-COS (Permanova, pseudo-t = 34.94; gl = 369; $p = 0.001$) y a MAG-COS (Permanova, pseudo-t = 34.40; gl = 995; $p = 0.001$). En el $\delta^{13}\text{C}$ se detectaron diferencias significativas entre categorías de talla y ambientes (Tabla 3.5) y el ambiente SYP-OCE presentó significativamente mayor enriquecimiento de carbono que BOL-COS (Permanova, pseudo-t = 13.77; gl = 369; $p = 0.001$) y MAG-COS (Permanova, pseudo-t = 8.34; gl = 995; $p = 0.001$).

Los peces león en MAG-COS presentaron mayor amplitud del nicho isotópico ($SEA_b = 2.64$) que BOL-COS ($SEA_b = 1.47$) y SYP-OCE ($SEA_b = 0.89$; Figura 3.9). Las elipses estándar evidenciaron que la especie presenta un grado moderado de similitud en el uso de recursos alimentarios en los ambientes costeros (proporción del solapamiento de máxima probabilidad entre elipses = 56.02 % con intervalos de credibilidad bayesianos de 95 % = 47.07-64.71 %) y no hubo solapamiento entre el nicho isotópico del pez león entre los ambientes costeros y el oceánico (Figura 3.9). El ancho del nicho isotópico de los peces león grandes fue similar al de los pequeños en todas las localidades. En BOL-COS el solapamiento de máxima



probabilidad entre clases de talla fue de 42.33 % (IC 95 % = 20.07-61.39), en MAG-COS de 61.36 % (IC 95 % = 47.62-79.85) y en SYP-OCE de 60.43 % (IC 95 % = 33.26-81.03) (Figura 3.9).

Tabla 3.4. Métricas del nicho isotópico del pez león por ambiente y tamaño. DMC: Distancia media al centroide, DCV: distancia media al vecino más cercano, RN: rango de $\delta^{15}\text{N}$, RC: rango de $\delta^{13}\text{C}$, DEC: distancia euclidiana entre centroides, PPR: procedimiento de permutación de residuales y T^2 : estadístico prueba de Hotelling. La negrita indica diferencias significativas.

Ambiente	Categoría talla	DMC	DCV	RN	RC
BOL-COS	Grande	0.864	0.170	2.93	4.14
	Pequeño	0.853	0.171	3.17	5.29
MAG-COS	Grande	1.293	0.097	3.73	7.56
	Pequeños	1.296	0.108	3.61	7.64
SYP-OCE	Grande	0.681	0.088	2.70	2.20
	Pequeño	0.685	0.119	2.47	2.35

Comparación por pares de ambientes					
BOL-COS versus MAG-COS		BOL-COS versus SYP-OCE		MAG-COS versus SYP-OCE	
Diferencia DMC =	<i>0.419</i>	Diferencia DMC =	<i>0.194</i>	Diferencia DMC =	<i>0.613</i>
Prueba:	PPR; p = 0.001	Prueba:	PPR; p = 0.011	Prueba:	PPR; p = 0.002
Diferencia DVC =	<i>0.041</i>	Diferencia DVC =	<i>0.044</i>	Diferencia DVC =	0.003
Prueba:	PPR; p = 0.007	Prueba:	PPR; p = 0.005	Prueba:	PPR; p = 1.00
Diferencia DEC =	0.154	Diferencia DEC =	2.167	Diferencia DEC =	<i>2.104</i>
Prueba:	$T^2 = 2.73$ p = 0.25	Prueba:	$T^2 = 1899.07$ p < 0.001	Prueba:	$T^2 = 1829.41$ p < 0.001

Comparación por categorías de talla					
Grande versus pequeños en BOL-COS		Grande versus pequeños en MAG-COS		Grande versus pequeños en SYP-OCE	
Diferencia DMC =	0.011	Diferencia DMC =	0.004	Diferencia DMC =	0.004
Prueba:	PPR; p = 0.91	Prueba:	PPR; p = 0.94	Prueba:	PPR; p = 0.97
Diferencia DVC =	0.001	Diferencia DVC =	<i>0.012</i>	Diferencia DVC =	0.031
Prueba:	PPR; p = 0.97	Prueba:	PPR; p = 0.047	Prueba:	PPR; p = 0.18
Diferencia DEC =	<i>0.527</i>	Diferencia DEC =	<i>0.227</i>	Diferencia DEC =	<i>0.218</i>
Prueba:	$T^2 = 9.99$ p = 0.008	Prueba:	$T^2 = 6.903$ p = 0.034	Prueba:	$T^2 = 4.672$ p = 0.101

El análisis temporal se hizo diferenciando ambientes, épocas y categorías de peces por lo cual solo se tuvieron datos suficientes para 2015 y 2016 en BOL-COS, y 2015, 2016, 2018 y 2019 en MAG-COS. El análisis temporal determinó que entre las épocas climáticas de 2015 y 2016 en BOL-COS no se detectaron diferencias significativas en el ángulo de los trayectos (peces grandes: diferencia ángulos = 35.07; p = 0.50; peces pequeños: diferencia ángulos = 29.58; p = 0.28) ni en la longitud de los trayectos de los peces grandes (diferencia longitud = 0.39; p = 0.24) pero si marginalmente en la de los pequeños (diferencia longitud = 0.69; p = 0.04). En MAG-COS no se detectaron diferencias significativas en la longitud de los trayectos (peces grandes: diferencia longitudes = 0.21; p = 0.36; peces pequeños: diferencia ángulos = 0.42; p = 0.64) ni el ángulo de los trayectos (peces grandes: diferencia ángulos = 6.81; p = 0.11; peces pequeños: diferencia ángulos = 5.94; p = 0.12) pero si en la forma de los trayectos (peces grandes: diferencia entre formas = 0.41; p = 0.01; peces pequeños: diferencia entre formas = 0.49; p = 1×10^{-4}).



Tabla 3.5. Resultados del Permanova univariado aplicado a los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del pez león teniendo en cuenta los ambientes, las épocas climáticas y categorías de talla. Los valores en negrita indican diferencias significativas.

Permanova $\delta^{15}\text{N}$						
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media cuadrada	Pseudo-F	p	Permutaciones únicas
Ambiente	2	611.15	305.58	803.97	0.001	999
Época climática	1	2.93	2.93	7.71	0.006	998
Categoría de talla	1	8.42	8.42	22.14	0.001	997
Ambiente \times época	2	4.04	2.02	5.31	0.006	999
Ambiente \times talla	2	2.4×10^{-3}	1.2×10^{-3}	3.2×10^{-3}	0.99	998
Época \times talla	1	1.80	1.80	4.75	0.037	995
Ambiente \times época \times talla	2	0.85	0.42	1.12	0.3	999
Residual	1173	445.84	0.38			
Total	1184	1083.8				

Permanova $\delta^{13}\text{C}$						
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media cuadrada	Pseudo-F	p	Permutaciones únicas
Ambiente	2	117.53	58.77	4.21	0.001	998
Época climática	1	0.01	0.01	9.1×10^{-3}	0.918	998
Categoría de talla	1	5.77	5.77	4.25	0.037	998
Ambiente \times época	2	20.58	10.28	7.56	0.001	999
Ambiente \times talla	2	11.07	5.53	4.07	0.018	998
Época \times talla	1	2.69	2.69	1.98	0.176	997
Ambiente \times época \times talla	2	10.97	5.48	4.03	0.015	998
Residual	1173	1595.1	1.35			
Total	1184	1782.1				

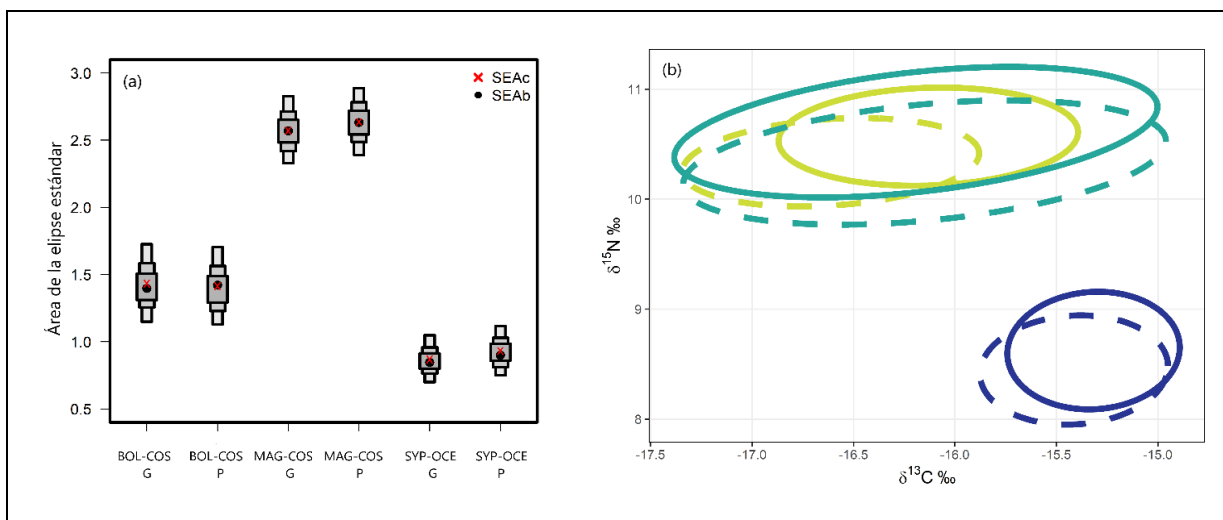


Figura 3.9. Gráfico de densidad mostrando los intervalos de las áreas de las elipses estándar en cada ambiente. Los puntos negros indican la media del área ($\%^{2}$) de la elipse estándar bayesiana (SEA_b), la equis roja la media del área de la elipse estándar corregida (SEA_c) y las áreas de las cajas reflejan los intervalos de 95, 75 y 50 % (a). Gráficos bivariados de los isótopos estables ilustrando el nicho isotópico del pez león mediante elipses estándar bayesianas (b). G: peces grandes, P: peces pequeños, BOL-COS: amarillo, MAG-COS: verde, ISA-COS: color azul, peces león grandes: línea continua y peces león pequeños: líneas discontinuas.

El seguimiento temporal evidencia que los peces león, independientemente de su tamaño, tienden a ampliar su nicho isotópico tanto en BOL-COS (peces grandes: SEA_b 2015 = 0.94, SEA_b 2016 = 1.32; peces pequeños: SEA_b 2015 = 0.55, SEA_b 2016 = 1.14) como en MAG-COS (peces grandes: SEA_b 2015 = 1.34, SEA_b



2019 = 1.75; peces pequeños: SEA_b 2015 = 1.06, SEA_b 2019 = 1.31). En el transcurso de los años hay una tendencia al enriquecimiento de $\delta^{15}N$ y el $\delta^{13}C$ de los peces león en ambos ambientes y los ejemplares grandes presentan un nicho isotópico más amplio que los pequeños (Figura 3.10).

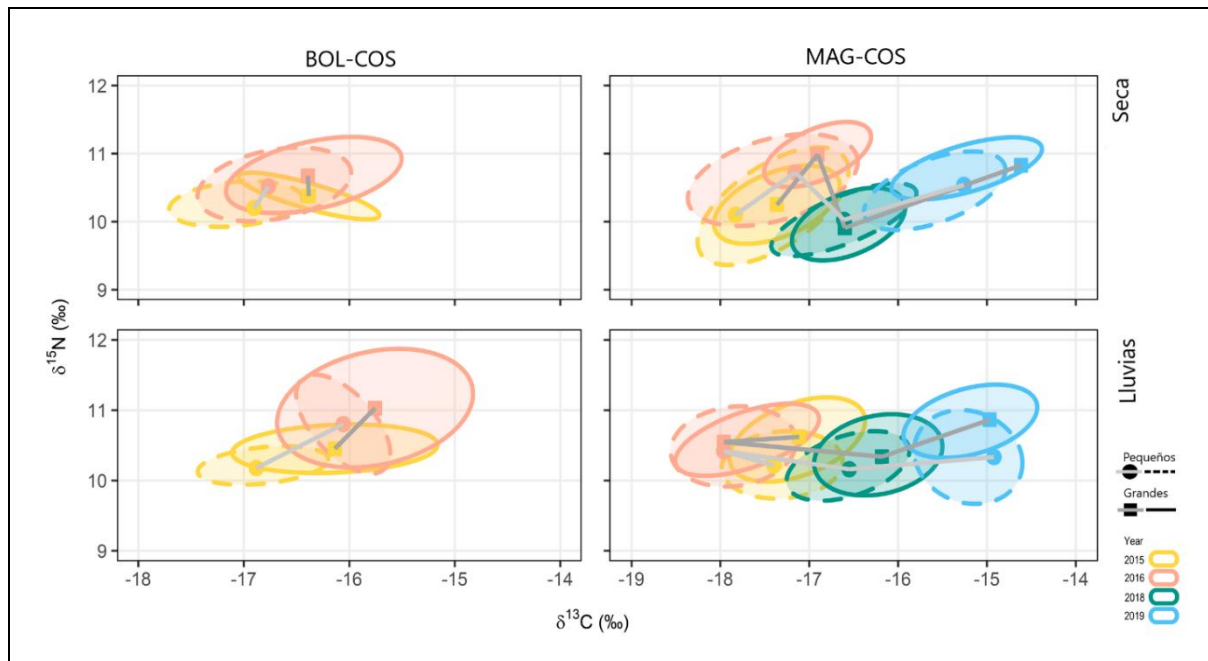


Figura 3.10. Gráficos bivariados de los isótopos estables ilustrando el nicho isotópico del pez león mediante elipses estándar bayesianas temporales en BOL-COS (2015-2016) y MAG-COS (2017, 2016, 2018 y 2019).

3.3.5 Riesgo del pez león para la salud humana por la acumulación de mercurio

Los peces a los que se les determinó Hg total ($n = 39$) tuvieron un tamaño de 25.0 ± 1.3 cm (13.1-43.5 cm) y una masa de 294.1 ± 54.8 (26-1745 g). La concentración de Hg total fue de 0.0671 ± 0.0047 mg/kg (0.0310-0.2144 mg/kg; Suplemento S1-6). Se encontró una relación positiva entre la concentración de Hg total y la talla ($r_s = 0.64$; $p < 0.001$; $n = 39$) y el peso (correlación de Spearman, $r_s = 0.63$; $p < 0.001$; $n = 39$) de los peces león.

Los 11 ejemplares en los que se calculó las concentraciones de metilmercurio (MeHg) tenían una talla media de 34.4 ± 1.2 cm (30.3-43.5 cm) y una masa de 676.0 ± 130.5 (365-1745 g). El metilmercurio en músculo de pez león fue de 0.0729 ± 0.0110 mg/kg (0.0497-0.1769 mg/kg; Suplemento S1-6). El metilmercurio representa 83.0 ± 2.8 % (67.2-97.4 %) del mercurio total con una alta relación positiva (correlación de Pearson, $r = 0.80$; $P = 5.2 \times 10^{-3}$, $n = 11$) entre las formas de mercurio.

De las 240 personas encuestadas solo 9 (7 adultos y 2 niños) indicaron consumir pez león con una media semanal de 0.45 ± 0.11 kg \times semana⁻¹ y una frecuencia entre uno y cinco veces a la semana. El 88.9 % lo consumen con una frecuencia de una vez a la semana y una persona lo consume cinco veces la semana.



La ingesta de MeHg semanal por persona (IS_{MeHg}) se encuentra en todos los casos por debajo del nivel permisible de ingesta de MeHg (NS_{MeHg}) indicando que las personas consumen concentraciones de MeHg que se encuentran por debajo de la cantidad máxima recomendada. Además, el máximo consumo de pescado sin efectos adversos (MCS) refleja que la cantidad de pez león consumida por cada persona está por debajo de los límites en que se pueden generar afecciones a la salud (Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Consumo semanal por persona del pez león (CSP), ingesta de MeHg semanal por personas (IS_{MeHg}), nivel permisible de ingesta de MeHg (NS_{MeHg}) y máximo consumo de pescado sin efectos adversos (MCS).

Persona	Masa (kg)	CSP (kg)	IS_{MeHg} ($\mu\text{g} \times \text{kg}^{-1} \text{ masa} \times \text{semana}^{-1}$)	NS_{MeHg} ($\mu\text{g} \times \text{kg}^{-1}$)	MCS ($\text{kg} \times \text{semana}^{-1}$)
Hombre adulto	82	0.45	0.40	601.3	3.60
Hombre adulto	60	1.25	1.52	158.4	2.63
Hombre adulto	96	0.50	0.380	633.6	4.21
Hombre adulto	79	0.35	0.365	660.0	3.07
Hombre adulto	48	0.35	0.532	452.6	2.11
Hombre adulto	70	0.15	0.156	1540.0	3.07
Hombre adulto	67	0.45	0.490	491.3	2.94
Niño	50	0.15	0.219	533.3	1.10
Niño	34	0.15	0.322	362.7	0.75

3.4 DISCUSIÓN

La longitud total media de captura de los peces león (23.9 ± 0.1 ; 4.3-44.5 cm) está por encima de la L_T de madurez L_{50} estimada para el Caribe colombiano [19.4 cm L_T en hembras, 21.4 cm en machos L_T y 19.8 cm L_T en sexos combinados (Bustos-Montes *et al.*, 2020)], indicando que una alta proporción (70.2 %) de los ejemplares están aptos reproductivamente. Esta talla media es inferior a lo encontrado en Santa Marta y San Andrés (Pabón & Acero-P., 2016), Carolina del Norte (Muñoz *et al.*, 2011), Caribe mexicano (Sabido-Itzá *et al.*, 2016b) e islas Bermudas (Eddy *et al.*, 2016) pero superior a lo registrado en Santa Marta (Muñoz-Escobar & Gil-Agudelo, 2012), Bahamas (Cure *et al.*, 2012; Morris & Akins, 2009), islas Caimán (Cure *et al.*, 2012) y Costa Rica (Sandel *et al.*, 2015). Encontrar peces más grandes en latitudes altas y con aguas más frías (*i. e.* Carolina del Norte y las Bermudas) concuerda con la regla de temperatura versus tamaño que propone que los ectodermos que se desarrollan a temperaturas más cálidas tendrán tamaños relativamente pequeños como adultos (Angilletta & Dunham, 2003; Angilletta & Sears, 2004; Atkinson, 1994; Kingsolver & Huey, 2008). Sin embargo, las variaciones de tamaño también podrían deberse a diferentes esfuerzos de muestreo, métodos de captura o el tiempo transcurrido desde el arribo del pez león [2002 en Carolina del Norte, 2004 en las Bermudas y 2008 en el Caribe colombiano (Schofield, 2010)].



La tendencia de mayor tamaño en ambientes marinos, oceánicos y mesofóticos probablemente se debe a que hay menores perturbaciones ambientales (*e. g.* cambios en salinidad) de origen terrestre y menor impacto por la pesca que en ambientes costeros. Se ha encontrado que en el ambiente oceánico SYP-OCE hay mayor tasa de crecimiento que en los costeros BOL-COS y MAG-COS (Bustos-Montes *et al.*, 2020) lo que apoya en parte esta inferencia. Por otra parte, el mayor tamaño en el ambiente mesofótico puede ser el resultado de que los peces pequeños tienden a refugiarse en pastos marinos, arrecifes someros protegidos y manglares, y migran hacia arrecifes más profundos con menos disponibilidad de alimento y refugios cuando tienen un mayor tamaño en busca de un equilibrio entre el recurso alimentario y los riesgos a la depredación (Andradi-Brown *et al.*, 2017; Arbeláez & Acero-P., 2011; Barbour *et al.*, 2010; Biggs & Olden, 2011; Claydon *et al.*, 2012; Sandel *et al.*, 2015). Peces león de mayor tamaño en hábitats más profundos se ha encontrado en otros lugares del Caribe (Andradi-Brown *et al.*, 2017; Claydon *et al.*, 2012; Sandel *et al.*, 2015; Switzer *et al.*, 2015) y se ha aducido que es posible que los especímenes más pequeños sean menos detectables en arrecifes profundos debido a la menor incidencia de la luz (Claydon *et al.*, 2012) o que la invasión a nuevos lugares se da primero en ambientes mesofóticos en donde una vez establecidos se reproducen y las larvas se asientan en hábitats someros, y cuando crecen los ejemplares pueden recolonizar hábitats más profundos (Switzer *et al.*, 2015). Finalmente, como las capturas de esta especie se hacen principalmente en hábitats someros es factible que haya disminución de tamaño y peso medio del pez león con el paso del tiempo (Frazer *et al.*, 2012; Henly, 2017; León de *et al.*, 2013). Sin embargo, en esta investigación se muestreó en sitios en donde no había habido capturas (*e. g.* Capurganá) y los tamaños igualmente fueron inferiores a los encontrados en hábitats profundos.

El uso de hábitats someros por especies arrecifales en etapas tempranas se ha propuesto como una estrategia para aumentar las tasas de crecimiento porque hay más acceso a recursos alimentarios y mayor disponibilidad de refugios que en hábitats poco profundos (Beck *et al.*, 2001; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2002; Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003; Heck *et al.*, 2003; Nagelkerken *et al.*, 2000), favoreciendo la supervivencia a menor tamaño (Grol *et al.*, 2008; Kimirei *et al.*, 2013). Para especies con pocos depredadores como el pez león no es evidente que tal compensación exista y la elección del hábitat quizás sea impulsada para maximizar el crecimiento y evitar aguas someras (Claydon *et al.*, 2012). Además, se ha observado que los adultos de pez león se alimentan de juveniles conespecíficos (Côté *et al.*, 2013b; Fishelson, 1997; Valdez-Moreno *et al.*, 2012) por lo que establecerse en hábitats con menos adultos también puede disminuir la mortalidad por canibalismo (Claydon *et al.*, 2012). Finalmente, no debe obviarse la posibilidad de diferencias en el método de captura, y la intensidad y duración del muestreo en las distintas investigaciones, así como de la influencia de factores ecológicos que no se han considerado (Switzer *et al.*, 2015). Las diferencias entre los ambientes costeros pueden deberse al hecho de que están expuestos a tensores antrópicos diferenciados localmente en frecuencia e intensidad. De esta manera el



mayor tamaño en Chocó posiblemente es producto de que hay menor actividad de buceo y no presenta industrias formales, contrario a lo sucedido a en Bolívar y Magdalena que tienen una alta y creciente práctica del buceo, así como elevadas y consolidadas actividades industriales y portuarias en las bahías de Cartagena y Santa Marta respectivamente (Acosta-Ordoñez, 2013; Castro-Castell *et al.*, 2017; Elías-Caro, 2009; Montoya-Rojas *et al.*, 2020). Los profesionales dedicados al buceo incentivan entre sus clientes la captura de los peces león como un atractivo para su actividad ya que los sensibilizan sobre la problemática de esta especie invasora y que al capturarlos están colaborando con el control de esta especie en los arrecifes del Caribe. El mayor tamaño de los machos puede ser producto que no tienen que invertir la gran cantidad de energía que se necesita para producir huevos por lo cual pueden direccionar su energía para incrementar su crecimiento somático a diferencia de las hembras una vez maduran (Mcbride *et al.*, 2015). Se ha indicado que debido a la liberación ecológica en el área invadida el pez león crece más rápidamente y alcanza tamaños máximos superiores a los que logra en su área de distribución nativa (Pusack *et al.*, 2016). Esta característica en el área invadida puede llevar a que sea menos susceptible a ser depredado por tener mayor tamaño y propiciaría la posibilidad de que el invasor ingiera presas más grandes (Côté & Smith, 2018).

Los datos de longitud, masa, edad y crecimiento precisos y específicos de cada región son esenciales para desarrollar modelos de población estructurados que evalúen los efectos potenciales de las extracciones específicas en la población del pez león y los efectos potenciales a nivel de población de potenciales enfermedades a gran escala (Barbour *et al.*, 2011). Diversos estudios han proporcionado datos básicos de masa y talla del pez león pero pocos realizan comparaciones entre regiones o sexos (Fogg *et al.*, 2019). La relación L_T y M_T de pez león no ha sido registrada en el sur del Caribe por lo que los datos de este estudio se constituyen en los primeros disponibles para la región. En general el exponente b de la relación L_T y M_T fue estadísticamente superior al valor isométrico ($b = 3$) evidenciando un crecimiento alométrico positivo, el cual fue encontrado en la mayoría de los ambientes, excepto en aquellos con mayor influencia oceánica (SYP-OCE y PCP-MES) en los que fue isométrico. Un b superior a 3 y alometría positiva ha sido lo usual en los estudios realizados en la Florida (Curtis *et al.*, 2017), Caribe mexicano (Sabido-Itzá *et al.*, 2016a, 2016b), Bahamas (Green *et al.*, 2013), islas Caimán (Edwards *et al.*, 2014), Cuba (Cobián-Rojas *et al.*, 2016), golfo de México (Dahl & Patterson III, 2014; Fogg *et al.*, 2019, 2013; Perera-Chan & Aguilar-Perera, 2014; Rodríguez-Cortés *et al.*, 2015) y en ejemplares inmaduros en Puerto Rico (Toledo-Hernández *et al.*, 2014), mientras que valores iguales o inferiores a 3 e isometría solo se han registrado en Carolina del Norte (Barbour *et al.*, 2011), Costa Rica (Sandel *et al.*, 2015) y en individuos maduros en Puerto Rico (Toledo-Hernández *et al.*, 2014).



El crecimiento es afectado por complejas interacciones entre factores endógenos (*e. g.* genotipo) y exógenos ya sean bióticos o abióticos (Choat *et al.*, 2003; Pusack *et al.*, 2016; Robertson *et al.*, 2005). Las diferencias en el tipo de crecimiento del pez león se pueden deber a las condiciones ambientales locales, la salud del arrecife, la profundidad y el tipo de hábitat (Pusack *et al.*, 2016; Sabido-Itzá *et al.*, 2016b), así como por factores bióticos como diferencias en las comunidades nativas, la disponibilidad de presas (Sabido-Itzá *et al.*, 2016b) y respuestas diferenciales de las presas a la depredación (Pusack *et al.*, 2016). Otra posible explicación puede estar relacionada con el desarrollo ontogénico ya que en los peces teleósteos es común que se produzcan cambios en la proporción del cuerpo durante su ciclo de vida (Sogard, 1997). Los ejemplares capturados en sitios con mayor influencia oceánica tienden a tener mayor talla, lo que puede ser reflejo de que presentan una mayor proporción de individuos maduros y, como es sabido, los ejemplares pequeños tienen un incremento más rápido en longitud lo que deriva en alometría positiva y cuando alcanzan cierto tamaño la longitud y el peso se incrementan más proporcionalmente (Le Cren, 1951; Froese, 2006).

Más recientemente en el golfo de México se encontraron resultados similares a los de este estudio en cuanto a que hay diferencias espaciales en las relaciones peso-longitud, detectándose diferencias entre sexos solo en la ecorregión más al sur de las tres que muestrearon y diferencias de las hembras entre la ecorregión norte y las otras dos, pero no se detectaron en machos; asimismo, las hembras tuvieron un mayor b con respecto a los machos. Además, hallaron que las medias marginales del peso y las relaciones L_T y M_T basadas en datos agrupados para machos y hembras y en medias marginales estimadas ajustadas por L_T indicaron diferencias menores en el peso entre ecorregiones (Fogg *et al.*, 2019), siendo las diferencias considerablemente inferiores a las del Caribe colombiano tanto en hembras (153.5 g versus 18.2) como en machos (161.8 g versus 22.7 g). La discrepancia puede estar dada por el hecho de que en esta investigación se consideran ambientes más contrastantes en cuanto a la influencia continental natural y antrópica (costeros versus oceánicos) y profundidad (someros versus mesofóticos). Contrariamente, en Colombia no se detectaron diferencias en el tiempo como se ha presentado en estudios previos (Sabido-Itzá *et al.*, 2016b).

Los machos del pez león alcanzaron mayor masa y longitud, sin embargo, al igual que en los primeros estudios en el golfo de México, no se presentaron diferencias significativas en las pendientes de las relaciones peso-talla por sexo (Aguilar-Perera & Quijano-Puerto, 2016; Fogg *et al.*, 2013) y difiere con lo encontrado más recientemente en esa misma región (Fogg *et al.*, 2019). Una explicación que se ha dado de estas diferencias entre los estudios es el tiempo transcurrido desde la invasión, ya que en los primeros años probablemente la especie no había alcanzado un valor asintótico (Fogg *et al.*, 2019). Se ha planteado que los peces león tiene un crecimiento dimórfico caracterizado porque los machos alcanzan mayores



tallas y crecen más rápido que las hembras (Bustos-Montes *et al.*, 2020; Fogg *et al.*, 2019) probablemente como resultado de los mayores recursos que las hembras asignan a la actividad reproductiva (Mcbride *et al.*, 2015). Las hembras del pez león maduran en su primer año de vida y son capaces de reproducirse cada pocos días durante 11 meses del año (Fogg *et al.*, 2017). Es probable que estas tasas de reproducción elevadas y constantes den como resultado que se desvíe más energía a la reproducción que al crecimiento; por lo tanto, el crecimiento de las hembras del pez león se reduce con la maduración (Fogg *et al.*, 2019). Otra posible razón es que los machos necesitan aumentar sus posibilidades de éxito en la rivalidad y el combate físico con otros machos para aumentar sus oportunidades de apareamiento, lo cual se incrementa con un mayor tamaño (Bruce & White, 1995; da Silva *et al.*, 2021). En Honduras se observó comportamiento agonístico entre dos peces león de gran tamaño (Fogg & Faletti, 2018).

La dificultad para la asignación del sexo en ejemplares se ha presentado en otras regiones del área invadida por el pez león en el continente americano, especialmente en individuos pequeños (Fogg *et al.*, 2013). En general la proporción sexual no fue significativamente distinta de 1:1, exceptuando los ambientes de Bolívar (costero, marino y mesofótico). Resultados similares en la proporción sexual sin desviaciones significativas han sido encontrados en el golfo de México (Edwards *et al.*, 2014; Fogg *et al.*, 2017, 2013). El que haya más hembras inmaduras y más machos maduros en el Caribe colombiano puede ser un efecto del crecimiento dimórfico en el que se ha planteado que el pez león los machos alcanzan mayores tallas que las hembras (Edwards *et al.*, 2014). Desde el punto de vista de control y manejo del pez león esta característica de la población puede conducir a que se eliminen más machos que hembras, ya que los métodos de captura actuales y la mayor facilidad en la detección visual propician que se seleccione primero a los peces más grandes (Green *et al.*, 2013; Harms-Tuohy *et al.*, 2018). Si las extracciones no eliminan un número suficiente de hembras, entonces el éxito del control por medio extracciones puede verse comprometido por la producción reproductiva sostenida (Edwards *et al.*, 2014). La estructura de tallas presenta una distribución unimodal en los ambientes, excepto en el PCP-MES probablemente debido al menor tamaño de la muestra y a mayor selectividad en la captura por el limitado tiempo y menor visibilidad a profundidades superiores a 30 m. La tendencia a una distribución unimodal con mayor frecuencia de las clases de talla constituidas por peces maduros concuerda con lo registrado por diversos estudios en el área invadida (Aguilar-Perera & Quijano-Puerto, 2016; Fogg *et al.*, 2013). Esto también es un indicio de poblaciones bien establecidas y en buen estado ya que presentan una estructura de edades bien equilibrada (Brunel & Piet, 2013) con gran cantidad de individuos maduros de tallas grandes (Fogg *et al.*, 2019; Froese, 2004) que no han tenido un fuerte impacto por la pesca, ya que es sabido que la actividad pesquera, aún en niveles moderados, tiende a seleccionar peces más grandes y viejos propiciando la reducción o eliminación de las clases de edad o tamaño más grandes (Berkeley *et al.*, 2004).



La frecuencia relativa del pez león (67.1 %) permite catalogarlo espacial y temporalmente como una especie común en los arrecifes coralinos del Caribe colombiano con base en lo propuesto para sectores arrecifales (Schmitt & Sullivan, 1996), encontrándose entre los valores registrados en otros lugares en los que no se había implementado su extracción (Bonaire = 54.9 % y Curazao = 73.5 %), y superior en los que si se realizó extracción [Bonaire = 37.5 % (León de *et al.*, 2013)]. La frecuencia es inferior a la detectada en entre el 2015 y 2016 en el Caribe colombiano de 88 % (Chasqui *et al.*, 2020), pero supera ampliamente la registrada para *Pterois* spp., en su hábitat original, por ejemplo con una frecuencia de 28.9 % en el archipiélago de Palaos (Grubich *et al.*, 2009).

La densidad promedio registrada puede considerarse media al compararse con los registros en el área invadida que oscilan entre 2.9 (Bayraktarov *et al.*, 2014) y 440 ind \times ha⁻¹ (Hackerott *et al.*, 2013), siendo superior a la mayoría de las densidades encontradas en el Caribe colombiano e inferior a la mayoría de los registros en otras localidades del Caribe, el golfo de México y el norte del océano Atlántico Occidental y las islas Bermudas (Suplemento S1-7). Estas diferencias regionales pueden estar dadas por el tiempo transcurrido desde la llegada del pez león hasta el momento de muestreo en cada sitio, el tipo de sustrato o hábitat (natural versus artificial, arrecife versus manglar, tipo de arrecife), complejidad del hábitat, profundidad, intensidad de la extracción o su ausencia, escala espacial y temporal del muestreo, y no hay que dejar de lado las inherentes a los métodos de muestreo (tamaño del transecto, censos visuales versus videotransectos). La abundancia en su área de distribución nativa es muy inferior (< 25 ind \times ha⁻¹) a la encontrada en este estudio (Grubich *et al.*, 2009; Kulbicki *et al.*, 2012).

Al igual que en lo encontrado en el Caribe colombiano, la variación espacial y temporal de la abundancia del pez león a nivel local también ha sido registrada en el Caribe mexicano (Sabido-Itzá & García-Rivas, 2019) y la costa venezolana (Agudo & Klein-Salas, 2014), sin embargo, la variabilidad local en Colombia es menor. La variabilidad espacial ha sido adjudicada al comportamiento de agregación que tiene el pez león en el área invadida consistente en ubicarse en cuevas, hendiduras, rocas, esponjas y cualquier componente biótico o abiótico que le proporcione protección, lo que conlleva a una distribución en parches (Agudo & Klein-Salas, 2014) que posiblemente permite una mayor abundancia con respecto a si vivieran aislados. En este estudio se detectó que estos refugios y estructuras también son utilizados por reclutas de peces arrecifales que son presas potenciales, por lo cual la especie invasora además de obtener protección contra depredadores tiene más disponibilidad y acceso a recursos alimentarios.

Otrora se pensaba que los peces arrecifales coralinos en zonas tropicales desovaban todo el año sin picos evidentes debido a que las condiciones ambientales son más estables que las de latitudes más altas



(Robitzch & Berumen, 2020). No obstante, cambios en los factores ambientales junto con la influencia de factores biológicos (*e. g.* competencia y depredación) pueden causar fluctuaciones en la abundancia de las poblaciones de peces aún en los trópicos, debido a que influyen significativamente en los procesos de reclutamiento, que en algunas especies pueden llegar a ser tan intensos que 80 % del reclutamiento se produce en solo seis días (Spoungue & Cowen, 1994). Se ha establecido que en el área invadida el pez león puede reproducirse durante casi todo el año con una amplia temporada reproductiva (Fogg *et al.*, 2017; Gardner *et al.*, 2015), excepto en las Bermudas (Eddy *et al.*, 2019) y el golfo de México (Fogg *et al.*, 2017) en los que en invierno la temperatura del agua puede llegar a menos de 18 °C. Este efecto de los cambios térmicos puede explicar los cambios temporales en la abundancia de los peces león, aunado a que pueden dispersarse entre hábitats someros y mesofóticos (Andradi-Brown *et al.*, 2017; Claydon *et al.*, 2012).

La densidad promedio en los sectores BOL-COS y MAG-COS puede considerarse como media al compararse con los registros en su área nativa y en el área invadida (Suplemento S1-7). La diferencia entre los sectores puede deberse a que el afloramiento de aguas debido al fenómeno de surgencia temporal en MAG-COS (Arévalo-Martínez & Franco-Herrera, 2008; Bula-Meyer, 1977) propicia una alta disponibilidad de alimento para pequeños pelágicos, que es una característica de ecosistemas productivos (Criales-Hernández *et al.*, 2006; Rueda-Roa & Muller-Karger, 2013). Lo descrito anteriormente sugeriría una mayor diversidad y cantidad de posibles presas en MAG-COS y podría apoyar entonces la abundancia de pez león en la región, mayor a la encontrada en Bolívar que, aunque cuenta con las fluctuaciones climatológicas propias de los desplazamientos de la ZCIT sobre el Caribe colombiano, no presenta un evento de surgencia.

Como se ha encontrado en otros estudios en el área invadida la mayoría de las hembras están en alguna fase reproductiva. Asimismo, la mayoría de ellas están en desove o en desove activo en varios meses evidenciando actividad reproductiva en gran parte del ciclo anual. Estos resultados coinciden con lo encontrado en el área invadida, ya que en Carolina del Norte y las Bahamas se sugiere su reproducción durante 10 meses abarcando todas las estaciones con desoves cada tres o cuatro días y picos durante los meses de verano (Morris, 2009), en Little Cayman, por su parte desovan cada 2 o 3 días durante todo el año y con valores elevados (>2.0) del índice gonadosomático (Gardner *et al.*, 2015) y en el golfo de México tienen un periodo de 11 meses con una frecuencia de desove de 2.5 días pero con un tiempo más corto de actividad máxima de desove entre mayo y octubre, aunque se recolectaron hembras capaces de desovar durante los 12 meses (Fogg *et al.*, 2017).



El I_G fue alto (> 2.0) en la mayoría de los meses tanto en MAG-COS como en SYP-OCE evidenciando posible actividad reproductiva en la mayor parte del año tanto en el ambiente costero como en el oceánico. Altos I_G en zonas templadas como al norte del golfo de México han sido relacionados con temperaturas superiores a $22\text{ }^\circ\text{C}$ lo que limita la actividad reproductiva a seis meses (Fogg *et al.*, 2017). Contrariamente en zonas tropicales como islas Caimán el pez león tiene I_G altos durante todo el año, especialmente cuando la temperatura se mantiene estable, indiferentemente si el agua estaba más fría o caliente (Gardner *et al.*, 2015). Esto refuerza la idea de que los regímenes térmicos juegan un papel fundamental en la reproducción del pez león (Fogg *et al.*, 2017) ya que como en el Caribe la temperatura es superior al umbral de $22\text{ }^\circ\text{C}$ casi todo el año, es factible que la actividad reproductiva no esté limitada por la temperatura a gran escala sino en los cortos periodos de tiempo en que la temperatura puede disminuir por efectos de vientos alisios o en los focos de eventos de surgencia (*e. g.* MAG-COS en el Caribe colombiano). De hecho, en islas Caimán los menores I_G estuvieron relacionados con las fluctuaciones más altas y bajas de temperatura, indicando la posible sensibilidad del pez león a cambios relativamente bajos de esta variable (Gardner *et al.*, 2015). Sin embargo, la extensa temporada reproductiva del pez león, especialmente en ambientes tropicales, posibilita un suministro continuo de individuos que se pueden establecer en el mismo sector o en otros sectores incrementando la probabilidad de asentamientos exitosos y la rápida propagación de la especie.

Hay una clara diferenciación de los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre el ambiente oceánico y el ambiente costero en el Caribe colombiano. Aunque es atrayente explicar estas disparidades con base únicamente en divergencias en la dieta, hay que considerar que el posicionamiento trófico del nicho isotópico también puede deberse a cambios de la base isotópica en islas oceánicas con respecto a la costa continental del Caribe colombiano, ya que se ha evidenciado que diferentes lugares, ambientes o posiciones geográficas tienen señales isotópicas distintivas (Jaeger *et al.*, 2010). Infortunadamente en Colombia no se han realizado estudios de las señales isotópicas ambientales que permitan dilucidar cuánto del cambio en las señales que se presenta en las poblaciones se deben a la firma ambiental isotópica del lugar.

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los ambientes costeros fueron superiores a los registrados en Bahamas [(Layman & Allgeier, 2012), $9.10 \pm 0.38\text{ }‰$; (Zhu *et al.*, 2019), $8.10 \pm 0.10\text{ }‰$], Caribe mexicano [(Arredondo-Chávez *et al.*, 2016), $9.60 \pm 0.50\text{ }‰$], Florida [(Curtis *et al.*, 2017), $9.10 \pm 0.38\text{ }‰$; (Rumbold *et al.*, 2018), $9.60\text{ }‰$], islas Bermudas [(Eddy *et al.*, 2020), $9.70 \pm 0.04\text{ }‰$] e inferior al de Carolina del Norte [(Muñoz *et al.*, 2011), $11.00 \pm 0.04\text{ }‰$], mientras que SYP-OCE tuvo un valor inferior a lo registrado por todas las investigaciones. Una posible explicación es que en los ambientes costeros con influencia por escorrentía como BOL-COS y MAG-COS, los depredadores consumen presas que se alimentan en mayor proporción de recursos bentónicos que usualmente tienen mayor cantidad de $\delta^{15}\text{N}$.



El $\delta^{13}\text{C}$ en los ambientes costeros del Caribe colombiano fue superior al de las Bermudas [(Eddy *et al.*, 2020), -17.00 ± 0.04 ‰], similar al de Carolina del Norte [(Muñoz *et al.*, 2011), -16.6 ± 0.02 ‰] e inferior a Bahamas [(Layman & Allgeier, 2012), -11.80 ± 0.65 ‰; (Zhu *et al.*, 2019), -12.20 ± 0.40 ‰], Caribe mexicano [(Arredondo-Chávez *et al.*, 2016), -13.54 ± 1.01 ‰] y Florida [(Curtis *et al.*, 2017), -14.72 ± 0.03 ‰; (Rumbold *et al.*, 2018), -14.20 ‰]. SYP-OCE tuvo valores superiores a Muñoz *et al.* (2011) y Eddy *et al.* (2020), e inferiores a los de Layman & Allgier (2012), Arredondo (2016), Curtis *et al.* (2017), Rumbold *et al.* (2018) y Zhu *et al.* (2019). La amplitud y la media del $\delta^{13}\text{C}$ del pez león en el Caribe colombiano se superponen con los valores de peces piscívoros (-16.3 a -17.6 ‰) y peces oportunista generalista (-15.8 a -18.0 ‰) en Georges Bank (Fry, 1988), que aunque no es una región tropical, proporciona bases para indicar que los valores de carbono del pez león corresponden a los de un depredador generalista del Atlántico occidental. Aunque no se encontró una relación lineal significativa entre la talla de los peces león y el $\delta^{13}\text{C}$, es posible que los mayores valores en el ambiente oceánico (SYP-OCE) se deban a que los peces que constituyen su población tienen mayor tamaño, ya que diversos estudios han encontrado mayores valores de carbono en los peces más grandes (Eddy *et al.*, 2020; Layman & Allgeier, 2012; O'Farrell *et al.*, 2014).

Como a menudo el tamaño de los depredadores y el de sus presas están relacionados, se ha hipotetizado que un depredador generalista debería alimentarse sistemáticamente de presas de mayor nivel trófico a medida que crece (Deudero *et al.*, 2004). En peces marinos los patrones de cambio de los valores de isótopos estables han sido inconsistentes (Curtis *et al.*, 2017) pero se han asociado tradicionalmente con cambios en la dieta y el hábitat durante el desarrollo ontogénico (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003). El enriquecimiento del nitrógeno con el aumento del tamaño del pez león coincide en lo encontrado en otras latitudes como el golfo de México (Dahl & Patterson III, 2014) y Florida (Curtis *et al.*, 2017). Esta relación refleja que a medida que los peces crecen tienden a alimentarse de presas de mayor nivel trófico, aun cuando la L_T propicia una baja explicación de la variación del $\delta^{15}\text{N}$. Algunas investigaciones han encontrado que los peces león más pequeños tienden a ser invertívoros, especialmente consumidores de crustáceos, y cuando crecen tienden a ser piscívoros (Acero-P. *et al.*, 2019; Morris & Akins, 2009; Muñoz *et al.*, 2011), lo cual puede explicar en parte la relación del $\delta^{15}\text{N}$ con el tamaño. El hecho de que en algunos estudios no haya detectado relación significativa del nitrógeno con el tamaño (Layman & Allgeier, 2012; Muñoz *et al.*, 2011; O'Farrell *et al.*, 2014) puede ser reflejo de que el pez león es un depredador generalista con una plasticidad trófica que le permite adecuarse a la disponibilidad de presas en distintos hábitats.

El $\delta^{13}\text{C}$ no varió sustancialmente con aumento del tamaño corporal del pez león, lo cual indica que no hay cambios sustanciales en el hábitat que se asocian a cambios en la dieta (Cocheret de la Morinière *et al.*,



2003). Sin embargo, algunos estudios han detectado que los peces león más grandes tuvieron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos (Curtis *et al.*, 2017; Dahl & Patterson III, 2014). Las métricas poblacionales derivadas de los isótopos estables indican que en los ambientes costeros hay un mayor nivel de diversidad trófica y diversificación del nicho por disponibilidad de recursos basales en la red alimentaria que en el ambiente oceánico. Asimismo, MAG-COS y BOL-COS tienen una posición trófica significativamente mayor que SYP-OCE. El hecho de que haya diferencias de la DMC y la DVC entre ambientes es indicio de que el pez león se acopla a las características y disponibilidad de recursos que encuentra en cada localidad; y esta plasticidad en la dieta es una de las razones por las que prolifera en diversos ambientes en el área invadida (Malpica-Cruz *et al.*, 2019). Esto se evidencia en las diferencias en la amplitud del nicho isotópico, la moderada similitud en el uso de los recursos alimentarios entre BOL-COS y MAG-COS, y el nulo solapamiento con SYP-OCE.

Los ejemplares grandes tuvieron mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ que los pequeños lo que concuerda con la teoría general de que a mayor tamaño los peces acceden a recursos con mayor nivel trófico lo que redundaría en mayores valores de isótopos estables (Dahl & Patterson III, 2014). Sin embargo, las métricas DMC, DVC y DEC tienden a ser similares entre las dos categorías de tamaño y a ocupar posiciones tróficas similares en cada ambiente, lo que es un indicio de que las interacciones "depredador-recurso" se mantienen relativamente estables a lo largo de las diferentes etapas del ciclo de vida del pez león. Esto concuerda con que la máxima probabilidad de solapamiento entre las categorías de talla es alta, especialmente en MAG-COS y SYP-OCE, propiciando indicios de la posibilidad de fuerte competencia intraespecífica entre individuos de distintas tallas.

La teoría clásica sugiere que una determinada especie ocupará un nicho realizado más grande en ausencia de competencia interespecífica (Hutchinson, 1957). En el área invadida se ha evidenciado que los depredadores nativos no compiten intensamente con el pez león y tienden a segregarse en el uso de recursos (Curtis *et al.*, 2017; Hackerott *et al.*, 2013; Lozano *et al.*, 2023; Smith & Côte, 2021) lo que explica en parte el incremento del SEA_b en el Caribe colombiano durante el periodo de estudio. El aumento del SEA_b se dio a la par del enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$, lo cual podría ser reflejo del consumo de presas que ocupan mayores niveles tróficos en la red trófica (Newsome *et al.*, 2007) y de una preferencia por fuentes de carbono derivadas de la ruta bentónica (Eddy *et al.*, 2020), respectivamente. Este patrón evidencia la progresión hacia la obtención de una mayor variedad de recursos alimentarios, producto de su gran plasticidad trófica (Malpica-Cruz *et al.*, 2019), durante la primera década, tras su primer registro en el Caribe colombiano (Schofield, 2010). Es tentativo pensar en un cambio en el origen de los recursos alimentarios, partiendo de la producción fitoplanctónica hacia la producción primaria derivada de algas bentónicas en la dieta del pez león. Sin embargo, hay que interpretar estos resultados con precaución ya



que no se determinaron las señales isotópicas de las presas en todos los años. La partición de recursos alimentarios entre los ejemplares grandes y pequeños del pez león encontrada en otros estudios (Malpica-Cruz *et al.*, 2019; O'Farrell *et al.*, 2014) no se patentizó en este caso.

En la vida silvestre y específicamente en peces marinos la bioacumulación de Hg puede tener efectos adversos (Huge *et al.*, 2014). En los peces marinos la bioacumulación es muy variable y su concentración es afectada por las características fisiológicas y ecológicas específicas de cada especie. La exposición al mercurio puede producir efectos teratogénicos, neurotóxicos y toxicidad reproductiva que a su vez pueden causar daño a las células, tejidos, proteínas y genes y, en última instancia, a la supervivencia, el crecimiento y el comportamiento de los peces (Zheng *et al.*, 2019). Efectos similares se pueden observar en humanos que han consumido productos pesqueros contaminados o están expuestos prenatalmente (Bernhoft, 2012).

Los peces depredadores suelen acumular mayores cantidades de Hg que aquellos con hábitos omnívoros o herbívoros (Huge *et al.*, 2014), de manera que, entre mayor sea el nivel trófico del animal, mayor será la concentración de la sustancia tóxica. Debido a que la bioacumulación del metal depende de la ecología trófica de la especie, estas concentraciones serán menores en especies no depredadoras con respecto a las depredadoras (Ritger *et al.*, 2018), por lo que especies mesopredadoras como el pez león deberían encontrarse en rangos intermedios. De igual forma, la bioacumulación dependerá y estará influenciada de otros factores biológicos como el tamaño del pez y la edad, siendo los peces de más grandes y viejos los que presentan mayores concentraciones de Hg (Adams *et al.*, 2003; Ritger *et al.*, 2018).

En humanos la toxicidad del mercurio está determinada por una combinación de la concentración del metal en el pescado o marisco que se consume y la cantidad de pescado o marisco consumido en un período determinado. Debido a que el consumo de pescado es la fuente de exposición al metilmercurio más frecuente para la mayoría de las poblaciones humanas, el *Codex Alimentarius* ha establecido como valor de referencia 0.5 mg de MeHg \times kg⁻¹ en peces no depredadores y 1.0 mg MeHg \times kg⁻¹ en peces depredadores, mientras que la Comunidad Europea permite 0.5 mg de MeHg \times kg⁻¹ en productos pesqueros, con algunas excepciones (UNEP & WHO, 2008). En Colombia, el Ministerio de Ambiente y Salud y Protección Social mediante la Resolución 122 de 2012 estableció para los productos de la pesca y la carne de pescado para consumo humano un límite de 0.5 mg de Hg \times kg⁻¹, a excepción de algunas especies que son grandes depredadores que se estableció en 1.0 mg de Hg \times kg⁻¹ (Ministerio de Salud y Protección Social de la República de Colombia, 2012; Vargas-Licon & Marrugo-Negrete, 2019). Este es el primer estudio que tiene en cuenta el metilmercurio en peces león para determinar el riesgo por este



metal. Las concentraciones de Hg total y MeHg fueron inferiores a $0.5 \text{ mg} \times \text{kg}^{-1}$, lo que aunado a que la ingesta de MeH es marcadamente inferior al nivel de ingesta permisible permite inferir que el consumo de pez león es seguro e inocuo para la salud de las personas.

Las otras investigaciones que han evaluado el Hg total en pez león detectado, al igual que esta, han detectado concentraciones de mercurio por debajo de los límites permisibles (Hoo-Fung *et al.*, 2013; Hüge *et al.*, 2014; Ritger *et al.*, 2018; Tremain & O'Donnell, 2014) e inferiores a otras especies arrecifales de interés comercial (Hoo-Fung *et al.*, 2013; Ritger *et al.*, 2018; Tremain & O'Donnell, 2014). Además, Hoo-Fung *et al.* (2013) encontraron en Jamaica que la relación molar Se/Hg muestra un exceso molar de selenio y que el valor calculado de beneficio del selenio para la salud es altamente positivo, lo que reafirma que es seguro para el consumo y que la estrategia de consumirlo para controlarlo al mismo tiempo que es una fuente de proteínas para poblaciones costeras vulnerables es una opción viable. Sin embargo, es necesario seguir realizando estudios en otros sectores del Caribe con el fin de tener una mayor certeza de su inocuidad por la posible contaminación por mercurio. De las investigaciones realizadas solo la de Hüge *et al.* (2014), presenta una concentración de Hg total significativamente superior (casi el doble) de la encontrada en el Magdalena, lo que puede ser explicado por la teoría de la dilución del crecimiento (Karimi *et al.*, 2007; Ward *et al.*, 2010), ya que los peces león en este estudio eran más grandes y la especie tiene una mayor tasa de crecimiento en el Caribe colombiano [$K = 0.47\text{-}0.56 \text{ año}^{-1}$ (Bustos-Montes *et al.*, 2020)] que en Florida [$K = 0.46\text{-}0.47 \text{ año}^{-1}$; (Johnson & Swenarton, 2016)] o que en Florida hay una mayor contaminación con Hg que es asimilado por los peces (Adams *et al.*, 2003). La baja influencia fluvial y la dilución en el mar abierto se aduce como una posible explicación para las menores concentraciones de Hg en peces león en islas caribeñas como Jamaica (Hoo-Fung *et al.*, 2013) y Curazao (Ritger *et al.*, 2018).

El Hg total tuvo una relación positiva con la talla y la masa del pez león lo que concuerda con lo encontrado en Florida (Tremain & O'Donnell, 2014) y en otras especies ícticas marinas (Adams *et al.*, 2003; Ahmad *et al.*, 2015) lo que puede ser producto de procesos de bioacumulación. Sin embargo, Hüge *et al.* (2014) no encontraron una relación significativa en peces león capturados en los cayos de La Florida aduciendo que pudo ser porque (a) el pez león alcanza un menor tamaño y crece más rápido que otros depredadores nativos por lo cual puede tener mayor dilución por crecimiento (Karimi *et al.*, 2007; Ward *et al.*, 2010) o (b) las presas que consume acumulan poco mercurio en sus tejidos por su tamaño relativamente pequeño.

En conclusión, Los hallazgos de las características biológicas y ecológicas del pez león confirman que, en el sur del Caribe al igual que en el resto del Atlántico occidental, el pez león está prosperando en diversos hábitats y ambientes. El éxito de este invasor aporta otro factor de riesgo a ecosistemas arrecifales ya fuertemente impactados por la sobrepesca, enfermedades, contaminación, destrucción de hábitats y



cambio climático, por lo cual la amenaza de perturbación de los arrecifes puede incrementarse. Esta investigación complementa y amplía la información disponible sobre la invasión del pez león en el Caribe, y aporta al conocimiento de su biología y ecología en el sur del Caribe. Es claro que la eliminación del pez león es imposible, pero es factible su consumo por lo cual además de campañas de erradicación es necesario buscar desarrollar una pesquería como herramienta de gestión para minimizar los impactos en el área invadida. Los parámetros estimados pueden ser útiles para mejorar la confiabilidad y solidez de los modelos dinámicos de población que permitirá diseñar la intensidad, extensión y localización de las extracciones, y además evaluar otros esfuerzos y estrategias para controlar el pez león y minimizar sus impactos sobre hábitats y especies económica y ecológicamente claves. El incremento en la comprensión de la dinámica de la invasión es útil para la toma de decisiones en la formulación de políticas para el control y manejo de esta especie invasora.

CAPÍTULO 2

BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DEL
PEZ LEÓN (*Pterois volitans*)
EN EL PARQUE NACIONAL
CORALES DE PROFUNDIDAD,
CARIBE COLOMBIANO





4 CAPITULO 2. BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DEL PEZ LEÓN (*Pterois volitans*) EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL CORALES DE PROFUNDIDAD, CARIBE COLOMBIANO

Adolfo Sanjuan-Muñoz^{1,2}, Diana Bustos-Montes^{1,3,4,8}, Carlos Julio Polo-Silva^{1,9}, Alejandro Henao-Castro⁷, Milena Marrugo⁵, Antonio Delgado-Huertas⁶, Dolors Vinyoles-Cartanya² y Arturo Acero P.³

¹ Área de Ciencias Biológicas y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, Carrera 2 # 11-68, El Rodadero, Santa Marta, Colombia.

² Departament Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat Biologia, Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona (UB), Avda. Diagonal 643, Barcelona 08028, Spain.

³ Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia Sede Caribe. Calle 25 2-55, Rodadero Sur, Playa Salguero, Santa Marta, Colombia.

⁴ CEMarin — Corporation Center of Excellence in Marine Sciences, Carrera 21 # 35-53, Bogotá, Colombia.

⁵ Parques Nacionales Naturales de Colombia, Parque Nacional Natural Corales de Profundidad. Bocagrande, calle 4 # 3-204, Cartagena de Indias, Colombia.

⁶ Laboratorio de Biogeoquímica de Isótopos Estables, Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC-UGR), Granada, España.

⁷ Programa de Biología. Universidad de Cartagena. Sede San Pablo. Zaragocilla, carrera 50 # 24-120. Cartagena de Indias, Colombia.

⁸ Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (INVEMAR). Calle 25 # 2-55, Rodadero Sur, Playa Salguero, Santa Marta, Colombia.

⁹ Coastal Marine Education and Research Academy. Clearwater, FL, USA

Publicado en Bulletin of Marine and Coastal Research (2022). 51 (1), 75-98.

DOI: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2022.51.1.1087>

Suplemento S2-1.

RESUMEN

La invasión del pez león (*Pterois volitans*) en el Atlántico occidental se ha considerado una amenaza por los impactos negativos que puede causar en la organización estructural y funcional de los ecosistemas marinos. En Colombia las investigaciones sobre el pez león realizadas hasta el momento se habían llevado a cabo en ambientes someros (< 30 m), por lo que el presente trabajo aporta por primera vez información sobre la abundancia, hábitos alimentarios y reproducción de esta especie en el ambiente mesofótico del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad (PNNCP). Se observaron 237 especímenes, la mayoría de ellos en la zona mesofótica superior. La talla media (\pm EE) de los ejemplares capturados fue de 30.5 ± 3.5 cm ($n = 75$; 19-42 cm), siendo los machos de mayor tamaño que las hembras (prueba de Mann-Whitney, $P < 0,001$). Se presentaron diferencias en los modelos de crecimiento entre sexos. Se identificaron 16 presas a nivel de familia, siendo los teleósteos de las familias Acanthuridae y Monacanthidae y los crustáceos de la familia Penaeidae las más importantes. El valor medio (\pm EE) de $\delta^{13}\text{C}$ fue de -17.08 ± 0.36 ‰ y el de $\delta^{15}\text{N}$ fue de $8,68 \pm 0.46$ ‰, no presentándose diferencias entre sexos. El área de la elipse corregida usando un modelo bayesiano indica que el pez león en el PNNCP ocupa un nicho isotópico menos extenso que en sectores someros y que hay un solapamiento de nicho isotópico entre sexos. Así mismo, de acuerdo con el índice de Levin, el pez león tiende a tener hábitos tróficos especialistas en ambientes profundos. Todos los ejemplares capturados estaban sexualmente maduros; en las hembras predominó la fase de regresión ($n = 15$) y solo cinco hembras estaban en desarrollo tardío. En las hembras el factor de condición (FC), el índice gonadosomático (IGS) y el índice hepatosomático (IHS) aumentaron con el desarrollo gonadal alcanzando el pico en la fase de desove activo y disminuyendo en la fase de regresión. Los machos tuvieron un FC similar al de hembras en desove, pero el IGS y el IHS fueron menores.



Los resultados de este primer estudio del pez león en el ambiente mesofótico del PNNCP resaltan la necesidad de continuar los esfuerzos de monitoreo y observación en todo el intervalo de profundidad del Parque, así como la necesidad de implementar estrategias novedosas para el control y manejo esta especie invasora.

Palabras clave: Ecología trófica, reproducción, invasión biológica, ambiente mesofótico, isótopos estables.

4.1 INTRODUCCIÓN

Las invasiones de especies exóticas se han convertido en una gran amenaza para los sistemas marinos a nivel mundial (Mooney & Cleland, 2001). El pez león (*Pterois volitans*) es una de las especies invasoras con mayores impactos negativos, pues modifica la organización estructural y funcional de los ecosistemas que invade, compitiendo con especies mesodepredadoras nativas por recursos alimentarios y espacio (Rojas-Vélez *et al.*, 2019), y causando disminución de la biodiversidad en los ecosistemas marinos por depredación sobre especies nativas (Acero-P. *et al.*, 2019; Albins & Hixon, 2008; Muñoz *et al.*, 2011), especialmente en arrecifes coralinos (Acero-P. *et al.*, 2019; Arias-González *et al.*, 2011). El éxito del pez león se debe a su rápido crecimiento, altas tasas de reproducción y alimentación y ausencia de depredadores naturales (Côté *et al.*, 2013; Tornabene y Baldwin, 2017; Acero P. *et al.*, 2019; Bustos-Montes *et al.*, 2020).

El pez león tiene estrategias de caza efectivas (Albins, 2015; Green *et al.*, 2011; Tornabene & Baldwin, 2017) generando un efecto negativo sobre el reclutamiento y, por ende, sobre la densidad poblacional y estructura de las comunidades de peces nativos arrecifales (Albins, 2015; Albins & Hixon, 2008). Con isótopos estables ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) se ha establecido que es un depredador generalista que se alimenta de cientos de especies (Acero-P. *et al.*, 2019; Eddy *et al.*, 2020). Adicionalmente, en diferentes estadios de vida y a distintas profundidades se adapta a cambios de la estructura de la comunidad de presas (Eddy *et al.*, 2020; Muñoz *et al.*, 2011; Pimiento *et al.*, 2013).

El pez león ha tenido una gran dispersión en el Atlántico occidental, el Caribe, Golfo de México (Schofield, 2010), llegando incluso a la provincia brasileña (Ferreira *et al.*, 2015; Luiz *et al.*, 2021). Fue observado por primera vez en Florida en 1985, y desde 2000 inició una expansión sin precedentes en rapidez y magnitud en el Atlántico americano (Schofield, 2009, 2010; Whitfield *et al.*, 2002). En Colombia se observó en la isla de Providencia en 2008 (Schofield, 2009) y un año después en el Caribe continental (González *et al.*, 2009). La alta riqueza de presas consumidas por esta especie en el Caribe colombiano evidencia que potencialmente tiene un efecto negativo, representando una amenaza de extinción local para algunas especies de importancia comercial y ecológica (Acero-P. *et al.*, 2019).



Se ha estudiado al pez león en arrecifes coralinos someros del Caribe, pero poco se conoce sobre su biología y ecología en ecosistemas de corales mesofóticos (ECM). Andradi-Brown (2019) sugiere que la invasión en los ECM puede ser incluso más perjudicial, disminuyendo significativamente la abundancia y diversidad íctica, debido a que alcanza mayor tamaño y por tanto demanda más recursos. Los estudios sobre esta especie en distintos estratos de profundidad ha evidenciado una distribución vertical en el Caribe occidental entre 0 y 304 m (Andradi-Brown, 2019; Andradi-Brown *et al.*, 2017).

En Colombia, el primer registro en un ambiente mesofótico fue en 2014 en la montaña submarina Bajo Frijol situada en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad -PNNCP- (Sánchez *et al.*, 2016). La máxima profundidad de observación fue 140 m y todos los ejemplares tuvieron tamaños superiores a 10 cm (Henaó-Castro *et al.*, 2016). Dada la marcada expansión que ha tenido el pez león y sus potenciales efectos negativos sobre los ecosistemas arrecifales, es necesario ampliar el conocimiento sobre su biología y ecología en ambientes profundos. El objetivo de este trabajo fue describir la distribución, tamaño, dieta y reproducción del pez león en ambientes mesofóticos del PNNCP, como insumo para la adopción de medidas de manejo en el área protegida que ayuden a mitigar su efecto.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 Área de estudio

El Parque Nacional Natural Corales de Profundidad es un área protegida completamente sumergida, con una extensión de 142 192.15 ha y ubicada en el Caribe colombiano (9° 43' 16.6"-10° 07' 30.3" N y 76° 0' 16.2"-17° 41.1" W) a una distancia de 32 km del punto más cercano al continente (Figura 4.1). La profundidad oscila entre 34 y 1240 m. Se caracteriza por estar dominado por tres condiciones oceanográficas generales: la corriente del Caribe de superficie hasta 160 m de profundidad aproximadamente, la contracorriente del Darién con intensidades variantes según profundidad y la corriente profunda del Caribe que es un lento movimiento hacia oriente sobre el talud y fondo abisal (Marrugo & Martínez, 2016; Morales-Giraldo *et al.*, 2017). La región está sujeta al régimen de los alisios y la zona de convergencia intertropical que propician tres épocas climáticas: (a) seca (diciembre-abril), con desplazamiento de las masas de agua hacia el suroccidente, (b) lluviosa (septiembre-noviembre) con debilitamiento de alisios y vientos predominantes del suroriente o suroccidente y (c) transición (mayo-agosto) con temperatura elevada y lluvias de poca intensidad (Andrade-Amaya, 2001; Pujos *et al.*, 1986). En el sector nororiental del Parque se encuentra Bajo Frijol o Frijolito que es una montaña submarina con elevación de 116,0 m, 8,2 km de largo y 1,4 km de ancho (Morales-Giraldo *et al.*, 2017). Se caracteriza por un ambiente mesofótico único, con 13 especies de escleractinios, una alta biomasa de peces arrecifales,



presencia de tiburones y especies de interés comercial de las familias Lutjanidae y Serranidae (Marrugo & Martínez, 2016; Sánchez *et al.*, 2016).

4.2.2 Muestreo de campo

Se muestrearon 12 estaciones entre 35 y 160 m de profundidad (Figura 4.1). Los peces león se capturaron en campañas de monitoreo del PNNCP y en jornadas de extracción abarcando los tres estratos de ECM (Kahng *et al.*, 2010; Rocha *et al.*, 2018): zona mesofótica superior (ZMS: 30-60 m), zona mesofótica media (ZMM: 61-90 m) y zona mesofótica inferior (ZMI: > 90 m). Los ejemplares fueron capturados con arpones tipo hawaiano durante inmersiones con buceo técnico de circuito cerrado (*rebreather*), se retiraron las espinas dorsales, anales y pélvicas con tijeras y se guardaron en una nasa de pesca. En la embarcación se almacenaron en bolsas térmicas en una nevera con hielo. Se anotaron las características del fondo y se contabilizaron los peces león filmados por la cámara de un vehículo de operación remota o una de deriva.

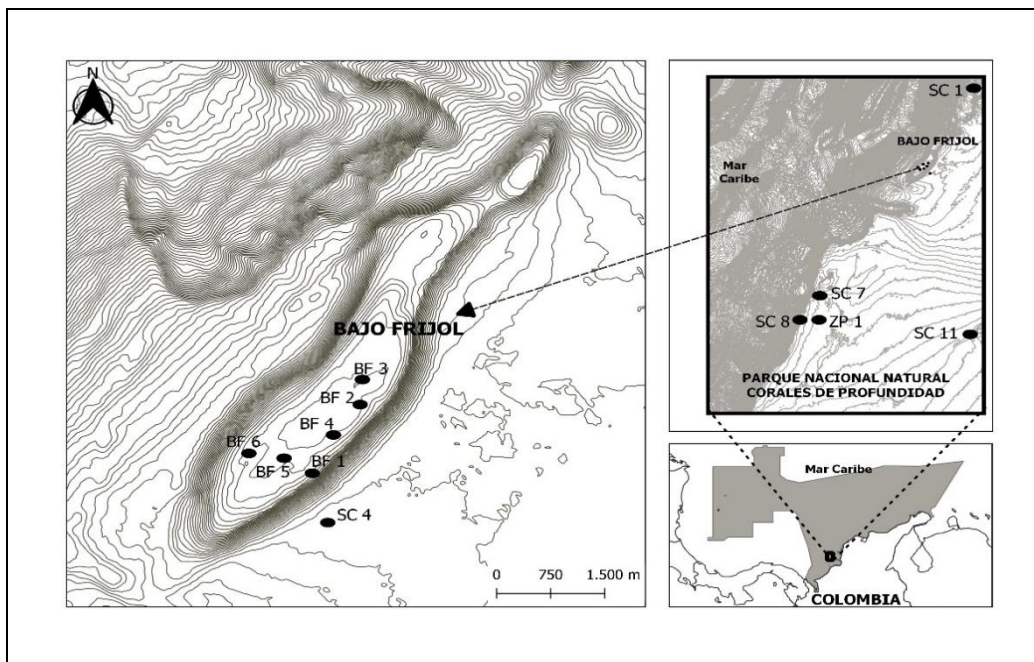


Figura 4.1. Ubicación del PNNCP y las estaciones muestreadas (elaborado por Christian Díaz-Sánchez, 2020). BF: Bajo Frijol. ZP: zona de pesca; SC: sector del PNNCP.

4.2.3 Procedimiento de laboratorio

Los peces se codificaron y se registró la longitud total (L_t) y peso total (P_t). Se realizó un corte longitudinal en la región ventral en sentido posteroanterior y se extrajo el aparato digestivo que se pesó en una balanza analítica (± 0.0001 g). El contenido se vació en un colador, el material obtenido se lavó con agua de mar eliminando los jugos gástricos y se almacenó en tarros plásticos rotulados. Las presas se separaron por grupos taxonómicos, preservándolas en etanol al 70 % para su identificación. Cuando fue posible, las presas fueron medidas (L_T) y pesadas individualmente. Las presas que se encontraron deterioradas o



despedazadas fueron clasificadas en ítems generales como restos de crustáceos y restos de peces, vértebras, huesos y escamas. El material con un alto grado de digestión se categorizó como materia orgánica no identificable (MONI).

Para análisis isotópico de cada ejemplar se extrajo $\approx 1 \text{ cm}^3$ de músculo que se almacenó en un vial que se colocó en un horno a $60 \text{ }^\circ\text{C}$ durante 48 h para desecar las muestras. Para extraer los lípidos cada muestra fue colocada en 25 mL de éter de petróleo, se agitó con un sonicador por 15 min y finalmente se centrifugó tres veces a 2200 r.p.m. a baja temperatura. Posteriormente fueron lavadas tres veces con agua desionizada y colocadas nuevamente en el sonicador durante 10 min para eliminar urea (Kim & Koch, 2012). Cada muestra se maceró en mortero de vidrio para homogenizar el tejido. Se obtuvo una submuestra (0.6-1.0 mg), pesada en una balanza analítica ($\pm 0.0001 \text{ g}$) y almacenada en cápsula de estaño ($8 \times 5 \text{ mm}$). Los isótopos de carbono y nitrógeno fueron determinados en un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 NC con una interfaz ConFlo III conectado un espectrómetro de masas Delta Plus XP (EA-IRMS; ThermoQuest) en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra en Granada, España.

Se extrajeron y pesaron las dos gónadas y el hígado, y pesó el pez eviscerado. Se fijó en formalina al 4 % una fracción de tejido de la parte media de las dos gónadas que posteriormente fueron sometidas a técnicas de deshidratación, impregnación, penetración, corte y tinción en sucesivas soluciones de hematoxilina de Harris-eosina (Martoja & Martoja-Pierson, 1970). Se determinó microscópicamente el sexo y a hembras se les asignó el estado de desarrollo (Brown-Peterson *et al.*, 2011). Considerando que la especie es desovadora parcial asincrónica (Eddy *et al.*, 2019; Fogg *et al.*, 2017; Morris *et al.*, 2011), el estado de madurez más avanzado observado en los oocitos definió el estado reproductivo asignado. Los machos se categorizaron como maduros e inmaduros.

4.2.4 Análisis de datos

Se calcularon medidas de tendencia central (media aritmética) y dispersión (error estándar, coeficiente de variación, valores máximo y mínimo). Se evaluó el ajuste de datos a la distribución normal con la prueba de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene (Zar, 2010). Se evaluaron diferencias de la talla y el peso entre sexos con prueba de Mann-Whitney (datos sin normalidad pero con homogeneidad de varianzas) y de las señales isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) mediante la prueba t-Student dado que se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (McDonald, 2014; Zar, 2010).



La composición alimentaria de la especie se describió usando índices numérico -%N-, gravimétrico -%P- y frecuencia -%F- (Hyslop, 1980). Para corroborar la importancia de cada componente alimentario se utilizó el índice de importancia relativa -IIR- (Pinkas *et al.*, 1971):

$$IIR = (\%P + \%N) \%F$$

Para determinar si el pez león es depredador especialista o generalista se aplicó el índice estandarizado de Levin (Krebs, 1999):

$$B' = 1 / \sum \left(\frac{p_j^2}{a_j} \right)$$

Fluctúa entre 0 y 1. Valores menores a 0.6 indican que la especie tiende a ser especialista y mayores a 0.6 generalista (Labropoulou & Eleftheriou, 1997).

Los valores de los isótopos estables (δ) se calcularon mediante la fórmula

$$\delta^{15}N \text{ o } \delta^{13}C = [R_{muestra}/R_{estandar}] - 1] \times 100$$

siendo $R_{muestra}$ la proporción entre los isótopos $^{15}N/^{14}N$ para $\delta^{15}N$ y la proporción de los isótopos $^{13}C/^{12}C$ para $\delta^{13}C$ (Park & Epstein, 1961). Utilizando la función SIBER (*Stable Isotope Bayesian Ellipses in R*) se determinó la amplitud isotópica del pez león por sexo a través de elipses estandarizadas (Jackson *et al.*, 2011). La estimación de solapamiento isotópico se estimó utilizando la función *nicheROVER* en R (Lysy *et al.*, 2015), la cual se basa en el método bayesiano que calcula probabilidad de solapamiento utilizando información multidimensional como indicadores del nicho. Esta función se calculó con 10^4 iteraciones y 95 % de probabilidad de datos de cada grupo (i.e. machos vs hembras y hembras vs machos) que se encuentra en el espacio isotópico.

Para cada sexo se determinó relación talla-peso ajustando los datos al modelo:

$$Pt = a \times Lt^b$$

donde Pt es peso total, Lt es la longitud total, a es el intercepto y b es el coeficiente de crecimiento (Csrke, 1989). Se evaluó si coeficiente de crecimiento era significativamente diferente de 3, con una prueba t-



Student (Pauly, 1984) considerándose crecimiento isométrico si b no es significativamente diferente a 3 y alométrico en caso contrario.

Como indicadores de condición física de los peces se calcularon el índice gonadosomático (IGS), el índice hepatosomático (IHS) y el factor de condición de Fulton (FC) expresados en porcentaje (Lloret *et al.*, 2014):

$$FC = 100 \times Pt/Lt^3 \quad IGS = 100 \times Pg/Pe \quad IHS = 100 \times Ph/Pe$$

donde Pt es peso total (g), Lt longitud total (cm), Pg peso húmedo de la gónada (g), Pe peso eviscerado (g) y Ph peso húmedo del hígado (g). Estos índices se analizaron por sexo y estado de madurez gonadal.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Abundancia y características de los fondos

Se observaron 237 ejemplares de pez león entre 35 y 160 m de profundidad, 228 se encontraron en la ZMS, principalmente con el método de buceo de circuito cerrado. En ZMM y ZMI se evidenciaron cuatro y cinco individuos respectivamente, seis se observaron por medio de ROV, dos con cámara de deriva y uno capturado incidentalmente en una nasa.

Los estratos de profundidad presentaron fondos con diferentes tipos de relieves generalmente con agregaciones de peces juveniles. En ZMS se observaron esponjas grandes tipo barril, fondos duros cubiertos de algas y montículos rocosos con presencia de corales (BF1-BF6 y SC4). En ZMM se registraron grandes rocas con fauna asociada (SC1 y SC11). ZMI se caracterizó por fondos blandos con fauna dispersa (SC4, SC7 y SC8), con rocas pequeñas o medianas (Tabla 4.1; Figura 4.2).

En SC8 se observó un pez león a 160 m, asociado a fondo blando con rocas, siendo el ejemplar en el PNNCP registrado a mayor profundidad. En esa estación se registró presencia del coral *Madracis* sp. y gran variedad de equinodermos, corales y octocorales (Figura 4.2f).



Tabla 4.1. Características de las estaciones y abundancia del pez león. ZMS: zona mesofótica superior. ZMM: zona mesofótica media. ZMI: zona mesofótica inferior. BF: Bajo Frijol. ZP: zona de pesca. SC: sector del PNNCP.

Estación	Profundidad (m)	Zona	Abundancia	Muestréos	Descripción del fondo
BF1	40.0-43.1	ZMS	56	10	Fondo de bajo relieve, cubierto por rodolitos calcáreos, cascajo y algas. Gran variedad de esponjas (e.g. <i>Svenzea zeai</i> , y <i>Callyspongia</i> sp.), predominando <i>Xestospongia muta</i> . Ocasionalmente promontorios rocosos de origen coralino con presencia de octocorales, coralimorfarios y corales duros (e. g. <i>Montastraea cavernosa</i> , <i>Porites</i> sp., y <i>Mycetophyllia</i> sp.). Grandes agregaciones de peces (principalmente juveniles), crustáceos y moluscos.
BF2	34.7- 38.0		65	6	
BF3	35.0- 37.1		9	5	
BF4	35.4-37.0		61	6	
BF5	38.5		17	2	
BF6	43.7-45.0		19	3	
ZP1	103.0	ZMI	1	1	No hay descripción detallada del fondo. Con base en mapa geomorfológico del Parque, la zona se encuentra al borde de la plataforma continental en un área de baja pendiente, con pequeñas ondulaciones y canales submarinos, que pueden servir de refugio y hábitat para peces. El pez león fue capturado incidentalmente con nasa ilegal.
SC1	71.0-76.9	ZMM	2	1	Fondo duro y homogéneo cubierto por algas. Montículos dispersos de rocas grandes con octocorales, esponjas erectas e incrustantes, algunas especies de invertebrados y peces.
SC4	55.7	ZMS	1	1	En la zona superior fondo principalmente duro, de pendiente homogénea y cobertura algal. Se evidencian esponjas de gran tamaño y rocas de tipo coralináceas con fauna asociada. En zona profunda aumenta la pendiente y el fondo es más descubierto, con arena fina y montículos de rocas grandes con esponjas, octocorales y peces asociados.
SC4	139.9	ZMI	1	1	
SC 7	113.5		1	1	Se presenta una pendiente plana con fondos blandos y fauna dispersa. Presencia de algunas especies de esponjas pequeñas, octocorales, erizos y pargos.
SC11	72.3- 81.9	ZMM	2	1	Fondo arenoso con rocas grandes octocorales y esponjas asociadas.
SC8	120.0-160.0	ZMI	2	2	Fondo blando con fauna asociada a rocas de tamaño variable. Presencia de esponjas barril, lirios de mar, ofiueros, octocorales y corales escleractinios (<i>Madracis</i> spp.). Peces de las familias Holocentridae, Monacanthidae, Muraenidae y Labridae.

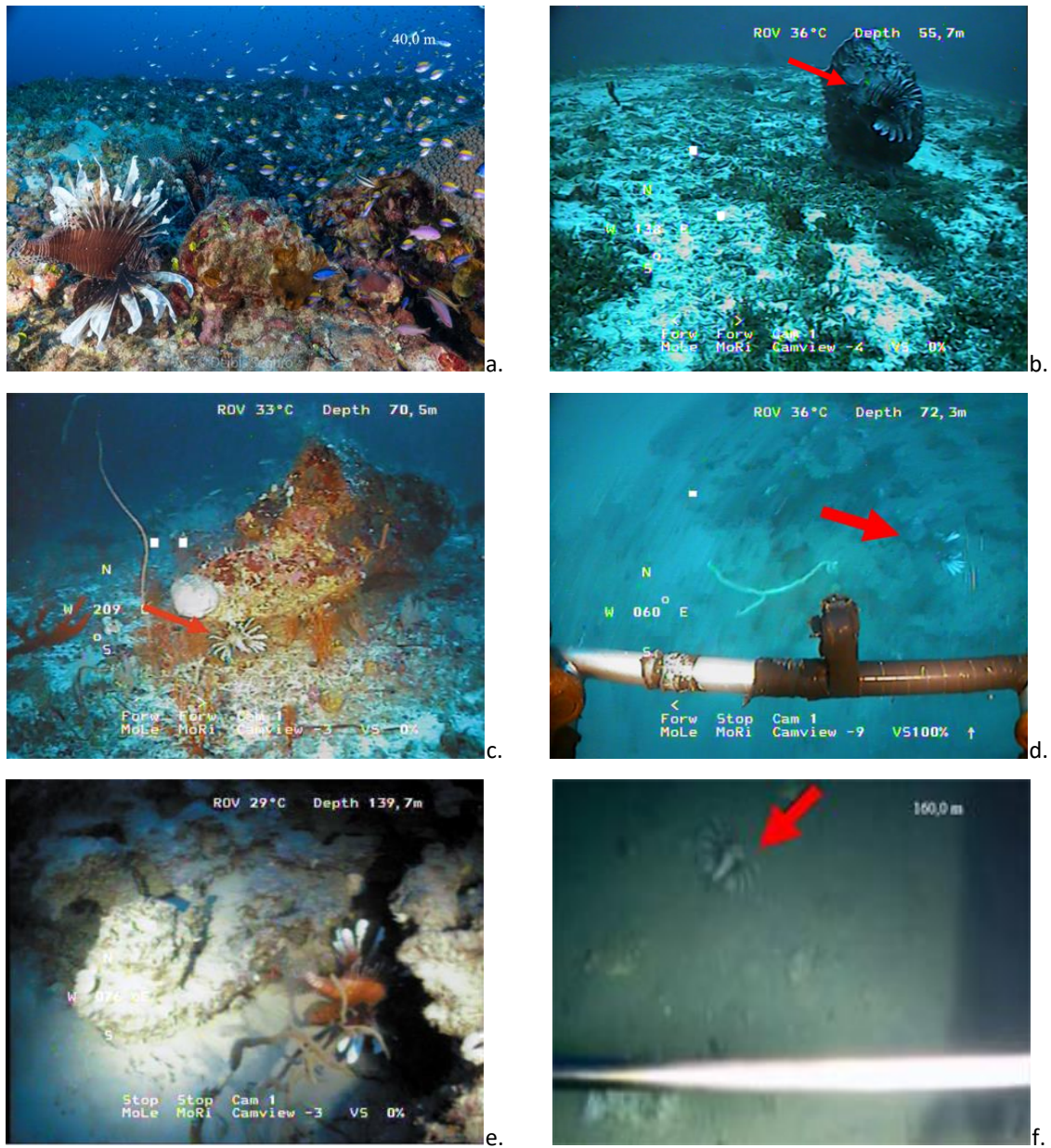


Figura 4.2. Sitios en los que fueron observados peces león en el PNNCP. ZMS (a y b), ZMM (c y d) y ZMI (e y f). Foto a (Deibis Seguro). Fotos b, c, d y e (Cedeño-Posso *et al.*, 2015). Foto f (Cedeño-Posso *et al.*, 2017).



4.3.2 Características morfológicas y relación talla-peso

Se capturaron 75 individuos de *P. volitans* con una talla de 30.5 ± 3.5 cm y un peso de 376.5 ± 43.5 g. El pez más pequeño midió 19.0 cm y el más grande 42.0 cm, y el peso osciló entre 61 y 790 g. Los machos fueron significativamente más grandes (prueba de Mann-Whitney, $U_{11,39} = 396.0$; $P < 0.001$) y pesados (prueba de Mann-Whitney, $U_{11,39} = 404.5$; $P < 0.001$) que las hembras. Las relaciones entre longitud y peso estimadas fueron isométricas para hembras (prueba t , $t_1 = 1,16$; $P = 0.25$), machos (prueba t , $t_1 = 0.89$; $P = 0.57$) y sexos combinados (prueba t , $t_1 = 0.56$; $P = 0.37$) (Figura 4.3). Sin embargo, la comparación de los modelos obtenidos indica que el crecimiento entre sexos es diferente (ANCOVA, $F_{3,71} = 235.4$; $P < 0.001$).

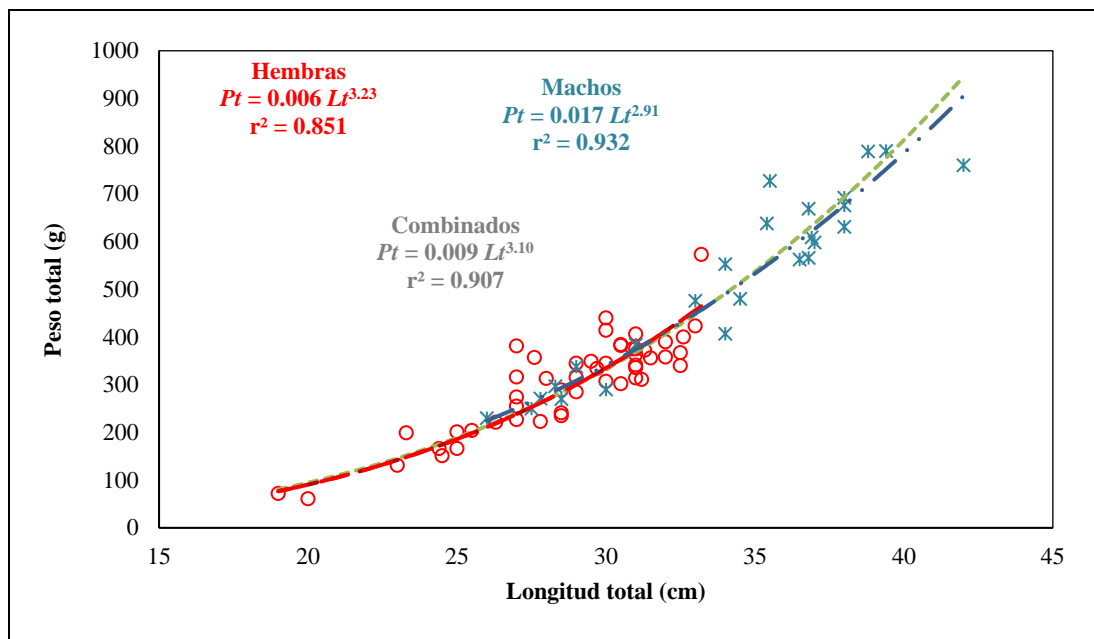


Figura 4.3. Relaciones talla vs peso de *Pterois volitans* ($n = 75$) en el PNNCP. Hembras: \circ . Machos: $*$. Lt: Longitud total. Pt: Peso total.

4.3.3 Hábitos alimentarios

De 75 estómagos analizados 66 (88 %) presentaron alimentos o restos de presas parcialmente digeridas y 9 estuvieron vacíos (12 %). Se identificaron 16 componentes alimentarios, siendo los crustáceos la categoría con mayor número de componentes ($S = 10$) en la dieta. Los restos de peces y MONI presentaron los mayores %P y %F (Tabla 4.2). De acuerdo con %N y %P las familias más importantes de teleósteos fueron Acanthuridae y Monacanthidae. Asimismo, esas dos fueron las de mayor frecuencia en el grupo de los peces (Tabla 4.2). Entre los crustáceos las familias con mayor %N y %P fueron Penaeidae y Palicidae, y con mayor %F fueron Palaemonidae y suborden Dendrobranchiata. De acuerdo con %IIR, Acanthuridae



fue la familia de mayor importancia, seguida por familias Penaeidae y Monacanthidae. La amplitud de nicho trófico del pez león en este ambiente es baja ($Bi = 0.22$).

El análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}C$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$) fue realizado a 19 hembras (30.5 ± 4.4 cm) y a 11 machos (35.6 ± 3.6 cm). En general, la media de $\delta^{13}C$ fue de -17.08 ± 0.36 ‰ (de -17.96 a -16.74 ‰) y el de $\delta^{15}N$ fue de 8.68 ± 0.46 ‰ (de 7.38 a 9.66 ‰). Los machos tuvieron un enriquecimiento de carbono (-17.06 ± 0.27 ‰ de $\delta^{13}C$) similar al de hembras (-17.15 ± 0.50 ‰ de $\delta^{13}C$), sin diferencias significativas (t-Student, $t_{28} = 1.2 \times 10^{-3}$; $P = 0.17$). Igualmente, los machos presentaron similar enriquecimiento de nitrógeno (8.85 ± 0.35 ‰ de $\delta^{15}N$) que hembras (8.60 ± 0.54 ‰ de $\delta^{15}N$), no detectándose tampoco diferencias significativas (t-Student, $t_{28} = 1.4$; $P = 0.17$).

Tabla 4.2. Índices tróficos porcentuales de las presas de *Pterois volitans* identificadas. N: número de individuos. %N: porcentaje en número. %P: porcentaje en peso. %FR: frecuencia relativa. %IIR: porcentaje del índice de importancia relativa.

Presas	N	%N	%P	%FR	%IIR
Teleostei					
Acanthuridae	7	19.44	14.36	7.58	9.60
Holocentridae	1	2.78	1.32	1.52	0.23
Monacanthidae	4	11.11	5.66	3.03	1.90
Labridae	1	2.78	1.60	1.52	0.25
Serranidae	1	2.78	0.07	1.52	0.16
Pomacentridae	1	2.78	1.04	1.52	0.22
Crustacea					
Crangonidae	1	2.78	0.61	1.52	0.19
Penaeidae	5	13.89	5.85	3.03	2.24
Palaemonidae	3	8.33	2.73	4.55	1.89
Dendrobranchiata	3	8.33	2.45	4.55	1.84
Squillidae	1	2.78	0.71	1.52	0.20
Portunidae	1	2.78	0.52	1.52	0.19
Mithracidae	1	2.78	0.52	1.52	0.19
Pseudosquillidae	2	5.56	1.67	3.03	0.82
Palicidae	3	8.33	3.16	3.03	1.30
Caridea	1	2.78	0.05	1.52	0.16
Restos de peces	-	-	29.40	27.27	-
Restos de crustáceos	-	-	0.71	1.52	-
Materia orgánica no identificada	-	-	27.58	46.97	-



El área de la elipse ($SEAc$) calculada mediante un modelo bayesiano fue de 0.49 ‰ en machos y 0.52 ‰ en hembras (Figura 4.4) consumiendo presas con un estrecho intervalo de $\delta^{13}C$ (≈ 1.4 ‰) y $\delta^{15}N$ (≈ 2.3 ‰). Se evidencia solapamiento de nicho isotópico entre sexos (machos vs hembras: 74.9% y hembras vs machos: 76.8%) indicando que a pesar de las diferencias de tamaño no hay un uso diferencial significativo de recursos o consumo de especies distintas como presas principales.

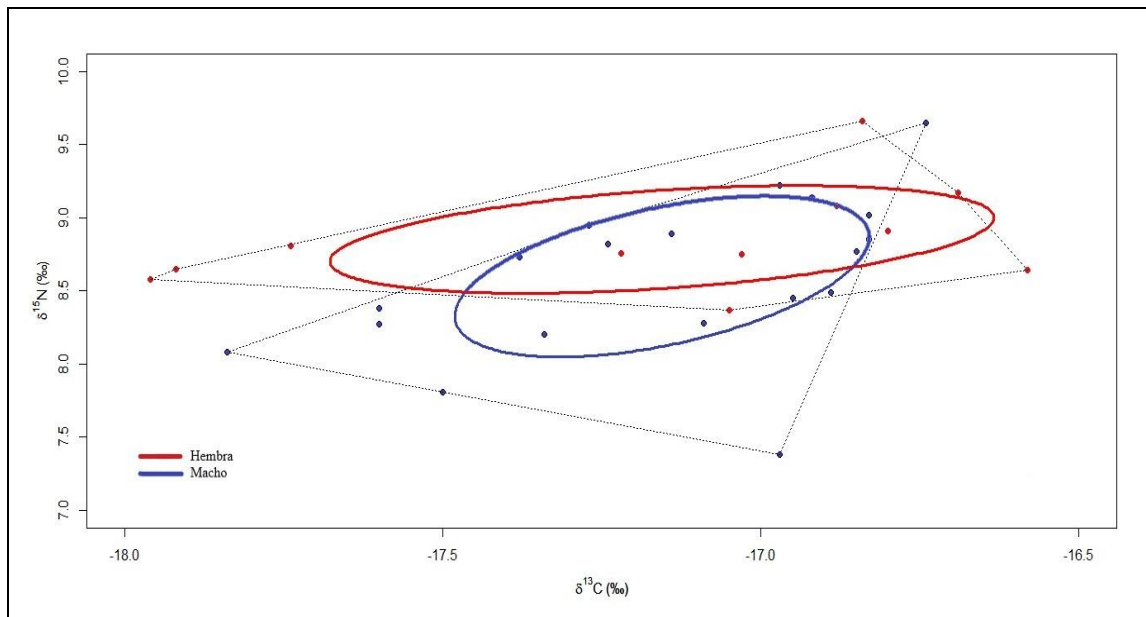


Figura 4.4. Amplitud del nicho isotópico de cada sexo. Las elipses estándar (nichos isotópicos) creadas por el análisis SIBER ($SEAc$) se superponen con los datos individuales (círculos).

4.3.4 Reproducción

Con base en la inspección visual de las gónadas, de los 75 peces colectados 50 fueron hembras y 25 machos. Se analizaron preparaciones histológicas de 50 individuos encontrando que todos eran maduros, 78 % eran hembras (19-33 cm, 61-440 g) y 22 % machos (29-42 cm, 338-760 g). En hembras, predominó la fase de regresión ($n = 15$), seguida de desove activo ($n = 10$), desove ($n = 9$) y desarrollo tardío ($n = 5$). Los peces en desarrollo fueron clasificados como tardíos ya que eran observables oocitos en crecimiento primario, alveolo cortical y vitelogenados (primarios y secundarios). En fase de desove eran evidentes oocitos vitelogenados terciarios, así como folículos postovulatorios; aquellos casos donde se observó migración o ruptura de la vesícula germinal fueron asignados como desove activo. Las gónadas en regresión se caracterizaron por la presencia no solo de folículos postovulatorios sino también de atresias.



Por su desarrollo ovocitario asincrónico pueden observarse varias etapas de la ovogénesis en el mismo ovario en desove activo (Figura 4.5). En todos los casos, las asignaciones realizadas macroscópicamente por inspección visual de las gónadas correspondieron con las microscópicas.

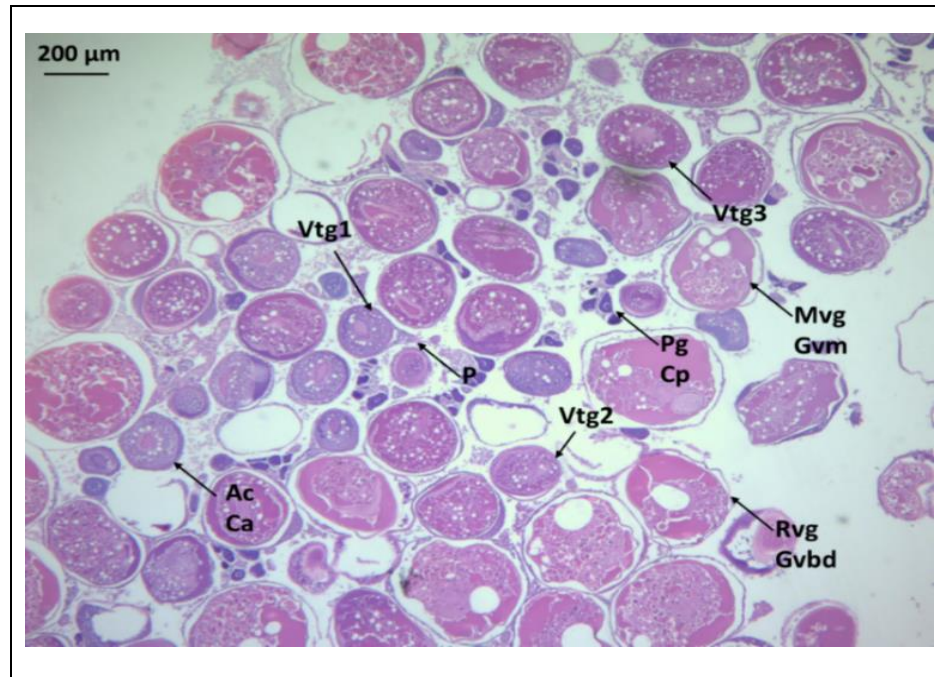


Figura 4.5. Microfotografía de la fase de desove activo de una hembra de *Pterois volitans*. Cp: crecimiento primario. P: pedúnculo. Ac: alveolo cortical. Vtg1: vitelogénesis primaria. Vtg2: vitelogénesis secundaria. Vtg3: vitelogénesis secundaria. Mvg: migración de la vesícula germinal. Rvg: rompimiento de vesícula germinal.

4.3.5 Condición corporal de los peces y ciclo gonadal

El factor de condición (FC) e índices gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) se muestran en la Figura 4.6. En hembras, el FC aumentó con el desarrollo gonadal (a medida que aumentó IGS) y alcanzó un pico en fase de desove activo, para ir disminuyendo después en regresión. El FC de machos maduros fue alto y similar al de las hembras durante el período de desove, mientras que IGS e IHS fueron bajos comparativamente. Los estados de madurez avanzados (desove y desove activo) se presentaron en hembras entre 25 y 33 cm Lt, aunque hubo registro de un individuo de 19 cm Lt en fase de regresión.

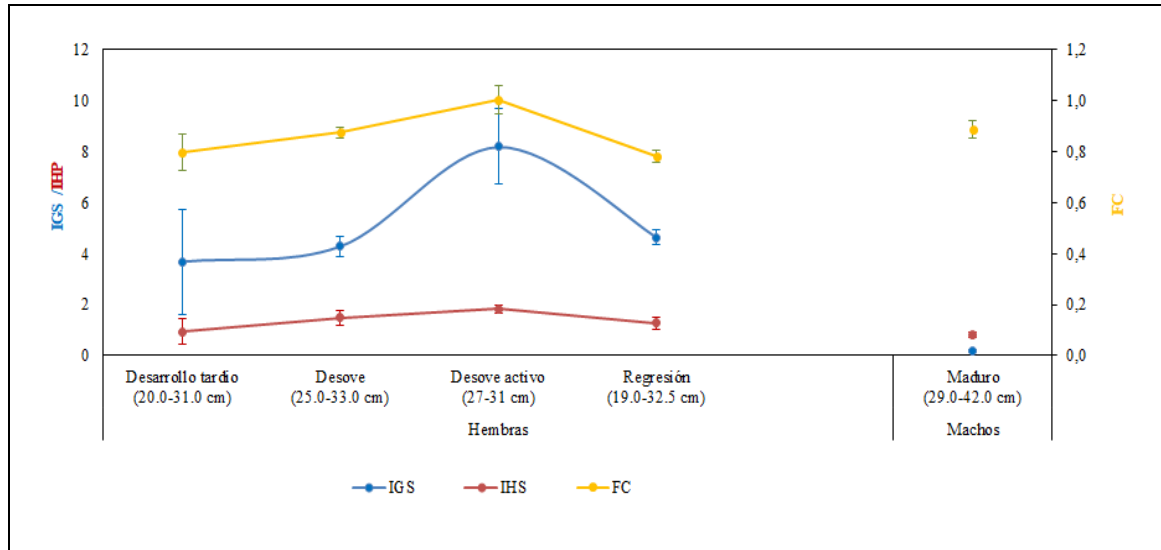


Figura 4.6. Factor de condición (FC), índice gonadosomático (IGS) e índice hepatosomático (IHS) de hembras de *Pterois volitans* en el PNNCP.

4.4 DISCUSIÓN

La presencia del pez león en las tres zonas ecológicas de los ECM del PNNCP (35-160 m de profundidad), coincide con lo encontrado en otros sectores del mar Caribe (Andradi-Brown, 2019) e indica el éxito de la colonización en ambientes mesofóticos del Caribe colombiano. La mayor cantidad de avistamientos en ZMS es consistente con registros en el Caribe occidental (Andradi-Brown, 2019), aunque también se debe considerar la mayor tecnología necesaria y la menor posibilidad de tiempo de buceo a mayor profundidad. Por lo tanto, en las ZMM y ZMI del Parque existe una mayor dificultad para controlar la población del pez león mediante actividades extractivas, a lo que se suma que hay menor impacto de la pesca (Goodbody-Gringley *et al.*, 2019), debido a que la pesca con línea de mano (arte más utilizado en zonas mesofóticas y profundas) tiene baja tasa de captura para esta especie. La nasa, que es el método que mayor frecuencia de capturas proporciona (Merlano-Cera & García-Urueña, 2018), es un arte de pesca prohibido dentro del PNNCP. Por tanto, en el área protegida se requiere la implementación de métodos de captura específicos para ecosistemas coralinos mesofóticos y profundos, dirigidos exclusivamente a esta especie (Harris *et al.*, 2020). La ampliación de profundidad máxima de avistamiento en el PNNCP, hasta 160 m, corrobora la capacidad de invasión del pez león en ambientes mesofóticos, con las implicaciones que eso podría tener sobre su funcionalidad (Agudo & Klein-Salas, 2014; Barbour *et al.*, 2011; Claydon *et al.*, 2012), teniendo en cuenta que estos ecosistemas han sido considerados de gran importancia para la conservación y protección debido a su alta riqueza íctica (Pinheiro *et al.*, 2016).



La abundancia del pez león en las zonas mesofóticas también está asociada al hábitat y disponibilidad de recurso alimentario, como ha sido evidenciado en otras zonas del Caribe (Agudo & Klein-Salas, 2014; Nuttall *et al.*, 2014). El PNNCP, por estar retirado de la costa (>32 km) y por tener un amplio intervalo de profundidad (34-1240 m), ofrece unas condiciones adecuadas para la proliferación del pez león en ambientes mesofóticos. La mayoría de avistamientos se dieron en sitios con esponjas de gran tamaño, agrupaciones de corales, octocorales y grandes rocas; la teoría afirma que la densidad del pez león en ECM es aparentemente afectada por complejidad del hábitat, lo que genera un nicho adecuado para esta especie (Andradi-Brown, 2019; Hunt *et al.*, 2019). Adicionalmente, *Pterois* comparte el hábitat con muchas especies de peces e invertebrados de importancia ecológica y económica y busca alimento en lugares con agregaciones de peces, predominantemente de tallas pequeñas (Schmahl *et al.*, 2008). Esto coincide con lo observado en ZMS del Parque y en otras zonas mesofóticas y profundas (Nuttall *et al.*, 2014; Whitfield *et al.*, 2014), sustentando la idea de que *Pterois* impacta las poblaciones de peces nativos del Parque, ya sea por consumo de peces juveniles y especies pequeñas, como por competencia con especies mesodepredadoras nativas por presas o refugios (Goodbody-Gringley *et al.*, 2019; Hunt *et al.*, 2019).

Los especímenes capturados tuvieron una talla media mayor a la registrada en arrecifes someros del Caribe colombiano (Abril-Torres, 2012; Muñoz-Escobar y Gil-Agudelo, 2012; Gómez-Pardo, 2014; Pabón y Acero P., 2016; Romero-Arteaga, 2017; Merlano-Cera y García-Urueña, 2018). Además, también superan en tamaño a los descritos en la mayoría de estudios realizados en Atlántico occidental (ver revisión en Acero P. *et al.*, 2019), exceptuando lo encontrado por Eddy *et al.* (2016) en Bermuda ($33,5 \pm 0,2$ cm) y Muñoz *et al.* (2011) en Carolina del Norte, EE. UU. ($30,9 \pm 0,5$ cm). Esto concuerda con la tendencia descrita en el área invadida de que los peces león tienden a ser más grandes a mayor profundidad (Andradi-Brown, 2019; Bustos-Montes *et al.*, 2020), lo que se relaciona con que (a) las capturas se hacen primordialmente en sectores someros, lo que disminuye tamaño y peso promedio con el paso del tiempo (Frazer *et al.*, 2012; Henly, 2017) y (b) puede haber migraciones ontogénicas de ecosistemas someros a profundos (Barbour *et al.*, 2010; Biggs & Olden, 2011; Claydon *et al.*, 2012).

Las estimaciones de las relaciones longitud-peso obtenidas no coinciden con el crecimiento alométrico registrado antes para esta especie (Barbour *et al.*, 2011; Darling *et al.*, 2011; de León *et al.*, 2013; Fogg *et al.*, 2013; Edwards *et al.*, 2014; Sandel *et al.*, 2015; Aguilar-Perera y Quijano-Puerto, 2016; Sabido-Itzá *et*



al., 2016; Villaseñor-Derbez y Fitzgerald, 2019; Chasqui *et al.*, 2020); sin embargo, se confirmó que los machos alcanzan mayores tallas (Edwards *et al.*, 2014). Fogg *et al.* (2019) afirman que el manejo de poblaciones de pez león requiere realizar estimaciones de las características del ciclo reproductivo y las tasas de crecimiento localmente, ya que en el caso de relación talla-peso existen diferencias significativas en estimaciones de biomasa calculadas a partir de la longitud de los peces cuando se están usando coeficientes diferentes a los de cada región en particular. Lo anterior, destaca la importancia de los hallazgos realizados, pionero en ambientes mesofóticos en Colombia, para el manejo y control de esta especie invasora en los ecosistemas locales. De este modo se podrá evaluar la efectividad de los programas asociados y el impacto sobre los ecosistemas, así como realizar futuras estimaciones de biomasa de esta especie.

4.4.1 Hábitos alimentarios

La alta proporción de presas en avanzado estado de digestión dificultó su identificación. Esto estuvo influenciado por el tiempo que se tardó entre captura y procesamiento de los ejemplares a causa de restricciones logísticas asociadas al muestreo en ambientes mesofóticos alejados de la costa. Por tanto, es necesario seguir analizando ejemplares de pez león, para conocer de forma más extensa y acertada su dieta en el Parque. En Bermudas también encontraron gran cantidad de estómagos con presas muy digeridas, infiriéndose que posiblemente la riqueza de presas del pez león podría ser mucho más amplia que la registrada (Eddy *et al.*, 2016). Además, la menor riqueza de presas en el PNNCP puede ser consecuencia a que en ambientes mesofóticos hay menor riqueza de especies con respecto a los someros, como lo registraron en Puerto Rico (Bejarano *et al.*, 2014), Curazao (Pinheiro *et al.*, 2016) y una revisión global de publicaciones entre 1968 y 2010 (Pyle *et al.*, 2019). A esto se añade que se ha encontrado menor diversidad y biomasa en los estratos más profundos en Bermudas (Stefanoudis *et al.*, 2019a).

Los ítems alimentarios encontrados en los análisis estomacales han sido previamente hallados en Estados Unidos, Bahamas, Bermudas, Golfo de México y el Caribe, donde la dieta del pez león está constituida principalmente por teleosteos y crustáceos (Acero-P. *et al.*, 2019; Dahl & Patterson III, 2014; Eddy *et al.*, 2016; Morris *et al.*, 2008; Muñoz *et al.*, 2011; Sandel *et al.*, 2015). Las familias de peces con mayor la importancia, Acanthuridae y Monacanthidae, han sido también registradas como presas en otros estudios en el Caribe, pero con una menor importancia numérica (Acero-P. *et al.*, 2019; Muñoz *et al.*, 2011; Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017), posiblemente debido a que se encontraban en menor frecuencia en los



estómagos. Estas dos familias tienen especies que son observadas en el PNNCP con abundancias de ocasionales a comunes (Chasqui-Velasco & González-Corredor, 2019). La importancia de la familia Penaeidae en la dieta del pez león, coincide con lo encontrado en otros estudios (Acero-P. *et al.*, 2019; Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017). En Cuba, se encontró que los individuos de tallas grandes consumieron principalmente camarones penéidos (Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017).

La amplitud del nicho trófico calculada fue contraria a las halladas en otros estudios en el Caribe, en los que el pez león se ha considerado como una especie generalista oportunista capaz de consumir gran cantidad de presas, llegando a superar las 200 especies (Acero-P. *et al.*, 2019). Esta habilidad de adaptarse a diferentes ambientes ha permitido el éxito poblacional de *P. volitans* llegando en algunos lugares a diezmar poblaciones de especies nativas de Haemulidae, Labridae y Pomacentridae (Albins & Hixon, 2008; Green *et al.*, 2012; Morris & Akins, 2009).

En el PNNCP, las razones isotópicas de carbono y nitrógeno en el pez león fueron menores a las registradas en estudios desarrollados a latitudes más altas, tanto en ambientes someros (Arredondo, 2016; Curtis *et al.*, 2017; Layman & Allgeier, 2012; Muñoz *et al.*, 2011) como profundos (Eddy *et al.*, 2020), así como en arrecifes coralinos someros del Caribe colombiano (Acero-P. *et al.*, 2019). El único estudio que tiene concentraciones similares de ambos isótopos fue realizado en Bahamas (O'Farrell *et al.*, 2014). Las menores concentraciones de isótopos en el ambiente mesofótico colombiano coinciden con lo encontrado recientemente en Bermudas (Eddy *et al.*, 2020). Las diferencias isotópicas entre zonas someras y profundas pueden ser reflejo de cambios en la estructura de la comunidad arrecifal en diversos taxones y de su baja conectividad (Stefanoudis *et al.*, 2019a, 2019b), y por lo tanto, puede cambiar la disponibilidad de presas para el pez león (Eddy *et al.*, 2020). Es importante destacar que macroalgas y pastos marinos no son comunes en aguas profundas, por lo cual los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en presas del pez león pueden disminuir con la profundidad a medida que las fuentes de carbono se vuelven más planctónicas y pelágicas (Eddy *et al.*, 2020).

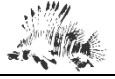
Los bajos intervalos de $\delta^{13}\text{C}$ (1,22 ‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (2,28 ‰) coinciden con la amplitud de nicho de Levins en cuanto a que, en el PNNCP, *Pterois* tiende a comportarse como especialista, lo cual ha sido observado en algunas regiones del Gran Caribe como Cuba y Bahamas donde fue evidente en individuos de gran tamaño (Green *et al.*, 2012; Rojas-Vélez *et al.*, 2019). En este contexto, en el PNNCP se puede estar reflejando una



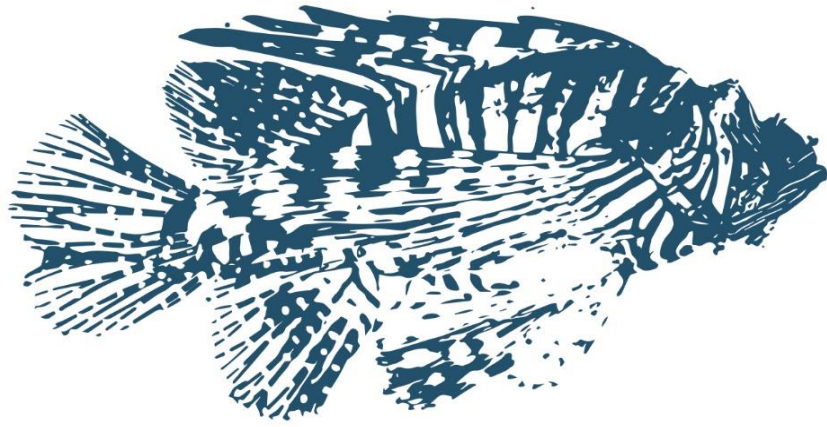
especialización alimentaria, ya que en decenas de especies ícticas se ha evidenciado que las generalistas pueden presentar una segregación trófica a nivel de subgrupos de individuos en nichos pequeños (Bolnick *et al.*, 2003). Si esto es así, debe tenerse en cuenta que los grupos especializados de una especie generalista pueden afectar a presas de manera similar a las especialistas en cuanto a la reducción e incluso extinción local de las mismas (Araújo *et al.*, 2011). Sin embargo, los resultados de este estudio pueden estar influenciados, en mayor o menor medida, por el bajo tamaño muestral, por lo que se requeriría realizar más análisis para describir completamente la dieta de este depredador.

4.4.2 Reproducción

El desarrollo ovocitario observado histológicamente en hembras de *P. volitans* en PNNCP coincide con la descripción realizada en el Golfo de México y en Cuba (Cruz-López *et al.*, 2020; Fogg *et al.*, 2017). El hecho de que las hembras capturadas estuvieran sexualmente maduras a pesar de haberse recolectado en diferentes épocas del año, es un indicio del potencial reproductor de la especie y de su capacidad para mantenerse reproductivamente activa durante un largo período e incluso durante todo el año, como se ha descrito en otras regiones (Fogg *et al.*, 2017; Gardner *et al.*, 2015). Este predominio de hembras maduras en ambientes profundos, coincide con lo encontrado en Bermudas (Eddy *et al.*, 2019) y sugiere que ambientes mesofóticos podrían ser lugares importantes para el ciclo de vida de esta especie, especialmente en lo concerniente a la reproducción. El patrón en el FC de las hembras durante la gametogénesis sugiere que hay una transferencia de energía (expresada en peso) para el desarrollo de ovarios. El IGS se incrementa durante la ovogénesis reflejando el aumento del peso relativo de gónadas, mientras que las reservas de grasa acumuladas en hígado se movilizan a los ovarios y el IHS disminuye rápidamente (Costa, 2013; Domínguez-Petit *et al.*, 2017); sin embargo, en este estudio los comportamientos de IGS e IHS son similares entre estados, lo que evidencia que en el *Pterois* la movilización de energía para la ovogénesis es rápida. Esto coincide con las diferencias en tamaño encontradas entre los dos sexos, ya que de la energía obtenida las hembras asignan una mayor proporción a la formación de productos gonadales (Gadgil *et al.*, 1970) que al crecimiento somático. El pez león madura entre el primer y el segundo año de vida (Bustos-Montes *et al.*, 2020; Fogg *et al.*, 2017), y tiene alta tasa de mortalidad (Bustos-Montes *et al.*, 2020), por lo que su estrategia energética debe ser suficientemente eficiente como para mantener tasas reproductivas altas y constantes, que compensen el gasto reduciendo su crecimiento con la maduración (Fogg *et al.*, 2019), al igual que se ha comprobado en otros teleósteos (Reznick, 1983; Roff, 1983). En el caso de los machos, el hecho de alcanzar mayores tallas



aumenta sus posibilidades de éxito en la competencia intrasexual y sus oportunidades de apareamiento (Fogg & Faletti, 2018; Shine, 1989). Los resultados de este primer estudio sobre la biología y ecología del pez león en el ambiente mesofótico del PNNCP resaltan la necesidad de continuar realizando esfuerzos de monitoreo y observaciones en todo el intervalo de profundidad del Parque, y la implementación de estrategias novedosas para control y manejo del pez león.



INTERACCIÓN DEL
PEZ LEÓN (*Pterois volitans*)
CON PRESAS ÍCTICAS
NATIVAS EN EL CARIBE
SUR

CAPÍTULO 3



5. CAPÍTULO 3. INTERACCIÓN DEL PEZ LEÓN (*Pterois volitans*) CON SUS POTENCIALES PRESAS ÍCTICAS EN EL CARIBE SUR

Adolfo Sanjuan Muñoz^{1, 2}, Carlos Polo Silva^{1, 5}, Daniel Ortiz Oyola¹, Juan Lozano Peña¹, Alejandra Puentes Sayo¹, Javier Torres Rodríguez¹, Antonio Delgado Huertas⁴, Diana Bustos Montes^{1, 3}, Dolors Vinyoles Cartanya² y Arturo Acero P³.

¹ Área de Ciencias Biológicas y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, Carrera 2 # 11-68, El Rodadero, Santa Marta, Colombia.

² Departament Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat Biologia, Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona (UB), Avda. Diagonal 643, Barcelona 08028, Spain.

³ Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia Sede Caribe. Calle 25 2-55, Rodadero Sur, Playa Salguero, Santa Marta, Colombia.

⁴ Laboratorio de Biogeoquímica de Isótopos Estables, Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC-UGR), Granada, España.

⁵ Coastal Marine Education and Research Academy. Clearwater, FL, USA

RESUMEN

La invasión del pez león es considerada una amenaza para la biodiversidad de los arrecifes coralinos y la estabilidad económica de las poblaciones de pescadores artesanales que dependen del usufructo de sus recursos. Se presume que este invasor puede alterar significativamente los ecosistemas arrecifales a través de la depredación sobre peces e invertebrados, y la competencia con peces mesodepredadores nativos. Sin embargo, los modelos de regresión múltiple multivariada basados en distancia -DistLM- indicaron que la composición y abundancia de la fauna íctica de presas nativas es influenciada significativamente por las variables predictoras asociadas a las características del hábitat como la cobertura del sustrato y la profundidad (DistLM, $p < 0.05$) más no por la densidad del pez león (DistLM, $p > 0.05$). En el sector de Bolívar los modelos de mezcla a partir de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en músculos de ocho presas en el sector de Bolívar evidenciaron que los peces planctívoros (*Azulina cyanea/Clepticus parrae*) son las mayores presas contribuyentes a la dieta del pez león con $74.8 \pm 5.5 \%$, seguida por el invertívoro *Haemulon aurolineatum* con $11.2 \pm 6.8 \%$. En el sector del Magdalena el modelo de mezcla con 9 recursos alimentarios indicó que la presa principal es *Scarus iseri* con $48.7 \pm 1.6 \%$ seguido por los peces planctívoros (*Azulina cyanea/Chromis spp.* y *Clepticus parrae*) con $45.4 \pm 2.3 \%$. En los dos sectores, los peces planctívoros son un recurso alimentario importante para el pez león, pero en Magdalena los peces demersales con hábitos tróficos herbívoros son los más importantes. Las diferencias en el contenido de $\delta^{13}\text{C}$ y mayor nicho isotópico en Magdalena confirma la plasticidad trófica de la especie invasora.

Palabras clave: *Pterois*, pez león, bioinvasión, Caribe, dieta, estructura de peces presas, isótopos estables.



5.1 INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son los ecosistemas marinos más biodiversos del mundo y en ellos habitan al menos el 25 % de los peces marinos conocidos (Spalding *et al.*, 2001). Gran parte de esta fauna íctica está conformada por pequeños peces herbívoros o invertívoros que nadan en grupos a poca distancia del sustrato arrecifal y que tienden a ser fieles al lugar (Sale, 1991), por lo que son consumidos por peces piscívoros de tamaño medio (Hixon, 2015). Se considera que los depredadores regulan a las poblaciones de presas favoreciendo una alta diversidad local al controlar el dominio de una o pocas especies mediante la depredación de las más abundantes (Almany & Webster, 2004; Paine, 1966). Esto propicia una mortalidad de presas dependiente de la densidad (Almany & Webster, 2004; Osenberg *et al.*, 2002) y en algunos casos un efecto indirecto positivo (comensalismo indirecto) en la abundancia de otras especies de presas potenciales haciendo que aumente su diversidad (Webster & Almany, 2002). Sin embargo, algunos estudios han encontrado evidencia de que, en ciertas circunstancias, los depredadores pueden tener mayores efectos sobre las especies que son menos abundantes, lo que puede conducir a su disminución y extinción dentro de la comunidad (Almany & Webster, 2004).

En los arrecifes coralinos los peces piscívoros son un componente común y conspicuo. Sin embargo, los grandes depredadores cada vez son más raros debido a que la sobrepesca ha disminuido sus poblaciones (Jackson *et al.*, 2001; Valdivia-Acosta, 2014; Ward-Paige *et al.*, 2010), produciéndose el fenómeno conocido como “liberación de los mesodepredadores” en el que la abundancia de los mesodepredadores no es controlada por los grandes depredadores (Hixon, 2015; Soule *et al.*, 1988; Stallings, 2009). Esto ha propiciado que, en condiciones naturales, los piscívoros de nivel trófico medio asuman un papel clave en la regulación de especies de menor nivel trófico (Hixon, 2015), pero en varias regiones del mundo la “sobrepesca malthusiana” (Pauly, 1990) en los arrecifes ha conllevado a que también las poblaciones de mesodepredadores hayan disminuido y en algunos casos drásticamente (Hixon, 2015; Pauly, 1990).

La complejidad del hábitat y la cobertura del sustrato por organismos sésiles modulares también puede influir sobre la diversidad y abundancia de peces arrecifales, pero su efecto sobre la estructura de los pequeños peces, al interactuar con los depredadores piscívoros, es variable (Ault & Johnson, 1998; Bell & Galzin, 1984; Gratwicke & Speight, 2005; Jones *et al.*, 2004; Komyakova *et al.*, 2013; Munday, 2004; Willis & Anderson, 2003). Por ejemplo, Jones *et al.* (2004) encontraron que una disminución significativa de la cobertura coralina propició una pérdida de alrededor de 75 % en la abundancia de los peces arrecifales y que 50 % de especies tuvieron disminución en su abundancia a menos de la mitad. Komyakova *et al.*



(2013) hallaron una fuerte relación de la riqueza y abundancia total con la cobertura y riqueza coralina pero una débil asociación con la complejidad topográfica.

Las invasiones llevadas a cabo por especies animales depredadoras se consideran como una de las causas de disminución y extinción local de especies nativas a nivel global (Anton *et al.*, 2020). Las especies invasoras depredadoras generalistas afectan potencialmente a una gran cantidad de especies, pero se considera que el riesgo de que extingan una especie localmente es mucho menor al que lo haga una especialista que se concentra en una o pocas presas (Rilov, 2009). Sin embargo, más recientemente varios estudios han encontrado que en especies generalistas puede presentarse cierto grado de especialización trófica por repartición de recursos dentro de subgrupos de individuos especializados en nichos pequeños, por lo cual pueden afectar a las poblaciones de presas de manera similar a las especialistas, reduciéndolas e incluso extinguiéndolas localmente (Araújo *et al.*, 2011; Clavel *et al.*, 2011).

La invasión del pez león se ha considerado una amenaza latente para la biodiversidad de los arrecifes coralinos y la estabilidad económica de las poblaciones de pescadores artesanales que dependen del usufructo de los recursos del arrecife (Acero-P. *et al.*, 2019; Ballew *et al.*, 2016). Se argumenta que el invasor puede alterar significativamente los ecosistemas arrecifales a través de la depredación sobre peces e invertebrados, y la competencia con mesodepredadores nativos (Acero-P. *et al.*, 2019; Albins & Hixon, 2008; Eddy *et al.*, 2016; Hackerott *et al.*, 2013). La depredación sobre especies pequeñas y juveniles de especies más grandes (incluyendo depredadores y competidores residentes) podría posibilitar directamente la disminución de especies ecológicamente claves para el mantenimiento de los arrecifes coralinos, especies con algún grado de amenaza o algunas de importancia económica para las poblaciones pesqueras artesanales (Albins & Hixon, 2008). Debido a sus novedosas técnicas y a que las potenciales presas no han coevolucionado con él, y puede que no lo reconozcan como un depredador, el pez león tiene una alta eficiencia depredatoria que puede tener gran efecto ecológico tanto en las especies de presas nativas como en los competidores potenciales (Albins & Lyons, 2012; Hackerott *et al.*, 2013). También puede tener efectos indirectos si las presas aprenden a reconocer al invasor como un depredador y dedican más tiempo en estrategias antidepredatorias, disminuyendo sus actividades alimentarias o reproductivas (Sih *et al.*, 2010).

Las evaluaciones del efecto de la depredación del pez león sobre las comunidades ícticas en el área invadida han obtenido resultados contrastantes que van desde un fuerte impacto negativo en la abundancia, riqueza, composición y reclutamiento (Albins, 2013, 2015; Albins & Hixon, 2008; Ballew *et al.*, 2016; Green *et al.*, 2012) hasta la no detección de efectos significativos (Elise *et al.*, 2015; Hackerott *et al.*, 2017). Estas diferencias se han atribuido a las diferencias en los atributos poblacionales del pez león



y la fauna íctica, características de los hábitats, impactos más acentuados de otros factores, experimentos con densidades excesivamente altas e irreales del pez león y diferencias en la temporalidad y espacialidad de los estudios (Elise *et al.*, 2015; Hackerott *et al.*, 2017). La mayoría de los estudios se han realizado en periodos temporales cortos (menos de un año) y algunos han sido puntuales a nivel espacial.

En las últimas décadas los isótopos estables han sido utilizados ampliamente como una herramienta para evaluar con mayor precisión el uso de los recursos alimentarios de los depredadores. El análisis de isótopos estables (AIE) proporciona una información integrada en el tiempo de la relación entre los depredadores y sus presas permitiendo obtener información detallada del papel trófico general de los organismos en la red alimentaria (Layman *et al.*, 2007) y constituye una herramienta cuantitativa novedosa y útil para comprender los efectos de las especies invasoras (Jackson *et al.*, 2012). Una de las aplicaciones más comunes del AIE es estimar las contribuciones proporcionales de las fuentes de recursos a una mezcla (Phillips, 2012). Para esto, lo más común es reconstruir las dietas de los animales midiendo la composición isotópica como $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de muestras de tejido del depredador y las presas para hacer inferencias sobre la dieta (Phillips & Koch, 2002). Los modelos matemáticos de mezcla son las herramientas que se utilizan para convertir los datos isotópicos en estimas de las proporciones de contribución de distintas presas a la dieta del consumidor (Phillips *et al.*, 2005) y su base conceptual es que “Tú eres lo que comes (más unas pocas partes por mil)” (DeNiro & Epstein, 1978)

Con base en lo anterior el objetivo de este capítulo es responder si (i) la densidad del pez león afecta negativa y significativamente a la estructura (composición y abundancia), la riqueza y densidad de sus presas, y (2) sino es el pez león, qué componentes del sustrato se relacionan significativamente con los atributos de la comunidad de presas nativas.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1 Área de estudio

Los muestreos se llevaron a cabo en las costas de los departamentos de Bolívar y Magdalena (Figura 5.1) ubicadas en las regiones suroccidental y nororiental del Caribe continental colombiano. Estas regiones se diferencian principalmente con base en si se presenta o no un evento de surgencia cuya principal característica es la diferencia en la temperatura superficial del mar (Bernal *et al.*, 2006; Bula-Meyer, 1977). En la región suroccidental, en donde no hay surgencia, se muestreó en el ambiente costero de Bolívar (BOL-COS) específicamente en la isla de Barú. En la región nororiental, en la que se presenta una surgencia temporal en época seca, se muestreó en el ambiente costero del Magdalena (MAG-COS) específicamente en la bahía de Taganga y la ensenada de Granate (Figura 5.1). Este ambiente está constituido por arrecifes



y tapetes coralinos franjeantes y de parche (Díaz *et al.*, 2002) con la menor cobertura de coral (< 20 % en promedio) de los arrecifes del Caribe colombiano (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010).

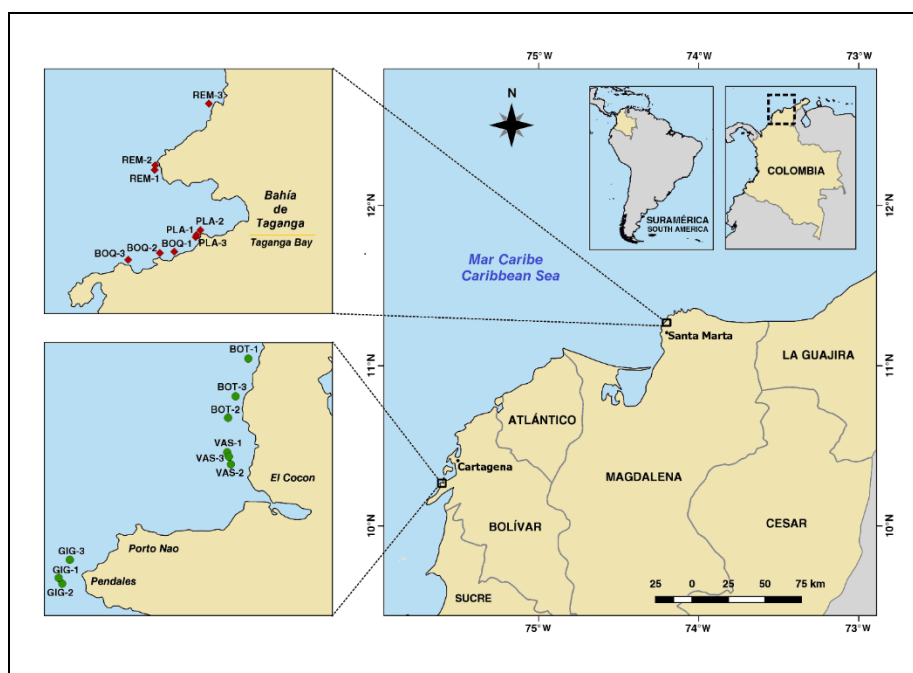


Figura 5.1. Ubicación de las localidades en las que se dispusieron los transectos fijos en Magdalena y Bolívar. REM: Remanso, PLA: Playetas, BOQ: Boquerón, BOT: piedra Botas, VAS: ciénaga de Los Vásquez y GIG: punta Gigante. Elaborado por Shirly Bello Escobar.

5.2.2 Fase de campo

El seguimiento de la estructura (composición especies y abundancia) de especies ícticas arrecifales nativas, presas del pez león, se llevó a cabo entre octubre de 2016 y noviembre de 2019, en los sectores de Magdalena costero (MAG-COS) y Bolívar costero (BOL-COS). Para la evaluación de los posibles cambios espaciales y temporales de la comunidad íctica de presas y la abundancia del pez león se realizaron muestreos considerando las épocas climáticas típicas del Caribe colombiano (seca y lluviosa): dos en 2016, dos en 2017, cuatro en 2018 y tres en 2019. En cada sector se realizaron recorridos exploratorios definiendo tres localidades a muestrear en cada uno, con base en la presencia del pez león (Figura 5.1 Suplemento S3-1). En cada localidad se llevaron a cabo censos visuales entre las 9 y las 13 h en tres transectos de banda.

5.2.2.1 Descripción del sustrato

En febrero de 2018 y febrero de 2022, se evaluó la cobertura del sustrato arrecifal (*i. e.* corales, algas, octocorales, esponjas y arena) en las 18 estaciones de monitoreo fijas (Figura 5.1). En cada estación se estimó la cobertura (%) del sustrato arrecifal utilizando el método de “punto intercepto en transecto”



(Dodge *et al.*, 1982; Hill & Wilkinson, 2004). Este método consiste en extender una cinta métrica sobre el fondo (transecto), observando cada 10 cm el componente del sustrato que está justamente debajo. Se colocaron en forma paralela tres transectos fijos de 25 m. Los corales se identificaron a nivel de especie y los demás componentes bióticos y abióticos del fondo se agruparon en categorías generales [i. e. macroalgas, esponjas, gorgonáceos y arena (Garzón-Ferreira *et al.*, 2002)]. Los grupos bióticos fueron seleccionados por ser proveedores de microhábitats para otros organismos marinos, entre ellos los peces.

5.2.2.2 Caracterización de especies presas

En transectos de banda de 25 × 2 m se identificaron y contabilizaron todos los peces nativos con tallas menores a 15 cm de longitud total al igual que todos los ejemplares de pez león (Green, 2012). Se realizó un recorrido nadando lentamente a lo largo del transecto considerando las especies que no tienen hábitos crípticos y posteriormente se realizó un recorrido de vuelta considerando las especies con hábitos crípticos no tenidas en cuenta anteriormente. Para el pez león y las especies criptobentónicas se hizo una búsqueda exhaustiva revisando todas las grietas, agujeros y oquedades con el uso de lámparas de buceo cuando fue necesario con el fin de obviar la subestima de éstas. Los censos visuales fueron realizados por el mismo investigador con el fin de minimizar el error debido al observador y se ejecutaron en 40 min.

5.2.2.3 Análisis de isótopos estables (AIE) del pez león y las presas ícticas

Los peces león para el AIE fueron capturados con arpones tipo hawaiano (que minimiza el daño a corales, peces nativos y otros componentes del arrecife) e inmediatamente se procedió a cortar las espinas dorsales, ventrales y anales con una tijera para evitar accidentes. Se obtuvieron muestras de 15 especies de presas nativas en Magdalena y 12 en Bolívar. Los especímenes de presas nativas fueron obtenidos de estómagos de peces león o adquiridos por compra a pescadores artesanales que los capturan fortuitamente en sus actividades pesqueras. Todos los especímenes fueron guardados en bolsas plásticas y se introdujeron en neveras de poliestireno expandido con abundante hielo para su adecuada conservación (Stallings *et al.*, 2015).

5.2.3 Análisis de laboratorio

Los peces fueron codificados fotografiados, medidos (longitud total: L_T) y pesados (masa húmeda: M_T). La L_T fue medida con un calibrador (± 0.05 mm) y la masa total con una balanza analítica Ohaus (± 0.0001 g).

Para el AIE se extrajeron muestras de músculo de la región dorsal que fueron colocadas en viales. Posteriormente, se llevó a cabo la extracción química de lípidos y urea usando una técnica conservadora



que mantiene la integridad de la muestra al minimizar la pérdida de aminoácidos e impedir modificaciones en las señales isotópicas, y extrae más eficientemente los lípidos (Kelly & Martínez del Rio, 2010; Kim & Koch, 2012). Los viales se colocaron en un horno a 60 °C para secar completamente las muestras, durante 48 h. A cada muestra se le añadieron 25 mL de éter de petróleo y se colocó en un baño de ultrasonido por 15 min y finalmente se centrifugó a 2200 RPM a baja temperatura; este procedimiento se realizó tres veces para una extracción completa de lípidos. Posteriormente las muestras fueron lavadas tres veces con agua desionizada y colocadas nuevamente en el baño de ultrasonido por 10 min para remover la urea, porque se sabe que los tejidos a los cuales no se les extrae este compuesto tienden a presentar valores reducidos de ^{15}N (Kim & Koch, 2012). Finalmente se procedió a macerar cada muestra en un mortero de vidrio, con el fin de que el tejido deshidratado quedara lo más fino y homogéneo posible. Del tejido pulverizado se obtuvo una submuestra (0.6-1.0 mg), que fue pesada en una balanza analítica (± 0.0001 g) y almacenada en cápsula de estaño (8 x 5 mm). Los isótopos de carbono y nitrógeno fueron determinados en un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 NC con una interfaz ConFlo III conectado un espectrómetro de masas Delta Plus XP (EA-IRMS; ThermoQuest) en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra en Granada, España.

Las razones isotópicas fueron expresadas en notación delta (δ) usando la fórmula que las expresa en partes por mil (Kim & Koch, 2012):

$$\delta^X = ((R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}})-1) \times 1000$$

Donde “X” es el elemento, h es la masa del isótopo pesado y “ R_{muestra} ” y “ $R_{\text{estándar}}$ ” son las razones isotópicas del isótopo pesado sobre el ligero (*i.e.* $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la muestra y el estándar respectivamente. El estándar utilizado fue V-PDB (*Belemnite americana* de Viena) para el carbono y el N_2 atmosférico para el nitrógeno. La precisión del método fue de 0.1.

5.2.4 Análisis de datos

5.2.4.1 Descripción del sustrato

Para comparar la cobertura de los componentes del sustrato entre los dos sectores se llevaron a cabo pruebas t-Student cuando se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, t-Welch cuando se cumplió únicamente el ajuste a la normalidad y Mann-Whitney cuando solo se presentó homogeneidad de varianzas (McDonald, 2014; Zar, 2010). El ajuste a la normalidad fue evaluado previamente con la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Bartlett cuando hubo ajuste a la normalidad y Levene cuando no la hubo (McDonald, 2014; Zar, 2010).



5.2.4.2 Caracterización de la comunidad de especies ícticas nativas

Las diferencias temporales de la abundancia y la riqueza de presas del pez león en cada sector fueron evaluados mediante pruebas de Permanova univariada utilizando la distancia euclidiana, el método de permutación sin restricciones, la suma de cuadrados tipo III y 9999 permutaciones. Las diferencias de la estructura (composición y abundancia) de los peces nativos entre sectores y épocas fueron evaluadas mediante pruebas de Permanova multivariadas utilizando el índice de disimilitud de Bray-Curtis, el método de permutación de residuales bajo un modelo reducido, la suma de cuadrados tipo III y 9999 permutaciones. Para determinar entre que pares de ítems se presentaban las diferencias se realizaron rutinas adicionales *post hoc* de Permanova para comparaciones por pares (Anderson *et al.*, 2008). La abundancia de cada especie de presa fue transformada con raíz cuarta para disminuir la contribución a la similitud de las especies numéricamente dominantes (Sommerfield & Clarke, 1995). Las tendencias centrales espaciales y temporales de la composición y abundancia de especies fueron representadas por promedios *bootstrap* en un diagrama de escala multidimensional (MDS) con sus correspondientes intervalos de 95 % (Clarke & Gorley, 2015). Se usó un diagrama de sombras (o mapa de calor) para representar las 25 especies más abundantes de acuerdo al sector y la época (Clarke *et al.*, 2014), utilizando la rutina *matrix display* en Primer v.7 (Clarke & Gorley, 2015).

5.2.4.3 Nicho isotópico y contribución de los recursos alimentarios al pez león

Fueron utilizados los valores isotópicos de los ejemplares de pez león de los ambientes BOL-COS y MAG-COS que se muestrearon en el mismo periodo en que se obtuvieron las presas. Para $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ fueron evaluados los supuestos de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Bartlett en los casos que se presentó normalidad, y la prueba de Levene en los casos en que no la hubo (Zar, 2010). Las diferencias de los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre los ambientes y categorías de tamaño “grandes” y “pequeños” [determinadas a partir de la mediana corporal; (O’Farrell *et al.*, 2014)] se evaluaron mediante pruebas de Permanova univariadas utilizando la distancia euclidiana, el método de permutación sin restricciones, la suma de cuadrados tipo III y 999 permutaciones (Anderson *et al.*, 2008).

El nicho isotópico de las categorías de tamaño en cada sector se determinó con base en el área de la elipse estándar bayesiana (SEA_b por su sigla en inglés). Esta métrica presenta una relación estrecha con el nicho trófico de las especies ya que contiene información de lo que consumen y el lugar que habitan (Newsome *et al.*, 2007). Además de representar el nicho trófico, esta medida tiene la ventaja de estar menos influenciada por tamaños de muestra pequeños y de permitir comparaciones entre muestras de tamaños



diferentes al estar basado en métodos bayesianos (Jackson *et al.*, 2011). Para la estimación de la SEA_b se utilizó el paquete “Elipses bayesianas de isótopos estables” desarrollado en R -SIBER- (Jackson & Parnell, 2021). La SEA_b (moda) de las categorías de tamaño y sus respectivos intervalos de credibilidad (IC) fueron estimados con la simulación de la cadena Markov Monte Carlo (Jackson *et al.*, 2011). En la simulación se usaron dos cadenas de 20000 iteraciones con 10 submuestreos y descarte de las primeras 1000. La contribución de las presas en la dieta del pez león se estimó a partir de los valores isotópicos ($\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$) de los individuos del pez león y de las presas obtenidas. En cada uno de los sectores se tuvieron en cuenta las especies presa con más de cinco muestras. Como los modelos de mezcla no funcionan adecuadamente cuando hay muchas presas (Phillips *et al.*, 2014), algunas se agruparon considerando que tuviesen el mismo hábito alimentario o sus valores isotópicos fueran similares. De esta manera en BOL-COS se integraron los planctívoros (*Azurina cyanea* y *Clepticus parrae*), las damiselas herbívoras (*Stegastes diencaeus*, *S. leucostictus* y *S. partitus*) y los cirujanos herbívoros (*Acanthurus chirurgus* y *A. tractus*) y en MAG se integraron los planctívoros (*A. cyanea*, *Azurina multilineata* y *C. parrae*), los cirujanos herbívoros (*A. chirurgus* y *A. tractus*), los invertívoros no crípticos (*Thalassoma bifasciatum* y *Halichoeres garnoti*), los invertívoros crípticos (*Paroncheilus affinis* y *Phaeoptyx pigmentaria*) y los invertívoros con valores isotópicos similares *Serranus tigrinus* y *Apogon maculatus*. El factor de enriquecimiento trófico utilizado fue de 2.70 ± 0.19 para el $\delta^{15}N$ y de 2.40 ± 0.26 para el $\delta^{13}C$, ya que estos fueron determinados experimentalmente para el pez león en el Atlántico occidental (Eddy, 2019). Para determinar la contribución de cada recurso se empleó el paquete del modelo de mezcla de isótopos estables desarrollado en R -SIMMR- (Parnell, 2021) que se basa en métodos bayesianos (Parnell *et al.*, 2013, 2010). La contribución promedio de las presas y sus respectivos intervalos de credibilidad fueron estimados con la simulación de la cadena Markov Monte Carlo (Parnell *et al.*, 2013). En cada modelo se usaron cuatro cadenas de 50000 iteraciones con 10 submuestreos y descarte de las primeras 5000.

5.2.4.4 Interacción entre factores ambientales y especies presas ícticas nativas

Se realizó un *draftsman plot* para examinar la distribución de las variables ambientales (bióticas y abióticas) predictoras (densidad del pez león, densidad de depredadores nativos, profundidad y cobertura del sustrato por corales, esponjas, algas, gorgonáceos y arena) y la potencial multicolinealidad entre ellas; se tuvo en cuenta la correlación de Pearson para determinar si había variables redundantes, es decir que la correlación entre ellas fuese altamente significativa [i. e. $p > 0.9$ y $p < 0.05$ (Anderson *et al.*, 2008; Clarke & Gorley, 2015)]. Debido a que presentaban sesgos pronunciados, los datos de la densidad del pez león y los depredadores nativos fueron transformadas con $\ln x + 1$, y la cobertura de corales, gorgonáceos, algas, esponjas y arena con el arcosen de la raíz cuadrada (Clarke & Gorley, 2015). La abundancia de cada presa nativa fue transformada con $\ln x + 1$ (Sommerfield & Clarke, 1995). A partir de una matriz de similitud de



Bray-Curtis se evaluó la relación entre la estructura de la comunidad de presas nativas (*i. e.* composición y abundancia) y las variables predictoras llevando a cabo modelos de regresión lineal múltiples multivariados basados en distancia -DistLM- con el procedimiento paso a paso, el criterio de R^2 ajustada y 9999 permutaciones (Anderson *et al.*, 2008) y fueron visualizados mediante análisis de redundancia basados en distancia -dbRDA- (Anderson *et al.*, 2008; Legendre & Anderson, 1999; McArdle & Anderson, 2001). Las mismas rutinas fueron realizadas con base en la presencia de la comunidad pero a partir de una matriz de distancia euclidiana (Anderson *et al.*, 2008). Complementariamente, utilizando la distancia euclidiana se valoró la relación entre la abundancia de cada presa nativa y la del león como variable predictora realizando modelos de regresión univariados basados en distancia con el criterio de R^2 ajustada y 9999 permutaciones (Anderson *et al.*, 2008).

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Descripción del sustrato

El componente del sustrato que dominó en ambos sectores fueron las algas ($\approx 62\%$), seguido por los corales en el sector de Bolívar costero (BOL-COS) y la arena en Magdalena costero (MAG-COS). En BOL-COS el tercer componente en importancia fue la arena mientras en MAG-COS fueron las esponjas y gorgonáceos. La tendencia general de cobertura del sustrato descrita para cada sector es prácticamente la misma en cada una de sus localidades (Tabla 5.1). Se presentaron diferencias entre sectores de la cobertura de corales (t-Welch, $t = 5.58$; $gl = 16$; $p = 1.7 \times 10^{-4}$), esponjas (t-Student, $t = 6.67$; $gl = 16$; $p = 1.1 \times 10^{-5}$), gorgonáceos (t-Welch, $t = 2.89$; $gl = 16$; $p = 0.02$) y arena (Mann-Whitney, $W = 65$; $gl = 9, 9$; $p = 0.03$), pero no entre la cobertura algal (t-Student, $t = 0.07$; $gl = 16$; $p = 0.94$).

En BOL-COS se observaron 28 especies de corales duros y en MAG-COS 20. En cuanto a la cobertura coralina las especies más abundantes en BOL-COS fueron *Orbicella franksi* (31.9%), *Agaricia tenuifolia* (26.6%), *Agaricia lamarcki* (6.7%) y *Orbicella faveolata* (5.84%). Las demás especies aportaron menos de 5% a la cobertura coralina. En MAG-COS *Pseudodiploria strigosa* (18.4%), *Montastraea cavernosa* (16.7%), *Orbicella franksi* (9.0%), *Meandrina meandrites* (8.9%), *Colpophyllia natans* (8.6%) y *Agaricia agaricites* (5.5%) fueron las especies más conspicuas. Las demás especies contribuyeron con menos de 5% a la cobertura coralina.



Tabla 5.1. Cobertura (%) de los componentes del sustrato en BOL-COS y MAG-COS. EE: Error estándar.

BOL-COS								
Componente del Sustrato	Ciénaga Los. Vásquez		Punta Botas		Punta Gigante		Sector BOL-COS	
	Media	EE	Media	EE	Media	EE	Media	EE
Algas	75.99	2.01	57.07	6.35	53.42	3.90	62.15	4.15
Arena	6.28	2.20	16.00	14.33	12.22	7.06	11.50	4.87
Coral	15.06	3.45	23.47	9.71	30.00	3.64	22.85	3.83
Esponjas	2.32	0.25	3.33	1.49	3.82	0.39	3.16	0.50
Gorgonáceos	0.36	0.24	0.13	0.13	0.53	0.20	0.34	0.11
MAG-COS								
Componente del Sustrato	Boquerón		Playetas		Remanso		Sector MAG-COS	
	Media	EE	Media	EE	Media	EE	Media	EE
Algas	58.15	4.36	68.64	7.69	61.06	1.00	62.46	3.03
Arena	21.08	5.10	20.71	6.93	16.48	2.83	19.13	2.78
Coral	3.73	1.18	2.64	0.18	3.99	2.48	3.51	0.83
Esponjas	11.93	2.28	7.78	0.88	8.77	1.65	9.42	1.05
Gorgonáceos	5.10	1.91	0.23	0.23	9.69	2.79	5.48	1.81

5.3.2 Caracterización de la comunidad de especies ícticas nativas

Se observaron 104 especies que han sido registradas como presas del pez león (BOL-COS = 96 y MAG-COS = 86). La riqueza promedio general fue de 25.0 ± 0.6 spp. $\times 50$ m⁻² (n = 191), detectándose en MAG-COS (26.1 ± 0.8 spp. $\times 50$ m⁻²; n = 92) más especies promedio que en BOL-COS (23.9 ± 0.9 spp. $\times 50$ m⁻²; n = 99). Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas de la riqueza de presas entre los sectores (Permanova, pseudo-F = 1.99; gl = 1, 189; p = 0.16)

Temporalmente, la riqueza es similar entre la época lluviosa (25.7 ± 0.9 spp. $\times 50$ m⁻²; n = 76) y la seca (24.5 ± 0.8 spp. $\times 250$ m⁻²; n = 115). En MAG-COS se observaron más especies en ambas épocas (26.6 ± 1.5 spp. $\times 50$ m⁻²; n = 22 en lluviosa y 25.9 ± 1.0 spp. $\times 50$ m⁻²; n = 70 en seca) con respecto a BOL-COS (25.4 ± 1.1 spp. $\times 50$ m⁻²; n = 54 en lluviosa y 22.1 ± 1.4 spp. $\times 50$ m⁻²; n = 45 en seca). Se detectaron diferencias significativas en la riqueza de presas tanto entre épocas climáticas (Permanova, pseudo-F = 22.11; gl = 1, 189; p = 1.0×10^{-4}) como entre muestreos en MAG-COS (Permanova, pseudo-F = 22.15; gl = 10, 81; p = 1.0×10^{-4}) y en BOL-COS (Permanova, pseudo-F = 3.92; gl = 10, 88; p = 2.0×10^{-4}).

La abundancia promedio fue de $43\,473.3 \pm 2\,018.4$ peces \times ha⁻¹ (n = 191), siendo mayor en BOL-COS ($44\,973.7 \pm 3\,435.7$ peces \times ha⁻¹; n = 99) con respecto a MAG-COS ($41\,858.7 \pm 1\,981.1$ peces \times ha⁻¹; n = 92). En la época seca fue inferior ($42\,000.0 \pm 2\,990.8$ peces \times ha⁻¹; n = 115) a la lluviosa ($45\,702.6 \pm 2\,292.2$ peces \times ha⁻¹; n = 76). No se evidenciaron diferencias significativas de la abundancia de presas ni entre los sectores (Permanova, pseudo-F = 0.79; gl = 1, 189; p = 0.37) ni entre las épocas (Permanova, pseudo-F =



0.90; $gl = 1, 189$; $p = 0.35$), pero si entre los muestreos tanto en MAG-COS (Permanova, pseudo-F = 13.27; $gl = 10, 81$; $p = 1.0 \times 10^{-4}$) como en BOL-COS (Permanova, pseudo-F = 3.97; $gl = 10, 88$; $p = 4.0 \times 10^{-4}$).

En general, las presas más abundantes fueron *Coryphopterus personatus* (35.5 %), *Stegastes partitus* (8.7 %), *Azurina cyanea* (6.5 %), *Clepticus parrae* (5.3 %), *Azurina insolata* (4.5 %) *Canthigaster rostrata*, (4.1 %), *Thalassoma bifasciatum* (4.0 %), *Azurina multilineata* (2.6 %), *Haemulon flavolineatum* (2.6 %), *Stegastes planifrons* (2.5 %) y *Scarus iseri* (2.4 %). Las demás especies aportan menos de 2 % de la abundancia (Suplemento S3-1).

En BOL-COS las presas con mayor abundancia fueron *C. personatus* (48.5 %), *C. parrae* (6.8 %), *S. planifrons* (5.4 %), *H. flavolineatum* (4.4 %), *S. iseri* (3.7 %), *A. cyanea* (3.5 %). Las demás especies tienen abundancias inferiores a 3 %. En MAG-COS la especie dominante también fue *C. personatus* (25.4 %), seguida por *S. partitus* (16.4 %), *C. insolata* (9.4 %), *Canthigaster rostrata* (9.0 %), *A. cyanea* (7.6 %), *T. bifasciatum* (5.7 %) y *A. multilineata* (4.7 %). Las demás especies tienen abundancias inferiores a 3 %.

El Permanova determinó que la estructura (composición y abundancia) de la comunidad de presas ícticas del pez león presentó diferencias significativas espaciales (sectores) y temporales (épocas climáticas), al igual que en el término de la interacción entre estos dos factores (Tabla 5.2), evidenciándose que pueden deberse a que hay un mayor efecto de las épocas climáticas sobre la estructura íctica en el sector del Magdalena (Figura 5.2). Complementariamente, el PERMDISP indicó que las diferencias entre sectores no fueron debidas a la dispersión (prueba para la homogeneidad de dispersión multivariada; $p > 0.05$) por lo que las discrepancias encontradas se deben a efectos de localización y no de dispersión. Mientras que entre épocas hay un efecto de la dispersión (Tabla 5.2).

El análisis SIMPER indica que las especies que más contribuyeron a las diferencias espaciales fueron *C. insolata* (5.22 %), *S. planifrons* (4.69 %), *S. partitus* (3.77 %), *C. personatus* (3.77 %), *A. multilineata* (3.64 %), *T. bifasciatum* (3.64 %), *C. parrae* (3.28 %) y *S. iseri* (3.13 %). Las especies con mayor aporte a la disimilitud temporal fueron *C. parrae* (4.06 %), *C. personatus* (3.69 %), *H. flavolineatum* (3.08 %) y *T. bifasciatum* (3.02 %) (Figura 5.3). Las demás especies contribuyen con menos del 3% (Suplemento S3-2).



Tabla 5.2. Resultados del Permanova y PERMDISP aplicados a la estructura (composición y abundancia) de las presas nativas del pez león. Los datos se transformaron con raíz cuarta. Los valores en negrita indican diferencias significativas.

Permanova						
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media cuadrada	Pseudo-F	p	Permutaciones únicas
Sector	1	44038.0	44038.0	39.60	1.0 × 10⁻³	9935
Época	1	5344.6	5344.6	4.71	1.0 × 10⁻³	9937
Sector × época	1	3887.6	3887.6	3.49	1.0 × 10⁻³	9918
Residual	187	2.1 × 10 ⁻⁵	1112.0			
Total	190	2.7 × 10 ⁻⁵				

PERMDISP			
Fuente	Grados de libertad	Pseudo-F	p
Sector	1; 189	0.03	0.86
Época	1; 189	4.79	0.04

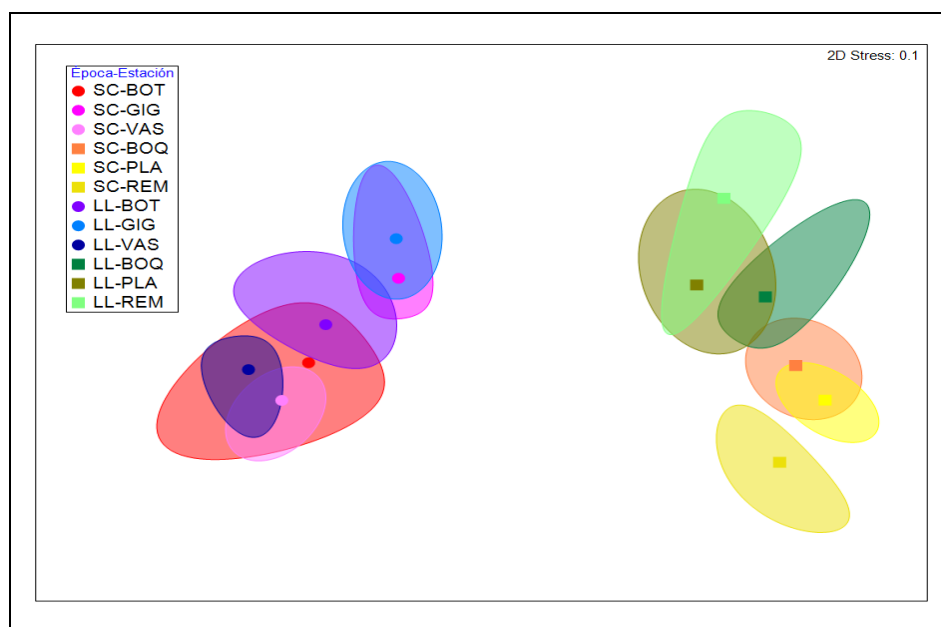


Figura 5.2. Ordenación del escalamiento métrico multidimensional (mMDS) de la estructura (composición y abundancia) de presas entre estaciones y épocas climáticas. Las elipses indican el 95 % de las ubicaciones de 150 promedios *Bootstrap*. Los círculos son los centroides de Bolívar y los cuadrados los de Magdalena. Los datos fueron transformados con raíz cuarta. SC: seca, LL: lluvias, BOT: piedra Botas, GIG: punta Gigante, VAQ: ciénaga Los Vásquez, BOQ: Boquerón, PLA: Playetas y REM: Remanso.

5.3.3 Nicho isotópico y contribución de los recursos alimentarios al pez león

El $\delta^{15}\text{N}$ de los ejemplares grandes de pez león tuvo una firma isotópica similar a la de los pequeños tanto en BOL-COS (grandes = 10.71 ± 0.60 ‰, n = 59; pequeños = 10.57 ± 0.58 ‰, n = 29) como en MAG-COS (grandes = 10.86 ± 0.56 ‰, n = 115; pequeños = 10.74 ± 0.62 ‰, n = 149). Se detectaron diferencias significativas entre los sectores (Permanova, pseudo-F = 1.60; gl = 1, 348; p = 0.033), pero no entre las categorías de talla (Permanova, pseudo-F = 2.63; gl = 1, 348; p = 0.101) ni en la interacción de los dos factores (Permanova, pseudo-F = 0.02; gl = 1, 348; p = 0.892).



El $\delta^{13}\text{C}$ presentó igual enriquecimiento en ejemplares de la especie invasora de ambos tamaños en BOL-COS (grandes = $-16.33 \pm 0.81 \text{ ‰}$, $n = 59$; pequeños = $-16.73 \pm 0.73 \text{ ‰}$, $n = 29$) y en MAG-COS (grandes = $-14.93 \pm 1.02 \text{ ‰}$, $n = 115$; pequeños = $-14.72 \pm 1.19 \text{ ‰}$, $n = 149$). También se detectaron diferencias significativas entre los sectores (Permanova, pseudo-F = 158.17; $gl = 1$, 348; $p = 1 \times 10^{-4}$), pero no entre las categorías de talla (Permanova, pseudo-F = 0.49; $gl = 1$, 348; $p = 0.486$), aunque si en la interacción de los dos factores (Permanova, pseudo-F = 4.94; $gl = 1$, 348; $p = 0.027$).

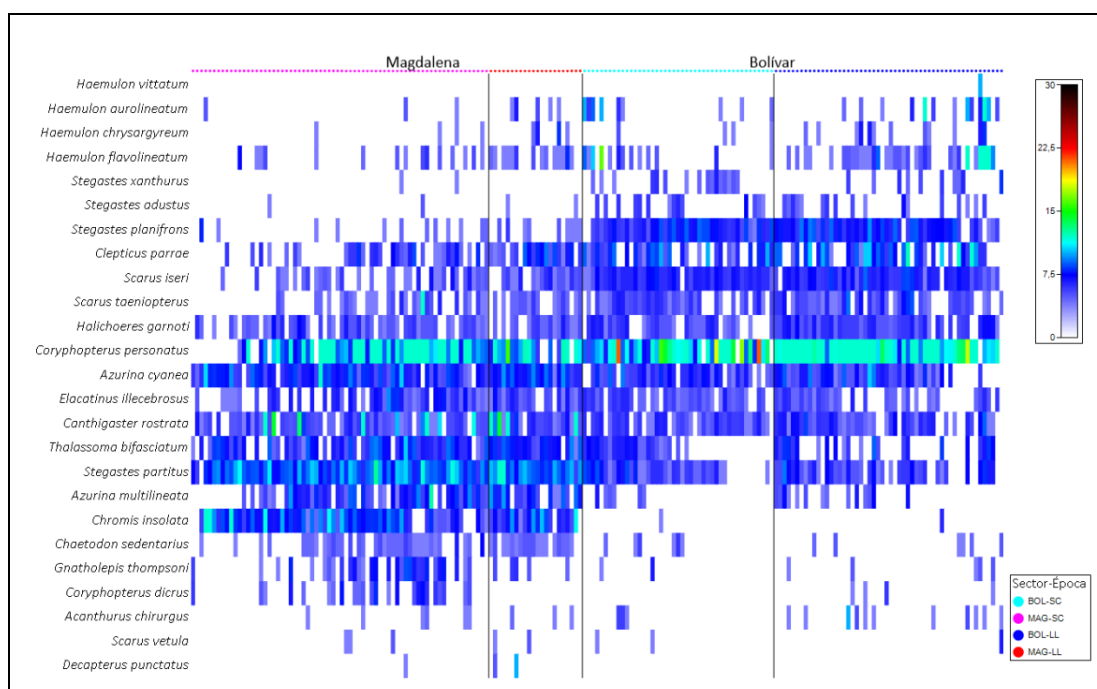


Figura 5.3. Gráfico de sombras de las 25 presas nativas más abundantes (ind/ha) basado en el índice de asociación de Whittaker para cada sector-época. BOL: Bolívar costero, MAG: Magdalena costero, SC: época seca y LL: época lluviosa. Los datos fueron transformados con raíz cuarta.

El nicho isotópico de las categorías de tamaño en cada sector se ubicó en localizaciones similares (Figura 5.4.). En BOL-COS, los individuos grandes y pequeños tuvieron una amplitud de nicho parecida (grandes = 1.21 ‰^2 , $IC_{95\%} = 0.84-1.81$; pequeños = 1.39 ‰^2 , $IC_{95\%} = 1.08-1.80$). En contraste, en MAG-COS el nicho isotópico tendió a ser más amplio en ambas categorías y los individuos pequeños presentaron una SEA_b mayor a la de los grandes (grandes = 1.71 ‰^2 , $IC_{95\%} = 1.44-2.07$; pequeños = 2.26 ‰^2 , $IC_{95\%} = 1.90-2.62$). Esta similitud en el nicho isotópico y el que no haya diferencias de los isótopos estables entre los tamaños del pez león indican que no hay una segregación trófica con base en su tamaño.

En BOL-COS el $\delta^{15}\text{N}$ promedio de las especies presas varió entre $6.54 \pm 0.91 \text{ ‰}$ (*Acanthurus chirurgus*) y $9.05 \pm 0.55 \text{ ‰}$ (*Stegastes leucostictus*) y el $\delta^{13}\text{C}$ osciló entre $-18.35 \pm 0.37 \text{ ‰}$ (*Thalassoma bifasciatum*) y -



14.47 ± 1.05 ‰ (*Scarus iseri*). El $\delta^{15}\text{N}$ de las presas en MAG-COS fluctuó entre 7.69 ± 0.49 ‰ (*S. iseri*) y 10.03 ± 0.23 ‰ (*Halichoeres garnoti*) y 10.02 ± 0.77 ‰ (*T. bifasciatum*). El $\delta^{13}\text{C}$ en músculos de presas nativas osciló entre -20.03 ± 0.37 ‰ (*Clepticus parrae*) y -14.69 ± 0.64 ‰ (*S. iseri*). Las presas tienden a tener un mayor enriquecimiento de nitrógeno y carbono en MAG-COS (Suplemento S3-3).

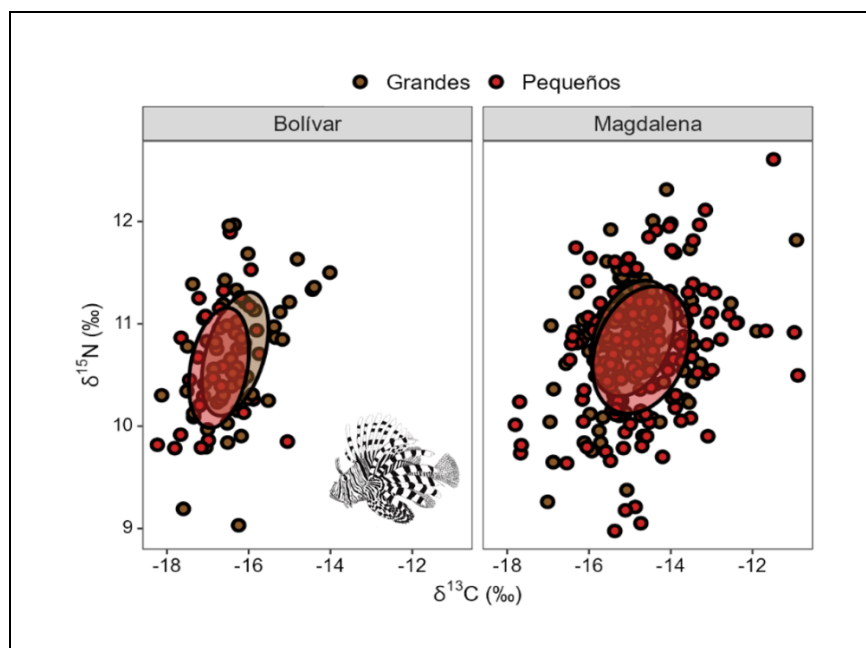


Figura 5.4. Espacio isotópico de los peces león de las categorías grandes y pequeños en los sectores de Bolívar y Magdalena.

Los valores de isótopos estables del pez león en los modelos encajaron relativamente bien dentro de los cascos convexos de los valores de las fuentes tróficas explotadas, lo que es indicativo de una buena caracterización de las fuentes potenciales para los modelos en cada sector (Figura 5.5). Aunque la mayoría de los ejemplares se ubican en el espacio isotópico de las fuentes de alimento consideradas en este estudio, en ambos sectores hay un grupo de individuos que tienen valores isotópicos que probablemente indican el uso de fuentes tróficas distintas a las tenidas en cuenta.

Las contribuciones dietéticas relativas consumidas por el pez león variaron notablemente entre sectores. En BOL-COS el componente íctico que más contribuyó a la dieta asimilada del pez león mediante los modelos de mezcla fueron peces planctívoros (*A. cyanea* y *C. parrae*) que aportaron 74.8 ± 5.5 %, seguido del ronco *Haemulon aurolineatum* con 11.2 ± 6.8 %, que se alimenta tanto de invertebrados bentónicos como planctívoros. Los seis componentes ícticos restantes contribuyeron en menos de 4 % a la dieta (Figura 5.6). En MAG-COS el principal recurso fue el herbívoro bentónico *S. iseri* al contribuir con $34.4 \pm$



3.7 % a la dieta asimilada por el pez león, seguido cercanamente por el planctívoro *Coryphopterus personatus* con el 28.9 ± 3.2 %. Los demás recursos aportaron menos del 6 % a la dieta (Figura 5.6).

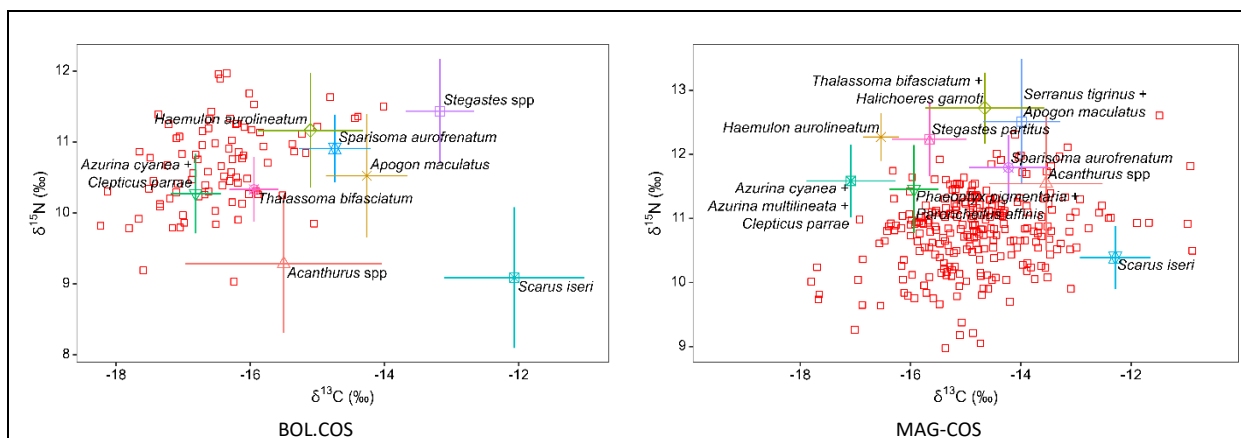


Figura 5.5. Gráficas bivariadas de los valores individuales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ músculos de pez león (cuadrados rojos) y las medias (\pm DE) de las fuentes tróficas explotadas usadas en los modelos de mezcla bayesianos (SIMMR) en cada sector.

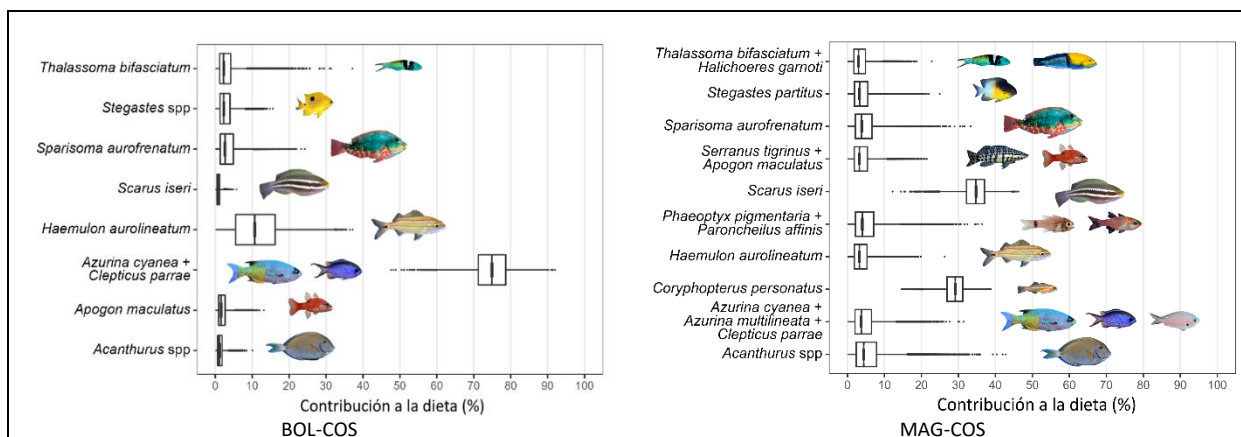


Figura 5.6. Contribución media (\pm intervalo de credibilidad del 50 %) de los recursos ícticos a la dieta asimilada en el tejido muscular del pez león en cada sector.

5.3.4 Interacción entre factores ambientales y especies presas ícticas nativas

Las variables predictoras que tuvieron la mayor relación positiva entre sí fueron la profundidad con la cobertura algal ($\rho = 0.33$; $p < 0.001$) y la cobertura coralina ($\rho = 0.33$; $p < 0.001$), las demás variables tuvieron correlaciones inferiores a 0.17. Por lo tanto, todas fueron consideradas en el análisis. La estructura de la comunidad íctica de presas nativas es influenciada significativamente por las variables predictoras asociadas a las características del hábitat y la densidad de los mesodepredadores nativos ($p < 0.05$) más no por la densidad del pez león ($p > 0.05$), como así lo evidencia el modelo de regresión múltiple multivariada basados en distancia -DistLM- (Tabla 5.3). La variación explicada en conjunto por las variables asociadas a la cobertura del sustrato y la densidad de depredadores nativos es de 30.0 % para la



variabilidad de la estructura y del 26.6 % para la composición de la comunidad de presas nativas. Los corales son el componente que mayor proporción de la variabilidad de la estructura y la composición de la comunidad de presas nativas explica con más del 14 %, mientras el aporte de las demás variables predictoras es inferior al 5 % (Tabla 5.3). La densidad de depredadores nativos y el pez león son las variables que menos explican tanto la estructura como la composición de los peces nativos (menos del 1 % cada una).

No obstante, pese a la baja explicación de los cambios de la comunidad por la mayoría de las variables predictoras consideradas (< 5 %, excepto corales), el análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA) indicó una diferenciación entre los sectores influenciados principalmente por la cobertura de corales y la profundidad en BOL-COS y de esponjas, gorgonáceos y arena en MAG-COS. Hay una diferenciación secundaria de las estaciones del sector MAG (Figura 5.7).

Tabla 5.3. Pruebas de modelos de regresión múltiple multivariada basados en distancia (DistLM) entre la estructura e incidencia de la comunidad de presas nativas (similitud de Bray-Curtis) con las variables predictoras. Se usó el procedimiento paso a paso y el criterio de R² ajustado. Los componentes de la cobertura del sustrato fueron transformados con arcsen x^{0.5} y la abundancia del pez león y las presas con Ln (x + 1). Los valores en negrita indican diferencias significativas. Grados de libertad residuales (gl).

Variable predictorora	Prueba marginal		Prueba secuencial					gl
	R ²	p	R ² ajustado	Pseudo-F	p	Proporción explicada	Proporción acumulada	
Estructura (composición y abundancia) presas ícticas nativas								
Corales (%)	0.165	1.0 × 10⁻⁴	0.154	34.33	1.0 × 10⁻⁴	0.159	0.159	181
Esponjas (%)	0.160	1.0 × 10⁻⁴	0.197	10.62	1.0 × 10⁻⁴	0.046	0.205	180
Profundidad (m)	0.085	1.0 × 10⁻⁴	0.231	8.89	1.0 × 10⁻⁴	0.037	0.242	179
Algas (%)	0.029	1.0 × 10⁻⁴	0.248	5.21	1.0 × 10⁻⁴	0.021	0.263	178
Gorgonáceos (%)	0.049	1.0 × 10⁻⁴	0.261	4.07	1.0 × 10⁻⁴	0.016	0.279	177
Arena (%)	0.097	1.0 × 10⁻⁴	0.269	2.84	4.0 × 10⁻⁴	0.011	0.290	176
Depredadores (ind x ha ⁻¹)	0.013	9.8 × 10⁻³	0.271	2.42	1.8 × 10⁻³	9.6 × 10 ⁻³	0.300	175
Pez león (ind x ha ⁻¹)	5.5 × 10 ⁻³	0.33	0.276	1.27	0.21	5.0 × 10 ⁻³	0.305	174
Incidencia de presas ícticas nativas								
Corales (%)	0.141	1.0 × 10⁻⁴	0.136	29.69	1.0 × 10⁻⁴	0.141	0.141	181
Esponjas (%)	0.137	1.0 × 10⁻⁴	0.175	9.45	1.0 × 10⁻⁴	0.043	0.184	180
Profundidad (m)	0.070	1.0 × 10⁻⁴	0.200	6.70	1.0 × 10⁻⁴	0.029	0.213	179
Algas (%)	0.027	1.0 × 10⁻⁴	0.215	4.33	1.0 × 10⁻⁴	0.018	0.231	178
Gorgonáceos (%)	0.043	1.0 × 10⁻⁴	0.227	3.87	1.0 × 10⁻⁴	0.016	0.247	177
Arena (%)	0.078	1.0 × 10⁻⁴	0.233	2.33	6.5 × 10⁻³	9.8 × 10 ⁻³	0.257	176
Depredadores (ind x ha ⁻¹)	0.013	0.01	0.238	2.31	6.8 × 10⁻³	9.6 × 10 ⁻³	0.266	175
Pez león (ind x ha ⁻¹)	6.4 × 10 ⁻³	0.29	0.240	1.38	0.18	5.7 × 10 ⁻³	0.272	174

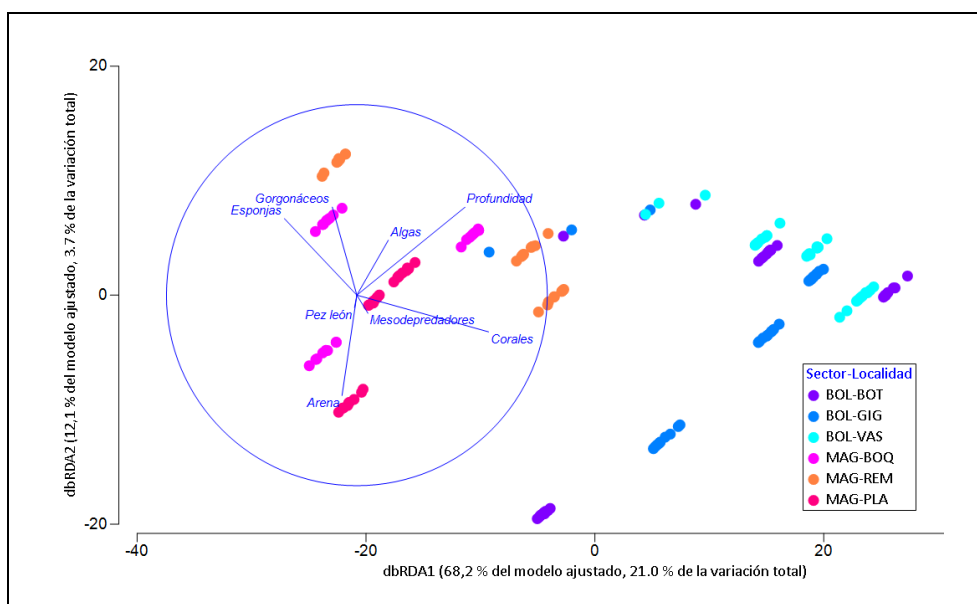


Figura 5.7. Análisis de redundancia basado en distancia (dbRDA) de la relación de las presas ícticas nativas (similitud de Bray-Curtis) con las variables predictoras. Los componentes de la cobertura del sustrato fueron transformados con $\arcsen x^{0.5}$ y la abundancia del pez león con $\ln(x + 1)$

5.4 DISCUSIÓN

Los principales componentes bióticos en ambos sectores fueron las algas y los corales, con una significativa predominancia de las primeras lo que evidencia el deterioro y cambio de fase de arrecifes dominados por corales a arrecifes con predominio de algas (Done, 1992; Hughes, 1994; McManus & Polsenberg, 2004). Aunque un análisis histórico evidencia que la degradación de los arrecifes coralinos se inició antes de 1900 (Pandolfi *et al.*, 2003) en las últimas cuatro décadas se ha observado un inusual y rápido deterioro de los arrecifales coralinos en el Caribe y el mundo (Aronson & Precht, 2001; Gardner *et al.*, 2003; Pandolfi *et al.*, 2003; Wilkinson & Souter, 2008) del cual no escapa el Caribe colombiano (Gardner *et al.*, 2003; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2008). Las causas son complejas y diversas, aceptándose a nivel global, regional y local que es la interacción entre tensores antrópicos y climáticos (Buddemeier *et al.*, 2004; Hoegh-Guldberg, 2011; Hughes, 1994; Wilkinson & Souter, 2008) lo que propicia la disminución en la abundancia, diversidad y estructura del hábitat (Pandolfi *et al.*, 2003). Se estima que más de 75 % de los arrecifes en el mundo están bajo amenaza (Burke *et al.*, 2011) debido a la sobrepesca, la pesca destructiva, la contaminación, las altas tasas de sedimentación, las enfermedades, blanqueamiento, huracanes, disminución de especies clave y el cambio climático (Burke *et al.*, 2011; Díaz *et al.*, 2002; Garzón-Ferreira & Zea, 1992; Garzón *et al.*, 2001; Jackson *et al.*, 2001; Lessios *et al.*, 1984; Wilkinson & Souter, 2008). Desafortunadamente, las condiciones de deterioro mencionadas anteriormente, han sido observadas en casi todas las áreas arrecifales del Caribe colombiano (Díaz *et al.*, 2002; Garzón-Ferreira, 1997; Garzón-Ferreira *et al.*, 2005; Garzón-Ferreira & Kielman, 1994; Garzón-



Ferreira & Zea, 1992; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2008). La dominancia de algas con coberturas superiores a 50 % y la mayor cobertura coralina en BOL-COS (Bolívar) con respecto a MAG-COS (Magdalena) concuerda con lo registrado previamente en estos sectores (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010; Vega-Sequeda *et al.*, 2020, 2008). Asimismo, la cobertura de coral estimada en BOL-COS es similar a la registrada en ese sector históricamente y la de MAG-COS es levemente inferior (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010). Es de aclarar que la proliferación de algas en los arrecifes es consecuencia y no la causa de su deterioro original (Burke *et al.*, 2011; McCook *et al.*, 2001), y los céspedes algales son el grupo más conspicuo del componente algal (Gómez-Cubillos *et al.*, 2019). La mayor cobertura coralinas y riqueza de especies en BOL-COS indica un mejor estado de desarrollo arrecifal, sin embargo, en ambos sectores la estructura coralina se encuentra caracterizada por un gran número de especies de baja cobertura. Las especies dominantes en ambos sectores son un reflejo del cambio en la composición que se ha dado, ya que hace unas décadas los arrecifes caribeños eran dominados por especies ramificadas (*Acropora* spp.) y ahora es dominado por especies masivas, foliáceos o meandroides en forma de platos que son más resistentes a condiciones de estrés, principalmente a las elevadas tasas de sedimentación (Cendales *et al.*, 2002).

Las diferencias en la composición y abundancia la fauna íctica entre BOL-COS y MAG-COS fueron detectadas desde las primeras caracterizaciones realizadas en los años 80 (Acero-P. & Garzón, 1987; Garzón-Ferreira & Acero-P., 1986). Estas diferencias se deben a que alrededor de 10 % de las especies tienen poblaciones exiguas o están ausentes en alguno de los dos sectores; a lo que se añade divergencias en la distribución vertical de algunas especies (Garzón-Ferreira & Acero-P., 1986). Las discrepancias en la fauna íctica pueden ser reflejo de que en Magdalena el desarrollo arrecifal está limitado a una franja costera estrecha que por lo general no supera los 30 m de profundidad debido a la topografía abrupta, la plataforma continental prácticamente ausente, la pendiente pronunciada, la orientación de la costa y la influencia de aguas turbias (procedentes del río Magdalena y la Ciénaga Grande de Santa Marta); esto propicia la no existencia de hábitats o microhábitats adecuados para ciertas especies (Garzón-Ferreira & Acero-P., 1986). Otro aspecto a considerar es la composición y distribución de las macroalgas bentónicas, ya que debido al evento de surgencia temporal, en Magdalena hay ausencia de algunas especies comunes en el Caribe y la presencia de otras características de mares templados (Bula-Meyer, 1977), lo que puede tener un efecto sobre especies herbívoras. La riqueza no tuvo diferencias significativas entre los sectores y la abundancia no cambió significativamente ni entre épocas climáticas ni entre sectores, lo que puede ser resultado de que las métricas univariadas individualmente no siempre reflejan los rápidos cambios que se producen en las comunidades de peces arrecifales debido a la elevada variabilidad natural (en el caso de la densidad) y la estabilidad (en el de la riqueza de especies) (Kulbicki *et al.*, 2007).



La mayoría de las especies presas abundantes son planctívoras, móviles, de tamaño medio que se congregan en grandes grupos y que nadan en la columna de agua (*e. g.* géneros *Azurina*, *Thalassoma* y *Clepticus*). Con menor riqueza se detectaron especies demersales que se congregan en grupos (*e. g.* *Haemulon*) o que son territorialistas (*e. g.* *Stegastes*), bentónicas de pequeño tamaño (*e. g.* *Coryphopterus*), así como especies herbívoras que son claves para el control de macroalgas en los arrecifes coralinos (*e. g.* *Scarus*). Todas estas especies son habitantes comunes y conspicuos en los arrecifes del Caribe colombiano (Acero-P. & Garzón F., 1985; Acero-P. & Garzón, 1987; Acero-P. *et al.*, 1984; Garzón-Ferreira & Acero-P., 1986; Olaya-Restrepo *et al.*, 2008; Reyes-Nivia *et al.*, 2004). Comparado con lugares en Gran Caribe, la abundancia de peces presas nativas es similar a lo encontrado en Venezuela (Elise *et al.*, 2015) y Guadalupe (Bouchon *et al.*, 1994), pero superior a lo registrado en Barbados (Rakitin & Kramer, 1996), Bahamas (Lamb & Johnson, 2010) y Florida (Bohnsack *et al.*, 1999) y solo es inferior en densidad a Puerto Rico (Aguilar-Perera & Appeldoorn, 2008) y la isla de Navaza (Sandin, 2003). Esto es indicio de que la comunidad de peces arrecifales en los sectores evaluados está en un estado de normalidad para las condiciones actuales del Caribe.

Los fuertes cambios ecológicos que están ocurriendo en los arrecifes de coral en el Caribe se manifiestan en una evidente pérdida de cobertura coralina y un incremento de las algas (Burke *et al.*, 2011; Gardner *et al.*, 2003; Hughes, 1994). Esta pérdida de hábitat ha estado acompañada por la disminución de la abundancia de los peces arrecifales, principalmente los grandes depredadores que se ha atribuido más a una sobreexplotación histórica que al deterioro de los arrecifes (Jackson *et al.*, 2001; Paddock *et al.*, 2009; Valdivia-Acosta, 2014). Mediante el análisis de series temporales de densidad de peces arrecifales del Caribe (1955 a 2007) se encontró que la densidad general disminuyó significativamente entre 1996 y 2007 (2.7% a 6.0% anual) en tres de los seis grupos tróficos. Sin embargo, los cambios en la densidad de peces son modestos en relación con los cambios simultáneos en la cobertura bentónica, aun cuando la disminución significativa en la abundancia general y su consistencia en varios grupos tróficos y entre especies tanto en áreas con y sin pesca indican que los peces del Caribe han comenzado a responder negativamente a la degradación del hábitat. Las poblaciones más afectadas han sido las de especies herbívoras, invertívoras y carnívoras generalistas, mientras que las planctívoras, omnívoras y piscívoras han mantenido poblaciones estables (Paddock *et al.*, 2009). También se ha encontrado que la abundancia de peces especialistas en hábitats comenzó a disminuir a mediados de la década de 1980 alcanzando un mínimo (~60 %) a fines de la década de 1990, y a partir de la década de 2000 ha aumentado moderadamente, aunque sigue muy por debajo de lo encontrado en la década de 1980. Por el contrario, la abundancia de especies generalistas (especialmente las de importancia comercial) en hábitats se ha mantenido relativamente estable desde 1980, con un aumento marcado, pero no significativo desde 2000 (Alvarez-Filip *et al.*, 2015). Se ha hipotetizado que los peces arrecifales en el Caribe no tienen una



dependencia tan alta de los corales como los del Indopacífico debido a que los hábitats sin corales han sido importantes en la especiación caribeña (Alvarez-Filip *et al.*, 2015; Bellwood *et al.*, 2004). Por tanto, aunque hay varias especies de peces de pequeño tamaño que se asocian estrechamente con los corales, pocos dependen tanto de los corales vivos como los del Indopacífico (Alvarez-Filip *et al.*, 2015) y ningún pez caribeño se alimenta exclusivamente de corales (Randall, 1967). El aparente aumento en la abundancia no indica necesariamente que las poblaciones sean saludables o que los efectos de la pesca hayan cesado, sino que puede ser impulsado por incrementos de ejemplares juveniles o subadultos que no son objetivo pesquero aún (Alvarez-Filip *et al.*, 2015).

La significativa variación espacial y temporal en la estructura de la comunidad de presas ícticas nativas es debido posiblemente a las diferentes condiciones ambientales y características del sustrato que se presentan en los sectores. Esto se evidencia a partir de que las especies observadas tienen una amplia distribución en el Caribe y todas han sido registradas históricamente en ambos sectores (Acero-P. & Garzón, 1987; Garzón-Ferreira & Acero-P., 1986; Olaya-Restrepo *et al.*, 2008; Reyes-Nivia *et al.*, 2004) lo que es indicio de amplia conectividad. Además, los componentes bióticos del sustrato (i. e. corales, gorgonáceos y esponjas) y la profundidad tienden a ser los más relacionados con la estructura de la comunidad y con las especies presas individualmente y pueden causar variaciones en distintas escalas espaciales y temporales de la comunidad íctica. En los arrecifes del Caribe colombiano se han encontrado altas variaciones en la cobertura del sustrato coralino en escalas de metros a kilómetros tanto en sitios con alta influencia antrópica como en arrecifes en localidades remotas y más prístinas (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010). Para las especies pequeñas y medianas la tridimensionalidad del sustrato puede ser fundamental para evitar la depredación por la cantidad de refugios disponibles, independientemente si esta tridimensionalidad se da por componentes bióticos (*e. g.* corales y esponjas) o abióticos (*e. g.* matriz arrecifal erosionada o esqueletos de corales muertos).

El mayor enriquecimiento en ambos isótopos en el tejido muscular del pez león en MAG-COS se puede asociar a que en este sector hay un aporte importante de nutrientes proveniente de los ríos y en la época seca hay un evento de surgencia que incrementa los nutrientes (Bayraktarov *et al.*, 2012; Bula-Meyer, 1977). Este enriquecimiento también se evidencia en los valores isotópicos que presentaron las presas, ya que en este sector tendieron a presentar concentraciones más altas en ambos isótopos. Asimismo, la mayor amplitud de nicho isotópico en MAG-COS sugiere que en el sector se consume una mayor diversidad de alimentos. Esto fue sustentado por la contribución estimada de las presas ya que en MAG-COS la dieta del pez león se basa en el consumo de dos tipos de presas (peces planctívoros y herbívoros) mientras que en BOL-COS un tipo de presa (peces planctívoros) contribuye mayoritariamente. Esto a su vez puede explicar porque en BOL-COS el pez león tuvo una menor $\delta^{13}\text{C}$, ya que los organismos con hábitos



pelágicos presentan menos cantidad de $\delta^{13}\text{C}$ al compararse con los organismos bentónicos (Newsome *et al.*, 2007). Las especies que más aportan a la dieta asimilada por el pez león se encuentran entre las más comunes y abundantes en los arrecifes del Caribe colombiano. De hecho, la mayoría están entre las más abundantes en este estudio. Esto es un indicio de que el pez león puede estar enfocando su depredación sobre las especies más abundantes y por ende favoreciendo una mortalidad de presas dependiente de la densidad (Almany & Webster, 2004; Osenberg *et al.*, 2002; Paine, 1966).

Los componentes bióticos que influyen sobre la tridimensionalidad arrecifal (corales y esponjas) y la profundidad son las variables que mejor explican la variabilidad de las presas nativas, aunque algunos de ellos aportan poco a esa explicación. Este hallazgo permite inferir que, a pesar del fuerte impacto antrópico en los arrecifes costeros, los recursos y condiciones generadas por los organismos sésiles siguen siendo fundamentales para los peces arrecifales pequeños (Ault & Johnson, 1998; Komyakova *et al.*, 2013; Walker *et al.*, 2009). Los peces tienden a incrementar su abundancia y riqueza en sitios más complejos por mayor disponibilidad de refugios para protegerse, multiplicidad de microhábitats y diversidad de recursos.

Como resultado de la invasión del pez león se prevén efectos deletéreos y significativos sobre los peces, especialmente sobre las especies de presas mediante la depredación. Algunas investigaciones en latitudes altas han evidenciado un impacto negativo del pez león sobre especie ícticas de pequeño tamaño o sobre juveniles de las tallas medianas y grandes reduciendo, en consecuencia, las tasas de reclutamiento local (Albins & Hixon, 2008), la abundancia, la riqueza y diversidad de especies (Albins, 2013, 2015). Sin embargo, en estos estudios se han desarrollado principalmente experimentos a pequeña escala, en cortos periodos de tiempo, con densidades irrealmente altas de peces león y en arrecifes artificiales (Albins, 2015; Albins & Hixon, 2008) que probablemente no reflejan las condiciones reales del medio natural (Hackerott *et al.*, 2017). Con base en la ausencia de interacción significativa en el DistLM encontrada en este estudio, en el Caribe colombiano la riqueza, la abundancia y la estructura de las presas nativas no cambió significativamente con la presencia y abundancia del pez león. Estudios realizados en otros lugares del área invadida y que consideraron una mayor extensión tanto espacial como temporal (y no solo latitudes altas), y que evaluaron directamente los arrecifes naturales, tampoco detectan efectos significativos del pez león sobre la comunidad de las especies de presas (Elise *et al.*, 2015; Hackerott *et al.*, 2017). Entre las hipótesis más plausibles para explicar los resultados están: (1) Es sabido que el impacto producido por especies invasoras sobre las comunidades nativas se incrementa al aumentar la densidad (Arias-González *et al.*, 2011) y para inducir un cambio significativo en la comunidad de presas, un depredador tiene que alcanzar cierta cantidad o biomasa. Es probable que los efectos del pez león sean evidentes a diferentes umbrales (Hackerott *et al.*, 2017) y que sean particulares dependiendo del hábitat



(e. g. arrecifes de parche versus arrecifes continuos) o la comunidad de peces presas (Green *et al.*, 2012; Hackerott *et al.*, 2017). En el Caribe colombiano la densidad del pez león es intermedia (96.0 ± 5.0 en MAG-COS y 53.7 ± 3.8 peces \times ha⁻¹ en BOL-COS) con respecto a lo registrado en el área invadida y más de dos órdenes de magnitud por debajo con las que se ha experimentado para detectar influencia negativa del pez león sobre las presas nativas (Albins, 2013; Albins & Hixon, 2008), por lo cual es presumible que la abundancia natural del pez león no haya sido suficiente para inducir cambios significativos en la comunidad de presas hasta el momento. (2) Se ha evidenciado que métricas como la riqueza de especies es uno de los parámetros más estables en las comunidades de peces y es factible que se necesita más tiempo para que se evidencie un impacto significativo en la diversidad, máxime cuando se tiene una alta riqueza como en este estudio. (3) Puede haber un cierto nivel de control del invasor por parte de la comunidad nativa (Elise *et al.*, 2015) ya que al ser el pez león un depredador generalista y oportunista no se enfoca permanentemente en depredar una especie en particular sino que su efecto se diluye entre las especies presa, lo que dificulta la cuantificación del efecto. En el Caribe colombiano se han detectado una gran cantidad de especies registradas como presas, ya sea en los estómagos de peces león (Acero-P. *et al.*, 2019) o censadas directamente en el medio ($S = 104$ en este estudio) por lo que la dilución del efecto entre las presas es factible. Además, la depredación dependiente de la densidad, que es común en peces arrecifales (Osenberg *et al.*, 2002), sugiere que los depredadores son expertos en identificar y aprovechar presas de una especie específica cuando y donde son más comunes y abundantes (Almany & Webster, 2004), así que el mayor consumo de especies presas abundantes propicia una mayor diversidad de presas que la depredación aleatoria o la enfocada en especies poco abundantes a medida que aumenta la depredación (Almany & Webster, 2004). En el Caribe colombiano las presas más importantes encontradas en los análisis estomacales del pez león (Acero-P. *et al.*, 2019) coinciden con ser las más abundantes y comunes en los arrecifes coralinos lo cual es indicio de que el pez león depreda en mayor proporción las especies más abundantes. (4) Los estados iniciales de los peces arrecifales están sujetos a una mortalidad muy alta (Doherty *et al.*, 2004) y la depredación del pez león se centra en los juveniles más vulnerables de especies arrecifales (Almany & Webster, 2004), que probablemente morirían incluso sin la depredación el pez león; además la proporción de juveniles consumidos puede ser solo una pequeña fracción de la mortalidad total sufrida por los peces juveniles, por lo cual el pez león puede no tener un efecto detectable en los adultos resultantes (Elise *et al.*, 2015), que son los que generalmente se evalúan mediante censos visuales como en este caso. (5) Puede que los factores bióticos y abióticos que han influido históricamente en la dinámica de las poblaciones de presas ícticas tengan efectos más fuertes que los del pez león, especialmente en ecosistemas con alta conectividad como el marino (Hackerott *et al.*, 2017), de tal manera que procesos como el reclutamiento o la inmigración de otras regiones compensan las pérdidas por el pez león (Ault & Johnson, 1998; Hackerott *et al.*, 2017). (6) No se debe descartar que los efectos del pez león pueden ser diferenciados entre hábitats (Hackerott *et al.*, 2017). De modo que ambientes complejos y con



alta tridimensionalidad como los arrecifes coralinos pueden asumir los impactos del invasor sin perturbaciones significativas (al menos en el corto y mediano plazo) con un umbral mayor con respecto a los hábitats que son sitios de cría o de reclutamiento de juveniles como manglares o fanerógamas marinas y en los que los impactos no se han evaluado. (7) Es factible que el pez león tenga un efecto sobre las presas que no sea por la vía de depredación sino de respuesta conductuales que afecten atributos como el crecimiento y la fecundidad como se detectó en *S. partitus* en Bahamas (Davis, 2018). (8) Finalmente, en ciertos casos, las especies invasoras una vez establecidas tienen un efecto negativo relativamente pequeño e insignificante (Sih *et al.*, 2010) o incluso positivo en el conjunto de la comunidad o ciertos ensamblajes de la misma (Rodríguez, 2006). En un contexto general y usando el tamaño del efecto de Hedges (g) para determinar los efectos ecológicos de 76 especies marinas exóticas se encontró que solo aproximadamente el 10 % tenían un impacto significativo y el pez león no era una de ellas (Anton *et al.*, 2019).

CAPÍTULO 4

INTERACCIÓN ENTRE EL
PEZ LEÓN (*Pterois volitans*) Y
LOS PECES MESODEPREDADORES
NATIVOS EN EL CARIBE SUR





6. CAPÍTULO 4. INTERACCIÓN ENTRE EL PEZ LEÓN (*Pterois volitans*) Y LOS PECES MESODEPREDADORES NATIVOS EN EL CARIBE SUR

Adolfo Sanjuan-Muñoz^{1,2}, Juan P. Lozano-Peña¹, Carlos Julio Polo-Silva^{1,5}, Antonio Delgado-Huertas⁴, Dolors Vinyoles-Cartanya² y Arturo Acero-P.³

¹ Departamento de Ciencias Biológicas y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, Carrera 2 # 11-68, El Rodadero, Santa Marta, Colombia.

² Departament Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat Biologia, Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona (UB), Avda. Diagonal 643, Barcelona 08028, Spain.

³ Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia Sede Caribe. Calle 25 # 2-55, Rodadero Sur, Playa Salguero, Santa Marta, Colombia.

⁴ Laboratorio de Biogeoquímica de Isotopos Estables, Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC-UGR), Granada, España.

⁵ Coastal Marine Education and Research Academy. Clearwater, FL, USA

RESUMEN

La invasión del pez león puede causar efectos negativos sobre las comunidades nativas mediante la competencia que establece con especies ícticas mesodepredadores que tienen una dieta similar y un tamaño equivalente. Para establecer el efecto del pez león sobre la estructura de las redes tróficas en ecosistemas arrecifales tropicales es fundamental avanzar en el entendimiento de las interacciones entre la especie invasora y las nativas mesodepredadoras. La abundancia del pez león solo fue superada por las especies mesodepredadoras *Cephalopholis cruentata*, *Hypoplectrus puella* y *Caranx crysos*. La estructura de peces depredadores nativos presentó diferencias significativas espaciales (Permanova; $p < 0.05$), pero no entre épocas climáticas ni entre la interacción entre el espacio y el tiempo (Permanova; $p > 0.05$). El modelo de regresión múltiple multivariada basado en distancia -DistLM- indica que la estructura de la comunidad íctica nativa estuvo influenciada significativamente por todas las variables predictoras consideradas (DistLM, $p < 0.05$), siendo los componentes bióticos (esponjas, gorgonáceos, corales y algas) y la profundidad los que en mayor medida explicaron la variabilidad. La abundancia del pez león fue la variable predictora que menos explicación aportó ($< 2\%$). El solapamiento entre elipses bayesianas a partir de isotopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ reveló que existe segregación en el uso de recursos alimentarios entre el pez león y los peces mesodepredadores nativos en el sector del Magdalena. En Bolívar el alto solapamiento entre el pez león y los pargos *Lutjanus mahogoni* y *L. synagris*, sugiere la posibilidad de competencia por el uso de recursos alimentarios, ya que el nicho isotópico del pez solapó al nicho de *L. mahogoni* en más de un 60 % y a su vez el del pez león fue solapado en al menos un 80 % por el de *L. synagris*. La posición trófica del pez león tiende a superar a la de los mesodepredadores nativos.

Palabras clave: pez invasor, bioinvasión tropical, Caribe colombiano, peces mesodepredadores, competencia peces e isotopos estables.



6.1 INTRODUCCIÓN

Los arrecifes coralinos son un sistema de gran biodiversidad, productividad e importancia ecológica debido a las complejas interacciones que tiene lugar en ellos, la variedad de ambientes y la gran cantidad de microhábitats que albergan al menos al 25 % de las especies marinas conocidas (Burke et al., 2011; Hoegh-Guldberg, 1999; Moberg & Folke, 1999; Odum & Odum, 1955). Asimismo, los arrecifes brindan una serie de servicios ecosistémicos esenciales para casi 1000 millones de personas en el mundo y protegen a las poblaciones costeras al minimizar la erosión al cambiar el curso e intensidad de las corrientes y el oleaje (Elliff & Silva, 2017; Moberg & Folke, 1999). Los arrecifes sustentan pesquerías de peces e invertebrados que son una fuente fundamental de proteínas, contribuyendo con aproximadamente una cuarta parte de la captura total de peces en países en desarrollo (Burke et al., 2011; Hoegh-Guldberg, 1999). El hombre aprovecha extensivamente los recursos arrecifales la alimentación, fabricación de productos farmacéuticos, materiales para la construcción infraestructura, la explotación turística, entre otros (Burke et al., 2011; Hoegh-Guldberg, 2011). Dentro de los organismos hermatípicos (responsable de la formación de los arrecifes) el grupo más representativo en el trópico es el de los corales pétreos, especialmente los del orden Scleractinia (Veron & Stafford-Smith, 2000).

Desde hace unas décadas se ha detectado un deterioro evidente de los arrecifes coralinos a escala global, el cual se ha incrementado por la interacción de factores de estrés antrópicos y climáticos (Gardner et al., 2003; Hoegh-Guldberg, 2011; Hughes, 1994; Sutherland et al., 2004). En el Caribe, este detrimento se ha evidenciado por la disminución de la cobertura coralina y el incremento de las algas (cambio de fase), la mengua calamitosa de especies de corales constructoras de arrecifes (*e. g.* género *Acropora*), la mortalidad masiva de especies clave (*e. g.* el erizo herbívoro *Diadema antillarum*) y una reducción en la abundancia de peces depredadores de tamaño grande y mediano (*e. g.* tiburones, meros y pargos) que ha redundado en cambios en la estructura trófica arrecifal (Burke et al., 2011; Done, 1992; Garzón-Ferreira & Zea, 1992; Hughes, 1994; Jackson et al., 2001; Lessios et al., 1984; Paddock et al., 2009; Pratchett et al., 2008; Valdivia-Acosta, 2014).

En general las especies exóticas invasoras, especialmente las depredadoras, pueden inducir cambios significativos en las características ecológicas de los sistemas marinos, aunque con una moderada magnitud si se compara con otros tensores de origen antrópico. El efecto sobre las especies nativas puede evidenciarse más rápidamente en la abundancia y la conducta que en otros rasgos como el crecimiento, la supervivencia o la diversidad de especies (Anton et al., 2019).



El pez león *Pterois volitans* se ha establecido en gran parte del Atlántico occidental colonizando distintas regiones, hábitats, ecosistemas y ambientes (Andradi-Brown, 2019; Arbeláez & Acero-P., 2011; Barbour *et al.*, 2010; Biggs & Olden, 2011; Claydon *et al.*, 2012; Luiz *et al.*, 2021; Schofield, 2010) evidenciando claramente que dichos ecosistemas no han podido evitar la invasión de esta especie exótica (Hackerott *et al.*, 2013). Aunque esporádicamente se ha reportado que algunos depredadores nativos como meros, morenas y tiburones lo pueden consumir (en algunos casos con la ayuda del hombre que se los ofrecen heridos o muertos), no está clara cuál es la frecuencia de su consumo en condiciones naturales (Fogg & Faletti, 2018; Maljković *et al.*, 2008; Pimiento *et al.*, 2013) o si existe una regulación poblacional significativa de esta especie invasora (Hackerott *et al.*, 2013). El pez león puede causar efectos negativos sobre las comunidades nativas mediante la depredación que tiene lugar sobre incontables especies de peces e invertebrados arrecifales (Acero-P. *et al.*, 2019; Albins & Hixon, 2008; Green *et al.*, 2012) o por la competencia que establece con especies ícticas mesodepredadores nativas que tienen una dieta parecida y que son de un tamaño corporal similar (Albins & Hixon, 2008; Green *et al.*, 2012). Los impactos negativos pueden potencializarse por la degradación que han tenido los ecosistemas, que en el caso de las poblaciones de peces se evidencia con disminuciones de hasta el 95 % en especies depredadoras piscívoras debido a múltiples factores naturales y antrópicos (Stallings, 2009; Valdivia *et al.*, 2014). Algunas modelizaciones y estudios experimentales predicen que el pez león tendrá un impacto significativo en la estructura de la comunidad béntica (Lesser & Slattery, 2011; South *et al.*, 2017) y en las redes alimentarias de los arrecifes coralinos (Ainsworth & Mumby, 2015; Albins & Hixon, 2013).

Ante el deterioro del ecosistema arrecifal, la invasión del pez león en el Atlántico occidental tiene mayor posibilidad de causar efectos negativos. La teoría predice que en un ecosistema saludable las especies nativas de una comunidad evitan o limitan el establecimiento o el éxito de las especies invasoras, especialmente en aquellos ecosistemas más biodiversos -resistencia biótica-, al menos en las etapas iniciales de la invasión (Elton, 1958; Jeschke *et al.*, 2014). Pero cuando una especie invasora se ha establecido es más probable que impacte negativamente a las especies nativas debido a que está más libre de depredadores, parásitos y competidores –hipótesis de la liberación del enemigo- (Jeschke *et al.*, 2014). Por otra parte, la hipótesis de heterogeneidad ambiental de las invasiones, indica que la heterogeneidad (espacial y temporal) aumenta el éxito de las invasiones y reduce el impacto sobre las especies nativas en una comunidad, debido a que promueve mecanismos de invasión y coexistencia que no son posibles en ambientes homogéneos (Melbourne *et al.*, 2007). La competencia interespecífica es un componente fundamental en el entendimiento de los efectos agudos y crónicos que puede tener una especie exótica invasora sobre las especies y comunidades nativas, ya sea compitiendo directamente por recursos o por interferencia (Strayer *et al.*, 2006; Zavaleta *et al.*, 2001; Zwerschke *et al.*, 2018). Además, las especies nativas amenazadas pueden ver incrementado su peligro de extinción por especies exóticas



que actúan como competidores o depredadores (Wilcove *et al.*, 1998). Se ha encontrado que el impacto producido por especies invasoras sobre las comunidades nativas se incrementa al aumentar la densidad (Arias-González *et al.*, 2011). Los efectos de la competencia de especies exóticas sobre las especies nativas pueden derivar en (i) dependencia de las especies nativas de fuentes dietéticas y hábitats subóptimos por la disminución de recursos debido la acción de las especies no nativas, (ii) limitación al acceso de los recursos y (iii) en casos extremos desplazamiento de especies autóctonas propiciando extinciones locales y pérdida de biodiversidad (Curtis *et al.*, 2017; Gurnell *et al.*, 2004; Hunt *et al.*, 2019; Mandrak & Cudmore, 2010).

En las últimas décadas se ha incrementado la utilización de isótopos estables con el objeto de evaluar el uso de los recursos alimentarios de los organismos (DeNiro & Epstein, 1978; Fry, 1988). Las proporciones de isótopos estables de nitrógeno y carbono se usan comúnmente para dilucidar los patrones en las redes alimentarias y permite obtener información del papel trófico general de las especies en la red alimentaria (Bearhop *et al.*, 2004; Vander-Zanden & Rasmussen, 2001). El análisis de isótopos estables es una herramienta novedosa y apropiada para evaluar las consecuencias de las invasiones en diferentes escalas de la red alimentaria del ambiente invadido (Vander-Zanden *et al.*, 1999) y la diversidad trófica y nicho isotópico de poblaciones o especies (Jackson *et al.*, 2012). El nicho isotópico es considerado como una representación del nicho trófico (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007), ya que las señales isotópicas del tejido del consumidor ofrecen un fiel reflejo de la composición isotópica de su dieta (DeNiro & Epstein, 1978; Newsome *et al.*, 2007). Los parámetros del nicho pueden responder rápidamente a cambios intra e interespecíficos debido a la competencia como también a la abundancia de las presas (Bearhop *et al.*, 2004). Los isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ son los más comúnmente usados en estudios ecológicos porque proveen información dietaria integrada en el tiempo, como la posición de un organismo en la trama trófica - $\delta^{15}\text{N}$ - y el origen de las fuentes de energía en su dieta - $\delta^{13}\text{C}$ - (DeNiro & Epstein, 1978; Layman *et al.*, 2007; Newsome *et al.*, 2007).

En latitudes altas y zonas subtropicales se ha utilizado el análisis de isótopos estables encontrando que el pez león puede afectar especies ecológicamente similares mediante la competencia ya que hay solapamiento en la dieta y el uso de refugios (Curtis *et al.*, 2017; Eddy *et al.*, 2020; Layman & Allgeier, 2012; Muñoz *et al.*, 2011; O'Farrell *et al.*, 2014; Raymond *et al.*, 2014). A pesar de los posibles impactos negativos que el pez león puede tener sobre ecosistemas arrecifales (Arndt *et al.*, 2018; Ballew *et al.*, 2016) no se han llevado a cabo estudios en el sur del Caribe que permitan dilucidar si tales efectos se están dando o no sobre mesodepredadores nativos. Solo se ha realizado un estudio en el Caribe colombiano evaluando el posible impacto del pez león con mesodepredadores y depredadores tope nativos usando morfología funcional. Esta investigación concluyó que (i) los rasgos morfológicos



novedosos del pez león les brindan ventajas mecánicas sobre depredadores nativos para el consumo de una amplia variedad de fauna bentónica y críptica, y (ii) reduce el espacio ecológico teórico de *Epinephelus guttatus*, *Caranx ruber*, *Scorpaena plumieri*, *Lutjanus mahagoni* y *L. griseus* (Rojas-Vélez *et al.*, 2019)

Teniendo en cuenta los efectos que puede tener el pez león sobre las comunidades nativas de los ecosistemas arrecifales coralinos (Arndt *et al.*, 2018; Ballew *et al.*, 2016), la importancia de los mesodepredadores en la estructura de las redes tróficas arrecifales (Beukers & Jones, 1997; Hixon, 2015), el rol de los mesodepredadores nativos como potenciales competidores del pez león (Rojas-Vélez *et al.*, 2019) y la ausencia de información sobre las interacciones del pez león con especies nativas ecológicamente similares en el sur del Caribe (Côté & Smith, 2018), es fundamental avanzar en el entendimiento de las interacciones entre el pez león invasor y las especies nativas mesodepredadoras en ecosistemas arrecifales tropicales. Aún son escasos los estudios que han explorado variaciones interregionales a escala local de las interacciones tróficas entre el pez león invasor y los mesodepredadores nativos en ecosistemas arrecifales tropicales que es la perspectiva desde la cual se pueden abordar más fácilmente preocupaciones de gestión local (O'Farrell *et al.*, 2014). Por tanto, se busca evaluar las relaciones interespecíficas entre el pez león y algunos peces mesodepredadores nativos con patrones tróficos y ecológicos similares a través de técnicas que usan isótopos estables en dos sectores de formaciones coralinas en el Caribe colombiano.

6.2 METODOLOGÍA

6.2.1 Área de estudio

Los muestreos se llevaron a cabo en las costas de los departamentos de Bolívar y Magdalena (Figura 6.1) en el Caribe continental colombiano que están en las regiones suroccidental y nororiental respectivamente. En la región suroccidental se muestreo específicamente en la isla de Barú que es un ambiente costero (BOL-COS). En la región nororiental se muestreo específicamente en la bahía de Taganga y la ensenada de Granate (MAG-COS). Ampliación de las características oceanográficas y meteorológicas se pueden consultar en el capítulo 3.

6.2.2 Fase de campo

Debido a que por fuera de las reservas marinas la abundancia del pez león es mayor que dentro de las reservas (Hackerott *et al.*, 2013; Mumby *et al.*, 2007; Valdivia *et al.*, 2014), en cada sector (BOL-COS y MAG-COS) se establecieron tres localidades por fuera de reservas marinas y en cada localidad se



establecieron estaciones permanentes para minimizar el efecto de las capturas dirigidas al pez león que se están realizando en el interior de las áreas protegidas.

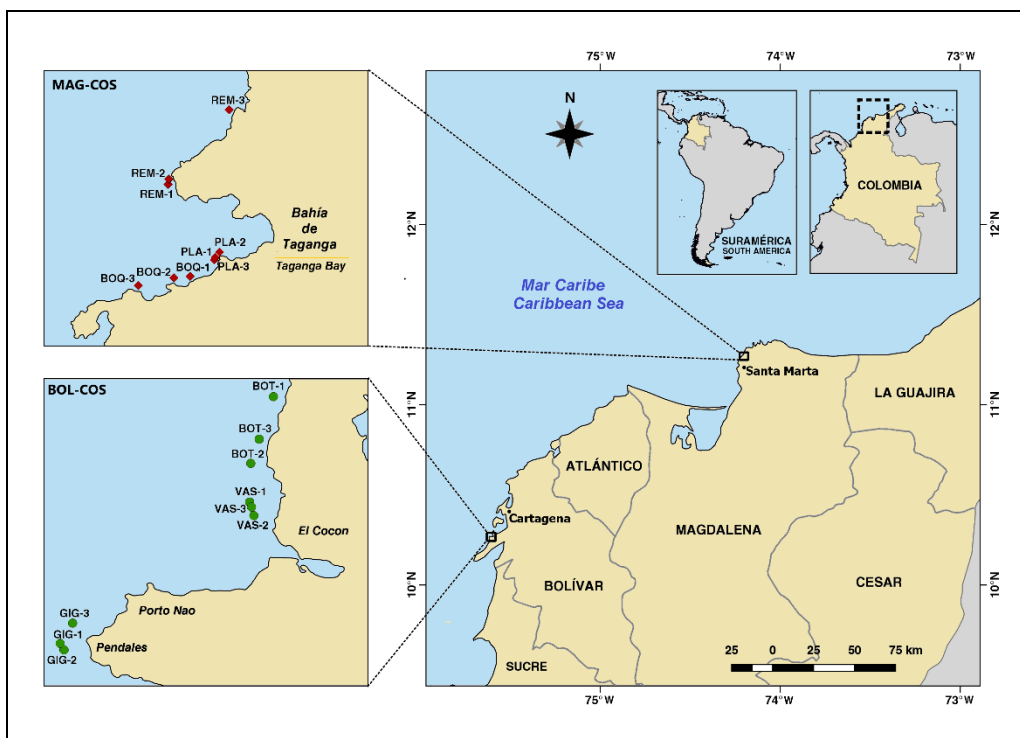


Figura 6.1. Ubicación de las localidades en las que se dispusieron los transectos fijos en Magdalena (MAG-COS) y Bolívar (BOL-COS), REM: Remanso, PLA: Playetas, BOQ: Boquerón, BOT: piedra Botas, VAS: ciénaga de Los Vásquez y GIG: punta Gigante. Mapa elaborado por Shirley Bello Escobar.

6.2.2.1 Caracterización de la comunidad de especies ícticas nativas mesodepredadoras

El seguimiento de la estructura de las comunidades (composición de especies y abundancia) de peces arrecifales nativos se llevó a cabo entre octubre de 2016 y noviembre de 2019 en las 18 estaciones (Figura 6.1). En cada sector se realizaron recorridos exploratorios definiendo las tres localidades y 9 estaciones a muestrear según la presencia de ejemplares de pez león (Figura 6.1). Para la evaluación de los posibles cambios espaciales y temporales en la comunidad íctica y con relación a la abundancia del pez león, se realizaron muestreos considerando las épocas climáticas seca y lluviosa, de tal manera que se llevaron a cabo dos en 2016, dos en 2017, cuatro en 2018 y tres en 2019. En cada localidad se efectuaron censos visuales entre las 9 y las 13 h en tres transectos de banda de 25 × 10 m. En dichos transectos se identificaron y contabilizaron todos los peces nativos con tallas superiores a 15 cm de longitud total, al igual que todos los especímenes de pez león (Green, 2012). Inicialmente se llevó a cabo un recorrido en forma de zigzag, nadando lentamente a lo largo del transecto y considerando las especies que no tienen hábitos criptobentónicos, y posteriormente se realizó un recorrido de vuelta considerando las especies con hábitos criptobentónicos no tenidas en cuenta anteriormente. Tanto para el pez león como para las especies criptobentónicas se hizo una búsqueda exhaustiva revisando todas las grietas, agujeros y



oquedades con el uso de lámparas de buceo cuando fue necesario para evitar subestimar su abundancia. Los censos visuales fueron realizados por los mismos investigadores con el fin de minimizar el error debido al observador.

6.2.2.2 Captura de ejemplares de pez león y especies de peces nativos mesodepredadoras

Para realizar el análisis de isotopos estables (AIE) los peces león fueron capturados con arpones tipo hawaiano (que minimiza el daño a corales, a peces nativos y a otros componentes del arrecife). Inmediatamente se procedió a cortar las espinas dorsales, pélvicas y anales con una tijera para evitar accidentes con los investigadores. Se seleccionaron seis especies de peces mesodepredadores nativos comunes de talla mediana y con características ecológicas similares a las del pez león (*Aulostomus maculatus*, *Cephalopholis cruentata*, *Haemulon plumierii*, *Hypoplectrus puella*, *Lutjanus mahogoni* y *L. synagris*). Al igual que el pez león, estos peces nativos se alimentan principalmente de peces y crustáceos (Randall, 1967), ocupan niveles tróficos intermedios en la red alimentaria (Rojas-Vélez *et al.*, 2019) y son comunes en los arrecifes de coral del Caribe colombiano (Acero-P. *et al.*, 1984; Reyes-Nivia *et al.*, 2004). Los ejemplares de peces nativos fueron adquiridos a pescadores artesanales que los capturaron puesto que algunas de las especies son de interés comercial y otras suelen capturarse fortuitamente con las anteriores. Los especímenes fueron guardados en bolsas de plástico y colocados en neveras de poliestireno expandido con abundante hielo para su adecuada conservación (Stallings *et al.*, 2015).

6.2.3 Análisis de laboratorio

Los peces fueron medidos (longitud total: L_T) y pesados (masa húmeda: M_T). Para minimizar errores los ejemplares con L_T menor a 10 cm fueron medidos con un calibrador y el resto con un ictiómetro o una cinta métrica (± 0.1 cm). La masa total se determinó usando una balanza analítica Ohaus (± 0.0001 g).

Se extrajeron muestras de músculo de la región dorsal para el AIE que fueron colocadas en viales. Se llevó a cabo la extracción de lípidos y urea químicamente usando una técnica conservadora que mantiene la integridad de la muestra al minimizar la pérdida de aminoácidos e impidiendo modificaciones en las señales isotópicas, y extrae más eficientemente los lípidos (Kelly & Martínez del Rio, 2010; Kim & Koch, 2012). Los viales se colocaron en un horno a 60 °C para el completo secado de las muestras, durante 48 h. A cada muestra se le adicionó 25 mL de éter de petróleo, se colocaron en un baño de ultrasonidos (sonicador) durante 15 min y finalmente se centrifugaron a 2200 RPM a baja temperatura; este procedimiento se realizó tres veces para obtener una extracción de lípidos completa. Posteriormente las muestras fueron lavadas tres veces con agua desionizada y colocadas nuevamente en el baño de ultrasonidos (sonicador) durante 10 min para remover la urea, ya que se sabe que los tejidos a los cuales



no se les extrae este compuesto tienden a presentar valores reducidos de ^{15}N (Kim & Koch, 2012). Las muestras fueron maceradas en un mortero de vidrio, con el fin de que el tejido deshidratado quedara lo más fino y homogéneo posible. Del tejido pulverizado se obtuvo una submuestra (0.6-1.0 mg), que fue pesada en una balanza analítica (± 0.0001 g) y almacenada en cápsula de estaño (8×5 mm). Los isótopos de carbono y nitrógeno fueron determinados en un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 NC con una interfaz ConFlo III conectado un espectrómetro de masas Delta Plus XP (EA-IRMS; ThermoQuest) en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra en Granada, España.

Las razones isotópicas fueron expresadas en notación delta (δ) usando la siguiente fórmula que las expresa en partes por mil (McKinney *et al.*, 1950):

$$\delta^hX = ((R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}})-1) \times 1000$$

Donde X es el elemento, h es la masa del isótopo pesado y " R_{muestra} " y " $R_{\text{estándar}}$ " son las razones isotópicas del isótopo pesado sobre el ligero (*i. e.* $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la muestra y el estándar respectivamente. Se utilizó V-PDB (*Belemnitella americana* de Viena) como estándar para el carbono y nitrógeno atmosférico (N_2) como estándar para el nitrógeno. La precisión del método fue de 0.1.

6.2.4 Análisis de datos

Se realizaron evaluaciones del ajuste de los residuos de los datos a la distribución normal con la prueba de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Bartlett cuando se ajustaron al modelo de normalidad y la de Levene en caso contrario (McDonald, 2014; Zar, 2010).

6.2.4.1 Caracterización de la comunidad especies ícticas nativas mesodepredadores

Las diferencias de la estructura (composición de especies y abundancia) de los peces nativos entre sectores y épocas fueron evaluadas mediante pruebas de PERMANOVA multivariadas utilizando el índice de disimilitud de Bray-Curtis, el método de permutación de residuales bajo un modelo reducido, la suma de cuadrados tipo III y 9999 permutaciones. Para determinar entre que pares de grupos se presentaban las diferencias se realizaron rutinas adicionales *post hoc* de PERMANOVA para comparaciones por pares (Anderson *et al.*, 2008). La abundancia de cada especie mesodepredadora nativa fue transformada con raíz cuarta para disminuir la contribución a la similitud de las especies numéricamente dominantes (Somerfield & Clarke, 1995). Cuando el PERMANOVA identificó diferencias significativas entre grupos, se usó la técnica de porcentajes de similitud (SIMPER) con la métrica de disimilitud de Bray-Curtis para examinar que especies contribuyeron en mayor medida a la diferencia entre grupos (Clarke, 1993);



complementariamente se usó un diagrama de sombras (o mapa de calor) para representar las 25 especies más abundantes de acuerdo a la estación y la correspondiente localidad (Clarke *et al.*, 2014). Estos análisis se realizaron utilizando la rutina *matrix display* en Primer v.7 (Clarke & Gorley, 2015).

6.2.4.2 Interacción entre factores ambientales y especies ícticas mesodepredadores nativos

Se realizó un *draftsman plot* para examinar la distribución de las variables predictoras (densidad del pez león, profundidad y cobertura del sustrato por corales, esponjas, algas, gorgonáceos y arena) y la potencial multicolinealidad entre ellas. Se utilizó la correlación producto momento de Pearson (ρ) para determinar si había variables redundantes, es decir que la correlación entre ellas fuese altamente significativa [*i. e.* $\rho > 0.95$ y $\rho < 0.05$ (Anderson *et al.*, 2008; Clarke & Gorley, 2015)]. Debido a que presentaban sesgos pronunciados, la densidad del pez león se transformó con $\ln x + 1$ y la cobertura de corales, gorgonáceos, algas, esponjas y arena con arcoseno de la raíz cuadrada (Clarke & Gorley, 2015). La abundancia de cada especie mesodepredadora nativa fue transformada con raíz cuarta (Sommerfield & Clarke, 1995). A partir de una matriz de similitud de Bray-Curtis se evaluó la relación entre la estructura de la comunidad de mesodepredadores nativos (*i. e.* composición de especies y abundancia) y las variables predictoras mediante modelos de regresión lineal múltiples multivariados basados en distancia -DistLM- con el procedimiento paso a paso, el criterio de R^2 ajustado y 9999 permutaciones (Anderson *et al.*, 2008) y fueron visualizados usando análisis de redundancia basados en distancia -dbRDA- (Anderson *et al.*, 2008; Legendre & Anderson, 1999; McArdle & Anderson, 2001). Las mismas rutinas fueron realizadas para la presencia/ausencia de las especies de la comunidad a partir de una matriz de distancia euclidiana (Anderson *et al.*, 2008).

6.2.4.3 Nicho isotópico del pez león versus especies ícticas nativas mesodepredadoras

Para la determinación de diferencias significativas de los isótopos de carbono y nitrógeno entre el pez león y los peces depredadores nativos se aplicaron (i) la ANOVA de una vía cuando los datos se ajustaron a la normalidad y tuvieron homogeneidad de varianzas, usando la prueba de Tukey HSD para determinar entre que grupos específicos se presentaban las diferencias, (ii) la prueba ANOVA de Welch cuando los datos se ajustaron a la normalidad, pero no tuvieron homogeneidad de varianzas, utilizando la prueba *a posteriori* de Games-Howell, (ii) Kruskal-Wallis cuando no hubo normalidad, pero si homogeneidad de varianzas, empleando prueba *a posteriori* de Bonferroni y (iii) la mediana de Mood cuando no se cumplieron ninguno de los supuestos para el uso de pruebas paramétricas (McDonald, 2014; Zar, 2010).



Con el fin de tener muestras de tamaños similares (ya que muestras con tamaños muy desbalanceados afectan el resultado de los modelos), los peces león utilizados en los modelos corresponden a una muestra aleatoria de 30 de los ejemplares capturados en el mismo periodo que los depredadores nativos. Diversos procesos ambientales a diferentes escalas espaciales controlan la estructura de las comunidades en ecosistemas coralinos (Eidens *et al.*, 2014) y pueden influenciar la variación de la composición isotópica regional de los productores en la base de las redes tróficas (McMahon *et al.*, 2013; Newsome *et al.*, 2007). Estos factores ambientales promueven variaciones sustanciales en las dinámicas productivas de los ecosistemas coralinos en los lugares de estudio, sesgando la comparación directa de los valores isotópicos brutos entre las comunidades de depredadores (Manlick *et al.*, 2019; Shipley *et al.*, 2021). Para comprobar diferencias en las medias y varianzas entre los depredadores se realizó un procedimiento de permutación multirespuesta (MRPP) utilizando 10000 iteraciones en el paquete *vegan* en R (Oksanen *et al.*, 2022). Dado que los valores isotópicos brutos de las especies de depredadores difirieron significativamente en todos las localidades, las comparaciones entre grupos de depredadores podrían resultar engañosas (Manlick *et al.*, 2019), por lo tanto, los valores isotópicos de los depredadores fueron escalados con respecto a sus espacios de mezcla, resultando en un espacio multidimensional normalizado en el que los valores de cada isótopo estable fluctúan entre 0 y 1 (Cucherousset & Villéger, 2015). Debido a su gran plasticidad trófica, el pez león puede exhibir evidentes cambios en la dieta durante su ciclo de vida (Acero-P. *et al.*, 2019; Dahl & Patterson III, 2014; Malpica-Cruz *et al.*, 2019; O'Farrell *et al.*, 2014). En este contexto, los datos de la población del pez león fueron divididos en dos categorías de tallas, pequeños ($L_T \leq 20.8$ cm) y grandes ($L_T > 20.8$ cm) con base en la mediana de toda la muestra (O'Farrell *et al.*, 2014). A partir de la disposición de los individuos de cada población en el δ -espacio escalado, se calculó localización del centroide (LC), que es la posición media de todos los individuos en el nicho isotópico (Layman *et al.*, 2007). Se usó la prueba T^2 de Hotelling para comprobar diferencias estadísticas en la ubicación del centroide entre los depredadores nativos y las clases de talla del pez león (Turner *et al.*, 2010). Para evaluar la similitud en el uso de recursos alimentarios entre dos entidades biológicas, se trazaron elipses estándar bayesianas corregidas (SEAc) para tamaños pequeños, que representan el nicho isotópico de un depredador, encerrando alrededor del 40 % de los miembros independientemente del tamaño de la muestra (Jackson *et al.*, 2011). Se calculó el solapamiento entre los peces depredadores nativos y el pez león relativo al ancho del nicho isotópico de cada depredador. La superposición se calculó con base en las elipses bayesianas de máxima probabilidad, es decir, las elipses modales producto de 1000000 iteraciones en la Cadena de Markov Monte-Carlo, con un proceso de descarte inicial de 500000 iteraciones, un intervalo de adelgazamiento de 500 en tres cadenas, dando como resultado 3000 estimaciones de las elipses bayesianas de cada depredador, con sus respectivos intervalos de credibilidad bayesianos del 95 %.



6.2.4.4 Posición trófica del pez león y especies ícticas nativas mesodepredadoras

Teniendo en cuenta las variaciones en el espacio isotópico (*isoscape*) en los sectores, se realizaron estimas de la posición trófica específicas para cada sector usando el paquete *tRophicPosition* (Quezada-Romegialli *et al.*, 2018). Se usaron como base isotópica los valores $\delta^{15}\text{N}$ de *Scarus iseri* capturados en BOL-COS ($\delta^{15}\text{N} = 7.69 \pm 0.49$; $n = 18$) y MAG-COS ($\delta^{15}\text{N} = 6.38 \pm 0.99$, $n = 16$). *S. iseri* es un consumidor longevo, que se alimenta principalmente de algas y detritus, por lo cual incorpora las señales isotópicas de las fuentes primarias de energía en la base de la red trófica, y cuya posición trófica estimado en ecosistemas comparables en el Caribe panameño es de 2.5 (Stuthmann & Castellanos-Galindo, 2020) y ha sido usado como base en ecosistemas arrecifales (Zhu *et al.*, 2019). Se utilizó el factor de discriminación trófica (TDF) de $\Delta^{15}\text{N} = 3.4 \pm 0.98$ (Post, 2002), el más usado los estudios isotópicos del tejido muscular de los peces arrecifales. Se evaluaron las diferencias de la posición trófica entre los depredadores usando en el programa la función *PairwiseComparison* (Quezada-Romegialli *et al.*, 2018). Para todas las estimaciones, se utilizó el factor de reducción de la escala potencial de Gelman-Rubin cuyo límite superior fue 1, lo que indica que se logró la convergencia de los modelos (Gelman & Rubin, 1992).

6.3 RESULTADOS

6.3.1 Caracterización de la comunidad de especies ícticas nativas mesodepredadoras

Se registraron 55 especies de peces nativos (11 avistadas por fuera de los transectos) pertenecientes a 13 familias, siendo las familias mejor representadas Serranidae (16 especies), Lutjanidae (9 especies) y Carangidae (8 especies). Las demás familias contribuyeron a la riqueza con menos de 6 especies. En BOL-COS se detectaron 37 especies y en MAG-COS 33. Además, en ambas épocas climáticas la riqueza de especies en Bolívar (37 en seca y 26 en lluvias) fue superior a la de Magdalena (31 en seca y 21 en lluvias).

La media de la riqueza de especies fue de 6.0 ± 0.2 especies $\times 250 \text{ m}^2$ ($n = 193$), oscilando entre 1 y 14 spp. En BOL-COS se detectó mayor riqueza media de especies que en MAG-COS y en la época lluviosa se observaron más (6.1 ± 0.2 especies $\times 250 \text{ m}^2$, $n = 88$) que en seca (5.9 ± 0.2 especies $\times 250 \text{ m}^2$, $n = 106$). En BOL-COS se registraron más especies en época seca y contrariamente en MAG-COS más en época lluviosa (Tabla 6.1).

La abundancia media fue de 666.0 ± 46.8 peces $\times \text{ha}^{-1}$ ($n = 194$), observándose mayor abundancia en MAG-COS que en BOL-COS. En las dos épocas hubo una abundancia similar (seca = 663.4 ± 663.3 peces $\times \text{ha}^{-1}$, $n = 106$; lluviosa = 669.1 ± 70.0 peces $\times \text{ha}^{-1}$, $n = 88$). En BOL-COS se observaron mayor cantidad de peces en época seca mientras en MAG-COS fue en la lluviosa (Tabla 6.1).



Tabla 6.1. Riqueza media (\bar{S}) y densidad media (\bar{D}) de los peces nativos mesodepredadores en el Caribe colombiano. EE: error estándar.

Ambiente	Época	$\bar{S} \pm EE$ (250 m ²)	$\bar{D} \pm EE$ (ha ⁻¹)	Muestras	$\bar{S} \pm EE$ (250 m ²)	$\bar{D} \pm EE$ (ha ⁻¹)	Muestras (n)
BOL-COS	Seca	6.4 ± 0.3	705.2 ± 100.1	54	6.2 ± 0.2	649.7 ± 62.6	99
	Lluviosa	6.0 ± 0.4	583.1 ± 67.1	45			
MAG-COS	Seca	5.5 ± 0.3	620.0 ± 77.1	52	5.8 ± 0.2	682.9 ± 70.3	95
	Lluviosa	6.2 ± 0.3	759.1 ± 124.4	43			

En general las especies de peces mesodepredadoras nativas que presentaron mayor abundancia fueron *Cephalopholis cruentata* (22.2 %), *Hypoplectrus puella* (13.8 %), *Caranx crysos* (13.5 %), *Caranx ruber* (9.5 %), *Aulostomus maculatus* (8.9 %), *Lutjanus mahogoni* (6.4 %), *Hypoplectrus unicolor* (6.1 %) y *Haemulon plumieri* (5.0 %). Las demás especies representaron menos del 5 % de la abundancia (Suplemento S4-1).

La abundancia del pez león (74.4 ± 7.4 peces \times ha⁻¹) solo fue superada por las especies nativas *C. cruentata*, *H. puella* y *C. crysos* (Figura 6.2; Suplemento S4-1). En BOL-COS *C. cruentata* (156.8 ± 5.5 peces \times ha⁻¹), *H. puella* (116.4 ± 6.2 peces \times ha⁻¹), *C. crysos* (90.1 ± 30.0 peces \times ha⁻¹) y *C. ruber* (54.5 ± 19.1 peces \times ha⁻¹) se hallaron en mayor abundancia que el pez león (53.7 ± 3.8 peces \times ha⁻¹). En MAG-COS la abundancia del pez león (96.0 ± 5.0 peces \times ha⁻¹) únicamente fue superada por *C. cruentata* (138.9 ± 6.2 peces \times ha⁻¹), *C. crysos* (126.7 ± 39.2 peces \times ha⁻¹) y *A. maculatus* (104.4 ± 5.9 peces \times ha⁻¹). Estos resultados evidencian que el pez león se ha constituido en uno de los mesodepredadores más abundantes en los sectores coralinos someros del Caribe continental colombiano.

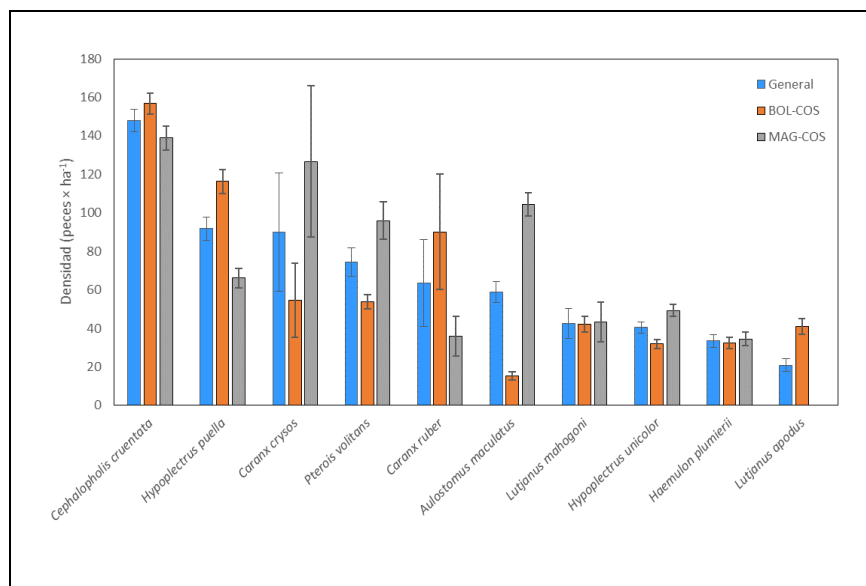


Figura 6.2. Densidad media (\pm error estándar) del pez león y las especies nativas potencialmente competidoras más abundantes.

El PERMANOVA determinó que la estructura de la comunidad de especies ícticas depredadoras nativas presentó diferencias significativas espaciales, pero no entre épocas climáticas ni entre la interacción entre



el espacio y el tiempo (Tabla 6.2). El PERMDISP indica que la estructura íctica en los sectores no presenta diferencias por efecto de la dispersión sino por la localización (Tabla 6.2). Según el análisis SIMPER las especies que más contribuyeron a la diferenciación espacial fueron *Lutjanus apodus*, *Hypoplectrus tan*, *Hypoplectrus guttavarius*, *H. puella*, *C. ruber*, *Ocyurus chrysurus*, *C. cruentata*, *L. synagris*, *L. mahogoni*, *C. crysos*, *Cephalopholis fulva*, *Synodus intermedius*, *S. synodus*, *Gymnotorax miliaris*, *Mycteroperca interstitialis* and *A. maculatus* (Figura 6.3; Suplemento S4-2). Siendo las nueve primeras especies más conspicuas en BOL-COS y las siete últimas en MAG-COS.

Tabla 6.2. Resultados del PERMANOVA y PERMDISP aplicado a la estructura de la comunidad (composición y abundancia) de los peces depredadores nativos. Los datos fueron transformados con raíz cuarta. Los valores en negrita indican diferencias significativas.

PERMANOVA						
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media cuadrada	Pseudo-F	p	Permutaciones únicas
Sector	1	33106.0	33106.0	27.67	1.00 × 10⁻³	9935
Época	1	1227.6	1227.6	1.02	0.42	9947
Sector × época	1	1742.3	1742.3	1.45	0.19	9960
Residual	179	2.14 × 10 ⁵	1184.2			
Total	182	2.55 × 10 ⁵				

PERMDISP			
Fuente	Grados de libertad	Pseudo-F	p
Sector	1, 181	10.26	0.63
Época	1, 181	3.30	0.09

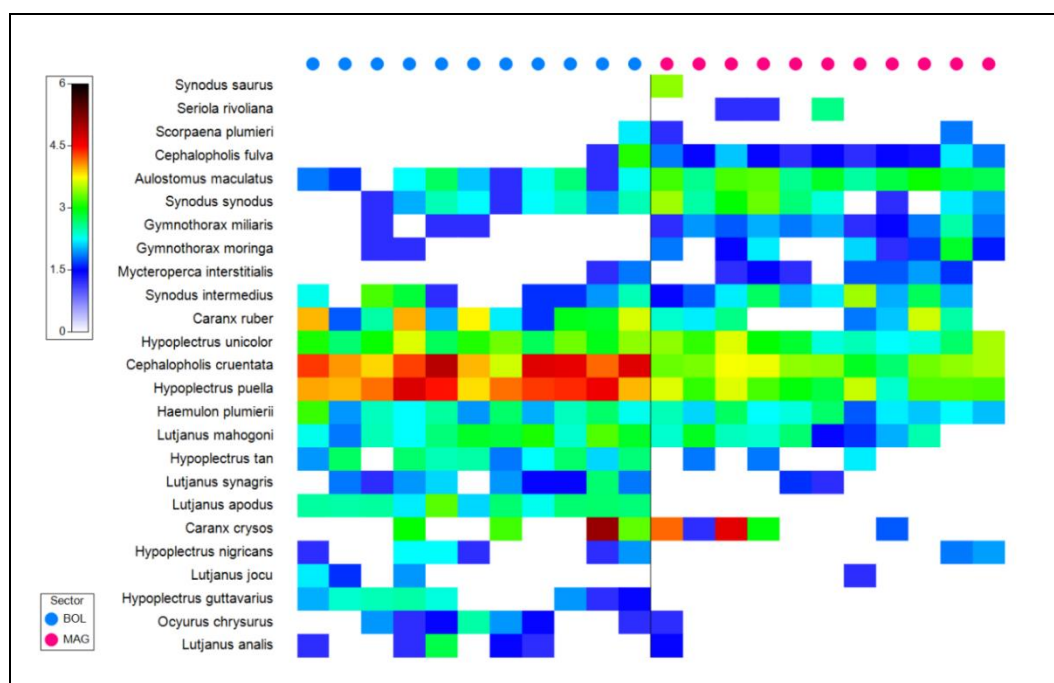


Figura 6.3. Gráfico de sombras de las 25 especies de peces nativos mesodepredadoras más abundantes según el índice de asociación de Whittaker. MAG: Magdalena y BOL: Bolívar. Los datos fueron transformados con raíz cuarta.



6.3.2 Interacción entre factores y especies ícticas mesodepredadoras nativas

Las variables predictoras que tuvieron la mayor relación positiva entre sí fueron la profundidad con la cobertura algal ($\rho = 0.33$; $p < 0.001$) y la cobertura coralina ($\rho = 0.33$; $p < 0.001$), las demás variables tuvieron correlaciones inferiores a 0.17. Por lo tanto, todas fueron consideradas en los análisis.

La estructura de la comunidad íctica de peces mesodepredadores nativos estuvo influenciada por diversos factores. Todas las variables predictoras tenidas en cuenta explicaron, en alguna proporción, la variabilidad en la estructura de la comunidad ($p < 0.05$) como lo revela el modelo de regresión múltiple multivariada basado en distancia -DistLM- (Tabla 6.3). La variación explicada en conjunto por estas variables es del 28.9 % para la variabilidad de la estructura y del 19.1 % para la variación de la composición de especies de los peces mesodepredadores nativos. Los componentes bióticos del sustrato (esponjas, gorgonáceos, corales y algas) y la profundidad son los que en mayor medida explicaron la variabilidad en la estructura de la comunidad de peces mesodepredadores nativos, siendo las esponjas las que mejor se ajustaron al modelo (Tabla 6.3). La arena y la abundancia del pez león son las variables que menos explicaron tanto la estructura como la composición de los peces nativos (menos del 2 % cada una), y la proporción explicada por el pez león no es significativa para la incidencia.

Tabla 6.3. Pruebas de modelos de regresión múltiple multivariada basados en distancia (DistLM) de la estructura y la composición de especies de la comunidad de peces mesodepredadores nativos (similitud de Bray-Curtis) con las variables predictoras. Se usó el procedimiento paso a paso y el criterio de R^2 ajustado. Los componentes de la cobertura del sustrato fueron transformados con $\arcsen x^{0.5}$ y la abundancia del pez león con $\ln(x + 1)$. Los valores en negrita indican diferencias significativas. Grados de libertad residuales (gl).

Variable predictorora	Prueba marginal		Prueba secuencial					gl
	R^2	p	R^2 ajustado	Pseudo-F	P	Proporción explicada	Proporción acumulada	
Estructura peces mesodepredadores nativos								
Esponjas (%)	0.119	1.0×10^{-4}	0.114	24.52	1.0×10^{-4}	0.119	0.119	181
Gorgonáceos (%)	0.082	1.0×10^{-4}	0.150	8.65	1.0×10^{-4}	0.040	0.159	180
Corales (%)	0.118	1.0×10^{-4}	0.182	8.01	1.0×10^{-4}	0.036	0.195	179
Profundidad (m)	0.053	1.0×10^{-4}	0.237	8.08	1.0×10^{-4}	0.033	0.228	177
Algas (%)	0.024	1.0×10^{-4}	0.207	8.66	1.0×10^{-4}	0.029	0.257	178
Arena (%)	0.060	1.0×10^{-3}	0.260	2.28	0.02	0.009	0.280	174
Pez león (ind x ha ⁻¹)	0.015	8.6×10^{-3}	0.254	2.38	0.02	0.009	0.289	175
Composición de peces mesodepredadores nativos								
Esponjas (%)	0.078	1.0×10^{-4}	0.073	15.36	1.0×10^{-4}	0.078	0.078	181
Gorgonáceos (%)	0.060	1.0×10^{-4}	0.097	5.79	1.0×10^{-4}	0.028	0.106	180
Corales (%)	0.075	1.0×10^{-4}	0.116	4.98	1.0×10^{-4}	0.024	0.130	179
Algas (%)	0.016	3.0×10^{-4}	0.144	4.48	1.0×10^{-4}	0.021	0.151	178
Profundidad (m)	0.038	1.0×10^{-4}	0.127	3.26	1.0×10^{-4}	0.015	0.166	177
Arena (%)	0.039	1.0×10^{-4}	0.151	2.38	1.0×10^{-3}	0.011	0.177	175
Pez león (ind x ha ⁻¹)	9.1×10^{-3}	0.04	0.156	1.39	0.10	0.006	0.191	174

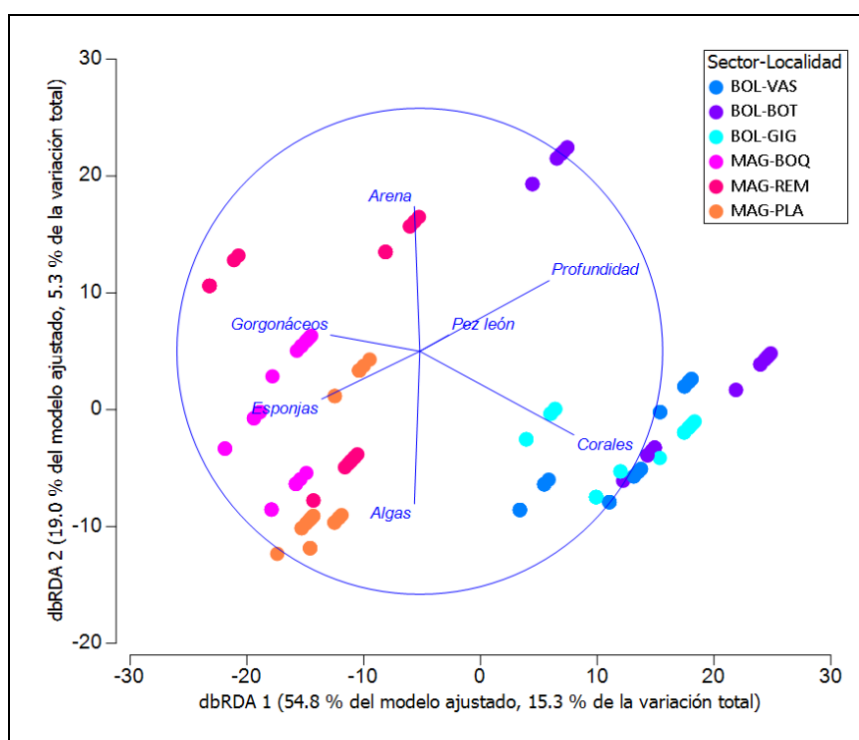


Figura 6.4. Análisis de redundancia basado en distancia -dbRDA- de la relación de la comunidad de peces mesodepredadores nativos (similitud de Bray-Curtis) con las variables predictoras. Los componentes de la cobertura del sustrato fueron transformados al $\arcsen x^{0.5}$ y la abundancia del pez león al $\ln(x + 1)$. BOL: Bolívar, MAG: Magdalena, REM: Remanso, PLA: Playetas, BOQ: Boquerón, BOT: piedra Botas, VAS: ciénaga de Los Vásquez y GIG: punta Gigante.

A pesar de la baja explicación de los cambios observados en la comunidad por la mayoría de las variables predictoras consideradas (< 5 %, excepto las esponjas), el análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA) indica una clara segregación entre los sectores direccionados principalmente por la cobertura de corales en Bolívar y esponjas y gorgonáceos en Magdalena (eje x). Hay una diferenciación secundaria de las estaciones del sector Magdalena que se caracteriza por la separación de la mayoría de las estaciones de la localidad de Playetas del resto de estaciones influenciada por la cobertura de algas (Figura 6.4).

6.3.3 Nicho isotópico del pez león versus especies ícticas nativas mesodepredadoras

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los ejemplares de pez león elegidos oscilaron entre 8.98 y 11.98. La media del $\delta^{15}\text{N}$ del pez león varió entre 10.62 ± 0.04 ‰ (pequeños en BOL-COS) y 10.91 ± 0.16 ‰ (grandes en MAG-COS). A nivel de individuo el $\delta^{13}\text{C}$ en el pez león fluctuó entre -17.81 y -12.41 ‰. La media del carbono osciló entre -16.77 ± 0.17 ‰ (pequeños en BOL-COS) y -14.70 ± 0.23 ‰ (grandes MAG-COS) (Figura 6.5; Suplemento S4-3). No se detectaron diferencias significativas de los peces león en el $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA, $F = 2.5$; $gl = 3,56$; $p = 0.07$), pero si en el $\delta^{13}\text{C}$ (ANOVA, $F = 15.5$; $gl = 3,56$; $p < 0.01$). Específicamente las



diferencias se presentaron entre los peces león de talla grande y de talla pequeña de BOL-COS con los peces león de talla grande y pequeña de MAG-COS (prueba Tukey HSD, $p < 0.05$; Suplemento S4-4).

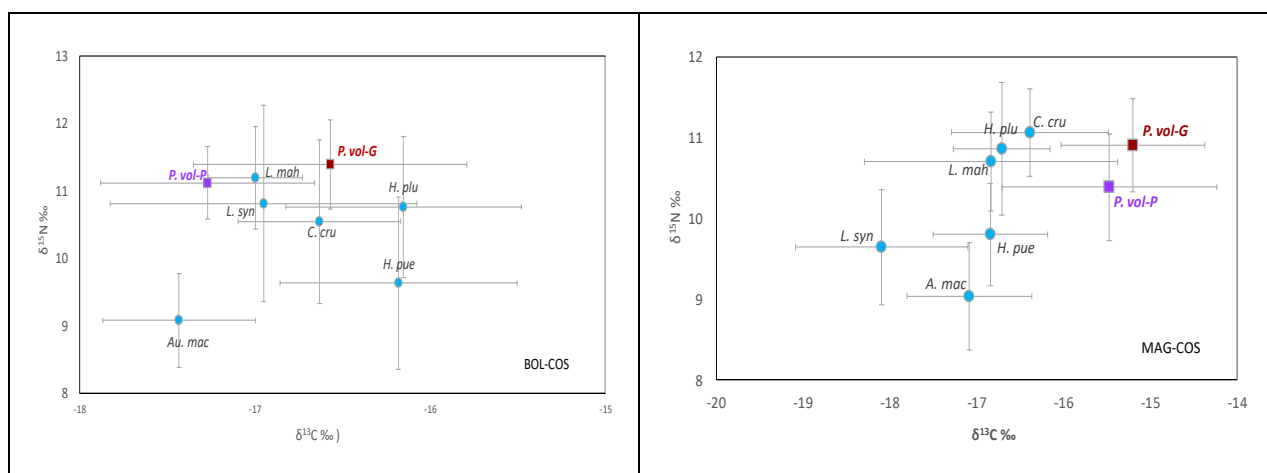


Figura 6.5. Concentraciones isotópicas medias (\pm desviación estándar) de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en el músculo de las especies de peces mesodepredadoras nativas y el pez león en BOL-COS (izquierda) y MAG-COS (derecha). El color azul indica especies nativas, el rojo peces león de talla grande ($L_T > 20.8$ cm) y el morado peces león de talla pequeña ($L_T \leq 20.8$ cm). *Au. mac*: *Aulostomus maculatus*, *C. cru*: *Cephalopholis cruentata*, *H. plu*: *Haemulon plumierii*, *H. pue*: *Hypoplectrus puella*, *L. mah*: *Lutjanus mahogoni*, *L. syn*: *Lutjanus synagris*, *P. vol-P*: *Pterois volitans* pequeños y *P. vol-G*: *Pterois volitans* grandes.

En BOL-COS el $\delta^{15}\text{N}$ medio de las seis especies de peces nativas mesodepredadoras varió entre 8.58 ± 0.18 ‰ (*A. maculatus*) y 10.70 ± 0.25 ‰ (*L. mahogoni*). Se detectaron diferencias significativas entre el pez león y los mesodepredadores nativos en el isótopo de nitrógeno (ANOVA de Welch, $F = 16.5$; $gl = 7, 74.9$; $p < 0.001$). La prueba *a posteriori* de Games-Howell indicó que tanto los peces león talla grande como los pequeños tuvieron $\delta^{15}\text{N}$ significativamente diferentes con *A. maculatus* e *H. puella* (Figura 6.5). El $\delta^{13}\text{C}$ medio fluctuó entre -16.93 ± 0.11 ‰ (*A. maculatus*) y -15.65 ± 0.12 ‰ (*H. plumierii*). También hubo diferencias significativas entre el pez león y los consumidores secundarios nativos en el isótopo de carbono (ANOVA de Welch, $F = 11.5$; $gl = 7, 48.6$; $p < 0.001$). Específicamente la prueba de Games-Howell indica que el $\delta^{13}\text{C}$ fue significativamente diferente entre los peces león de talla grande y la especie *A. maculatus*, mientras los peces león de talla pequeña se diferencian de *H. plumierii* e *H. puella* (Figura 6.5).

En MAG-COS el nitrógeno de las especies nativas osciló entre 9.04 ± 0.18 ‰ (*A. maculatus*) y 11.07 ± 0.07 ‰ (*C. cruentata*). Se encontraron diferencias significativas entre el pez león y los peces mesodepredadores nativos en el nitrógeno (Kruskal-Wallis, $H = 61.4$; $gl = 7$; $p < 0.001$). La prueba *a posteriori* de Bonferroni indica que los peces león de talla grande presentaron diferencias significativas de $\delta^{15}\text{N}$ con las especies *A. maculatus*, *H. puella* y *L. synagris* y los pequeños con *A. maculatus* (Figura 6.5). El carbono fluctuó entre -17.59 ± 0.27 ‰ (*L. synagris*) y -15.89 ± 0.12 ‰ (*C. cruentata*) presentando



diferencias significativas (Mediana de Mood, $\chi^2 = 36.8$; $gl = 7$; $p < 0.001$) tanto de los peces león grandes como de los pequeños con todos los peces mesodepredadores nativos (Figura 6.5).

La localización del centroide (LC) varió significativamente entre depredadores en ambos sectores. En MAG-COS la ubicación del nicho isotópico de los peces león grandes y pequeños fue estadísticamente diferente al del resto de peces mesodepredadores nativos. En BOL-COS la localización del centroide de *L. synagris* y *L. mahogoni* no fue significativamente diferente con respecto a la de ambas clases de talla del pez león (prueba de Hotelling, $T^2 > 0.05$; Figura 6.6)

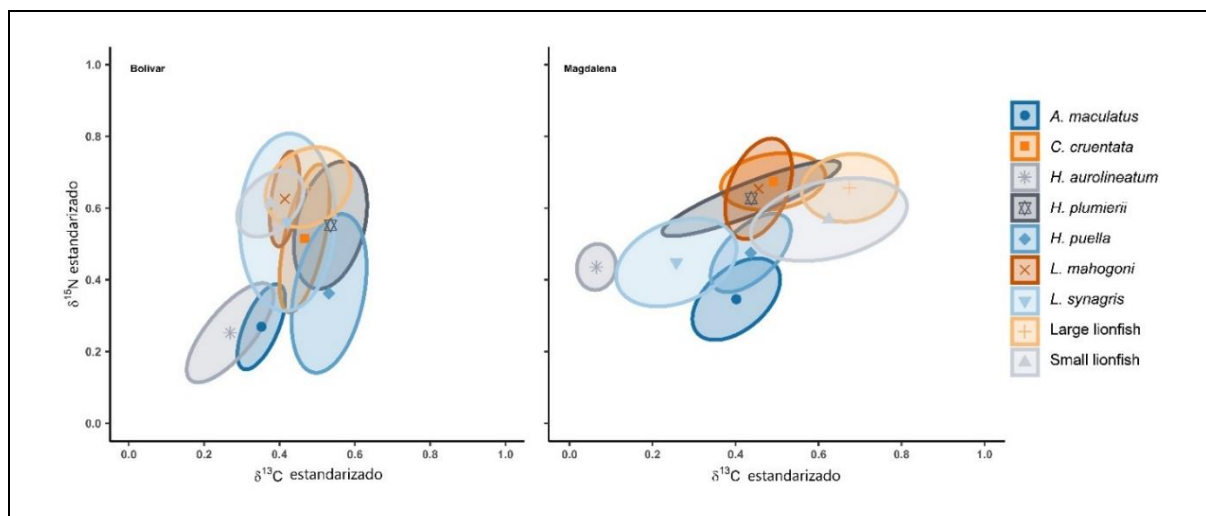


Figura 6.6. Elipses estándar bayesianas corregidas para tamaños muestrales pequeños y centroides de cada población en el δ -espacio escalado para la comunidad de peces mesodepredadores en dos localidades del Caribe colombiano.

El porcentaje de solapamiento entre elipses bayesianas reveló que existe segregación en el uso de recursos alimentarios entre el pez león y los peces mesodepredadores nativos en MAG-COS. Mientras que en BOL-COS se encontraron altos porcentajes de solapamiento entre el pez león y los pargos nativos (*Lutjanidae*), sugiriendo que la posibilidad de competencia por el uso de recursos alimentarios es plausible entre ellos. Dicha interacción parece independiente del tamaño corporal del pez león, pues ambas categorías de talla solaparon el nicho de *L. mahogoni* en más de un 60 % y a su vez los peces león fueron solapados en al menos un 80 % por el nicho de *L. synagris* (Tabla 6.4; Figura 6.6). Con los demás mesodepredadores la interacción parece ser dependiente del tamaño corporal del pez león, pues el nicho isotópico del invasor de ejemplares de talla grande se superpuso con el de más depredadores nativos que el de peces león de talla pequeña en BOL-COS. En MAG-COS se encontró un patrón inverso, los peces león pequeños tendieron a solaparse en mayor medida con el nicho de los mesodepredadores nativos. Finalmente, los nichos isotópicos de las dos categorías de talla del pez león se superpusieron en ambos sectores (entre el 30.8 y el 63.78 %) lo cual es indicio de probable competencia intraespecífica (Tabla 6.4).



Tabla 6.4. Solapamiento del nicho isotópico entre el pez león (*P. volitans* de talla pequeña: $L_T \leq 20.8$ cm, *P. volitans* de talla grande: $L_T > 20.8$ cm) y los peces mesodepredadores nativos basado en las elipses de máxima probabilidad. % Dep 1: Porcentaje del nicho isotópico del depredador 1 que es ocupado por el depredador 2. % Dep 2: Porcentaje del nicho isotópico del depredador 2 que es ocupado por el depredador 1. Los valores entre paréntesis corresponden al intervalo de credibilidad bayesiano del 95 %.

Grupos		BOL-COS		MAG-COS	
Dep 1	Dep 2	% Dep 1	% Dep 2	% Dep 1	% Dep 2
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>A. maculatus</i>	0.0 (0.0-24.59)	0.0 (0.0-29.84)	0.0 (0.0-25.21)	0.0 (0.0-55.13)
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>C. cruentata</i>	7.26 (0.0-56.09)	5.01 (0.0-35.70)	7.17 (0.0-33.79)	15.39 (0.0-76.84)
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>H. plumierii</i>	0.03 (0.0-68.56)	0.01 (0.0-30.28)	4.06 (0.0-43.72)	7.96 (0.0-65.80)
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>H. puella</i>	0.0 (0.0-60.90)	0.0 (0.0-21.84)	15.34 (0.0-25.04)	35.64 (0.0-72.13)
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>L. mahagoni</i>	23.10 (0.0-22.97)	68.60 (0.0-78.30)	0.0 (0.0-14.63)	0.0 (0.0-67.88)
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>L. synagris</i>	97.96 (0.0-99.05)	24.20 (0.0-23.13)	0.0 (0.0-41.28)	0.0 (0.0-55.45)
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>P. volitans</i> grande	49.74 (0.0-57.20)	30.80 (0.0-38.15)	33.80 (0.0-38.81)	63.78 (0.0-71.16)
<i>P. volitans</i> grande	<i>A. maculatus</i>	0.0 (0.0-21.25)	0.0 (0.0-42.71)	0.0 (0.0-35.71)	0.0 (0.0-34.30)
<i>P. volitans</i> grande	<i>C. cruentata</i>	35.10 (0.0-45.07)	39.15 (0.0-50.11)	11.20 (0.0-49.59)	12.75 (0.0-54.61)
<i>P. volitans</i> grande	<i>H. plumierii</i>	41.94 (0.0-65.46)	32.01 (0.0-45.99)	13.53 (0.0-44.88)	14.06 (0.0-36.48)
<i>P. volitans</i> grande	<i>H. puella</i>	0.22 (0.0-59.45)	0.13 (0.0-34.27)	0.0 (0.0-29.30)	0.0 (0.0-34.06)
<i>P. volitans</i> grande	<i>L. mahagoni</i>	31.04 (0.0-44.64)	62.21 (0.0-77.03)	0.0 (0.0-20.52)	0.0 (0.0-53.58)
<i>P. volitans</i> grande	<i>L. synagris</i>	79.76 (0.0-96.48)	31.83 (0.0-35.95)	0.0 (0.0-20.99)	0.0 (0.0-15.08)

6.3.4 Posición trófica del pez león y de las especies ícticas nativas mesodepredadoras

La posición trófica del pez león y los peces mesodepredadores nativos presentan valores intermedios (Figura 6.7). Tanto el pez león como los mesodepredadores nativos exhiben posiciones tróficas mayores en BOL-COS con respecto a sus congéneres en MAG-COS. La posición trófica de los peces león de talla grande supera a la de los depredadores nativos en BOL-COS; mientras en MAG-COS comparte el primer lugar con *C. cruentata* y *L. mahagoni* (Figura 6.7).

La posición trófica de los depredadores nativos en BOL-COS osciló entre 3.14 (*A. maculatus*) y 3.77 (*L. mahagoni*). Mientras que en MAG-COS estos valores oscilaron entre 2.89 (*A. maculatus*) y 3.47 (*C. cruentata*). La disposición de las posiciones tróficas entre depredadores mantuvo un patrón más o menos similar en ambos sitios de estudio. La mayor diferencia ocurrió en *L. synagris*, cuya posición trófica fue de los más altos en BOL-COS, pero de los más bajos en MAG-COS.

La comparación de la posición trófica del pez león y los depredadores nativos reveló que las dos categorías de talla del pez león presentan posiciones tróficas significativamente superiores con respecto a *A. maculatus* y *H. puella* en BOL-COS. En MAG-COS los peces león grandes y pequeños ocuparon posiciones tróficas significativamente superiores a las de *A. maculatus* y *L. synagris*. Adicionalmente, la posición trófica del pez león grande fue significativamente superior a la de *H. puella* (Tabla 6.5).

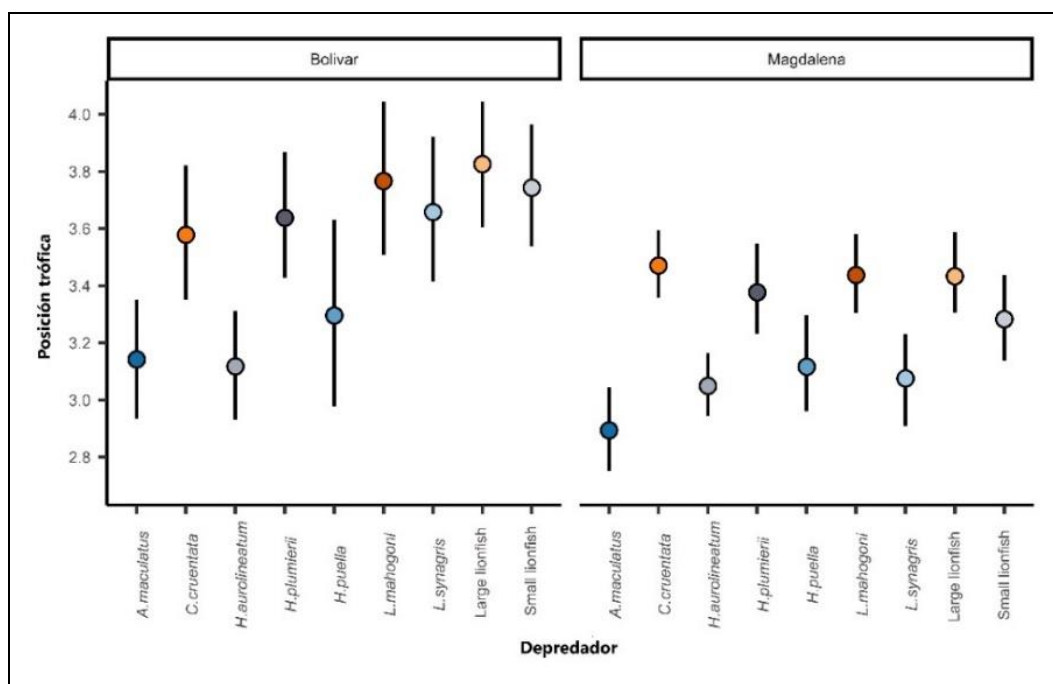


Figura 6.7. Posición trófica del pez león (*P. volitans* de talla pequeña: $L_T \leq 20.8$ cm, *P. volitans* de talla grande: $L_T > 20.8$ cm) y los peces mesodepredadores nativos. Las barras indican el intervalo de credibilidad bayesiana de 95 %.

Tabla 6.5. Comparación por pares evidenciando la probabilidad (p) de que el nivel trófico del pez león (talla pequeña: $L_T \leq 20.8$ cm y talla grande: $L_T > 20.8$ cm) supere a la del depredador nativo. La negrita indica diferencias significativas.

Pareja cotejada		BOL-COS	MAG-COS
Especie 1	Especie 2	p	p
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>A. maculatus</i>	1.00	1.00
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>C. cruentata</i>	0.86	0.03
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>H. plumierii</i>	0.75	0.17
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>H. puella</i>	0.99	0.93
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>L. mahogoni</i>	0.44	0.07
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>L. synagris</i>	0.71	0.97
<i>P. volitans</i> pequeño	<i>Pterois volitans</i> grande	0.30	0.07
<i>P. volitans</i> grande	<i>A. maculatus</i>	1.00	1.00
<i>P. volitans</i> grande	<i>C. cruentata</i>	0.94	0.36
<i>P. volitans</i> grande	<i>H. plumierii</i>	0.87	0.69
<i>P. volitans</i> grande	<i>H. puella</i>	0.99	1.00
<i>P. volitans</i> grande	<i>L. mahogoni</i>	0.63	0.52
<i>P. volitans</i> grande	<i>L. synagris</i>	0.85	0.99

6.4 DISCUSIÓN

El reemplazo de corales por algas en los arrecifes propicia una mayor tasa de bioerosión en la matriz arrecifal que supera la acreción coralina y tiene como consecuencia la disminución de la tridimensionalidad del arrecife y por ende menos cantidad de refugios para los organismos arrecifales,



entre ellos los peces. Un modelo de la transición hacia el dominio de algas en los arrecifes predice un aumento de las especies herbívoras y una disminución de la fauna asociada a los arrecifes y de las especies piscívoras de mayor nivel trófico (Ainsworth & Mumby, 2015), que generalmente son objetivos de la pesca (Pratchett *et al.*, 2008; Stallings, 2009). El cambio en la biomasa hacia especies de niveles tróficos más bajos indica que las redes tróficas se acortan, la red alimentaria se simplifica, se reduce la biodiversidad y finalmente, la madurez del ecosistema disminuye a medida que las especies longevas son reemplazadas por especies de alta rotación (Ainsworth & Mumby, 2015). Esto podría ser parte de la explicación de que a pesar de que en ambos sectores la cobertura de algas es similar, la mayor riqueza de mesodepredadores y posiciones tróficas más altas en BOL-COS sea producto de la mayor cobertura coralina que propicia mejores condiciones de hábitat para los peces mesodepredadores, reflejándose en una mayor longitud de las redes alimentarias. En el caso de MAG-COS, el acortamiento de la red alimentaria es un indicador del deterioro de la función del ecosistema, a menudo impulsado por la pérdida de los consumidores tope (Hempson *et al.*, 2017).

Las diferencias en la estructura de la comunidad de peces nativos entre sectores se deben probablemente a las condiciones ambientales y características del sustrato más que a un aislamiento debido a barreras semipermeables [*e. g.* delta del río Magdalena (Rangel-Buitrago & Idárraga-García, 2010)] o la fragmentación por un quiebre de la conectividad costera debido al desplazamiento del macizo de la Sierra Nevada de Santa Marta que influye típicamente en especies costeras sin estadios larvales [*e. g.* *Cathorops mapale* (Betancur-R *et al.*, 2010)]. Esto se evidencia a partir de que las especies observadas tienen una amplia distribución en el Caribe y todas han sido registradas históricamente en ambos sectores (Acero-P. & Garzón, 1987; Garzón-Ferreira & Acero-P., 1986; Olaya-Restrepo *et al.*, 2008; Reyes-Nivia *et al.*, 2004) lo que es indicio de conectividad. Además, los componentes bióticos del sustrato (*i. e.* corales, gorgonáceos y esponjas) tienden a ser los más relacionados con la estructura de la comunidad y con las especies nativas individualmente. Finalmente, la variabilidad en la estructura de las comunidades de peces dentro de las localidades posiblemente se debe al efecto de las diferencias del sustrato a escalas pequeñas en las mismas. Por ejemplo, en los arrecifes del Caribe colombiano se ha encontrado una alta variabilidad de la cobertura en escalas de metros a kilómetros tanto en sitios con alta influencia antrópica como en arrecifes en localidades remotas y más prístinas (Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010). La mayor abundancia de peces mesodepredadores en MAG-COS puede ser resultado de la mayor productividad que se da en este sector producto del evento de surgencia temporal que permite el ascenso de aguas subsuperficiales con nutrientes que fertilizan las aguas someras [principalmente nitratos y fosfatos (Arévalo-Martínez & Franco-Herrera, 2008; Correa-Ramírez *et al.*, 2020)].



Aunque la densidad del pez león no es alta comparada con la de otras regiones del área invadida (ver capítulo 1), supera a la de la mayoría de las especies piscívoras e invertívoras depredadoras de tamaño y dieta similar, varias de ellas de importancia comercial (Coronado-Carrascal *et al.*, 2015). Concordando con los resultados de este estudio, en la costa suroriental de Estados Unidos de América, el Caribe en general y el golfo de México la abundancia del pez león supera a la mayoría de los peces mesodepredadores (Ballew *et al.*, 2016). La mayor densidad del pez león con respecto a la mayoría de los mesodepredadores nativos se ha atribuido principalmente a tres mecanismos: rápido ciclo de vida, habilidad competitiva y la liberación de sus enemigos naturales (Côté *et al.*, 2013).

Los efectos e impactos de las de los invasores biológicos dependen de las interacciones ecológicas entre el organismo invasor y los especies que constituyen la comunidad invadida (Anton *et al.*, 2019; Mata *et al.*, 2013) y las consecuencias sobre las comunidades y ecosistemas puede ser inocuas, positivas o negativas (Anton *et al.*, 2019). Las características ecológicas de los invasores y los efectos sobre poblaciones, comunidades y ecosistemas nativos pueden cambiar a lo largo del área invadida debido las fluctuaciones de las condiciones y los recursos (Davies *et al.*, 2005; Tilman, 2004), por lo cual es importante evaluar las interacciones ecológicas locales para determinar los impactos a escala fina de los cambios biológicos debido a las invasiones.

Se ha predicho que el pez león podría tener efectos negativos indirectos en los piscívoros nativos al reducir la disponibilidad de presas (Albins, 2013), lo que sería un impacto adicional a poblaciones ícticas afectadas por diversos factores naturales y antrópicos (Jackson *et al.*, 2001; Pratchett *et al.*, 2008). Si bien las poblaciones nativas de piscívoros ya están severamente reducidas en la mayor parte del Caribe (disminución de 80 a 95 %) debido principalmente a la sobrepesca y pesca destructiva (Olaya-Restrepo *et al.*, 2008; Paddock *et al.*, 2009; Valdivia *et al.*, 2014) aún existen poblaciones relativamente saludables en lugares remotos con baja población humana y dentro de algunas reservas marinas (Stallings, 2009). El pez león invasor ha llegado a algunos de los arrecifes más remotos y entra fácilmente en las reservas (Hackerott *et al.*, 2013). Por lo tanto, las posibles interacciones competitivas entre el pez león y los piscívoros nativos podrían inhibir los esfuerzos de protección y recuperación de poblaciones de estas especies mediante estrategias de conservación y restauración pasiva.

La modelización de la invasión del pez león predice que esta especie puede tener un fuerte impacto en la biomasa y los flujos en las redes alimentarias de los arrecifes de coral del Caribe. Los peces carnívoros y omnívoros de talla pequeña y media podrían tener fuertes disminuciones en la biomasa después de la invasión del pez león (Arias-González *et al.*, 2011). Los modelos sugieren que el pez león puede impactar el ecosistema de diferentes maneras: liberando la competencia y produciendo una mayor mortalidad por



depredación entre las especies, y generando una competencia directa por los recursos (Arias-González *et al.*, 2011). El ligero aumento de algunos peces carnívoros y omnívoros de tallas pequeñas e intermedias, así como de los peces loro (Scaridae), seguido del aumento de la biomasa del pez león, demuestra una posible competencia por los recursos entre estos diferentes grupos de peces (Arias-González *et al.*, 2011).

Los análisis desarrollados en este estudio no detectan una asociación significativa del pez león con la estructura de la comunidad de peces nativos mesodepredadores ni con la abundancia de cada especie individualmente. En el Caribe se han encontrado resultados contradictorios que van desde la no detección de relación ni con depredadores grandes ni con medianos (Bruno *et al.*, 2013; Curtis *et al.*, 2017; Hackerott *et al.*, 2013; Valdivia *et al.*, 2014), relación positiva con grandes depredadores (Anton *et al.*, 2014) hasta una relación negativa y significativa entre el pez león y meros de gran tamaño (Serranidae) más no con depredadores de tamaño más pequeño [*Cephalopholis* spp., Lutjanidae, Carangidae y Aulostomidae (Mumby *et al.*, 2011)]. Hay que considerar que este último estudio se realizó en el Parque Terrestre y Marino de Exuma Cays en el que hace 20 años está prohibida la pesca por lo cual la biomasa de los meros grandes (> 55 cm) es de las más altas del Caribe y por ende se considera que estos peces podrían actuar como biocontrol del pez león. Al respecto Valdivia *et al.* (2014) advierte que esta asociación negativa representa un subconjunto de una relación mucho más amplia y complicada impulsada por otros factores, ya que la densidad del pez león en la región está influida por procesos ambientales y actividades humanas y no por la resistencia biótica. Por ejemplo, experimentos de campo no detectaron que en los lugares donde coexisten, ni el pez león afecta la tasa de crecimiento de la cabrilla roja (*Cephalopholis fulva*) ni ésta al crecimiento del pez león, aun cuando la dieta se solape, sin embargo, se sugiere que el pez león podría convertirse en depredador de especímenes de especies nativas de cohortes contemporáneas debido a su mayor tasa de crecimiento (Albins, 2013). Un estudio que evaluó el impacto global de 76 especies exóticas marinas encontró que el pez león tiene un efecto negativo leve, pero no significativo sobre las propiedades ecológicas de las comunidades marinas (Anton *et al.*, 2019).

La tendencia de no detección de asociación entre el pez león y los peces mesodepredadores nativos del arrecife puede ser reflejo de varias razones que no son mutuamente excluyentes. Primero se puede considerar que actividades humanas como la pesca ejercida sobre la mayoría de los peces nativos y la captura dirigida en algunos lugares sobre el pez león (Valdivia *et al.* 2014) disminuyen al menos temporalmente la abundancia y biomasa. Segundo, la competencia puede no ser generalizada como un proceso de organización en la población de peces de arrecife y la estructura de la comunidad, sino que en muchas poblaciones de peces arrecifales la mortalidad de las larvas puede ser tan alta, y el asentamiento tan bajo, que las poblaciones locales de juveniles y adultos nunca lleguen a alcanzar tamaños en los que la competencia y otros procesos entren en juego sustancialmente -hipótesis de limitación del



reclutamiento-, siendo la dinámica de las poblaciones de peces densoindependiente (Doherty & Fowler, 1994; Doherty, 1987; Hixon, 2011; Williams, 1980). Tercero, se ha evidenciado que muchas especies de peces arrecifales pueden tener cambios durante su ciclo de vida de hábitats (Dahlgren & Eggleston, 2000; Hackerott *et al.*, 2013; Werner & Gilliam, 1984) por lo que en ejemplares prereproductivos la aptitud se maximiza mediante la minimización del tiempo hasta la madurez reproductiva (*i. e.* rápido crecimiento) y la maximización de la probabilidad de sobrevivir hasta la madurez reproductiva (*i. e.* minimización de los riesgos de mortalidad) por lo cual evitan a sus depredadores en las etapas más tempranas y vulnerables (Dahlgren & Eggleston, 2000; Werner & Gilliam, 1984), y al llegar a los arrecifes tienen tallas que reducen la posibilidad de una depredación significativa por parte del pez león. Cuarto, es posible que la densidad y biomasa del pez león no influyan en la presencia, densidad, biomasa o composición de los depredadores sino en alguna métrica de aptitud a nivel individual o poblacional, como la eficiencia de caza, la fecundidad, la dispersión de larvas o cambios comportamentales (Ballew *et al.*, 2016; Côté *et al.*, 2013; Hackerott *et al.*, 2013) que no se han evaluado. Finalmente, no debe descartarse que a pesar de estar deteriorado el ecosistema arrecifal tropical sigue siendo biodiverso por lo cual la resistencia biótica puede limitar hasta cierto punto los impactos del pez león una vez se ha establecido.

Es interesante que los componentes bióticos que influyen sobre la complejidad arrecifal como esponjas, corales y gorgonáceos sean los que mejor explican la variabilidad de los peces mesodepredadores nativos, aunque algunos de ellos aportan poco a esa explicación. Esto permite entrever que, a pesar del fuerte impacto antrópico que está teniendo lugar en los arrecifes costeros, la tridimensionalidad propiciada por los organismos sésiles sigue siendo fundamental porque provee de refugio no solo a los peces pequeños sino también a los de mayor tamaño (Komyakova *et al.*, 2013; Walker *et al.*, 2009). Así que los peces depredadores tienden a incrementar su abundancia en sitios más complejos por la disponibilidad de refugios para protegerse, pernoctar y acechar, pero también por la mayor cantidad de peces presa disponibles. Algunos estudios han encontrado que la complejidad es uno de los principales predictores de la biomasa de peces depredadores, junto con actividades humanas relacionadas con el desarrollo costero y la densidad humana (Stallings, 2009; Valdivia-Acosta, 2014) mientras que en otros estudios una relación entre la tridimensionalidad arrecifal y la densidad de peces arrecifales grandes no es clara, y otras variables naturales o asociadas a actividades humanas son más importantes (Richards *et al.*, 2012). Los factores de estrés antropogénico y los factores naturales actuando sinérgicamente regulan la abundancia de los conjuntos de peces depredadores en los arrecifes caribeños (Stallings, 2009; Valdivia-Acosta, 2014). Los sectores estudiados están sometidos a una importante influencia antrópica cuya influencia escapa a alcance de este estudio pero que pueden tener influencia sobre la estructura de los peces. Así que es posible que variables antrópicas y otras ambientales que no se evaluaron pueden explicar en parte la variabilidad de los depredadores nativos.



Al aplicar análisis de isótopos estables a la estructura de depredadores nativos en el Caribe sur da la posibilidad de explorar con otro enfoque la posibilidad de efecto ecológico por competencia de la especie invasora sobre los mesodepredadores. Las especies nativas depredadoras en el Caribe colombiano tuvieron menores medias isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y mayores de $\delta^{15}\text{N}$ con respecto a los arrecifes de Bahamas (Zhu *et al.*, 2019) y Florida (Rumbold *et al.*, 2018), pero similares en ambos isótopos a las islas Bermudas (Eddy *et al.*, 2020). La amplitud de la media de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los peces mesodepredadores nativos en el Caribe colombiano es levemente superior a la encontrada en Bermudas (Eddy *et al.*, 2020), aun cuando ellos consideraron mayor cantidad de especies e incluyeron a invertebrados depredadores. Asimismo, a nivel de especie tiende a haber mayor variación en el Caribe colombiano que en las islas Bermudas. Estas diferencias entre las regiones no son una sorpresa ya que es común encontrar variaciones en los espacios isotópicos de ecosistemas similares ubicados en diferentes latitudes (McMahon *et al.*, 2013), cuyas señales se transfieren vía red trófica a los organismos.

Los resultados revelan varios aspectos importantes de las características intra e interpoblacionales del pez león y los depredadores nativos. En primera instancia, los peces león de menor talla presentan menos enriquecimiento de los dos isótopos en ambos sectores, siendo más evidente en BOL-COS aun cuando no es una diferencia significativa. Segundo, el pez león presentó un moderado solapamiento de los nichos isotópicos entre los individuos grandes y pequeños. Tercero, el pez león exhibió una segregación sustancial de recursos alimentarios con la mayoría de los depredadores nativos, siendo esta segregación más evidente en MAG-COS que en BOL-COS y que se evidencia especialmente en un patrón diferencial en el uso de los recursos de carbono con respecto a los depredadores nativos. Cuarto, los peces león presentan mayor probabilidad de competencia con los pargos nativos.

Como ha sido documentado en otras regiones (Curtis *et al.*, 2017; Eddy *et al.*, 2020; Layman & Allgeier, 2012; O'Farrell *et al.*, 2014; Rumbold *et al.*, 2018), el área de la elipse estándar del pez león superó a la mayoría de los mesodepredadores nativos tanto en nitrógeno como en carbono lo que evidencia las características típicas de un depredador generalista que aprovecha una amplia gama de recursos bentónicos y pelágicos (Acero-P. *et al.*, 2019). En general el pez león tendió a presentar diferencias en $\delta^{15}\text{N}$ con especies que se alimentan en mayor medida de invertebrados o tienen bocas de tamaños distintos (*e. g.* *Hypoplectrus puella* y *A. maculatus*). Es decir, se diferencia de especies que consumen recursos que son secundarios para ellos o se alimentan en partes distintas a los sustratos duros con estructuras sobresalientes en las que usualmente caza el pez león (Biggs & Olden, 2011; Eddy *et al.*, 2020). El mayor enriquecimiento de carbono en tejidos del pez león en MAG-COS puede ser debido a que asimilan más carbono proveniente del consumo de presas de hábitos demersales o bentónicos. Esta



afirmación es sustentada por lo encontrado por los modelos de mezcla (ver capítulo 4) en cuanto a la contribución de los recursos alimentarios al pez león, ya que en MAG-COS la dieta del pez león se basa en el consumo de dos tipos de presas (peces planctívoros y herbívoros bentónicos) mientras que en BOL-COS los peces planctívoros son los que contribuye en mayor proporción. Además, un estudio que realizó análisis a los estómagos del pez león en estos sectores halló que en MAG-COS las presas de mayor importancia fueron un crustáceo bentónico de la familia Palaemonidae (19.91 %), y los peces bentívoros *Haemulon flavolineatum* (13.50 %) y *H. aurolineatum* (11.58 %); mientras en BOL-COS la presa de mayor relevancia fue *Stegastes planifrons* (47.02 %) seguida cercanamente por *Thalassoma bifasciatum* (36.26 %) (Gómez-Pardo, 2014).

Contrario a lo encontrado en otros estudios (Malpica-Cruz *et al.*, 2019; O'Farrell *et al.*, 2014) no se evidencia una fuerte partición de recursos alimentarios entre individuos pequeños y grandes del pez león en un mismo sector, por lo cual no se puede descartar la posibilidad de que hay interacciones competitivas intraespecíficas. La competencia intrapoblacional tiende a expandir el ancho del nicho isotópico (Bolnick *et al.*, 2010) y esto se ha evidenciado en la dinámica del pez león en el Caribe colombiano entre 2016 y 2019 (ver capítulo 1). El tipo de competencia está determinado principalmente por la distribución del recurso alimentario en el tiempo y el espacio. De tal manera que, si los recursos se distribuyen de manera uniforme, las interacciones competitivas son menos probables que si se están agrupados. Mientras más heterogénea sea la distribución del alimento también lo será la de los organismos que demandan ese recurso, aumentando la probabilidad de que ocurran interacciones directas y competencia (Ward *et al.*, 2006). En el área invadida y en el Caribe colombiano el pez león tiende a agruparse y en las observaciones de campo se evidencia que la agrupación tiende a darse en cabezas de coral o rocas grandes en las que se asientan juveniles (*e. g. Haemulon* y *Clepticus*) o se ubican adultos de especies nativas (*e. g. Thalassoma* y *Chromis*), y no es raro observar a mesodepredadores nativos merodeando (*e. g. C. cruentata*).

El pez león tiene un bajo solapamiento de nichos isotópicos con la mayoría de los depredadores nativos, lo cual no concuerda con lo encontrado en otras regiones del área invadida en los que se detectó un significativo solapamiento (Curtis *et al.*, 2017; Layman & Allgeier, 2012; O'Farrell *et al.*, 2014). Este hallazgo aunado a diferencias significativas en la localización del centroide, indican patrones de segregación alimentaria entre el pez león y las especies nativas que pueden estar minimizando la competencia entre ellas y sugiriendo que en el Caribe colombiano las dinámicas tróficas entre el pez león y los peces mesodepredadores nativos se pueden estar ajustando a la teoría de partición de nichos (MacArthur, 1958; Roughgarden, 1976). Es decir, el no competir fuerte y directamente con la mayoría de las especies nativas propicia el éxito de la invasión en el Caribe sur concordado con la teoría de que la liberación ecológica de mecanismos de control facilita su establecimiento (Dahl *et al.*, 2019). Sin embargo,



aunque es imposible comprobarlo en este estudio, no es descartable que la situación actual de poca competencia también sea producto de interacciones competitivas más fuertes que se hayan dado previamente y que han propiciado una divergencia de nicho, uso alternativo de los recursos compartidos por especies de hábitos alimentarios generalistas y una reducción de nicho de las especies nativas (Bolnick *et al.*, 2010; Carscadden *et al.*, 2020; Lozano-Peña *et al.*, 2022). Finalmente, las diferencias en la superposición de nichos entre regiones pueden deberse al efecto que las condiciones ambientales y los recursos tienen sobre la especie invasora y las distintas comunidades residentes que varían en densidad y composición, y por ende en las interacciones competitivas que se desarrollan entre las poblaciones locales e invasoras (Mata *et al.*, 2013).

El alto solapamiento de las elipses bayesianas del pez león con las de *L. mahogoni* y *L. synagris* indica probable competencia interespecífica de explotación por recursos alimentarios en BOL-COS o el consumo de presas con señales isotópicas similares. Contrariamente a la competencia intraespecífica, la competencia interespecífica tiende a reducir la amplitud del nicho de los competidores (Bolnick *et al.*, 2010). *L. mahogoni* tiene una amplitud de nicho menor que el pez león mientras *L. synagris* posee una mayor amplitud que el invasor. Esto puede estar relacionado con que en el caso de *L. mahogoni* su nicho es solapado en más del 60 % por el del pez león mientras el de *L. synagris* solapa en más del 80 % al del pez león. El alto solapamiento de nichos no es suficiente por sí solo para asegurar que hay competencia por explotación ya que diversos factores bióticos y abióticos pueden limitar la abundancia de las especies, minimizando la competencia y propiciando la coexistencia; de hecho, especies con un alto solapamiento de recursos solo competirán fuertemente cuando el recurso sea limitado y no cuando haya exceso de este (Munday *et al.*, 2001). Sin embargo, la competencia propicia en las especies envueltas en la interacción efectos perjudiciales que son variables pero que pueden afectar atributos como la fecundidad o la conducta de los organismos (Ballew *et al.*, 2016; Côté *et al.*, 2013; Hackerott *et al.*, 2013) que los lleva a consumir recursos de menor calidad o reducir el consumo de los usados antes de la llegada de un invasor (Eddy *et al.*, 2020).

Finalmente, el pez león tiene una posición trófica superior a 3.2 que concuerda con lo encontrado en otras regiones invadidas del Atlántico (Eddy *et al.*, 2020) y supera a la mayoría de los depredadores nativos tenidos en cuenta. La mayor posición trófica de todas las especies en BOL-COS con respecto a MAG-COS puede ser efecto de la escorrentía proveniente del río Magdalena a través del canal del Dique (Cañon-Páez *et al.*, 2007; Restrepo *et al.*, 2013).



DISCUSIÓN GENERAL



7. DISCUSIÓN GENERAL

7.1 BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA POBLACIONAL DEL PEZ LEÓN

La detección del pez león hasta 160 m de profundidad indica su éxito en la colonización de los distintos ambientes someros y mesofóticos arrecifales del Caribe colombiano. La densidad registrada en Colombia, aunque es superior a la que ostenta en su distribución nativa (Grubich *et al.*, 2009; Kulbicki *et al.*, 2012), se categoriza como media al compararse con las registradas en el área invadida [(Hackerott *et al.*, 2013) (Suplemento S2-7)]. Las diferencias regionales en la abundancia en el Atlántico occidental pueden estar dadas por el tiempo transcurrido desde su llegada hasta el momento del muestreo, el tipo de sustrato, el hábitat en el que se establece, la complejidad del hábitat, la profundidad, la escala espacial y temporal del estudio, y el uso de distintos métodos de muestreo.

La longitud total (L_T) media del pez león por encima de la L_T de madurez L_{50} estimada para el Caribe colombiano (Bustos-Montes *et al.*, 2020) y la distribución unimodal de la estructura de tallas son un indicio de poblaciones establecidas y en buen estado. El pez león presenta una estructura de edades bien equilibrada (Brunel & Piet, 2013), con gran cantidad de individuos maduros de tallas grandes (Fogg *et al.*, 2019; Froese, 2004) que no ha tenido un fuerte impacto por la pesca, la cual aún en niveles moderados tiende a seleccionar peces más grandes y viejos propiciando la reducción o eliminación de las clases de edad o tamaño más grandes (Berkeley *et al.*, 2004).

La tendencia de mayor tamaño en ambientes marinos, oceánicos y mesofóticos probablemente se debe a que hay menos perturbaciones ambientales de origen terrestre y menor impacto por la pesca que en ambientes costeros (Bustos-Montes *et al.*, 2020). También puede ser el resultado de que los peces pequeños tienden a refugiarse en pastos marinos, arrecifes someros protegidos y manglares, y migran hacia arrecifes más profundos cuando son más grandes en busca de un equilibrio entre el recurso alimentario y los riesgos a la depredación (Biggs & Olden, 2011; Claydon *et al.*, 2012). Además, los especímenes más pequeños son menos detectables en arrecifes profundos debido a la menor incidencia de la luz (Claydon *et al.*, 2012) y la invasión a nuevos lugares pueda darse primero en ambientes mesofóticos en donde una vez se reproducen, las larvas resultantes se asientan en hábitats someros y cuando crecen, los ejemplares pueden recolonizar hábitats más profundos (Switzer *et al.*, 2015). Finalmente, es factible que como las capturas de esta especie se hacen principalmente en hábitats someros, se propicie la disminución de tamaño y masa media con el paso del tiempo (Frazer *et al.*, 2012; Henly, 2017).



En el Caribe colombiano la proporción sexual no fue significativamente distinta de 1:1, exceptuando los ambientes de Bolívar (costero, marino y mesofótico), pero hubo una mayor proporción de machos maduros que puede ser producto del crecimiento dimórfico que se ha planteado en esta especie (Edwards *et al.*, 2014). Esto puede conducir a que en actividades de control y manejo se eliminen más machos que hembras, ya que los métodos de captura actuales y la mayor facilidad en la detección visual, propician que se seleccione primero a los peces más grandes (Green *et al.*, 2013; Harms-Tuohy *et al.*, 2018). Si las extracciones no eliminan un número suficiente de hembras del pez león, entonces el éxito del control por este medio puede verse comprometido por la producción reproductiva sostenida (Edwards *et al.*, 2014).

Al igual que en otros estudios (Fogg *et al.*, 2017; Gardner *et al.*, 2015), el que la mayoría de las hembras estuviesen en alguna fase reproductiva, especialmente en desove o en desove activo en varios meses, evidencia actividad reproductiva en la mayoría del ciclo anual. El alto índice gonadosomático (> 2.0) en gran parte del año indica una extensa temporada de actividad reproductiva en el Caribe colombiano que posibilita un suministro continuo de individuos, incrementando la probabilidad de asentamientos exitosos y la rápida propagación de la especie. El pez león puede reproducirse durante varios meses del año (Fogg *et al.*, 2017; Gardner *et al.*, 2015), excepto en lugares en que en invierno la temperatura del agua es inferior a 18 °C (Eddy *et al.*, 2019). Esto puede explicar en cierta medida los cambios temporales en la abundancia del pez león, aunado a que los ejemplares pueden dispersarse entre hábitats someros y mesofóticos (Andradi-Brown *et al.*, 2017; Claydon *et al.*, 2012). En zonas templadas, altos índices gonadosomáticos han sido relacionados con temperaturas superiores a 22 °C, lo que limita la actividad reproductiva a seis meses (Fogg *et al.*, 2017). La idea de que los regímenes térmicos juegan un papel fundamental en la reproducción del pez león (Fogg *et al.*, 2017) propicia que sea factible que en el Caribe colombiano la actividad reproductiva no esté limitada por la temperatura a gran escala sino en los cortos periodos de tiempo en que la temperatura puede disminuir por efectos de vientos alisios o eventos de surgencia.

Hay una clara diferenciación espacial de los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del pez león entre los ambientes oceánicos y costeros en el Caribe colombiano. Aunque es atrayente explicar estas diferencias con base en únicamente en las divergencias en la dieta, hay que considerar que el posicionamiento trófico del nicho isotópico también puede deberse a diferencias en la base isotópica en islas oceánicas con respecto a la zona costera del Caribe continental, ya que diferentes lugares, ambientes o posiciones geográficas tienen señales isotópicas distintivas (Jaeger *et al.*, 2010; Post, 2002). Infortunadamente en Colombia no se han realizado estudios de las señales isotópicas ambientales que permitan dilucidar cuánto del cambio en las señales que se presenta en las poblaciones se deben a la firma ambiental isotópica del lugar. Los mayores



valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los ambientes costeros puede ser reflejo de que al estar influenciados por una mayor escorrentía, los depredadores consumen presas que se alimentan en mayor proporción de recursos bentónicos que usualmente tienen mayor cantidad de $\delta^{15}\text{N}$. El enriquecimiento del nitrógeno con el aumento del tamaño del pez león coincide con lo encontrado en otras latitudes (Curtis *et al.*, 2017; Dahl & Patterson III, 2014). Esta relación refleja que a medida que los peces crecen tienden a alimentarse de presas de mayor nivel trófico, aun cuando en Colombia la L_T propicia una baja explicación de la variación del $\delta^{15}\text{N}$. Algunas investigaciones han encontrado que los peces león más pequeños tienden a ser invertívoros, especialmente consumidores de crustáceos, y cuando crecen tienden a ser piscívoros (Acero-P. *et al.*, 2019; Morris & Akins, 2009; Muñoz *et al.*, 2011), lo cual puede explicar en parte la relación del $\delta^{15}\text{N}$ con el tamaño.

Aunque no se encontró una relación lineal significativa entre la talla de los peces león y el $\delta^{13}\text{C}$, es posible que los mayores valores en el ambiente oceánico se deban a que los peces que constituyen su población tienen mayor tamaño, ya que diversos estudios han encontrado valores de carbono más altos en los peces más grandes (Eddy *et al.*, 2020; Layman & Allgeier, 2012; O'Farrell *et al.*, 2014). En Colombia el $\delta^{13}\text{C}$ no varió sustancialmente con el aumento del tamaño corporal del pez león, por lo que no hay indicios de cambios ontogénicos sustanciales que se asocien a cambios en la dieta (Cocheret de la Morinière *et al.*, 2003).

Las métricas poblacionales derivadas de los isótopos estables indican que en los ambientes costeros hay un mayor nivel de diversidad trófica, diversificación del nicho por disponibilidad de recursos basales en la red alimentaria y posición trófica que en el ambiente oceánico. El hecho de que haya diferencias entre ambientes de la distancia media del centroide (DMC), la distancia media al vecino más cercano (DVC) y la distancia euclidiana entre centroides (DEC) es indicio de que el pez león se acopla a las características y disponibilidad de recursos que encuentra en cada localidad; esta plasticidad en la dieta es una de las razones que le permite proliferar en diversos ambientes en el área invadida (Malpica-Cruz *et al.*, 2019).

El mayor enriquecimiento de ambos isótopos en el tejido muscular del pez león en MAG-COS con respecto a BOL-COS se puede asociar a que en este sector hay un aporte importante de nutrientes proveniente de los ríos y en la época seca hay un evento de surgencia que incrementa los nutrientes (Bayraktarov *et al.*, 2012; Bula-Meyer, 1977). Los ejemplares grandes tuvieron mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ que los pequeños, lo que concuerda con la teoría general de que a mayor tamaño los peces acceden a recursos con mayor nivel trófico (Dahl & Patterson III, 2014). Sin embargo, las métricas DMC, DVC y DEC tienden a ser similares entre peces grandes y pequeños y el pez ocupa posiciones tróficas similares en cada ambiente, lo que es un indicio de que las interacciones "depredador-recurso" se mantienen relativamente



estables a lo largo de las diferentes etapas del ciclo de vida. Esto coincide con que la máxima probabilidad de solapamiento entre las categorías de talla es alta, proveyendo indicios de la posibilidad de fuerte competencia intraespecífica entre individuos de distintas tallas. La competencia intrapoblacional tiende a expandir el ancho del nicho isotópico (Bolnick *et al.*, 2010) lo que se ha evidenciado en la dinámica del pez león en el Caribe colombiano entre 2016 y 2019 (ver capítulo 3). El tipo de competencia está determinado principalmente por la distribución del recurso alimentario en el tiempo y el espacio, así que mientras más heterogénea sea la distribución del alimento también lo será la de los organismos que demandan ese recurso, aumentando la probabilidad de que ocurran interacciones directas y competencia (Ward *et al.*, 2006). En el área invadida, incluido el Caribe colombiano, el pez león tiende a agruparse y en las observaciones de campo se evidencia que lo hace generalmente en grandes colonias de coral vivo, esqueletos de coral en pie o rocas grandes en las que se asientan juveniles (*e. g. Haemulon* y *Clepticus*) o se ubican adultos de peces nativos (*e. g. Thalassoma* y *Azurina*), probablemente porque obtienen refugio y alimento con poco desplazamiento.

La teoría clásica sugiere que una determinada especie ocupará un nicho realizado más grande en ausencia de competencia interespecífica (Hutchinson, 1957). En latitudes altas del área invadida se ha evidenciado que los depredadores nativos no compiten intensamente con el pez león y tienden a segregarse en el uso de recursos (Curtis *et al.*, 2017; Hackerott *et al.*, 2013; Smith & Côté, 2021) lo que explica en parte el incremento del SEA_b del pez león en el Caribe colombiano. El aumento del SEA_b se dio a la par del enriquecimiento de $\delta^{15}N$ y el $\delta^{13}C$, lo cual podría ser reflejo del consumo de presas que ocupan niveles más altos en la red trófica (Newsome *et al.*, 2007) y de una preferencia por fuentes de carbono derivadas de la ruta bentónica (Eddy *et al.*, 2020), respectivamente. Este patrón evidencia la progresión hacia la obtención de una mayor variedad de recursos alimentarios producto de su gran plasticidad trófica (Malpica-Cruz *et al.*, 2019). Es tentativo pensar en un cambio en el origen de los recursos alimentarios, partiendo de la producción fitoplanctónica hacia la producción primaria derivada de algas bentónicas en la dieta del pez león. Sin embargo, hay que interpretar estos resultados con precaución ya que no fue posible determinar las señales isotópicas de las presas en todos los años.

En el ambiente mesofótico del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, las razones isotópicas de carbono y nitrógeno en el pez león fueron menores a las registradas en estudios desarrollados a latitudes más altas, tanto en ambientes someros (Arredondo, 2016; Curtis *et al.*, 2017; Layman & Allgeier, 2012; Muñoz *et al.*, 2011) como profundos (Eddy *et al.*, 2020), así como en arrecifes coralinos someros del Caribe colombiano (Acero-P. *et al.*, 2019). Las diferencias isotópicas entre zonas someras y profundas pueden ser reflejo de cambios en la estructura de la comunidad arrecifal en diversos taxones y de su baja conectividad (Stefanoudis *et al.*, 2019a, 2019b), y por lo tanto, puede cambiar la disponibilidad de presas



para el pez león (Eddy *et al.*, 2020). Es importante destacar que macroalgas y pastos marinos no son comunes en aguas profundas, por lo cual los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en presas del pez león pueden disminuir con la profundidad a medida que las fuentes de carbono se vuelven más planctónicas y pelágicas (Eddy *et al.*, 2020).

7.2 INTERACCIÓN ENTRE EL PEZ LEÓN Y LAS PRESAS ÍCTICAS NATIVAS

Las discrepancias en la fauna íctica entre los ambientes BOL-COS y MAG-COS pueden ser reflejo de que en este último el desarrollo arrecifal está limitado a una franja costera estrecha que por lo general no supera 30 m de profundidad, lo que propicia la no existencia de hábitats adecuados para ciertas especies (Garzón-Ferreira & Acero-P., 1986). Otro aspecto a considerar es la composición y distribución de las macroalgas bentónicas, ya que debido al evento de surgencia estacional, en MAG-COS hay ausencia de algunas especies comunes en el Caribe y la presencia de otras características de mares templados (Bula-Meyer, 1977), lo que puede tener un efecto sobre la presencia y abundancia de especies ícticas herbívoras.

El reemplazo de corales por algas en los arrecifes propicia la disminución de la tridimensionalidad del arrecife y por ende menos cantidad de refugios para los organismos arrecifales. Un modelo de la transición hacia el dominio de algas en los arrecifes predice un aumento de las especies herbívoras y una disminución de la fauna asociada a los arrecifes, entre ellas las especies piscívoras de mayor nivel trófico (Ainsworth & Mumby, 2015). El cambio en la biomasa hacia especies de niveles tróficos más bajos produce que las redes tróficas se acorten, la red alimentaria se simplifique, se reduzca la biodiversidad y finalmente, la madurez del ecosistema disminuya a medida que las especies longevas son reemplazadas por otras de alta rotación (Ainsworth & Mumby, 2015).

En el Caribe colombiano los componentes bióticos del sustrato que influyen sobre la tridimensionalidad del arrecife (i. e. corales, gorgonáceos y esponjas) y la profundidad tienden a ser los más relacionados con la estructura de la comunidad y con las especies nativas individualmente, aunque algunos de ellos aportan baja explicación. Para las especies pequeñas y medianas la tridimensionalidad del sustrato puede ser fundamental para evitar la depredación por la cantidad de refugios disponibles, independientemente si esta tridimensionalidad se da por componentes bióticos (e. g. corales y esponjas) o por abióticos (e. g. matriz arrecifal erosionada o esqueletos de corales muertos). Este hallazgo permite inferir que, a pesar del fuerte impacto antrópico en los arrecifes costeros, los recursos y condiciones generadas por los organismos sésiles siguen siendo fundamentales para los peces arrecifales pequeños (Ault & Johnson, 1998; Komyakova *et al.*, 2013; Walker *et al.*, 2009), que tienden a incrementar su abundancia y riqueza



en sitios más complejos por mayor disponibilidad de refugios para protegerse, multiplicidad de microhábitats y diversidad de recursos.

El mayor enriquecimiento de ambos isótopos en el tejido muscular del pez león en MAG-COS con respecto a BOL-COS, también se evidencia en los valores isotópicos que presentaron las presas. La mayor amplitud de nicho isotópico del pez león en MAG-COS sugiere que en ese sector consume una mayor diversidad de alimentos, lo cual se sustenta por la contribución estimada de las presas. En MAG-COS la dieta del pez león se basa en el consumo de dos tipos de presas (peces planctívoros y herbívoros bentónicos) mientras que en BOL-COS un tipo de presa (peces planctívoros) contribuye mayoritariamente. Esto a su vez revela porque en BOL-COS el pez león tuvo un menor $\delta^{13}\text{C}$, ya que los organismos con hábitos pelágicos presentan menos cantidad de $\delta^{13}\text{C}$ al compararlos con los bentónicos (Newsome *et al.*, 2007). Las especies que más aportan a la dieta asimilada por el pez león se encuentran entre las más comunes y abundantes en los arrecifes del Caribe colombiano, lo que es un indicio de que la especie puede estar enfocando su depredación sobre las especies más abundantes y por ende favoreciendo una mortalidad de presas dependiente de la densidad (Almany & Webster, 2004; Osenberg *et al.*, 2002; Paine, 1966).

En Colombia no se detectó interacción significativa entre la riqueza, la abundancia y la estructura de las presas nativas, y la presencia y la abundancia del pez león. Las investigaciones que han encontrado efectos deletéreos y significativos sobre los peces, especialmente sobre las especies de presas mediante la depredación (Albins, 2013, 2015; Albins & Hixon, 2008), se han derivado principalmente de experimentos a pequeña escala, en cortos periodos de tiempo, con densidades irrealmente altas de peces león y en arrecifes artificiales (Albins, 2015; Albins & Hixon, 2008) que probablemente no reflejan las condiciones reales del medio natural (Hackerott *et al.*, 2017). Estudios realizados en otros lugares del área invadida que consideraron una mayor extensión tanto espacial como temporal (y no solo latitudes altas), y que evaluaron directamente los arrecifes naturales, tampoco detectaron efectos significativos del pez león sobre la comunidad de las especies de presas (Elise *et al.*, 2015; Hackerott *et al.*, 2017).

Las hipótesis más plausibles para explicar la no detección de efectos significativos del pez león sobre la comunidad de presas son: (1) en el Caribe colombiano la densidad del pez león es intermedia, por lo cual es presumible que su abundancia no sea aún suficiente para inducir cambios significativos en la comunidad de presas. (2) La riqueza de especies es uno de los parámetros más estables en las comunidades de peces y es factible que se necesite más tiempo para que se evidencie un impacto significativo en la diversidad, máxime cuando se tiene una alta riqueza de especies ícticas como en este estudio. (3) Puede haber un cierto nivel de control del invasor por parte de la comunidad nativa (Elise *et al.*, 2015), ya que al ser el pez león un depredador generalista y oportunista su efecto se diluye entre



muchas especies, lo que dificulta la cuantificación del efecto. Una mayor tasa de consumo de especies nativas abundantes propicia una mayor diversidad de presas que la depredación aleatoria o la enfocada en especies poco abundantes (Almany & Webster, 2004; Osenberg *et al.*, 2002). (4) Los estados iniciales de los peces arrecifales están sujetos a una mortalidad muy alta (Doherty *et al.*, 2004) y la depredación del pez león sobre juveniles de especies arrecifales, que probablemente morirían incluso sin la depredación (Almany & Webster, 2004), puede tener un efecto que no es detectable en los adultos de las especies nativas (Elise *et al.*, 2015). (5) Los factores bióticos y abióticos que han influido históricamente en la dinámica de las poblaciones de presas ícticas tienen efectos más fuertes que los del pez león, especialmente en ambientes con alta conectividad como el marino (Hackerott *et al.*, 2017), de tal manera que procesos como el reclutamiento o la inmigración de otras regiones compensan las pérdidas causadas por el pez león (Ault & Johnson, 1998; Hackerott *et al.*, 2017). (6) Ambientes complejos y con alta tridimensionalidad como los arrecifes coralinos pueden asumir los impactos del invasor sin perturbaciones significativas (al menos en el corto y mediano plazo) con un mayor umbral con respecto a los hábitats que son sitios crianza o de reclutamiento de juveniles. (7) Es factible que el pez león tenga un efecto sobre las presas que no sea por la vía de depredación sino de respuesta conductuales que afecten atributos como el crecimiento y la fecundidad (Davis, 2018). (8) Finalmente, en ciertos casos, las especies invasoras una vez establecidas tienen un efecto negativo relativamente pequeño e insignificante (Sih *et al.*, 2010) o incluso positivo en el conjunto de la comunidad o ciertos ensamblajes de la misma (Rodríguez, 2006). En un contexto general y usando el tamaño del efecto de Hedges (g) para determinar los efectos ecológicos de 76 especies marinas exóticas se encontró que solo aproximadamente 10 % tenían un impacto significativo y el pez león no era una de ellas (Anton *et al.*, 2019).

7.3 INTERACCIÓN ENTRE EL PEZ LEÓN Y LOS PECES MESODEPREDADORES NATIVOS

La mayor riqueza de mesodepredadores y posiciones tróficas más altas en BOL-COS es en parte producto de arrecifes en mejor estado que propician condiciones y hábitats más adecuados para la fauna íctica. En el caso de MAG-COS, el probable acortamiento de la red alimentaria es un indicador del deterioro de la función del ecosistema, a menudo impulsado por la pérdida de los consumidores tope (Hempson *et al.*, 2017). Aunque la densidad del pez león en el Caribe colombiano no es alta, comparada con la de otras regiones del área invadida, supera la de la mayoría de las especies piscívoras e invertívoras mesodepredadoras de tamaño y dieta similar, varias de ellas de importancia comercial (Coronado-Carrascal *et al.*, 2015), lo que concuerda con lo encontrado en la costa suroriental de EE. UU., el Caribe y el golfo de México (Ballew *et al.*, 2016). Esto se ha atribuido principalmente a tres mecanismos: rápido ciclo de vida, habilidad competitiva y liberación de sus enemigos naturales (Côté *et al.*, 2013).



No se detectó una asociación significativa del pez león con la estructura de la comunidad de peces nativos mesodepredadores ni con la abundancia de cada especie individualmente. La tendencia de no detección de asociación entre el pez león y los peces mesodepredadores nativos del arrecife puede ser reflejo de varias causas que no son mutuamente excluyentes. Primero se puede considerar que actividades humanas como la pesca ejercida sobre la mayoría de los peces nativos y la captura dirigida en algunos lugares sobre el pez león (Valdivia *et al.*, 2014) disminuyen, al menos temporalmente, su abundancia y biomasa. Segundo, la competencia puede no ser generalizada como un proceso de organización en las poblaciones de peces arrecifales mesodepredadores y la estructura de la comunidad, sino que en muchas poblaciones de peces arrecifales la mortalidad de las larvas puede ser tan alta y el asentamiento tan bajo que las poblaciones locales de juveniles y adultos nunca llegan a alcanzar tamaños en los que la competencia y otros procesos entran en juego sustancialmente (hipótesis de limitación del reclutamiento), siendo la dinámica de las poblaciones de peces densoindependiente (Doherty & Fowler, 1994; Doherty, 1987; Hixon, 2011; Williams, 1980). Tercero, se ha evidenciado que muchas especies de peces arrecifales pueden tener cambios ontogénicos de hábitats (Dahlgren & Eggleston, 2000; Hackerott *et al.*, 2013; Werner & Gilliam, 1984) por lo que ejemplares prerreproductivos no están en los arrecifes y la aptitud se maximiza mediante la minimización del tiempo hasta la madurez reproductiva (*i. e.* rápido crecimiento) y la maximización de la probabilidad de sobrevivir hasta la madurez reproductiva (*i. e.* minimización de los riesgos de mortalidad), por lo cual evitan a sus depredadores en las etapas más tempranas y vulnerables (Dahlgren & Eggleston, 2000; Werner & Gilliam, 1984), y al llegar a los arrecifes tienen tamaños que reducen la posibilidad de una depredación significativa por parte del pez león. Cuarto, es posible que la densidad y biomasa del pez león no influyan en la presencia, densidad, biomasa o composición de los depredadores sino en alguna métrica de aptitud a nivel individual o poblacional, como la eficiencia de caza, la fecundidad, la dispersión de larvas o cambios comportamentales (Ballew *et al.*, 2016; Côté *et al.*, 2013; Hackerott *et al.*, 2013). Quinto, no debe descartarse que a pesar de estar deteriorado el ecosistema arrecifal tropical sigue siendo biodiverso por lo cual la resistencia biótica puede limitar hasta cierto punto los impactos del pez león una vez se ha establecido.

Los análisis de isótopos estables revelan dos aspectos importantes de las características interpoblacionales del pez león y los mesodepredadores nativos. En primera instancia, el pez león exhibió una segregación sustancial de recursos alimentarios con la mayoría de los depredadores nativos que se evidencia especialmente en un patrón diferencial en el uso de los recursos de carbono. Segundo, los peces león presentan mayor probabilidad de competencia con los pargos nativos. El área de la elipse estándar del pez león superó a la mayoría de los mesodepredadores nativos tanto en nitrógeno como en carbono lo que evidencia las características típicas de un depredador generalista que aprovecha una amplia gama de recursos bentónicos y pelágicos (Acero-P. *et al.*, 2019). En general el pez león tendió a presentar



diferencias en $\delta^{15}\text{N}$ con especies que se alimentan en mayor medida de invertebrados o tienen bocas de tamaños distintos (e. g. *Hypoplectrus puella* y *A. maculatus*). Es decir, se diferencia de especies que consumen recursos que son secundarios para ellos o se alimentan en partes distintas a los sustratos duros con estructuras sobresalientes en las que usualmente caza el pez león (Biggs & Olden, 2011; Eddy *et al.*, 2020).

Se presentó bajo solapamiento de nichos isotópicos entre el pez león y la mayoría de los mesodepredadores nativos. Este hallazgo aunado a diferencias significativas en la localización del centroide, indican patrones de segregación alimentaria entre el pez león y las especies nativas que pueden estar minimizando la competencia entre ellas y sugiriendo que en el Caribe colombiano las dinámicas tróficas entre el pez león y los peces mesodepredadores nativos se pueden estar ajustando a la teoría de partición de nichos (Lozano-Peña *et al.*, 2023; MacArthur, 1958; Roughgarden, 1976). Es decir, el no competir fuerte y directamente con la mayoría de las especies nativas propicia el éxito de la invasión en el Caribe sur, concordando con la teoría de que la liberación ecológica de mecanismos de control facilita su establecimiento (Dahl *et al.*, 2019). Sin embargo, aunque es imposible comprobarlo en este estudio, no es descartable que la situación actual de poca competencia también sea producto de interacciones competitivas más fuertes que se hayan dado previamente y que han propiciado una divergencia de nicho, un uso alternativo de los recursos compartidos por especies de hábitos alimentarios generalistas y una reducción de nicho de las especies nativas (Bolnick *et al.*, 2010; Carscadden *et al.*, 2020). Finalmente, las diferencias en la superposición de nichos isotópicos en las regiones pueden deberse al efecto que las condiciones ambientales y los recursos tienen sobre la especie invasora y a que las comunidades residentes varían en composición de especies y densidad, y por ende las interacciones competitivas que se desarrollan entre las poblaciones locales e invasoras son distintas (Mata *et al.*, 2013).

El alto solapamiento de las elipses bayesianas del pez león con las de *L. mahogoni* y *L. synagris* indica probable competencia interespecífica de explotación por recursos alimentarios en BOL-COS o el consumo de presas con señales isotópicas similares. Contrariamente a la competencia intraespecífica, la competencia interespecífica tiende a reducir la amplitud del nicho de los protagonistas (Bolnick *et al.*, 2010). El alto solapamiento de nichos no es suficiente por sí solo para que se dé competencia por explotación ya que diversos factores bióticos y abióticos pueden limitar la abundancia de las especies, minimizando la competencia y propiciando la coexistencia; de hecho, especies con un alto solapamiento de recursos solo competirán fuertemente cuando el recurso sea limitado (Munday *et al.*, 2001). Sin embargo, la competencia propicia en las especies envueltas en la interacción efectos perjudiciales que son variables pero que pueden afectar atributos como la fecundidad o la conducta de los organismos (Ballew *et al.*, 2016; Côté *et al.*, 2013; Hackerott *et al.*, 2013) que los lleva a consumir recursos de menor



calidad o reducir el consumo de los usados antes de la llegada de un invasor y que son difíciles de detectar (Eddy *et al.*, 2020).

Finalmente, las concentraciones de Hg total y MeHg fueron inferiores a $0.5 \text{ mg} \times \text{kg}^{-1}$, lo que aunado a que la ingesta de MeHg es marcadamente inferior al nivel permisible en humanos, posibilita inferir que el consumo de pez león es seguro e inocuo para la salud de las personas. Sin embargo, debido a que Colombia es el mayor contaminante de mercurio per cápita del mundo (Cordy *et al.*, 2011), es necesario seguir realizando estudios en otros sectores del Caribe con el fin de tener una mayor certeza de su inocuidad por la posible contaminación por ese metal.



CONCLUSIONES



8. CONCLUSIONES

Las principales conclusiones derivadas de la investigación llevada a cabo en esta tesis doctoral son:

1. La longitud total de la mayoría de los peces león está por encima de la L_T de madurez L_{50} estimada para el Caribe colombiano y presenta una distribución unimodal indicando su exitoso establecimiento con poblaciones estables; hallándose que los peces león de mayor tamaño están en ambientes oceánicos y mesofóticos y que los machos alcanzan mayor masa y longitud que las hembras.
2. La densidad media del pez león en el Caribe colombiano es intermedia con respecto a la encontrada en el área invadida en las Américas, sin embargo, supera a la de la mayoría de los mesodepredadores nativos lo cual demuestra su alta capacidad competitiva.
3. La alta proporción de hembras en fase de desove en la mayoría de los meses del año, el elevado valor del índice gonadosomático y el buen factor de condición indican que el pez león tiene un extenso periodo de reproducción que posibilita un suministro continuo de individuos a las poblaciones.
4. Las diferencias en las métricas de distancia media del centroide y distancia al centroide más cercano entre ambientes evidencian que el pez león se acopla a las características y disponibilidad de recursos que encuentra en cada lugar. Sin embargo, en cada ambiente las métricas tienden a ser similares entre peces león grandes y pequeños, y a ocupar posiciones tróficas similares, lo que aunado al solapamiento de los nichos isotópicos muestra que las interacciones depredador-recurso se mantienen relativamente estables a lo largo de las diferentes etapas del ciclo de vida del pez león y posibilita competencia intraespecífica que propicia la expansión del nicho isotópico.
5. La estructura de la comunidad de peces nativos (presas del pez león y mesodepredadores) presenta diferencias espaciales y temporales que están más asociadas a los componentes bióticos del sustrato que producen tridimensionalidad (corales, esponja y gorgonáceos) que a la influencia por la presencia y abundancia del pez león.
6. Las contribuciones dietéticas relativas de los peces consumidos por el pez león variaron en los sectores, de tal manera que en el ambiente costero de Bolívar el componente íctico que más



contribuyó fueron preponderantemente peces planctívoros, mientras en la costa del Magdalena la contribución es relativamente proporcional entre peces bentónicos y planctívoros. Las especies que más aportan a la dieta asimilada por el pez león se encuentran entre las más comunes y abundantes en los arrecifes del Caribe colombiano, lo cual indica que el pez león puede estar favoreciendo una mortalidad de presas dependiente de la densidad.

7. El pez león exhibió una segregación sustancial de recursos alimentarios con la mayoría de los mesodepredadores nativos, que es más evidente en un patrón diferencial en el uso de los recursos de carbono. La mayor probabilidad de competencia se presenta con los pargos nativos.
8. La evaluación de la concentración de mercurio en el pez león evidencia que es factible su consumo sin riesgo de contaminación por este metal, lo cual pone de manifiesto la necesidad de implementar una pesquería y comercialización enfocada a esta especie como herramienta de gestión que complemente las campañas de erradicación.



Fotografía: Jeffry Surianto

BIBLIOGRAFÍA



9. BIBLIOGRAFÍA

- Abril-Howard, A., Bolaños, N., Machacón, I., Gómez, D. I., & Vanburen, W. (2012). Actualización del conocimiento de los ecosistemas marinos en la Reserva de Biósfera Seaflower, con énfasis en las islas de San Andrés y Providencia. In D. I. Gómez-López, C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa, & J. Garay-Tinoco (Eds.), *Atlas de la Reserva de Biósfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina*. (pp. 129–158). Santa Marta: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (INVEMAR).
- Abril-Torres, A. (2012). Aspectos de la biología y ecología trófica y reproductiva del pez león, *Pterois volitans* (Linnaeus 1758), en San Andrés Isla, Reserva de la Biosfera Seaflower, Caribe colombiano. Universidad Nacional de Colombia, San Andrés Isla, 33 pp.
- Acero-P., A., & Garzón F., J. (1985). Peces de las islas del Rosario y de San Bernardo (Colombia). I. Características del área y lista de especies. *Actualidades Biológicas*, 14, 137–148.
- Acero-P., A., & Garzón, J. (1987). Peces arrecifales de la región de Santa Marta (Caribe colombiano). I. lista de especies y comentarios generales. *Acta Biológica Colombiana*, 1, 83–105.
- Acero-P., A., Garzón F., J., & Köster, F. (1984). Lista de los peces óseos conocidos de los arrecifes del Caribe colombiano, incluyendo 31 nuevos registros y descripciones. *Caldasia*, XIV, 37–83.
- Acero-P., A., Bustos-Montes, D., Pabón Quintero, P., Polo-Silva, C. J., & Sanjuan-Muñoz, A. (2019). Feeding habits of *Pterois volitans*: A real threat to Caribbean coral reef biodiversity. In C. Makowski & C. W. Finkl (Eds.). *Impacts of invasive species on coastal environments. Coasts in crisis. Coastal Research Library Vol. 29*. (pp. 269–314). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
- Acosta-Ordoñez, K. (2013). Cartagena: entre el progreso industrial y regazo social. *Economía & Región*, 7, 5–66.
- Adams, D. H., McMichael, R. H., & Henderson, G. E. (2003). *Mercury levels in marine and estuarine fishes of Florida, 1989-2001*. 58 pp. Melbourne, Florida.
- Agudo, E. A., & Klein-Salas, E. (2014). Lionfish abundance, size structure and spatial distribution along the venezuelan coast (*Pterois volitans*, Pteroinae: Scorpaenidae). *Revista de Biología Tropical*, 62, 151–158.
- Aguilar-Perera, A., & Appeldoorn, R. S. (2008). Spatial distribution of marine fishes along a cross-shelf gradient containing a continuum of mangrove-seagrass-coral reefs off southwestern Puerto Rico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76, 378–394.
- Aguilar-Perera, A., & Quijano-Puerto, L. (2016). Relations between fish length to weight, and otolith length and weight, of the lionfish *Pterois volitans* in the Parque Nacional Arrecife Alacranes, southern Gulf of Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51, 469–474.
- Aguilar-Perera, A., & Tuz-Sulub, A. (2010). Non-native, invasive red lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758]: Scorpaenidae), is first recorded in the southern Gulf of Mexico, off the northern Yucatan Peninsula, Mexico. *Aquatic Invasions*, 5, 9–12.
- Ahmad, N. I., Noh, M. F. M., Mahiyuddin, W. R. W., Jaafar, H., Ishak, I., Azmi, W. N. F. W., ... Hairi, M. H. (2015). Mercury levels of marine fish commonly consumed in peninsular Malaysia. *Environmental Science and Pollution Research*, 22, 3672–3686.
- Ahrenholz, D. W., & Morris, J. A. (2010). Larval duration of the lionfish, *Pterois volitans* along the Bahamian Archipelago. *Environmental Biology of Fishes*, 88, 305–309.
- Ainsworth, C. H., & Mumby, P. J. (2015). Coral-algal phase shifts alter fish communities and reduce fisheries production. *Global Change Biology*, 21, 165–172.



- Albins, M. A. (2013). Effects of invasive Pacific red lionfish *Pterois volitans* versus a native predator on Bahamian coral-reef fish communities. *Biological Invasions*, *15*, 29–43.
- Albins, M. A. (2015). Invasive Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce abundance and species richness of native Bahamian coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, *522*, 231–243.
- Albins, M. A., & Hixon, M. A. (2013). Worst case scenario: Potential long-term effects of invasive predatory lionfish (*Pterois volitans*) on Atlantic and Caribbean coral-reef communities. *Environmental Biology of Fishes*, *96*, 1151–1157.
- Albins, M. A., & Lyons, P. J. (2012). Invasive red lionfish *Pterois volitans* blow directed jets of water at prey fish. *Marine Ecology Progress Series*, *448*, 1–5.
- Albins, M., & Hixon, M. (2008). Invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, *367*, 233–238.
- Alemu-I., J. B. (2016). The status and management of the lionfish, *Pterois* sp. in Trinidad and Tobago. *Marine Pollution Bulletin*, *109*, 402–408.
- Almany, G. R., & Webster, M. S. (2004). Odd species out as predator reduce diversity of coral-reef fishes. *Ecology*, *85*, 2933–2937.
- Alvarez-Filip, L., Paddock, M. J., Collen, B., Robertson, D. R., & Côté, I. M. (2015). Simplification of Caribbean reef-fish assemblages over decades of coral reef degradation. *PLoS ONE*, *10*, 1–14.
- Anderson, M. J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R. (2008). *Permanova+ for Primer: guide to software and statistical methods*, First edit. Plymouth: PRIMER-E Ltd.
- Andrade-Amaya, C. A. (2001). Las corrientes superficiales en la cuenca de Colombia observadas con boyas de deriva. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, *25*, 321–335.
- Andrade-Amaya, C. A. (2012). Oceanografía del archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina. In D. I. Gómez-López, C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa, & J. Garay-Tinoco (Eds.). *Atlas de la Reserva de Biosfera Seaflower. Archipiélago de San Andrés, Providencia y Santa Catalina*. (pp. 53–59). Santa Marta: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (INVEMAR).
- Andrade-Amaya, C., & Thomas, Y. F. (1988). Sedimentos en suspensión e hidrodinámica al sureste del delta del río Magdalena, mar Caribe (Colombia). *Boletín Científico CIOH*, *8*, 27–34.
- Andrade, C. A. (1993). Análisis de la velocidad del viento en el mar Caribe. *Boletín Científico CIOH*, *13*, 33–43.
- Andrade, C. A., & Barton, E. D. (2005). The Guajira upwelling system. *Continental Shelf Research*, *25*, 1003–1022.
- Andradi-Brown, D. A. (2019). Invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*): Distribution, impact, and management. In Y. Loya, K. A. Puglise, & T. Bridge (Eds.). *Mesophotic coral ecosystems* (pp. 931–941). Cham: Springer International Publishing.
- Andradi-Brown, D. A., Grey, R., Hendrix, A., Hitchner, D., Hunt, C. L., Gress, E., ... Exton, D. A. (2017a). Depth-dependent effects of culling—do mesophotic lionfish populations undermine current management? *Royal Society Open Science*, *4*, 170027.
- Andradi-Brown, D. A., Vermeij, M. J. A., Slattery, M., Lesser, M., Bejarano, I., Appeldoorn, R., ... Exton, D. A. (2017b). Large-scale invasion of western Atlantic mesophotic reefs by lionfish potentially undermines culling-based management. *Biological Invasions*, *19*, 939–954.
- Angilletta, M. J., & Dunham, A. E. (2003). The temperature-size rule in ectotherms: Simple evolutionary explanations may not be general. *American Naturalist*, *162*, 332–342.
- Angilletta, M. J., & Sears, M. W. (2004). Evolution of thermal reaction norms for growth rate and body size in ectotherms: An introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology*, *44*, 401–402.



- Anton, A., Geraldi, N. R., Ricciardi, A., & Dick, J. T. A. (2020). Global determinants of prey naiveté to exotic predators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287.
- Anton, A., Geraldi, N. R., Lovelock, C. E., Apostolaki, E. T., Bennett, S., Cebrian, J., ... Duarte, C. M. (2019). Global ecological impacts of marine exotic species. *Nature Ecology & Evolution*, 3, 787–800.
- Anton, A., Simpson, M. S., & Vu, I. (2014). Environmental and biotic correlates to lionfish invasion success in Bahamian coral reefs. *PLoS ONE*, 9, 1–10.
- Araújo, M., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14, 948–958.
- Arbeláez, N., & Acero-P., A. (2011). Presencia del pez león *Pterois volitans* (Linnaeus) en el manglar de la bahía de Chengue, Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 40, 431–435.
- Arévalo-Martínez, D. L., & Franco-Herrera, A. (2008). Características oceanográficas de la surgencia frente a la ensenada de Gaira, departamento de Magdalena, época seca menor de 2006. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 37, 131–162.
- Arias-González, J. E., González-Gándara, C., Luis Cabrera, J., & Christensen, V. (2011). Predicted impact of the invasive lionfish *Pterois volitans* on the food web of a Caribbean coral reef. *Environmental Research*, 111, 917–925.
- Arndt, E., Marchetti, M. P., & Schembri, P. J. (2018). Ecological impact of alien marine fishes: insights from freshwater systems based on a comparative review. *Hydrobiologia*, 817, 457–474.
- Aronson, R. B., & Precht, W. F. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *Hydrobiologia*, 460, 25–38.
- Arredondo-Chávez, A. T., Sánchez-Jimenez, J., Ávila-Morales, O., Torres-Chávez, P., Herrerías-Diego, Y., Medina-Nava, M., ... Caballero-Vázquez, J. A. (2016). Spatio-temporal variation in the diet composition of red lionfish, *Pterois volitans* (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Scorpaenidae), in the Mexican Caribbean: Insights into the ecological effect of the alien invasion. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 46, 185–200.
- Arredondo, A. T. (2016). Comparación trófica del pez león, *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758) con tres especies de peces arrecifales del Caribe mexicano: a través del uso de isótopos estables y contenido estomacal. 108 pp.
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size—A biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25, 1–58.
- Ault, T. R., & Johnson, C. R. (1998). Spatiality and temporally fish communities on coral reefs. *Ecological Monographs*, 68, 25–50.
- Ballew, N. G., Bacheiler, N. M., Kellison, G. T., & Schueller, A. M. (2016). Invasive lionfish reduce native fish abundance on a regional scale. *Scientific Reports*, 6, 1–7.
- Barbour, A. B., Allen, M. S., Frazer, T. K., & Sherman, K. D. (2011). Evaluating the potential efficacy of invasive lionfish (*Pterois volitans*) removals. *PLoS ONE*, 6, 1–7.
- Barbour, A. B., Montgomery, M. L., Adamson, A. A., Díaz-Ferguson, E., & Silliman, B. R. (2010). Mangrove use by the invasive lionfish *Pterois volitans*. *Marine Ecology Progress Series*, 401, 291–294.
- Bayraktarov, E., Pizarro, V., Eidsens, C., Wilke, T., Wild, C., Jorge, U., ... Marta, S. (2012). Upwelling mitigates coral bleaching in the Colombian Caribbean. *Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium*, 9A, 9–13.
- Bayraktarov, E., Alarcón-Moscoso, J., Polanco, A., & Wild, C. (2014). Spatial and temporal distribution of the invasive lionfish *Pterois volitans* in coral reefs of Tayrona National Natural Park, Colombian Caribbean. *PeerJ* 2:e397, 1–15.
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1007–1012.



- Beck, M. W., Heck, K. L., Able, K. W., Childers, D. L., & Eggleston, D. B. (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience*, *51*, 633–641.
- Bejarano, I., Appeldoorn, R. S., & Nemeth, M. (2014a). Fishes associated with mesophotic coral ecosystems in La Parguera, Puerto Rico. *Coral Reefs*, *33*, 313–328.
- Bejarano, S., Lohr, K., Hamilton, S., & Manfrino, C. (2014b). Relationships of invasive lionfish with topographic complexity, groupers, and native prey fishes in Little Cayman. *Marine Biology*, *162*, 253–266.
- Bell, J. O. ., & Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, *15*, 265–274.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, *429*, 827–833.
- Benkwitt, C. E., Albins, M. A., Buch, K. L., Ingeman, K. E., Kindinger, T. L., Pusack, T. J., ... Hixon, M. A. (2017). Is the lionfish invasion waning? Evidence from The Bahamas. *Coral Reefs*, *36*, 1255–1261.
- Berkeley, S. A., Hixon, M. A., Larson, R. J., & Love, M. S. (2004). Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. *Fisheries Management*, *29*, 23–32.
- Bernadsky, G., & Goulet, D. (1991). A natural predator of the lionfish, *Pterois miles*. *COPEIA*, *1*, 230–231.
- Bernal, G., Poveda, G., Roldán, P., & Andrade, C. (2006). Patrones de variabilidad de las temperaturas superficiales del mar en la costa Caribe colombiana. *Ciencias de la Tierra*, *30*, 195–208.
- Bernhoft, R. A. (2012). Mercury toxicity and treatment: A review of the literature. *Journal of Environmental and Public Health*, *2012*, 1–10.
- Betancur-R, R., Hines, A., Acero-P., A., Ortí, G., Wilbur, A. E., & Freshwater, D. W. (2011). Reconstructing the lionfish invasion: Insights into Greater Caribbean biogeography. *Journal of Biogeography*, *38*, 1281–1293.
- Betancur-R, R., Acero-P, A., Duque-Caro, H., & Santos, S. R. (2010). Phylogenetic and morphologic analyses of a coastal fish reveals a marine biogeographic break of terrestrial origin in the Southern Caribbean. *PLoS ONE*, *5*, 1–10.
- Beukers, J. S., & Jones, G. P. (1997). Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia*, *114*, 50–59.
- Biggs, C. R., & Olden, J. D. (2011). Multi-scale habitat occupancy of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in coral reef environments of Roatan, Honduras. *Aquatic Invasions*, *6*, 347–353.
- Blakeslee, A. M. H., Manousaki, T., Vasileiadou, K., & Tepolt, C. K. (2019). An evolutionary perspective on marine invasions. *Evolutionary Applications*, *13*, 479–485.
- Blakeway, R. D., Jones, G. A., & Boekhoudt, B. (2020). Controlling lionfishes (*Pterois* spp.) with consumption: Survey data from Aruba demonstrate acceptance of non-native lionfishes on the menu and in seafood markets. *Fisheries Management and Ecology*, *27*, 227–230.
- Blakeway, R. D., Ross, A. D., & Jones, G. A. (2021). Insights from a survey of Texas Gulf coast residents on the social factors contributing to willingness to consume and purchase Lionfish. *Sustainability*, *13*, 1–16.
- Bohnsack, J. A., McClellan, D. B., Harper, D. E., Davenport, G. S., Konoval, G. J., Eklund, A.-M., ... Luo, J. (1999). *Baseline data for evaluating reef fish populations in the Florida Keys, 1979-1998*. 60 pp.
- Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulseley, C. D., & Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, *161*, 1–28.
- Bolnick, D. I., Ingram, T., Stutz, W. E., Snowberg, L. K., Lau, O. L., & Paull, J. S. (2010). Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of*



- the Royal Society B*, 277, 1789–1797.
- Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., & Louis, M. (1994). Changes in the coastal fish communities following Hurricane Hugo in Guadeloupe Island (French West Indies). *Atoll Research Bulletin*, 415–425.
- Box, G. E. P., & Cox, D. R. (1964). An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 26, 211–252.
- Breusch, T. S., & Pagan, A. R. (1979). A Simple test for heteroscedasticity and random coefficient variation. *Econometrica*, 47, 1287–1294.
- Brown-Peterson, N. J., Wyanski, D. M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B. J., & Lowerre-Barbieri, S. K. (2011). A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries*, 3, 52–70.
- Bruce, K. E., & White, W. G. (1995). Agonistic relationships and sexual behaviour patterns in male guppies, *Poecilia reticulata*. *Animal Behaviour*, 50, 1009–1021.
- Brunel, T., & Piet, G. J. (2013). Is age structure a relevant criterion for the health of fish stocks? *ICES Journal of Marine Science*, 70, 270–283.
- Bruno, J. F., Valdivia, A., Hackerott, S., Cox, C. E., Green, S. J., Côté, I. M., ... Precht, W. F. (2013). Testing the grouper biocontrol hypothesis: A response to Mumby et al. 2013. *PeerJ, Preprints*, 1–18.
- Buddemeier, R., Kleypas, J., & Aronson, R. B. (2004). *Coral reefs & global climate change: Potential contributions of climate change to stresses on coral reef ecosystems*. Arlington: Pew Center on Global Climate Change.
- Bula-Meyer, G. (1977). Algas marinas bénticas indicadores de un área afectada por aguas de surgencia frente a la costa Caribe de Colombia. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, 9, 45–71.
- Burke, L., Rytar, K., Spalding, M., & Perry, A. (2011). *Reefs at risk revisited*. Washington: World Resources Institute, International Center for Living Aquatic Resources Management and World Conservation Monitoring Center.
- Bustos-Montes, D. (2021). Influencia del potencial reproductivo en el éxito de la invasión del pez león (*Pterois volitans*) en el Caribe. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Colombia, 111 pp.
- Bustos-Montes, D., Wolff, M., Sanjuan-Muñoz, A., & Acero-P., A. (2020). Growth parameters of the invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Colombian Caribbean. *Regional Studies in Marine Science*, 38, 1–9.
- Cañon-Páez, M. L., Tous, G., López, K., & Orozco, F. (2007). Variación espaciotemporal de los componentes fisicoquímico, zooplanctónico y microbiológico en la bahía de Cartagena. *Boletín Científico CIOH*, 120–134.
- Carreño-Montoya, O., Cabrera-Durán, E., Bado-Navaarro, B., & Codina, G. (2016). Alternativas tecnológicas para enfrentar la invasión del pez león (*Pterois volitans*, Linnaeus 1758) en el Caribe colombiano. *Revista Ciencias Agropecuarias*, 2, 28–34.
- Carrillo-Flota, E. del C., & Aguilar-Perera, A. (2017). Stakeholder perceptions of red lionfish (*Pterois volitans*) as a threat to the ecosystem and its potential for human consumption in Quintana Roo, Mexico. *Ocean and Coastal Management*, 136, 113–119.
- Carscadden, K. A., Emery, N. C., Arnillas, C. A., & Cadotte, M. W. (2020). Niche breadth: causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *The Quarterly Review of Biology*, 95, 179–214.
- Castro-Castell, O., Soler-Niño, E., Umaña-Castellanos, R., & Yepes-Lugo, C. (2017). Infraestructura portuaria en Colombia: asimetrías entre el puerto de Buenaventura y el puerto de Cartagena para el año 2015. *Universidad & Empresa*, 19, 87–106.
- Cedeño-Posso, C., Alonso, D., Ballesteros, D., Yepes- Narváez, V., Rocha, V., Cardenas, A., ... Hernandez, D. (2017). *Mapeo de la distribución del ensamblaje de Madracis spp., en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad. Informe técnico final*. 61 pp. Santa Marta.



- Cedeño-Posso, C., Alonso, D., Vides, M., Rocha, V., Morales, D., Bastidas, M., ... Barrios, L. (2015). *Caracterización de las comunidades coralinas del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad en el Caribe colombiano: Una aproximación a la conservación de su biodiversidad. Informe técnico Final*. 212 pp. Santa Marta, Colombia.
- Cendales, M. H., Zea, S., & Díaz, J. M. (2002). Geomorfología y unidades ecológicas del complejo de arrecifes de las islas del Rosario. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 26, 497–510.
- Chan, F. T., & Briski, E. (2017). An overview of recent research in marine biological invasions. *Marine Biology*, 164, 1–10.
- Chasqui-Velasco, L. H., & González-Corredor, J. D. (2019). Peces registrados en ambientes mesofóticos de Bajo Frijol, la porción más somera del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, usando buceo técnico CCR. *Bulletin of Marine and Coastal Research*, 48, 89–101.
- Chasqui, L., Rincón-Díaz, N., & Vanegas, M. J. (2020). Abundance of the invasive lionfish *Pterois volitans* in the coastal coral reefs from Colombian Caribbean. *Bulletin of Marine and Coastal Research*, 49, 157–170.
- Choat, J. H., Robertson, D. R., Ackerman, J. L., & Posada, J. M. (2003). An age-based demographic analysis of the Caribbean stoplight parrotfish *Sparisoma viride*. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 265–277.
- Chollett, I., Mumby, P. J., Müller-Karger, F. E., & Hu, C. (2012). Physical environments of the Caribbean Sea. *Limnology and Oceanography*, 57, 1233–1244.
- Cizdziel, J. V., Hinners, T. A., & Heithmar, E. M. (2002). Determination of total mercury in fish tissues using combustion atomic absorption spectrometry with gold amalgamation. *Water, Air, and Soil Pollution*, 135, 355–370.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2015). *PRIMER v7: User manual/tutorial*, 1st ed. Plymouth, United Kingdom: PRIMER-E Ltd.
- Clarke, K. R., Tweedley, J. R., & Valesini, F. J. (2014). Simple shade plots aid better long-term choices of data pre-treatment in multivariate assemblage studies. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94, 1–16.
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization?. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 222–228.
- Clavero, M., & García-Berthou, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 110.
- Claydon, J. A. B., Calosso, M. C., & Traiger, S. B. (2012). Progression of invasive lionfish in seagrass, mangrove and reef habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 448, 119–129.
- Cobián-Rojas, D., Chevalier-Monteagudo, P., Schmitter-Soto, J. J., Corrada-Wong, R. I., Torres, H. S., Sansón, E. C., ... Perera-Valderrama, S. (2016). Density, size, biomass, and diet of lionfish in Guanahacabibes National Park, Western Cuba. *Aquatic Biology*, 24, 219–226.
- Cocheret de la Morinière, E., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I., & van der Velde, G. (2002). Post-settlement life cycle migration patterns and habitat preference of coral reef fish that use seagrass and mangrove habitats as nurseries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55, 309–321.
- Cocheret de la Morinière, E., Pollux, B. J. A., Nagelkerken, I., Hemminga, M. A., Huiskes, A. H. L., & Van der Velde, G. (2003). Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: Stable isotopes and gut-content analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 279–289.
- Cohen, A. S., & Olek, A. J. (1989). An extract of lionfish (*Pterois volitans*) spine tissue contains acetylcholine and a toxin that affects neuromuscular transmission. *Toxicon*, 27, 1367–1376.



- Cordy, P., Veiga, M. M., Salih, I., Al-Saadi, S., Console, S., Garcia, O., ... Roeser, M. (2011). Mercury contamination from artisanal gold mining in Antioquia, Colombia: The world's highest per capita mercury pollution. *Science of the Total Environment*, 410–411, 154–160.
- Coronado-Carrascal, V., García-Urueña, R., & Acero-P., A. (2015). Comunidad de peces arrecifales en relación con la invasión del pez león: el caso del Caribe Sur. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 44, 291–302.
- Correa-Ramirez, M., Rodriguez-Santana, Á., Ricaurte-Villota, C., & Paramo, J. (2020). The southern Caribbean upwelling system off Colombia: Water masses and mixing processes. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 155, 1–16.
- Costa, A. M. (2013). Somatic condition, growth and reproduction of hake, *Merluccius merluccius* L., in the Portuguese Coast. *Open Journal of Marine Science*, 03, 12–30.
- Côté, I. M., Green, S. J., & Hixon, M. A. (2013a). Predatory fish invaders: Insights from Indo-Pacific lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Biological Conservation*, 164, 50–61.
- Côté, I. M., & Maljković, A. (2010). Predation rates of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 404, 219–225.
- Côté, I. M., & Smith, N. S. (2018). The lionfish *Pterois* sp. invasion: Has the worst-case scenario come to pass? *Journal of Fish Biology*, 92, 660–689.
- Côté, I. M., Green, S. J., Morris, J. A., Akins, J. L., & Steinke, D. (2013b). Diet richness of invasive Indo-Pacific lionfish revealed by DNA barcoding. *Marine Ecology Progress Series*, 472, 249–256.
- Courtenay, W. R. (1995). Marine fish introductions in southeastern Florida. *American Fisheries Society, Introduced Fish Section Newsletter*, 14, 2–3.
- Criales-Hernández, M. I., García, C. B., & Wolff, M. (2006). Flujos de biomasa y estructura de un ecosistema de surgencia tropical en La Guajira, Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 54, 1257–1282.
- Cruz-López, C., Sanz-Ochotorena, A., Rodríguez-Gómez, Y., Lara-Martínez, R., Segura-Valdéz, M., & Jiménez-García, L. (2020). Morfología de las gónadas maduras del pez león (*Pterois volitans*: Pisces, Scorpaenidae) en el litoral oeste de La Habana. *Revista de Investigaciones Marinas*, 40, 25–42.
- Csirke, J. B. (1989). *Introducción a la dinámica de poblaciones de peces*. Roma: Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación.
- Cucherousset, J., & Villéger, S. (2015). Quantifying the multiple facets of isotopic diversity: New metrics for stable isotope ecology. *Ecological Indicators*, 56, 152–160.
- Cure, K., Benkwitt, C. E., Kindinger, T. L., Pickering, E. A., Pusack, T. J., McIlwain, J. L., & Hixon, M. A. (2012). Comparative behavior of red lionfish *Pterois volitans* on native Pacific versus invaded Atlantic coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 467, 181–192.
- Cure, K., McIlwain, J. L., & Hixon, M. A. (2014). Habitat plasticity in native Pacific red lionfish *Pterois volitans* facilitates successful invasion of the Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, 506, 243–253.
- Curtis, J. S., Wall, K. R., Albins, M. A., & Stallings, C. D. (2017). Diet shifts in a native mesopredator across a range of invasive lionfish biomass. *Marine Ecology Progress Series*, 573, 215–228.
- Dahl, K. A., & Patterson III, W. F. (2014). Habitat-specific density and diet of rapidly expanding invasive red lionfish, *Pterois volitans*, populations in the northern Gulf of Mexico. *PLoS ONE*, 9, 1–13.
- Dahl, K. A., Edwards, M. A., & Patterson, W. F. (2019). Density-dependent condition and growth of invasive lionfish in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 623, 145–159.
- Dahlgren, C. P., & Eggleston, D. B. (2000). Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *81*, 2227–2240.



- Darling, E. S., Green, S. J., O'Leary, J. K., & Côté, I. M. (2011). Indo-Pacific lionfish are larger and more abundant on invaded reefs: A comparison of Kenyan and Bahamian lionfish populations. *Biological Invasions*, *13*, 2045–2051.
- Davies, K. F., Chesson, P., Harrison, S., Inouye, B. D., Melbourne, B. A., & Rice, K. J. (2005). Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology*, *86*, 1602–1610.
- Davis, A. C. D. (2018). Differential effects of native vs. invasive predators on a common Caribbean reef fish. *Environmental Biology of Fishes*, *101*, 1537–1548.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *42*, 495–506.
- Deudero, S., Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C., Morey, G., & Morales-Nin, B. (2004). Spatial variation and ontogenic shifts in the isotopic composition of Mediterranean littoral fishes. *Marine Biology*, *145*, 971–981.
- Díaz-Pulido, G., & Gárzon-Ferreira, J. (2002). Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botanica Marina*, *45*, 284–292.
- Díaz, J., Barrios, L., Cendales, M., Garzón-Ferreira, J., Geister, J., López-Victoria, M., ... Zea, S. (2002). *Áreas coralinas de Colombia*. Santa Marta: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (INVEMAR).
- Dodge, R. E., Logan, A., & Antonius, A. (1982). Quantitative reef assessment studies in Bermuda: A comparison of method and preliminary results. *Bulletin of Marine Science*, *32*, 745–760.
- Doherty, P., & Fowler, T. (1994). An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science*, *263*, 935–939.
- Doherty, P. J. (1987). The replenishment of populations of coral reef fishes, recruitment surveys, and the problems of variability manifest on multiple scales. *Bulletin of Marine Science*, *41*, 411–422.
- Doherty, P. J., Dufour, V., Galzin, R., Hixon, M. A., Meekan, M. G., & Planes, S. (2004). High mortality during settlement is a population bottleneck for a tropical surgeonfish. *Ecology*, *85*, 2422–2428.
- Domínguez-Petit, R., Anastasopoulou, A., Cubillos, L., Gerritsen, H. D., Gonçalves, P., Hidalgo, M., ... Vitale, F. (2017). Maturity. In R. Domínguez-Petit, H. Murua, F. Saborido-Rey, & E. Trippel (Eds.), *Applied fisheries reproductive biology for stock assessment and management* (pp. 1–47). Vigo.
- Domínguez, J. G., Gómez, J. C., Ricaurte, C., Mayo, G., Orejarena, J., Díaz, J. M., & Andrade, C. A. (2010). Cobertura de los fondos y paisajes bentónicos asociados a formaciones diapíricas en los bancos de Salmedina, plataforma continental del Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, *39*, 117–135.
- Done, T. J. (1992). Phase shift in corals reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, *246*, 121–132.
- Eddy, C. (2019). Trophic discrimination factors for invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Biological Invasions*, *21*, 3473–3477.
- Eddy, C., Pitt, J., Morris, J. A., Smith, S., Goodbody-Gringley, G., & Bernal, D. (2016). Diet of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Marine Ecology Progress Series*, *558*, 193–206.
- Eddy, C., Pitt, J., Oliveira, K., Morris, J. A., Potts, J. C., & Bernal, D. (2019). The life history characteristics of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Environmental Biology of Fishes*, *102*, 887–900.
- Eddy, C., Pitt, J. M., Larkum, J., Altabet, M. A., & Bernal, D. (2020). Stable isotope ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Frontiers in Marine Science*, *7*, 1–14.
- Edwards, M. A., Frazer, T. K., & Jacoby, C. A. (2014). Age and growth of invasive lionfish (*Pterois* spp.) in the Caribbean Sea, with implications for management. *Bulletin of Marine Science*, *90*, 953–966.



- Eidens, C., Bayraktarov, E., Hauffe, T., Pizarro, V., Wilke, T., & Wild, C. (2014). Benthic primary production in an upwelling-influenced coral reef, Colombian Caribbean. *PeerJ*, 2:e554; DOI 10.7717/peerj.554.
- Elías-Caro, J. E. (2009). El emprendimiento industrial del departamento del Magdalena (Colombia) en el último cuarto del siglo XX. *Pensamiento & Gestión*, 59–104.
- Elise, S., Urbina-Barreto, I., Boadas-Gil, H., Galindo-Vivas, M., & Kulbicki, M. (2015). No detectable effect of lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) invasion on a healthy reef fish assemblage in Archipelago Los Roques National Park, Venezuela. *Marine Biology*, 162, 319–330.
- Elliff, C. I., & Silva, I. R. (2017). Coral reefs as the first line of defense: Shoreline protection in face of climate change. *Marine Environmental Research*, 127, 148–154.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. New York: Springer New York, NY.
- Ferreira, C. E. L., Luiz, O. J., Floeter, S. R., Lucena, M. B., Barbosa, M. C., Rocha, C. R., & Rocha, L. A. (2015). First record of invasive lionfish (*Pterois volitans*) for the Brazilian coast. *PLoS ONE*, 10, 1–5.
- Field-Cortazares, J., Calderón-Campos, R., & Moreno, J. L. S. (2008). Envenenamiento por picadura de pez león. *Boletín Clínico Hospital Infantil del Estado de Sonora*, 25, 85–90.
- Fishelson, L. (1997). Experiments and observations on food consumption, growth and starvation in *Dendrochirus brachypterus* and *Pterois volitans* (Pteroinae, Scorpaenidae). *Environmental Biology of Fishes*, 50, 391–403.
- Fogg, A. Q., & Faletti, M. E. (2018). Invasive lionfish (*Pterois* sp.) agonistic behavior observations. *Bulletin of Marine Science*, 94, 1–2.
- Fogg, A. Q., Evans, J. T., Peterson, M. S., Brown-Peterson, N. J., Hoffmayer, E. R., & Ingram, G. W. (2019). Comparison of age and growth parameters of invasive red lionfish (*Pterois volitans*) across the northern Gulf of Mexico. *Fishery Bulletin*, 117, 125–139.
- Fogg, A. Q., Brown-Peterson, N. J., & Peterson, M. S. (2017). Reproductive life history characteristics of invasive red lionfish (*Pterois volitans*) in the northern Gulf of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 93, 1–24.
- Fogg, A. Q., Hoffmayer, E. R., Driggers, W. B., Campbell, M. D., Pellegrin, G. J., & Stein, W. (2013). Distribution and length frequency of invasive lionfish (*Pterois* sp.) in the northern Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Research*, 25, 111–115.
- Frazer, T. K., Jacoby, C. A., Edwards, M. A., Barry, S. C., & Manfrino, C. M. (2012). Coping with the lionfish invasion : Can targeted removals yield beneficial effects?. *Reviews in Fisheries Science*, 20, 185–191.
- Freshwater, D. W., Hines, A., Parham, S., Wilbur, A., Sabaoun, M., Woodhead, J., ... Paris, C. B. (2009). Mitochondrial control region sequence analyses indicate dispersal from the US East Coast as the source of the invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* in the Bahamas. *Marine Biology*, 156, 1213–1221.
- Froese, R. (2004). Keep it simple: Three indicators to deal with overfishing. *Fish and Fisheries*, 5, 86–91.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22, 241–253.
- Fry, B. (1988). Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 33, 1182–1190.
- Fuentes-Gandara, F., Herrera-Herrera, C., Pinedo-Hernández, J., Marrugo-Negrete, J., & Díez, S. (2018a). Assessment of human health risk associated with methylmercury in the imported fish marketed in the Caribbean. *Environmental Research*, 165, 324–329.
- Fuentes-Gandara, F., Pinedo-Hernández, J., Marrugo-Negrete, J., & Díez, S. (2018b). Human health impacts of exposure to metals through extreme consumption of fish from the Colombian Caribbean Sea. *Environmental Geochemistry and Health*, 40, 229–242.



- Gadgil, M., & Bossert, W. H. (1970). Life historical consequences of natural selection. *The American Naturalist*, 104, 1–24.
- Gardner, P. G., Frazer, T. K., Jacoby, C. A., & Yanong, R. P. E. (2015). Reproductive biology of invasive lionfish (*Pterois* spp.). *Frontiers in Marine Science*, 2, 1–10.
- Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., & Watkinson, A. R. (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301, 958–960.
- Garzon-Ferreira, J. (1997). Arrecifes coralinos: un tesoro camino a la extincion?. *Colombia, Ciencia y Tecnología*, 15, 11–19.
- Garzón-Ferreira, J., & Acero-P., A. (1986). Peces de las islas del Rosario y de San Bernardo (Colombia). III. Comparación con otras regiones del Atlántico oeste tropical. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, 15–16, 67–77.
- Garzón-Ferreira, J., Zea, S., & Díaz, J. M. (2005). Incidence of partial mortality and other health indicators in hard-coral communities of four southwestern Caribbean atolls. *Bulletin of Marine Science*, 76, 105–122.
- Garzón-Ferreira, J., & Kielman, M. (1994). Extensive mortality of corals in the Colombian Caribbean during the last two decades. *Proceedings of the Colloquium on Global Aspect of Coral Reefs. Health, Hazards and History* (pp. 247–253). Miami: Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, University of Miami.
- Garzón-Ferreira, J., Reyes-Nivia, M. C., & Rodríguez-Ramírez, A. (2002). *Manual de métodos del SIMAC-Sistema Nacional de Monitoreo de Arrecifes Coralinos en Colombia*, Primera ed. Santa Marta, Colombia: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (INVEMAR).
- Garzón-Ferreira, J., & Zea, S. (1992). A mass mortality of *Gorgonia ventalina* (Cnidaria: Gorgoniidae) in the Santa Marta area, Caribbean coast of Colombia. *Bulletin of Marine Science*, 50, 522–526.
- Garzón, J., Barrios, L. M., & Zea, S. (2001). Stony coral diseases observed in southwestern Caribbean reefs. *Hydrobiologia*, 4600, 65–69.
- Gelman, A., & Rubin, D. B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, 7, 457–472.
- Gómez-Cubillos, C., Gómez-Cubillos, C., Sanjuan-Muñoz, A., & Zea, S. (2019). Interactions of massive corals with turf algae and other reef organisms in Tayrona National Natural Park. *Bulletin fo Marine and Coastal Research*, 48, 143–171.
- Gómez-Pardo, H. M. (2014). Ecología trófica del pez león *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758) en tres formaciones coralinas del Caribe colombiano. Universidad Jorge Tadeo Lozano, 57 pp.
- González, J., Grijalba-Bendeck, M., Acero-P., A., & Betancur-R., R. (2009). The invasive red lionfish, *Pterois volitans*, in the southwestern Caribbean Sea. *Aquatic Invasions*, 4, 381–384.
- Goodbody-Gringley, G., Eddy, C., Pitt, J. M., Chequer, A. D., & Smith, S. R. (2019). Ecological drivers of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *Pterois miles*) distribution across mesophotic reefs in Bermuda. *Frontiers in Marine Science*, 6, 1–12.
- Gratwicke, B., & Speight, M. R. (2005). The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *Journal of Fish Biology*, 66, 650–667.
- Green, S. J. (2012). Monitoring: An essential action. In J. A. Morris (Ed.), *Invasive lionfish: A guide to control and management* (pp. 51–71). Marathon, Florida: Gulf and Caribbean Fisheries Institute.
- Green, S. J., & Côté, I. M. (2009). Record densities of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Coral Reefs*, 28, 107.
- Green, S. J., Akins, J. L., & Côté, I. M. (2011). Foraging behaviour and prey consumption in the Indo-Pacific lionfish



- on Bahamian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 433, 159–167.
- Green, S. J., Akins, J. L., Maljković, A., & Côté, I. M. (2012a). Invasive lionfish drive Atlantic coral reef fish declines. *PLoS ONE*, 7, 1–3.
- Green, S. J., Tamburello, N., Miller, S. E., Akins, J. L., & Côté, I. M. (2013). Habitat complexity and fish size affect the detection of Indo-Pacific lionfish on invaded coral reefs. *Coral Reefs*, 32, 413–421.
- Green, S. J., Akins, J., & Morris, J. (2012b). *Lionfish dissection: Techniques and applications*. 24 pp.
- Gress, E., Andradi-Brown, D. A., Woodall, L., Schofield, P. J., Stanley, K., & Rogers, A. D. (2017). Lionfish (*Pterois* spp.) invade the upper-bathyal zone in the western Atlantic. *PeerJ*, 5, e3683.
- Grol, M. G. G., Dorenbosch, M., Kokkelmans, E. M. G., & Nagelkerken, I. (2008). Mangroves and seagrass beds do not enhance growth of early juveniles of a coral reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, 366, 137–146.
- Grubich, J. R., Westneat, M. W., & McCord, C. L. (2009). Diversity of lionfishes (Pisces: Scorpaenidae) among remote coral reefs of the Palau Archipelago. *Coral Reefs*, 28, 807–807.
- Gurnell, J., Wauters, L. A., Lurz, P. W. W., & Tosi, G. (2004). Alien species and interspecific competition: effects of introduced eastern grey squirrels on red squirrel population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 73, 26–35.
- Hackerott, S., Valdivia, A., Green, S. J., Côté, I. M., Cox, C. E., Akins, L., ... Bruno, J. F. (2013). Native predators do not influence invasion success of Pacific lionfish on Caribbean reefs. *PLoS ONE*, 8, 1–10.
- Hackerott, S., Valdivia, A., Cox, C. E., Silbiger, N. J., & Bruno, J. F. (2017). Invasive lionfish had no measurable effect on prey fish community structure across the Belizean Barrier Reef. *PeerJ*, 2017, 1–19.
- Harms-Tuohy, C. A., Appeldoorn, R. S., & Craig, M. T. (2018). The effectiveness of small-scale lionfish removals as a management strategy: effort, impacts and the response of native prey and piscivores. *Management of Biological Invasions*, 9, 149–162.
- Harris, H. E., Fogg, A. Q., Allen, M. S., Ahrens, R. N. M., & Patterson III, W. F. (2020a). Precipitous declines in Northern Gulf of Mexico invasive lionfish populations following the emergence of an ulcerative skin disease. *Scientific Reports*, 10, 1–17.
- Harris, H. E., Fogg, A. Q., Gittings, S. R., Ahrens, R. N. M., Allen, M. S., & Patterson, W. F. (2020b). Testing the efficacy of lionfish traps in the northern Gulf of Mexico. *PLoS ONE*, 15, 1–20.
- Heck, K. L., Hays, C., & Orth, R. J. (2003). Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*, 253, 123–136.
- Hempson, T. N., Graham, N. A. J., MacNeil, M. A., Williamson, D. H., Jones, G. P., & Almany, G. R. (2017). Coral reef mesopredators switch prey, shortening food chains, in response to habitat degradation. *Ecology and Evolution*, 7, 2626–2635.
- Henao-Castro, A., Marrugo, M., & Molina, M. P. (2016). Invasión del pez león (*Pterois volitans*) en ecosistemas profundos del Caribe colombiano: Parque Nacional Natural Corales de Profundidad. *La Timonera*, 25, 61–63.
- Henly, L. (2017). Impacts of culling invasive lionfish (*Pterois* spp.) on native reef fish assemblages in Honduras. *The Plymouth Student Scientist*, 10, 22–40.
- Hill, J., & Wilkinson, C. (2004). *Methods for ecological monitoring of coral reefs*, 1st ed. Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science.
- Hixon, M. A. (2011). 60 years of coral reef fish ecology: past, present, future. *Bulletin of Marine Science*, 87, 727–765.
- Hixon, M. A. (2015). Predation: Piscivory and the ecology of coral reef fishes. In C. Mora (Ed.), *Ecology of fishes on coral reefs* (pp. 41–52). Cambridge: Cambridge University Press.



- Hixon, M. A., Green, S. J., Albins, M. A., Akins, J. L., & Morris, J. A. (2016). Lionfish: A major marine invasion. *Marine Ecology Progress Series*, 558, 161–165.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*, 50, 839–866.
- Hoegh-Guldberg, O. (2011). Coral reef ecosystems and anthropogenic climate change. *Regional Environmental Change*, 11, 215–227.
- Holway, D. A., & Suarez, A. V. (1999). Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 14, 328–330.
- Hoo-Fung, L. A., Antoine, J. M. R., Grant, C. N., & Buddo, D. S. A. (2013). Evaluation of dietary exposure to minerals, trace elements and heavy metals from the muscle tissue of the lionfish *Pterois volitans* (Linnaeus 1758). *Food and Chemical Toxicology*, 60, 205–212.
- Huge, D. H., Schofield, P. J., Jacoby, C. A., & Frazer, T. K. (2014). Total mercury concentrations in lionfish (*Pterois volitans/miles*) from the Florida Keys National Marine Sanctuary, USA. *Marine Pollution Bulletin*, 78, 51–55.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547–1551.
- Hunt, C. L., Kelly, G. R., Windmill, H., Curtis-Quick, J., Conlon, H., Bodmer, M. D. V., ... Exton, D. A. (2019). Aggregating behaviour in invasive Caribbean lionfish is driven by habitat complexity. *Scientific Reports*, 9, 1–9.
- Hutchinson, E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* (pp. 415–427).
- Huth, W. L., McEvoy, D. M., & Morgan, O. A. (2018). Controlling an invasive species through consumption: the case of lionfish as an impure public good. *Ecological Economics*, 149, 74–79.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.*, 17, 411–429.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80, 595–602.
- Jackson, A., & Parnell, A. (2021). Stable isotope Bayesian ellipses in R 'SIBER' <https://cran.r-project.org/web/packages/SIBER/index.html> (accessed Jul 30, 2022).
- Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., ... Warner, R. R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293, 629–637.
- Jackson, M. C., Donohue, I., Jackson, A. L., Britton, J. R., Harper, D. M., & Grey, J. (2012). Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. *PLoS ONE*, 7, 1–12.
- Jaeger, A., Lecomte, V.J., Weimerskirch, H., Richard, P., & Cherel, Y. (2010). Seabird satellite tracking validates the use of latitudinal isoscapes to depict predators' foraging areas in the Southern Ocean. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 24, 3456–3460.
- Jensen, A. J. (1979). Energy content analysis from weight and liver index measurements of immature pollock (*Pollachius virens*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 36, 1207–1213.
- Jeschke, J. M., Bacher, S., Blackburn, T. M., Dick, J. T. A., Essl, F., Evans, T., ... Kumschick, S. (2014). Defining the impact of non-native species. *Conservation Biology*, 28, 1188–1194.
- Johnson, E. G., & Swenarton, M. K. (2016). Age, growth and population structure of invasive lionfish (*Pterois volitans/miles*) in northeast Florida using a length-based, age-structured population model. *PeerJ*, 4, e2730.
- Jones, G. P., McCormick, M. I., Srinivasan, M., & Eagle, J. V. (2004). Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 8251–8253.



- Jud, Z. R., Layman, C. A., Lee, J. A., & Arrington, D. A. (2011). Recent invasion of a Florida (USA) estuarine system by lionfish *Pterois volitans/P. miles*. *Aquatic Biology*, *13*, 21–26.
- Kahng, S. E., Garcia-Sais, J. R., Spalding, H. L., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., ... Toonen, R. J. (2010). Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, *29*, 255–275.
- Kalogirou, S., Corsini, M., Kondilatos, G., & Wennhage, H. (2007). Diet of the invasive piscivorous fish *Fistularia commersonii* in a recently colonized area of the eastern Mediterranean. *Biological Invasions*, *9*, 887–896.
- Karimi, R., Chen, C. Y., Pickhardt, P. C., Fisher, N. S., & Folt, C. L. (2007). Stoichiometric controls of mercury dilution by growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*, 7477–7482.
- Kelly, L. J., & Martínez del Rio, C. (2010). Fate of carbon in growing fish: An experimental study of isotopic routing. *Physiological and Biochemical Zoology*, *83*, 473–480.
- Kim, S. L., & Koch, P. L. (2012a). Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes*, *95*, 53–63.
- Kim, S. L., & Koch, P. L. (2012b). Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environmental Biology of Fishes*, *95*, 53–63.
- Kimirei, I. A., Nagelkerken, I., Trommelen, M., Blankers, P., Hoytema, N. van, Hoeijmakers, D., ... Rypel, A. L. (2013). What drives ontogenetic niche shifts of fishes in coral reef ecosystems? *Ecosystems*, *16*, 783–796.
- Kingsolver, J. G., & Huey, R. B. (2008). Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research*, *10*, 251–268.
- Komyakova, V., Munday, P. L., & Jones, G. P. (2013). Relative importance of coral cover, habitat complexity and diversity in determining the structure of reef fish communities. *PLoS ONE*, *8*, 1–12.
- Korkmaz, S., Goksuluk, D., & Zararsiz, G. (2014). MVN: An R package for assessing multivariate normality. *The R Journal*, *6*, 151–162.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology*. New York: Harper & Row, Publishers.
- Kulbicki, M., Sarraména, S., Letourneur, Y., Wantiez, L., Galzin, R., Mou-tham, G., ... Thollot, P. (2007). Opening of an MPA to fishing: natural variations in the structure of a coral reef fish assemblage obscure changes due to fishing. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, *353*, 145–163.
- Kulbicki, M., Beets, J., Chabanet, P., Cure, K., Darling, E., Floeter, S. R., ... Wantiez, L. (2012). Distributions of Indo-Pacific lionfishes *Pterois* spp. in their native ranges: implications for the Atlantic invasion. *Marine Ecology Progress Series*, *446*, 189–205.
- Labropoulou, M., & Eleftheriou, A. (1997). The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: Importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology*, *50*, 324–340.
- Lamb, R. W., & Johnson, D. W. (2010). Trophic restructuring of coral reef fish communities in a large marine reserve. *Marine Ecology Progress Series*, *408*, 169–180.
- Layman, C. A., & Allgeier, J. E. (2012). Characterizing trophic ecology of generalist consumers: A case study of the invasive lionfish in the Bahamas. *Marine Ecology Progress Series*, *448*, 131–141.
- Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, *88*, 42–48.
- Le Cren, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the Perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, *20*, 201–219.
- Legendre, P., & Anderson, M. J. (1999). Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, *69*, 1–24.



- León de, R., Vane, K., Bertuol, P., Chamberland, V., Simal, F., Imms, E., & Vermeij, M. (2013). Effectiveness of lionfish removal efforts in the southern Caribbean. *Endangered Species Research*, 22, 175–182.
- Lesser, M. P., & Slattery, M. (2011). Phase shift to algal dominated communities at mesophotic depths associated with lionfish (*Pterois volitans*) invasion on a Bahamian coral reef. *Biological Invasions*, 13, 1855–1868.
- Lessios, H. A., Robertson, D. R., & Cubit, J. D. (1984). Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science*, 226, 335–337.
- Lleonart, J., Salat, J., & Torres, G. J. (2000). Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 205, 85–93.
- Lloret, J., Schulman, G., & Love, M. R. (2014). *Condition and health indicators of exploited marine fishes*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd.
- Lozano-Duque, Y., Medellín-Mora, J., & Navas, G. R. (2010). Contexto climatológico y oceanográfico del mar Caribe colombiano. In G. R. Navas, C. Segura-Quintero, M. Garrido-Linares, M. Benavides-Serrato, & D. A. Alonso-Carvajal (Eds.), *Biodiversidad del margen continental del Caribe colombiano* (pp. 54–84). Santa Marta: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (INVEMAR).
- Lozano-Peña, J. P., Polo-Silva, C. J., Delgado-Huertas, A., & Sanjuan-Muñoz, A. (2023). Isotopic niche partitioning between an invasive fish and two native mesopredators in the Colombian Caribbean. *Food Webs*, 35, e00272.
- Luiz, O. J., dos Santos, W. C. R., Marceniuk, A. P., Rocha, L. A., Floeter, S. R., Buck, C. E., ... Ferreira, C. E. L. (2021). Multiple lionfish (*Pterois* spp.) new occurrences along the Brazilian coast confirm the invasion pathway into the southwestern Atlantic. *Biological Invasions*, 8, 1–7.
- Lysy, M., Stasko, A. D., & Swanson, H. K. (2015). Package 'nicheROVER'. 2015, p. 21.
- MacArthur, R. H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forest. *Ecology*, 39, 599–617.
- Maljković, A., Van Leeuwen, T. E., & Cove, S. N. (2008). Predation on the invasive red lionfish, *Pterois volitans* (Pisces: Scorpaenidae), by native groupers in the Bahamas. *Coral Reefs*, 27, 501.
- Malpica-Cruz, L., Green, S. J., & Côté, I. M. (2019). Temporal and ontogenetic changes in the trophic signature of an invasive marine predator. *Hydrobiologia*, 839, 71–86.
- Mancera-Pineda, J. E., Pinto, G., & Vilarly, S. (2013). Patrones de distribución estacional de masas de agua en la bahía de Santa Marta, Caribe colombiano: Importancia relativa del upwelling y outwelling. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 42, 329–360.
- Mandrak, N. E., & Cudmore, B. (2010). The fall of native fishes and the rise of non-native fishes in the Great Lakes basin. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 13, 255–268.
- Manlick, P. J., Petersen, S. M., Moriarty, K. M., & Pauli, J. N. (2019). Stable isotopes reveal limited Eltonian niche conservatism across carnivore populations. *Functional Ecology*, 33, 335–345.
- Marrugo, M., & Martínez, C. (2016). *Plan de Manejo del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad 2016-2017*. 202 pp. Cartagena de Indias.
- Martoja, R., & Martoja-Pierson, M. (1970). *Técnicas de Histología Animal*. Barcelona.
- Mason, R., Gunst, R., & Hess, J. (2003). *Statistical design and analysis of experiments with applications to engineering and science*, 2nd ed. New Jersey: John Wiley & Sons Publication.
- Mata, T. M., Haddad, N. M., & Holyoak, M. (2013). How invader traits interact with resident communities and resource availability to determine invasion success. *Oikos*, 122, 149–160.
- Maz-Courrau, A., López-Vera, C., Galván-Magaña, F., Escobar-Sánchez, O., Rosiles-Martínez, R., & Sanjuán-Muñoz,



- A. (2012). Bioaccumulation and biomagnification of total mercury in four exploited shark species in the Baja California Peninsula, Mexico. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, *88*, 129–134.
- McArdle, B. H., & Anderson, M. J. (2001). Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology*, *82*, 290–297.
- Mcbride, R. S., Somarakis, S., Fitzhugh, G. R., Albert, A., Yaragina, N. A., Wuenschel, M. J., ... Basilone, G. (2015). Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. *Fish and Fisheries*, *16*, 23–57.
- McCook, L. J., Jompa, J., & Diaz-Pulido, G. (2001). Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, *19*, 400–417.
- McDonald, J. (2014). *Handbook of biological statistics*, 3rd ed. Baltimore: Parky House Publishing.
- McKinney, C. R., McCrea, J. M., Epstein, S., Allen, H. A., & Urey, H. C. (1950). Improvements in mass spectrometers for the measurement of small differences in isotope abundance ratios. *The Review of Scientific Instruments*, *21*, 730.
- McMahon, K. W., Hamady, L. L., & Thorrold, S. R. (2013). A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnology and Oceanography*, *58*, 697–714.
- McManus, J. W., & Polsenberg, J. F. (2004). Coral-algal phase shifts on coral reefs: ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography*, *60*, 263–279.
- Melbourne, B. A., Cornell, H. V., Davies, K. F., Dugaw, C. J., Elmendorf, S., Freestone, A. L., ... Yokomizo, H. (2007). Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters*, *10*, 77–94.
- Merlano-Cera, M. M., & García-Urueña, R. (2018). Captura incidental en nasas del pez león *Pterois volitans* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) en el Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical*, *66*, 1197.
- Milestone. (2019). *Spectroscopy: Delivering fast and accurate results with direct mercury analysis*, 5th ed. Milestone.
- Ministerio de Salud y Protección Social de la República de Colombia. (2012). Resolución 0122 de 2012. Por la cual se modifica parcialmente la resolución 776 de 2008. *Ministerio de Salud y Protección Social de la República de Colombia*. Bogotá, Colombia 2012, p. 8.
- Moberg, F., & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, *29*, 215–233.
- Mogollón-Vélez, J. V. (2013). *El Canal del Dique: historia de un desastre ambiental*, 1a edición. Bogotá: El Áncora Editores.
- Molnar, J. L., Gamboa, R. L., Revenga, C., & Spalding, M. D. (2008). Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *6*, 485–492.
- Montoya-Rojas, G. A., Almario-García, M., Bello-Escobar, S., & Singh, K. P. (2020). Analysis of the interrelations between biogeographic systems and the dynamics of the port-waterfront cities: Cartagena de Indias, Colombia. *Ocean and Coastal Management*, *185*, 1–10.
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *98*, 5446–5451.
- Morales-Giraldo, D. F., Rocha-Gutiérrez, V. L., & Posada-Posada, B. O. (2017). Geomorfología de los fondos submarinos del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, mar Caribe colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, *46*, 73–90.
- Morris, J. A. (2009). The biology and ecology of the invasive Indo-Pacific lionfish. North Carolina State University, 168 pp.



- Morris, J. A., & Akins, J. L. (2009). *Feeding ecology of invasive lionfish (Pterois volitans) in the Bahamian archipelago*. 389–398 pp. Vol. 86.
- Morris, J. A., Akins, J., Barse, A., Cerino, D., & Freshwater, D. (2008). Biology and ecology of the invasive lionfishes, *Pterois miles* and *Pterois volitans*. *Proceedings of the 61st Gulf and Caribbean Fisheries Institute* (pp. 1–6).
- Morris, J. A., Sullivan, C. V., & Govoni, J. J. (2011). Oogenesis and spawn formation in the invasive lionfish, *Pterois miles* and *Pterois volitans*. *Scientia Marina*, 75, 147–154.
- Morris, J. A., & Whitfield, P. E. (2009). *Biology, ecology, control and management of the invasive Indo-Pacific lionfish: an updated integrated assessment*. 57 pp. Beaufort.
- Muller-Karger, F., Varela, R., Thunell, R., Astor, Y., Zhang, H., Luerssen, R., & Hu, C. (2004). Processes of coastal upwelling and carbon flux in the Cariaco Basin. *Deep-Sea Research Part II*, 51, 927–943.
- Muller-Karger, F., Varela, R., Thunell, R., Scranton, M., Bohrer, R., Taylor, G., ... Walsh, J. J. (2001). Annual cycle primary production in the Cariaco Basin: Response to upwelling and implications for vertical export. *Journal of Geophysical Research*, 106, 4527–4542.
- Mumby, P. J., Harborne, A. R., Williams, J., Kappel, C. V., Brumbaugh, D. R., Micheli, F., ... Blackwell, P. G. (2007). Trophic cascade facilitates coral recruitment in a marine reserve. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 8362–8367.
- Mumby, P. J., Harborne, A. R., & Brumbaugh, D. R. (2011). Grouper as a natural biocontrol of invasive lionfish. *PLoS ONE*, 6, 1–4.
- Mumby, P. J., Dahlgren, C. P., Harborne, A. R., Kappel, C. V., Micheli, F., Brumbaugh, D. R., ... Gill, A. B. (2006). Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science*, 311, 98–101.
- Munday, P. L. (2004). Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global Change Biology*, 10, 1642–1647.
- Munday, P. L., Jones, G. P., & Caley, M. J. (2001). Interspecific competition and coexistence in a guild of coral-dwelling fishes. *Ecology*, 82, 2177–2189.
- Muñoz-Escobar, L., & Gil-Agudelo, D. L. (2012). Composición dietaria del pez león, *Pterois volitans* (Pisces: Scorpaenidae), en Santa Marta y El Parque Nacional Natural Tayrona. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 41 (2), 471–477.
- Muñoz, R. C., Currin, C. A., & Whitfield, P. E. (2011). Diet of invasive lionfish on hard bottom reefs of the southeast USA: insights from stomach contents and stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series*, 432, 181–193.
- Nagelkerken, I., Velde, G. van der, Gorissen, M. W., Meijer, G. J., & Hof, T. van't. (2000). Importance of mangroves, seagrass beds and the shallow coral reef as a nursery for important coral reef fishes, using a visual census technique. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51, 31–44.
- Newsome, S. D., Martínez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5, 429–436.
- Nuttall, M. F., Johnston, M. A., Eckert, R. J., Embesi, J. A., Hickerson, E. L., & Schmahl, G. P. (2014). Lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. miles* [Bennett, 1828]) records within mesophotic depth ranges on natural banks in the Northwestern Gulf of Mexico. *BioInvasions Records*, 3, 111–115.
- O'Farrell, S., Bearhop, S., McGill, R. A. R., Dahlgren, C. P., Brumbaugh, D. R., & Mumby, P. J. (2014a). Habitat and body size effects on the isotopic niche space of invasive lionfish and endangered Nassau grouper. *Ecosphere*, 5, 1–12.
- O'Farrell, S., Bearhop, S., McGill, R. A. R., Dahlgren, C. P., Brumbaugh, D. R., & Mumby, P. J. (2014b). Habitat and body size effects on the isotopic niche space of invasive lionfish and endangered Nassau grouper. *Ecosphere*, 5, 1–11.



- Occhipinti-Ambrogi, A., & Galil, B. (2010). Marine alien species as an aspect of global change. *Advances in Oceanography and Limnology*, 1, 199–218.
- Odum, H. T., & Odum, E. P. (1955). Trophic structure and productivity of windward coral reef community on Eniwetok atoll. *Ecological Monographs*, 25, 291–320.
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., ... Weedon, J. (2022). Community Ecology Package 'vegan' <https://cran.r-project.org/package=vegan> (accessed Aug 15, 2022).
- Olaya-Restrepo, J., Reyes-Nivia, M. C., & Rodríguez-Ramírez, A. (2008). Ensamblajes de peces arrecifales del área de Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 37, 111–127.
- Osenberg, C. W., St Mary, C. M., Schmitt, R. J., Holbrook, S. J., Chesson, P., & Byrne, B. (2002). Rethinking ecological inference: density dependence in reef fishes. *Ecology Letters*, 5, 715–721.
- Pabón, P., & Acero-P., A. (2016). Ecología trófica del invasor pez león *Pterois volitans* en el Caribe colombiano: impacto sobre familias ícticas de Santa Marta y San Andrés. In N. Campos-Campos & A. Acero P. (Eds.), *Contribuciones en Ciencias del Mar de la Universidad Nacional de Colombia* (pp. 50–74). Santa Marta.
- Paddack, M. J., Reynolds, J. D., Aguilar, C., Appeldoorn, R. S., Beets, J., Burkett, E. W., ... Côté, I. M. (2009). Recent region-wide declines in Caribbean reef fish abundance. *Current Biology*, 19, 590–595.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100, 65–75.
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., ... Jackson, J. B. C. (2003). Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301, 955–958.
- Pantoja-Echevarría, L. M., Chevalier-Monteagudo, P. P., Cabrera-Guerra, D., Corrada-Wong, R. I., Cobián-Rojas, D., Caballero-Aragón, H., ... Fernández Osoria, R. A. (2017). Superposición de la dieta del pez león *Pterois volitans* (Teleostei: Scorpaenidae) con la de peces nativos de nivel trófico similar en Cuba. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 46, 115–134.
- Park, R., & Epstein, S. (1961). Metabolic fractionation of C13 & C12 in plants. *Plant Physiology*, 36, 133–138.
- Parnell, A. (2021). simmr: A Stable Isotope Mixing Model. R package version 0.4.5. <https://cran.r-project.org/web/packages/simmr/index.html> (accessed Aug 30, 2022).
- Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., ... Inger, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics*, 24, 387–399.
- Parnell, A. C., & Jackson, A. L. (2015). Package 'SIAR'. 2015, pp. 467–504, doi:10.1002/9781119151647.ch14.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS ONE*, 5, 1–5.
- Pasko, S., & Goldberg, J. (2014). Review of harvest incentives to control invasive species. *Management of Biological Invasions*, 5, 263–277.
- Pauly, D. (1984). *Fish population dynamics in tropical waters: A manual for use with programmable calculators*, 1st ed. Manila (Philippines): International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM).
- Pauly, D. (1990). On Malthusian overfishing. *Naga*, 13, 3–4.
- Perera-Chan, L. C., & Aguilar-Perera, A. (2014). Length-weight and length-length relationships of the invasive red lionfish [*Pterois volitans* (Linnaeus, 1758): Scorpaenidae] in the Parque Nacional Arrecife Alacranes, Southern Gulf of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 30, 202–203.
- Phillips, D. L. (2012). Converting isotope values to diet composition: The use of mixing models. *Journal of Mammalogy*, 93, 342–352.



- Phillips, D. L., Newsome, S. D., & Gregg, J. W. (2005). Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*, *144*, 520–527.
- Phillips, D. L., & Koch, P. L. (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, *130*, 114–125.
- Phillips, D. L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A. L., Moore, J. W., Parnell, A. C., ... Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, *92*, 823–835.
- Pimiento, C., Nifong, J. C., Hunter, M. E., Monaco, E., & Silliman, B. R. (2013a). Habitat use patterns of the invasive red lionfish *Pterois volitans*: A comparison between mangrove and reef systems in San Salvador, Bahamas. *Marine Ecology*, *36*, 28–37.
- Pimiento, C., Monaco, E., Barbour, A. B., & Silliman, B. R. (2013b). Predation on speared red lionfish, *Pterois volitans*, by spotted moray, *Gymnothorax moringa*. *Florida Scientist*, *76*, 391–394.
- Pinheiro, H. T., Goodbody-Gringley, G., Jessup, M. E., Shepherd, B., Chequer, A. D., & Rocha, L. A. (2016). Upper and lower mesophotic coral reef fish communities evaluated by underwater visual censuses in two Caribbean locations. *Coral Reefs*, *35*, 139–151.
- Pinkas, L., Oliphant, M. S., & Iverson, I. L. K. (1971). Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Fish Bulletin*, *152*, 1–105.
- Pizarro, V., Rodríguez, S. C., López-Victoria, M., Zapata, F. A., Zea, S., Galindo-Martínez, C. T., ... Medina, M. (2017). Unraveling the structure and composition of Varadero Reef, an improbable and imperiled coral reef in the Colombian Caribbean. *PeerJ*, *5*:e4119.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, *83*, 703–718.
- Post, D. M., Layman, C. A., Arrington, D. A., Takimoto, G., Quattrochi, J., & Montaña, C. G. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, *152*, 179–189.
- Poveda, G., & Mesa, O. J. (2000). On the existence of Lloró (the rainiest locality on earth): Enhanced ocean-land-atmosphere interaction by a low-level jet. *Geophysical Research Letters*, *27*, 1675–1678.
- Poveda, G., Gil, M. M., & Quiceno, N. (1998). El ciclo anual de la hidrología de Colombia en relación con el ENSO y la NAO. *Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines*, *27*, 721–731.
- Pratchett, M. S., Munday, P. L., Wilson, S. K., Graham, N. A. J., Cinner, J. E., Bellwood, D. R., ... McClanahan, T. R. (2008). Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes ecological and economic consequences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, *46*, 215–296.
- Priyadharsini, S., Manoharan, J., Varadharajan, D., & Subramaniyan, A. (2013). Reproductive biology and histological study of red lionfish *Pterois volitans* from Cuddalore, south east coast of India. *Aquaculture Research & Development*, *4*, 2–9.
- Pujos, M., Pagliardini, J., Steer, R., Vernet, G., & Weber, O. (1986). Influencia de la contracorriente norte colombiana para la circulación de las aguas en la plataforma continental: su acción sobre la dispersión de los efluentes en suspensión del río Magdalena. *Boletín Científico CIOH*, 3–16.
- Pusack, T. J., Benkwitt, C. E., Cure, K., & Kindinger, T. L. (2016). Invasive red lionfish (*Pterois volitans*) grow faster in the Atlantic Ocean than in their native Pacific range. *Environmental Biology of Fishes*, *99*, 571–579.
- Pyle, R. L., Kosaki, R. K., Pinheiro, H. T., Rocha, L. A., Whitton, R. K., & Copus, J. M. (2019). Fishes: Biodiversity. In Y. Loya, K. A. Puglise, & T. Bridge (Eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems* (pp. 749–777). Cham: Springer International Publishing.
- Quezada-Romegialli, C., Jackson, A. L., Hayden, B., Kahilainen, K. K., Lopes, C., & Harrod, C. (2018). Trophic position,



- an R package for the bayesian estimation of trophic position from consumer stable isotope ratios. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1592–1599.
- Rakitin, A., & Kramer, D. L. (1996). Effect of a marine reserve on the distribution of coral reef fishes in Barbados. *Marine Ecology Progress Series*, 131, 91–113.
- Randall, J. E. (1967). Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* (pp. 665–847). Miami.
- Rangel-Buitrago, N., & Idárraga-García, J. (2010). Geología general, morfología submarina y facies sedimentarias en el margen continental y los fondos oceánicos del mar Caribe colombiano. *Biodiversidad del margen continental del Caribe colombiano* (pp. 29–51). Santa Marta: Serie de publicaciones del INVEMAR No. 20.
- Ray, C., & Coates, C. W. (1958). A Case of poisoning by the lionfish, *Pterois volitans*. *Copeia*, 1958, 235.
- Raymond, W. W., Albins, M. A., & Pusack, T. J. (2014). Competitive interactions for shelter between invasive Pacific red lionfish and native Nassau grouper. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 57–65.
- Restrepo, J. C., Ortíz, J. C., Pierini, J., Schrottke, K., Maza, M., Otero, L., & Aguirre, J. (2014). Freshwater discharge into the Caribbean Sea from the rivers of Northwestern South America (Colombia): Magnitude, variability and recent changes. *Journal of Hydrology*, 509, 266–281.
- Restrepo, J. C., Franco, D., Escobar, J., Correa, I. D., Otero, L., & Gutiérrez, J. (2013). Bahía de Cartagena (Colombia): distribución de sedimentos superficiales y ambientes sedimentarios. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41, 99–112.
- Restrepo, J. D. (2015). El impacto de la deforestación en la erosión de la cuenca del río Magdalena (1980-2010). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39, 250–267.
- Restrepo, J. D., Zapata, P., Díaz, J. M., Garzón-Ferreira, J., & García, C. B. (2006). Fluvial fluxes into the Caribbean Sea and their impact on coastal ecosystems: The Magdalena River, Colombia. *Global and Planetary Change*, 50, 33–49.
- Restrepo, J. D., & Kjerfve, B. (2000). Water discharge and sediment load from the western slopes of the Colombian Andes with focus on Rio San Juan. *Journal of Geology*, 108, 17–33.
- Reyes-Nivia, M. C., Rodríguez-Ramírez, A., & Garzón-Ferreira, J. (2004). Peces asociados a formaciones coralinas de cinco áreas del Caribe colombiano: listado de especies y primeros registros para las áreas. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 33, 101–115.
- Reznick, D. (1983). The structure of guppy life histories: the tradeoff between growth and reproduction. *Ecology*, 64, 862–873.
- Ricaurte-Villota, C., & Bastidas-Salamanca, M. L. (2017). *Regionalización oceanográfica, una visión dinámica del Caribe*. Santa Marta: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés.
- Ricaurte-Villota, C., Murcia-Riaño, M., & Ordoñez-Zuñiga, S. (2017). Región 3 : insular. In D. Gómez-López, C. Segura-Quintero, P. C. Sierra-Correa, & J. Garay-Tinoco (Eds.), *Regionalización oceanográfica: una visión dinámica del Caribe* (pp. 62–81). Santa Marta, Colombia: Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andrés (INVEMAR).
- Richards, B. L., Williams, I. D., Vetter, O. J., & Williams, G. J. (2012). Environmental factors affecting large-bodied coral reef fish assemblages in the Mariana archipelago. *PLoS ONE*, 7, 1–25.
- Rilov, G. (2009). Predator-prey interactions of marine invaders. In G. Rilov & J. A. Crooks (Eds.), *Biological invasions in marine ecosystems. Ecological Studies. Vol. 204* (pp. 261–285). Berlin: Springer Berlin Heidelberg.
- Rilov, G., & Crooks, J. A. (2009). Marine bioinvasions: Conservation hazards and vehicles for ecological understanding. In G. Rilov & J. A. Crooks (Eds.), *Biological invasions in marine ecosystems: Ecological studies (analysis and synthesis)*. (pp. 3–11). Berlin: Springer.



- Ritger, A. L., Curtis, A. N., & Chen, C. Y. (2018). Bioaccumulation of mercury and other metal contaminants in invasive lionfish (*Pterois volitans/miles*) from Curaçao. *Marine Pollution Bulletin*, *131*, 38–44.
- Rizzo, E., & Bazzoli, N. (2020). Reproduction and embryogenesis. In B. Baldisserotto, E. Criscuolo-Urbinati, & J. E. P. Cyrino (Eds.), *Biology and Physiology of Freshwater Neotropical Fish* (pp. 287–313).
- Robertson, D. R., Ackerman, J. L., Choat, J. H., Posada, J. M., & Pitt, J. (2005). Ocean surgeonfish *Acanthurus bahianus*. I. The geography of demography. *Marine Ecology Progress Series*, *295*, 229–244.
- Robitzch, V., & Berumen, M. L. (2020). Recruitment of coral reef fishes along a cross-shelf gradient in the Red Sea peaks outside the hottest season. *Coral Reefs*, *39*, 1565–1579.
- Rocha, L. A. (2003). Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. *Journal of Biogeography*, *30*, 1161–1171.
- Rocha, L. A., Pinheiro, H. T., Shepherd, B., Papastamatiou, Y. P., Luiz, O. J., Pyle, R. L., & Bongaerts, P. (2018). Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science*, *361*, 281–284.
- Rodríguez-Cortés, K. D., Aguilar-Perera, A., & Bonilla-Gómez, J. L. (2015). Growth and mortality of red lionfish, *Pterois volitans* (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Scorpaenidae), in the Parque Nacional Arrecife Alacranes, southern Gulf of Mexico, as determined by size-frequency analysis. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, *45*, 175–179.
- Rodríguez-Ramírez, A., Reyes-Nivia, M. C., Zea, S., Navas-Camacho, R., Garzón-Ferreira, J., Bejarano, S., ... Orozco, C. (2010). Recent dynamics and condition of coral reefs in the Colombian Caribbean. *Revista de Biología Tropical*, *58*, 107–131.
- Rodríguez-Ramírez, A., Bastidas, C., Cortes, J., Guzmán, H., Leão, Z., Garzón-Ferreira, J., ... Sánchez, J. (2008). Status of coral reefs and associated ecosystem in southern tropical America: Brazil, Colombia, Costa Rica, Panama and Venezuela. In C. Wilkinson (Ed.), *Status of Coral Reefs of the World: 2008* (pp. 281–294). Townsville, Australia: Global Coral Reef Monitoring Network.
- Rodriguez, L. F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, *8*, 927–939.
- Roff, D. A. (1983). An allocation model of growth and reproduction in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *40*, 1395–1404.
- Rojas-Vélez, S., Tavera, J., & Acero-P., A. (2019). Unraveling lionfish invasion: Is *Pterois volitans* truly a morphologically novel predator in the Caribbean? *Biological Invasions*, *21*, 1921–1931.
- Romero-Arteaga, D. A. (2017). Dieta del pez león *Pterois volitans* en dos ambientes del Caribe colombiano. Universidad Jorge Tadeo Lozano, 67 pp.
- Roughgarden, J. (1976). Resource partitioning among competing species-A coevolutionary approach. *Theoretical Population Biology*, *9*, 388–424.
- Rueda-Roa, D. T., & Muller-Karger, F. E. (2013). The southern Caribbean upwelling system: Sea surface temperature, wind forcing and chlorophyll concentration patterns. *Deep-Sea Research Part I*, *78*, 102–114.
- Ruiz, G. M., Carlton, J. T., Grosholz, E. D., & Hine, A. H. (1997). Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist*, *37*, 621–632.
- Rumbold, D. G., Lienhardt, C. T., & Parsons, M. L. (2018). Mercury biomagnification through a coral reef ecosystem. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, *75*, 121–133.
- Sabido-Itzá, M. M., & García-Rivas, M. D. C. (2019). Record of abundance, spatial distribution and gregarious behavior of invasive lionfish *Pterois* spp. (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) in coral reefs of Banco Chinchorro Biosphere Reserve, southeastern Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, *47*, 349–355.



- Sabido-Itzá, M. M., Medina-Quej, A., de Jesús-Navarrete, A., Gómez-Poot, J. M., & García-Rivas, M. del C. (2016a). La estructura de tallas como evidencia del establecimiento de *Pterois volitans* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) en el sur del Caribe mexicano. *Revista de Biología Tropical*, *64*, 353–362.
- Sabido-Itzá, M. M., Aguilar-Perera, A., & Medina-Quej, A. (2016b). Length-weight and length-length relations, and relative condition factor of red lionfish, *Pterois volitans* (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Scorpaenidae), from two natural protected areas in the Mexican Caribbean. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, *46*, 279–285.
- Sale, P. F. (1991). *The ecology of fishes on coral reefs*. San Diego: Academic Press Inc. Vol. 62.
- Salzwedel, H., & Müller, K. (1983). A summary of meteorological and hydrological data from the bay of Santa Marta, Colombian Caribbean. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta Betín*, *13*, 67–83.
- Sánchez, J. A., Dueñas, L. F., González, F., Gómez, M., & Andrade, J. (2016). *Primeras exploraciones en los arrecifes mesofóticos del PNN Corales de Profundidad mediante recicladores (CCR Trimix), Caribe colombiano*. 24 pp.
- Sandel, V., Martínez-Fernández, D., Wangpraseurt, D., & Sierra, L. (2015). Ecology and management of the invasive lionfish *Pterois volitans/miles* complex (Perciformes: Scorpaenidae) in southern Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, *63*, 213–221.
- Sandin, S. A. (2003). Reef fish trophic analysis from Navassa Island: exploring biotic and anthropogenic factors. In M. W. Miller (Ed.), *Status of reef resources of Navassa Island: Nov 2002* (pp. 43–60). NOAA Technical Memorandum.
- Schmahl, G. P., Hickerson, E. L., & Precht, W. F. (2008). Biology and ecology of coral reefs and coral communities in the Flower Garden Banks region, Northwestern Gulf of Mexico. In B. Riegl & R. Dodge (Eds.), *Coral Reefs of the World* (pp. 221–261). Dordrecht (Netherlands): Springer Netherlands.
- Schmitt, E. F., & Sullivan, K. M. (1996). Analysis of a volunteer method for collecting fish presence and abundance data in the Florida Keys. *Bulletin of Marine Science*, *59*, 404–416.
- Schofield, P. J. (2009). Geographical extent and chronology of the invasion of the non-native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828] in the western north Atlantic and Caribbean Sea. *Aquatic Invasions*, *4*, 473–479.
- Schofield, P. J. (2010). Update on geographic spread of invasive lionfishes (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. miles* [Bennett, 1828]) in the western north Atlantic Ocean, Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *Aquatic Invasions*, *5*, 117–122.
- Sellers, A. J., Ruiz, G. M., Leung, B., & Torchin, M. E. (2015). Regional variation in parasite species richness and abundance in the introduced range of the invasive lionfish, *Pterois volitans*. *PLoS ONE*, *10*, 1–16.
- Shantz, A. A., Ladd, M. C., & Burkepile, D. E. (2020). Overfishing and the ecological impacts of extirpating large parrotfish from Caribbean coral reefs. *Ecological Monographs*, *90*, 1–17.
- Shapiro, S. S., & Wilk, M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, *52*, 591–610.
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, *64*, 419–461.
- Shiple, O. N., Kelly, J. B., Bizzarro, J. J., Olin, J. A., Cerrato, R. M., Power, M., & Frisk, M. G. (2021). Evolution of realized Eltonian niches across Rajidae species. *Ecosphere*, *12*.
- Sih, A., Bolnick, D. I., Luttbeg, B., Orrock, J. L., Peacor, S. D., Pintor, L. M., ... Vonesh, J. R. (2010). Predator-prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*, *119*, 610–621.
- da Silva, M. C., Canário, A. V. M., Hubbard, P. C., & Gonçalves, D. M. F. (2021). Physiology, endocrinology and chemical communication in aggressive behaviour of fishes. *Journal of Fish Biology*, *98*, 1217–1233.



- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., ... Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution*, *28*, 58–66.
- Smith, N. S., & Côte, I. (2021). Biotic resistance on coral reefs?. Direct and indirect effects of native predators and competitors on invasive lionfish. *Coral Reefs*, *40*, 1127–1136.
- Sogard, S. M. (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: A review. *Bulletin of Marine Science*, *60*, 1129–1157.
- Somerfield, P. J., & Clarke, K. R. (1995). Taxonomic levels, in marine community studies, revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 113–119.
- Soule, M. E., Bolger, D. T., Alberts, A. C., Sorice, M., & Hill, S. (1988). Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology*, *2*, 75–92.
- South, J., Dick, J. T. A., McCard, M., Barrios-O'Neill, D., & Anton, A. (2017). Predicting predatory impact of juvenile invasive lionfish (*Pterois volitans*) on a crustacean prey using functional response analysis: effects of temperature, habitat complexity and light regimes. *Environmental Biology of Fishes*, *100*, 1155–1165.
- Spalding, M. D., Ravilious, C., & Green, E. P. (2001). *World atlas of coral reefs*, 1st ed. Berkeley: UNEP World Conservation Monitoring Centre.
- Spoungue, S., & Cowen, R. K. (1994). Larval durations and recruitment patterns of two Caribbean gobies (Gobiidae): contrasting early life histories in demersal spawners. *Marine Biology*, 133–143.
- Stallings, C. D. (2009). Fishery-independent data reveal negative effect of human population density on Caribbean predatory fish communities. *PLoS ONE*, *4*, 1–9.
- Stallings, C. D., Nelson, J. A., Rozar, K. L., Adams, C. S., Wall, K. R., Switzer, T. S., ... Hollander, D. J. (2015). Effects of preservation methods of muscle tissue from upper-trophic level reef fishes on stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). *PeerJ*, *PeerJ* 3:e8.
- Stefanoudis, P. V., Gress, E., Pitt, J. M., Smith, S. R., Kincaid, T., Rivers, M., ... Rogers, A. D. (2019a). Depth-dependent structuring of reef fish assemblages from the shallows to the rariphotic zone. *Frontiers in Marine Science*, *6*, 1–16.
- Stefanoudis, P. V., Rivers, M., Smith, S. R., Schneider, C. W., Wagner, D., Ford, H., ... Woodall, L. C. (2019b). Low connectivity between shallow, mesophotic and rariphotic zone benthos. *Royal Society Open Science*, *6*.
- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., & Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *21*, 645–651.
- Sturges, H. A. (1926). The choice of a class interval. *Journal of the American Statistical Association*, *21*, 65–66.
- Stuthmann, L. E., & Castellanos-Galindo, G. A. (2020). Trophic position and isotopic niche of mangrove fish assemblages at both sides of the Isthmus of Panama. *Bulletin of Marine Science*, *96*, 1–19.
- Sutherland, K. P., Porter, J. W., & Torres, C. (2004). Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Marine Ecology Progress Series*, *266*, 273–302.
- Switzer, T. S., Tremain, D. M., Keenan, S. F., Stafford, C. J., Parks, S. L., & Jr, R. H. M. (2015). Temporal and spatial dynamics of the lionfish invasion in the eastern Gulf of Mexico: perspectives from a broadscale trawl survey. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystems Science*, *7*, 1–8.
- Tilman, D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *101*.
- Toledo-Hernández, C., Vélez-Zuazo, X., Ruiz-Díaz, C. P., Patricio, A. R., Mége, P., Navarro, M., ... Papa, R. (2014). Population ecology and genetics of the invasive lionfish in Puerto Rico. *Aquatic Invasions*, *9*, 227–237.



- Tornabene, L., & Baldwin, C. C. (2017). A new mesophotic goby, *Palatogobius incendius* (Teleostei: Gobiidae), and the first record of invasive lionfish preying on undescribed biodiversity. *PLoS ONE*, *12*, 1–20.
- Tremain, D. M., & O'Donnell, K. E. (2014). Total mercury levels in invasive lionfish, *Pterois volitans* and *Pterois miles* (Scorpaenidae), from Florida waters. *Bulletin of Marine Science*, *90*, 565–578.
- Turner, T. F., Collyer, M. L., & Krabbenhoft, T. J. (2010). A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology*, *91*, 2227–2233.
- Tuttle, L. J., Sikkel, P. C., Cure, K., & Hixon, M. A. (2017). Parasite-mediated enemy release and low biotic resistance may facilitate invasion of Atlantic coral reefs by Pacific red lionfish (*Pterois volitans*). *Biological Invasions*, *19*, 563–575.
- UNEP, & WHO. (2008). *Guidance for identifying populations at risk from mercury exposure*. 172 pp. Geneva, Switzerland: Inter-Organization Programme for the Sound Management of Chemicals (IOMC).
- USEPA. (2007). Method 7473: Mercury in solids and solutions by thermal decomposition, amalgamation, and atomic absorption spectrophotometry. (pp. 1–17).
- Valdez-Moreno, M., Quintal-Lizama, C., Gómez-Lozano, R., & García-Rivas, M. del C. (2012). Monitoring an alien invasion: DNA barcoding and the identification of lionfish and their prey on coral reefs of the Mexican Caribbean. *PLoS ONE*, *7*, 1–8.
- Valdivia-Acosta, A. (2014). Fish assemblages of Caribbean coral reefs: effects of overfishing on coral communities under climate change. University of North Carolina, 199 pp.
- Valdivia, A., Bruno, J. F., Cox, C. E., Hackerott, S., & Green, S. J. (2014). Re-examining the relationship between invasive lionfish and native grouper in the Caribbean. *PeerJ*, *2*, e348.
- Vander-Zanden, M. J., & Rasmussen, J. B. (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, *46*, 2061–2066.
- Vander-Zanden, M. J., Casselman, J. M., & Rasmussen, J. B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, *401*, 464–467.
- Vander-Zanden, M. J., Shuter, B. J., Lester, N. P., & Rasmussen, J. B. (2000). Within- and among-population variation in the trophic position of a pelagic predator, lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *57*, 725–731.
- Vargas-Cuervo, G. (2004). Geología y aspectos geográficos de la isla de San Andrés, Colombia. *Geología Colombiana*, *29*, 73–89.
- Vargas-Licona, S. P., & Marrugo-Negrete, J. L. (2019). Mercury, methylmercury and other heavy metals in fish in Colombia: Risk from Ingestion. *Acta Biologica Colombiana*, *24*, 232–242.
- Vega-Sequeda, J. C., Agudelo-Ramírez, C., Mendoza Mazzeo, Á., & Sanjuan-Muñoz, A. (2020). Dynamics of the benthic community structure on the shallow coral formation of the San Bernardo Archipelago, Colombian Caribbean. *Bulletin of Marine and Coastal Research*, *49*, 167–192.
- Vega-Sequeda, J., Rodríguez-Ramírez, A., Reyes-Nivia, M. C., & Navas-Camacho, R. (2008). Formaciones coralinas del área de Santa Marta: estado y patrones de distribución espacial de la comunidad bentónica. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, *37*, 87–105.
- Veron, J. E. N., & Stafford-Smith, M. (2000). *Corals of the world*, 7th ed. Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science.
- Villaseñor-Derbez, J. C., & Fitzgerald, S. (2019). Spatial variation in allometric growth of invasive lionfish has management implications. *PeerJ*, *2019*, 2–15.
- Viloria, E. A., & Acero-P., A. (2015). Aparición del pez león, *Pterois volitans* (Actinopterygii: Scorpaenidae), en la



- Ciénaga Grande de Santa Mara: caída del último reducto. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 44, 391–394.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M., & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 1–16.
- Walker, B. K., Jordan, L. K. B., & Spieler, R. E. (2009). Relationship of reef fish assemblages and topographic complexity on southeastern Florida coral reef habitats. *Journal of Coastal Research*, SI (53), 39–48.
- Ward-Paige, C. A., Mora, C., Lotze, H. K., Pattengill-Semmens, C., McClenachan, L., Arias-Castro, E., & Myers, R. A. (2010). Large-scale absence of sharks on reefs in the Greater-Caribbean: A footprint of human pressures. *PLoS ONE*, 5, 1–10.
- Ward, A. J. W., Webster, M. M., & Hart, P. J. . B. (2006). Intraspecific food competition in fishes. *Fish and Fisheries*, 7, 231–261.
- Ward, D. W., Nislow, K. H., Chen, C. Y., & Folt, C. L. (2010). Rapid, efficient growth reduces mercury concentrations in stream-dwelling Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 139, 1–10.
- Webster, M. S., & Almany, G. R. (2002). Positive indirect effects in a coral reef fish community. *Ecology Letters*, 5, 549–557.
- Werner, E. E., & Gilliam, J. F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 393–425.
- Whitfield, P. E., Hare, J. A., David, A. W., Harter, S. L., Muñoz, R. C., & Addison, C. M. (2007). Abundance estimates of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans/miles* complex in the western north Atlantic. *Biological Invasions*, 9, 53–64.
- Whitfield, P. E., Gardner, T., Vives, S. P., Gilligan, M. R., Courtenay Jr., W. R., Ray, G. C., & Hare, J. A. (2002a). Biological invasion of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic coast of North America. *Marine Ecology Progress Series*, 235, 289–297.
- Whitfield, P. E., Gardner, T., Vives, S. P., Gilligan, M. R., Courtenay, W. R., Ray, G. C., & Hare, J. A. (2002b). Biological invasion of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic coast of North America. *Marine Ecology Progress Series*, 235, 289–297.
- Whitfield, P. E., Muñoz, R. C., Buckel, C. A., Degan, B. P., Freshwater, D. W., & Hare, J. A. (2014). Native fish community structure and Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* densities along a depth-temperature gradient in Onslow Bay, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 509, 241–254.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A., & Losos, E. (1998). Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48, 607–615.
- Wilkinson, C., & Souter, D. (2008). *Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005*. Townsville, Australia: Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre.
- Williams, D. (1980). Dynamics of the pomacentrid community on small patch reefs in one tree lagoon (Great Barrier Reef). *Bulletin of Marine Science*, 30, 159–170.
- Williams, I. D., & Polunin, N. V. C. (2001). Large-scale associations between macroalgal cover and grazer biomass on mid-depth reefs in the Caribbean. *Coral Reefs*, 19, 358–366.
- Willis, T. J., & Anderson, M. J. (2003). Structure of cryptic reef fish assemblages: Relationships with habitat characteristics and predator density. *Marine Ecology Progress Series*, 257, 209–221.
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis*, 5th ed. New Jersey: Prentice Hall.
- Zavaleta, E. S., Hobbs, R. J., & Mooney, H. A. (2001). Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 454–459.



-
- Zheng, N., Wang, S., Dong, W., Hua, X., Li, Y., Song, X., ... Li, Y. (2019). The toxicological effects of mercury exposure in marine fish. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, *102*, 714–720.
- Zhu, Y., Newman, S. P., Reid, W. D. K., & Polunin, N. V. C. (2019). Fish stable isotope community structure of a Bahamian coral reef. *Marine Biology*, *166*, 1–14.
- Zwerschke, N., van Rein, H., Harrod, C., Reddin, C., Emmerson, M. C., Roberts, D., & O'Connor, N. E. (2018). Competition between co-occurring invasive and native consumers switches between habitats. *Functional Ecology*, *32*, 2717–2729.



MATERIALE SUPPLEMENTARIO

MATERIAL SUPLEMENTARIO S1

Suplemento S1-1. Descripción de los estados de madurez a nivel macroscópico para hembras (Gardner *et al.*, 2015) y machos de *P. volitans* (modificado de Priyadharsini *et al.*, 2013).

Sexo	Estado de maduración	Descripción
Hembras	Inmaduro	Ovarios pequeños con pared delgada y coloración rosa. Los vasos sanguíneos no están bien desarrollados. No se distinguen ovocitos.
	En desarrollo	Ovario de mayor tamaño. Ovocitos visibles y oprimidos
	Maduro	El ovario alcanza su tamaño máximo. Los huevos están contenidos en una masa gelatinosa. Se distinguen los vasos sanguíneos y ovocitos visibles transparente dispersados por toda la masa de huevo.
	Desovado	Ovario pequeño y oscurecido, los vasos sanguíneos se ven bien desarrollados.
Machos	Inmaduro	Los testículos se muestran como una estructura filiforme recubierta por una membrana transparente.
	En desarrollo	Testículos de superficie lisa y textura uniforme. Presenta forma encintada.
	Maduro	Testículos de mayores tamaños y altamente contorneados, con esperma lechosa o esperma de extrusión cuando es comprimido
	Desovado	Testículos grandes y flácidos, sangrientos y acuosos

Suplemento S1-2. Formato de encuesta para las personas.

Encuesta

Fecha: _____

Ciudad: _____

Lugar: _____

Presentación del encuestador

Buenos días/tardes,

Estamos haciendo una encuesta en el marco de un estudio de aproximación de riesgo por consumo de peces contaminados con mercurio.

Estamos interesados en conocer su opinión. La información que nos proporcione será utilizada para el estudio de mercurio en peces. El cuestionario dura 5 minutos aproximadamente.

¿Sería tan amable de contestar el siguiente cuestionario?

SI		NO	
----	--	----	--

Perfil del encuestado

Edad	Sexo	<table border="1"><tr><td>F</td><td></td><td>M</td><td></td></tr></table>	F		M	
F		M					
Peso (kg)						
N° personas del grupo familiar incluyéndose	Casa propia	<table border="1"><tr><td>SI</td><td></td><td>NO</td><td></td></tr></table>	SI		NO	
SI		NO					
N° niños	Embarazada	<table border="1"><tr><td>SI</td><td></td><td>NO</td><td></td></tr></table>	SI		NO	
SI		NO					
Edad niños	___ ___						
Nivel de estudios		(1.Primaria/2.Secundaria/3.Técnico 4.Universitario/5.Postgrado)				
Estrato		(1-6)				

Descripción

1.- ¿Con qué frecuencia consume pescado a la semana? Marque con una X la cantidad de veces.

1	2	3	4	5	6	7

Nunca

- Yo nunca pero mi familia sí

2.- ¿Con qué frecuencia consume pescado al mes? Marque con una X la cantidad de veces.

1	2	3	4

- Más de 4 veces al mes
 Nunca

3.- ¿Qué peces consume usted o su familia con mayor frecuencia? Marque con una X si la consume y ordené al frente de 1 a 7, siendo 1 la más consumida y 7 la menos consumida. De las especies consumidas ¿cuántas veces a la semana las consume?

- Bonito *Euthynnus alletteratus* _____
- Pargo rayado *Lutjanus synagris* _____
- Cojinúa negra *Caranx crysos* _____
- Cachorreta *Auxis thazard* _____
- Albacora o atún *Thunnus alalunga* _____
- Pez león *Pterois volitans* _____
- Dorado *Coryphaena hippurus* _____
- Otros. _____

¿Cuáles? _____

Proporción de consumo

4.- ¿Cuál es la proporción en g de pescado consumido en cada ocasión (día) por persona?

- Menos de 100 g
 Entre 100 y 200 g
 Entre 200 y 300 g
 Entre 300 y 400 g
 Entre 400 y 500 g
 Más de 500 g

Comentarios sobre el consumo de mercurio

5.- ¿Considera que la salud de usted o su familia está en riesgo por consumir pescado contaminado con mercurio?

- Si
 No
 No lo sé

6.- ¿Permitiría que obtuviéramos una muestra de cabello de usted o su familia para evaluar el riesgo por consumir pescado contaminado con mercurio?

- Si
- No
- Tal vez

Muchas gracias por su amabilidad y por el tiempo dedicado a contestar esta encuesta.

Suplemento S1-3. Resultados de pruebas estadísticas aplicadas a la longitud total y masa total entre sexos del pez león. *: Diferencias significativas ($p < 0.05$). **: Diferencias altamente significativas ($p < 0.01$). H: Hembras. M. Machos.

Ambiente	Variable	Estadístico (valor p)	Prueba inferencial (valor p)
Bolívar Costero BOL-COS (H = 40, M = 113)	Longitud total	Lilliefors = 0.06 (0.16) Barlett = 2.69 (0.10)	Permanova, pseudo t = 1.79 (0.061)
	Masa total	Lilliefors = 0.16 (3.11×10^{-10})** Levene = 11.74 (8.00×10^{-4})**	Permanova, pseudo t = 2.37 (0.019)*
Bolívar Marino BOL-MAR (H = 31, M = 66)	Longitud total	Lilliefors = 0.08 (0.18) Barlett = 0.23 (0.62)	Permanova, pseudo t = 3.59 (0.001)**
	Masa total	Lilliefors = 0.08 (0.16) Barlett = 0.04 (0.84)	Permanova, pseudo t = 3.18 (0.004)**
Magdalena Costero MAG-COS (H = 451, M = 406)	Longitud total	Lilliefors = 0.06 (1.38×10^{-6})** Levene = 15.95 (1.00×10^{-4})**	Permanova, pseudo t = 10.47 (0.001)**
	Masa total	Lilliefors = 0.14 (< 0.001)** Levene = 70.73 (< 0.001)**	Permanova, pseudo t = 3.08 (0.007)*
Mesofótico PCP-MES (H = 50, M = 25)	Longitud total	Lilliefors = 0.11 (0.04)* Levene = 7.49 (7.90×10^{-3})**	Permanova, pseudo t = 10.07 (0.001)**
	Masa total	Lilliefors = 0.16 (0.09) Levene = 70.73 (< 0.001)**	Permanova, pseudo t = 3.46 (0.004)**
Oceánico SYP-OCE (H = 90, M = 110)	Longitud total	Lilliefors = 0.08 (1.89×10^{-3})** Levene = 4.18 (0.02)*	Permanova, pseudo t = 2.11 (0.034)*
	Masa total	Lilliefors = 0.04 (0.68) Levene = 18.73 (8.54×10^{-5})**	Permanova, pseudo t = 2.92 (0.006)**
Chocó Costero CHO-COS (H = 142, M = 114)	Longitud total	Lilliefors = 0.06 (0.07) Bartlett = 0.39 (0.52)	Permanova, pseudo t = 8.34 (0.001)**
	Masa total	Lilliefors = 0.11 (4.90×10^{-6})** Levene = 23.48 (< 0.001)**	Permanova, pseudo t = 8.86 (0.001)**

Suplemento S1-4. Fases microscópicas identificadas en los ambientes del Caribe colombiano. n: cantidad de ejemplares, L_T : longitud total, EE: error estándar y Mín: valor mínimo.

Ambiente	Fase	Hembra				Macho			
		n	Media L_T (cm)	EE L_T (cm)	Mín L_T (cm)	n	Media L_T (cm)	EE L_T (cm)	Mín L_T (cm)
BOL-COS	Desarrollo tardío	2	22.5	1.0	21.5				
	Desarrollo temprano	5	21.4	1.1	18.4				
	Desove	6	26.2	1.8	22.2				
	Desove activo	3	26.7	1.8	24.5				
	Inmaduro	5	18.0	0.9	15.5	15	19.9	0.6	17.0
	Maduro					68	26.9	0.5	19.2
	Regeneración	2	22.8	1.3	21.5				
	Regresión	1	23.5		23.5				
	Subtotal BOL-COS	24	22.9	0.9	15.5	83	25.6	0.5	17.0
BOL-MAR	Desarrollo temprano	1	18.0		18.0				
	Desove	2	22.4	1.6	20.7				
	Inmaduro					2	22.8	0.2	22.6
	Maduro					5	27.2	1.3	24.4
	Subtotal BOL-MAR	3	20.9	1.7	18.0	7	26.0	1.2	22.6
MAG-COS	Desarrollo	19	21.9	0.5	17.1	1	34.4		34.4
	Desarrollo tardío	11	23.4	0.9	20.5				
	Desarrollo temprano	27	21.0	0.4	16.0	3	26.7	1.2	24.6
	Desove	50	25.1	0.5	19.5				
	Desove activo	30	28.0	0.8	20.0				
	Indeterminado	1	22.0		22.0	7	25.0	2.0	17.8
	Inmaduro	173	17.8	0.2	9.6	122	23.3	0.4	10.1
	Maduro					117	29.9	0.5	19.2
	Regeneración	19	24.3	1.4	14.9				
	Regresión	8	26.2	1.8	19.2				
Subtotal MAG-COS	338	21.0	0.3	9.6	250	26.5	0.4	10.1	
PCP-MES	Desarrollo tardío	5	25.9	2.1	20.0				
	Desove	9	29.6	1.0	25.0				
	Desove activo	10	29.1	0.5	27.0				
	Maduro					11	35.6	1.1	29.0
	Regresión	15	28.8	1.0	19.0				
	Subtotal PCP-MES	39	28.7	0.5	19.0	11	35.6	1.1	29.0
SYP-OCE	Desarrollo tardío	3	28.2	0.9	27.0				
	Desarrollo temprano	2	20.0	2.0	18.0				
	Desove	46	27.6	0.6	19.0				
	Desove activo	13	29.1	0.6	25.0				
	Inmaduro	4	17.9	0.9	15.5	8	24.6	2.0	16.0
	Maduro					90	31.3	0.5	16.5
	Regresión	1	28.5		28.5				
	Subtotal SYP-OCE	69	27.1	0.5	15.5	98	30.7	0.5	16.0
Total general	473	22.6	0.3	9.6	449	27.4	0.3	10.1	

Suplemento S1-5. Relación intraespecífica en 2016.

Debido a que en los ambientes muestreados hubo diferencias en los momentos de los muestreos (meses distintos) y la intensidad (mayor cantidad en unos años en un ambiente), se decidió evaluar independientemente el año 2016 porque que se muestreo en todos los ambientes en todas las épocas y varios meses. Esto se hizo para dilucidar si las diferencia detectadas temporal y espacialmente son debido a la influencia de las diferencias en los momentos que se hicieron los muestreos o intensidad, o si los resultados siguen la misma tendencia espacial y temporal que cuando se integran todos los datos sin diferenciar los años.

Los peces con mayor tamaño en ambas categorías (grandes y pequeños) se encontraron en SYP-OCE y los más pequeños en MAG-COS (Tabla S5-1). En general no se detectaron diferencias significativas en la longitud total entre épocas climáticas en un mismo ambiente (Permanova, pseudo-F = 2.55; gl = 1, 281; p = 0.10) pero si entre las categorías de talla (Permanova, pseudo-F = 31.07; gl = 1, 281; p = 0.001) y entre todos los ambientes (Permanova, pseudo-F = 59.38; gl = 2, 281; p = 0.001; BOL-COS versus MAG-COS: Permanova, pseudo-t = 1.77; gl = 182; p = 0.076; BOL-COS versus SYP-OCE: Permanova, pseudo-t = 5.61; gl = 185; p = 0.001; MAG-COS versus SYP-OCE: Permanova, pseudo-t = 6,75; gl = 213; p = 0.001).

Tabla S1-1. Medidas de tendencia central y variabilidad en 2016 de los isótopos nitrógeno y carbono de las categorías de tamaño de los peces león en los tres ambientes. MA media aritmética, DE: desviación estándar y EE: error estándar.

Ambiente	Época	Categoría	n	MA (L_T)	EE (L_T)	MA ($\delta^{15}N$)	EE ($\delta^{15}N$)	MA ($\delta^{13}C$)	EE ($\delta^{13}C$)
BOL-COS	Lluviosa	Grandes	9	29.7	1.51	11.03	0.27	-15.76	0.30
		Pequeños	10	20.3	0.52	10.80	0.22	-16.06	0.14
	Seca	Grandes	32	26.9	0.63	10.67	0.10	-16.39	0.15
		Pequeños	27	20.5	0.56	10.52	0.10	-16.77	0.15
MAG-COS	Lluviosa	Grandes	37	28.0	0.97	10.55	0.08	-17.96	0.17
		Pequeños	37	17.3	0.55	10.42	0.10	-17.96	0.13
	Seca	Grandes	18	28.3	1.08	10.99	0.11	-16.91	0.14
		Pequeños	14	13.5	0.95	10.72	0.19	-17.16	0.34
SYP-OCE	Lluviosa	Grandes	46	32.7	0.48	8.50	0.08	-15.45	0.06
		Pequeños	43	24.0	0.53	8.21	0.09	-15.46	0.08
	Seca	Grandes	9	33.2	1.13	8.66	0.19	-15.24	0.14
		Pequeños	11	24.4	0.57	8.35	0.18	-15.43	0.14

La tendencia es que los ambientes costeros (BOL-COS y MAG-COS) tienen valores mayores a 10.0 ‰ de $\delta^{15}N$ y SYP-OCE menores a 9.0 ‰ de $\delta^{15}N$ (Tabla S5-1), evidenciándose diferencias significativas entre

ambientes (Tabla S5-2), ya que específicamente SYP-OCE tiene valores significativamente inferiores a BOL-COS (Permanova, pseudo-t = 21.84; gl = 179; p = 0.001) y MAG-COS (Permanova, pseudo-t = 23.97; gl = 207; p = 0.001). Contrariamente a lo esperado el ambiente oceánico (SYP-OCE) tuvo mayor enriquecimiento en carbono que MAG-COS y BOL-COS (Tabla S5-1), encontrándose diferencias significativas entre todos los ambientes (Tabla S5-2; SYP-OCE y BOL-COS: Permanova, pseudo-t = 7.47; gl = 179; p = 0.001; SYP-OCE y MAG-COS: Permanova, pseudo-t = 17.77; gl = 207; p = 0.001; BOL-COS y MAG-COS: Permanova, pseudo-t = 8.52; gl = 176, p = 0.001). Tanto en el $\delta^{15}\text{N}$ como en el $\delta^{13}\text{C}$ se detectaron diferencias significativas entre categorías de talla y ambientes, pero no entre épocas climáticas (Tabla S5-2).

Tabla S1-2. Resultados del Permanova aplicado a los isótopos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del pez león en el año 2016 teniendo en cuenta los ambientes, las épocas climáticas y categorías de talla. Los valores en cursiva indican diferencias significativas.

Permanova $\delta^{15}\text{N}$						
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media cuadrada	Pseudo-F	p	Permutaciones únicas
Ambiente	2	231.49	115.74	<i>345.94</i>	0.001	998
Época climática	1	0.24	0.24	0.72	0.373	996
Categoría de talla	1	2.68	2.68	<i>8.01</i>	0.006	999
Ambiente × época	2	4.17	2.08	<i>6.24</i>	0.003	999
Ambiente × talla	2	0.14	0.07	0.20	0.826	997
Época × talla	1	0.01	0.01	0.04	0.829	999
Ambiente × época × talla	2	0.09	0.04	0.15	0.885	999
Residual	1173		0.33			
Total	292	448.74				
Permanova $\delta^{13}\text{C}$						
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Media cuadrada	Pseudo-F	p	Permutaciones únicas
Ambiente	2	170.41	85.21	<i>154.44</i>	0.001	999
Época climática	1	0.83	0.83	1.50	0.211	998
Categoría de talla	1	1.77	1.77	3.21	0.076	997
Ambiente × época	2	22.70	11.35	<i>20.57</i>	0.001	999
Ambiente × talla	2	0.53	0.27	0.48	0.631	999
Época × talla	1	0.36	0.36	0.65	0.432	994
Ambiente × época × talla	2	0.07	0.03	0.06	0.943	998
Residual	281	155.03	0.55			
Total	292	454.86				

En cada ambiente el $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ fueron mayores en los peces grandes que en los pequeños (Tabla S5-1), pero la DMC, la DVC y la DEC no presentan diferencias significativas entre los peces grandes y pequeños de un mismo ambiente, exceptuando la DVC de MAG-COS (Tabla S5-3). Los peces león grandes y pequeños de cada ambiente presentaron posiciones tróficas similares, pues la DEC entre centroides no fue significativamente diferente de cero en ninguna de las tres.

Tabla S1-3. Métricas del nicho isotópico del pez león en 2016. DMC: Distancia media al centroide, DCV: distancia media al vecino más cercano, RN: rango de $\delta^{15}\text{N}$, RC: rango de $\delta^{13}\text{C}$, DEC: distancia euclidiana, PPR: procedimiento de permutación de residuales y T^2 : estadístico prueba de Hotelling.

Ambiente	Categoría talla	DMC	DCV	RN	RC
BOL-COS	Grande	0.91	0.26	2.93	4.11
	Pequeño	0.85	0.23	2.18	3.18
MAG-COS	Grande	1.01	0.16	2.24	4.11
	Pequeños	1.00	0.28	3.20	5.66
SYP-OCE	Grande	0.65	0.09	1.90	1.61
	Pequeño	0.68	0.14	2.47	2.29
Comparación por categorías					
Grande versus pequeños en BOL-COS		Grande versus pequeños en MAG-COS		Grande versus pequeños en SYP-OCE	
Diferencia DMC = Prueba:	0.057 PPR; $p = 0.61$	Diferencia DMC = Prueba:	0.009 PPR; $p = 0.92$	Diferencia DMC = Prueba:	0.030 PPR; $p = 0.74$
Diferencia DCV = Prueba:	0.028 PPR; $p = 0.57$	Diferencia DCV = Prueba:	0.116 PPR; $p = 5.0 \times 10^{-3}$	Diferencia DCV = Prueba:	0.054 PPR; $p = 0.14$
Diferencia DEC = Prueba:	0.358 $T^2 = 3.56$ $p = 0.18$	Diferencia DEC = Prueba:	0.247 $T^2 = 2.448$ $p = 0.30$	Diferencia DEC = Prueba:	0.288 $T^2 = 4.925$ $p = 0.09$
Comparación por ambientes					
BOL-COS versus MAG-COS		BOL-COS versus SYP-OCE		MAG-COS versus SYP-OCE	
Diferencia DMC = Prueba:	0.119 PPR; $p = 0.10$	Diferencia DMC = Prueba:	0.21 PPR; $p = 2.8 \times 10^{-3}$	Diferencia DMC = Prueba:	0.33 PPR; $p = 9.0 \times 10^{-4}$
Diferencia DCV = Prueba:	0.012 PPR; $p = 0.72$	Diferencia DCV = Prueba:	0.08 PPR; $p = 0.013$	Diferencia DCV = Prueba:	0.089 PPR; $p = 0.003$
Diferencia DEC = Prueba:	1.27 $T^2 = 122.15$ $p < 0.001$	Diferencia DEC = Prueba:	2.48 $T^2 = 982.24$ $p < 0.001$	Diferencia DEC = Prueba:	3.14 $T^2 = 1450.80$ $p < 0.001$

El RN y el RC son mayores en MAG-COS seguido por BOL-COS sugiriendo que en los sectores costeros se presenta un mayor nivel de diversidad trófica y más diversificación del nicho por disponibilidad de recursos basales en la red alimentaria. La localización del centroide del pez león en el δ -espacio mostró que en BOL-COS y MAG-COS ocuparon posiciones tróficas más similares en el espacio isotópico y superiores a la de SYP-OCE, sin embargo, se evidenciaron diferencias significativas en distancia euclidiana entre centroide de todos los ambientes (T^2 de Hotelling, $p < 0.001$; Tabla S5-3). Los ejemplares en SYP-OCE ocuparon una posición trófica significativamente menor con respecto a los otros dos ambientes caracterizado por los menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ del sistema trófico, pero con valores isotópicos enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$. En MAG-COS se presentó la DMC y la DCV más alta, secundada por BOL-COS y SYP-OCE con diferencias significativas entre los ambientes costeros y el oceánico (PPR, $p < 0.05$; Tabla S5-3). Todas las métricas de Lyman consideradas son significativamente superiores en los ambientes costeros

con respecto al oceánico y la DEC indica que el pez león presenta diferencias significativas en la posición trófica entre ambientes (Tabla S5-3).

Los peces león de Magdalena presentaron el mayor ancho del nicho isotópico ($SEA_b = 1.50$), seguidos de Bolívar ($SEA_b = 1.66$) e ISA ($SEA_b = 0.86$; Figura S5-1). Las elipses estándar evidenciaron que *P. volitans* presenta un bajo grado de similitud en el uso de recursos alimentarios entre BOL-COS y MAG-COS (proporción del solapamiento de máxima probabilidad entre elipses = 9.30 % con intervalos de credibilidad bayesianos del 95 % = 1.89-2.03%. No hubo solapamiento entre el nicho isotópico de los ejemplares de ISA-COS y los dos ambientes costeros (Figura S5-1).

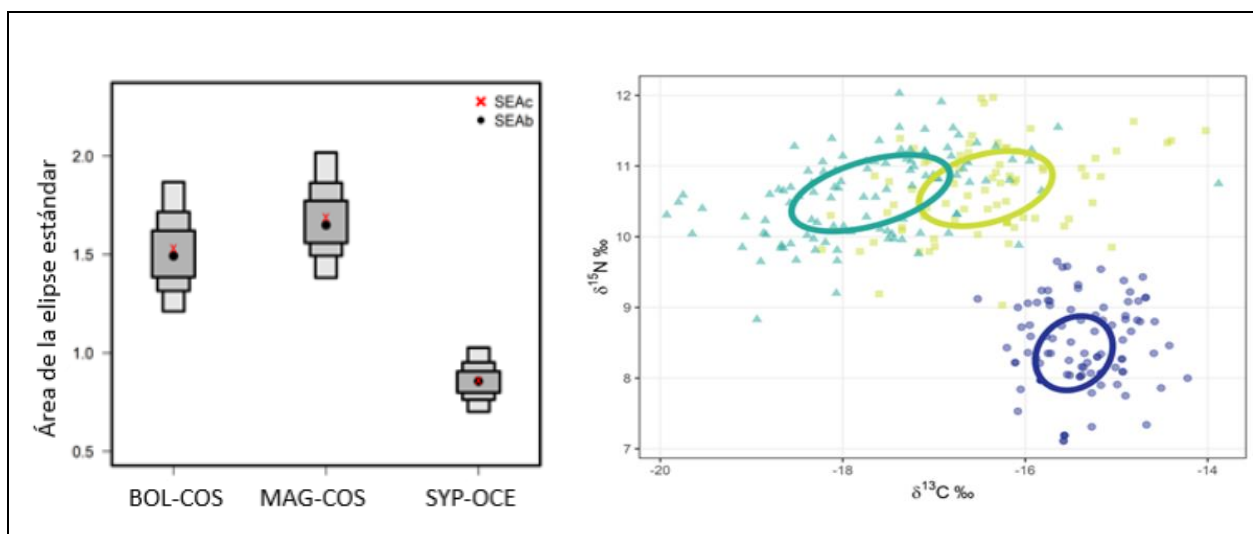


Figura S1-1 Gráficos de densidad mostrando los intervalos de las áreas de las elipses estándar en cada ambiente en 2016. Los puntos negros indican la media del área ($\%_0^2$) de la elipse estándar bayesiana (SEA_b), la equis roja la media del área de la elipse estándar corregida (SEA_c) y las áreas de las cajas reflejan los intervalos de 95, 75 y 50 % (a). Gráficos bivariados de los isótopos estables ilustrando el nicho isotópico del pez león mediante elipses estándar bayesianas. BOL-COS: cuadrados amarillos, MAG-COS: triángulos verdes) e ISA-COS: círculos purpura (b).

Suplemento S1-6. Concentración de mercurio total y metilmercurio en musculo de *P. volitans*.

Hg ($\mu\text{g}/\text{kg}$)	CH_3Hg ($\mu\text{g}/\text{kg}$)	L_T	M_T
30.97		13.1	26.0
37.09		15.9	44.0
40.43		14.5	37.0
40.52		17.8	68.5
43.97		14.5	30.0
44.73		14.9	34.0
48.95		25.2	227.0
49.54		17.0	61.8
50.84		21.4	111.2
52.54		23.0	156.0
53.74		17.2	58.0
54.91		28.5	298.5
56.1		29.5	318.0
56.54		20.3	105.0
56.62		15.0	31.0
57.6		16.5	55.9
58.14		24.6	188.0
58.53	51.21	36.5	640.5
58.66		19.2	101.0
60.53	57.72	32.5	365.0
61.4	49.68	33.5	1745.0
62.27		16.5	47.0
64.83	53.3	32.5	432.2
67.13		27.6	307.0
68.33		24.0	157.0
68.98		25.1	181.0
70.53		30.0	376.0
72.63		22.7	127.0
72.64	55.46	30.3	390.0
72.72	65.41	31.0	411.0
73.05		36.0	353.0
76.16		26.4	254.0
80.76	56.34	35.1	614.7
85.76	81.49	31.0	436.0
89.75		26.0	249.0
100.34	86.61	32.5	400.4
101.64	68.3	38.5	809.0
102.52		14.5	31.0
214.37	176.88	43.5	1192.0

Suplemento S1-7. Densidad media (MA) \pm desviación estándar (DE) del pez león estimada a través de censos visuales en diversas localidades el área invadida. DE: Desviación estándar. Mín: Mínimo. Máx: Máximo. (a): Valor calculado a partir de la información del artículo o material suplementario. (b): Valor calculado a partir de los promedios de las estaciones. (c): Estimativo asumiendo 10 m de ancho. NI: No indicado.

Referencia	Sitio (País)	Fecha de muestreo [Frecuencia] (profundidad)	Tamaño del transecto	MA \pm DE (Mín-Máx)	Densidad (Mín-Máx) ind/ha ⁻¹
Caribe Colombiano					
Presente estudio	Bolívar y Magdalena (Colombia)	Sep 2016 a Oct 2019 [Trimestral] (10-24 m)	25 \times 10 m	1.9 \pm 0.2 (0.0-20.0) ind \times 250 m ⁻²	74.4 (0-800)
(Bayraktarov <i>et al.</i> , 2014)	Parque Nacional Natural Tayrona (Colombia)	2012 (9-11 m)	50 \times 5 m	2.9 + 0.9 (0.0-16.7) ind \times ha ⁻¹	2.9 (0.0-16.7)
(Coronado-Carrascal <i>et al.</i> , 2015)	Santa Marta y Parque Nacional Natural Tayrona (Colombia)	Dic 2011 a Dic 2012 (10-12 m)	30 \times 10 m	1.58 \pm 1.91 (0.58-2.60) ind \times 300 m ⁻²	52.7 (19.3-86.7)
(García-Urueña <i>et al.</i> , 2015)	Santa Marta y Parque Nacional Natural Tayrona (Colombia)	Ene a Dic 2012 (10-12 m)	30 \times 4 m	2.6 \pm 2.1 ind \times 120 m ⁻²	216.7
(González-Corredor, 2016)	San Andrés (Colombia)	Feb 2012 a Mar 2013 (10-22 m)	100 \times 3 m 200 \times 3 m 400 \times 2 m	379.0 \pm 220.0 ind \times ha ⁻¹	379.0
(Chasqui <i>et al.</i> , 2020)	Parque Nacional Natural Tayrona, Cartagena, archipiélago del Rosario,	Ago a Oct 2015 May a Sep 2016 (4.5-44.0 m)	25 \times 10 m	0.8 \pm 1.3 (0-12.0) ind \times 250 m ⁻²	32.0 (0-480)

	archipiélago de San Bernardo, isla Fuerte y Capurganá. (Colombia)				
Otras localidades del Caribe					
(Frazer <i>et al.</i> , 2012)	Little Caimán Island (Reino Unido)	2011	50 × 40	233-650 ind × ha ⁻¹	233-650
(Hackerott <i>et al.</i> , 2013)	Barrera mesoamericana (Belice y México)	May a Ago 2012 (3-15 m)	50 × 10 m	1.6 ind × 100 m ⁻²	160
(Hackerott <i>et al.</i> , 2013)	Jardines de la Reina (Cuba)	May a Jun 2011 (3-15 m)	50 × 10 m	1.5 ind × 100 m ⁻²	150
(León de <i>et al.</i> , 2013)	Bonaire (Países Bajos)	Jun a Ago 2011 (5-35 m)	50 × 40 m	0.60 [con extracción] 1.32 [sin extracción] ind × 200 m ⁻²	30.0 [con capturas] 66.0 [sin capturas]
(León de <i>et al.</i> , 2013)	Curazao (Países Bajos)	Jun a Ago 2011 (5-35 m)	50 × 40 m	2.54 ind × 200 m ⁻²	127.0
(Agudo & Klein-Salas, 2014)	Parque Nacional Morrocoy, Ocumare de la Costa, Chichirivichi de la Costa, Chuspa y Parque Nacional Mochina (Venezuela)	Sin fecha (5-20 m)	30 × 4 m	25.8 ± 66.5 (0-56) ind × ha ⁻¹	25.8
(Elise <i>et al.</i> , 2015)	Dos Mosquises (Venezuela)	Mar 2011 y Mar 2013 (6-12 m)	30 × 2 m	30.0 ± 83.5 [2011] 121.0 ± 164.0 [2013] (500) ind × ha ⁻¹	121.0
(Sandel <i>et al.</i> , 2015)	Costa Caribe sur	Mar a Jun 2011	15-43 × 5 m	92.0 ± 130.0	92.0

	(Costa Rica)	(7-90 m)		$(62 \pm 99-162 \pm 218)$ ind × ha ⁻¹	
(García-Rodríguez <i>et al.</i> , 2015)	Arrecifes de la costa oeste de La Habana (Cuba)	Jun a Jul 2012 Dic 2012 a Ene 2013 (10-12 m)	50 × 2 m	1.6 ± 1.8 (0.8-2.1) ind × 100 m ⁻²	160
(Bejarano <i>et al.</i> , 2014)	Little Caimán Island (Reino Unido)	Ago 2013 (17-20 m)	50 × 4 m	3.25 [terrazza] 0.43 [borde interior] 0.68 [sección media] (NI-3.5) ^(c) ind × 200 m ⁻²	69.0 [general] 162.5 [terrazza] 21.5 [borde interior] 34.0 [sección media]
(Alemu-I., 2016)	Trinidad y Tobago	Jun 2013 a Jul 2015 [mensual]	100 × 10 m	111.4 (5.7-360.0) ind × ha ⁻¹	111.4 (5.7-360.0)
(Cobián-Rojas <i>et al.</i> , 2016)	Parque Nacional Guanahacabibes (Cuba)	Dic 2010 a Feb 2014 [Anual] (15-25 m)	50 × 2 m	0.031 (0.01-0.05) ind × m ⁻²	310
(Chin <i>et al.</i> , 2016)	Discovery Bay (Jamaica)	No indican fecha (18 m)	25 × 10 m	39.5 ± 5.6 a 21.3 ± 3.5 (17.4-51.3) ind × ha ⁻¹	31.1 ^(b)
(Chapman <i>et al.</i> , 2016)	Reserva Marina Bacalar Chicohico [RMBC]	2014		27.1 ± 8.8 [RMBC] (máx = 57.1 ± 17.4) 26.2 ± 157.5 [RMGSSC]	27.1 ± 8.8 [RMBC]

	Reserva Marina Gladden Spitand Silk Cayes [RMGSSC] (Belice)			(máx = 550.0 ± 150.0) ind × ha ⁻¹	(máx = 57.1 ± 17.4) 26.2 ± 157.5 [RMGSSC] (máx = 550.0 ± 150.0) ind × ha ⁻¹
(Guardia <i>et al.</i> , 2017)	Parque Nacional Cayos de San Felipe (Cuba)	2013 a 2015 [Anual] (1-25 m)	30 × 2 m (manglar) 50 × 2 m (arrecife) Se muestreo por medio de video	0.65 [manglar] (0-5) 0.4 [arrecife a 15 m] (0-3) 0.3 [arrecife a 25 m] (0-3) ind × 100 m ⁻²	65 [manglar] 40 [arrecife 15 m] 30 [arrecife 25 m]
(Sabido-Itzá & García-Rivas, 2019)	Reserva de la Biosfera Banco Chinchorro (México)	2012 Mar a May 2013 [Único]	30 × 4 m	97.6 ± 140.2 (0-330) ind × ha ⁻¹	97.6
Golfo de México					
(Harris <i>et al.</i> , 2019)	Choctawhatchee Bay, Florida (EE. UU.)	Oct 2017 a Mar 2018	25 × 5 m	2.5 ± 2.7 ^(a) [arrecifes naturales] 43.1 ± 24.0 ^(a) [arrecifes artificiales] ind × 125 m ⁻²	100.9 [arrecifes naturales] 1363.6 [arrecifes artificiales]
Norte del Océano Atlántico Occidental y las Bermudas					
(Whitfield <i>et al.</i> , 2007)	Carolina del Norte	Ago 2004	50-100 m × visibilidad	21.2 ± 5.1	21.2

	(EE. UU.)	(30-45 m)		(0.0-72.7) ind × ha ⁻¹	
(Morris & Whitfield, 2009)	Carolina del Norte (EE. UU.)	2008	No se indica	150 ind × ha ⁻¹	150
(Green & Côté, 2009)	New Providence (Bahamas)	May a Jul 2008 (12-20 m)	50 × 10 m	393.3 ± 144.4 ind × ha ⁻¹	393.3
(Lesser & Slattery, 2011)	Lee Stocking Island (Bahamas))	May 2003 a Jun 2009 [Annual] (30-91 m)	30 × 2 m	0.09 ± 0.01 [EE, 30 m] 0.03 ± 0.02 [EE, 46 m] 0.04 ± 0.02 [EE, 61 m] 0.06 ± 0.01 [EE, 76 m] 0.01 ± 0.01 [EE, 91 m] ind × m ⁻²	900 [30 m] 300 [46 m] 400 [61 m] 600 [76 m] 100 [91 m]
(Darling <i>et al.</i> , 2011)	New Providence (Bahamas)	May a Jul 2008 [Único] (5-20 m)	50 × 10 m	101.7 ± 103.0 (Máx ≈ 340) ind × ha ⁻¹	101.7
(Green <i>et al.</i> , 2012)	New Providence (Bahamas)	2004-2010	30 × 2-4 m		
(Hackerott <i>et al.</i> , 2013)	Cape Eleuthera (Bahamas)	Nov a Dic 2009 (3-15 m)	50 × 10 m	4.4 ± 0.5 (0.0-52.0) ind × 100 m ⁻²	440
(Green <i>et al.</i> , 2013)	Cape Eleuthera (Bahamas)	Jun 2011 a Feb 2012	24-30 × 4 m	3.0 ± 6.0 ind × 100 m ⁻²	300
(Anton <i>et al.</i> , 2014)	Isla de San Salvador (Bahamas)	Jul a Ago 2009	50 × 10 m		13.0 ± 18.0

(Tilley <i>et al.</i> , 2016)	Islas Turcas y Caicos (Reino Unido)	Mar a Nov 2013	Método de distancia	1670 ind × km ⁻²	16.7
Área de origen					
(Fishelson, 1997)	Eilat (Israel)			~ 80 ind × km ⁻¹	~ 80 ^(c)
(Grubich <i>et al.</i> , 2009)	Atolón Helen Reef (República de Palaos)	2008 (2-36 m)		2.2 ind × ha ⁻¹	2.2
(Darling <i>et al.</i> , 2011)	Mombasa Marine National Park and Reserve (Kenya)	Mar a May 2010 [Único] (2-18 m)	50 × 10 m	21.5 ± 45.7 [<i>P. miles</i>] (0.0-110.5) ind × ha ⁻¹	21.5
(Kulbicki <i>et al.</i> , 2012)	Australia, Nueva Zelanda, Taiwán e Indonesia	No especificado	25-50 × 2-5 m	2.4-2.7 [Australia] ~ 7.4 [Nueva Zelanda] 2.2 [Taiwán] 2.4 [Indonesia] ind × ha ⁻¹	2.4-2.7 [Australia] ~ 7.4 [Nueva Zelanda] 2.2 [Taiwán] 2.4 [Indonesia]
(Cure <i>et al.</i> , 2014)	Filipinas y Guam	Abr-Jun 2010 en Guam Jun-Jul 2010 en Filipinas (5-15 m)	500 × 10 m		21.94 ± 6.5 [Filipinas] 3.53 ± 0.9 [Guam]

BIBLIOGRAFÍA MATERIAL SUPLEMENTARIO S1

- Agudo, E. A., & Klein-Salas, E. (2014). Lionfish abundance, size structure and spatial distribution along the venezuelan coast (*Pterois volitans*, Pteroinae: Scorpaenidae). *Revista de Biología Tropical*, *62*, 151–158.
- Alemu-I., J. B. (2016). The status and management of the lionfish, *Pterois* sp. in Trinidad and Tobago. *Marine Pollution Bulletin*, *109*, 402–408.
- Anton, A., Simpson, M. S., & Vu, I. (2014). Environmental and biotic correlates to lionfish invasion success in Bahamian coral reefs. *PLoS ONE*, *9*, 1–10.
- Bayraktarov, E., Alarcón-Moscoso, J., Polanco, A., & Wild, C. (2014). Spatial and temporal distribution of the invasive lionfish *Pterois volitans* in coral reefs of Tayrona National Natural Park, Colombian Caribbean. *PeerJ* *2*:e397, 1–15.
- Bejarano, S., Lohr, K., Hamilton, S., & Manfrino, C. (2014). Relationships of invasive lionfish with topographic complexity, groupers, and native prey fishes in Little Cayman. *Marine Biology*, *162*, 253–266.
- Chapman, J. K., Anderson, L. G., Gough, C. L. A., & Harris, A. R. (2016). Working up an appetite for lionfish: A market-based approach to manage the invasion of *Pterois volitans* in Belize. *Marine Policy*, *73*, 256–262.
- Chasqui, L., Rincón-Díaz, N., & Vanegas, M. J. (2020). Abundance of the invasive lionfish *Pterois volitans* in the coastal coral reefs from Colombian Caribbean. *Bulletin of Marine and Coastal Research*, *49*, 157–170.
- Chin, D. A., Aiken, K. A., & Buddo, D. (2016). Lionfish population density in Discovery Bay, Jamaica. *International Journal of Scientific and Engineering Research*, *7*, 1327–1331.
- Cobián-Rojas, D., Chevalier-Monteagudo, P., Schmitter-Soto, J. J., Corrada-Wong, R. I., Torres, H. S., Sansón, E. C., ... Perera-Valderrama, S. (2016). Density, size, biomass, and diet of lionfish in Guanahacabibes National Park, Western Cuba. *Aquatic Biology*, *24*, 219–226.
- Coronado-Carrascal, V., García-Urueña, R., & Acero-P., A. (2015). Comunidad de peces arrecifales en relación con la invasión del pez león: el caso del Caribe Sur. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, *44*, 291–302.
- Cure, K., McIlwain, J. L., & Hixon, M. A. (2014). Habitat plasticity in native Pacific red lionfish *Pterois volitans* facilitates successful invasion of the Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, *506*, 243–253.
- Darling, E. S., Green, S. J., O’Leary, J. K., & Côté, I. M. (2011). Indo-Pacific lionfish are larger and more abundant on invaded reefs: A comparison of Kenyan and Bahamian lionfish populations. *Biological*

Invasions, 13, 2045–2051.

- Elise, S., Urbina-Barreto, I., Boadas-Gil, H., Galindo-Vivas, M., & Kulbicki, M. (2015). No detectable effect of lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) invasion on a healthy reef fish assemblage in Archipelago Los Roques National Park, Venezuela. *Marine Biology*, 162, 319–330.
- Fishelson, L. (1997). Experiments and observations on food consumption, growth and starvation in *Dendrochirus brachypterus* and *Pterois volitans* (Pteroinae, Scorpaenidae). *Environmental Biology of Fishes*, 50, 391–403.
- Frazer, T. K., Jacoby, C. A., Edwards, M. A., Barry, S. C., & Manfrino, C. M. (2012). Coping with the lionfish invasion : Can targeted removals yield beneficial effects?. *Reviews in Fisheries Science*, 20, 185–191.
- García-Rodríguez, A., Chevalier-Monteagudo, P. P., Cabrera-Sansón, E., Caballero-Aragón, H., & Hernández-López, J. (2015). Densidad y biomasa de *Pterois volitans/miles* (Teleostei: Scorpaenidae) en arrecifes del litoral oeste de La Habana, Cuba. *Revista Investigaciones Marinas*, 35, 21–36.
- García-Urueña, R., Acero-P., A., & Coronado-Carrascal, V. (2015). Reef fish community in presence of the lionfish (*Pterois volitans*) in Santa Marta, Colombian Caribbean. *Revista MVZ Córdoba*, 20 (Supl), 4989–5003.
- González-Corredor, J. (2016). El pez león *Pterois volitans* (Scorpaenidae) como estudio de caso de invasiones biológicas marinas: aspectos biológicos y ecológicos en el Caribe occidental insular colombiano. Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe, 75 pp.
- Green, S. J., & Côté, I. M. (2009). Record densities of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Coral Reefs*, 28, 107.
- Green, S. J., Akins, J. L., Maljković, A., & Côté, I. M. (2012). Invasive lionfish drive Atlantic coral reef fish declines. *PLoS ONE*, 7, 1–3.
- Green, S. J., Tamburello, N., Miller, S. E., Akins, J. L., & Côté, I. M. (2013). Habitat complexity and fish size affect the detection of Indo-Pacific lionfish on invaded coral reefs. *Coral Reefs*, 32, 413–421.
- Grubich, J. R., Westneat, M. W., & McCord, C. L. (2009). Diversity of lionfishes (Pisces: Scorpaenidae) among remote coral reefs of the Palau Archipelago. *Coral Reefs*, 28, 807–807.
- Guardia, E. de la, Rojas, D. C., Espinosa, L., Hernández, Z., García, L., Jesús, & Arias González, E. (2017). Distribución y abundancia del pez león *Pterois volitans* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) y especies nativas asociadas en el Parque Marino Cayos de San Felipe, Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 65, 117–125.
- Hackerott, S., Valdivia, A., Green, S. J., Côté, I. M., Cox, C. E., Akins, L., ... Bruno, J. F. (2013). Native predators do not influence invasion success of Pacific lionfish on Caribbean reefs. *PLoS ONE*, 8, 1–10.
- Harris, H. E., Patterson, W. F., Ahrens, R. N. M., & Allen, M. S. (2019). Detection and removal efficiency of

- invasive lionfish in the northern Gulf of Mexico. *Fisheries Research*, 213, 22–32.
- Kulbicki, M., Beets, J., Chabanet, P., Cure, K., Darling, E., Floeter, S. R., ... Wantiez, L. (2012). Distributions of Indo-Pacific lionfishes *Pterois* spp. in their native ranges: implications for the Atlantic invasion. *Marine Ecology Progress Series*, 446, 189–205.
- León de, R., Vane, K., Bertuol, P., Chamberland, V., Simal, F., Imms, E., & Vermeij, M. (2013). Effectiveness of lionfish removal efforts in the southern Caribbean. *Endangered Species Research*, 22, 175–182.
- Lesser, M. P., & Slattery, M. (2011). Phase shift to algal dominated communities at mesophotic depths associated with lionfish (*Pterois volitans*) invasion on a Bahamian coral reef. *Biological Invasions*, 13, 1855–1868.
- Morris, J. A., & Whitfield, P. E. (2009). *Biology, ecology, control and management of the invasive Indo-Pacific lionfish: an updated integrated assessment*. 57 pp. Beaufort.
- Sabido-Itzá, M. M., & García-Rivas, M. D. C. (2019). Record of abundance, spatial distribution and gregarious behavior of invasive lionfish *Pterois* spp. (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) in coral reefs of Banco Chinchorro Biosphere Reserve, southeastern Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 47, 349–355.
- Sandel, V., Martínez-Fernández, D., Wangpraseurt, D., & Sierra, L. (2015). Ecology and management of the invasive lionfish *Pterois volitans/miles* complex (Perciformes: Scorpaenidae) in southern Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 63, 213–221.
- Tilley, A., Carter, E., Wassermann, S., & López-Angarita, J. (2016). Enhancing management effectiveness of invasive lionfish using distance sampling and detection probability. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26, 279–288.
- Whitfield, P. E., Hare, J. A., David, A. W., Harter, S. L., Muñoz, R. C., & Addison, C. M. (2007). Abundance estimates of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans/miles* complex in the western north Atlantic. *Biological Invasions*, 9, 53–64.

MATERIAL SUPLEMENTARIO S2



Biología y ecología del pez león (*Pterois volitans*) en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, Caribe colombiano

Biology and ecology of lionfish (*Pterois volitans*) in the Corales de Profundidad National Natural Park, Colombian Caribbean

Adolfo Sanjuan-Muñoz^{1,2*}, Diana Bustos-Montes^{1,3,4,8}, Carlos Julio Polo-Silva^{1,9},

0000-0002-4786-862X

0000-0003-3854-5260

0000-0001-5541-8226

Alejandro Henao-Castro⁷, Milena Marrugo⁵, Antonio Delgado-Huertas⁶, Dolors Vinyoles-Cartanya² y Arturo Acero P.³

0000-0002-4125-765X

0000-0003-4976-1399

0000-0002-7240-1570

0000-0003-2808-769X

0000-0002-6637-9901

1. Área de Ciencias Biológicas y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Sede Santa Marta, Carrera 2 # 11-68, El Rodadero, Santa Marta, Colombia. adolfo.sanjuan@utadeo.edu.co, dmbustosmo@unal.edu.co, carlosj.polos@utadeo.edu.co
2. Departament Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals, Facultat Biologia, Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio), Universitat de Barcelona (UB), Avda. Diagonal 643, Barcelona 08028, Spain. d.vinyoles@ub.edu
3. Instituto de Estudios en Ciencias del Mar (Cecimar), Universidad Nacional de Colombia Sede Caribe. Calle 25 2-55, Rodadero Sur, Playa Salguero, Santa Marta, Colombia. aacerop@unal.edu.co
4. CEMarin — Corporation Center of Excellence in Marine Sciences, Carrera 21 # 35-53, Bogotá, Colombia.
5. Parques Nacionales Naturales de Colombia, Parque Nacional Natural Corales de Profundidad. Bocagrande, calle 4 # 3-204, Cartagena de Indias, Colombia. milena.marrugo@parquesnacionales.gov.co
6. Laboratorio de Biogeoquímica de Isótopos Estables, Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra (CSIC-UGR), Granada, España. antonio.delgado@csic.es
7. Programa de Biología. Universidad de Cartagena. Sede San Pablo. Zaragocilla, carrera 50 # 24-120. Cartagena de Indias, Colombia. henaocastro.alejandra@gmail.com
8. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives de Andrés (Invemar). Calle 25 # 2-55, Rodadero, Playa Salguero, Santa Marta, Colombia.
9. Coastal Marine Education and Research Academy. Clearwater, FL, USA

* Autor de correspondencia.

RESUMEN

En el ambiente mesofótico se observaron 237 especímenes de *Pterois*, mayoritariamente en la zona mesofótica superior. Los machos fueron más grandes que las hembras con modelos de crecimiento diferenciados. Se identificaron 16 ítems de presas, siendo los peces Acanthuridae y Monacanthidae y los camarones Penaeidae las más importantes. La media de $\delta^{13}\text{C}$ fue $-17,08 \pm 0,36 \%$ y la de $\delta^{15}\text{N}$ fue $8,68 \pm 0,46 \%$, no detectándose diferencias entre sexos. La especie ocupa un nicho isotópico menos extenso que en sectores someros, tiene traslapeo entre sexos y hábitos tróficos especialistas (Levin = 0,22). En hembras el factor de condición (FC), el índice gonadosomático (IGS) y el índice hepatosomático (IHS) aumentaron con el desarrollo gonadal alcanzando pico en fase de desove activo, y disminuyendo en regresión. Los machos tuvieron un FC similar al de hembras en desove, pero el IGS y el IHS fueron menores.

PALABRAS CLAVE: Ecología trófica, reproducción, invasión biológica, ambiente mesofótico, isótopos estables.

ABSTRACT

Lionfish was studied in the mesophotic environment. 237 specimens were observed, most in the upper mesophotic zone. Males were larger than females and differences between sexes in growth models were found. Sixteen prey items were identified, the most important being the teleost families Acanthuridae and Monacanthidae, and the crustacean Penaeidae. The mean of $\delta^{13}\text{C}$ was $-17.08 \pm 0.36 \%$ and $\delta^{15}\text{N}$ was $8.68 \pm 0.46 \%$, with no differences between sexes. Lionfish occupies a less extensive isotopic niche in mesophotic environment than in shallow sectors; there is an isotopic niche overlap between sexes. Likewise, lionfish has specialized trophic habits. All specimens were mature and in females regression phase predominated. In females, condition factor (CF), gonadosomatic index (GSI) and hepatosomatic index (HSI) increased with gonadal development, reaching peak in the active spawning phase, and decreasing in regression. Males had a condition factor similar to spawning females, but IGS and IHS were lower.

KEY WORDS: Trophic ecology, reproduction, biological invasion, mesophotic environment, stable isotopes

DOI: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2021.51.1.1087>

Publicado por INVEMAR

Este es un manuscrito de acceso abierto bajo la licencia CC Reconocimiento-No Comercial-Compartir Igual

Published by INVEMAR

This is an open Access article under the CC BY-NC-SA

INTRODUCCIÓN

Las invasiones de especies exóticas se han convertido en una gran amenaza para los sistemas marinos a nivel mundial (Mooney y Cleland, 2001). El pez león (*Pterois volitans*) es una de las especies invasoras con mayores impactos negativos, pues modifica la organización estructural y funcional de los ecosistemas que invade, compitiendo con especies mesopredadoras nativas por recursos alimentarios y espacio (Rojas-Vélez *et al.*, 2019), y causando disminución de la biodiversidad en los ecosistemas marinos por depredación sobre especies nativas (Albins y Hixon, 2008; Muñoz *et al.*, 2011; Acero P. *et al.*, 2019), especialmente en arrecifes coralinos (Arias-González *et al.*, 2011; Acero P. *et al.*, 2019). El éxito del pez león se debe a su rápido crecimiento, altas tasas de reproducción y alimentación y ausencia de depredadores naturales (Côté *et al.*, 2013; Tornabene y Baldwin, 2017; Acero P. *et al.*, 2019; Bustos-Montes *et al.*, 2020).

El pez león tiene estrategias de caza efectivas (Green *et al.*, 2011; Albins, 2015; Tornabene y Baldwin, 2017) generando un efecto negativo sobre el reclutamiento y, por ende, sobre la densidad poblacional y estructura de las comunidades de peces nativos arrecifales (Albins y Hixon, 2008; Albins, 2015). Con isótopos estables ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) se ha establecido que es un depredador generalista que se alimenta de cientos de especies (Acero P. *et al.*, 2019; Eddy *et al.*, 2020). Adicionalmente, en diferentes estadios de vida y a distintas profundidades se adapta a cambios de la estructura de la comunidad de presas (Muñoz *et al.*, 2011; Pimiento *et al.*, 2013; Eddy *et al.*, 2020).

El pez león ha tenido una gran dispersión en el Atlántico occidental, el Caribe, Golfo de México (Schofield, 2010), llegando incluso a la provincia brasileña (Ferreira *et al.*, 2015; Luiz *et al.*, 2021). Fue observado por primera vez en Florida en 1985, y desde 2000 inició una expansión sin precedentes en rapidez y magnitud en el Atlántico americano (Whitfield *et al.*, 2002; Schofield, 2009, 2010). En Colombia se observó en la isla de Providencia en 2008 (Schofield, 2009) y un año después en el Caribe continental (González *et al.*, 2009). La alta riqueza de presas consumidas por esta especie en el Caribe colombiano evidencia que potencialmente tiene un efecto negativo, representando una amenaza de extinción local para algunas especies de importancia comercial y ecológica (Acero P. *et al.*, 2019).

Se ha estudiado al pez león en arrecifes coralinos someros del Caribe, pero poco se conoce sobre su biología y ecología en ecosistemas de corales mesofóticos (ECM). Andradi-Brown (2019) sugiere que la invasión en los ECM puede ser

INTRODUCTION

Invasions of exotic species have become a big threat to marine systems worldwide (Mooney and Cleland, 2001). The lionfish (*Pterois volitans*) is one of the invading species with more negative impacts, given that it modifies the structural and functional organization of the ecosystems it invades, competing with mesopredator native species for food resources and space (Rojas-Vélez *et al.*, 2019), and causing a decrease in the biodiversity of marine ecosystems due to the predation of native species (Albins and Hixon, 2008; Muñoz *et al.*, 2011; Acero P. *et al.*, 2019), especially in coral reefs (Arias-González *et al.*, 2011; Acero P. *et al.*, 2019). The lionfish's success is due to its fast growth, high reproduction and feed rates, and the absence of natural predators (Côté *et al.*, 2013; Tornabene and Baldwin, 2017; Acero P. *et al.*, 2019; Bustos-Montes *et al.*, 2020).

Lionfish have effective hunting strategies (Green *et al.*, 2011; Albins, 2015; Tornabene and Baldwin, 2017), which generates a negative effect on recruitment and, therefore, on the population density and structure of the reef native fish community (Albins and Hixon, 2008; Albins, 2015). It has been found through stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) that it is a generalist predator feeding on hundreds of species (Acero P. *et al.*, 2019; Eddy *et al.*, 2020). Moreover, at different life stages and depths, it adapts to changes in the prey community (Muñoz *et al.*, 2011; Pimiento *et al.*, 2013; Eddy *et al.*, 2020).

Lionfish have widely spread throughout the western Atlantic, the Caribbean, Gulf of Mexico (Schofield, 2010), even reaching the Brazilian province (Ferreira *et al.*, 2015; Luiz *et al.*, 2021). It was first observed in Florida in 1985, and, since 2000, it started an unprecedented expansion in speed and magnitude in the American Atlantic (Whitfield *et al.*, 2002; Schofield, 2009, 2010). In Colombia, it was observed in the Providence island in 2008 (Schofield, 2009), and a year later in the continental Caribbean (González *et al.*, 2009). The high richness of prey consumed by this species in the Colombian Caribbean evinces that it has a potentially negative effect, thus constituting a local extinction threat for some species of commercial and ecological importance (Acero P. *et al.*, 2019).

Lionfish have been studied in shallow coral reefs in the Caribbean, but there is little knowledge about their biology and ecology in mesophotic reef ecosystems (MRE). Andradi-Brown (2019) suggests that the invasion of MRE can be even more harmful, significantly reducing fish

incluso más perjudicial, disminuyendo significativamente la abundancia y diversidad íctica, debido a que alcanza mayor tamaño y por tanto demanda más recursos. Los estudios sobre esta especie en distintos estratos de profundidad han evidenciado una distribución vertical en el Caribe occidental entre 0 y 304 m (Andradi-Brown *et al.*, 2017; Andradi-Brown, 2019).

En Colombia, el primer registro en un ambiente mesofótico fue en 2014 en la montaña submarina Bajo Frijol situada en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad -PNNCP- (Sánchez *et al.*, 2016). La máxima profundidad de observación fue 140 m y todos los ejemplares tuvieron tamaños superiores a 10 cm (Henao-Castro *et al.*, 2016). Dada la marcada expansión que ha tenido el pez león y sus potenciales efectos negativos sobre los ecosistemas arrecifales, es necesario ampliar el conocimiento sobre su biología y ecología en ambientes profundos. El objetivo de este trabajo fue describir la distribución, tamaño, dieta y reproducción del pez león en ambientes mesofóticos del PNNCP, como insumo para la adopción de medidas de manejo en el área protegida que ayuden a mitigar su efecto.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Natural Corales de Profundidad es un área protegida completamente sumergida, con una extensión de 142192,15 ha y ubicada en el Caribe colombiano ($9^{\circ} 43' 16,6''$ - $10^{\circ} 07' 30,3''$ N y $76^{\circ} 0' 16,2''$ - $17^{\circ} 41,1''$ W) a una distancia de 32 km del punto más cercano al continente (Figura 1). La profundidad oscila entre 34 y 1240 m. Se caracteriza por estar dominado por tres condiciones oceanográficas generales: la corriente del Caribe de superficie hasta 160 m de profundidad aproximadamente, la contracorriente del Darién con intensidades variantes según profundidad y la corriente profunda del Caribe que es un lento movimiento hacia oriente sobre el talud y fondo abisal (Marrugo y Martínez, 2016; Morales-Giraldo *et al.*, 2017).

La región está sujeta al régimen de los alisios y la zona de convergencia intertropical que propician tres épocas climáticas: (a) seca (diciembre-abril), con desplazamiento de las masas de agua hacia el suroccidente, (b) lluviosa (septiembre-noviembre) con debilitamiento de alisios y vientos predominantes del suroriente o suroccidente y (c) transición (mayo-agosto) con temperatura elevada y lluvias de poca intensidad (Pujos *et al.*, 1986; Andrade-Amaya, 2001). En el sector nororiental del Parque se encuentra Bajo Frijol o Frijolito que es una montaña submarina con elevación de 116,0 m, 8,2 km de largo y 1,4 km de ancho (Morales-Giraldo *et al.*, 2017). Se caracteriza por ser un ambiente mesofótico único, con 13

abundance and diversity, for it reaches a higher size which requires more resources. Studies on this species at different depth levels have evidenced a vertical distribution in the Western Caribbean between 0 and 304 m (Andradi-Brown *et al.*, 2017; Andradi-Brown, 2019).

In Colombia, the first record in a mesophotic environment was in 2014 in the underwater mountain Bajo Frijol located in the Corales de Profundidad Natural National Park (CPNNP) (Sánchez *et al.*, 2016). The maximum depth of observation was 140 m, and all the specimens were larger than 10 cm in size (Henao-Castro *et al.*, 2016). Given the marked expansion of lionfish and their potential negative effects on the reef ecosystems, it is necessary to broaden the knowledge of their biology and ecology in a deep environment. This work aims at describing the distribution, size, diet, and reproduction of lionfish in mesophotic environments of CPNNP, as input for adopting management actions in the protected area that help mitigate their effect.

STUDY AREA

The Corales de Profundidad Natural National Park is a protected, fully submerged area of 142,192.15 ha and located in the Colombian Caribbean ($9^{\circ} 43' 16.6''$ - $10^{\circ} 07' 30.3''$ N and $76^{\circ} 0' 16.2''$ - $17^{\circ} 41.1''$ W), 32 km away from the closest point of the continent (Figure 1). Its depth ranges from 32 to 1240 m. As a feature, three general oceanographic conditions are dominant over it: the surface Caribbean current down to an approximate depth of 160 m; the Darién countercurrent with varying intensities according to depth; and the Caribbean deep current, a slow eastwards movement over the abyssal slope and bottom (Marrugo and Martínez, 2016; Morales-Giraldo *et al.*, 2017).

The area is subjected to the trade winds regime and the Intertropical Convergence Zone, which contributes to three climatic seasons: (a) dry (December-April), with the displacement of water masses towards the southwest; (b) rainy (September-November), with trade winds weakening and predominant winds from the southeast or southwest; and (c) transition (May-August), with high temperature and low-intensity rainfall (Pujos *et al.*, 1986; Andrade-Amaya, 2001). In the Park's northeastern sector is Bajo Frijol or Frijolito, an underwater mountain with an elevation of 116.0 m, 8.2 km long, and 1.4 km wide (Morales-Giraldo *et al.*, 2017). It is characterized by an only mesophotic environment, with 13 species of Scleractinia, high biomass of reef fish, shark presence, and species of commercial interest belonging

especies de escleractinios, una alta biomasa de peces arrecifales, presencia de tiburones y especies de interés comercial de las familias Lutjanidae y Serranidae (Marrugo y Martínez, 2016; Sánchez *et al.*, 2016).

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo de campo

Se muestrearon 12 estaciones entre 35 y 160 m de profundidad (Figura 1). Los peces león se capturaron en campañas de monitoreo del PNNCP y en jornadas de extracción abarcando los tres estratos de ECM (Kahng *et al.*, 2010; Rocha *et al.*, 2018): zona mesofótica superior (ZMS: 30-60 m), zona mesofótica media (ZMM: 61-90 m) y zona mesofótica inferior (ZMI: > 90 m). Los ejemplares fueron capturados con arpones tipo hawaiano durante inmersiones con buceo técnico de circuito cerrado (*rebreather*), se retiraron las espinas dorsales, anales y pélvicas con tijeras y se guardaron en una nasa de pesca. En la embarcación se almacenaron en bolsas térmicas en una nevera con hielo. Se anotaron las características del fondo y se contabilizaron los peces león filmados por la cámara de un vehículo de operación remota o una de deriva.

to the Lutjanidae and Serranidae families (Marrugo and Martínez, 2016; Sánchez *et al.*, 2016).

MATERIALS AND METHODS

Field sampling

Twelve stations were sampled between 35 and 160 m (Figure 1). Lionfish were caught in CPNNP's monitoring campaigns and extraction days covering the three MRC strata (Kahng *et al.*, 2010; Rocha *et al.*, 2018): upper mesophotic area (UMZ: 30-60 m), middle mesophotic area (MMZ: 61-90 m), and lower mesophotic area (LMZ: > 90 m). The specimens were caught with Hawaiian-type harpoons during closed-circuit rebreather dives (*rebreather*); dorsal, anal, and pelvic spines were removed with scissors; and they were kept in a fish trap. While in the vessel, they were stored in thermal bags in a cool box with ice. The characteristics of the bottom were recorded, and lionfish were counted, which were shot with a remote-operated or a drifting camera.

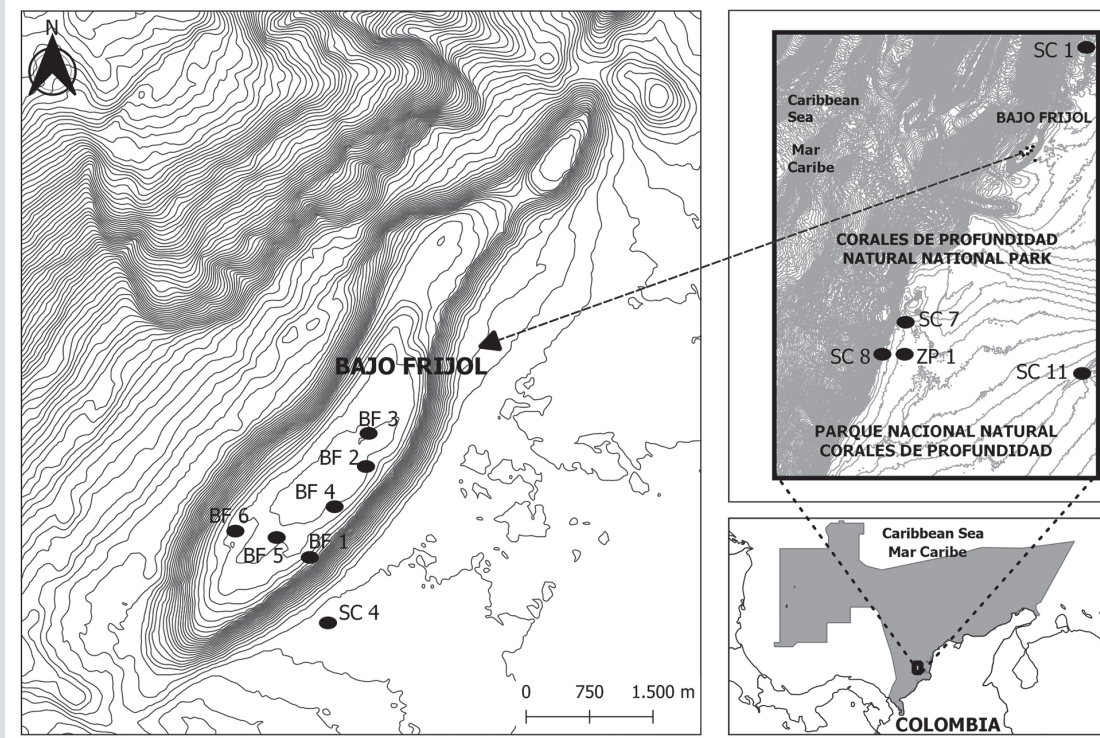


Figura 1. Ubicación del PNNCP y las estaciones muestreadas (elaborado por Christian Díaz-Sánchez, 2020). BF: Bajo Frijol. ZP: zona de pesca; SC: sector del PNNCP.

Figure 1. Location of the CPNNP and the stations sampled (created by Christian Díaz-Sánchez, 2020). BF: Bajo Frijol. ZP: fishing zone; SC: sector of CPNNP.

Procedimiento de laboratorio

Los peces se codificaron y se registró la longitud total (Lt) y peso total (Pt). Se realizó un corte longitudinal en la región ventral en sentido posteroanterior y se extrajo el aparato digestivo que se pesó en una balanza analítica ($\pm 0,0001$ g). El contenido se vació en un colador, el material obtenido se lavó con agua de mar eliminando los jugos gástricos y se almacenó en tarros plásticos rotulados. Las presas se separaron por grupos taxonómicos, preservándolas en etanol al 70 % para su identificación. Cuando fue posible, las presas fueron medidas (Lt) y pesadas individualmente. Las presas que se encontraron deterioradas o despedazadas fueron clasificadas en ítems generales como restos de crustáceos y restos de peces, vértebras, huesos y escamas. El material con un alto grado de digestión se categorizó como materia orgánica no identificable (MONI).

Para análisis isotópico de cada ejemplar se extrajo $\approx 1 \text{ cm}^3$ de músculo que se almacenó en un vial que se colocó en un horno a 60°C durante 48 h para desecar las muestras. Para extraer los lípidos cada muestra fue colocada en 25 mL de éter petróleo, se agitó con un sonicador por 15 min y finalmente se centrifugó tres veces a 2200 r.p.m. a baja temperatura. Posteriormente fueron lavadas tres veces con agua desionizada y colocadas nuevamente en el sonicador durante 10 min para eliminar urea (Kim y Koch, 2012). Cada muestra se maceró en mortero de vidrio para homogenizar el tejido. Se obtuvo una submuestra (0,6-1,0 mg), pesada en una balanza analítica ($\pm 0,0001$ g) y almacenada en cápsula de estaño (8×5 mm). Los isótopos de carbono y nitrógeno fueron determinados en un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 NC con una interfaz ConFlo III conectado un espectrómetro de masas Delta Plus XP (EA-IRMS; ThermoQuest) en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra en Granada, España.

Se extrajeron y pesaron las dos gónadas y el hígado, y se pesó el pez eviscerado. Se fijó en formalina al 4 % una fracción de tejido de la parte media de las dos gónadas que posteriormente fueron sometidas a técnicas de deshidratación, impregnación, penetración, corte y tinción en sucesivas soluciones de hematoxilina de Harris-eosina (Martoja y Martoja-Pierson, 1970). Se determinó microscópicamente el sexo y a las hembras se les asignó el estado de desarrollo (Brown-Peterson *et al.*, 2011). Considerando que la especie es desovadora parcial asincrónica (Morris *et al.*, 2011; Fogg *et al.*, 2017; Eddy *et al.*, 2019), el estado de madurez más avanzado observado en los oocitos definió el estado reproductivo asignado. Los machos se categorizaron como maduros e inmaduros.

Laboratory procedure

Fish were codified, and the total length (TL) and total weight (Tw) were recorded. A longitudinal cut was made in the belly area in the posterior-anterior direction, and the digestive tract was extracted and then weighed on an analytical scale (± 0.0001 g). The content was poured into a strainer, and the obtained material was washed with seawater to eliminate the gastric acids and stored in labeled plastic jars. Preys were separated by taxonomic groups for their identification, preserving them in 70 % ethanol. When possible, they were measured (TL) and individually weighted. Deteriorated or torn preys were classified under general items as crustaceans, fish, vertebrae, bones, and scale remains. The highly digested material was categorized as non-identifiable organic material.

For the isotopic analysis of each specimen, $\approx 1 \text{ cm}^3$ of muscle was extracted and stored in a vial then put in an oven at 60°C for 48 h to desiccate the samples. To extract the lipids, each sample was placed in 25 mL of petroleum ether, stirred with a sonicator for 15 min, and finally centrifuged three times at 2200 rpm at a low temperature. Later, they were washed three times with deionized water and placed back in the sonicator for 10 min to eliminate urea (Kim and Koch, 2012). Each sample was macerated in a glass mortar to homogenize the tissue. A subsample (0.6-1.0 mg) was obtained, weighted on an analytical scale (± 0.0001 g), and stored in a tin capsule (8×5 mm). The carbon and hydrogen isotopes were determined on a Carlo Erba NA 1500 NC elemental analyzer with a ConFlo III interface connected to a Delta Plus XP (EA-IRMS; ThermoQuest) mass spectrometer in the Andalusian Earth Sciences Institute in Granada, Spain.

Both gonads and liver were extracted and weighted, and the eviscerated fish were weighted. A fraction of the tissue from the middle part of the two gonads was fixed in 4 % formalin and later subjected to dehydration, impregnation, penetration, cutting, and staining techniques in successive Harris hematoxylin-eosin solutions (Martoja and Martoja-Pierson, 1970). Sex was macroscopically determined, and females were assigned to their development stage (Brown-Peterson *et al.*, 2011). Considering that the species is an asynchronous partial spawner (Morris *et al.*, 2011; Fogg *et al.*, 2017; Eddy *et al.*, 2019), the assigned reproductive stage was defined by the most advanced maturity stage observed in oocytes. Males were categorized as mature and immature.

Análisis de datos

Se calcularon medidas de tendencia central (media aritmética) y dispersión (error estándar, coeficiente de variación, valores máximo y mínimo). Se evaluó el ajuste de datos a la distribución normal con la prueba de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene (Zar, 2010). Se evaluaron diferencias de la talla y el peso entre sexos con la prueba de Mann-Whitney (datos sin normalidad pero con homogeneidad de varianzas) y de las señales isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) mediante la prueba t-Student dado que se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Zar, 2010; McDonald, 2014).

La composición alimentaria de la especie se describió usando índices numérico -% N-, gravimétrico -% P- y frecuencia -% F- (Hyslop, 1980). Para corroborar la importancia de cada componente alimentario se utilizó el índice de importancia relativa -IIR- (Pinkas *et al.*, 1971):

$$IIR = (\% P + \% N) \% F$$

Para determinar si el pez león es depredador especialista o generalista se aplicó el índice estandarizado de Levin (Krebs, 1999):

$$B' = 1 / \sum (\frac{P_j^2}{u_j})$$

Fluctúa entre 0 y 1. Valores menores a 0,6 indican que la especie tiende a ser especialista y mayores a 0,6 generalista (Labropoulou y Eleftheriou, 1997).

Los valores de los isótopos estables (δ) se calcularon mediante la fórmula

$$\delta^{15}\text{N} \text{ o } \delta^{13}\text{C} = [R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}]-1 \times 100$$

siendo R_{muestra} la proporción entre los isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ para $\delta^{15}\text{N}$ y la proporción de los isótopos $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ para $\delta^{13}\text{C}$ (Park y Epstein, 1961). Utilizando la función SIBER (*Stable Isotope Bayesian Ellipses in R*) se determinó la amplitud isotópica del pez león por sexo a través de elipses estandarizadas (Jackson *et al.*, 2011). La estimación de traslapeo isotópico se estimó utilizando la función *nicheROVER* en R (Lysy *et al.*, 2015), la cual se basa en el método bayesiano que calcula probabilidad de traslapeo utilizando información multidimensional como indicadores del nicho. Esta función se calculó con 10^4 iteraciones y 95 % de probabilidad de datos de cada grupo (i.e. machos vs hembras y hembras vs machos) que se encuentra en el espacio isotópico.

Data analysis

Measures of central tendency were calculated (arithmetic mean) and dispersion (standard error, coefficient of variation, maximum and minimum values). The data fitting to the normal distribution was assessed through the Shapiro-Wilk test, and the variance homogeneity through the Levene test (Zar, 2010). The size and weight differences between sexes were assessed through the Mann-Whitney test (not normal data but with variance homogeneity), and the carbon isotopic signals ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) through the t-Student test, given that the normality and homogeneity assumptions on the variances were met (Zar, 2010; McDonald, 2014).

The food composition of this species was described using numerical -% N-, gravimetric -% P-, and frequency indices -% F- (Hyslop, 1980). To confirm the importance of each food component, the relative importance index -RII- (Pinkas *et al.*, 1971) was used:

$$RII = (\% P + \% N) \% F$$

To determine whether lionfish are specialist or generalist predators, the Levin standardized index was applied (Krebs, 1999):

$$B' = 1 / \sum (\frac{P_j^2}{u_j})$$

This index fluctuates between 0 and 1. Values lower than 0.6 indicate that the species tend to be specialist, and higher than 0.6 imply a generalist species (Labropoulou and Eleftheriou, 1997).

The values of the stable isotopes (δ) were calculated through the formula

$$\delta^{15}\text{N} \text{ o } \delta^{13}\text{C} = [R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}]-1 \times 100$$

with R_{sample} being the proportion between the isotopes $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ for $\delta^{15}\text{N}$ and the proportion of the isotopes $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ for $\delta^{13}\text{C}$ (Park and Epstein, 1961). Using the SIBER (*Stable Isotope Bayesian Ellipses in R*) function, the isotopic amplitude of lionfish by sex was determined through standardized ellipses (Jackson *et al.*, 2011). The estimation of isotopic overlap was estimated using the *nicheROVER* function in R (Lysy *et al.*, 2015), which is based on the Bayesian method that calculates the overlap probability using multidimensional information as niche indicators. This function was calculated with 10^4 iterations and 95 % data probability in each group (i.e., males vs. females, and females vs. males) found in the isotopic space.



Para cada sexo se determinó relación talla-peso ajustando los datos al modelo:

$$Pt = a \times Lt^b$$

donde Pt es peso total, Lt longitud total, a el intercepto y b el coeficiente de crecimiento (Csirke, 1989). Se evaluó si coeficiente de crecimiento era significativamente diferente de 3, con una prueba t-Student (Pauly, 1984) considerándose crecimiento isométrico si b no es significativamente diferente a 3 y alométrico en caso contrario.

Como indicadores de condición física de los peces se calcularon el índice gonadosomático (IGS), el índice hepatosomático (IHS) y el factor de condición de Fulton (FC) expresados en porcentaje (Lloret *et al.*, 2014):

$$FC = 100 \times \frac{Pt}{Lt^3} \quad IGS = 100 \times \frac{Pg}{Pe} \quad IHS = 100 \times \frac{Ph}{Pe}$$

donde Pt es peso total (g), Lt longitud total (cm), Pg peso húmedo de la gónada (g), Pe peso eviscerado (g) y Ph peso húmedo del hígado (g). Estos índices se analizaron por sexo y estado de madurez gonadal.

RESULTADOS

Abundancia y características de los fondos

Se observaron 237 ejemplares de pez león entre 35 y 160 m de profundidad, 228 se encontraron en la ZMS, principalmente con el método de buceo de circuito cerrado. En ZMM y ZMI se evidenciaron cuatro y cinco individuos respectivamente, seis se observaron por medio de ROV, dos con cámara de deriva y uno capturado incidentalmente en una nasa.

Los estratos de profundidad presentaron fondos con diferentes tipos de relieves generalmente con agregaciones de peces juveniles. En ZMS se observaron esponjas grandes tipo barril, fondos duros cubiertos de algas y montículos rocosos con presencia de corales (BF1-BF6 y SC4). En ZMM se registraron grandes rocas con fauna asociada (SC1 y SC11). ZMI se caracterizó por fondos blandos con fauna dispersa (SC4, SC7 y SC8), con rocas pequeñas o medianas (Figura 2; Tabla 1).

For each sex the weight-size ratio was determined by adjusting data to the model:

$$Pt = a \times Lt^b$$

where Pt is the total weight, Lt total length, a is the intercept, and b is the growth coefficient (Csirke, 1989). A significant difference of the growth coefficient from 3 was assessed with a t-Student test (Pauly, 1984), considering the growth as isometric if b is not significantly different from 3, and allometric otherwise.

As indicators of the physical conditions of the fish, the gonadosomatic (IGS) and hepatosomatic (IHS) indices and Fulton's condition factor (CF) were calculated, which were expressed as percentages (Lloret *et al.*, 2014):

$$FC = 100 \times \frac{Pt}{Lt^3} \quad IGS = 100 \times \frac{Pg}{Pe} \quad IHS = 100 \times \frac{Ph}{Pe}$$

where Pt is the total weight (g), Lt the total length (cm), Pg the wet weight of the gonad (g), Pe the eviscerated weight (g), and Ph the liver wet weight (g). These indices were analyzed by sex and gonadal maturity stage.

RESULTS

Abundance and characteristics of bottoms

Two hundred thirty-seven (237) lionfish specimens were observed between 35 and 160 m depth, 228 were found in the UMZ, mainly with the closed-circuit dive method. In MMZ and LMZ, four and five individuals were seen, respectively. Six were observed with ROV, two with a drift camera, and one was initially caught in a fish trap.

The depth strata showed bottoms with different types of reliefs, generally with aggregations of juvenile fish. In the UMZ, large barrel sponges were observed, hard bottoms covered by algae, and rocky knolls with coral presence (BF1-BF6 and SC4). In the MMZ, big rocks with associated fauna were found, (SC1 and SC11). The LMZ was characterized by soft bottoms with dispersed fauna, (SC4, SC7, and SC8), with medium or small rocks (Figure 2; Table 1).

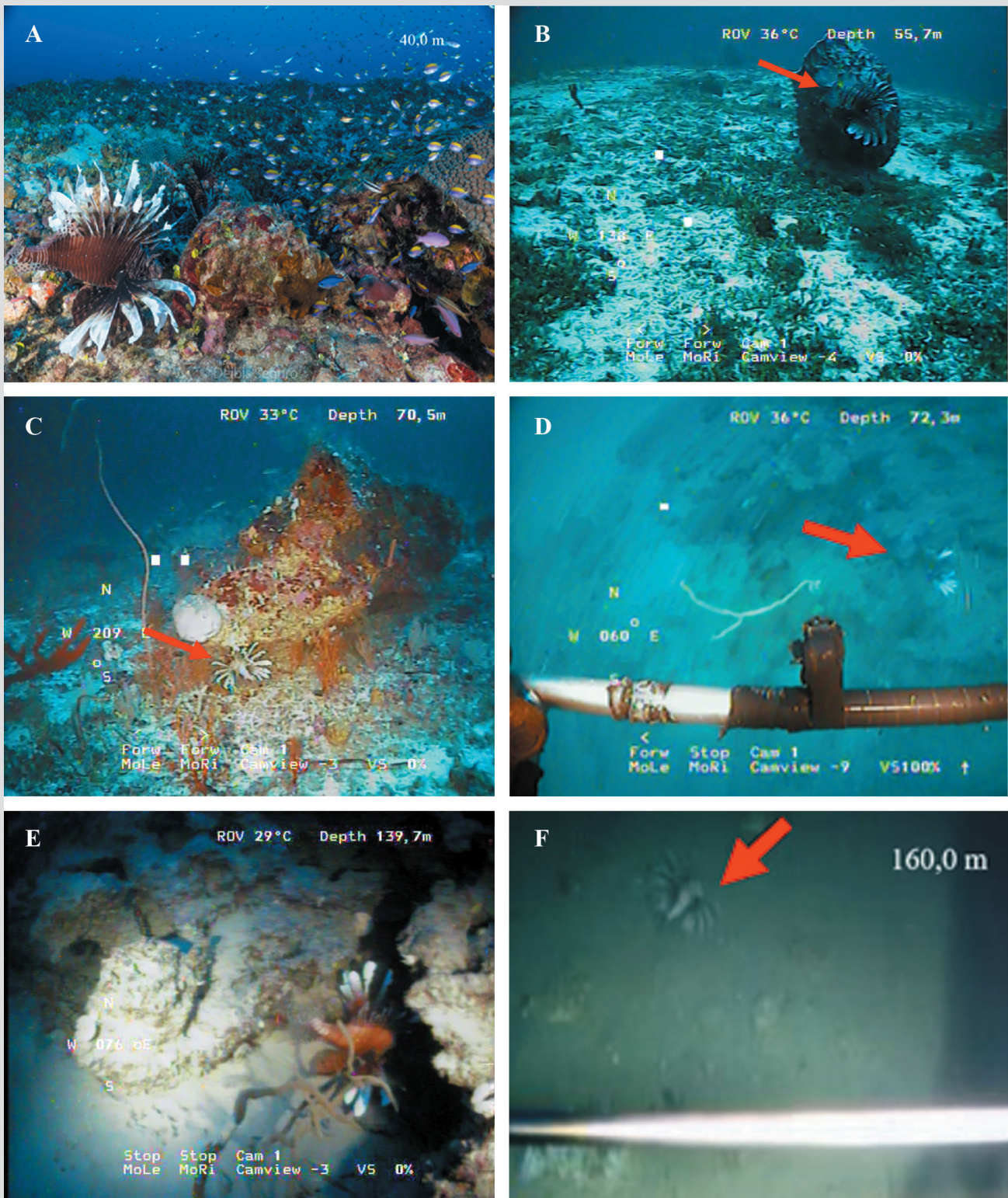


Figura 2. Sitios en los que fueron observados peces león en el PNNCP. ZMS (a y b), ZMM (c y d), y ZMI (e y f). Foto a (Deibis Seguro). Fotos b, c, d y e (Cedeño-Posso *et al.*, 2015). Foto f (Cedeño-Posso *et al.*, 2017).

Figure 2. Sites where lionfish were observed in the CPNNP. UMZ (a and b), MMZ (c and d), and LMZ (e and f). Photo a by Deibis Seguro; photos b, c, d, and e by Cedeño-Posso *et al.* (2015); photo f by Cedeño-Posso *et al.* (2017).



Tabla 1. Características de las estaciones y abundancia del pez león. ZMS: zona mesofótica superior. ZMM: zona mesofótica media. ZMI: zona mesofótica inferior. BF: Bajo Frijol. ZP: zona de pesca. SC: sector del PNNCP.

Table 1. Characteristics of the sampled stations and lionfish abundance. UMZ: upper mesophotic zone. MMZ: medium mesophotic zone. LMZ: lower mesophotic zone. BF: Bajo Frijol. ZP: fishing area. SC: CPNNP sector.

Estación / Station	Profundidad / Depth (m)	Zona / Zone	Abundancia / Abundance	Muestras / Samplings	Descripción del fondo / Bottom description
BF1	40.0-43.1	ZMS / UMZ	56	10	Fondo de bajo relieve, cubierto por rodolitos calcáreos, cascajo y algas. Gran variedad de esponjas (e.g. <i>Svenzea zeai</i> , y <i>Callyspongia</i> sp.), predominando <i>Xestospongia muta</i> . Ocasionalmente promontorios rocosos de origen coralino con presencia de octocorales, coralimorfarios y corales duros (e. g. <i>Montastraea cavernosa</i> , <i>Porites</i> sp., y <i>Mycetophyllia</i> sp.). Grandes agregaciones de peces (principalmente juveniles), crustáceos y moluscos. / Low relief bottom, covered by calcareous rhodoliths, rubble, and algae. A wide variety of sponges (e.g., <i>Svenzea zeai</i> , and <i>Callyspongia</i> sp.), predominating <i>Xestospongia muta</i> . Occasional rocky promontories of coral origin with the presence of octocorals, coralimorphs, and hard coral (e.g., <i>Montastraea cavernosa</i> , <i>Porites</i> sp., and <i>Mycetophyllia</i> sp.). Large aggregations of fish (mainly juveniles), crustaceans, and mollusks.
BF2	34.7-38.0		65	6	
BF3	35.0-37.1		9	5	
BF4	35.4-37.0		61	6	
BF5	38.5		17	2	
BF6	43.7-45.0		19	3	
ZP1	103.0	ZMI / LMZ	1	1	No hay descripción detallada del fondo. Con base en mapa geomorfológico del Parque, la zona se encuentra al borde de la plataforma continental en un área de baja pendiente, con pequeñas ondulaciones y canales submarinos, que pueden servir de refugio y hábitat para peces. El pez león fue capturado incidentalmente con nasa ilegal. / There is no detailed description of the bottom. Based on a geomorphologic map of the park, the zone is found on the edge of the continental shelf in a low slope area, with small undulations and submarine channels, which may serve as shelter and habitat for fish. Lionfish was incidentally caught with an illegal fish trap.
SC1	71.0-76.9	ZMM / MMZ	2	1	Fondo duro y homogéneo cubierto por algas. Montículos dispersos de rocas grandes con octocorales, esponjas erectas e incrustantes, algunas especies de invertebrados y peces. / Hard and homogeneous bottom covered by algae. Disperse high-rock knolls with octocorals, erect and fouling sponges, some invertebrate species, and fish.
SC4	55.7	ZMS / UMZ	1	1	En la zona superior fondo principalmente duro, de pendiente homogénea y cobertura algal. Se evidencian esponjas de gran tamaño y rocas de tipo coralíneas con fauna asociada. En zona profunda aumenta la pendiente y el fondo es más descubierto, con arena fina y montículos de rocas grandes con esponjas, octocorales y peces asociados. / In the upper zone, the bottom is mainly hard, with a homogeneous slope and algal cover. Large size sponges can be seen and coralline-type rocks with associated fauna. In a deep zone, the slope increases, and the bottom is more uncovered, with fine sand and big-rock knolls with sponges, octocorals, and associated fish.
SC4	139.9	ZMI / LMZ	1	1	In the upper zone, the bottom is mainly hard, with a homogeneous slope and algal cover. Large size sponges can be seen and coralline-type rocks with associated fauna. In a deep zone, the slope increases, and the bottom is more uncovered, with fine sand and big-rock knolls with sponges, octocorals, and associated fish.
SC 7	113.5		1	1	Se presenta una pendiente plana con fondos blandos y fauna dispersa. Presencia de algunas especies de esponjas pequeñas, octocorales, erizos y pargos. / There is a flat slope with soft bottoms and disperse fauna. Presence of some species of small sponges, octocorals, hedgehogs, and porgies.
SC11	72.3-81.9	ZMM / MMZ	2	1	Fondo arenoso con rocas grandes octocorales y esponjas asociadas. / Sandy bottom with big rocks, octocorals, and associated sponges.
SC8	120.0-160.0	ZMI / LMZ	2	2	Fondo blando con fauna asociada a rocas de tamaño variable. Presencia de esponjas barril, lirios de mar, ofiuros, octocorales y corales escleractinios (<i>Madracis</i> spp.). Peces de las familias Holocentridae, Monacanthidae, Muraenidae y Labridae. / Soft bottom with fauna associated with variable size rocks. Presence of barrel sponges, crinoids, ophiuroids, octocorals, and Scleractinia (<i>Madracis</i> spp.). Fish from the Holocentridae, Monacanthidae, Muraenidae, and Labridae families.

En SC8 se observó un pez león a 160 m, asociado a fondo blando con rocas, siendo el ejemplar en el PNNCP registrado a mayor profundidad. En esa estación se registró presencia del coral *Madracis* sp. y gran variedad de equinodermos, corales y octocorales (Figura 2f).

In SC8 a lionfish was observed at 160 m, associated with a soft bottom with rocks, being the best specimen in CPNNP recorded at higher depth. In that station, the presence of *Madracis* sp. coral was recorded along with a wide variety of echinoderms, corals, and octocorals (Figure 2f).

Características morfológicas y relación talla-peso

Se capturaron 75 individuos de *P. volitans* con una talla ($\bar{x} \pm EE$) de $30,5 \pm 3,5$ cm y un peso de $376,5 \pm 43,5$ g. El pez más pequeño midió 19,0 cm y el más grande 42,0 cm, y el peso osciló entre 61 y 790 g. Los machos fueron significativamente más grandes (prueba de Mann-Whitney, $U_{11,39} = 396,0$; $P < 0,001$) y pesados (prueba de Mann-Whitney, $U_{11,39} = 404,5$; $P < 0,001$) que las hembras. Las relaciones entre longitud y peso estimadas fueron isométricas para hembras (prueba t, $t_1 = 1,16$; $P = 0,25$), machos (prueba t, $t_1 = 0,89$; $P = 0,57$) y sexos combinados (prueba t, $t_1 = 0,56$; $P = 0,37$) (Figura 3). Sin embargo, la comparación de los modelos obtenidos indica que el crecimiento entre sexos es diferente (Ancova, $F_{3,71} = 235,4$; $P < 0,001$).

Morphologic characteristics and size-weight ratio

Seventy-five individuals of *P. volitans* were captured with a length ($\bar{x} \pm EE$) of 30.5 ± 3.5 cm and a weight of 376.5 ± 43.5 g. The size of the smallest fish was 19.0 cm, the largest was 42.0 cm, and the weight was between 61 and 790 g. Males were significantly larger (Mann-Whitney's test, $U_{11,39} = 396.0$; $P < 0.001$) and heavier than females. The estimated ratios between length and weight were isometric for females (t test, $t_1 = 1.16$; $P = 0.25$), males (t test, $t_1 = 0.89$; $P = 0.57$), and combined sexes (t test, $t_1 = 0.56$; $P = 0.37$) (Figure 3). However, the comparison of the obtained models indicates that growth is different between sexes (Ancova, $F_{3,71} = 235.4$; $P < 0.001$).

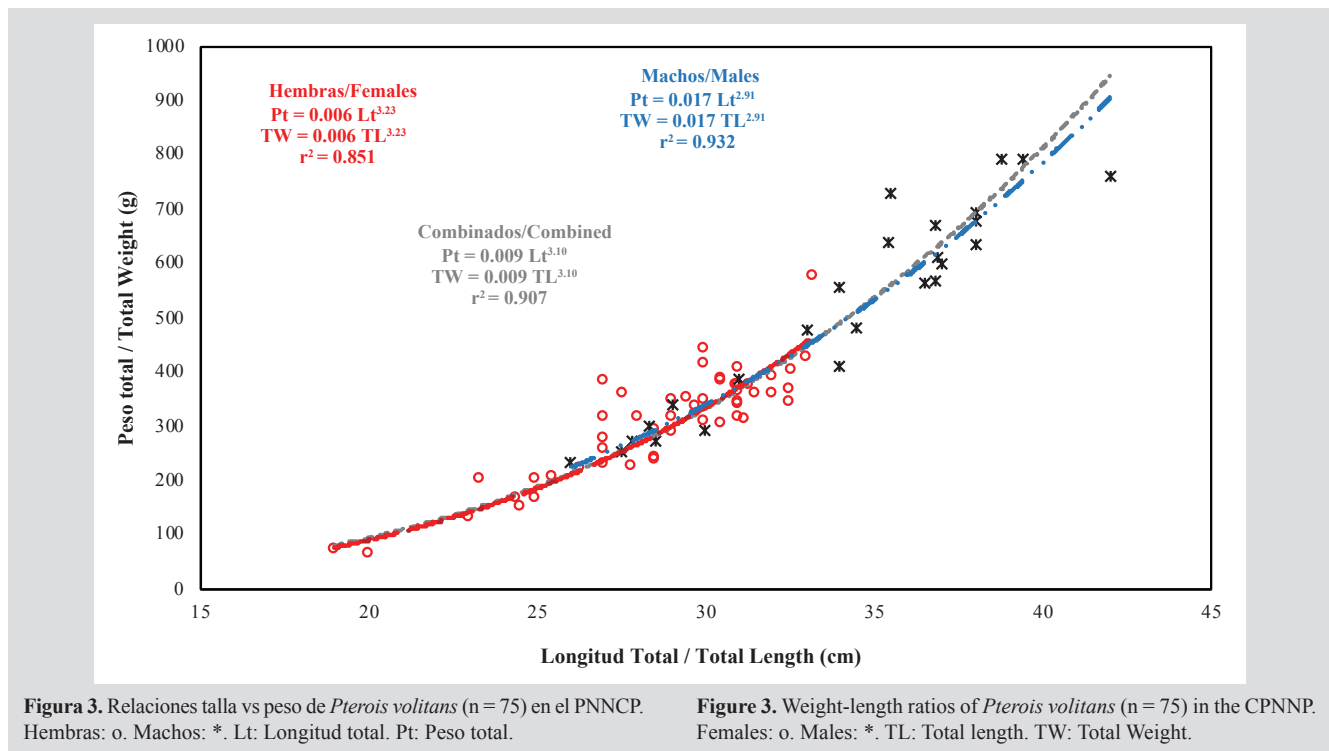


Figura 3. Relaciones talla vs peso de *Pterois volitans* (n = 75) en el PNNCP. Hembras: o. Machos: *. Lt: Longitud total. Pt: Peso total.

Figure 3. Weight-length ratios of *Pterois volitans* (n = 75) in the CPNNP. Females: o. Males: *. TL: Total length. TW: Total Weight.

Hábitos alimentarios

De 75 estómagos analizados 66 (88 %) presentaron alimentos o restos de presas parcialmente digeridas y 9 estuvieron vacíos (12 %). Se identificaron 16 componentes alimentarios, siendo los crustáceos la categoría con mayor número de componentes (S = 10) en la dieta. Los restos de peces y MONI presentaron los mayores % P y % F (Tabla 2). De acuerdo con % N y % P las familias más importantes de teleosteos fueron Acanthuridae y Monacanthidae. Asimismo, esas dos fueron las de mayor frecuencia en el grupo de los

Food habits

Out of 75 analyzed stomachs, 66 (88 %) showed partially digested food or prey remains and 9 (12 %) were empty. 16 food components were identified, with crustaceans being the category with the higher number of components (S = 10) in the diet. The fish and NIOM remains showed the highest % P and % F (Table 2). According to the results obtained for % N and % P, the most important teleostean families were Acanthuridae and Monacanthidae. Likewise, those two had the highest frequency in the fish group (Table 2).

peces (Tabla 2). Entre los crustáceos las familias con mayor % N y % P fueron Penaeidae y Palicidae, y con mayor % F fueron Palaemonidae y suborden Dendrobranchiata. De acuerdo con el % IIR, Acanthuridae fue la familia de mayor importancia, seguida por familias Penaeidae y Monacanthidae. La amplitud de nicho trófico del pez león en este ambiente es baja ($Bi = 0,22$).

El análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}C$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$) fue realizado a 19 hembras ($30,5 \pm 4,4$ cm) y a 11 machos ($35,6 \pm 3,6$ cm). En general, la media de $\delta^{13}C$ fue de $-17,08 \pm 0,36$ ‰ (de $-17,96$ a $-16,74$ ‰) y el de $\delta^{15}N$ fue de $8,68 \pm 0,46$ ‰ (de $7,38$ a $9,66$ ‰). Los machos tuvieron un enriquecimiento de carbono ($-17,06 \pm 0,27$ ‰ de $\delta^{13}C$) similar al de hembras ($-17,15 \pm 0,50$ ‰ de $\delta^{13}C$), sin diferencias significativas (t-Student, $t_{28} = 1,2 \times 10^{-3}$; $P = 0,17$). Igualmente, los machos presentaron similar enriquecimiento de nitrógeno ($8,85 \pm 0,35$ ‰ de $\delta^{15}N$) que hembras ($8,60 \pm 0,54$ ‰ de $\delta^{15}N$), no detectándose tampoco diferencias significativas (t-Student, $t_{28} = 1,4$; $P = 0,17$).

El área de la elipse (SEAc) calculada mediante un modelo bayesiano fue de $0,49$ ‰ en machos y $0,52$ ‰ en hembras (Figura 4) consumiendo presas con un estrecho intervalo de $\delta^{13}C$ ($\approx 1,4$ ‰) y $\delta^{15}N$ ($\approx 2,3$ ‰). Se evidencia traslapeo de nicho isotópico entre sexos (machos vs hembras: $74,9$ % y hembras vs machos: $76,8$ %) indicando que a pesar de las diferencias de tamaño no hay un uso diferencial significativo de recursos o consumo de especies distintas como presas principales.

Tabla 2. Índices tróficos porcentuales de las presas de *Pterois volitans* identificadas. N: número de individuos. % N: porcentaje en número. % P: porcentaje en peso. % FR: frecuencia relativa. % IIR: porcentaje del índice de importancia relativa. MONI: Materia orgánica no identificada.

Presas / Prey	N	N (%)	P / W (%)	FR / F (%)	IIR / RII (%)
Teleostei					
Acanthuridae	7	19.44	14.36	7.58	9.60
Holocentridae	1	2.78	1.32	1.52	0.23
Monacanthidae	4	11.11	5.66	3.03	1.90
Labridae	1	2.78	1.60	1.52	0.25
Serranidae	1	2.78	0.07	1.52	0.16
Pomacentridae	1	2.78	1.04	1.52	0.22
Crustacea					
Crangonidae	1	2.78	0.61	1.52	0.19
Penaeidae	5	13.89	5.85	3.03	2.24

Among the crustaceans, the families with the highest % N and % P were Penaeidae and Palicidae, and Palaemonidae and the suborder Dendrobranchiata showed the highest % F. According to % RII, the Acanthuridae family was the most important, followed by Penaeidae and Monacanthidae. The trophic niche breadth of lionfish in this environment is low ($Bi = 0.22$).

Carbon stable isotope ($\delta^{13}C$) and nitrogen ($\delta^{15}N$) analyses were conducted on 19 females (30.5 ± 4.4 cm) and 11 males (35.6 ± 3.6 cm). In general, the mean of $\delta^{13}C$ was -17.08 ± 0.36 ‰ (from -17.96 to -16.74 ‰) and 8.68 ± 0.46 ‰ for $\delta^{15}N$ (from 7.38 to 9.66 ‰). Males had a carbon enrichment of (-17.06 ± 0.27 ‰ of $\delta^{13}C$) like the females (-17.15 ± 0.50 ‰ of $\delta^{13}C$), without significant differences (t-Student, $t_{28} = 1.2 \times 10^{-3}$; $P = 0.17$). Likewise, males showed similar nitrogen enrichment (8.85 ± 0.35 ‰ of $\delta^{15}N$) as females (8.60 ± 0.54 ‰ of $\delta^{15}N$), with no significant differences (t-Student, $t_{28} = 1.4$; $P = 0.17$).

The ellipse area (SEAc) calculated through a Bayesian model was 0.49 ‰ in males, and 0.52 ‰ in females (Figure 4) consuming preys with a narrow interval of $\delta^{13}C$ (≈ 1.4 ‰) and $\delta^{15}N$ (≈ 2.3 ‰). There is a trophic niche overlap between sexes (males vs. females: 74.9 % and females vs. males: 76.8 %) indicating that despite the differences in size, there is no significant differential use of resources or consumption of different species as main preys.

Table 2. Percentage regarding trophic indices of the prey of *Pterois volitans*. N: number of individuals. % N: percentage by number. % W: percentage by weight. % FO: frequency of occurrence. % RII: index of relative importance. UOM: Unidentified organic matter.

Presas / Prey	N	N (%)	P / W (%)	FR / F (%)	IIR / RII (%)
Palaemonidae	3	8.33	2.73	4.55	1.89
Dendrobranchiata	3	8.33	2.45	4.55	1.84
Squillae	1	2.78	0.71	1.52	0.20
Portunidae	1	2.78	0.52	1.52	0.19
Mithracidae	1	2.78	0.52	1.52	0.19
Pseudosquillae	2	5.56	1.67	3.03	0.82
Palicidae	3	8.33	3.16	3.03	1.30
Caridea	1	2.78	0.05	1.52	0.16
Restos de peces / Fish remains	-	-	29.40	27.27	-
Restos de crustáceos / Crustacean remains	-	-	0.71	1.52	-
MONI / UOM	-	-	27.58	46.97	-

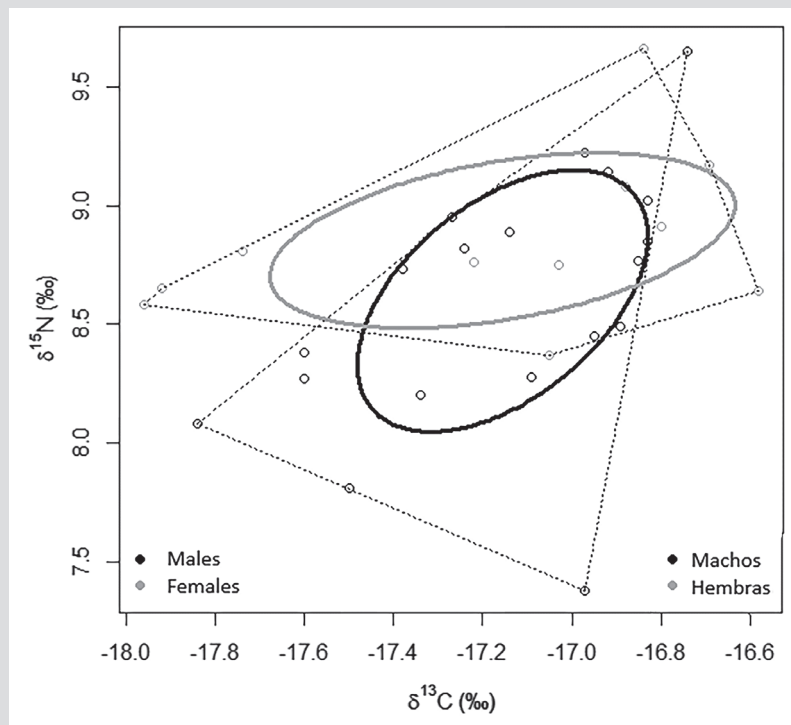


Figura 4. Amplitud del nicho isotópico de cada sexo. Las elipses estándar (nichos isotópicos) creadas por el análisis SIBER (SEA_s) se superponen con los datos individuales (círculos). Elipse clara: hembras; elipse oscura: machos.

Figure 4. Amplitude of the isotopic niche of each sex. The standard ellipses (isotope niches) created by the SIBER (SEA_s) analysis overlap with the individual data (circles). Light ellipse: females; dark ellipse: males.

Reproducción

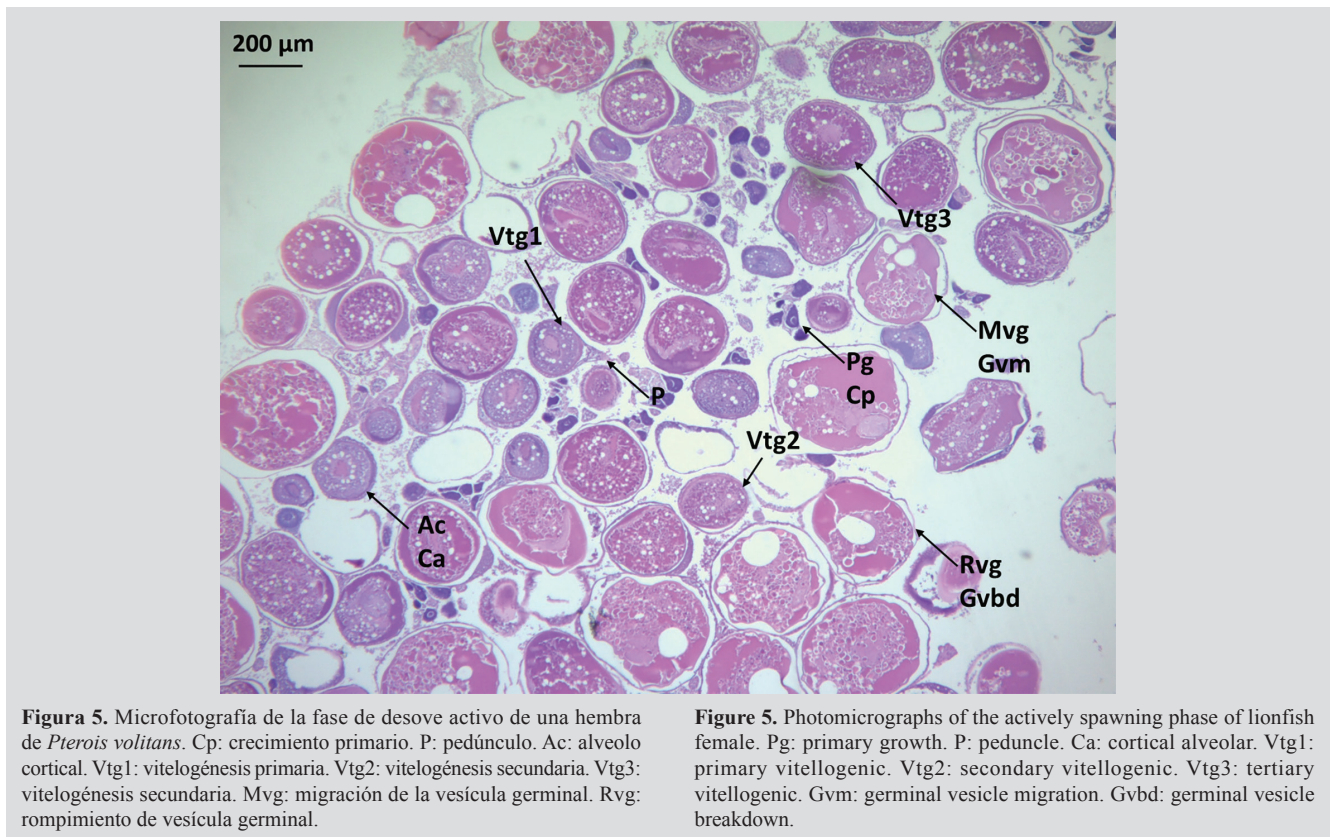
Con base en la inspección visual de las gónadas, de los 75 peces colectados 50 fueron hembras y 25 machos. Se analizaron preparaciones histológicas de 50 individuos encontrando que todos eran maduros, 78 % eran hembras (19-33 cm, 61-440 g) y 22 % machos (29-42 cm, 338-760 g).

Reproduction

Based on the visual inspection of gonads, 50 out of the 75 fish collected were females and 25 males. Histological preparations of 50 individuals were analyzed, finding that all of them were mature. 78 % were females (19-33 cm, 61-440 g), and 22 % were males (29-42 cm, 338-760 g).

En hembras predominó la fase de regresión ($n = 15$), seguida de desove activo ($n = 10$), desove ($n = 9$) y desarrollo tardío ($n = 5$). Los peces en desarrollo fueron clasificados como tardíos ya que eran observables oocitos en crecimiento primario, alveolo cortical y vitelogenados (primarios y secundarios). En fase de desove eran evidentes oocitos vitelogenados terciarios, así como folículos postovulatorios; aquellos casos donde se observó migración o ruptura de la vesícula germinal fueron asignados como desove activo. Las gónadas en regresión se caracterizaron por la presencia no solo de folículos postovulatorios sino también de atresias. Por su desarrollo ovocitario asincrónico pueden observarse varias etapas de la ovogénesis en el mismo ovario en desove activo (Figura 5). En todos los casos, las asignaciones realizadas macroscópicamente por inspección visual de las gónadas correspondieron con las microscópicas.

In females the regression stage was predominant ($n = 15$), followed by active spawning ($n = 10$), spawning ($n = 9$) and late development ($n = 5$). Developing fish were classified as late because oocytes in primary growth, cortical alveolus, and vitellogenesis (primary and secondary) were observed. In the spawning stage, tertiary vitellogenated oocytes were evident, as well as post-ovulatory follicles; cases where the migration or rupture of the germinal vesicle was observed were assigned as active spawning (Figure 5). The gonads in regression were characterized by the presence not only of post-ovulatory follicles, but also of atresia. Due to its oocyte asynchronous development, several stages of the oogenesis in the same ovary in active spawning (Figure 5) can be observed. In all cases, the assignments, made macroscopically by visual inspection of the gonads, matched the microscopic ones.



Condición corporal de los peces y ciclo gonadal

El factor de condición (FC) e índices gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) se muestran en la Figura 6. En hembras, el FC aumentó con el desarrollo gonadal (a medida que aumentó IGS) y alcanzó un pico en fase de desove activo, para ir disminuyendo después en regresión. El FC de

Fish body condition and gonadal cycle

The condition factor (CF) and the gonadosomatic (GSI) and hepatosomatic (HSI) indices are shown in Figure 6. In females, the CF increased with the gonadal development (as the GSI increased) and reached a peak in the active spawning stage, to then decrease in regression.

machos maduros fue alto y similar al de las hembras durante el período de desove, mientras que IGS e IHS fueron bajos comparativamente. Los estados de madurez avanzados (desove y desove activo) se presentaron en hembras entre 25 y 33 cm Lt, aunque hubo registro de un individuo de 19 cm Lt en fase de regresión.

The CF of mature males was comparatively low. Advanced maturity stages (spawning and active spawning) were seen in females between 25 and 33 cm TL, although an individual of 19 cm TL was recorded in the regression stage.

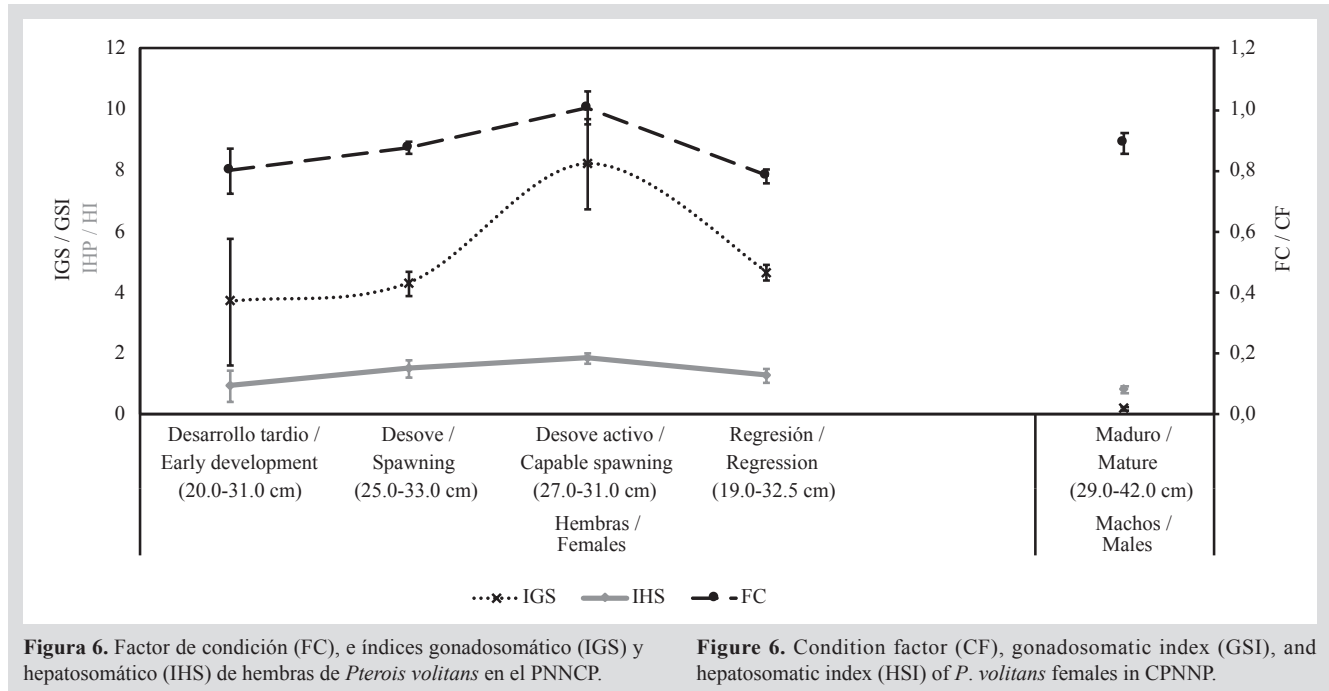


Figura 6. Factor de condición (FC), e índices gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de hembras de *Pterois volitans* en el PNNCP.

Figure 6. Condition factor (CF), gonadosomatic index (GSI), and hepatosomatic index (HSI) of *P. volitans* females in CPNNP.

DISCUSIÓN

La presencia del pez león en las tres zonas ecológicas de los ECM del PNNCP (35-160 m de profundidad), coincide con lo encontrado en otros sectores del mar Caribe (Andradi-Brown, 2019) e indica el éxito de la colonización en ambientes mesofóticos del Caribe colombiano. La mayor cantidad de avistamientos en ZMS es consistente con registros en el Caribe occidental (Andradi-Brown, 2019), aunque también se debe considerar la mayor tecnología necesaria y la menor posibilidad de tiempo de buceo a mayor profundidad.

Por lo tanto, en las ZMM y ZMI del Parque existe una mayor dificultad para controlar la población del pez león mediante actividades extractivas, a lo que se suma que hay menor impacto de la pesca (Goodbody-Gringley *et al.*, 2019), debido a que la pesca con línea de mano (arte más utilizado en zonas mesofóticas y profundas) tiene baja tasa de captura para esta especie. La nasa, que es el método que mayor frecuencia de capturas proporciona (Merlano-Cera y García-Urueña, 2018), es un arte de pesca prohibido dentro del PNNCP.

DISCUSSION

The presence of lionfish in the three ecological zones of the CPNNP's MRE (35-160 m depth) coincides with the findings in other sectors of the Caribbean Sea (Andradi-Brown, 2019) and indicates colonization success in mesophotic environments in the Colombian Caribbean. The greater number of sightings in the UMZ is consistent with records in the Western Caribbean (Andradi-Brown, 2019), although the greater technology required and the reduced dive time at greater depths must also be considered.

Therefore, in the park's MMZ and LMZ, there is a higher difficulty to control the lionfish population through extractive activities, which adds to a lower impact on fishing (Goodbody-Gringley *et al.*, 2019), since hand-line fishing (most used art in mesophotic and deep zones) has a low catch rate for this species. Fish trap, the method that provides greater catch frequency (Merlano-Cera and García-Urueña, 2018), is a forbidden fishing practice inside the CPNNP.

Por tanto, en el área protegida se requiere la implementación de métodos de captura específicos para ecosistemas coralinos mesofóticos y profundos, dirigidos exclusivamente a esta especie (Harris *et al.*, 2020). La ampliación de la profundidad máxima de avistamiento en el PNNCP, hasta 160 m, corrobora la capacidad de invasión del pez león en ambientes mesofóticos, con las implicaciones que eso podría tener sobre su funcionalidad (Barbour *et al.*, 2011; Brightman-Claydon *et al.*, 2012; Agudo y Klein-Salas, 2014), teniendo en cuenta que estos ecosistemas han sido considerados de gran importancia para la conservación y protección debido a su alta riqueza íctica (Pinheiro *et al.*, 2016).

La abundancia del pez león en las zonas mesofóticas también está asociada al hábitat y disponibilidad de recurso alimentario, como ha sido evidenciado en otras zonas del Caribe (Agudo y Klein-Salas, 2014; Nuttall *et al.*, 2014). El PNNCP, por estar retirado de la costa (>32 km) y por tener un amplio intervalo de profundidad (34-1240 m), ofrece unas condiciones adecuadas para la proliferación del pez león en ambientes mesofóticos. La mayoría de avistamientos se dieron en sitios con esponjas de gran tamaño, agrupaciones de corales, octocorales y grandes rocas; la teoría afirma que la densidad del pez león en ECM es aparentemente afectada por complejidad del hábitat, lo que genera un nicho adecuado para esta especie (Andradi-Brown, 2019; Hunt *et al.*, 2019).

Adicionalmente, *Pterois* comparte el hábitat con muchas especies de peces e invertebrados de importancia ecológica y económica y busca alimento en lugares con agregaciones de peces, predominantemente de tallas pequeñas (Schmahl *et al.*, 2008). Esto coincide con lo observado en ZMS del Parque y en otras zonas mesofóticas y profundas (Nuttall *et al.*, 2014; Whitfield *et al.*, 2014), sustentando la idea de que *Pterois* impacta las poblaciones de peces nativos del Parque, ya sea por consumo de peces juveniles y especies pequeñas, como por competencia con especies mesodepredadoras nativas por presas o refugios (Goodbody-Gringley *et al.*, 2019; Hunt *et al.*, 2019).

Los especímenes capturados tuvieron una talla media mayor a la registrada en arrecifes someros del Caribe colombiano (Abril-Torres, 2012; Muñoz-Escobar y Gil-Agudelo, 2012; Gómez-Pardo, 2014; Pabón y Acero P., 2016; Romero-Arteaga, 2017; Merlano-Cera y García-Urueña, 2018). Además, también superan en tamaño a los descritos en la mayoría de estudios realizados en Atlántico occidental (ver revisión en Acero P. *et al.*, 2019), exceptuando lo encontrado por Eddy *et al.* (2016) en Bermuda ($33,5 \pm 0,2$ cm) y Muñoz *et al.* (2011) en Carolina del Norte, EE. UU. ($30,9 \pm 0,5$ cm).

Hence, in the protected area, the implementation of specific catching methods for mesophotic and coral ecosystems is required, which are exclusively directed toward this species (Harris *et al.*, 2020). The increase in the maximum sighting depth in CPNNP to 160 m confirms the fish's capabilities for invasion in mesophotic environments, with the implications that this might have on their functionality (Barbour *et al.*, 2011; Brightman-Claydon *et al.*, 2012; Agudo y Klein-Salas, 2014), considering that these ecosystems have been deemed of high importance for conservation and protection due to their high ichthyic richness (Pinheiro *et al.*, 2016).

Lionfish abundance in the mesophotic zones is also associated with the habitat and the availability of food resources, as it is evident in other Caribbean zones (Agudo and Klein-Salas, 2014; Nuttall *et al.*, 2014). The CPNNP, being away from the coast (>32 km) and having a wide depth interval (34-1240 m), offers adequate conditions for the proliferation of lionfish in mesophotic environments. Most sightings occurred in sites with large sponges, coral and octocoral groups, and big rocks; theory states that lionfish density in MRE is apparently affected by habitat complexity, which generates an adequate niche for this species (Andradi-Brown, 2019; Hunt *et al.*, 2019).

In addition, *Pterois* shares the habitat with many fish species and invertebrates of ecological and economic importance, and it looks for food in places with fish aggregations, mainly of small sizes (Schmahl *et al.*, 2008). This coincides with the observations in the park's UMZ and other mesophotic and deep zones (Nuttall *et al.*, 2014; Whitfield *et al.*, 2014), thus supporting the idea that *Pterois* impacts the park's native fish populations, either by consumption of juvenile fish and small species or by competing with native mesopredator species for preys or shelter (Goodbody-Gringley *et al.*, 2019; Hunt *et al.*, 2019).

The caught specimens had an average size larger than that recorded in shallow reefs of the Colombian Caribbean (Abril-Torres, 2012; Muñoz-Escobar and Gil-Agudelo, 2012; Gómez-Pardo, 2014; Pabón and Acero P., 2016; Romero-Arteaga, 2017; Merlano-Cera and García-Urueña, 2018). They also are larger than those described in most studies carried out in the Western Atlantic (see review in Acero P. *et al.*, 2019), except for what was found by Eddy *et al.* (2016) in Bermuda (33.5 ± 0.2 cm) and Muñoz *et al.* (2011) in North Carolina, USA (30.9 ± 0.5 cm). This agrees with the trend described in the invaded area that lionfish tend to be larger at greater depth (Andradi-Brown,

Esto concuerda con la tendencia descrita en el área invadida de que los peces león tienden a ser más grandes a mayor profundidad (Andradi-Brown, 2019; Bustos-Montes *et al.*, 2020), lo que se relaciona con que (a) las capturas se hacen primordialmente en sectores someros, lo que disminuye tamaño y peso promedio con el paso del tiempo (Frazer *et al.*, 2012; Henly, 2017) y (b) puede haber migraciones ontogénicas de ecosistemas someros a profundos (Barbour *et al.*, 2010; Biggs y Olden, 2011; Brightman-Claydon *et al.*, 2012).

Las estimaciones de las relaciones longitud-peso obtenidas no coinciden con el crecimiento alométrico registrado antes para esta especie (Barbour *et al.*, 2011; Darling *et al.*, 2011; de León *et al.*, 2013; Fogg *et al.*, 2013; Edwards *et al.*, 2014; Sandel *et al.*, 2015; Aguilar-Perera y Quijano-Puerto, 2016; Sabido-Itzá *et al.*, 2016; Villaseñor-Derbez y Fitzgerald, 2019; Chasquí *et al.*, 2020); sin embargo, se confirmó que los machos alcanzan mayores tallas (Edwards *et al.*, 2014). Fogg *et al.* (2019) afirman que el manejo de poblaciones de pez león requiere realizar estimaciones de las características del ciclo reproductivo y las tasas de crecimiento localmente, ya que en el caso de relación talla-peso existen diferencias significativas en estimaciones de biomasa calculadas a partir de la longitud de los peces cuando se están usando coeficientes diferentes a los de cada región en particular. Lo anterior, destaca la importancia de los hallazgos realizados, pionero en ambientes mesofóticos en Colombia, para el manejo y control de esta especie invasora en los ecosistemas locales. De este modo se podrá evaluar la efectividad de los programas asociados y el impacto sobre los ecosistemas, así como realizar futuras estimaciones de biomasa de esta especie.

Hábitos alimentarios

La alta proporción de presas en avanzado estado de digestión dificultó su identificación. Esto estuvo influenciado por el tiempo que se tardó entre captura y procesamiento de los ejemplares a causa de restricciones logísticas asociadas al muestreo en ambientes mesofóticos alejados de la costa. Por tanto, es necesario seguir analizando ejemplares de pez león, para conocer de forma más extensa y acertada su dieta en el Parque. En Bermudas también encontraron gran cantidad de estómagos con presas muy digeridas, infiriéndose que posiblemente la riqueza de presas del pez león podría ser mucho más amplia que la registrada (Eddy *et al.*, 2016). Además, la menor riqueza de presas en el PNNCP puede ser consecuencia a que en ambientes mesofóticos hay menor riqueza de especies con respecto a los someros, como lo registraron en Puerto Rico (Bejarano *et al.*, 2014), Curazao (Pinheiro *et al.*, 2016) y una revisión global de publicaciones entre 1968 y 2010

2019; Bustos-Montes *et al.*, 2020), which relates to the following: (a) captures are mainly made in shallow sectors, which decreases the average size and weight over time (Frazer *et al.*, 2012; Henly, 2017); and (b) there could be ontogenetic migrations of shallow ecosystems to deep ones (Barbour *et al.*, 2010; Biggs and Olden, 2011; Brightman-Claydon *et al.*, 2012).

The obtained length-weight ratios do not coincide with the allometric growth recorded earlier for this species (Barbour *et al.*, 2011; Darling *et al.*, 2011; de León *et al.*, 2013; Fogg *et al.*, 2013; Edwards *et al.*, 2014; Sandel *et al.*, 2015; Aguilar-Perera and Quijano-Puerto, 2016; Sabido-Itzá *et al.*, 2016; Villaseñor-Derbez and Fitzgerald, 2019; Chasquí *et al.*, 2020). However, it was confirmed that males reach larger sizes (Edwards *et al.*, 2014). Fogg *et al.* (2019) state that handling lionfish populations requires making estimations of the local reproductive cycle and growth rates because, in the case of the size-weight ratio, there are significant differences in biomass estimations calculated from the fish lengths when using coefficients different from those of each region in particular. The above highlights the importance of the findings made, pioneering in mesophotic environments in Colombia for handling and control of this invading species in the local ecosystems. In this way, the effectiveness of the associated programs and the impact on the ecosystems could be assessed, and future estimations of this species' biomass could be made.

Food habits

The high proportion of prey in an advanced state of digestion complicated their identification. This was influenced by the time elapsed between capture and processing of specimens due to logistic restrictions associated with the sampling in a mesophotic environment away from the coast. Therefore, it is necessary to keep analyzing lionfish specimens to know their diet more broadly and accurately in the park. In Bermuda, a big number of stomachs with very digested prey were found, inferring that possibly lionfish prey richness could be much broader than the registered one (Eddy *et al.*, 2016). Besides, the lower richness of preys in the CPNNP may be a consequence of the lower richness of species in mesophotic environments than in shallow ones, as was recorded in Puerto Rico (Bejarano *et al.*, 2014), Curaçao (Pinheiro *et al.*, 2016), and a global review of publications between 1968 and 2010 (Pyle *et al.*, 2019). In addition, lower diversity and biomass have been found in the deeper strata in Bermuda (Stefanoudis *et al.*, 2019a).

(Pyle *et al.*, 2019). A esto se añade que se ha encontrado menor diversidad y biomasa en los estratos más profundos en Bermudas (Stefanoudis *et al.*, 2019a).

Los ítems alimentarios encontrados en los análisis estomacales han sido previamente hallados en Estados Unidos, Bahamas, Bermudas, Golfo de México y el Caribe, donde la dieta del pez león está constituida principalmente por teleosteos y crustáceos (Morris *et al.*, 2009; Muñoz *et al.*, 2011; Dahl and Patterson, 2014; Sandel *et al.*, 2015; Eddy *et al.*, 2016; Acero P. *et al.*, 2019). Las familias de peces con mayor la importancia, Acanthuridae y Monacanthidae, han sido también registradas como presas en otros estudios en el Caribe, pero con una menor importancia numérica (Muñoz *et al.*, 2011; Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017; Acero P. *et al.*, 2019), posiblemente debido a que se encontraban en menor frecuencia en los estómagos. Estas dos familias tienen especies que son observadas en el PNNCP con abundancias de ocasionales a comunes (Chasqui-Velasco and González-Corredor, 2019). La importancia de la familia Penaeidae en la dieta del pez león, coincide con lo encontrado en otros estudios (Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017; Acero P. *et al.*, 2019). En Cuba, se encontró que los individuos de tallas grandes consumieron principalmente camarones penéidos (Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017).

La amplitud del nicho trófico calculada fue contraria a las halladas en otros estudios en el Caribe, en los que el pez león se ha considerado como una especie generalista oportunista capaz de consumir gran cantidad de presas, llegando a superar las 200 especies (Acero P. *et al.*, 2019). Esta habilidad de adaptarse a diferentes ambientes ha permitido el éxito poblacional de *P. volitans* llegando en algunos lugares a diezmar poblaciones de especies nativas de Haemulidae, Labridae y Pomacentridae (Albins y Hixon, 2008; Morris y Akins, 2009; Green *et al.*, 2012).

En el PNNCP, las razones isotópicas de carbono y nitrógeno en el pez león fueron menores a las registradas en estudios desarrollados a latitudes más altas, tanto en ambientes someros (Muñoz *et al.*, 2011; Layman y Allgeier, 2012; Arredondo, 2016; Curtis *et al.*, 2017) como profundos (Eddy *et al.*, 2020), así como en arrecifes coralinos someros del Caribe colombiano (Acero P. *et al.*, 2019). El único estudio que tiene concentraciones similares de ambos isótopos fue realizado en Bahamas (O'Farrell *et al.*, 2014). Las menores concentraciones de isótopos en el ambiente mesofótico colombiano coinciden con lo encontrado recientemente en Bermudas (Eddy *et al.*, 2020). Las diferencias isotópicas entre zonas someras y profundas pueden ser reflejo de cambios en la estructura de la comunidad arrecifal en diversos taxones y de su baja

The food items found in the stomach analyses have been previously found in the USA, Bahamas, Bermuda, Gulf of Mexico, and the Caribbean, where lionfish's diet is mainly made up of teleostean and crustaceans (Morris *et al.*, 2009; Muñoz *et al.*, 2011; Dahl and Patterson, 2014; Sandel *et al.*, 2015; Eddy *et al.*, 2016; Acero P. *et al.*, 2019). The most important fish families, Acanthuridae and Monacanthidae, have been also recorded as preys in other studies in the Caribbean, but with lower numerical importance (Muñoz *et al.*, 2011; Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017; Acero P. *et al.*, 2019), possibly due to the fact that they were found less frequently in the stomachs. These two families have species that are observed in the CPNNP with occasional to common abundances (Chasqui-Velasco and González-Corredor, 2019). The importance of the Penaeidae family in the lionfish's diet coincides with findings in other studies (Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017; Acero P. *et al.*, 2019). It was found in Cuba that large-size individuals mainly consumed penaeid shrimp (Pantoja-Echevarría *et al.*, 2017).

The calculated amplitude of the trophic niche was against those found in other studies in the Caribbean, where lionfish have been considered a generalist opportunist species able to consume abundant prey, reaching more than 200 species (Acero P. *et al.*, 2019). This ability to adapt to different environments has allowed the population success of the *P. volitans*, decimating populations of Haemulidae, Labridae, and Pomacentridae native species in some places (Albins and Hixon, 2008; Morris and Akins, 2009; Green *et al.*, 2012).

In the CPNNP, the carbon and nitrogen isotopic ratios in lionfish were lower than those recorded in studies carried out at higher latitudes, both in shallow (Muñoz *et al.*, 2011; Layman and Allgeier, 2012; Arredondo, 2016; Curtis *et al.*, 2017) and deep (Eddy *et al.*, 2020) environments, and also in shallow coral reefs in the Colombian Caribbean (Acero P. *et al.*, 2019). The only study with similar concentrations in both isotopes was carried out in the Bahamas (O'Farrell *et al.*, 2014). The lowest concentrations of isotopes in the Colombian mesophotic environment coincides with recent findings in Bermuda (Eddy *et al.*, 2020). The isotopic differences between shallow and deep zones may reflect changes in the structure of the reef community for different taxa, and their low connectivity (Stefanoudis *et al.*, 2019a, 2019b), and therefore, the prey availability for lionfish may change (Eddy *et al.*, 2020). It is important to highlight that macroalgae and seagrass are

conectividad (Stefanoudis *et al.*, 2019a, 2019b), y por lo tanto, puede cambiar la disponibilidad de presas para el pez león (Eddy *et al.*, 2020). Es importante destacar que macroalgas y pastos marinos no son comunes en aguas profundas, por lo cual los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en presas del pez león pueden disminuir con la profundidad a medida que las fuentes de carbono se vuelven más planctónicas y pelágicas (Eddy *et al.*, 2020).

Los bajos intervalos de $\delta^{13}\text{C}$ (1,22 ‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (2,28 ‰) coinciden con la amplitud de nicho de Levin en cuanto a que, en el PNNCP, *Pterois* tiende a comportarse como especialista, lo cual ha sido observado en algunas regiones del Gran Caribe como Cuba y Bahamas donde fue evidente en individuos de gran tamaño (Green *et al.*, 2012; Rojas-Vélez *et al.*, 2019). En este contexto, en el PNNCP se puede estar reflejando una especialización alimentaria, ya que en decenas de especies ícticas se ha evidenciado que las generalistas pueden presentar una segregación trófica a nivel de subgrupos de individuos en nichos pequeños (Bolnick *et al.*, 2003). Si esto es así, debe tenerse en cuenta que los grupos especializados de una especie generalista pueden afectar a presas de manera similar a las especialistas en cuanto a la reducción e incluso extinción local de las mismas (Araújo *et al.*, 2011). Sin embargo, los resultados de este estudio pueden estar influenciados, en mayor o menor medida, por el bajo tamaño muestral, por lo que se requeriría realizar más análisis para describir completamente la dieta de este depredador.

Reproducción

El desarrollo ovocitario observado histológicamente en hembras de *P. volitans* en PNNCP coincide con la descripción realizada en el Golfo de México y en Cuba (Fogg *et al.*, 2017; Cruz-López *et al.*, 2020). El hecho de que las hembras capturadas estuvieran sexualmente maduras a pesar de haberse recolectado en diferentes épocas del año, es un indicio del potencial reproductor de la especie y de su capacidad para mantenerse reproductivamente activa durante un largo período e incluso durante todo el año, como se ha descrito en otras regiones (Gardner *et al.*, 2015; Fogg *et al.*, 2017).

Este predominio de hembras maduras en ambientes profundos, coincide con lo encontrado en Bermudas (Eddy *et al.*, 2019) y sugiere que ambientes mesofóticos podrían ser lugares importantes para el ciclo de vida de esta especie, especialmente en lo concerniente a la reproducción. El patrón en el FC de las hembras durante la gametogénesis sugiere que hay una transferencia de energía (expresada en peso) para el desarrollo de ovarios. El IGS se incrementa durante la ovogénesis reflejando el aumento del peso relativo de gónadas,

not common in deep waters, so the $\delta^{13}\text{C}$ values in lionfish prey may decrease with depth as the carbon sources become more planktonic and pelagic (Eddy *et al.*, 2020).

The low intervals of $\delta^{13}\text{C}$ (1.22‰) and $\delta^{15}\text{N}$ (2.28‰) coincide with the amplitude of the Levin's niche in that, in CPNNP, *Pterois* tends to behave like a specialist, which has been observed in some regions of the Great Caribbean such as Cuba and Bahamas, where it was evident in large-size individuals (Green *et al.*, 2012; Rojas-Vélez *et al.*, 2019). In this context, in the CPNNP, there could be food specialization because, in tens of fish species, it has been evident that generalists can show trophic segregation at the level of subgroups of individuals in small niches (Bolnick *et al.*, 2003). If this is so, it should be considered that the specialized groups of a generalist species may affect preys in a similar way to the specialists regarding the decrease and even their local extinction (Araújo *et al.*, 2011). However, the results of this study may be influenced, to a greater or lesser extent, by the low sample size, so further analysis would be required to fully describe this predator's diet.

Reproduction

The histologically observed oocyte development in *P. volitans* females in the CPNNP coincides with the description made in the Gulf of Mexico and Cuba (Fogg *et al.*, 2017; Cruz-López *et al.*, 2020). The fact that caught females were sexually mature despite having been collected at different times of the year is a sign of the reproductive potential of the species and its capability to keep reproductively active for a long period or even during the whole year, as has been described in other regions (Gardner *et al.*, 2015; Fogg *et al.*, 2017).

This predominance of mature females in deep environments coincides with findings in Bermuda (Eddy *et al.*, 2019) and suggests that mesophotic environments could be important places for the lifecycle of this species, especially regarding reproduction. The CF pattern of females during gametogenesis suggests an energy transfer (expressed in weight) for the development of ovaries. The GSI increases during oogenesis, reflecting the increase in the relative weight of gonads, while the fat reserves accumulated in the liver move to the ovaries and the HSI decreases quickly (Costa, 2013; Domínguez-Petit *et al.*, 2017). However, in this study, the GSI and HSI behaviors are similar between stages, which goes to show that, in *Pterois*, the energy mobilization for the oogenesis is fast.

mientras que las reservas de grasa acumuladas en hígado se movilizan a los ovarios y el IHS disminuye rápidamente (Costa, 2013; Domínguez-Petit *et al.*, 2017); sin embargo, en este estudio los comportamientos de IGS e IHS son similares entre estados, lo que evidencia que en el *Pterois* la movilización de energía para la ovogénesis es rápida.

Esto coincide con las diferencias en tamaño encontradas entre los dos sexos, ya que de la energía obtenida las hembras asignan una mayor proporción a la formación de productos gonadales (Gadgil *et al.*, 1970) que al crecimiento somático. El pez león madura entre el primer y el segundo año de vida (Fogg *et al.*, 2017; Bustos-Montes *et al.*, 2020), y tiene alta tasa de mortalidad (Bustos-Montes *et al.*, 2020), por lo que su estrategia energética debe ser suficientemente eficiente como para mantener tasas reproductivas altas y constantes, que compensen el gasto reduciendo su crecimiento con la maduración (Fogg *et al.*, 2019), al igual que se ha comprobado en otros teleosteos (Reznick, 1983; Roff, 1983). En el caso de los machos, el hecho de alcanzar mayores tallas aumenta sus posibilidades de éxito en la competencia intrasexual y sus oportunidades de apareamiento (Shine, 1989; Fogg y Faletti, 2018). Los resultados de este primer estudio sobre la biología y ecología del pez león en el ambiente mesofótico del PNNCP resaltan la necesidad de continuar realizando esfuerzos de monitoreo y observaciones en todo el intervalo de profundidad del Parque, y la implementación de estrategias novedosas para control y manejo del pez león.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Universidad Jorge Tadeo Lozano (Utadeo), Parques Nacionales Naturales y al Parque Nacional Natural Corales de Profundidad (PNNCP) por su apoyo y financiación. Los resultados son producto de los proyectos de UTADEO “Ecología y biología del pez león en dos ambientes contrastantes del Caribe colombiano. Fase V (código 822-15-17)” e “Invasiones biológicas en ambientes tropicales marinos: el caso del pez león (código 901-17-18)” y en el marco del subprograma de Manejo de Especies Invasoras del PNNCP. A Deibis Seguro de Scuba Cartagena y a la División de Buceo y Salvamento de la Armada Nacional por su apoyo en las jornadas de captura. Las observaciones con ROV y cámara de deriva fueron realizadas en los proyectos PRY-BEM-012-14 y “Mapeo de la distribución del ensamblaje de *Madracis* spp.” financiados por Invemar, ANH y Parques Nacionales. A Gabriel Navas Suárez y Adriana Bermúdez Tobón por su apoyo en los laboratorios de la Universidad de Cartagena. Christian

This coincides with the differences in size found between the two sexes because females allocate a greater proportion of the obtained energy to the formation of gonad products (Gadgil *et al.*, 1970) than to the somatic growth. Lionfish mature between the first and the second year of life (Fogg *et al.*, 2017; Bustos-Montes *et al.*, 2020) and has a high mortality rate (Bustos-Montes *et al.*, 2020), so its energetic strategy must be efficient enough to maintain high and constant reproductive rates that compensate the expense reducing their growth with maturing (Fogg *et al.*, 2019), as it has been confirmed in other teleosts (Reznick, 1983; Roff, 1983). In the case of males, the fact that they reach higher sizes increase their success possibilities in the intersexual competition and their mating opportunities (Shine, 1989; Fogg and Faletti, 2018). The results of this first study on the biology and ecology of lionfish in the CPNNP’s mesophotic environment highlight the need for continuing to make monitoring efforts and observations in the whole depth interval of the park and the implementation of new strategies for controlling and handling lionfish.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Universidad Jorge Tadeo Lozano (Utadeo), National Natural Parks, and the Corales de Profundidad Natural National Park (CPNNP) for their funding and support. The results are products of UTADEO’s projects *Ecología y biología del pez león en dos ambientes contrastantes del Caribe colombiano. Fase V (código 822-15-17)* and *Invasiones biológicas en ambientes tropicales marinos: el caso del pez león (código 901-17-18)*, and they are within the framework of the subprogram *Handling of invading species in the CPNNP*. We would like to thank Deibis Seguro from Scuba Cartagena and the Diving Division and Rescue of the National Navy for their support in the capture field trips. Observations with ROV and drifting cameras were made within the projects PRY-BEM-012-14 and *Mapeo de la distribución del ensamblaje de *Madracis* spp.*, which were funded by Invemar, ANH, and National Parks. We would like to thank Gabriel Navas Suárez and Adriana Bermúdez Tobón for their support in the laboratories of Universidad de Cartagena. Christian Sánchez Díaz prepared the cartography. We would also like to thank the undergraduate and graduate students that cooperated with sample processing, especially Nireth Sierra Sabalza, Shirley Bello Escobar, María Castellanos Jiménez, Margui Almario García, María Rodríguez, and Zuleima Vides Pedrozo. ASM received funding from Minciencias

Díaz Sánchez elaboró la cartografía. A los estudiantes de pregrado y posgrado que colaboraron en el procesamiento de muestras, especialmente a Nireth Sierra Sabalza, Shirly Bello Escobar, María Castellanos Jiménez, Margui Almario García, María Rodríguez y Zuleima Vides Pedrozo. ASM recibió financiamiento de Minciencias [convocatoria 860 de 2019]. DBM recibió financiamiento de Minciencias [convocatoria 647-2014] y de CEMarin [Convocatoria 5 de 2015]. Contribución No. 520 del Cecimar de la Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe.

(call for proposals 860 of 2019). DBM received funding from Minciencias (call for proposals 647-2014) and from CEMarin (call for proposals 5 of 2015). Contribution No. 520 of Cecimar of Universidad Nacional de Colombia, Caribbean campus.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Abril-Torres, A. 2012. Aspectos de la biología y ecología trófica y reproductiva del pez león, *Pterois volitans* (Linnaeus 1758), en San Andrés isla, Reserva de la Biosfera Seaflower, Caribe colombiano. Trabajo de grado Biología. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 33 p.
- Acero P., A., D. Bustos-Montes, P. Pabón-Quintero, C.J. Polo-Silva and A. Sanjuan-Muñoz. 2019. Feeding habits of *Pterois volitans*: A real threat to Caribbean coral reef biodiversity: 269-314. In: Makowski, C. and C. Finkl (Eds). Impacts of invasive species on coastal environments. Coastal Research Library, Springer Publishing Company Inc., Cham, Switzerland. 482 p.
- Agudo, E.A. and E. Klein-Salas. 2014. Lionfish abundance, size structure and spatial distribution along the venezuelan coast (*Pterois volitans*, Pteroinae: Scorpaenidae). Rev. Biol. Trop., 62: 151-158.
- Aguilar-Perera, A. and L. Quijano-Puerto. 2016. Relations between fish length to weight, and otolith length and weight, of the lionfish *Pterois volitans* in the Parque Nacional Arrecife Alacranes, southern Gulf of Mexico. Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 51 (2): 469-474.
- Albins, M.A. 2015. Invasive pacific lionfish *Pterois volitans* reduce abundance and species richness of native Bahamian coral-reef fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 522: 231-243.
- Albins, M. and M. Hixon. 2008. Invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 367: 233-238.
- Andrade-Amaya, C.A. 2001. Las corrientes superficiales en la cuenca de Colombia observadas con boyas de deriva. Rev. Acad. Col. Cienc. Ex. Fis. Nat., 25 (96): 321-335.
- Andradi-Brown, D.A. 2019. Invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*): Distribution, impact, and management: 931-941. In: Loya, Y., K.A., Puglise and T. Bridge (Eds.) Mesophotic coral ecosystems. Corals of the World Springer International Publishing, Cham. 1003 p.
- Andradi-Brown, D.A., M.J.A. Vermeij, M. Slattery, M. Lesser, I. Bejarano, R. Appeldoorn, G. Goodbody-Gringley, A.D. Chequer, J.M. Pitt, C. Eddy, S.R. Smith, E. Brokovich, H.T. Pinheiro, M.E. Jessup, B. Shepherd, L.A. Rocha, J. Curtis-Quick, G. Eyal, T.J. Noyes, A.D. Rogers and D.A. Exton. 2017. Large-scale invasion of western Atlantic mesophotic reefs by lionfish potentially undermines culling-based management. Biol. Inv., 19 (3): 939-954.
- Araújo, M., D.I. Bolnick and C.A. Layman. 2011. The ecological causes of individual specialisation. Ecol. Lett., 14 (9): 948-958.
- Arias-González, J.E., C. González-Gándara, J. Luis Cabrera and V. Christensen. 2011. Predicted impact of the invasive lionfish *Pterois volitans* on the food web of a Caribbean coral reef. Env. Res., 111 (7): 917-925.
- Arredondo, A.T. 2016. Comparación trófica del pez león, *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758) con tres especies de peces arrecifales del Caribe mexicano: a través del uso de isótopos estables y contenido estomacal. Maestría en Ciencias del Agua. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Cancún. 108 p.
- Barbour, A.B., M.L. Montgomery, A.A. Adamson, E. Díaz-Ferguson and B.R. Silliman. 2010. Mangrove use by the invasive lionfish *Pterois volitans*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 401: 291-294.
- Barbour, A.B., M.S. Allen, T.K. Frazer and K.D. Sherman. 2011. Evaluating the potential efficacy of invasive lionfish (*Pterois volitans*) removals. PLoS ONE, 6 (5).
- Bejarano, I., R.S. Appeldoorn and M. Nemeth. 2014. Fishes associated with mesophotic coral ecosystems in La Parguera, Puerto Rico. Coral Reefs, 33 (2): 313-328.
- Biggs, C.R. and J.D. Olden. 2011. Multi-scale habitat occupancy of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in coral reef environments of Roatan, Honduras. Aquat. Inv., 6 (3): 347-353.
- Bolnick, D.I., R. Svanbäck, J.A. Fordyce, L.H. Yang, J.M. Davis, C.D. Hulsey and M.L. Forister. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. Am. Nat., 161 (1): 1-28.



- Brightman-Claydon, J.A., M.C. Calosso and S.B. Traiger. 2012. Progression of invasive lionfish in seagrass, mangrove and reef habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 448: 119-129.
- Brown-Peterson, N.J., D.M. Wyanski, F. Saborido-Rey, B.J. Macewicz and S.K. Lowerre-Barbieri. 2011. A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Mar. Coastal Fish.*, 3 (1): 52-70.
- Bustos-Montes, D., M. Wolff, A. Sanjuan-Muñoz and A. Acero P. 2020. Growth parameters of the invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Colombian Caribbean. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 38: 1-9.
- Cedeño-Posso, C., D. Alonso, M. Vides, V. Rocha, D. Morales, M. Bastidas, J.C. Aguirre, L. Chasqui, D. Ballesteros, A. Henao-Castro, M. Marrugo, C. Martínez, R. Preziosi y L. Barrios. 2015. Caracterización de las comunidades coralinas del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad en el Caribe colombiano: Una aproximación a la conservación de su biodiversidad. *Inf. Técn. Final Invermar*, Santa Marta. 212p.
- Cedeño-Posso, C., D. Alonso, D. Ballesteros, V. Yepes-Narváez, V. Rocha, A. Cardenas, L. Tavera, A. Polanco, G. Borrero, M. Garrido-Linares, A. Henao, M. Molina y D. Hernández. 2017. Mapeo de la distribución del ensamblaje de *Madracis* spp., en el Parque Nacional Natural Corales de Profundidad. *Inf. Técn. Final Invermar*. Santa Marta. 61 p.
- Chasqui, D. Ballesteros, A. Henao-Castro, M. Marrugo, C. Martínez, R. Preziosi y L. Barrios. 2015. Caracterización de las comunidades coralinas del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad en el Caribe colombiano: Una aproximación a la conservación de su biodiversidad. *Inf. Técn. Final Invermar*, Santa Marta. 212 p.
- Chasqui, L., N. Rincón-Díaz and M.J. Vanegas. 2020. Abundance of the invasive lionfish *Pterois volitans* in the coastal coral reefs from Colombian Caribbean. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 49 (1): 157-170.
- Costa, A.M. 2013. Somatic condition, growth and reproduction of hake, *Merluccius merluccius*, in the Portuguese Coast. *Open J. Mar. Sci.*, 3 (1): 12-30.
- Côté, I.M., S.J. Green and M.A. Hixon. 2013. Predatory fish invaders: Insights from Indo-Pacific lionfish in the western Atlantic and Caribbean *Biol. Cons.*, 164: 50-61.
- Cruz-López, C., A. Sanz-Ochotorena, Y. Rodríguez-Gómez, R. Lara-Martínez, M. Segura-Valdez y L. Jiménez-García. 2020. Morfología de las gónadas maduras del pez león (*Pterois volitans*: Pisces, Scorpaenidae) en el litoral oeste de La Habana. *Rev. Invest. Mar.*, 40 (2): 25-42.
- Csirke B., J. 1989. Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. FAO, Roma. 79 p.
- Curtis, J.S., K.R. Wall, M.A. Albins and C.D. Stallings. 2017. Diet shifts in a native mesopredator across a range of invasive lionfish biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 573: 215-228.
- Dahl, K. A. and W.F. Patterson. 2014. Habitat-specific density and diet of rapidly expanding invasive red lionfish, *Pterois volitans*, populations in the northern Gulf of Mexico, *PLoS ONE*, 9 (8): e105852.
- Darling, E.S., S.J. Green, J.K. O'Leary and I.M. Côté. 2011. Indo-Pacific lionfish are larger and more abundant on invaded reefs: A comparison of Kenyan and Bahamian lionfish populations. *Biol. Inv.*, 13 (9): 2045-2051.
- de León, R., K. Vane, P. Bertuol, V. Chamberland, F. Simal, E. Imms and M. Vermeij. 2013. Effectiveness of lionfish removal efforts in the southern Caribbean. *Endang. Spec. Res.*, 22 (2): 175-182.
- Domínguez-Petit, R., A. Anastasopoulou, L. Cubillos, H.D. Gerritsen, P. Gonçalves, M. Hidalgo, J. Kennedy, M. Korta, G. Marteinsdottir, C. Morgado, M. Muñoz, I. Quincozes, M. Saíza, A. Thorsen and F. Vitale. 2017. Maturity: 1-47. In: Domínguez-Petit, R., H. Murua, F. Saborido-Rey and E. Trippel (Eds.) *Applied fisheries reproductive biology for stock assessment and management*. CSIC. Vigo.
- Eddy, C., J. Pitt, J.A. Morris, S. Smith, G. Goodbody-Gringley and D. Bernal. 2016. Diet of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 558: 193-206.
- Eddy, C., J. Pitt, K. Oliveira, J.J.A. Morris, J.C. Potts and D. Bernal. 2019. The life history characteristics of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Env. Biol. Fish.*, 102: 887-900.
- Eddy, C., J.M. Pitt, J. Larkum, M.A. Altabet and D. Bernal. 2020. Stable isotope ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Front. Mar. Sci.*, 7: 1-14.
- Edwards, M.A., T.K. Frazer and C.A. Jacoby. 2014. Age and growth of invasive lionfish (*Pterois* spp.) in the Caribbean Sea, with implications for management. *Bull. Mar. Sci.*, 90 (4): 953-966.
- Fogg, A.Q. and M.E. Faletti. 2018. Invasive lionfish (*Pterois* sp.) agonistic behavior observations. *Bull. Mar. Sci.*, 94 (1): 1-2.
- Fogg, A.Q., E.R. Hoffmayer, W.B. Driggers, M.D. Campbell, G.J. Pellegrin and W. Stein. 2013. Distribution and length frequency of invasive lionfish (*Pterois* sp.) in the northern Gulf of Mexico. *Gulf Carib. Res.*, 25: 111-115.
- Fogg, A.Q., N.J. Brown-Peterson and M.S. Peterson. 2017. Reproductive life history characteristics of invasive red lionfish (*Pterois volitans*) in the northern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 93 (3): 1-24.
- Fogg, A.Q., J.T. Evans, M.S. Peterson, N.J. Brown-Peterson, E.R. Hoffmayer and G.W. Ingram. 2019. Comparison of age and growth parameters of invasive red lionfish (*Pterois volitans*) across the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 117 (3): 125-139.

- Frazer, T.K., C.A. Jacoby, M.A. Edwards, S.C. Barry and C.M. Manfrino. 2012. Coping with the lionfish invasion: Can targeted removals yield beneficial effects? *Rev. Fish. Sci.*, 20 (4): 185-191.
- Gadgil, M. and W.H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *The Am. Nat.*, 104 (935): 1-24.
- Gardner, P.G., T.K. Frazer, C. A. Jacoby and R.P.E. Yanong. 2015. Reproductive biology of invasive lionfish (*Pterois* spp.). *Front. Mar. Sci.*, 2: 1-10.
- Gómez-Pardo, H.M. 2014. Ecología trófica del pez león *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758) en tres formaciones coralinas del Caribe colombiano. Trabajo de grado Biología Marina. Univ. Jorge Tadeo Lozano. Bogotá. 57 p.
- González, J., M. Grijalba-Bendeck, A. Acero P. and R. Betancur-R. 2009. The invasive red lionfish, *Pterois volitans*, in the southwestern Caribbean Sea. *Aquat. Inv.*, 4 (3): 381-384.
- Goodbody-Gringley, G., C. Eddy, J.M. Pitt, A.D. Chequer and S.R. Smith. 2019. Ecological drivers of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *Pterois miles*) distribution across mesophotic reefs in Bermuda, *Front. Mar. Sci.*, 6: 1-12.
- Green, S.J., J.L. Akins and I.M. Côté. 2011. Foraging behaviour and prey consumption in the Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 433: 159-167.
- Green, S., J. Akins, A. Maljković and I. Côté. 2012. Invasive lionfish drive Atlantic coral reef fish declines. *PLoS ONE*, 7 (3): 1-3.
- Harris, H.E., A.Q. Fogg, S.R. Gittings, R.N.M. Ahrens, M.S. Allen and W.F. Patterson. 2020. Testing the efficacy of lionfish traps in the northern Gulf of Mexico. *PLoS ONE*, 15: 1-20.
- Henao-Castro, A., M. Marrugo y M.P. Molina. 2016. Invasión del pez león (*Pterois volitans*) en ecosistemas profundos del Caribe colombiano: Parque Nacional Natural Corales de Profundidad. *La Timonera*, 25: 61-63.
- Henly, L. 2017. Impacts of culling invasive lionfish (*Pterois* spp.) on native reef fish assemblages in Honduras. *Plymouth Stud. Scien.*, 10 (1): 22-40.
- Hunt, C.L., G.R. Kelly, H. Windmill, J. Curtis-Quick, H. Conlon, M.D.V. Bodmer, A.D. Rogers and D.A. Exton. 2019. Aggregating behaviour in invasive Caribbean lionfish is driven by habitat complexity. *Scient. Rep.*, 9 (1): 1-9.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.*, 17: 411-429.
- Jackson, A.L., R. Inger, A.C. Parnell and S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.*, 80 (3): 595-602.
- Kahng, S.E., J.R. García-Sais, H.L. Spalding, E. Brokovich, D. Wagner, E. Weil, L. Hinderstein and R.J. Toonen. 2010. Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 29 (2): 255-275.
- Kim, S.L. and P.L. Koch. 2012. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Env. Biol. Fish.*, 95 (1): 53-63.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. Harper & Row Publishers, New York. 836 p.
- Labropoulou, M. and A. Eleftheriou. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: Importance of morphological characteristics in prey selection. *J. Fish. Biol.*, 50(2): 324-340.
- Layman, C.A. and J.E. Allgeier. 2012. Characterizing trophic ecology of generalist consumers: A case study of the invasive lionfish in the Bahamas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 448: 131-141.
- Lloret, J., G. Schulman and M.R. Love. 2014. *Condition and health indicators of exploited marine fishes*. Wiley, Chichester. 247 p.
- Luiz, O.J., W.C.R. dos Santos, A.P. Marceniuk, L.A. Rocha, S.R. Floeter, C.E. Buck, A.G.C.M. de Klautau and C.E.L. Ferreira. 2021. Multiple lionfish (*Pterois* spp.) new occurrences along the Brazilian coast confirm the invasion pathway into the Southwestern Atlantic. *Biol. Inv.*, 8: 1-7.
- Lysy, M., A.D. Stasko and H.K. Swanson. 2015. Package ‘nicheROVER’. 21 p.
- Marrugo, M. y C. Martínez. 2016. Plan de manejo del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad 2016-2017. Sistema de Parques Nacionales Naturales, Cartagena. 202 p.
- Martoja, R. and M. Martoja-Pierson. 1970. *Técnicas de histología animal*. Barcelona. 350 p.
- McDonald, J. 2014. *Handbook of biological statistics*. Parky House Publishing. Baltimore. 305 p.
- Merlano-Cera, M.M. y R. García-Urueña. 2018. Captura incidental en nasas del pez león *Pterois volitans* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) en el Caribe colombiano. *Rev. Biol. Trop.*, 66 (3): 1197-2007.
- Mooney, H.A. and E.E. Cleland. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 98 (10): 5446-5451.
- Morales-Giraldo, D.F., V.L. Rocha-Gutiérrez y B.O. Posada-Posada. 2017. Geomorfología de los fondos submarinos del Parque Nacional Natural Corales de Profundidad, mar Caribe colombiano. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 46 (2): 73-90.
- Morris, J.A. and J.L. Akins. 2009. Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Env. Biol. Fish.*, 86 (3): 389-398.



- Morris, J.A., J. Akins, A. Barse, D. Cerino and D. Freshwater. 2009. Biology and ecology of the invasive lionfishes, *Pterois miles* and *Pterois volitans*. Proc. 61st Gulf Carib. Fish. Inst., 61: 1-6.
- Morris, J.A., C. V. Sullivan and J.J. Govoni. 2011. Oogenesis and spawn formation in the invasive lionfish, *Pterois miles* and *Pterois volitans*. Scient. Mar. 75 (1): 147-154.
- Muñoz, R.C., C.A. Currin and P.E. Whitfield. 2011. Diet of invasive lionfish on hard bottom reefs of the southeast USA: Insights from stomach contents and stable isotopes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 432: 181-193.
- Muñoz-Escobar, L. y D.L. Gil-Agudelo. 2012. Composición dietaria del pez león, *Pterois volitans* (Pisces: Scorpaenidae), en Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona. Bol. Invest. Mar. Cost., 41 (2): 471-477.
- Nuttall, M.F., M.A. Johnston, R.J. Eckert, J.A. Embesi, E.L. Hickerson and G.P. Schmahl. 2014. Lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. miles* [Bennett, 1828]) records within mesophotic depth ranges on natural banks in the northwestern Gulf of Mexico. BioInv. Rec., 3 (2): 111-115.
- O'Farrell, S., S. Bearhop, R.A.R. McGill, C.P. Dahlgren, D.R. Brumbaugh and P.J. Mumy. 2014. Habitat and body size effects on the isotopic niche space of invasive lionfish and endangered Nassau grouper, Ecosphere, 5 (10): 1-11.
- Pabón, P. y A. Acero P. 2016. Ecología trófica del invasor pez león *Pterois volitans* en el Caribe colombiano: impacto sobre familias ícticas de Santa Marta y San Andrés: 50-74. En: Campos C., N.H. y A. Acero P. (Eds.). Contribuciones en Ciencias del Mar de la Universidad Nacional de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Pantoja-Echevarría, L.M., P.P. Chevalier-Monteagudo, D. Cabrera-Guerra, R.I. Corrada-Wong, D. Cobián-Rojas, H. Caballero-Aragón, A. García-Rodríguez y R.A. Fernández Osoria. 2017. Superposición de la dieta del pez león *Pterois volitans* (Teleostei: Scorpaenidae) con la de peces nativos de nivel trófico similar en Cuba. Bol. Invest. Mar. Cost., 46 (2): 115-134.
- Park, R. and S. Epstein. 1961. Metabolic fractionation of C¹³ & C¹² in plants. Plant Physiol., 36 (2): 133-138.
- Pauly, D. (1984). Fish population dynamics in tropical waters: A manual for use with programmable calculators. ICLARM Studies and Reviews 8. Philippines: International Center for Living Aquatic Resources Management-ICLARM.
- Pimiento, C., J.C. Nifong, M.E. Hunter, E. Monaco and B.R. Silliman. 2013. Habitat use patterns of the invasive red lionfish *Pterois volitans*: A comparison between mangrove and reef systems in San Salvador, Bahamas. Mar. Ecol., 36 (1): 28-37.
- Pinheiro, H.T., G. Goodbody-Gringley, M.E. Jessup, B. Shepherd, A.D. Chequer and L.A. Rocha. 2016. Upper and lower mesophotic coral reef fish communities evaluated by underwater visual censuses in two Caribbean locations. Coral Reefs, 35 (1): 139-151.
- Pinkas, L., M.S. Oliphant and I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Fish Bull., 152: 1-105.
- Pujos, M., J.L. Pagliardini, R. Steer, G. Vernet and O. Weber. 1986. Influencia de la contracorriente norte colombiana para la circulación de las aguas en la plataforma continental: su acción sobre la dispersión de los efluentes en suspensión del río Magdalena. Bol. Cient. CIOH, 6: 3-16.
- Pyle, R.L., R.K. Kosaki, H.T. Pinheiro, L.A. Rocha, R.K. Whitton and J.M. Copus. 2019. Fishes: Biodiversity: 749-777. In: Loya, Y., K.A., Puglise and T. Bridge (Eds.). Mesophotic coral ecosystems. Corals of the World 12. Springer International Publishing, Cham, Switzerland. 1003 p.
- Reznick, D. 1983. The structure of guppy life histories: the tradeoff between growth and reproduction. Ecology, 64 (4): 862-873.
- Rocha, L.A., H.T. Pinheiro, B. Shepherd, Y.P. Papastamatiou, O.J. Luiz, R.L. Pyle and P. Bongaerts. 2018. Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. Science, 361: 281-284.
- Roff, D.A. 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 1395-1404.
- Rojas-Vélez, S., J. Tavera and A. Acero P. 2019. Unraveling lionfish invasion: Is *Pterois volitans* truly a morphologically novel predator in the Caribbean?. Biol. Inv., 21: 1921-1937.
- Romero-Arteaga, D.A. 2017. Dieta del pez león *Pterois volitans* en dos ambientes del Caribe colombiano. Trabajo de grado Biología Marina, Univ. Jorge Tadeo Lozano. Santa Marta. 67 p.
- Sabido-Itzá, M.M., A. Aguilar-Perera and A. Medina-Quej. 2016. Length-weight and length-length relations, and relative condition factor of red lionfish, *Pterois volitans* (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Scorpaenidae), from two natural protected areas in the Mexican Caribbean. Acta Ichthyol. Piscat., 46 (4): 279-285.
- Sánchez, J.A., L.F. Dueñas, F. González, M. Gómez y J. Andrade. 2016. Primeras exploraciones en los arrecifes mesofóticos del PNN Corales de Profundidad mediante recirculadores (CCR Trimix), Caribe colombiano. Univ. Andes, Bogotá. 24 p.
- Sandel, V., D. Martínez-Fernández, D. Wangpraseurt and L. Sierra. 2015. Ecology and management of the invasive lionfish *Pterois volitans/miles* complex (Perciformes: Scorpaenidae) in southern Costa Rica, Rev. Biol. Trop., 63 (1): 213-221.
- Schmahl, G.P., E.L. Hickerson and W.F. Precht. 2008. Biology and ecology of coral reefs and coral communities in the Flower Garden Banks region, northwestern Gulf of Mexico: 221-261. In: Riegl, B. and R. Dodge (Eds.) Coral Reefs of the USA. Coral Reefs of the World, vol 1. Springer, Dordrecht. 803 p.

- Schofield, P.J. 2009. Geographic extent and chronology of the invasion of non-native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828]) in the western north Atlantic and Caribbean Sea. *Aquat. Inv.*, 4 (3): 443-449.
- Schofield, P.J. 2010. Update on geographic spread of invasive lionfishes (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. miles* [Bennett, 1828]) in the Western North Atlantic Ocean, Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *Aquat. Inv.*, 5 (1): 117-122.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *Q. Rev. Biol.*, 64 (4): 419-461.
- Stefanoudis, P. V., E. Gress, J.M. Pitt, S.R. Smith, T. Kincaid, M. Rivers, D.A. Andradi-Brown, G. Rowlands, L.C. Woodall and A.D. Rogers. 2019a. Depth-dependent structuring of reef fish assemblages from the shallows to the rariphotic zone. *Front. Mar. Sci.*, 6: 1-16.
- Stefanoudis, P. V., M. Rivers, S.R. Smith, C.W. Schneider, D. Wagner, H. Ford, A.D. Rogers and L.C. Woodall. 2019b. Low connectivity between shallow, mesophotic and rariphotic zone benthos. *R. Soc. Open Sci.*, 6: 1-13.
- Tornabene, L. and C.C. Baldwin. 2017. A new mesophotic goby, *Palatogobius incendius* (Teleostei: Gobiidae), and the first record of invasive lionfish preying on undescribed biodiversity. *PLoS ONE*, 12 (5): 1-20.
- Villaseñor-Derbez, J.C. and S. Fitzgerald. 2019. Spatial variation in allometric growth of invasive lionfish has management implications, *PeerJ*, 2019 (4):2-15. <https://peerj.com/articles/6667/>
- Whitfield, P.E., T. Gardner, S.P. Vives, M.R. Gilligan, W.R.C. Jr, G.C. Ray and J.A. Hare. 2002. Biological invasion of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic coast of North America. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 235:289-297.
- Whitfield, P.E., R.C. Muñoz, C.A. Buckel, B.P. Degan, D.W. Freshwater and J.A. Hare. 2014. Native fish community structure and Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* densities along a depth-temperature gradient in Onslow Bay, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 509: 241-254.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 921 p.

RECIBIDO/RECEIVED: 21/08/2020

ACEPTADO/ACCEPTED: 26/08/2021

MATERIAL SUPLEMENTARIO S3

Suplemento S3-1. Abundancia y frecuencia de las presas ícticas del pez león (*Pterois volitans*).

Familia	Especie	Frecuencia relativa (%)	Densidad Media (ha)	Error estándar Densidad (ha)	Abundancia relativa (%)
Acanthuridae	<i>Acanthurus chirurgus</i>	35.1	92.9	48.5	0.286
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	28.9	17.1	5.1	0.078
	<i>Acanthurus tractus</i>	61.6	127.0	22.1	0.456
Apogonidae	<i>Apogon lachneri</i>	0.9	6.2	0.4	0.012
	<i>Apogon maculatus</i>	11.4	68.2	26.7	0.192
	<i>Apogon planifrons</i>	1.4	8.5	5.6	0.018
	<i>Apogon townsendi</i>	5.7	9.5	5.7	0.020
	<i>Paroncheilus affinis</i>	1.9	2.8	2.8	0.006
Aulostomidae	<i>Aulostomus maculatus</i>	48.8	34.1	6.4	0.100
Carangidae	<i>Decapterus punctatus</i>	6.6	51.2	47.5	0.117
Chaenopsidae	<i>Acanthemblemaria aspera</i>	0.5	1.0	0.1	0.002
	<i>Acanthemblemaria betinensis</i>	8.5	39.8	22.5	0.288
	<i>Acanthemblemaria maria</i>	1.4	14.2	12.5	0.031
Chaetodontidae	<i>Chaetodon capistratus</i>	61.6	248.3	21.5	0.554
	<i>Chaetodon ocellatus</i>	57.8	174.4	18.0	0.356
	<i>Chaetodon sedentarius</i>	40.3	147.9	22.5	0.364
	<i>Chaetodon striatus</i>	14.7	21.8	6.0	0.063
	<i>Prognathodes aculeatus</i>	26.5	74.9	11.1	0.180
Cirrhitidae	<i>Amblycirrhitus pinos</i>	17.1	44.5	10.4	0.098
Ephippidae	<i>Chaetodipterus faber</i>	8.1	4.7	3.1	0.012
Gobiidae	<i>Coryphopterus dicrus</i>	19.9	146.9	37.1	0.800
	<i>Coryphopterus eidolon</i>	6.2	7.6	3.8	0.070
	<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	4.7	7.6	3.2	0.012
	<i>Coryphopterus personatus</i>	82.9	16587.7	1597.2	35.514
	<i>Elacatinus evelynae</i>	2.8	7.6	3.8	0.016
	<i>Elacatinus horsti</i>	0.9	1.0	0.1	0.002
	<i>Elacatinus illecebrosus</i>	71.6	673.9	64.7	1.591
	<i>Elacatinus randalli</i>	0.5	2.8	2.1	0.004
	<i>Gnatholepis thompsoni</i>	26.5	283.4	57.3	0.765
	<i>Tigrigobius saucrus</i>	0.5	1.0	0.1	0.002
Grammatidae	<i>Gramma loreto</i>	3.3	6.6	2.5	0.010
Haemulidae	<i>Anisotremus surinamensis</i>	3.8	2.8	1.6	0.004
	<i>Anisotremus virginicus</i>	24.6	34.1	7.1	0.059
	<i>Haemulon aurolineatum</i>	30.3	526.1	168.7	1.589
	<i>Haemulon carbonarium</i>	6.2	23.7	19.1	0.059
	<i>Haemulon chrysargyreum</i>	20.9	104.3	33.9	0.245

	<i>Haemulon flavolineatum</i>	76.3	1149.8	387.6	2.640
	<i>Haemulon macrostoma</i>	17.1	36.0	19.8	0.029
	<i>Haemulon melanurum</i>	16.6	76.8	30.0	0.290
	<i>Haemulon striatum</i>	0.9	0.9	0.9	0.002
	<i>Haemulon vittatum</i>	0.5	51.3	3.7	0.102
Holocentridae	<i>Holocentrus adscensionis</i>	28.0	37.9	12.2	0.078
	<i>Holocentrus rufus</i>	22.7	29.4	7.6	0.084
	<i>Myripristis jacobus</i>	46.4	104.3	25.5	0.262
	<i>Neoniphon marianus</i>	15.2	41.7	8.6	0.080
	<i>Neoniphon vexillarium</i>	0.9	1.9	1.3	0.004
	<i>Plectrypops retrospinis</i>	0.5	2.1	0.1	0.004
	<i>Sargocentron bullisi</i>	1.9	2.8	1.6	0.006
Labridae	<i>Bodianus rufus</i>	74.4	287.2	25.6	0.718
	<i>Clepticus parrae</i>	72.0	2194.3	287.2	5.273
	<i>Halichoeres bivittatus</i>	15.2	72.0	14.8	0.131
	<i>Halichoeres garnoti</i>	80.6	696.7	48.8	1.556
	<i>Halichoeres maculipinna</i>	0.9	4.7	3.9	0.010
	<i>Halichoeres pictus</i>	0.9	1.9	1.3	0.004
	<i>Halichoeres radiatus</i>	5.2	3.8	1.9	0.010
	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	68.7	1637.1	138.9	3.961
Microdesmidae	<i>Ptereleotris helenae</i>	17.5	54.0	16.2	0.112
Monacanthidae	<i>Aluterus scriptus</i>	2.8	7.6	5.8	0.004
	<i>Cantherhines macrocerus</i>	6.6	3.8	1.9	0.006
	<i>Cantherhines pullus</i>	8.5	3.8	1.9	0.018
	<i>Monacanthus tuckeri</i>	2.4	3.8	1.9	0.010
Mullidae	<i>Mulloidichthys martinicus</i>	43.6	95.7	19.4	0.368
	<i>Pseudupeneus maculatus</i>	47.9	81.5	15.3	0.264
Opistognathidae	<i>Opistognathus aurifrons</i>	11.4	25.6	7.8	0.059
Pomacanthidae	<i>Centropyge argi</i>	1.4	2.8	2.1	0.016
	<i>Holacanthus ciliaris</i>	21.3	17.1	3.9	0.033
	<i>Holacanthus tricolor</i>	76.3	193.4	15.7	0.429
	<i>Pomacanthus arcuatus</i>	7.1	3.8	2.3	0.012
	<i>Pomacanthus paru</i>	13.3	7.6	3.0	0.016
Pomacentridae	<i>Abudefduf saxatilis</i>	46.9	136.5	30.3	0.358
	<i>Azurina cyanea</i>	86.3	2706.2	231.9	6.515
	<i>Azurina insolata</i>	43.6	1903.3	257.5	4.499
	<i>Azurina multilineata</i>	54.5	1226.5	210.5	2.834
	<i>Microspathodon chrysurus</i>	24.6	55.0	10.2	0.176
	<i>Stegastes adustus</i>	10.9	146.0	28.6	0.168
	<i>Stegastes diencaeus</i>	4.7	64.5	17.6	0.080
	<i>Stegastes leucostictus</i>	2.4	7.6	4.4	0.016
	<i>Stegastes partitus</i>	83.4	3902.4	298.3	8.707
	<i>Stegastes planifrons</i>	55.5	1419.0	131.6	2.474

	<i>Stegastes xanthurus</i>	19.0	132.7	30.1	0.548
Priacanthidae	<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	2.4	0.9	0.9	0.002
	<i>Scarus iseri</i>	74.9	1097.6	80.8	2.411
	<i>Scarus taeniopterus</i>	71.6	707.1	111.4	1.660
	<i>Scarus vetula</i>	9.0	20.9	10.5	0.059
Scaridae	<i>Sparisoma atomarium</i>	17.1	69.2	14.4	0.176
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	62.6	417.1	50.4	1.650
	<i>Sparisoma chrysopterum</i>	27.0	82.5	19.1	0.178
	<i>Sparisoma rubripinne</i>	21.3	14.2	4.4	0.055
	<i>Sparisoma viride</i>	66.4	283.4	34.3	0.554
	<i>Equetus lanceolatus</i>	5.7	22.7	7.8	0.045
Sciaenidae	<i>Equetus punctatus</i>	19.4	32.2	7.7	0.076
	<i>Odontoscion dentex</i>	11.8	20.9	4.8	0.045
	<i>Pareques acuminatus</i>	3.8	1.9	1.3	0.006
	<i>Hypoplectrus guttavarius</i>	10.0	13.3	3.9	0.031
	<i>Hypoplectrus nigricans</i>	5.2	7.6	2.6	0.020
	<i>Hypoplectrus puella</i>	68.7	350.7	25.7	0.691
	<i>Hypoplectrus tan</i>	10.9	30.3	6.8	0.061
Serranidae	<i>Hypoplectrus unicolor</i>	57.8	125.1	12.1	0.301
	<i>Liopropoma rubre</i>	6.2	9.5	3.7	0.025
	<i>Parasphyraenops incisus</i>	0.9	3.8	3.0	0.008
	<i>Serranus baldwini</i>	3.8	9.5	4.0	0.022
	<i>Serranus tabacarius</i>	5.7	6.6	2.8	0.016
	<i>Serranus tigrinus</i>	78.2	413.3	27.8	0.879
Tetraodontidae	<i>Canthigaster rostrata</i>	80.6	2309.0	394.6	4.083

Suplemento S3-2. Contribución de cada especie a la diferenciación entre sectores y épocas climáticas a partir del análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) usando la métrica de disimilitud de Bray-Curtis.

Disimilitud entre Bolívar (BOL) y Magdalena (MAG) = 56.94						
Especie	Abundancia media BOL	Abundancia media MAG	Disimilitud media	Disimilitud/D. estándar	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)
<i>Azurina insolata</i>	0.10	6.48	2.98	1.85	5.22	5.22
<i>Stegastes planifrons</i>	6.40	1.00	2.67	2.00	4.69	9.91
<i>Stegastes partitus</i>	4.37	8.76	2.15	1.33	3.77	13.69
<i>Coryphopterus personatus</i>	10.95	8.64	2.15	0.89	3.77	17.46
<i>Azurina multilineata</i>	1.05	5.08	2.07	1.42	3.64	21.10
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	2.80	5.84	1.97	1.30	3.47	24.56
<i>Clepticus parrae</i>	5.16	3.52	1.87	1.23	3.28	27.84
<i>Scarus iseri</i>	6.03	2.71	1.78	1.34	3.13	30.97
<i>Scarus taeniopterus</i>	4.07	2.38	1.53	1.23	2.68	33.65
<i>Elacatinus illecebrosus</i>	3.46	4.08	1.36	1.16	2.39	36.04
<i>Canthigaster rostrata</i>	4.46	5.85	1.36	0.98	2.39	38.44
<i>Azurina cyanea</i>	5.00	6.85	1.35	1.05	2.38	40.81
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	2.17	2.88	1.32	1.14	2.32	43.13
<i>Hypoplectrus puella</i>	4.02	2.14	1.31	1.19	2.31	45.44
<i>Sparisoma viride</i>	3.03	1.13	1.29	1.19	2.26	47.70
<i>Chaetodon capistratus</i>	3.06	1.68	1.20	1.16	2.11	49.81
<i>Halichoeres garnoti</i>	4.45	3.85	1.19	1.08	2.09	51.90
<i>Chaetodon sedentarius</i>	0.54	2.79	1.18	1.18	2.08	53.98
<i>Haemulon flavolineatum</i>	2.73	1.49	1.16	0.87	2.04	56.02
<i>Serranus tigrinus</i>	2.97	4.05	1.15	1.07	2.01	58.03
<i>Gnatholepis thompsoni</i>	0.33	2.37	1.08	0.82	1.90	59.93
<i>Bodianus rufus</i>	3.01	2.78	1.08	1.07	1.90	61.83
<i>Chaetodon ocellatus</i>	1.32	2.27	1.06	1.01	1.86	63.68
<i>Holocanthus tricolor</i>	2.54	2.40	1.01	1.05	1.78	65.46
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	2.08	1.65	0.99	1.02	1.73	67.19
<i>Prognatodes aculeatus</i>	0.00	2.09	0.94	0.94	1.64	68.84
<i>Haemulon aurolineatum</i>	1.48	0.44	0.79	0.58	1.39	70.23
Disimilitud entre la época seca (SC) y la época lluviosa (LL) = 46.43						
Especie	Abundancia media SC	Abundancia media LL	Disimilitud media	Disimilitud/D. estándar	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)
<i>Clepticus parrae</i>	3.78	5.49	1.88	1.23	4.06	4.06
<i>Coryphopterus personatus</i>	9.74	10.15	1.71	0.89	3.69	7.74
<i>Haemulon flavolineatum</i>	1.59	3.15	1.43	1.02	3.08	10.83
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	4.27	4.06	1.40	1.06	3.02	13.85
<i>Canthigaster rostrata</i>	5.09	5.12	1.33	1.06	2.86	16.70
<i>Azurina cyanea</i>	6.06	5.48	1.23	1.06	2.64	19.35
<i>Scarus taeniopterus</i>	3.19	3.47	1.22	1.14	2.62	21.97
<i>Elacatinus illecebrosus</i>	3.67	3.87	1.21	1.14	2.61	24.58
<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	2.76	2.02	1.20	1.12	2.59	27.16
<i>Stegastes partitus</i>	6.76	5.74	1.17	1.04	2.53	29.69
<i>Chaetodon capistratus</i>	2.05	3.07	1.13	1.14	2.42	32.12
<i>Sparisoma viride</i>	1.84	2.71	1.12	1.10	2.42	34.53
<i>Halichoeres garnoti</i>	3.95	4.57	1.11	1.03	2.39	36.92
<i>Bodianus rufus</i>	2.60	3.45	1.08	1.11	2.33	39.25
<i>Azurina multilineata</i>	3.08	2.60	1.00	0.84	2.16	41.40
<i>Serranus tigrinus</i>	3.47	3.45	0.99	0.99	2.14	43.54
<i>Holocanthus tricolor</i>	2.33	2.73	0.97	1.06	2.08	45.63
<i>Stegastes planifrons</i>	3.45	4.74	0.95	0.91	2.06	47.68
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	1.82	1.98	0.94	1.03	2.03	49.72

<i>Hypoplectrus puella</i>	2.91	3.59	0.93	1.03	2.00	51.72
<i>Chaetodon ocellatus</i>	1.75	1.76	0.91	0.94	1.97	53.68
<i>Scarus iseri</i>	4.06	5.27	0.90	0.95	1.93	55.61
<i>Haemulon aurolineatum</i>	0.87	1.23	0.86	0.63	1.84	57.46
<i>Acanthurus tractus</i>	0.81	1.61	0.79	0.82	1.70	59.16
<i>Stegastes adustus</i>	0.73	1.38	0.75	0.68	1.61	60.77
<i>Abudefduf saxatilis</i>	0.81	1.34	0.74	0.77	1.59	62.36
<i>Mulloidichthys martinicus</i>	0.79	1.06	0.67	0.71	1.45	63.81
<i>Chaetodon sedentarius</i>	1.60	1.54	0.66	0.70	1.41	65.22
<i>Stegastes xanthurus</i>	0.85	0.61	0.62	0.58	1.34	66.56
<i>Myripristis jacobus</i>	0.36	1.14	0.61	0.63	1.31	67.87
<i>Gnatholepis thompsoni</i>	1.58	0.73	0.60	0.60	1.30	69.18
<i>Halichoeres bivittatus</i>	0.71	0.92	0.59	0.66	1.28	70.45

Suplemento S3-3. Concentración media (\pm DE) de isótopos estables en las presas del pez león.

Sector	Especie	n	Media C ¹³	DE C ¹³	Media N ¹⁵	DE N ¹⁵	Media LT	DE LT
BOL-COS	<i>Acanthurus chirurgus</i>	15	-17.72	1.66	6.54	0.91	8.75	4.63
	<i>Acanthurus tractus</i>	18	-18.05	1.31	6.62	1.05	6.44	1.28
	<i>Apogon maculatus</i>	18	-16.66	0.61	7.82	0.87	4.32	1.31
	<i>Azurina cyanea</i>	24	-19.20	0.41	7.68	0.53	6.29	1.58
	<i>Clepticus parrae</i>	14	-19.25	0.31	7.40	0.58	4.18	3.10
	<i>Haemulon aurolineatum</i>	31	-17.50	0.79	8.46	0.81	6.76	3.45
	<i>Scarus iseri</i>	16	-14.47	1.05	6.39	0.99	6.49	1.28
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	10	-17.14	0.54	8.21	0.48	17.11	2.63
	<i>Stegastes diencaeus</i>	14	-15.50	0.50	8.90	0.54	5.73	0.90
	<i>Stegastes leucostictus</i>	14	-15.67	0.62	9.05	0.55	4.86	0.44
	<i>Stegastes partitus</i>	6	-15.53	0.18	7.60	0.36	4.43	0.16
	<i>Thalassoma bifasciatum</i>	14	-18.35	0.37	7.63	0.46	6.06	1.18
MAG-COS	<i>Acanthurus chirurgus</i>	19	-16.05	0.95	8.29	0.87	12.08	4.17
	<i>Acanthurus tractus</i>	21	-15.84	1.10	9.35	0.95	12.64	4.01
	<i>Apogon maculatus</i>	10	-16.26	0.84	9.83	1.15	5.15	1.79
	<i>Azurina cyanea</i>	11	-19.12	0.47	8.99	0.45	9.12	2.09
	<i>Azurina multilineata</i>	14	-19.30	1.04	8.99	0.65	9.36	3.06
	<i>Clepticus parrae</i>	12	-20.03	0.37	8.67	0.54	5.11	0.31
	<i>Haemulon aurolineatum</i>	12	-18.94	0.32	9.57	0.37	7.04	1.04
	<i>Halichoeres garnoti</i>	10	-17.25	0.54	10.03	0.23	6.00	1.18
	<i>Paroncheilus affinis</i>	24	-18.44	0.44	8.83	0.66	5.72	1.22
	<i>Phaeoptyx pigmentaria</i>	7	-18.00	0.31	8.50	0.77	4.36	0.72
	<i>Scarus iseri</i>	18	-14.69	0.64	7.69	0.49	6.43	1.53
	<i>Serranus tigrinus</i>	10	-16.52	0.53	9.80	0.85	9.08	0.66
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	11	-16.63	0.71	9.09	0.51	16.16	5.38
	<i>Stegastes partitus</i>	10	-18.06	0.68	9.54	0.58	5.07	0.56
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	10	-16.87	1.44	10.02	0.77	6.44	0.82	

MATERIAL SUPLEMENTARIO S4

Suplemento S4-1. Densidad y abundancia relativa (%) de peces mesodepredadores nativos y el pez león (peces × ha⁻¹). *: Especies que se observaron por fuera de los transectos.

Especie	General			BOL-COS			MAG-COS		
	Densidad	Error estándar	Abundancia relativa (%)	Densidad	Error estándar	Abundancia relativa (%)	Densidad	Error estándar	Abundancia relativa (%)
<i>Cephalopholis cruentata</i>	148.0	5.9	20.00	156.8	5.5	22.75	138.9	6.2	18.37
<i>Hypoplectrus puella</i>	91.8	6.0	12.41	116.4	6.2	16.89	66.1	5.1	8.74
<i>Caranx crysos</i>	89.9	30.7	12.15	54.5	19.1	7.91	126.7	39.2	16.76
<i>Pterois volitans</i>	74.4	7.4	10.06	53.7	3.8	7.79	96.0	9.6	12.70
<i>Caranx ruber</i>	63.5	22.6	8.58	90.1	30	13.08	35.8	10.3	4.74
<i>Aulostomus maculatus</i>	59.0	5.5	7.97	15.4	2.2	2.23	104.4	5.9	13.81
<i>Lutjanus mahogoni</i>	42.7	7.8	5.77	42.0	4.0	6.09	43.4	10.4	5.74
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	40.4	2.8	5.46	31.9	2.3	4.63	49.3	3.1	6.52
<i>Haemulon plumierii</i>	33.4	3.2	4.51	32.3	2.9	4.69	34.5	3.5	4.56
<i>Lutjanus apodus</i>	20.8	3.3	2.81	40.8	4.1	5.92	0.0	0.0	0.00
<i>Synodus intermedius</i>	12.2	1.7	1.65	0.0	0.0	0.00	0.0	0.0	0.00
<i>Gymnothorax miliaris</i>	8.2	1.4	1.11	1.2	0.5	0.17	15.6	1.8	2.06
<i>Lutjanus synagris</i>	6.6	1.5	0.89	11.3	1.8	1.64	1.7	0.9	0.22
<i>Synodus synodus</i>	5.6	1.1	0.76	0.0	0.0	0.00	0.0	0.0	0.00
<i>Cephalopholis fulva</i>	4.9	1.4	0.66	0.4	0.3	0.06	9.7	1.9	1.28
<i>Seriola rivoliana</i>	4.5	4.1	0.61	0.0	0.0	0.00	9.3	5.9	1.23
<i>Ocyurus chrysurus</i>	4.3	1.4	0.58	8.1	1.8	1.18	0.4	0.3	0.05
<i>Hypoplectrus tan</i>	4.1	0.9	0.55	8.1	1.2	1.18	0.0	0.0	0.00
<i>Mycteroperca interstitialis</i>	4.1	1.3	0.55	0.4	0.3	0.06	8.0	1.8	1.06
<i>Gymnothorax moringa</i>	3.7	0.9	0.50	0.8	0.4	0.12	6.7	1.2	0.89
<i>Hypoplectrus guttavarius</i>	3.3	0.8	0.45	6.5	1.1	0.94	0.0	0.0	0.00
<i>Gymnothorax funebris</i>	2.7	0.7	0.36	3.2	0.8	0.46	2.1	0.6	0.28
<i>Lutjanus analis</i>	1.6	0.6	0.22	2.4	0.7	0.35	0.8	0.4	0.11
<i>Mycteroperca bonaci</i>	1.6	0.6	0.22	2.0	0.6	0.29	1.3	0.5	0.17
<i>Hypoplectrus nigricans</i>	1.2	0.5	0.16	2.4	0.7	0.35	0.0	0.0	0.00

<i>Lutjanus griseus</i>	1.2	0.9	0.16	2.4	1.2	0.35	0.0	0.0	0.00
<i>Lutjanus jocu</i>	1.0	0.5	0.14	1.6	0.6	0.23	0.4	0.3	0.05
<i>Caranx hipos</i>	0.6	0.6	0.08	0.0	0.0	0.00	1.3	0.9	0.17
<i>Bothus lunatus</i>	0.4	0.3	0.05	0.0	0.0	0.00	0.8	0.4	0.11
<i>Caranx bartholomaei</i>	0.4	0.3	0.05	0.8	0.4	0.12	0.0	0.0	0.00
<i>Echidna catenata</i>	0.4	0.3	0.05	0.0	0.0	0.00	0.0	0.0	0.00
<i>Gymnothorax vicinus</i>	0.4	0.3	0.05	0.0	0.0	0.00	0.8	0.4	0.11
<i>Hypanus americanus</i>	0.4	0.3	0.05	0.8	0.4	0.12	0.0	0.0	0.00
<i>Lutjanus cyanopterus</i>	0.4	0.3	0.05	0.8	0.4	0.12	0.0	0.0	0.00
<i>Mycteroperca phenax</i>	0.4	0.3	0.05	0.0	0.0	0.00	0.8	0.4	0.11
<i>Rypticus saponaceus</i>	0.4	0.3	0.05	0.4	0.3	0.06	0.4	0.3	0.05
<i>Sphyraena barracuda</i>	0.4	0.3	0.05	0.8	0.4	0.12	0.0	0.0	0.00
<i>Caranx latus</i>	0.2	0.2	0.03	0.0	0.0	0.00	0.4	0.3	0.05
<i>Epinephelus adscensionis</i>	0.2	0.2	0.03	0.4	0.3	0.06	0.0	0.0	0.00
<i>Rypticus maculatus</i>	0.2	0.2	0.03	0.0	0.0	0.00	0.0	0.0	0.00
<i>Scomberomorus brasiliensis</i>	0.2	0.2	0.03	0.4	0.3	0.06	0.0	0.0	0.00
<i>Scorpaena plumieri</i>	0.2	0.2	0.03	0.0	0.0	0.00	0.4	0.3	0.05
<i>Bothus ocellatus*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Epinephelus guttatus*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Epinephelus morio*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Epinephelus striatus*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Haemulon parra*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Lutjanus buccanella*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Scomberomorus regalis*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Scomberomorus sp.*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Seriola fasciata*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Synodus saurus*</i>	-	-		-	-		-	-	
<i>Trachinotus falcatus*</i>	-	-		-	-		-	-	

Suplemento S4-2. Contribución de cada especie a la diferenciación entre sectores a partir del análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) usando la métrica de disimilitud de Bray-Curtis.

Disimilitud promedio = 42.90						
Especie	Abundancia media BOL	Abundancia media MAG	Disimilaridad media	Disimilitud/D. estándar	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)
<i>Lutjanus apodus</i>	2.53	0.0	3.43	6.76	8.00	8.00
<i>Hypoplectrus tan</i>	2.15	0.53	2.34	1.70	5.45	13.45
<i>Caranx crysos</i>	1.31	1.34	2.34	1.04	5.45	18.90
<i>Caranx ruber</i>	2.82	1.55	2.14	1.33	5.00	23.90
<i>Cephalopholis fulva</i>	0.39	1.59	2.00	2.96	4.66	28.56
<i>Hypoplectrus guttavarius</i>	1.47	0.00	1.97	1.43	4.58	33.14
<i>Gymnothorax miliaris</i>	0.33	1.77	1.94	2.14	4.53	37.67
<i>Lutjanus synagris</i>	1.49	0.26	1.79	1.66	4.17	41.84
<i>Gymnothorax moringa</i>	0.22	1.35	1.67	1.38	3.89	45.73
<i>Synodus intermedius</i>	1.55	2.03	1.61	1.20	3.75	49.47
<i>Synodus synodus</i>	1.64	2.04	1.57	1.26	3.66	53.13
<i>Aulostomus maculatus</i>	1.82	2.85	1.44	1.28	3.35	56.48
<i>Hypoplectrus puella</i>	4.21	3.17	1.43	2.21	3.33	59.81
<i>Ocyurus chrysurus</i>	1.06	0.11	1.42	1.14	3.30	63.11
<i>Cephalopholis cruentata</i>	4.27	3.32	1.29	1.97	3.01	66.13
<i>Lutjanus mahogoni</i>	2.59	1.83	1.29	0.98	3.01	69.14
<i>Mycteroperca interstitialis</i>	0.28	0.99	1.29	1.21	3.00	72.14
<i>Hypoplectrus nigricans</i>	0.91	0.34	1.23	1.07	2.86	75.00
<i>Lutjanus analis</i>	0.72	0.13	0.97	0.85	2.27	77.27
<i>Gymnothorax funebris</i>	0.52	0.46	0.89	0.97	2.08	79.36
<i>Mycteroperca bonaci</i>	0.53	0.24	0.81	0.84	1.89	81.25
<i>Lutjanus jocu</i>	0.52	0.11	0.76	0.68	1.76	83.01
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	3.07	2.85	0.68	1.54	1.59	84.60
<i>Caranx bartholomaei</i>	0.50	0.00	0.62	0.60	1.45	86.05
<i>Seriola rivoliana</i>	0.00	0.46	0.61	0.53	1.41	87.47
<i>Scorpaena plumieri</i>	0.20	0.28	0.52	0.55	1.22	88.69
<i>Haemulon plumierii</i>	2.37	2.25	0.51	1.34	1.18	89.87
<i>Rypticus saponaceus</i>	0.11	0.28	0.47	0.56	1.09	90.96

Suplemento S4-3 Valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de las especies nativas potencialmente competidoras y el pez león. EE: error estándar, P: piscívoro e I: invertívoro.

Especie	n	Media \pm EE $\delta^{13}\text{C}$	Mín-Máx $\delta^{13}\text{C}$	Media \pm EE $\delta^{15}\text{N}$	Mín-Máx $\delta^{15}\text{N}$	Media \pm EE L_T	Mín-Máx L_T
BOL-COS							
<i>Aulostomus maculatus</i>	16	-16.93 \pm 0.11	-17.77 a -16.24	8.58 \pm 0.17	7.25 a 9.65	28.93 \pm 1.92	17.0 a 43.6
<i>Cephalopholis cruentata</i>	27	-16.13 \pm 0.09	-16.92 a -15.28	10.04 \pm 0.23	8.14 a 11.47	15.53 \pm 0.50	9.8 a 21.2
<i>Haemulon plumierii</i>	29	-15.65 \pm 0.12	-17.40 a -14.13	10.26 \pm 0.19	7.51 a 12.35	11.84 \pm 0.60	6.0 a 21.4
<i>Hypoplectrus puella</i>	10	-15.68 \pm 0.21	-16.33 a -14.07	9.13 \pm 0.40	6.98 a 11.41	9.81 \pm 0.33	7.3 a 10.8
<i>Lutjanus mahogoni</i>	9	-16.50 \pm 0.09	-16.96 a -16.03	10.70 \pm 0.25	9.59 a 11.53	17.43 \pm 1.29	10.8 a 23.8
<i>Lutjanus synagris</i>	27	-16.45 \pm 0.17	-18.14 a -15.28	10.31 \pm 0.28	8.10 a 12.92	13.86 \pm 0.52	4.8 a 16.3
<i>Pterois volitans</i> grandes	17	-16.07 \pm 0.19	-17.10 a -14.02	10.89 \pm 0.16	9.84 a 11.97	27.31 \pm 1.25	22.5 a 39.2
<i>Pterois volitans</i> pequeños	13	-16.77 \pm 0.17	-17.81 a -15.74	10.62 \pm 0.15	9.79 a 11.26	17.19 \pm 0.51	13.0 a 19.2
MAG-COS							
<i>Aulostomus maculatus</i>	13	-16.58 \pm 0.20	-17.85 a -14.91	9.04 \pm 0.18	8.07 a 10.04	30.22 \pm 2.09	19.5 a 44.1
<i>Cephalopholis cruentata</i>	28	-15.96 \pm 0.16	-17.30 a -13.76	10.98 \pm 0.09	9.88 a 11.84	20.72 \pm 0.66	8.2 a 32.5
<i>Haemulon plumierii</i>	12	-16.33 \pm 0.42	-18.30 a -14.31	10.71 \pm 0.18	9.52 a 11.63	7.78 \pm 0.72	5.4 a 11.7
<i>Hypoplectrus puella</i>	10	-16.34 \pm 0.21	-17.43 a -15.16	9.80 \pm 0.20	8.86 a 10.64	10.44 \pm 0.74	6.5 a 12.7
<i>Lutjanus mahogoni</i>	30	-16.21 \pm 0.10	-17.37 a -14.65	10.87 \pm 0.15	8.74 a 12.28	18.89 \pm 0.41	15.0 a 24.0
<i>Lutjanus synagris</i>	13	-17.59 \pm 0.28	-18.73 a -15.10	9.65 \pm 0.20	8.79 a 10.81	9.40 \pm 1.57	5.8 a 22.4
<i>Pterois volitans</i> grandes	13	-14.70 \pm 0.23	-16.00 a -13.45	10.91 \pm 0.16	9.70 a 11.98	26.28 \pm 1.70	21.0 a 44.5
<i>Pterois volitans</i> pequeños	17	-14.97 \pm 0.30	-17.70 a -12.41	10.39 \pm 0.16	8.98 a 11.05	17.82 \pm 0.70	12.5 a 20.6

Suplemento S4-4. Resultados de las comparaciones por parejas de la prueba Tukey HSD (Q).

Grupos	Diferencia	Error estándar	Q	P
BOL-COS grandes vs BOL-COS pequeños	0.70	0.24	2.9	0.17
BOL-COS grandes vs MAG-COS grandes	1.36	0.24	5.7	8.8×10^{-4}
BOL-COS grandes vs MAG-COS pequeños	1.10	0.22	5.0	4.8×10^{-3}
BOL-COS pequeños vs MAG-COS grandes	2.06	0.26	7.9	2.1×10^{-6}
BOL-COS pequeños vs MAG-COS pequeños	1.79	0.24	7.5	9.7×10^{-7}
MAG-COS grandes vs MAG-COS pequeños	0.26	0.24	1.1	0.86