



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**COMPETENCIA ENTRE EL PEZ LEÓN (*Pterois volitans*) Y OTROS DEPREDADORES
MEDIANOS EN EL ARRECIFE DE XCALAK, QUINTANA ROO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. BRENDA IVETH MURILLO PÉREZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DOCTOR JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO
FACULTAD DE CIENCIAS, ECOSUR UNIDAD CHETUMAL

COTUTOR DE TESIS: DOCTOR FRANCISCO XAVIER CHIAPPA CARRARA
UNIDAD MULTIDISCIPLINARIA DE DOCENCIA E INVESTIGACIÓN,
SISAL YUCATÁN. FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR: M. en C. HÉCTOR ESPINOSA PÉREZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA

CIUDAD DE MÉXICO. MARZO, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



OFICIO FCIE/DEP/084/16

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **23 de noviembre de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno (a) **MURILLO PÉREZ BRENDA IVETH** con número de cuenta **514012441** con la tesis titulada **"COMPETENCIA ENTRE EL PEZ LEÓN (*Pterois volitans*) Y OTROS DEPREDADORES MEDIANOS EN EL ARRECIFE DE XCALAK, QUINTANA ROO"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO**:

Presidente: DRA. NANDINI SARMA
Vocal: DRA. PATRICIA KOLEFF OSORIO
Secretario: M. EN C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ
Suplente: DR. ENRIQUE ÁVILA TORRES
Suplente: DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 15 de febrero de 2016

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



MCAA/MJFM/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) que me brindó la oportunidad de ingresar al programa de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada durante la realización de mis estudios de maestría (CVU: 545485, número de registro: 292761).

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP), por haberme dado los medios para asistir a congresos y el apoyo para el empaste de la tesis.

A mi tutor Doctor Juan Jacobo Schmitter Soto, mi cotutor Doctor Francisco Xavier Chiappa Carrara y al Maestro en Ciencias Héctor Espinosa Pérez, miembro de mi comité tutor.

A los miembros del jurado, Doctora Nandini Sarma, Doctora Patricia Koleff Osorio, Doctor Enrique Ávila Torres y Doctor Lorenzo Álvarez Filip.

El presente estudio se desarrolló en el Departamento de Ecología y Sistemática Acuática y laboratorio Sistemática, Ecología y Manejo de Recursos Acuáticos del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Chetumal.

Los muestreos se llevaron a cabo con el permiso de pesca fomento No. PPF/DGOPA-053-15 expedido por la Conapesca. Abarca Mahahual, "Xahuaychol", Río Huach, Xcalak, entre otros 25 sitios. Además, en cada expedición llevada a cabo en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak se contó con cartas de no objeción por parte de la dirección del parque, expedidas por la M. en C. María del Carmen García Rivas y el M. en C. Jorge Gómez Poot, directores del PNAX durante los muestreos.

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Al Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto por haber aceptado ser mi tutor, por su gran ayuda y apoyo durante mi estancia en Chetumal, la realización del trabajo de campo y el presente escrito, por su gran disponibilidad, sus valiosos consejos y comentarios que me han hecho crecer personal y académicamente.

A los miembros de mi comité tutorial: mi cotutor, Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara y al M. en C. Héctor Espinosa Pérez por los comentarios y apoyo brindados en todo momento, por las correcciones y consejos que guiaron el desarrollo de mi tesis.

A los miembros del jurado: Dra. Nandini Sarma, Dra. Patricia Koleff Osorio, Dr. Enrique Ávila Torres y Dr. Lorenzo Álvarez Filip por los enriquecedores comentarios y correcciones que hicieron que la calidad de mi tesis mejorara considerablemente.

Al Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Chetumal por abrirme sus puertas para realizar las estancias necesarias para el trabajo de campo y la revisión de ejemplares.

Al Ing. Roberto Herrera por su apoyo durante mi estancia en Chetumal y ayuda en campo.

A las autoridades del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX) por el apoyo y ayuda brindados para el desarrollo del trabajo de campo, en especial a la M. en C. María del Carmen García Rivas y el M. en C. Jorge Gómez Poot, directores del PNAX durante los muestreos.

A la M. en C. Dorka Cobián Rojas por compartir sus datos de contenido estomacal de pez león.

Al Dr. Gabriel Gutiérrez Granados, M. en C. Gabriel Ruíz Cruz, y M. en C. Héctor Salvat Torres por la ayuda y orientación que me brindaron en cuestiones estadísticas y uso de paquetes estadísticos.

Al M. en C. Gabriel Ruíz Cruz por su ayuda en la elaboración del mapa.

Al Biól. José Ángel Cohuó Collí por su apoyo en campo, identificación de contenidos estomacales y la toma de fotografías.

Al M. en C. David Salinas de la Facultad de Ciencias y al personal de la Secretaría Técnica del Instituto de Biología por su hábil labor para realizar las videoconferencias en los tutoriales.

Al Dr. Ernesto Armando Gutiérrez, responsable de la administración escolar del posgrado en Ciencias Biológicas, por su trato eficiente y siempre amable, además de su gran disposición para resolver dudas y dar atención a los alumnos.

A todo el personal del posgrado de Ciencias Biológicas por su gran labor en la atención de los alumnos, la disolución de dudas, realización de trámites necesarios y ayuda requerida durante mis estudios de maestría.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mis padres por darme la vida, que es una aventura que no he parado de disfrutar desde el instante en que llegué a este mundo, por su paciencia, por siempre darme su apoyo incondicional y animarme a lograr que todos mis sueños se conviertan en realidad. ¡Las palabras se quedan cortas ante todo lo que tengo que agradecerles!, a mi mamá, Alma Rosa, por tanto amor, pláticas, consejos, regaños y por haber entrado al mundo electrónico cuando me encontraba lejos; a mi papá, Rubén, por siempre escucharme con atención, alimentar mi deseo de seguir adelante y con ello ayudarme a crear los cimientos sobre los cuales estoy forjando mi vida.

A mi hermano Ricardo por las pláticas que me hacen ser tan crítica con mi entorno, los consejos y el gran apoyo que siempre me has dado, por siempre confiar en mí y haberme dado ánimos en todo momento.

A mi hermano Rubén Pavel porque siempre ha velado por sus dos hermanos menores, ¡gracias por los empujones!

A Emmanuel por su amor y apoyo incondicionales.

A mi abuelita María Elena porque se que está orgullosa de cada uno de los peldaños que conquisto, le mando miles de besos hasta el cielo.

A Betty, por ayudarme a estudiar para el examen de ingreso ☺.

A todo el personal del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Chetumal, por haberme hecho sentir como en casa, por apoyarme con libros, material de laboratorio, campo, y sobre todo por su excelente trato y gran calidad humana.

Al Doctor Juan Jacobo por ser un gran ser humano, aceptarme en su casa, darme la ayuda y apoyo necesarios el tiempo que residí en Chetumal y durante la realización de mi trabajo de tesis.

A Rocío Sánchez por abrirme las puertas de su casa, por las pláticas y gran ayuda brindada cuando llegué a Chetumal.

Al Ing. Roberto Herrera por ayudarme a preparar las salidas al campo, así como su gran apoyo ¡eres un excelente capitán de embarcación y pescador!, sus largas charlas, sobre todo por abrimos las

puertas de su casa en Xcalak, ¡se extraña la vista y brisa que se disfrutaban desde la hamaca!. A Elner, “Calysho”, “Rompe” Rudy y Héctor, por ayudarme a coleccionar los ejemplares necesarios para poder realizar mi investigación.

A todos los profesores que me impartieron clase durante el posgrado porque aportaron parte de sus conocimientos para mi desarrollo profesional, disfruté mucho de las clases, las salidas al campo, agradezco lo aprendido.

Al Dr. Javier y al M. en C. Gabriel por tantos momentos compartidos, lo mucho que platicamos, la música, el apoyo y los ánimos. A las M. en C. Dorka y M. en C. Susana por ser tan buenas amigas, por los paseos, consejos y por soportarme el tiempo que estuve en la casita, me enseñaron muchas cosas de la vida. A todos ustedes les doy las gracias por hacer de mi estancia en Chetumal una experiencia tan agradable, definitivamente ¡lo volvería a hacer!

A mis compañeros con los que compartí las aulas, en especial a Christiane y Ariana por las pláticas, los chismes, los cafecitos y los sustos, ¡he disfrutado mucho de su compañía!

A cada uno de los peces que fueron sacrificados para conocer más de los efectos que el pez león está ocasionando en el Caribe mexicano; se les debe un gran reconocimiento ya que sin ustedes este trabajo no hubiera sido posible.

A Maklovina, Kina y Grisi porque le otorgan una chispa especial a mi vida, sin ustedes nada sería igual.

A las nuevas experiencias que sí bien son imponentes, a su vez resultan enriquecedoras... deseo por siempre tener nuevas y enriquecedoras experiencias.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por brindarme la oportunidad realizar la maestría y con ello enriquecer enormemente a mi formación personal y profesional.

A todos ustedes, ¡muchas gracias!

A mi familia, que siempre ha creído en mí...

“Al final de este viaje está el horizonte, al final del viaje partiremos de nuevo, al final del viaje comienza un camino... otro buen camino...”

Silvio Rodríguez

No te rindas que la vida es eso,
continuar el viaje,
perseguir tus sueños,
destrabar el tiempo,
correr los escombros y destapar el cielo...

Mario Benedetti

ÍNDICE

RESUMEN	3
ABSTRACT	5
INTRODUCCIÓN	7
ANTECEDENTES	10
MARCO TEÓRICO	19
HIPÓTESIS	22
OBJETIVOS	22
Objetivo general	22
Objetivos particulares	22
MATERIALES Y MÉTODOS	23
Área de estudio	23
Trabajo de campo	25
Trabajo de laboratorio	28
Análisis estadístico	29
RESULTADOS	32
Esfuerzo de muestreo	35
Análisis del contenido estomacal	37
Hora de colecta	44

Selectividad de dieta	46
Traslape trófico de los posibles competidores	47
Análisis de componentes principales	47
Índice de Schoener (C_{xy}).....	49
Kruskal Wallis.....	50
DISCUSIÓN	57
CONCLUSIONES	64
LITERATURA CITADA	65

RESUMEN

Las especies exóticas alteran considerablemente las comunidades que invaden, ya que disminuyen la diversidad y desplazan especies nativas, lo cual cambia el equilibrio trófico. El impacto puede deberse a depredación, competencia por espacio y/o alimento, o por efectos indirectos. El pez león (*Pterois volitans*), nativo del Indo-Pacífico, ha invadido el Atlántico occidental. Al ser un depredador voraz y generalista, se espera traslape trófico con peces nativos de talla, alimentación y hábitat comparables. El objetivo principal de este estudio fue determinar la dieta de los competidores potenciales del pez león, como el serránido *Cephalopholis cruentata* (cabrilla enjambre) y el lutjánido *Lutjanus apodus* (pargo canchix) y compararlas con la del propio pez león en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak. La hipótesis es que, si los recursos presa son limitados, y si el pez león los comparte con los depredadores nativos, entonces hay competencia entre ellos. El trabajo de campo se realizó en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak, donde se colectaron individuos mesodepredadores de las especies *C. cruentata*, *L. apodus* y *P. volitans*. Los ejemplares colectados fueron pesados, medidos y fotografiados. Se extrajo una sección del tubo digestivo y se almacenó en alcohol al 96% y hielo. Las presas encontradas en los estómagos se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible. La eficiencia del muestreo se calculó mediante curvas de acumulación de presas. El contenido se analizó y cuantificó para luego obtener el Índice de Importancia Relativa y conocer los elementos predominantes en cada dieta. La selectividad se midió con el índice de Ivlev. Se realizó un análisis de componentes principales sobre las abundancias de presas para explorar el traslape entre los depredadores, mismo que también fue calculado con el Índice de Schoener, mientras que la significancia estadística se calculó con un análisis de Kruskal- Wallis. La dieta de los depredadores estudiados se conformó de peces y crustáceos, aunque para la cabrilla y el pez león los peces son primordiales en la dieta, mientras que los crustáceos lo son para el pargo. El índice de Importancia Relativa denota que los elementos predominantes en la dieta de la cabrilla son restos de peces no determinados, decápodos, palemónidos, *Hypoplectrus* sp., *Lyiosquilla* sp., *Stegastes* sp.; para el pargo, decápodos, palemónidos, portúnidos y restos de peces; y para el pez león *Coryphopterus personatus*, palemónidos, restos de peces sin

determinar y gobios. Según la hora de colecta, los depredadores estudiados son organismos crepusculares, con un pico de actividad al amanecer para la cabrilla y al atardecer para el pargo. La selectividad de dieta sólo se determinó para los peces: el pez león selecciona *Coryphopterus glaucofrenatum*, *C. personatus*, y *Halichoeres maculipinna*, mientras que la cabrilla enjambre selecciona *Hypoplectrus* sp. Especies abundantes, como *Thalassoma bifasciatum*, presentan selección negativa por el pez león. El análisis de componentes principales mostró una tendencia de los tres depredadores a compartir los mismos elementos alimenticios; también el índice de Schoener mostró un alto traslape en el consumo de ciertas presas, *Halichoeres* sp. y *Stegastes* sp., si bien sólo palemónidos y decápodos muestran diferencias significativas entre depredadores en el análisis de Kruskal-Wallis. El traslape de dieta entre el pez león y los mesodepredadores nativos es alto, incluidas presas que no son especialmente abundantes en el medio, así que se apoya la hipótesis de competencia por el alimento, y puede significar impacto sobre los depredadores nativos, además del efecto negativo sobre las presas, bajo presión por todos los depredadores.

Palabras clave: Competencia, recursos presa, depredadores nativos, sinecología, traslape trófico, especies invasoras, Caribe mexicano.

ABSTRACT

COMPETITION BETWEEN LIONFISH (*Pterois volitans*) AND OTHER MESOPREDATORS IN XCALAK REEF, QUINTANA ROO, MEXICAN CARIBBEAN

Exotic species alter significantly the communities that they invade, diminishing diversity and displacing native, thus changing trophic balance. Impact may be due to predation, competition for space or food, or indirect effects. Lionfish (*Pterois volitans*), native of the Indo-Pacific, has invaded the Western Atlantic. As a voracious generalist predator, it is expected to have trophic overlap with native fishes of comparable size, diet, and habits. The main goal of this study was to determine the diet of potential competitors of the lionfish, in particular *Cephalopholis cruentata* (graysby) and *Lutjanus apodus* (schoolmaster) and to compare them to the diet of lionfish in the National Park Xcalak Reefs. The hypothesis is that, if prey resources are limited, and lionfish shares these with native predators, there is competence between predators. The field work was done in the National Park "Arrecifes of Xcalak", southern Mexican Caribbean, where mesopredators were collected, i.e. *C. cruentata*, *L. apodus*, and lionfish, by means of hook-and-line, and spear gun, with free and SCUBA dive, as well as help from local fishermen. All collected fish were photographed, measured and weighed. The gut was extracted and the stomach contents was identified to the lowest possible taxon; sample size sufficiency was corroborated by cumulative prey curves. Contents were analyzed and quantified by abundance, biomass, and frequency of occurrence. These metrics were used to calculate the Index of Relative Importance and to determine the predominant elements in each diet. Selectivity was estimated using Ivlev's index against available data of fish abundance in the locality. Principal Component Analysis was performed on the prey abundances to explore overlap among the predators, which was also calculated with Schoener's Index, while a Kruskal-Wallis analysis was done to probe statistical significance. All studied mesopredators preyed on fish and crustaceans, although for graysby and lionfish fishes had a mayor proportion in the diet, while crustaceans were more heavily consumed by schoolmaster. Predominant elements in the graysby diet included Decapoda, Palaemonidae, *Hypoplectrus* sp., *Lyosquilla* sp., *Stegastes* sp.; for schoolmaster. Decapoda, Palaemonidae, Portunidae, and undetermined fishes, and for lionfish *Coryphopterus personatus*, Palaemonidae, and Gobiidae. According to the hour of capture, the studied predators are crepuscular species, with an activity peak at dawn for graysby and at dusk for schoolmaster. Diet selectivity was

determined only for fishes: *Hypoplectrus* sp. was selected by graysby and *Coryphopterus glaucofrenatum*, *C. personatus*, and *Halichoeres maculipinna* by lionfish. Abundant species, such as *Thalassoma bifasciatum*, were selected against by lionfish, somewhat questioning the opportunistic character of its strategy. A trend for the three predators to share the same trophic elements was shown by Principal Component Analysis, and also by Schoener's Index, including *Halichoeres* sp., and *Stegastes* sp.; however, only Decapoda and Palaemonidae showed significant differences between predators. Diet overlap between lionfish and native mesopredators is large, including prey that are not especially abundant in the environment, so competition for prey is supported, and it can mean further impact on native predators, in addition to the effect over prey under pressure from all predators.

Key words. *Competition, prey resources, native mesopredators, synecology, trophic overlap, invasive species, Mexican Caribbean*

INTRODUCCIÓN

La introducción de seres vivos fuera de su área de distribución natural representa la segunda causa de amenaza a la biodiversidad global, después de la pérdida de hábitat (Mack *et al.*, 2000; Rahel, 2002; González *et al.*, 2009; Chapin *et al.*, 2011). En la actualidad, una gran cantidad de especies son transportadas por el humano, de forma accidental o intencionada, de modo que las especies llegan a establecerse y dispersarse en zonas geográficas que no son parte de sus rangos históricos; dicho proceso es conocido como invasión biológica (Vitousek *et al.*, 1997; Sakai *et al.*, 2001; Polo, 2009).

La presencia de una especie invasora puede alterar la estructura y el funcionamiento de las comunidades y los ecosistemas (Bax *et al.*, 2003; Helfman, 2007; Lönnstedt y McCormick, 2013; Dahl y Paterson III, 2014). Incluso tienen la capacidad de desplazar a las especies nativas por medio de interacciones como depredación (Ruttenberg *et al.*, 2012; Albins, 2013), competencia por territorio o alimento (Sakai *et al.*, 2001; McCleery, 2011; O'Farrell *et al.*, 2014; Wendel *et al.*, 2015) o efectos indirectos (Morris *et al.*, 2009; Morris y Whitfield, 2009; Albins y Hixon, 2011; Layman y Allgeier, 2012).

Las especies exóticas son exitosas debido a la ausencia de historia evolutiva en el sitio invadido (Mack *et al.*, 2000; Blakeslee *et al.*, 2011; Albins, 2013), es decir, la ausencia de los depredadores y competidores que han coevolucionado con ellas. Un invasor depredador es capaz de causar un gran impacto en los ecosistemas invadidos, ya que se sabe que las interacciones depredador-presa y competencia, al determinar la abundancia y distribución de los organismos, son las que definen los ensamblajes de una comunidad en sistemas marinos y terrestres (Lönnstedt y McCormick, 2013; Dahl y Paterson III, 2014). Es por ello que la reciente invasión del pez león es una amenaza significativa para la diversidad de los ecosistemas marinos (O'Farrell, 2014).

Los peces león (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758] y *P. miles* [Bennett, 1828]: Scorpaenidae) son especies nativas de los arrecifes tropicales de la región del Indo-Pacífico (Kimball *et al.*, 2004), y debido a una liberación incidental se encuentran introducidas en el Atlántico oeste (Semmens *et al.*, 2004).

En menos de 30 años, el pez león se ha dispersado en un área aproximada de 7.3 millones de km² (Côté *et al.*, 2013). Su primer avistamiento en el Atlántico oeste ocurrió en Florida en 1985 (Schofield, 2009). En 2009 se registraron los primeros individuos de pez león en el Caribe mexicano y en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (Sabido-Itzá *et al.*, 2011; Aguilar-Perera *et al.*, 2012; Aguilar-Perera y Carrillo, 2013; López-Gómez, 2013); asimismo se comprueba que la única especie que habita el caribe mexicano es *P. volitans* (Valdez-Moreno *et al.*, 2012). En 2012 ya se había establecido en las islas y costas de Centroamérica y el mar Caribe (Schofield *et al.*, 2015), en el 2014 se registró por primera vez en Brasil (Ferreira *et al.*, 2015).

La rápida dispersión y crecimiento poblacional del pez león en el Océano Atlántico se debe a las características conductuales y de historia de vida de la especie (Semmens *et al.*, 2004), como: fecundidad, habilidad de depredación y competencia (Poole y College, 2011). En el Atlántico oeste el pez león alcanza densidades, abundancias (Hackerott *et al.*, 2013; Anton, *et al.*, 2014; Dahl y Paterson III, 2014) y tallas mayores que en el Pacífico (Muñoz *et al.*, 2011; Darling *et al.*, 2011; Albins, 2013).

El pez león alcanza la madurez sexual en el primer año de vida (Dahl y Paterson III, 2014) y presenta altas tasas reproductivas (Johnson y Purkis, 2011). Anualmente libera masas gelatinosas de más de dos millones de huevos (Morris y Whitfield, 2009), que al igual que su fase larvaria, son planctónicos, de modo que utilizan las corrientes marinas para dispersarse (Cowen *et al.*, 2006; Freshwater *et al.*, 2009; Betancur-R. *et al.*, 2011); por ello son capaces de moverse grandes distancias (Morris *et al.*, 2009).

La habilidad de depredación (Luiz *et al.*, 2013) se refiere a estrategias que hacen al pez león críptico para depredadores y presas, como movimientos lentos, patrón de coloración, radios de las aletas y las proyecciones de sus ojos y boca (Schofield, 2009; Mumby *et al.*, 2011; Lönnstedt y McCormick, 2013; Hackerott *et al.*, 2013; Dahl y Paterson III, 2014). Otra estrategia consiste en las espinas dorsales, pélvicas y anales venenosas (Aguilar-Perera y Tuz-Sulub, 2010; Albins y Lyons, 2012; Albins, 2013).

Las especies invasoras son capaces de adquirir con mayor facilidad los recursos alimenticios y espaciales que las especies nativas, lo que provoca que ambas especies se puedan enfrentar en una competencia (Weis, 2011; Wendel, *et al.*, 2015). El pez león puede provocar cascadas tróficas: como efecto indirecto, por depredación reduce la abundancia de los herbívoros, lo cual tiene un efecto sobre los productores primarios, promoviendo su crecimiento (Muñoz *et al.*, 2011; Layman y Allergeier, 2012; Lönnstedt y McCormick, 2013; Wendel *et al.*, 2015). A su vez las especies de depredadores nativos que son económicamente importantes pueden ser desplazadas (Morris *et al.*, 2009; Bhattacharyya y Pal 2010) por la presión de pesca sobre las mismas y la reducción en abundancia de las presas (Leung *et al.*, 2011; Albins, 2013).

El pez león es un depredador generalista que consume una gran diversidad y abundancia de peces benthicos y utiliza una gran variedad de hábitats (Muñoz *et al.*, 2011; Mumby *et al.*, 2011; Ruttenberg *et al.*, 2012; Lönnstedt y McCormick, 2013). Puede tener un traslape trófico considerable con peces nativos al compartir presas las cuales puede capturar con ventaja sobre sus similares ecológicos (Layman y Allgeier, 2012; Albins, 2013; Hackerot *et al.*, 2013), de modo que puede ocurrir exclusión competitiva (Jones y Gomulkiewicz, 2012). Es por ello que en el presente estudio se quiere conocer qué tanto se traslapa el nicho alimenticio del pez león con el de los depredadores nativos para conocer el posible efecto del organismo invasor sobre éstos.

Conocer los impactos del pez león en los ecosistemas marinos invadidos puede ayudar a planear estrategias de manejo y mitigación que disminuyan las consecuencias de su presencia en los sitios invadidos (Morris y Whitfield, 2009).

Así, se debe considerar que para reducir las consecuencias de la invasión del pez león en los ecosistemas es importante controlar sus poblaciones e incrementar esfuerzos en cuanto a educación, divulgación, manejo, monitoreo e investigación (Morris y Whitfield, 2009; Ruttenberg *et al.*, 2012).

ANTECEDENTES

En esta sección se presenta información sobre la dispersión del pez león (*P. volitans*) en el Atlántico oeste; así como temas de biología y ecología. También fue incluida una breve revisión de los estudios realizados de contenidos estomacales de pargos y meros, que son los organismos nativos con los cuales el pez león podría competir. Finalmente, se presentan las consideraciones sobre estrategias de control y manejo adoptadas en los sitios invadidos.

La expansión del pez león en el Atlántico oeste se ha desarrollado muy rápido (Tabla 1). Courtenay (1995) es la primera referencia de la presencia del pez león en Florida; que menciona la liberación accidental de seis ejemplares al medio natural el 24 de agosto de 1992, luego de que el huracán Andrew destruyó algunos acuarios marinos ubicados en la costa. Los organismos fueron vistos vivos por pescadores varios días después en un sitio cercano.

Schofield (2009) publicó una cronología detallada de la expansión del pez león en el sitio invadido. Del primer reporte de pez león, en 1985 en Bahía Vizcaína, Florida que fue realizado por pescadores, hasta 2000 se fue dispersando por toda la costa este de Estados Unidos, al norte limitado por la temperatura y al este hasta llegar a las Bermudas. En 2004 llegó a las Bahamas, donde el pez león utilizó todo tipo de hábitat: arrecife, pastizal y manglar. En 2007 ya se tenía registro para las costas del Atlántico y del Caribe de Cuba. En el Caribe mexicano fue avistado en 2008 y para 2009 extendió su distribución a lo largo de Centroamérica, hasta Venezuela.

La llegada del pez invasor al centro del Golfo de México confirma que su dispersión está dada por la presencia de huevos y larvas (Vásquez-Yeomans *et al.*, 2011).

Tabla 1. Cronología de la dispersión del pez león a lo largo de la costa este del continente americano.

Reportes de pez león (<i>P. volitans</i>)		
<i>Lugar del reporte</i>	<i>Fecha</i>	<i>Referencia</i>
Bahía Vizcaína, Florida	1985	Schofield, 2009
Florida	1992	Courtenay, 1995
Costa este de Estados Unidos y Bermudas	2002	Whitfield <i>et al.</i> , 2002
Carolina del Norte, Carolina del Sur y Florida	2005	Meister <i>et al.</i> , 2005
Cuba	2007	Chevalier <i>et al.</i> , 2008
República Dominicana	2008	Guerrero y Franco, 2008
Colombia	2009	González <i>et al.</i> , 2009
Parque Nacional Arrecifes de Xcalak	2009	Sabido-Itzá <i>et al.</i> , 2011
Venezuela	2010	Lasso- Alcalá y Posada, 2010
Parque Nacional Arrecife Alacranes Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano	2010	Aguilar-Perera y Tuz-Sulub, 2010
	2012	Monsalvo <i>et al.</i> , 2012
Brasil	2014	Ferreira <i>et al.</i> , 2015

Se han usado haplotipos mitocondriales para determinar el número de especies involucradas en la invasión de pez león en el Atlántico oeste, conocer la diversidad genética que la acompaña y probar la conectividad entre las poblaciones de pez león de Florida y las Bahamas (Hamner *et al.*, 2007; Freshwater *et al.*, 2009). Betancur-R y colaboradores (2011) reconstruyeron la invasión del pez león y determinaron un origen único en Florida que coincide con las conclusiones de Toledo-Hernández y colaboradores (2014).

Pterois miles y *P. volitans* son las especies invasoras en el Atlántico oeste, las Bermudas y Florida, pero sólo *P. volitans* está presente en el Caribe. El efecto fundador es considerable (Toledo-Hernández *et al.*, 2014), pero, no se ha visto que la pobreza genética resultante afecte a sus poblaciones, las que siguen creciendo y dispersándose.

Johnston y Purkins (2011) construyeron un modelo para predecir la introducción del pez león en otras áreas geográficas; consideran factores como salinidad, temperatura, corrientes y profundidad. Del mismo modo, Anton y colaboradores (2014) revisaron las

variables bióticas y abióticas que influyen en el éxito de la invasión del pez león y encontraron que el factor principal es la exposición a la corriente.

Al cuantificar la invasión del pez león, Ruttenberg y colaboradores (2012), documentan que la frecuencia, abundancia y biomasa del pez león aumentaron rápidamente en los años 2009 y 2011.

Conforme se realizaban los trabajos de la expansión del pez león por la costa este de América, surgieron investigaciones acerca de su biología y ecología, aún desconocidas (Morris *et al.*, 2009), pese a que este organismo es un pez popular de acuario (Freshwater *et al.* 2009).

Se encontró que el pez león se ve limitado en su dispersión cuando la temperatura del agua llega a ser menor de 10°C, como ocurre en otoño e invierno en las latitudes altas de la costa este de Estados Unidos, (Kimball *et al.*, 2005). Es por ello que la expansión del invasor está limitada al norte por las bajas temperaturas.

El pez león presenta mayores tallas y abundancia en el sitio invadido que en su distribución original (Whitfield *et al.* 2006), con tallas de hasta 50 cm y densidades de hasta 390 peces por ha, lo que excede la mayor densidad reportada en el Pacífico, de 80 peces por ha. A su vez, Darling y colaboradores (2011) destacan que los patrones de actividad reflejan diferencias ya que en las Bahamas se encuentra más activo, por lo general cazando.

Albins y Lyons (2012) reportan que, en la región del este del Atlántico, el pez león despliega una estrategia de caza sin precedentes, que consiste en disparar un chorro de agua directo a la presa para desorientarla y así atraparla. Dicha forma de depredación le confiere considerables ventajas en la competencia con los piscívoros nativos, al otorgarle una gran eficiencia de captura debido a la baja evasión de las presas nativas.

Con el tiempo, los estudios sobre pez león se han enfocado en las consecuencias que su presencia puede ejercer sobre la estructura de las comunidades marinas y el funcionamiento de los ecosistemas invadidos.

Sabido-Itzá y colaboradores (2011) realizaron un estudio de la dinámica poblacional del pez león en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX). Luego de realizar capturas de pez león durante los años 2009, 2010 y 2011 observaron que la talla de los organismos colectados ha aumentado conforme avanza la invasión, que hay una proporción de sexos H:M de 1:1.26, con una diferencia significativa a favor de los machos. También encontraron que la relación entre longitud y peso es alométrica y que el pez león es un organismo de crecimiento rápido. Descubrieron en el arrecife profundo las tallas suelen ser mayores que en la laguna arrecifal, que es el sitio que ocupa para crecer.

La fidelidad del pez león a algunos sitios del estuario está asociada a ciertos periodos de tiempo y a diferentes tallas (Jud y Layman 2012). Además, a menos de 30 m, el pez león es tan abundante como las especies nativas de meros; sin embargo a profundidades de 46–100 m el pez león es considerablemente más abundante que cualquier especie de mero (Whitfield et al. 2006).

El primer reporte que demuestra que el pez león es depredado por meros nativos fue de Maljković y colaboradores (2008), en las Bahamas.

La presencia del pez león provoca una reducción significativa, por depredación, del reclutamiento de peces nativos de las familias Holocentridae, Serranidae, Epinephelidae, Apogonidae, Lutjanidae, Mullidae, Scaridae, Haemulidae, Pomacanthidae, Pomacentridae, Labridae, Labrisomidae, Callionymidae, Acanthuridae, Tetraodontidae, Opistognathidae y Gobiidae (Albins y Hixon 2008).

En investigaciones del patrón de actividad del pez león en el sitio invadido Morris y Akins (2009) y Green y colaboradores (2011) encontraron que el pez león presenta niveles de actividad y un consumo de presas mucho mayor a horas crepusculares, en especial al amanecer, 07:00hrs – 11:00hrs; asimismo, al revisar el contenido estomacal, observaron que principalmente consume teleósteos y crustáceos. Las familias más representativas en la dieta del pez león fueron Gobiidae, Labridae y Grammatidae.

Barbour y colaboradores (2010) probaron que el pez león se alimenta en los manglares de las Bahamas. Los organismos presentes en manglar son de menor talla que los

presentes en arrecife de coral; sin embargo presentan un contenido estomacal muy similar. Los elementos alimenticios que pertenecen a las familias Palaemonidae, Penaeidae, Gobidae, Scaridae, Mullidae, Grammatidae, coinciden en ambos hábitats. Biggs y Olden (2011) registraron que el pez león utiliza los sitios de arrecife de coral con mayor proporción de corales duros ya que le sirve de camuflaje y refugio para acechar a sus presas y protegerse de depredadores. Asimismo, comprobaron que *Epinephelus striatus* ocupa ese mismo hábitat, con la misma preferencia de microhábitat, grietas y sitios con voladizos. Esto puede provocar que ambos organismos entren en competencia directa por hábitat y alimento.

McCleery (2011) encontró una correlación positiva entre el aumento de talla y la ingesta de peces de mayor tamaño. Los organismos presas pertenecen a las familias Gobiidae, Serranidae, Pomacentridae, Blenniidae, Mullidae y crustáceos (principalmente camarón).

Valdez-Moreno y colaboradores (2012) encontraron en el contenido estomacal del pez león 34 especies de peces, algunas de importancia comercial, siendo Gobiidae y Apogonidae las familias más representadas. Asimismo, se identificaron 20 especies de crustáceos. Confirmaron que el pez león es un organismo oportunista.

Muñoz y colaboradores (2011) señalan que el pez león tiene una estrategia de alimentación generalista. En este sentido, enfatizan el impacto potencial del pez león sobre los piscívoros nativos, porque pueden tener un traslape trófico considerable, además del impacto directo sobre la estructura de la comunidad de presas.

Albins y Hixon (2011) predijeron las consecuencias directas e indirectas que el pez león puede generar en los ecosistemas arrecifales invadidos. El pez león disminuye la abundancia de los organismos presa, Gobiidae, Labridae, Grammatidae e incluso Serranidae y Lutjanidae; además, presenta tasas de consumo más altas que las de los depredadores nativos. A su vez, el pez león cuenta con estrategias como su patrón de coloración, movimientos crípticos y espinas venenosas, para evadir depredadores, por ello no hay una presión que disminuya su abundancia.

Los efectos indirectos se deben a cascadas tróficas, donde el depredador principal tiene presión de sobrepesca; es por ello que la presencia del pez león representa la

introducción de un mesodepredador que ejerce una gran presión sobre la comunidad de peces herbívoros, que provoca un crecimiento considerable de algas sobre los corales, que evita que la luz llegue a ellos, con repercusiones a nivel ecosistémico (Albins y Hixon, 2011).

Arias-González y colaboradores (2011), realizaron una simulación con el modelo Ecopath con Ecosim para predecir el impacto de la invasión del pez león sobre la comunidad de peces de arrecife de coral. Encontraron que la presencia del pez león provoca una red trófica de estructura más compleja; donde el pez león se convierte en el depredador principal, por encima de tiburones y meros. Asimismo, muestra que la proliferación del pez león tiene impactos considerables sobre varios grupos considerados en el modelo, con conclusiones similares a las de Albins y Hixon (2011) sobre casadas tróficas.

Layman y Allgeier (2012) encontraron que el pez león y los pargos de talla mediana (*Lutjanus griseus* y *L. apodus*) tienen cierto grado de traslape en su nicho trófico; sin embargo, su nicho espacial es distinto. Además, los organismos estudiados tienen cierto grado de especialización individual; el pez león consume más peces de talla pequeña, a diferencia de los pargos que depredan más crustáceos.

Albins (2013) por medio de un experimento en campo, encontró que el pez león tiene efectos ecológicos más considerables que los piscívoros nativos, ya que es un organismo de crecimiento rápido y con capturas más exitosas lo que hace que tenga considerables efectos en las comunidades de peces de arrecife,

Hackerott y colaboradores (2013) no detectaron ninguna relación significativa entre la densidad del pez león y la abundancia de peces nativos con un rol ecológico similar. Se demuestra que las interacciones que puedan existir entre las especies nativas y el pez león ya sean depredación o competencia, no otorgan resistencia biótica al progreso de invasión.

Dahl y Patterson (2014) estudiaron la ecología alimenticia y el uso del hábitat del pez león en la parte norte del Golfo de México. Asimismo, caracterizaron los impactos presentes y potenciales del pez león sobre sus presas.

Leung y colaboradores (2011) determinaron si la competencia o la depredación son mecanismos que pueden ayudar al control del pez león. Hicieron un modelo simétrico de depredación intragremio de pez león, meros y presas. Encontraron que es posible llegar a una coexistencia en equilibrio o con ciertas oscilaciones; las simulaciones y análisis son sensibles a la tasa de crecimiento de pez león.

La amplitud del nicho trófico del pez león y el traslape de nicho espacial entre el pez león, el mero (*E. striatus*) y mesodepredadores (*Cephalopholis fulva*) se estudió por O'Farrell y colaboradores (2014). Encontraron que el pez león, el mero y los mesodepredadores ocupan las posiciones más altas en el sistema trófico, con la misma señal isotópica pero con el pez león en el nivel más elevado, de modo que presenta un alto grado de traslape espacial y trófico con los organismos nativos con los que compete directamente.

Wendel y colaboradores (2015) se enfocaron en el potencial competitivo del pez león y el mero (*E. striatus*) en condiciones de refugio limitado. El mero evade al pez león usando menos el recurso espacio y manteniéndose alejado del refugio si es que hay un pez león presente.

Lönnstedt y McCormick (2013), demostraron que las grandes tasas de depredación que tiene el pez león altera la composición de las comunidades bénticas (peces y crustáceos). Asimismo, observaron el comportamiento de una presa ante diferentes depredadores, y confirmaron que las presas son ingenuas ante la presencia del pez león.

El comportamiento de las presas ante el depredador invasor también fue examinado por Black y colaboradores (2014) quienes encontraron que las damiselas (Familia Pomacentridae) lo reconocen activamente: incluso en la época reproductiva, al detectar la presencia del pez león, detienen cualquier cortejo y buscan refugio.

Así mismo, varios trabajos sugieren que se deben llevar a cabo programas de monitoreo y estrategias de manejo, como aumentar la presión de pesca al pez león, para controlar de forma eficiente las poblaciones de pez león y evitar su establecimiento en los sitios invadidos y con ello mitigar sus efectos sobre los demás organismos (Arias-González *et al.*, 2011; Green *et al.*, 2012; Hackerot *et al.*, 2013).

Otros estudios se han enfocado en el manejo de la especie invasora; con opciones de control y manejo tales como campañas de pesca, uso en alimentación e incluso el uso de biocontroles.

Ferguson y Akins (2010) confeccionaron un recetario para promover el uso como recurso alimenticio del pez león con el lema “Eat’ em to beat’ em” (“comerlos para vencerlos”). La carne de pez león contiene altas cantidades de ácidos grasos omega-3 y que además tiene un sabor agradable (Moris *et al.*, 2011).

Se ha escrito sobre un posible control biológico por parte de meros (*E. striatus* y *Mycteroperca tigris*) y tiburones sobre el pez león (Mumby *et al.*, 2011; Diller *et al.*, 2014); sin embargo la presión de pesca sobre los depredadores potenciales del invasor no permite que éstos ejerzan algún control sobre las poblaciones del pez león.

White (2011) no encontró que las estrategias de control estén dando resultados visibles sobre la densidad y abundancia del pez león, ya que éste presenta densidades mayores a grandes profundidades, mismas que no son alcanzadas por los pescadores; por lo que no se ven afectadas las poblaciones del invasor, a pesar del esfuerzo de captura.

Barbour y colaboradores (2011) recomiendan realizar un manejo intensivo y a largo plazo ya que a pesar de que la completa erradicación de las poblaciones de pez león sea poco probable, para mitigar sus efectos sobre los ecosistemas invadidos es necesario disminuir la abundancia de organismos adultos.

En contraposición, hay pruebas de que la pesca selectiva de pez león si es una forma eficiente de manejo. Ejercer presión de depredación sobre el invasor puede ayudar a disminuir los impactos que produce (Frazer *et al.*, 2012).

Akins (2012) revisó la efectividad de las diferentes estrategias de control: pesca local, entrenamiento para el manejo del organismo e incentivos de pesca; encontró que generar una presión de pesca constante sobre la población del pez león puede ayudar a mitigar algunos de los impactos que ha producido en las áreas marinas invadidas.

Existe una extensa recopilación de toda la información que se ha generado de la invasión del pez león (Côté *et al.*, 2013), con datos sobre la historia de la invasión, características del organismo invasor, impactos registrados y potenciales que el pez león ejerce en los sitios invadidos y otros temas

También hay estudios sobre alimentación y comportamiento de los posibles competidores del pez león, es decir, mesodepredadores en Puerto Rico y Cuba (Randall, 1967; Sierra *et al.*, 1994). Asimismo, Sierra y colaboradores (1994), consideraron los cambios ontogénicos en la alimentación, velocidad de digestión y relación de talla depredador-presa, entre otras cosas; lo que hace que su escrito brinde un panorama general de las relaciones alimentarias de los peces que habitan la plataforma cubana.

MARCO TEÓRICO

En general, los términos “introducida”, “exótica”, “alóctona”, “foránea” o “no nativa” (“*alien*” en inglés) hacen referencia a una especie originaria de otra región y pueden considerarse sinónimos.

En función de la fase que alcancen en el proceso de invasión, las especies trasvasadas, si no han sido liberadas en el medio, pueden calificarse como “transitorias” o “casuales”, si ya se han liberado se denominan “adventicias”, pero no llegan a establecer poblaciones autosustentables en sus nuevos territorios, más bien su persistencia depende de la proximidad a zonas antropizadas o de la entrada de nuevos individuos; “naturalizadas” o “establecidas”, si son capaces de mantener sus poblaciones de forma totalmente autónoma; o “invasoras”, en el caso de que se expandan a gran velocidad, lejos del foco de introducción (Polo, 2009).

Entonces, el proceso de una invasión biótica consiste en el transporte, establecimiento y dispersión del organismo invasor a un nuevo sitio, donde genera un impacto ecológico (Mack *et al.*, 2000; Sakai *et al.*, 2001; Bax *et al.*, 2003; Helfman, 2007; Lasso-Alcalá y Posada, 2010; Chapin *et al.*, 2011). Entonces, para que una especie introducida se establezca más rápidamente si su tamaño poblacional aumenta rápidamente. La tasa de crecimiento poblacional de las especies exóticas depende tanto de su habilidad para tolerar el ambiente abiótico, como las interacciones con las especies nativas (Jones y Gomulkiewicz, 2011).

Una de las consecuencias más preocupantes de las invasiones biológicas es la pérdida de biodiversidad de los sitios invadidos, ya que mientras las especies introducidas tienen altas probabilidades de sobrevivir fuera de su hábitat nativo, y se desarrolla en ausencia de competidores, depredadores o patógenos las especies nativas disminuyen su tamaño poblacional e incluso pueden llegar a extinguirse (Mack *et al.*, 2000).

Esta pérdida de especies nativas y el aumento de especies invasoras provocan que un grupo considerable de especies desaparezca frente a un grupo reducido que prospera a nivel global, haciéndose cada vez más numerosas. En consecuencia, unas pocas especies comienzan a estar presentes en casi todas las regiones del mundo, al tiempo que la fauna y la flora de los ecosistemas que han sido invadidos se vuelven cada vez más parecidas,

especialmente en regiones con las mismas características climáticas. El proceso antes descrito es conocido como homogeinización biótica (Sakai *et al.*, 2001; Rahel, 2002; Bax *et al.*, 2003; Polo, 2009). La homogeinización biótica repercute en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Sakai *et al.*, 2001; Rahel, 2002; Bax *et al.*, 2003) y a su vez provoca numerosas alteraciones en los recursos naturales (Mack *et al.*, 2000; Sakai *et al.*, 2001; Bax *et al.*, 2003; Morris y Whitfield, 2009; Blakeslee *et al.*, 2011; Chapin *et al.*, 2011).

En general las especies invasoras pueden ocasionar impactos en los sitios invadidos debido a efectos directos, por medio de la depredación sobre las especies nativas, o la competencia con las mismas por alimento o espacio; lo que provoca alteraciones en la estructura de la comunidad. Asimismo, una especie introducida puede tener afectar los sitios invadidos por medio de efectos indirectos, dados por cascadas tróficas.

La esencia de la competencia interespecífica reside en que los individuos de una especie sufren una reducción de la fecundidad, la supervivencia o el crecimiento como resultado de la explotación de los recursos o de la interferencia por parte de los individuos de otra especie. Esta competencia probablemente afectará a la dinámica de las poblaciones de las especies competidoras, y la dinámica, a su vez, puede influir sobre la distribución y la evolución de las especies (Begon *et al.*, 1999: 285).

Cuando una especie nativa y una especie introducida se encaran ante una competencia, es muy probable que la especie nativa resulte desplazada por la exótica en una “exclusión competitiva” (Jones y Gomulkiewicz, 2012) que se puede dar cuando dichos organismos comparten una gran cantidad de recursos y uno de ellos tiene mayor facilidad para obtenerlos.

En este sentido, la teoría ecológica menciona que la competencia interespecífica constituye el factor de mayor importancia en la repartición de recursos considerándole como una interacción histórica (Begon *et al.*, 1987; Matthews, 1998; Soberón, 2003) que promueve que cada especie explote una porción de los recursos diferente a la que es utilizada por los demás, este reparto se puede ver como uno de los resultados de una competencia interespecífica, que es la coexistencia estable, (Schoener, 1986; Helfman *et al.*, 2009) entre

los que están la exclusión competitiva (y la coexistencia inestable (Begon *et al.*, 1987; Stiling, 1999; Smith y Smith, 2000).

La coexistencia estable se puede dar cuando se reparten los recursos en las principales dimensiones del nicho, alimento, espacio y tiempo de actividad, o dicho de otra forma son las dimensiones en las que se puede detectar la segregación (Ross, 1986; Schoener, 1974). Entonces el resultado de la coexistencia estable se da cuando hay un reparto de los recursos disponibles (Begon *et al.*, 1987; Smith y Smith, 2000), que se da por medio de diferentes estrategias y preferencias ambientales (Patrick, 1975) lo que permite una diferenciación en el nicho realizado (Cotgreave y Forsetli, 2002) de las poblaciones competidoras por medio de disimilitudes morfológicas y preferencia de hábitat (Helfman *et al.*, 2009) que los hace especializarse en ciertos sitios de alimentación, descanso, apareamiento, así como en diferentes clases de alimento (Zaret y Rand, 1971).

Diversos autores, señalan que el reparto de recursos es muy importante en la organización de las especies que conforman una comunidad y para que esto se lleve a cabo las especies que interactúan competitivamente deben segregarse en al menos una dimensión de su nicho, disminuyendo así su amplitud y promoviendo la coexistencia (con una separación mínima del nicho) ayudando a que la comunidad este más estructurada (Ross, 1986).

HIPÓTESIS

Pterois volitans comparte los mismos recursos alimentarios con depredadores nativos y las estrategias de alimentación que utiliza le aseguran una mayor capacidad depredadora. Dado que en la naturaleza los recursos suelen ser limitados, el pez león tendrá ventajas competitivas frente a depredadores nativos como el serránido *Cephalopholis cruentata* y el lutjánido *Lutjanus apodus* de tallas similares. La competencia que establece con estas especies es una amenaza potencial para la sobrevivencia de las especies nativas.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Conocer la dieta de competidores potenciales del pez león (*Pterois volitans*) el serránido, *Cephalopholis cruentata* y el lutjánido, *Lutjanus apodus* y compararla con la del propio pez león en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak.

Objetivos particulares

- Determinar cuantitativamente las dietas de *C. cruentata*, *L. apodus* y *P. volitans* en el PNAX.
- Estimar por diversos métodos el traslape de dietas entre el pez león y otros depredadores de talla similar, como el serránido, *Cephalopholis cruentata* y el lutjánido *Lutjanus apodus*, en hábitats comparables.
- Conocer la selectividad alimentaria en la dieta del pez león y de las especies potencialmente competidoras mencionadas.
- Analizar el potencial que representa el pez león para la permanencia de sus competidores en la zona de estudio en particular y para la ictiodiversidad en general.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El decreto de la creación del “Parque Nacional Arrecifes de Xcalak” (PNAX), fue publicado en el Diario Oficial de la Federación en 2000. Se localiza en la costa sur del estado de Quintana Roo, en el municipio Othón P. Blanco, con límites definidos, hacia el norte, por el paralelo 18°30' 00" N; al sur por el límite internacional entre México y Belice, en el paralelo 18° 11' 00" N; al este por el Mar Caribe en la isobata de 100 m; al oeste por la línea que delimita la Zona Federal Marítimo-Terrestre. En la mitad norte se incluye la porción terrestre, el Sistema Lagunar Río Huach, delimitado por la carretera Mahahual-Xcalak (CONANP, 2004).

El parque abarca una superficie de 17,949 ha (Figura 1) (CONANP, 2004); de las que 13,712 ha son arrecifes de coral y 4,237 ha son humedales con lagunas perennes e intermitentes (Loreto-Viruel, 2002).

El PNAX forma parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (Loreto-Virel, 2002). La región de Quintana Roo del Sistema Arrecifal Mesoamericano se caracteriza por tener un arrecife frontal y una laguna bien desarrollados (Jordán- Dalhgren y Rodríguez-Martínez, 2003).

En Xcalak la barrera arrecifal es ininterrumpida a lo largo de la costa, excepto por algunos canales denominados “quebrados”. Presenta una delimitada y amplia laguna arrecifal (1000m de ancho en promedio), dominada por pastos marinos y parches de corales escleractinios, arenales y gorgonáceos aislados (Núñez-Lara *et al.*, 2003; Ruiz-Zárte y Arias-González, 2004).

Un rasgo peculiar del PNAX está al sur, se trata de un cañón conocido como “La Poza”, el cual se extiende hasta Belice. A excepción de esta estructura, el PNAX sigue la conformación usual en la región: una laguna arrecifal somera, una rompiente bien definida y un arrecife frontal compuesto por cordilleras y cañones hasta un “blanquizal” o arenal hacia

los 20 m de profundidad, antes del verdadero cantil, que inicia hacia los 30-40 m (Loreto-Viruel, 2002).

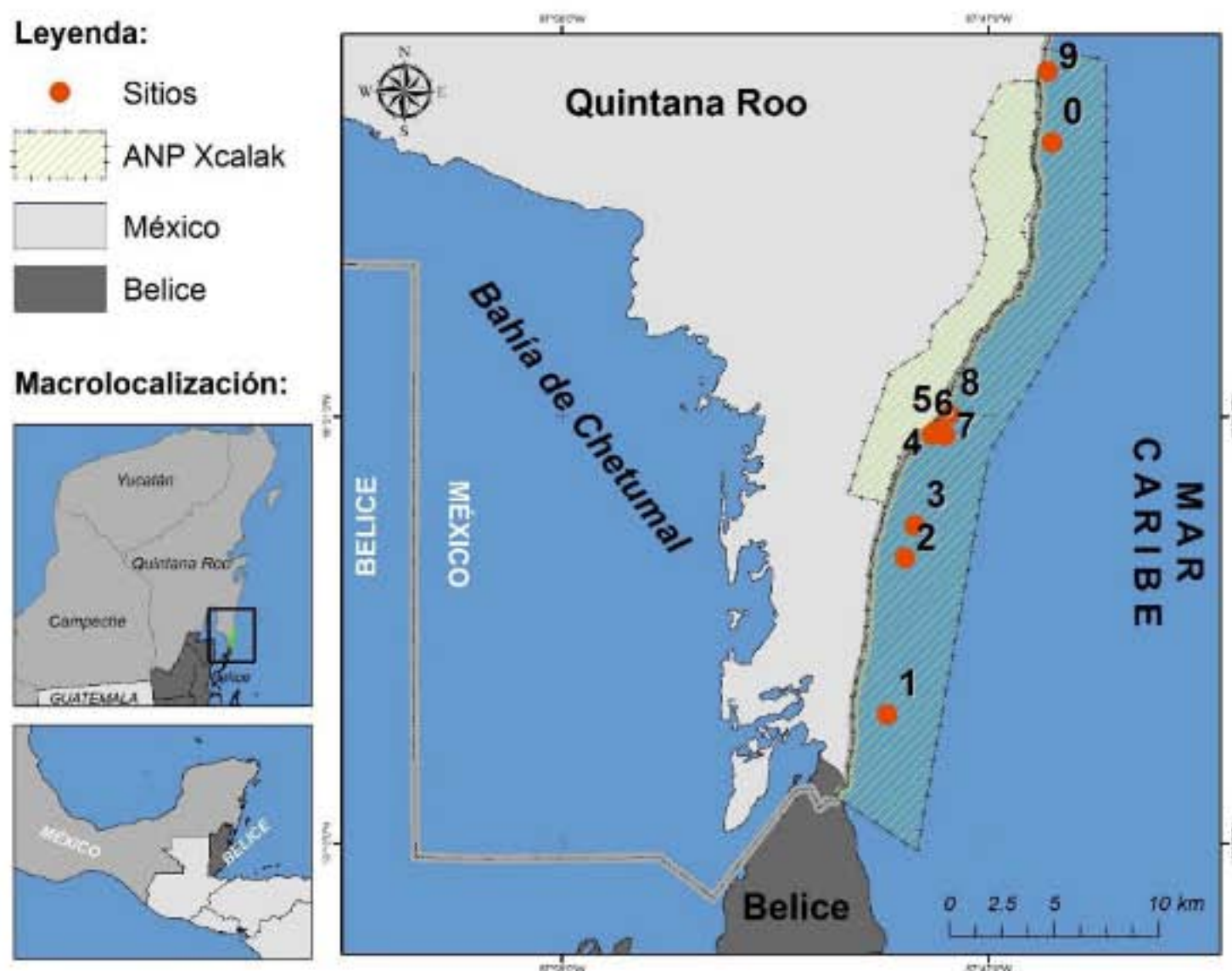


Figura 1 Localidades de colecta de especímenes de *P. volitans*, *Cephalopholis cruentata* y *Lutjanus apodus* en la laguna y frente arrecifal del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak.

El PNAX cuenta con ecosistemas interdependientes: arrecifes de coral, manglares, lagunas costeras, playas y selva que, en general, se encuentran en buen estado de conservación. Sin embargo, las principales amenazas son sobrepesca, desarrollo costero y actividades relacionadas con el turismo (Jordán- Dahlgren y Rodríguez-Martínez, 2003).

La pesca se encuentra organizada en cooperativas, aunque la captura furtiva es un problema grave. En cuanto al turismo, se realizan actividades de buceo y pesca de liberación (Loreto-Viruel, 2002).

Trabajo de campo

Se realizaron muestreos durante cuatro meses. Para ello, se llevaron a cabo buceos itinerantes (Hackerot *et al.*, 2013), con pesca con arpón, atarraya y fisga en inmersiones con equipo de buceo SCUBA o mediante buceo libre (Figura 2), o bien, con anzuelo desde superficie, para capturar *Pterois volitans*, *Cephalopholis cruentata* y *Lutjanus apodus*.

Los hábitats de colecta fueron cabezos de coral (figura 3), formaciones rocosas y coralinas, sitios con algas, blanquizales y pastizales a profundidades de 2 a 10 m.

El muestreo se complementó con la captura comercial de pescadores locales y el



Figura 2. Capturas con arpón, mediante buceo libre en sitios de cabezos de coral.



Figura 3. Hábitat típico donde se encuentran las especies *Cephalopholis cruentata* y *Lutjanus apodus*.

programa de control de pez león del PNAX. Se consideró y registró la hora de captura de los ejemplares, como Green y colaboradores (2011) sugieren.

La especie *Cephalopholis cruentata*, conocida comúnmente como cabrilla enjambre, se asocia principalmente a los arrecifes de coral donde se refugia. Es un organismo curioso que permite cierto acercamiento (Randall, 1967; Humann y DeLoach, 2002). Las cabrillas enjambre se encuentran activas a horas crepusculares, principalmente al amanecer (Sierra *et al.*, 1994).

Los pargos son más activos de noche (Randall, 1967; Sierra *et al.*, 1994). *Lutjanus apodus* (Figura 4), conocido comúnmente como pargo canchix también habita en los arrecifes de coral; navega en grupos sobre y a través de las formaciones coralinas (Humann y DeLoach, 2002).



Para poder tener muestras de pargo
Figura 4. *Lutjanus apodus* en cardumen, asociado a corales.

y mero con contenido estomacal es importante considerar la hora de captura (Sierra *et al.*, 1994). Es más frecuente encontrar estómagos llenos al pescar en las primeras horas de la mañana y al anochecer.

Los peces se pesaron con una balanza TECNO-COR (hasta décimas de gramo) y se midió su longitud total y la longitud patrón (hasta milímetros) mediante ictiómetro (Figura 5, 6 y 7).

Para extraer el estómago luego de realizar tres incisiones en el vientre, se separó una sección del tubo digestivo, desde la garganta hasta el inicio del intestino (McCleery, 2011). Se revisaron las branquias y hocico por si regurgitaron algún contenido estomacal (Muñoz *et al.*, 2011), el cual se almacenó junto con los estómagos extraídos en alcohol al 96% y hielo, para detener el proceso de digestión.



Figura 5. Ejemplar colectado con anzuelo de *Cephalopholis cruentata*. La línea roja marca la longitud patrón, la línea azul marca la longitud total.



Figura 6. Ejemplar colectado con arpón de *Lutjanus apodus*. La línea roja marca la longitud patrón, la línea azul marca la longitud total.



Figura 7. Ejemplar colectado con arpón de *Pterois volitans*. La línea roja marca la longitud patrón, la línea azul marca la longitud total.

Trabajo de laboratorio

Los estómagos extraídos se colocaron en una caja de Petri y se hizo una incisión a lo largo, para enjuagar con agua y retirar el contenido (McCleery, 2011), mismo que se midió por volumen, para lo cual se empleó el método de desplazamiento mediante una probeta. Se registró el volumen total del contenido estomacal y el volumen de cada elemento alimenticio (Cailliet *et al.*, 1996).

Las presas encontradas en los estómagos se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible, con ayuda de las claves adecuadas, lupa y microscopio (Figura 8).

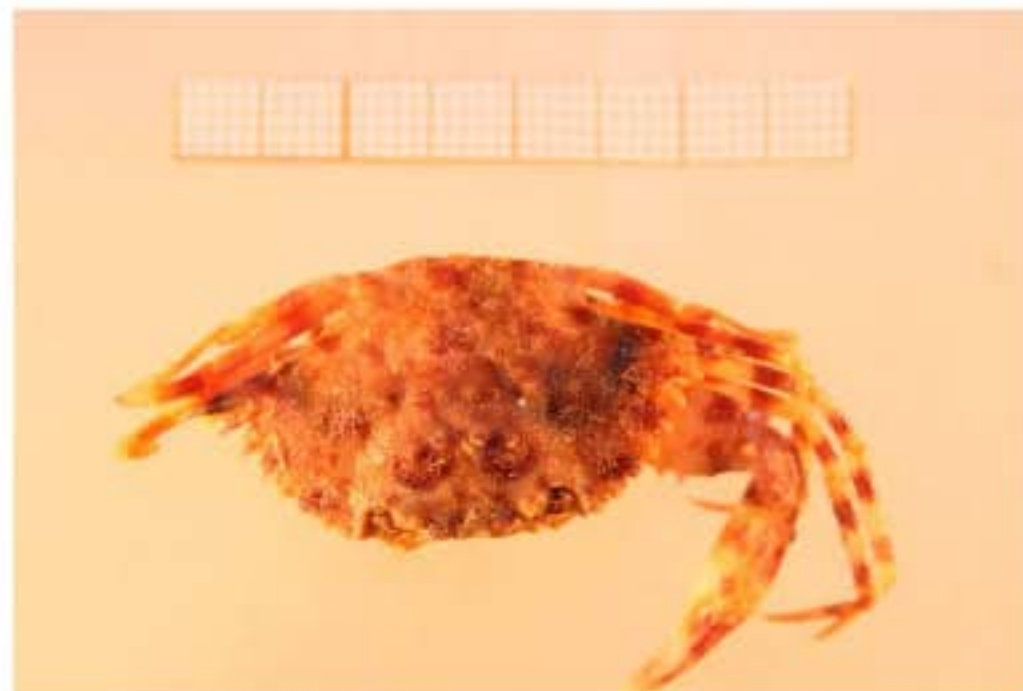


Figura 8 Elemento alimenticio encontrado en el estómago de un organismo de la especie *Cephalopholis cruentata* identificado como *Callinectes* sp.

Análisis estadístico

Con la finalidad de determinar la eficiencia del muestreo se construyeron curvas de acumulación de presas en función del número de estómagos, haciendo referencia al número de especies de presas (Bizarro *et al.*, 2007; Morris y Akins, 2009; Muñoz *et al.*, 2011), con base en aleatorizaciones y el modelo de Clench (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003) que suavizan la curva para poder observar su tendencia.

Para cada categoría de presa, se calcularon tres variables: frecuencia de aparición (F), porcentaje por volumen o biomasa (V) y porcentaje por número (N). La frecuencia de aparición es el número de estómagos que contienen un taxón presa dividido entre el número total de estómagos analizados por especie. El porcentaje por volumen se calculó dividiendo el volumen total de los individuos de una categoría de presas entre el volumen total de individuos entre todas las categorías de presas. El porcentaje por número se obtuvo dividiendo el número crudo de individuos de cada categoría de presas identificadas entre el número total de individuos encontrados en los estómagos (Bizarro *et al.*, 2007).

A partir de estas variables, se obtuvo el Índice de Importancia Relativa (IIR), utilizando la fórmula $IRI_a = F_a * (N_a + V_a)$ (Pinkas *et al.*, 1971), y el IIR en porcentaje (%IIR) se calculó dividiendo el IIR de cada una de los elementos alimenticios por la suma de los valores de IIR de todos los elementos alimenticios y multiplicando por 100 (Dahl y Paterson III, 2014).

A partir de los resultados obtenidos se construyó una matriz de utilización de recurso-alimento, la cual incluye la abundancia relativa por tipo de alimento que consume cada uno de los depredadores (Krebs, 1999).

Para evaluar la selectividad se utilizó el índice de Selectividad de Ivlev:

$$E = \frac{r - p}{r + p}$$

donde r es la fracción de un tipo de alimento dentro del estómago y p es la fracción del mismo alimento en el ambiente (Jacobs, 1974; Kohler y Ney, 1982). El índice puede

ubicarse en el intervalo $-1 \leq E \leq 1$; valores de -1 indican rechazo o inaccesibilidad mientras que 1 indica selección. Valores de cero indican consumo aleatorio.

La abundancia de las presas (solamente peces) en el ambiente natural se obtuvo de un estudio realizado en Xcalak por Schmitter-Soto y colaboradores (2007), por medio de censos visuales. Así se tienen datos de la abundancia de las diferentes especies en el arrecife frontal y la laguna arrecifal.

Para obtener éste índice se utilizó el promedio general de la abundancia, tanto del ambiente como en el estómago de los organismos.

Para probar si los depredadores nativos, como *Cephalopholis cruentata* y *Lutjanus apodus* comparten recursos alimenticios se utilizaron distintos análisis estadísticos, tales como análisis de componentes principales, índice de traslape de Schoener y por último un análisis para muestras no paramétricas, Kruskal- Wallis.

Antes de llevar a cabo el análisis de componentes principales (APC) a los datos se les realizó una transformación de raíz cuadrada, con el objeto de darle una distribución normal a los mismos y esperar que se logre homoscedasticidad, ya que para poder hacer un APC es necesario contar con variables normales y homoscedasticas (Field *et al.*, 1982; Hernández-Rodríguez, 1998).

Con el objeto de visualizar el traslape trófico entre el pez león y los depredadores residentes se realizó un análisis de componentes principales (ACP), el cual permite visualizar de manera exploratoria los datos en un espacio multidimensional de nuevas variables, combinaciones lineales de las variables originales (Hernández-Rodríguez, 1998; Guisande *et al.*, 2006) en este caso la abundancia de las presas. Para ello se transformó previamente por raíz cuadrada (Field *et al.*, 1982). El ACP se llevó a cabo con el programa estadístico MultiVariate Statistical Package (MVPS).

Otra aproximación al traslape de dieta entre los peces nativos y el pez león se basó en el índice de Schoener (Schoener, 1968, 1974; Layman y Allgeier, 2012). La fórmula es

$$C_{xy} = 1.0 - \frac{1}{2} \left(\sum |p_{xi} - p_{iy}| \right)$$

Donde p_{xi} y p_{yi} son las proporciones estimadas de peso de la presa “i” en la dieta de las especies “x” y “y”, respectivamente.

El índice de Schoener ayuda a relacionar la frecuencia de utilización de los recursos alimenticios entre dos especies y se utiliza cuando no hay datos de la disponibilidad de todos los recursos que se utilizan como alimento en el medio (Schoener, 1968; Schoener, 1974).

Finalmente, a los elementos alimenticios que convergen en la dieta de los depredadores en estudio se les aplicó un análisis de varianza de Kruskal-Wallis, procedimiento estadístico no paramétrico para comparar más de dos muestras independientes (Kruskal y Wallis, 1952; Zar, 2010; McDonald, 2015), con el paquete STATISTICA con la finalidad de conocer si existen diferencias significativas ($p < 0.05$) en la abundancia y volumen de cada uno de los elementos alimenticios presentes en el contenido estomacal de las especies en estudio, cabrilla, pargo canchix y pez león.

Se utilizó una prueba no paramétrica ya que luego de aplicar la prueba de normalidad de Kolmogorov-Smirnov a los datos de volumen y abundancia de los contenidos estomacales, en el paquete STATISTICA se rechaza la hipótesis de normalidad ($p < 0.05$).

La representación gráfica de los resultados se hizo con la media y error estándar, ya que con esto se apoya una correcta visualización de los datos en aquellas especies que presentan las menores abundancia y volumen en cuanto al consumo de alimentos; dicha información no sería observable en gráficos que presentan mediana e intervalos intercuartiles,

RESULTADOS

En total se colectaron 249 peces con diferentes artes de pesca, 135 con fisga, 64 con arpón, 4 con atarraya y 46 con anzuelo.

Se pescaron 60 individuos de *Cephalopholis cruentata* (con una LT promedio de 199 mm, en un intervalo de 129 a 240 mm y un peso promedio de 135.9 g, en un intervalo de 30 a 197 g), 59 de *Lutjanus apodus* (con una LT promedio de 213 mm, en un intervalo de 110 a 310 mm, y un peso promedio de 179.8 g, en un intervalo de 21 a 520 g) y 131 de *Pterois volitans* (con una LT promedio de 184 mm, en un intervalo de 70 a 380 mm y un peso promedio de 105.9 g, en un intervalo de 10 a 712 g) (Figuras 9, 10 y 11).

Los organismos presentan diferente susceptibilidad según el arte de pesca empleado para capturarlos, de modo que el arpón es el arte de pesca que confirió un mayor éxito de captura al trabajar con los organismos nativos, 32 de las cabrillas y los pargos canchix fueron capturados con arpón, mientras que 24 cabrillas y 22 pargos canchix se pescaron con anzuelo y con la fisga se colectaron 4 cabrillas y 1 pargo canchix. el arte de pesca con mayor éxito de captura para el pez león fue la fisga con 130 ejemplares, y uno se pescó con anzuelo (Figura 12).

La cabrilla y el pargo canchix no permiten que el pescador se acerque demasiado, es por ello que las artes de pesca de arpón y anzuelo fueron eficientes; mientras que el pez león suele quedarse inmóvil ante la presencia de los humanos, es por ello que se logró obtener una gran cantidad de ejemplares con la fisga (Figura 12).

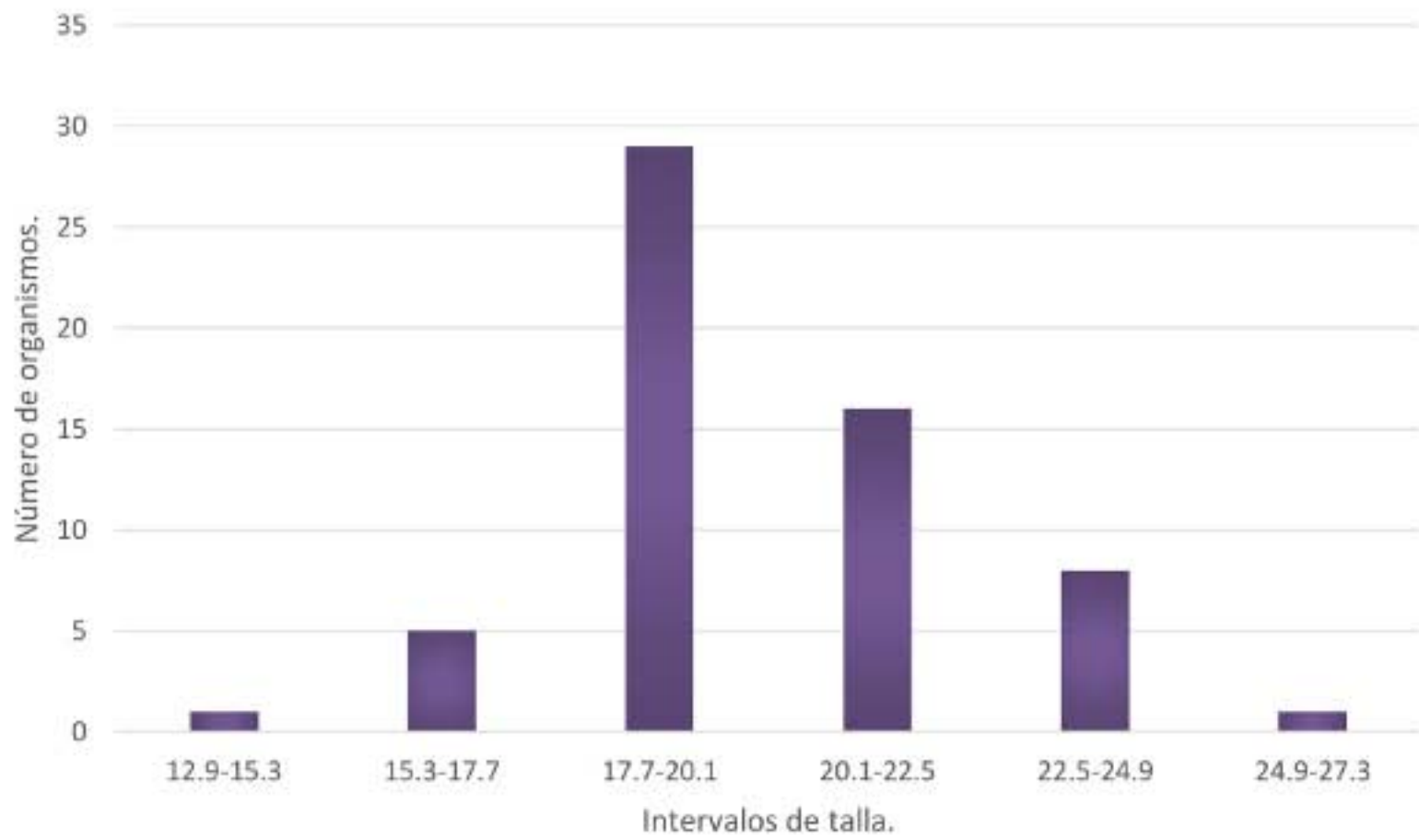


Figura 9. Gráfica de distribución de tallas para los ejemplares de *Cephalopholis cruentata* colectados en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak.

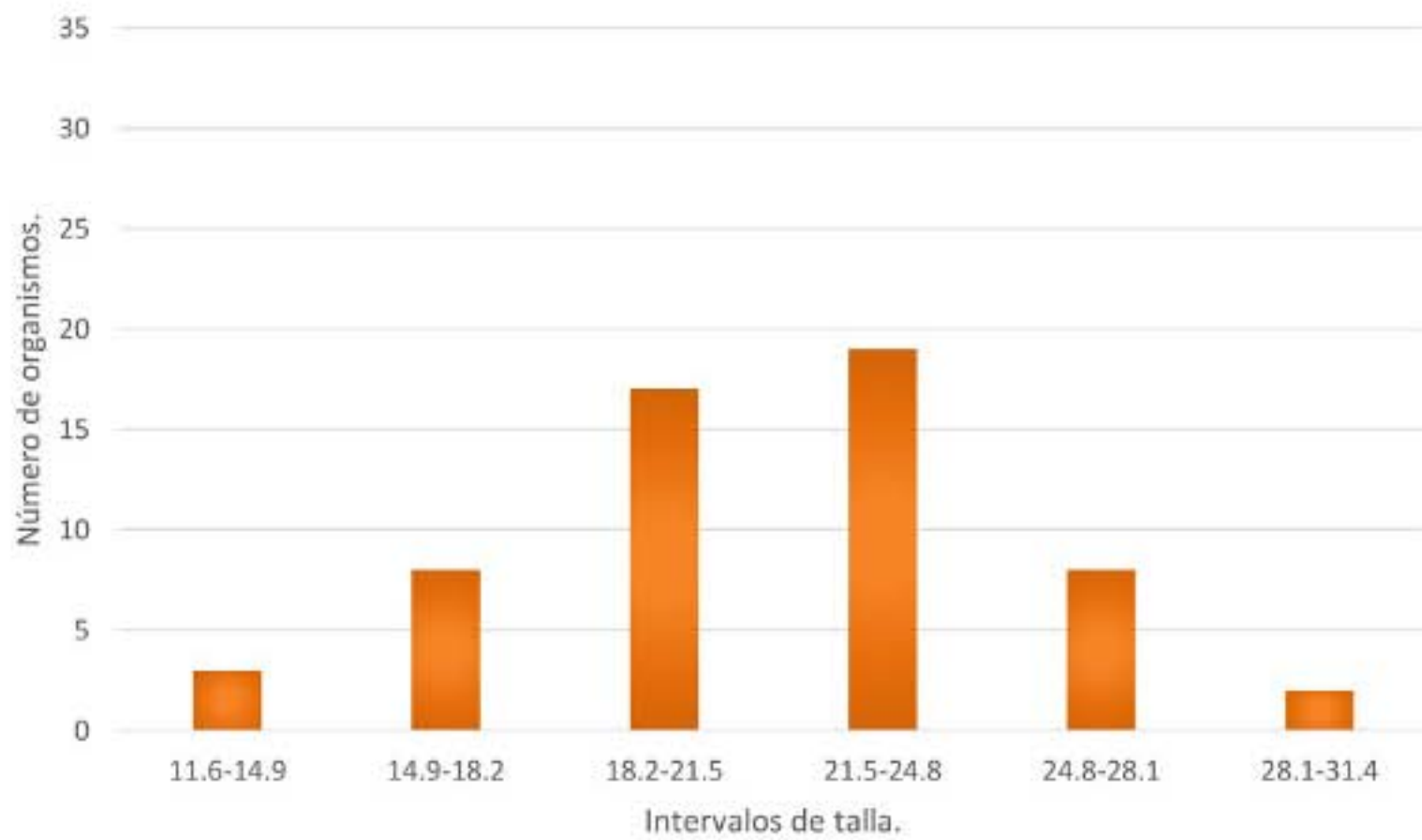


Figura 10. Gráfica de distribución de tallas para los ejemplares de *Lutjanus apodus* colectados en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak.

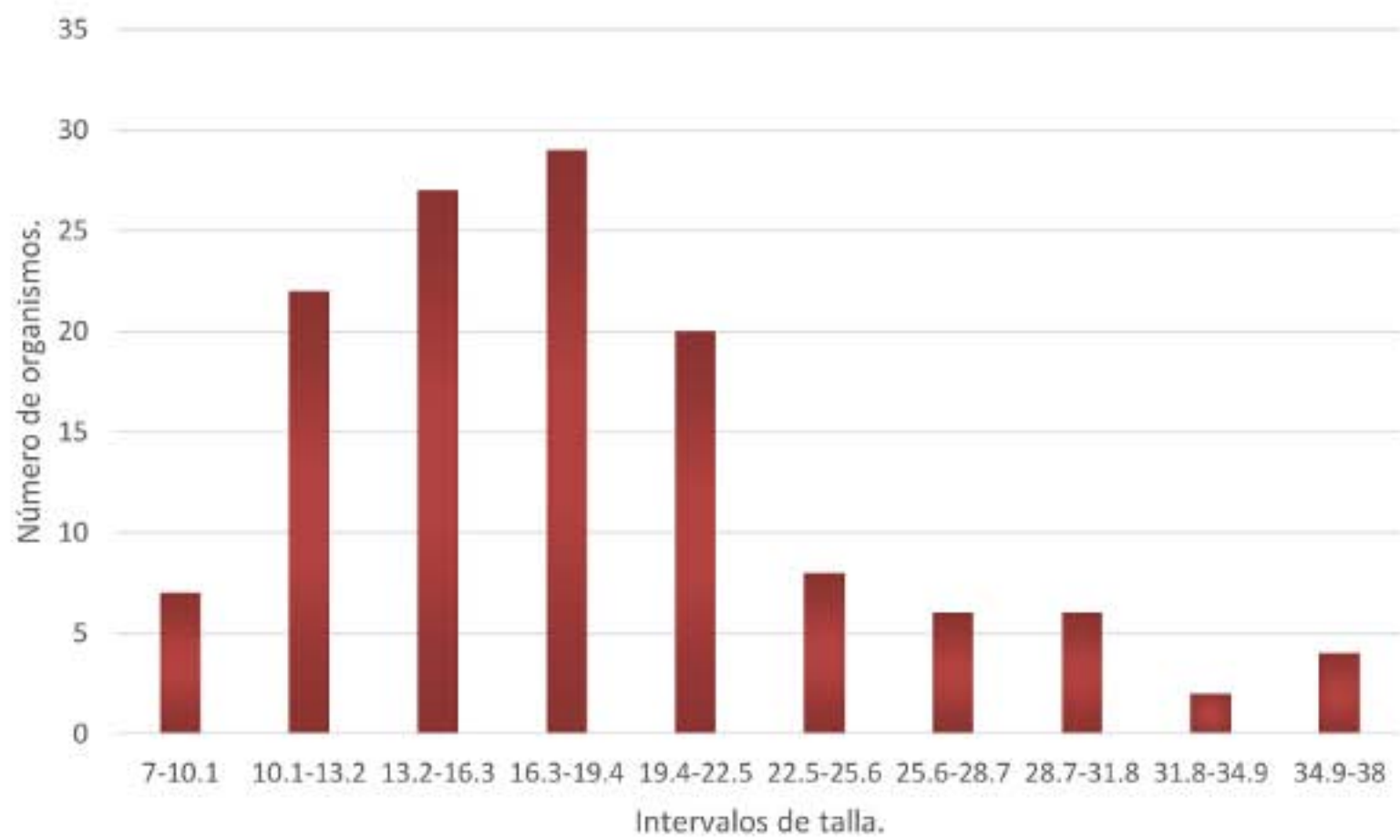


Figura 11. Gráfica de distribución de tallas para los ejemplares de *Pterois volitans* colectados en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak.

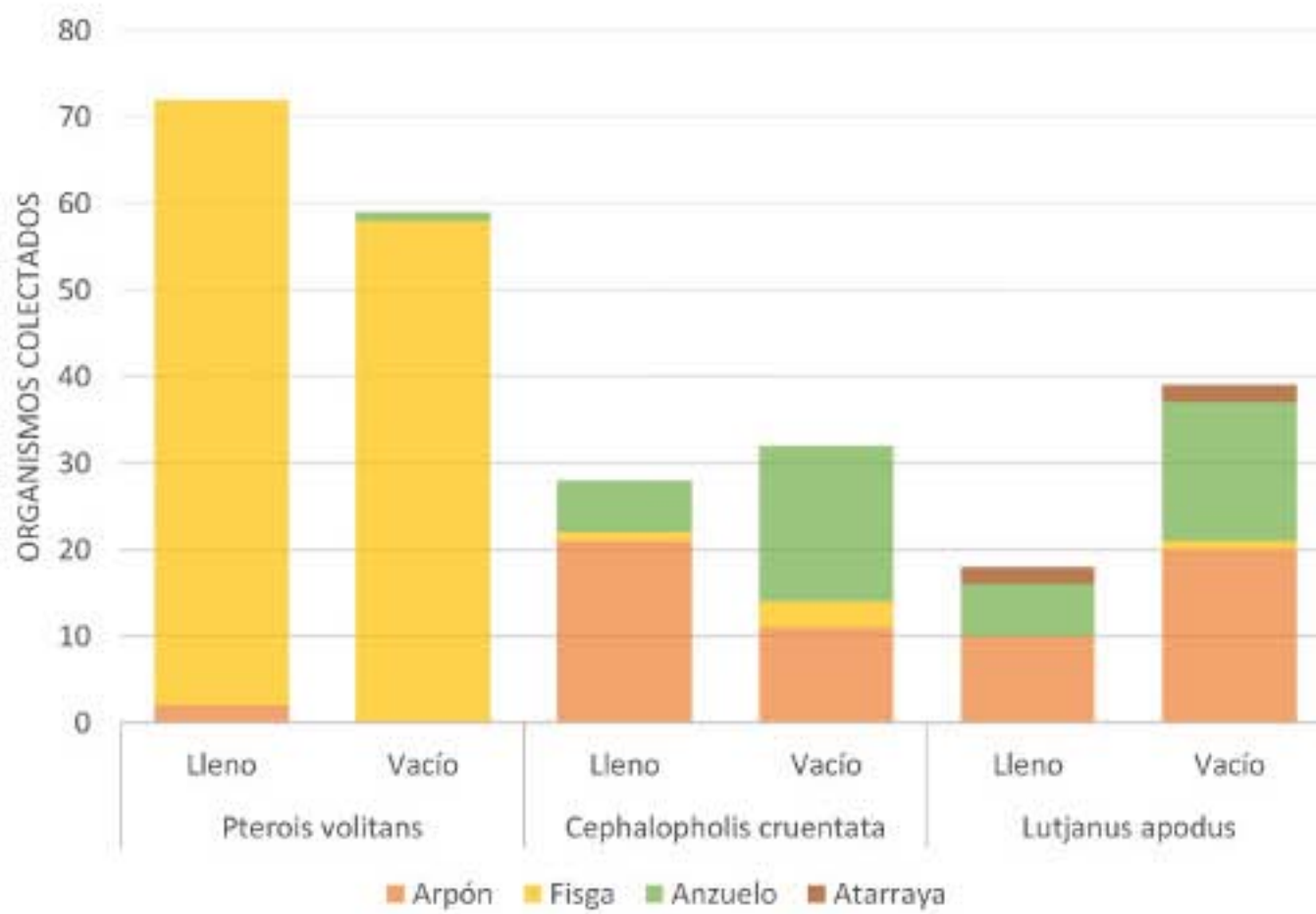


Figura 12. Gráfica de distribución de tallas para los ejemplares de *Pterois volitans* colectados en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak.

Esfuerzo de muestreo

Los muestreos tuvieron una duración de tres a cinco horas. El horario fue variado, desde las 8:00-12:00 h, hasta las 16:00-19:00 h y participaron en el muestreo diez pescadores; de forma que se obtuvo un esfuerzo de muestreo equivalente a 12.5 horas-pescador para un total de 125 h en todo el estudio.

Se realizaron curvas de acumulación de presas para las especies en estudio cabrilla (Figura 13), pargo canchix (Figura 14) y pez león (Figura 15). Se puede observar que las curvas de acumulación de presas llevan una tendencia asintótica.

Se puede decir que el muestreo fue bastante eficiente, si se aumentara el esfuerzo de captura de los organismos en estudio se añadirían pocas especies nuevas a la lista de presas, además seguir capturando especies nativas en un área natural protegida puede ser cuestionable.

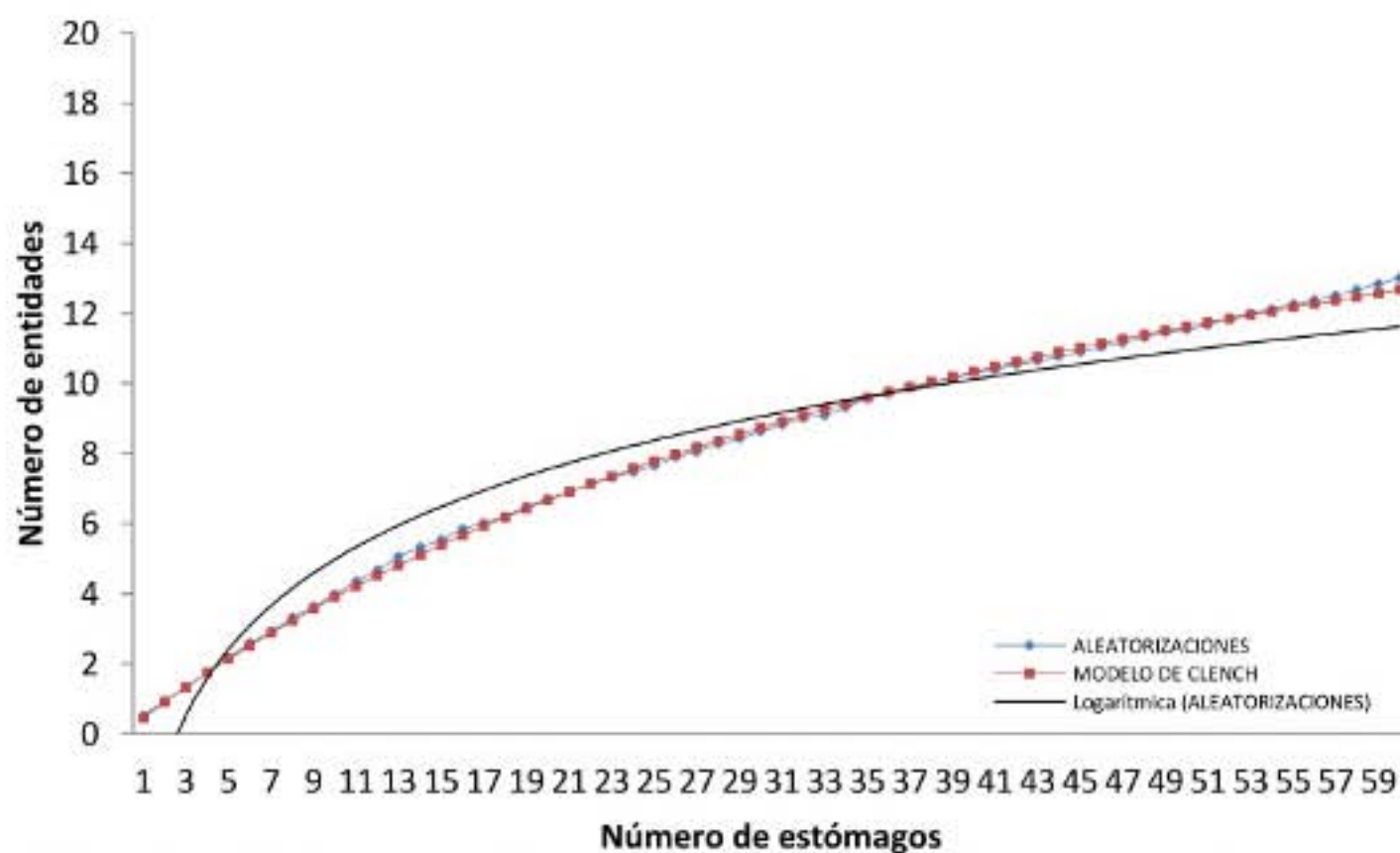


Figura 13. Curva de acumulación de presas de *Cephalopholis cruentata*, donde se ve el ajuste de la curva con aleatorizaciones y el método de Clench. Se puede apreciar que las curvas presentan una tendencia asintótica lo que indica que esfuerzo de muestreo fue eficiente.

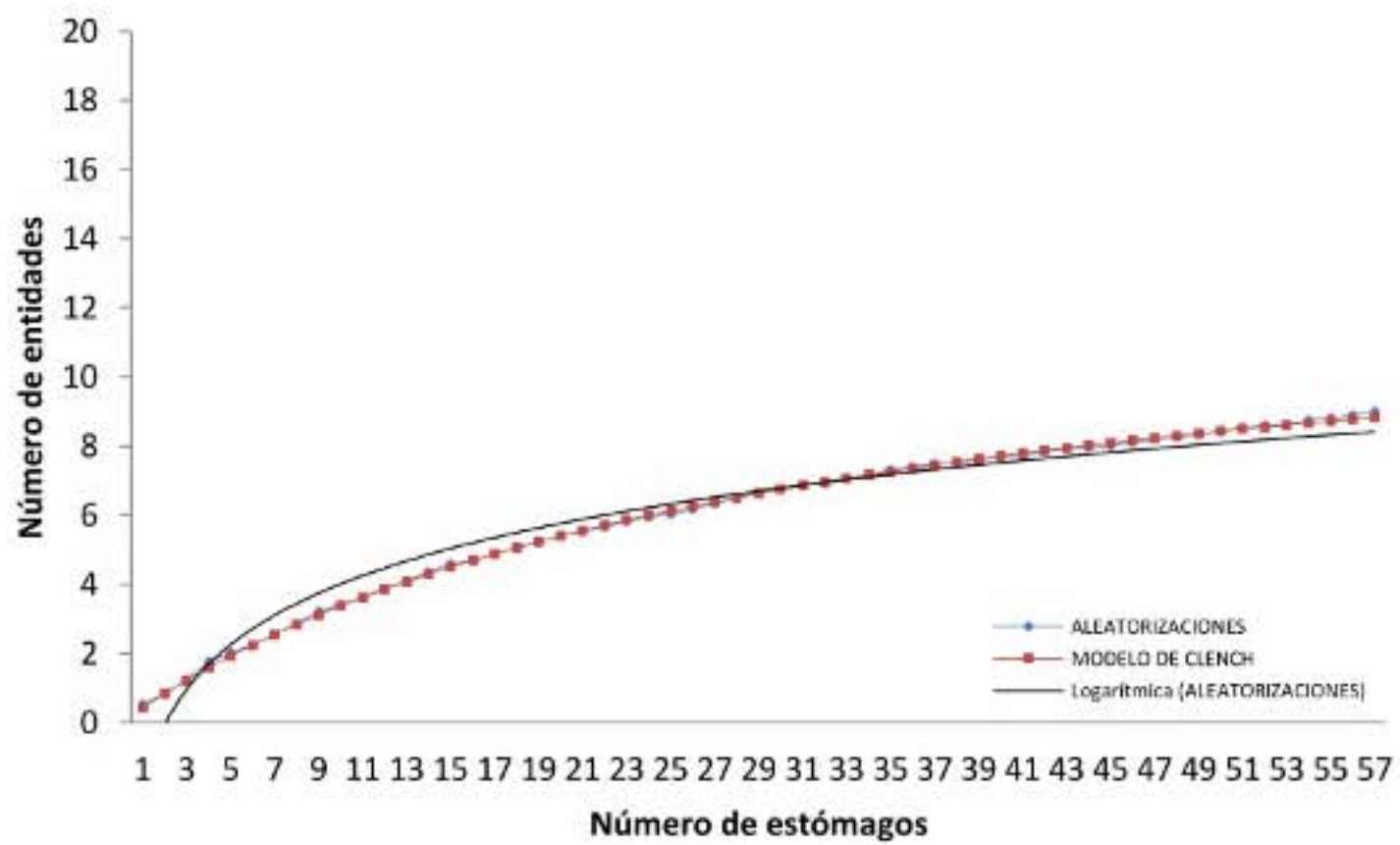


Figura 14. Curva de acumulación de presas de *Lutjanus apodus*, donde se ve el ajuste de la curva con aleatorizaciones y el método de Clench. Se puede apreciar que las curvas presentan una tendencia asintótica lo que indica que esfuerzo de muestreo fue eficiente.

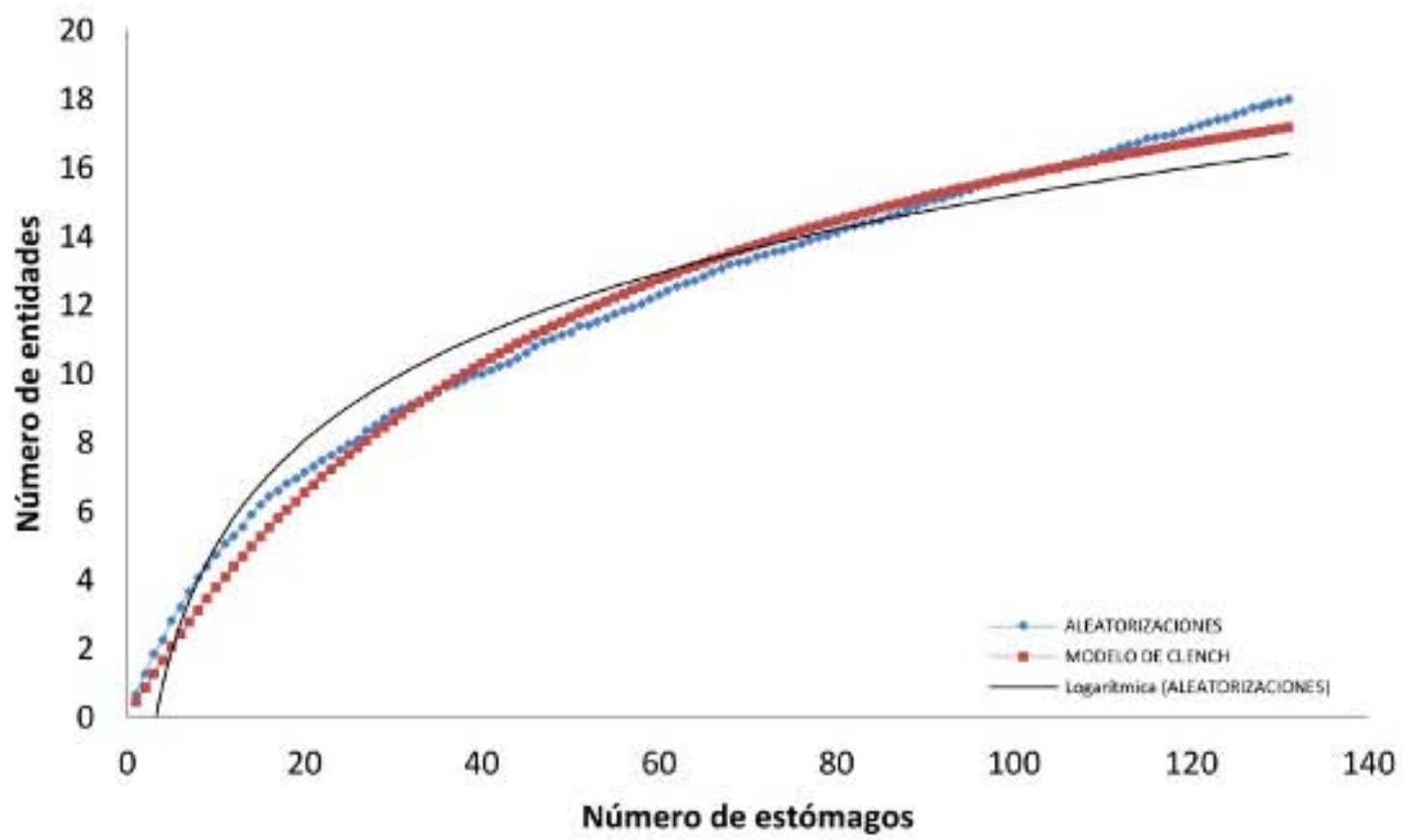


Figura 15. Curva de acumulación de presas de *Pterois volitans* donde se ve el ajuste de la curva con aleatorizaciones y el método de Clench. Se puede apreciar que las curvas presentan una tendencia asintótica lo que indica que esfuerzo de muestreo fue eficiente.

Análisis del contenido estomacal

Se examinó el contenido estomacal de 60 individuos de *Cephalopholis cruentata*, 59 de *Lutjanus apodus* y 131 de *Pterois volitans*.

Del total de los estómagos analizados se encontró que la proporción de estómagos vacíos fue de 53.3% para la cabrilla, 68.4% para el pargo canchix y 44.3% para el pez león.

Los peces teleósteos estuvieron presentes en 12 estómagos de cabrilla, en 4 del pargo canchix y en 57 del pez león. Por lo que representaron el 80.7% del volumen, 57.1% de frecuencia de aparición y 54.8% por número en la cabrilla; 13.7% del volumen, 27.8% frecuencia de aparición y 18.5% por número del pargo canchix y 80.3% del volumen, 62.6% de frecuencia de aparición y 61.6% por número del pez león (Figura 15).

Los crustáceos, se encontraron en 15 estómagos de cabrilla, en 18 estómagos de pargo canchix y 22 estómagos de pez león. Representaron el 22.9% del volumen, 53.6% frecuencia de aparición y 96.8% por número en la cabrilla; 72.2 % del volumen, 94.4 % frecuencia de aparición y 66.7% por número en el pargo canchix y 15.9% del volumen, 31% frecuencia de aparición y 25.3% por número en el pez león (Figura 16).

La dieta de las especies estudiadas estuvo compuesta principalmente por peces y crustáceos (Tabla 2).

En las cabrillas los elementos alimenticios más representativos fueron los restos de peces que por su grado de digestión no pudieron identificarse, así como los identificados como *Hypoplectrus* sp. y *Stegastes* sp. Los crustáceos decápodos, palemónidos, *Portunus vocans* y *Lyosquilla* sp. (Figura 17b) también formaron parte considerable de su dieta (Figura 17a).

El pargo canchix presentó en gran proporción crustáceos decápodos, algunos pertenecientes a la familia Portunidae y muy pocos de la familia Palaemonidae (Figura 18b).

Los restos de peces también se encontraron en su dieta (Figura 18a). Se encontró también al sipuncúlido, *Sipunculus cf. nudus*, como elemento incidental.

En dieta del pez león predominan los peces (Figura 19a) de los que predomina la especie de gobio *Coryphopterus personatus*, crustáceos de la familia Palaemonidae (Figura 19b), restos de peces no identificados; en menor medida *Thalassoma bifasciatum*, y gobios sin identificar.

El pez león es el que presentó mayor cantidad de materia orgánica no identificable y restos de peces no determinados (Tabla 2).

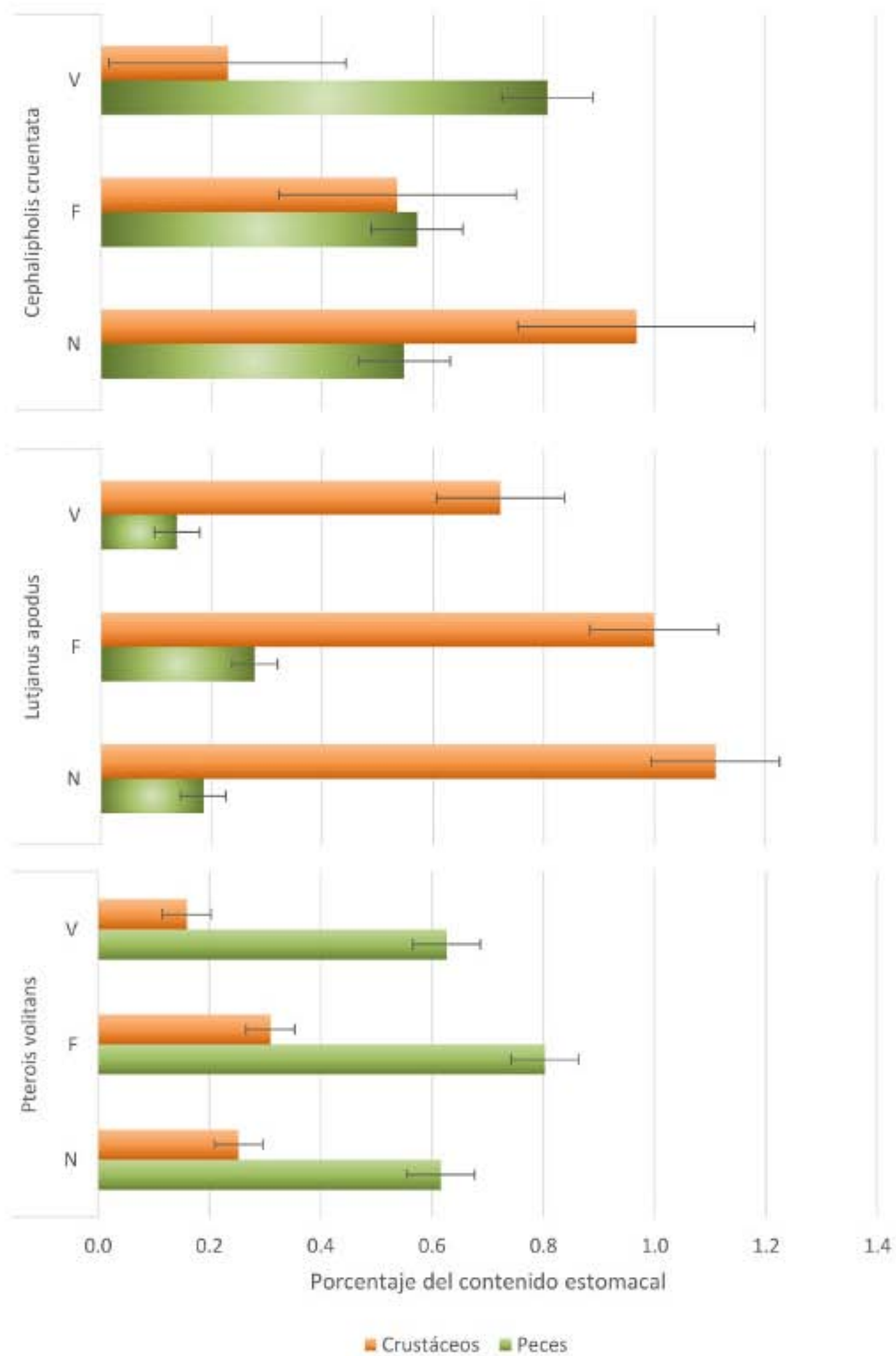


Figura 16. Porcentaje del contenido estomacal por volumen (V), frecuencia de aparición (F) y porcentaje por número (N) de peces (barra verde) y crustáceos (barra naranja) por especie estudiada.

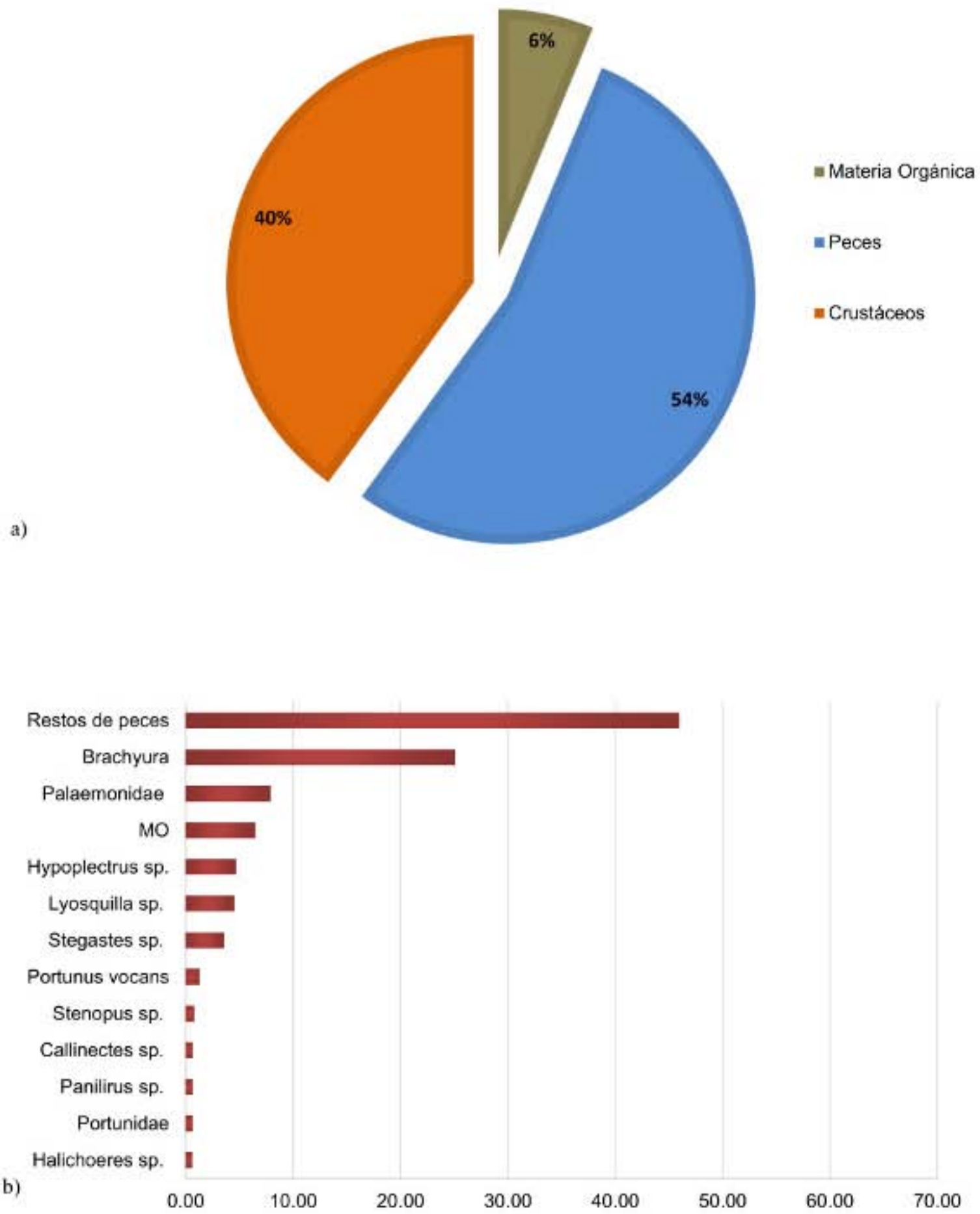


Figura 17. Gráfico del índice de Importancia Relativa porcentual para para *Cephalopholis cruentata* en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak, a) Gráfico de pastel y b) Gráfico de barras. El tamaño de muestra de las cabrillas fue de 60 organismos, de las cuales 28 tuvieron algún contenido estomacal.

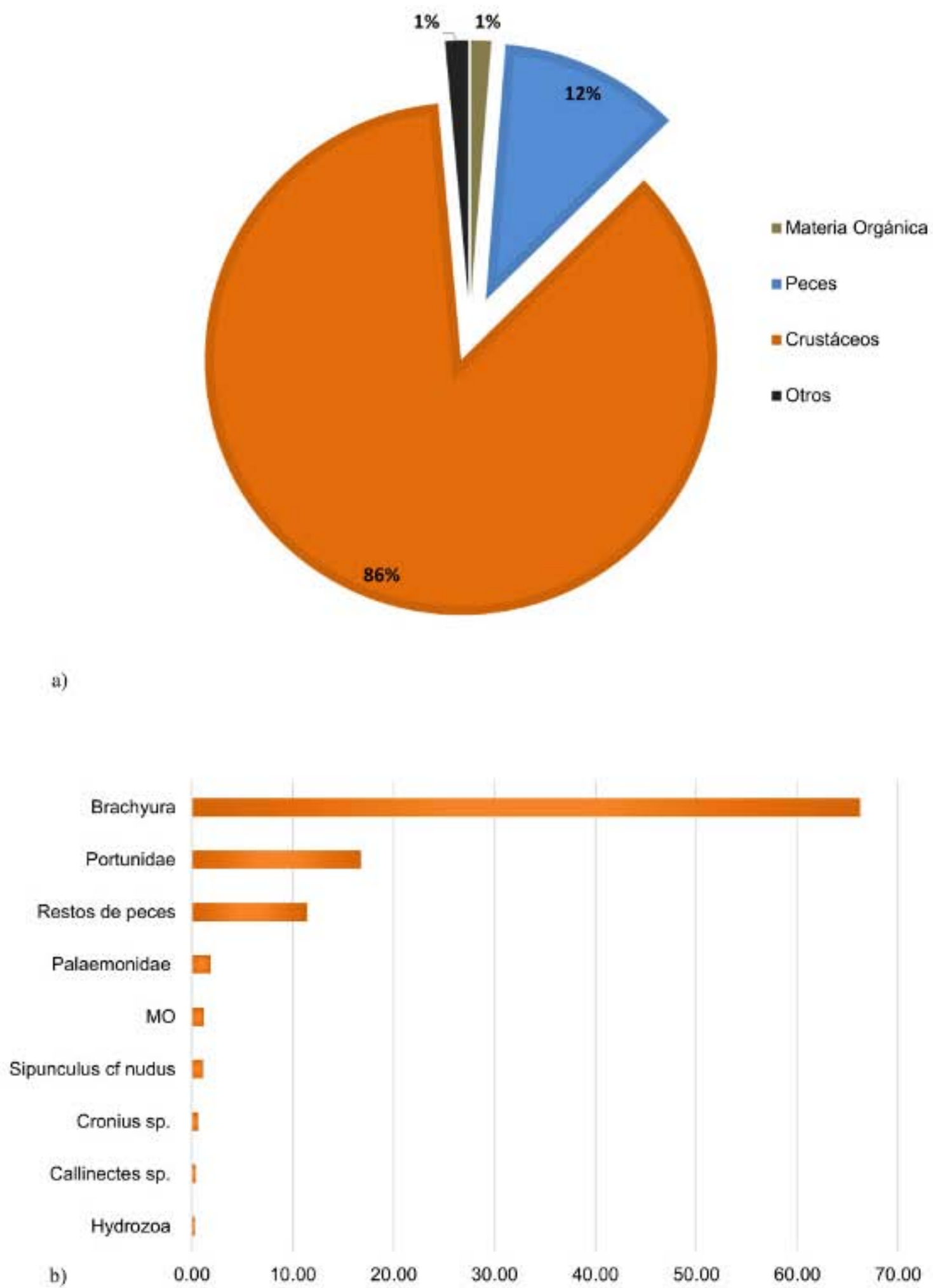


Figura 18. Gráfico del índice de Importancia Relativa porcentual para para *Lutjanus apodus* en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak. a) Gráfico de pastel y b) Gráfico de barras El tamaño de muestra de los pargos canchix fue de 59 organismos, de los cuales 18 tuvieron algún contenido estomacal.

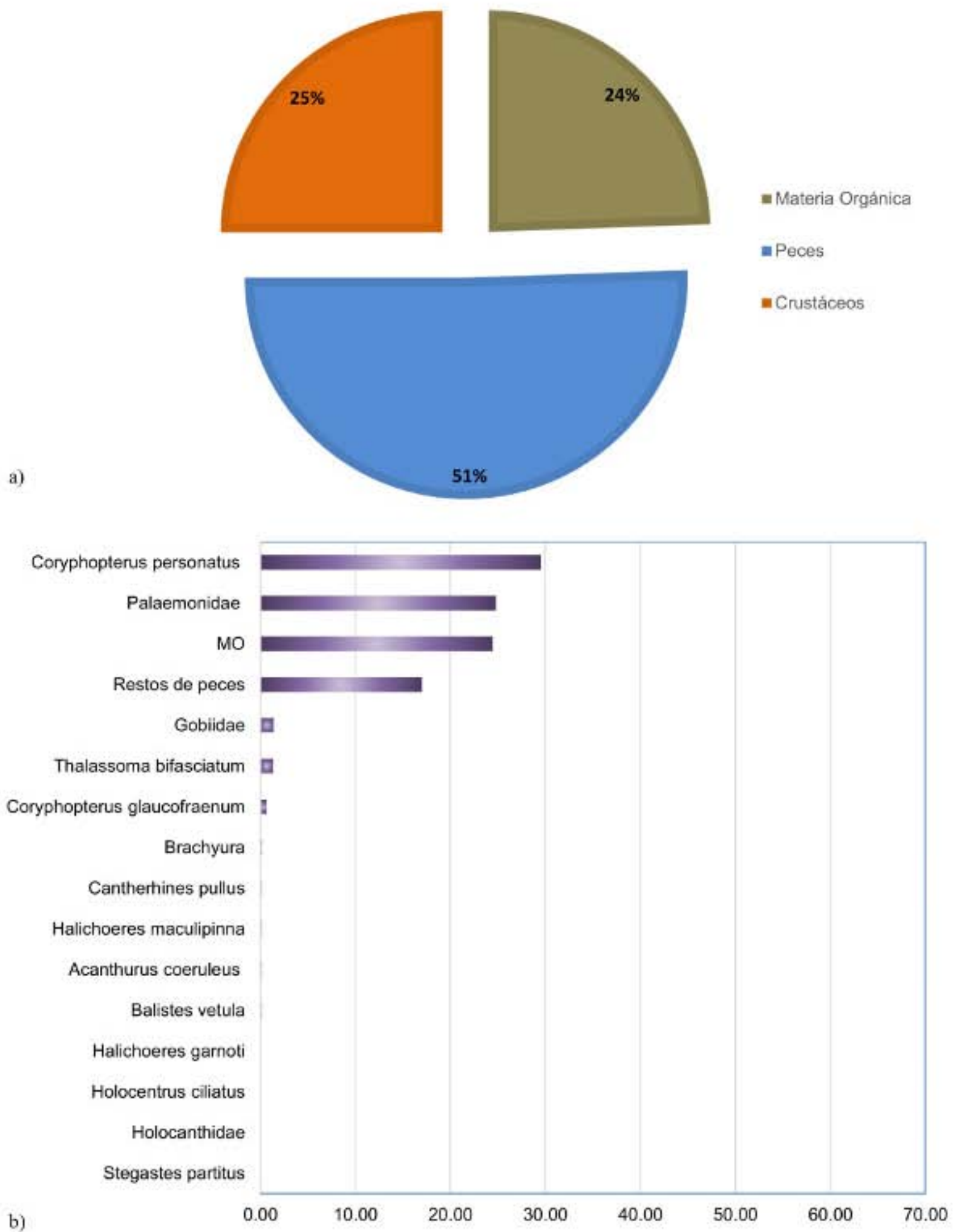


Figura 19. Gráfico del índice de Importancia Relativa porcentual para para *Pterois volitans* en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak. a) Gráfico de pastel y b) Gráfico de barras El tamaño de muestra de los peces león fue de 131 organismos, de los cuales 71 tuvieron algún contenido estomacal.

Tabla 2. Índice de Importancia relativa (IIR) de los elementos alimenticios en el contenido estomacal de *Cephalopholis cruentata*, *Lutjanus apodus* y *Pterois volitans* en el PNAX. Los elementos alimenticios resaltados son los predominantes.

ELEMENTO			
ALIMENTICIO	<i>Cephalopholis cruentata</i>	<i>Lutjanus apodus</i>	<i>Pterois volitans</i>
Materia Orgánica	0.0204	0.0097	0.1072
<i>Acanthurus coeruleus</i>	0	0	0.0005
<i>Balistes vetula</i>	0	0	0.0005
<i>Cantherhines pullus</i>	0	0	0.0005
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	0	0	0.0028
<i>Coryphopterus personatus</i>	0	0	0.1295
<i>Halichoeres garnoti</i>	0	0	0.0003
<i>Halichoeres maculipinna</i>	0	0	0.0005
<i>Halichoeres sp.</i>	0.0012	0	0
<i>Holocanthus ciliaris</i>	0	0	0.0003
<i>Hypoplectrus sp.</i>	0.0146	0	0
<i>Stegastes partitus</i>	0	0	0.0001
<i>Stegastes sp.</i>	0.0109	0	0
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	0	0	0.0059
Gobiidae	0	0	0.0060
Holocanthidae	0	0	0.0001
Restos de peces	0.1489	0.0896	0.0746
<i>Callinectes sp.</i>	0.0015	0.0029	0
<i>Cronius sp.</i>	0	0.0047	0
Brachyura	0.0809	0.5195	0.0007
<i>Lyosquilla sp.</i>	0.0140	0	0
Palaemonidae	0.0250	0.0146	0.1088
<i>Panilirus sp.</i>	0.0014	0	0
Portunidae	0.0014	0.1316	0
<i>Portunus vocans</i>	0.0034	0	0
<i>Stenopus sp.</i>	0.0019	0	0
Hydrozoa	0	0.0024	0
<i>Sipunculus cf nudus</i>	0	0.0088	0

Hora de colecta

Las cabrillas (figura 20) presentaron una mayor proporción de estómagos llenos a las primeras horas de la mañana. El caso del pargo canchix (figura 21) fue distinto ya que predominó la presencia de estómagos vacíos en todos los horarios.

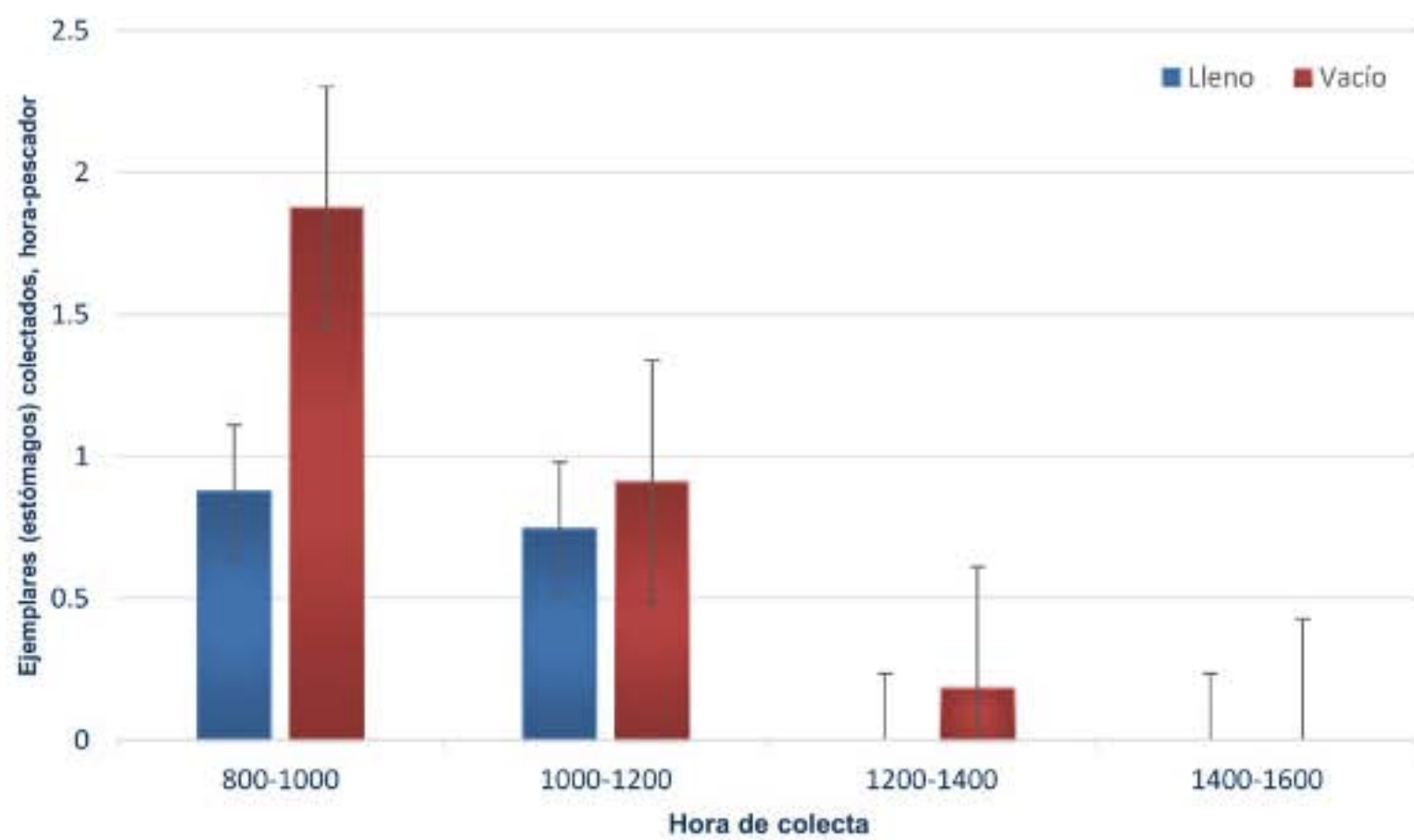


Figura 20. Número de ejemplares colectados por hora-pescador en cada horario de muestreo, para las cabrillas (*Cephalopholis cruentata*) en el PNAX. Se pueden ver los estómagos que se encontraron llenos (color azul) y vacíos (color rojo). Las barras representan el error estándar.

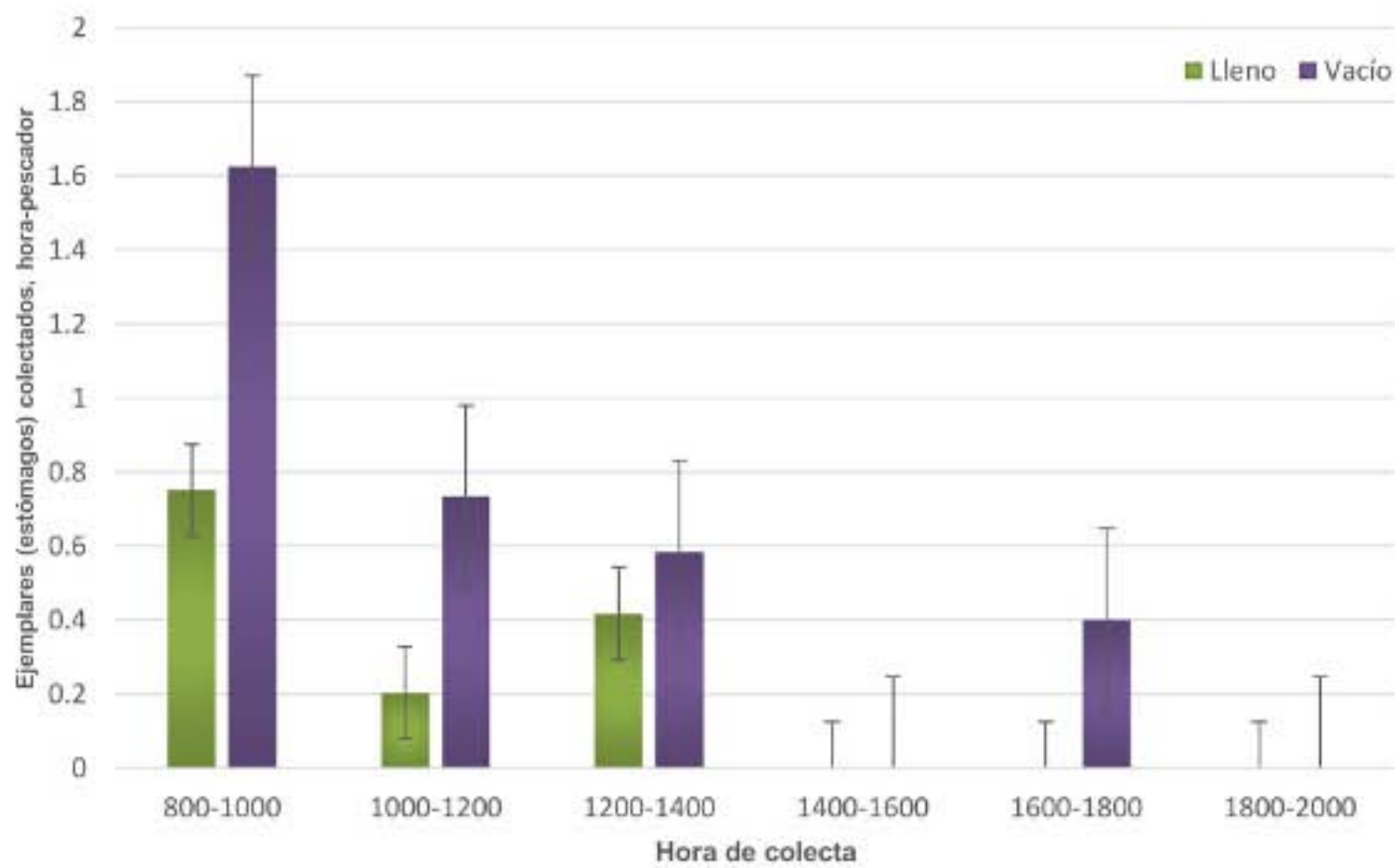


Figura 21. Número de ejemplares colectados por hora-pescador en cada horario de muestreo, para los pargo canchix (*Lutjanus apodus*) en el PNAX. Se pueden ver los estómagos que se encontraron llenos (color verde) y vacíos (color morado). Las barras representan el error estándar.

Para el pez león no se tienen datos de horario de colecta ya que la mayoría de los ejemplares colectados provienen de muestras de una tesis Doctoral y la pesca del programa de control de pez león en el PNAX.

Selectividad de dieta

Sólo se dispuso de datos sobre abundancia en el ambiente de los peces que forman parte de la dieta de los organismos en estudio. Y se encontraron peces identificables en los estómagos de la cabrilla y el pez león, con base en la abundancia de cada elemento alimenticio en el estómago de los organismos en estudio y la abundancia de cada elemento alimenticio en el medio se realizó el índice de Selectividad de Ivlev (E), el cual mostró (Tabla 3) que la cabrilla selecciona activamente a *Hypoplectrus* sp. (E=1), a diferencia de los organismos de los géneros *Halichoeres* sp. y *Stegastes* sp., que no son seleccionados.

En cuanto al pez león selecciona a organismos como *Coryphopterus glaucofraenum*, *C. personatus*, *Holacanthus ciliaris*, *Halichoeres maculipinna* y *Cantherhines pullus* todos ellos con E=1. Los organismos que se presentan en menor abundancia en el estómago con respecto al ambiente fueron *Stegastes partitus*, *Acanthurus coeruleus*, *Halichoeres garnoti* y *Thalassoma bifasciatum*.

Tabla 3. Resultados del Índice de Ivlev (E), muestra la selectividad de dieta que las especies *P. volitans* (*P. vol*) y *C. cruentata* (*C. cru*) presentan.

Abundancia Especie	Ambiente		Especies (Estómagos)		Selectividad (E)
	Laguna arrecifal	Arrecife frontal	<i>P.volitans</i>	<i>C.cruentata</i>	
<i>Acanthurus coeruleus</i>	2.5	1.96	1	-	-0.3
<i>Balistes vetula</i>	0	1	1	-	0
<i>Cantherhines pullus</i>	0	0	1	-	1
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>	0	0	1	-	1
<i>Coryphopterus personatus</i>	0	0	2.94	-	1
<i>Halichoeres garnoti</i>	2.25	1.5	1	-	-0.2
<i>Halichoeres maculipinna</i>	0	0	1	-	1
<i>Halichoeres</i> sp.	2.15	0	-	1	-0.4
<i>Holacanthus ciliaris</i>	1	0	1	-	1
<i>Hypoplectrus</i> sp.	0	0	-	1	1
<i>Stegastes partitus</i>	1.81	3.21	1	-	-0.5
<i>Stegastes</i> sp.	2.3	0	-	1	-0.4
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	5.68	7.79	1.25	-	-0.7

Traslape trófico de los posibles competidores

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales (ACP) arrojó que el primer componente principal (CP1) explica 27.3% de varianza e incluye principalmente las abundancias de *Coryphopterus personatus* y Palaemonidae (Figura 22). Por otro lado, con el segundo componente principal (CP2) se explica el 45.3% de varianza, y el CP2 se refiere principalmente a peces no identificados.

La gráfica de los dos primeros componentes principales (Figura 22) muestra que el primer componente hacia el lado positivo se despliega el vector de *C. personatus* y se puede ver que la especie de depredador más relacionada fue el pez león. Otro vector fue la familia Palaemonidae, que tiene asociados a los tres depredadores, en mayor medida al pez león. En cuanto al vector I, los restos de peces se despliegan al lado positivo del eje II y agrupan a las tres especies en estudio, lo mismo que el vector de materia orgánica (MO).

Asociados con el vector de Brachyura están el pez león y el pargo canchix, principalmente (Figura 22).

El pez león está muy relacionado con *C. personatus* y Palemonidae, mientras que el pargo canchix está relacionado con los braquiuros. Sin embargo, las tres especies en estudio se encuentran asociadas en cierto grado a los mismos elementos alimenticios, con un traslape del nicho trófico.

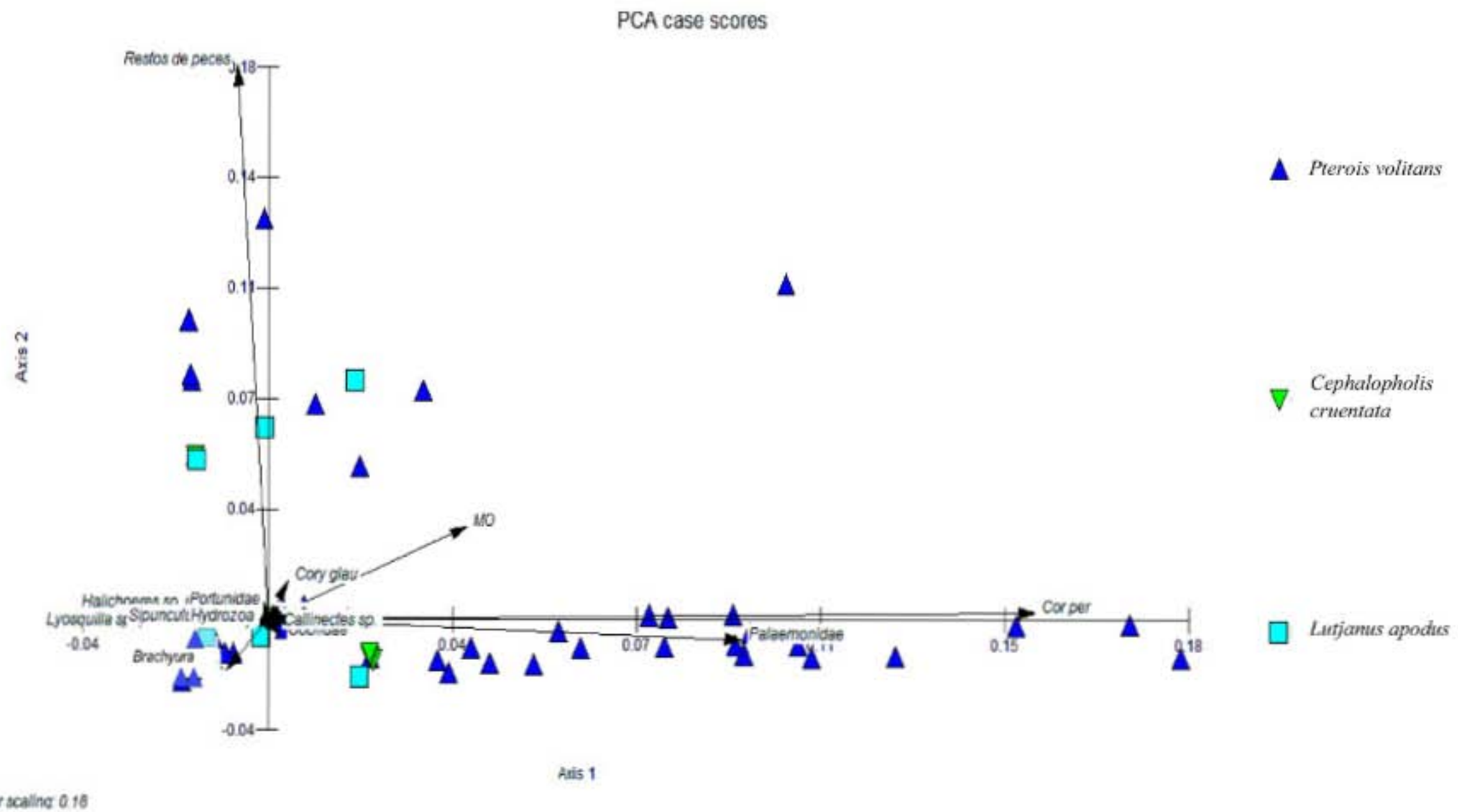


Figura 22. Análisis de componentes Principales (ACP) con los datos de abundancia relativa de los elementos tróficos registrados en los estómagos de *Pterois volitans*, *Cephalopholis cruentata* y *Lutjanus apodus*.

Índice de Schoener (C_{xy}).

A los elementos alimenticios que coinciden en el estómago de dos o más de las especies en estudio se les aplicó el índice de Schoener, de manera pareada entre depredadores.

En la tabla 4 se puede observar que los elementos que coinciden en la dieta del pez león y la cabrilla son restos de peces, *Stegastes* sp., *Halichoeres* sp., Brachyura y Palaemonidae.

Los elementos alimenticios que coinciden en la alimentación del pez león y de Pargo canchix son restos de peces, Brachyura y Palaemonidae.

Los valores del índice son cercanos a 1, lo que representa un alto grado de traslape.

Tabla 4. Resultados del Índice de Schoener, (C_{xy}) muestra el traslape alimenticio de las especies en estudio.

	MO	Restos de pez	<i>Stegastes</i> sp.	<i>Halichoeres</i> sp.	
<i>P. volitans</i>	0.99	0.93	1	1	<i>C. cruentata</i>
<i>P. volitans</i>	0.97	0.99	-	-	<i>L. apodus</i>

	Brachyura	Palaemonidae	Portunidae	<i>Callinectes</i> sp.	
<i>P. volitans</i>	0.94	0.94	-	-	<i>C. cruentata</i>
<i>P. volitans</i>	0.86	0.99	-	-	<i>L. apodus</i>

Kruskal Wallis

El análisis de Kruskal-Wallis evidenció diferencias en el consumo de los elementos alimenticios agrupados en materia orgánica, restos de peces, peces y crustáceos, en abundancia numérica (figura 23) y volumen (figura 24) (Tabla 5), de modo con fines ilustrativos las figuras de la 23-32 presentan la media y error estándar de los elementos alimenticios que coinciden en la dieta de los mesodepredadores en estudio.

Tabla 5. Resultados del análisis de Kruskal-Wallis para la abundancia y volumen de los elementos alimenticios que conciden en la dieta de las especies en estudio, *C. cruentata*, *L. apodus* y *P. volitans*. Los números en rojo marcan los elementos que no presentan diferencias significativas en cuanto a la abundancia o volumen en la dieta de las especies en estudio.

	Valor de p	
	Abundancia	Volumen
Materia orgánica	0.126	0.0085
Restos de peces	0.315	0.3511
Peces	0.000002	0.00000000...
Crustáceos	0.000002	0.4288
<i>Stegastes</i> sp.	0.6013	0.6001
<i>Halichoeres</i> sp.	0.6347	0.6335
Brachyura	0.003	0.0027
Palaemonidae	0.0126	0.0157

La materia orgánica presente en los organismos en abundancia no presentó diferencias significativas ($p > 0.05$) (Figuras 23 y 24). La abundancia y el consumo en volumen de los restos de peces no presentaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la dieta de los depredadores en estudio (Figuras 23 y 24). Según se ve en la figura 23 si se presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la abundancia de los peces y crustáceos entre los depredadores. En la figura 24 se observa que el volumen de materia orgánica y de peces varió significativamente entre los tres depredadores ($p < 0.05$).

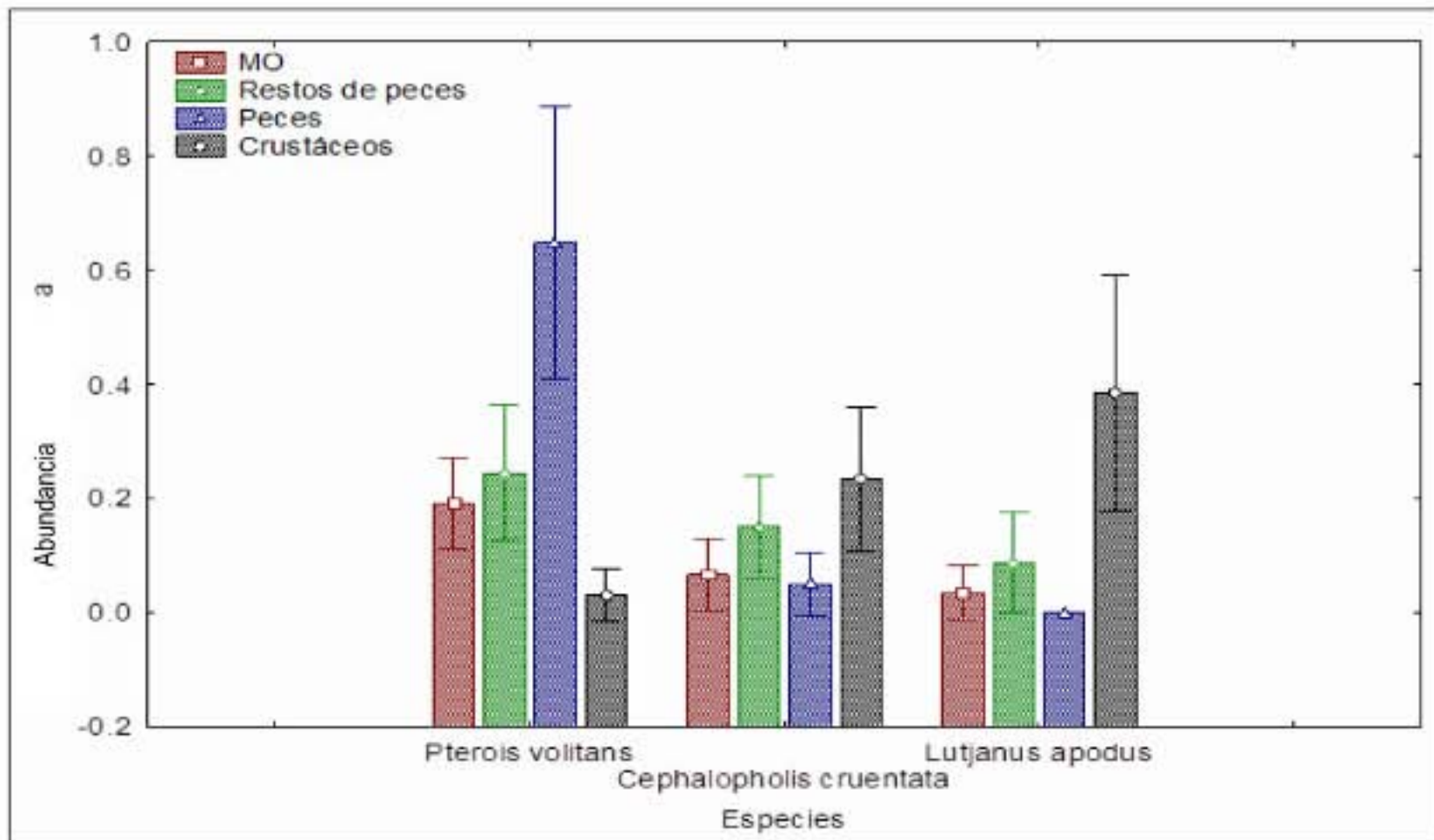


Figura 23. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para la abundancia de elementos alimenticios que estuvieron presentes en el contenido estomacal de los organismos en estudio en el PNAX agrupados en: MO (materia orgánica), Restos de peces, Peces y Crustáceos.

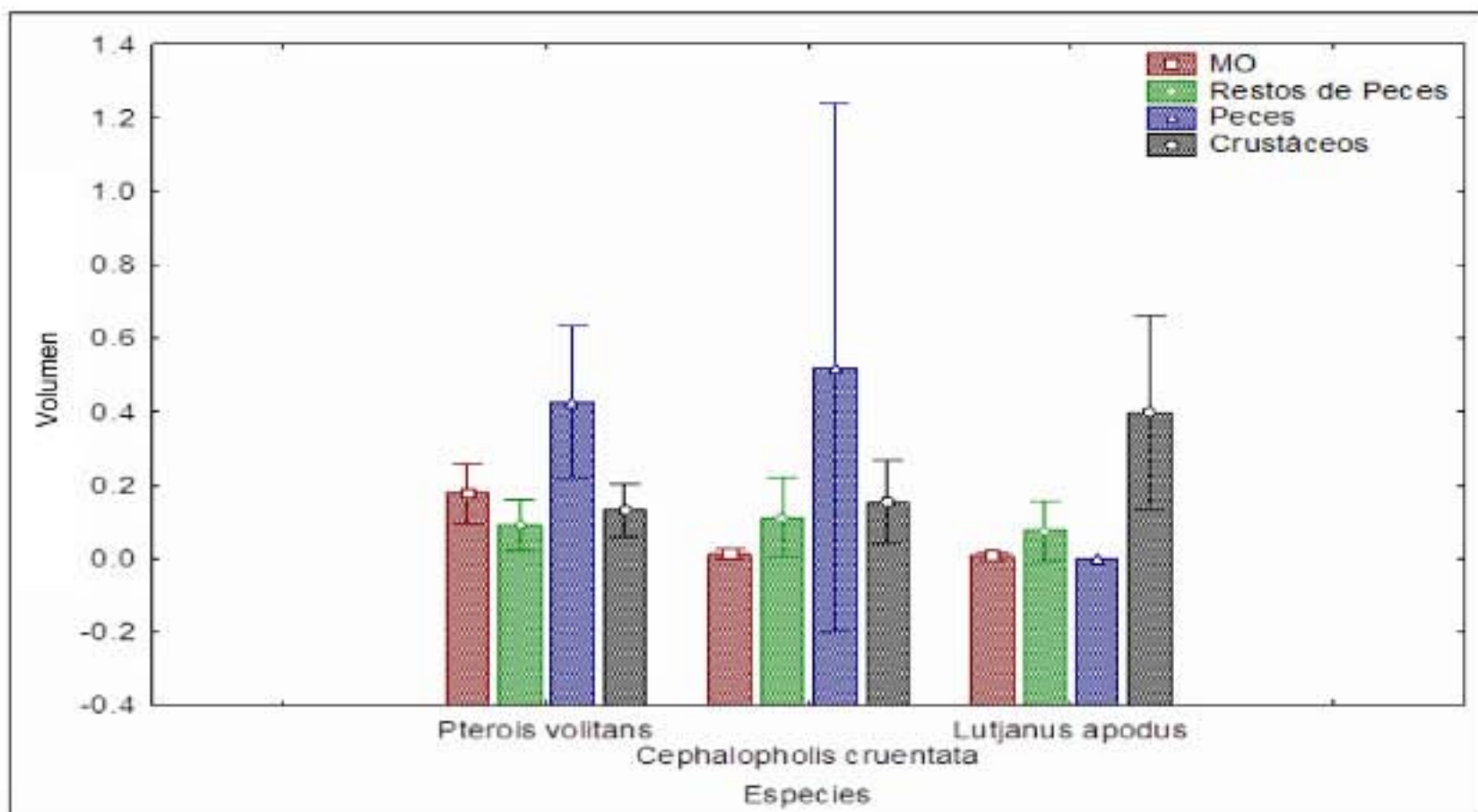


Figura 24. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para el volumen de los elementos alimenticios que estuvieron presentes en el contenido estomacal de los organismos en estudio en el PNAX agrupados en: MO (materia orgánica), Restos de peces, Peces y Crustáceos.

El consumo en abundancia y volumen de los organismos pertenecientes a los géneros *Stegastes* sp. (Figuras 25 y 26) y *Halichoeres* sp. (Figura 27 y 28) que estuvieron en la dieta del pez león y de la cabrilla no presentaron diferencias significativas ($p > 0.05$) para ninguno de los dos géneros.

Entre tanto, la abundancia y el volumen de los crustáceos identificados hasta familia Palaemonidae y los pertenecientes al infraorden Brachyura (Figuras 29 y 30) y (Figura 31 y 32 respectivamente) presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$).

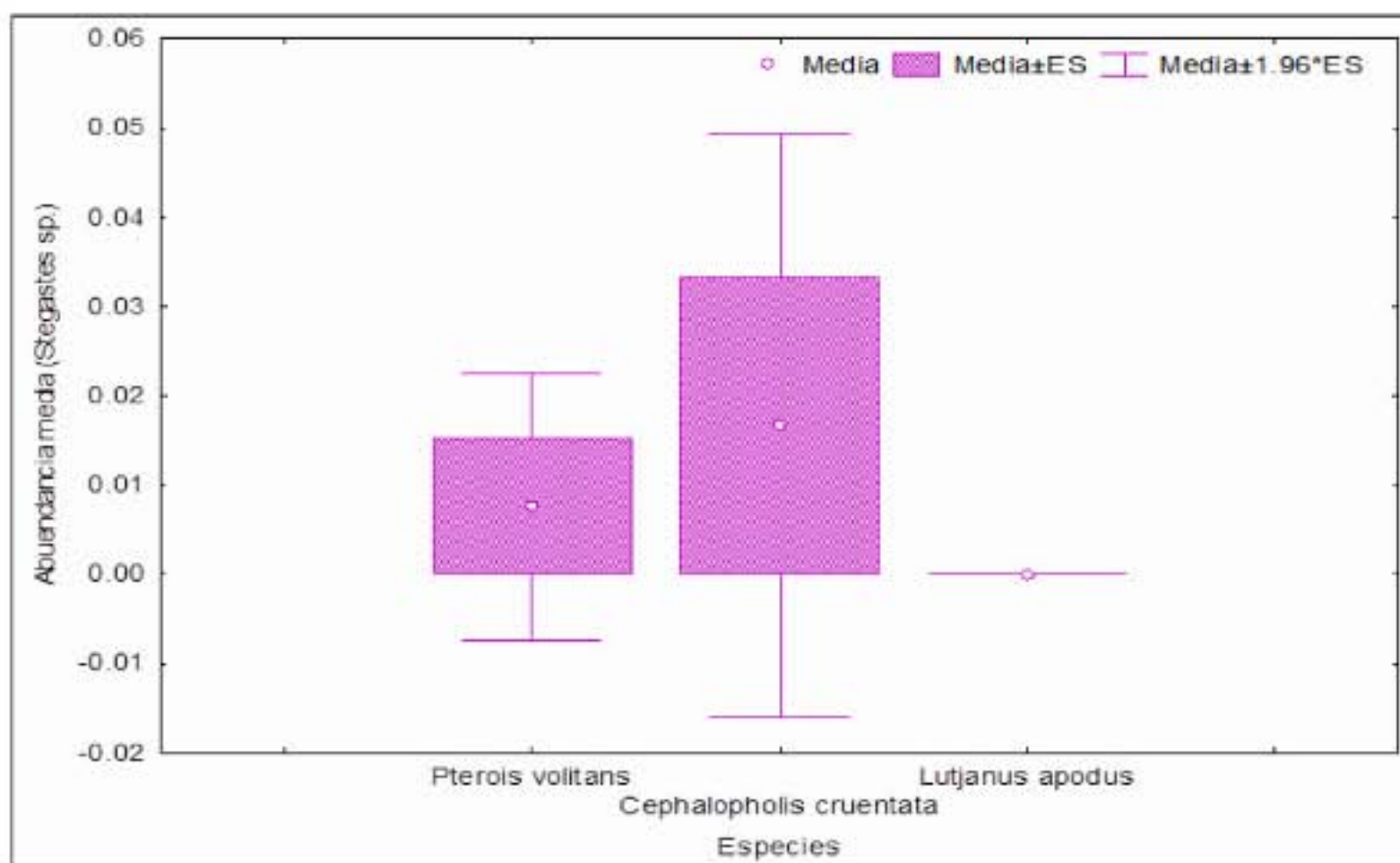


Figura 25. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para la abundancia de organismos del género *Stegastes* sp. presentes en la dieta del pez león, la cabrilla y el pargo canchix en el PNAX.

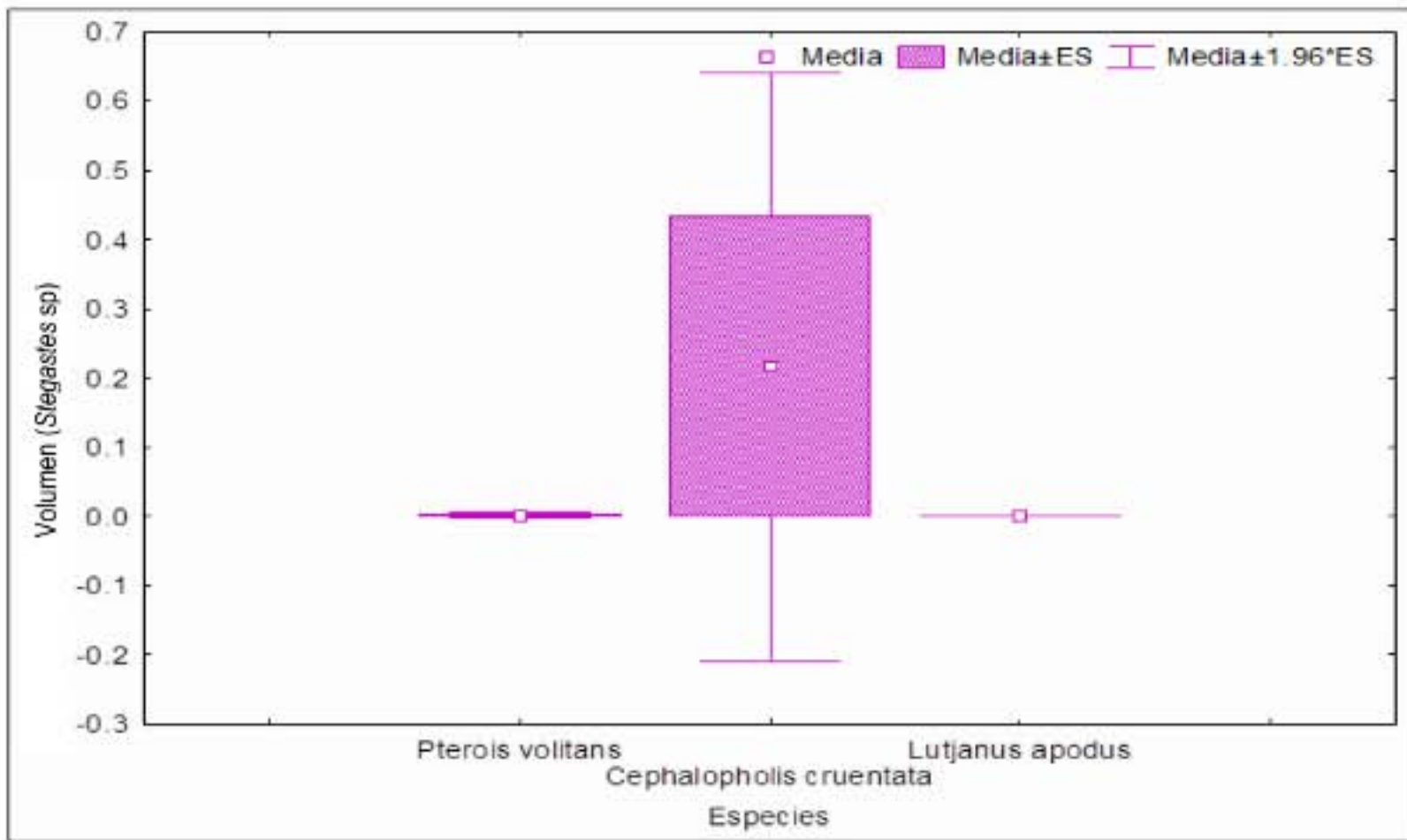


Figura 26. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para el volumen de organismos del género *Stegastes* sp. presentes en la dieta del pez león, la cabrilla y el pargo canchix en el PNAX.

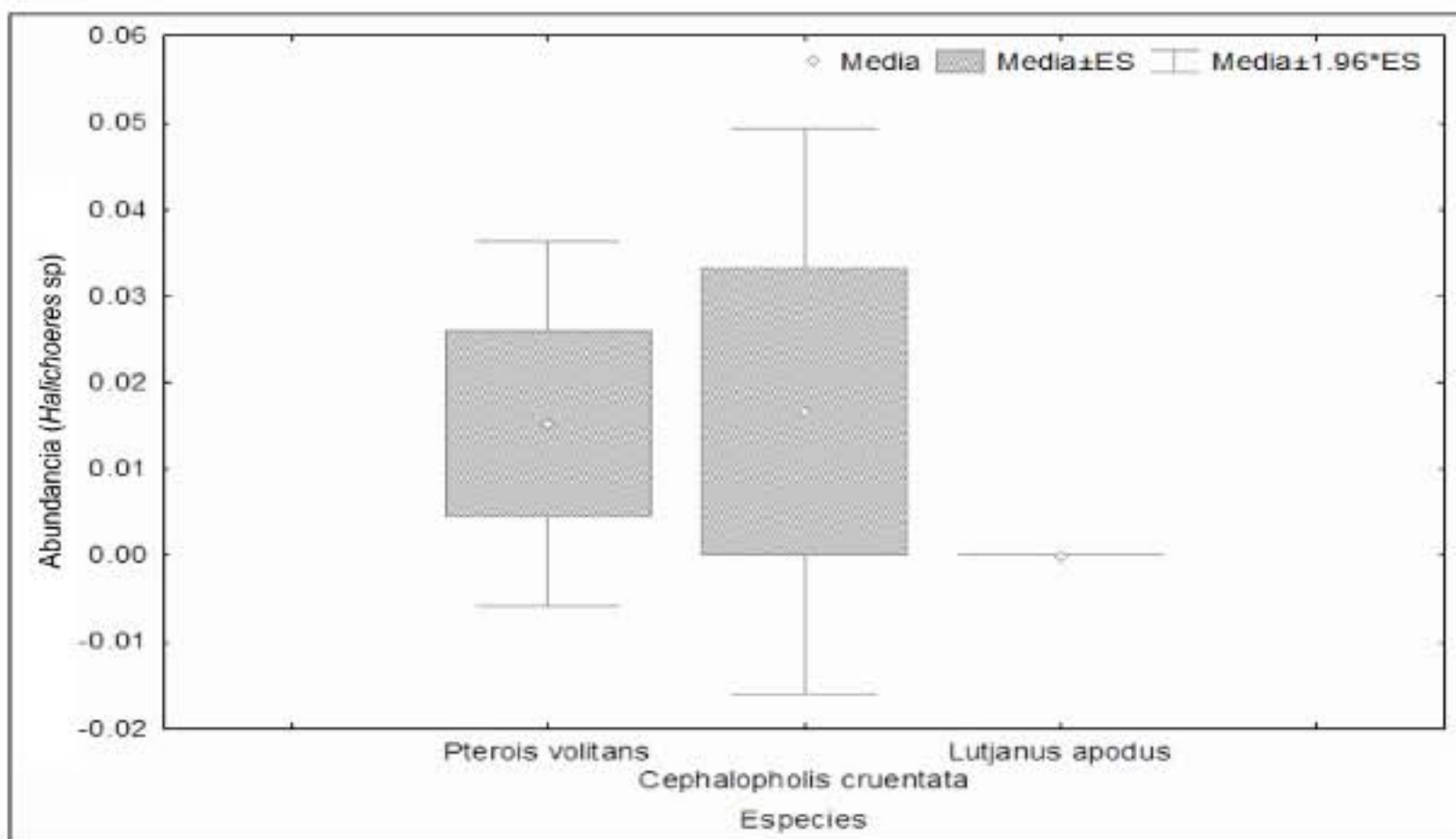


Figura 27. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para la abundancia de organismos del género *Halichoeres* sp. que estuvieron presentes en la dieta del pez león, la cabrilla y el pargo canchix en el PNAX.

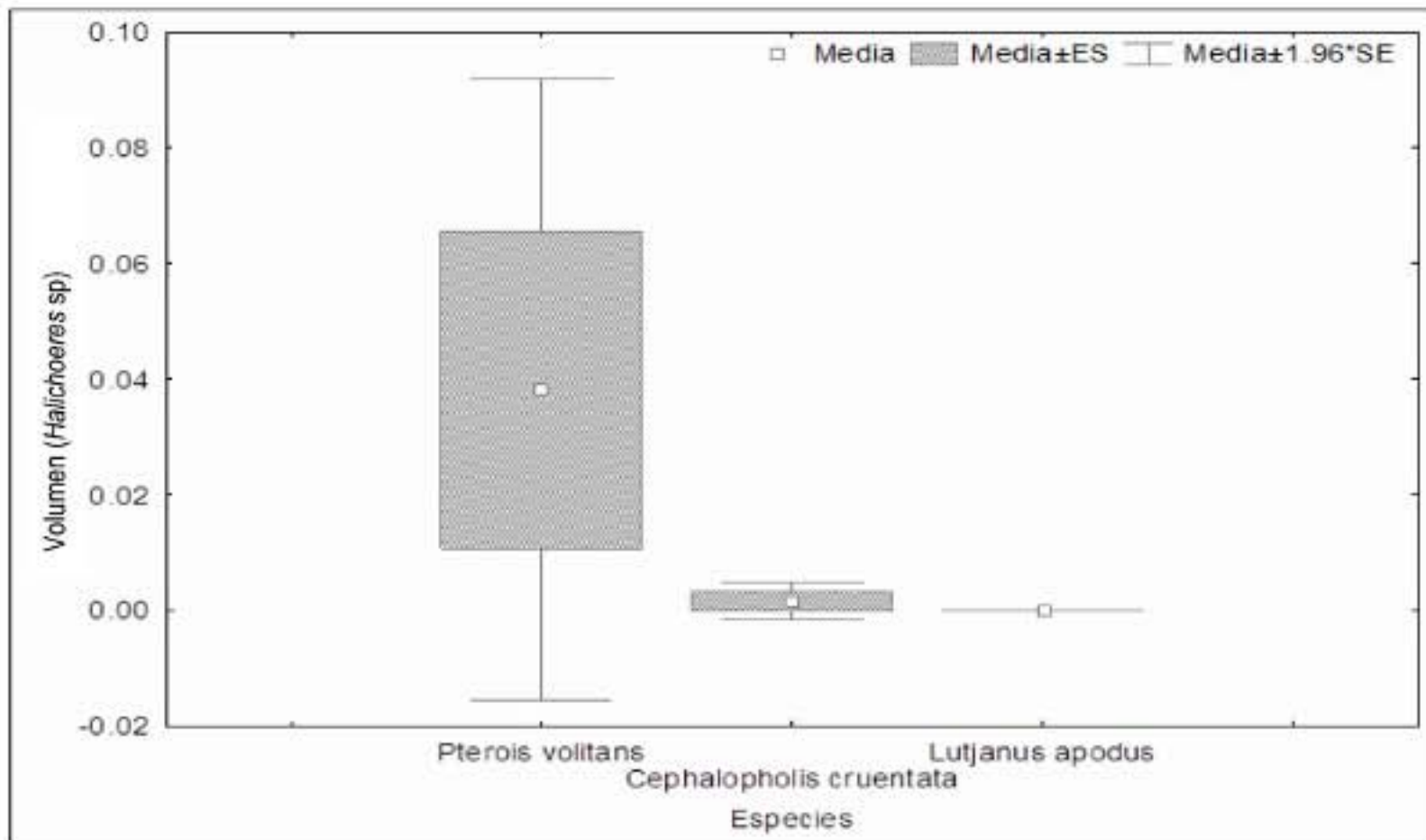


Figura 28. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para el volumen de organismos del género *Halichoeres* sp. que estuvieron presentes en la dieta del pez león, la cabrilla y el pargo canchix en el PNAX.

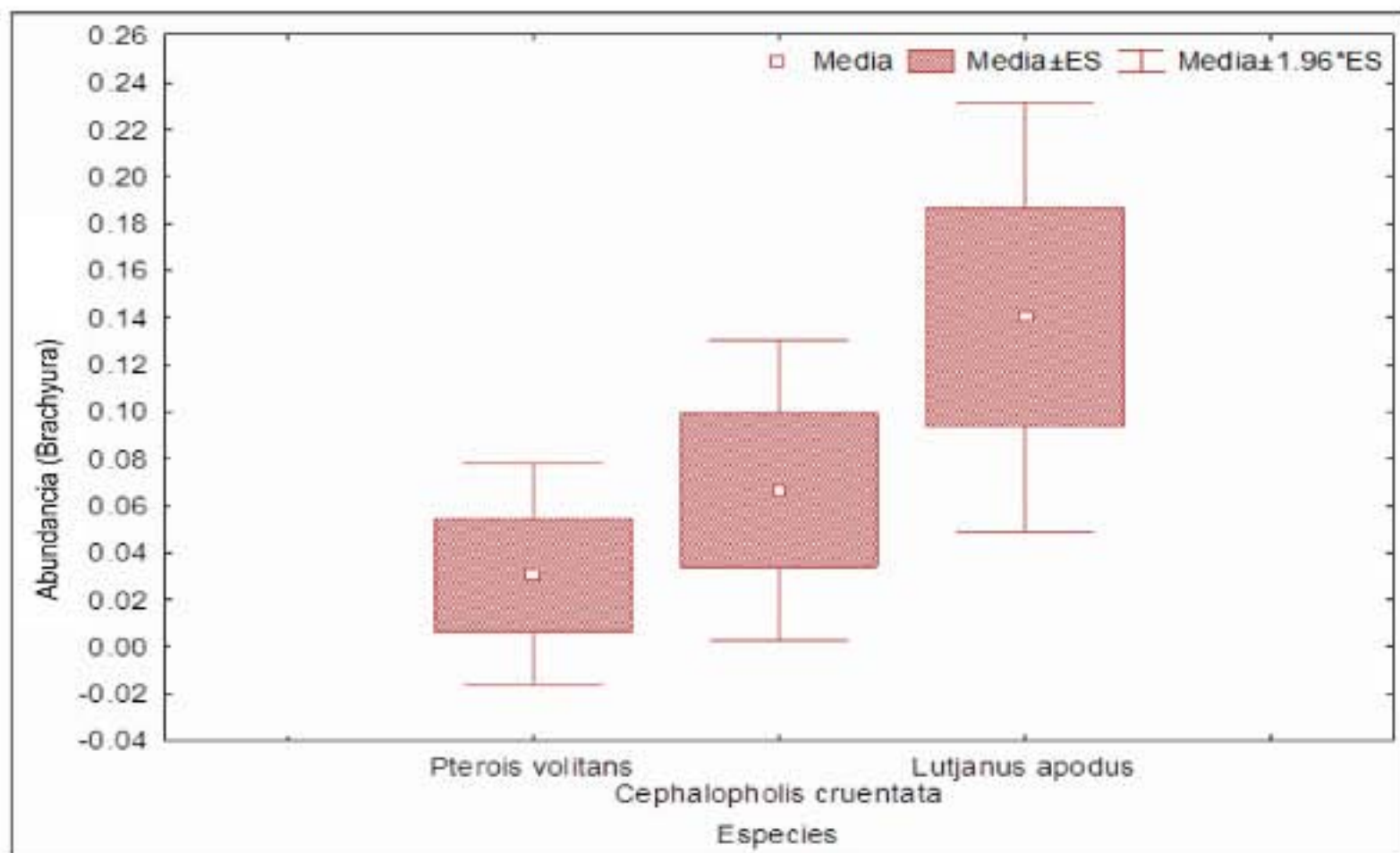


Figura 29. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para la abundancia de organismos del infraorden *Brachyura* que estuvieron presentes en la dieta del pez león, la cabrilla y el pargo canchix en el PNAX.

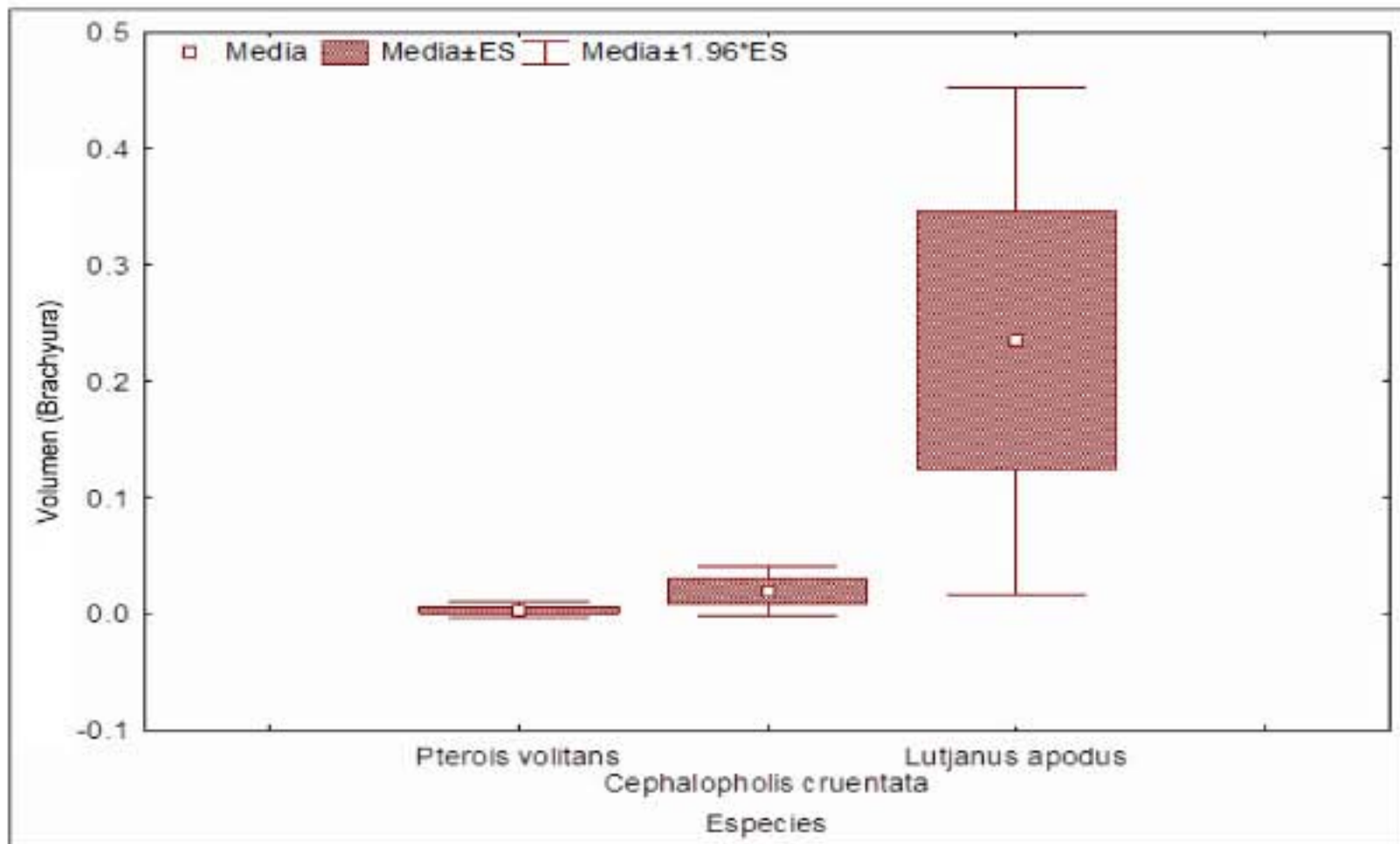


Figura 30. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para el volumen de organismos del infraorden Brachyura que estuvieron presentes en la dieta del pez león, la cabrilla y el pargo canchix en el PNAX.

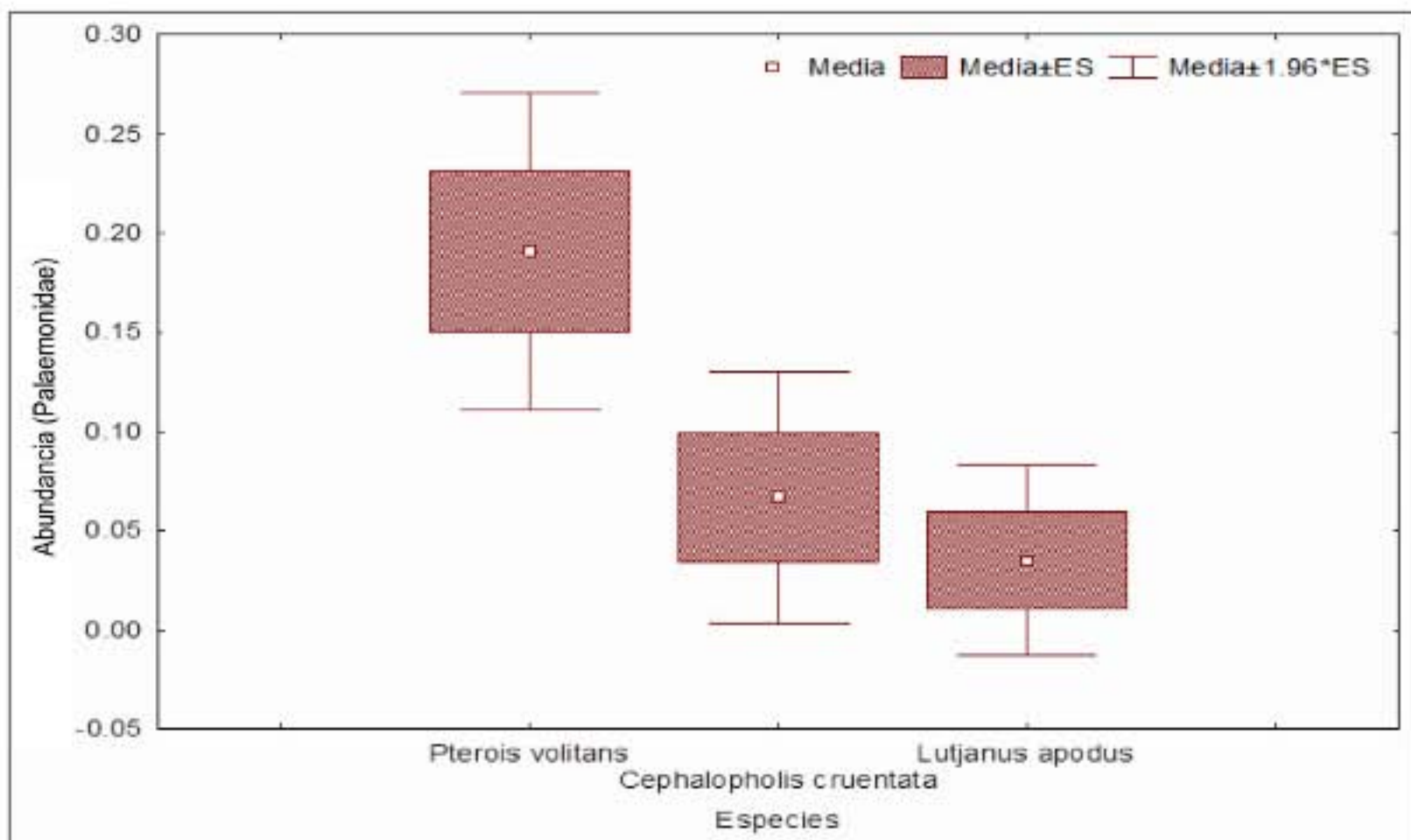


Figura 31. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para la abundancia de organismos pertenecientes a la familia Palaemonidae que estuvieron presentes en el contenido estomacal del pez león, la cabrilla y el pargo canchix en el PNAX.

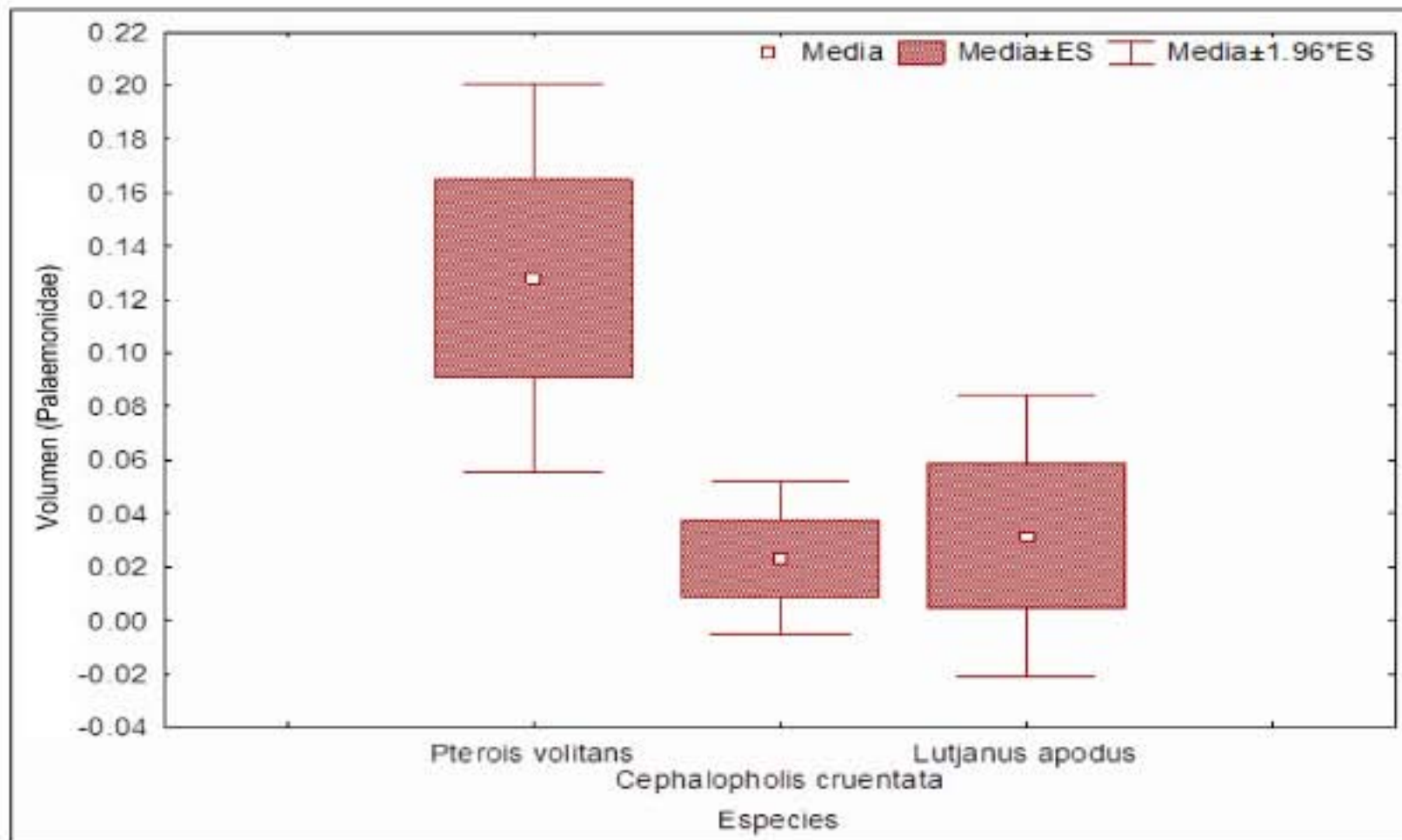


Figura 32. Gráfico comparativo de la media y el error estándar para el volumen de organismos pertenecientes a la familia Palaemonidae que estuvieron presentes en el contenido estomacal del pez león, la cabrilla y el pargo canchix en el PNAX.

DISCUSIÓN

Se realizó un análisis de contenido estomacal de las especies *Cephalopholis cruentata* (cabrilla enjambre), *Lutjanus apodus* (pargo canchix) y *Pterois volitans* (pez león) con la finalidad de conocer los elementos alimenticios que componen su dieta, la importancia de cada uno en la dieta de cada depredador, conocer las posibles preferencias alimenticias y su posible traslape.

Este estudio encontró evidencia de que la presencia de un organismo invasor depredador, el pez león, puede provocar una competencia directa entre éste y los depredadores nativos de talla y hábitos comparables, como la cabrilla y el pargo canchix aquí estudiados. El índice de Schoener y el análisis de Kruskal-Wallis demuestran que la cabrilla y el pez león comparten peces de los géneros *Halichoeres* sp. y *Stegastes* sp., así como organismos braquiuros, palemónidos como presas; entre el pargo canchix y el pez león las presas compartidas son braquiuros y palemónidos.

Si bien Côté y colaboradores (2013) sostienen que hasta el momento no se ha demostrado abiertamente competencia entre el pez león y los depredadores nativos, el presente estudio da evidencias al respecto. La depredación y competencia son interacciones que definen la estructura de las comunidades arrecifales (Hixon, 1991; Lönnstedt y McCormick, 2013). Por lo tanto, la presencia de un invasor depredador, como el pez león, altera la abundancia de las presas al consumirlas y de otros depredadores al competir con ellos (Arias-González *et al.*, 2011; Leung *et al.*, 2011; Green *et al.*, 2013; Dahl y Paterson III, 2014). Entonces, el impacto que una especie invasora genere depende de su historia de vida, dinámica trófica y ecología de la comunidad invadida (Jones y Gomulkiewicz, 2012).

La hora de colecta puede ser un aspecto determinante en la proporción de estómagos vacíos, como reflejo de la hora de alimentación. Según Sierra y colaboradores (1994), tanto el pargo como al cabrilla son de hábitos crepusculares. El pez león (Green *et al.*, 2011) y la cabrilla (Randall, 1967; Sierra *et al.*, 1994) y presentan su pico de actividad al amanecer, lo cual coincide con los resultados obtenidos para la cabrilla.

La tendencia antes mencionada no se presenta en el pargo canchix que a las primeras horas de la mañana exhibe una gran proporción de estómagos vacíos o con el contenido ya muy digerido, lo cual coincide con lo expuesto por Randall (1967) y Sierra y colaboradores (1994): la actividad de forrajeo de este mesodepredador es principalmente al anochecer, en pastizales y arenales; mientras que durante el día permanecen cerca de los arrecifes. En futuros estudios debería colectarse también durante la noche para encontrar más pargos con estómagos llenos y contenidos estomacales mejor conservados. Ya que se ha documentado que las variaciones circadianas de la depredación se relacionan con la disponibilidad de las presas, asegurar el éxito de captura y no ser vistos por otros depredadores (Green *et al.*, 2011).

La mayoría de los especímenes de pez león colectados presentó algún tipo de contenido estomacal. Esto puede deberse a que el pez león en los sitios invadidos generalmente se encuentra cazando, lo que es consistente con los resultados de otras investigaciones, que sugieren que esta especie es mucho más activa en los sitios invadidos que en los sitios de donde es nativa (Darling *et al.*, 2011).

Entonces, la dieta de los organismos estudiados se basó en peces y crustáceos; pero, para conocer el traslape trófico que puede presentarse entre ellas se tuvo que conocer con exactitud los elementos y la importancia de cada uno en la dieta de cada especie en estudio con el objeto de descubrir su amplitud de dieta y entonces compararlas entre sí.

En este sentido se encontró que los peces constituyen el grupo dominante de presas en la dieta de la cabrilla y el pez león, mientras que en el pargo los elementos más representados fueron los crustáceos. Estos resultados coinciden con los de Sierra y colaboradores (1994) y los de Layman y Allgeier (2012), quienes precisan que los pargos canchix se alimentan de crustáceos cuando presentan tallas pequeñas y conforme se desarrollan sus dientes durante el crecimiento la dieta cambia a una más piscívora. Este cambio ontogenético se ha descrito también en el pez león (McCleery, 2011).

Sierra y colaboradores (1994) también sostienen que los cambios en la dieta durante la ontogenia se llevan a cabo para sustituir organismos de menor contenido energético, como son los crustáceos, por otros de mayor energía, los peces.

Las cabrillas son especies suprabénticas, con hábitos alimenticios relacionados con el fondo (Sierra *et al.*, 1994) que coincide con los alimentos encontrados. En cuanto a elementos alimenticios particulares, el crustáceo *Stenopus* sp. también es presa de la cabrilla y para el género *Cephalopholis* sp. entre otros organismos como *Acanthurus* sp., *Aulostomus maculatus*, *Cantherhines pullus*, *Monacanthus tuckeri*, escáridos, *Staksia* sp., *Sphoeroides* sp. y crustáceos; *Stenopus hispidus*, porcelánidos, *Percnon gibbesi*, *Gonodactylus* sp. y *G. oerstedii* son los que Randall (1967) registró en las Islas Vírgenes y Puerto Rico.

En la dieta del pargo canchix Randall (1967) enlista numerosas presas que no se encontraron en el PNAX: *Aulostomus maculatus*, *Bodianus rufus*, *C. pullus*, *Chromis multilineata*, *Gymnothorax moringa*, *Haemulon* sp., *Jenkinsia* sp., *Stegastes adustus*, escáridos, *Scorpaena plumieri*, serránidos *Actaea acantha*, *Mithrax sculptus*, *Percnon gibbesi*, *Portunus sebae*), estomatópodos, camarones, pulpos y gasterópodos.

El registro de un sipuncúlido en la dieta de un organismo pelágico, como es el pargo canchix, es poco común, ya que los sipuncúlidos son organismos bénticos que permanecen enterrados en la arena a profundidad moderada (Marshall y Williams, 1985; Ruppert y Barnes, 2007). Sin embargo, Sierra y colaboradores (1994) aseveran que los pargos canchix son carnívoros que se alimentan principalmente de peces, pero a su vez consumen una amplia variedad de organismos bénticos y crustáceos cuando presentan una talla pequeña.

Las presas encontradas en el presente estudio para el pez león, en general, tienen coincidencia con las reportadas en otros estudios, como son organismos pertenecientes a las familias y géneros ícticos Gobiidae, Haemulidae, Labridae, Pomacentridae, *Stegastes* sp., *Halichoeres* sp. y de crustáceos Palaemonidae son los más representativos en la dieta del pez león, para diferentes regiones como Carolina del Norte (Muñoz *et al.*, 2011), las Bahamas, Bonaire (McCleery, 2011), el norte del Golfo de México (Dahl *et al.*, 2014) y el Caribe mexicano (Valdez-Moreno *et al.*, 2012).

También es importante señalar que la composición del espectro alimenticio puede sufrir variaciones según la disponibilidad local de presas, e incluso de un año a otro; esto se debe a que la dinámica de la base alimenticia es muy susceptible a variaciones ambientales

(Sierra *et al.*, 1994), puede ser por eso que en el presente estudio la dieta del pez león se concentró en organismos de la familia Gobiidae.

Se debe considerar que la gravedad de los impactos que una especie invasora genera en los sitios invadidos depende de su historia de vida y dinámica trófica, así como la ecología de la comunidad invadida. En este sentido, Lönnstedt y McCormick (2013) sostienen que los depredadores exóticos con hábitos alimenticios generalistas pueden ejercer efectos clave, debido a los roles complejos y múltiples que desempeñan en la dinámica de la comunidad. En el presente se identificaron 16 taxones, en el contenido estomacal del pez león, mientras que para la cabrilla y pargo fueron 13 y nueve; respectivamente. Esto sugiere que los depredadores nativos no presentan un espectro alimenticio tan amplio como el del pez león. Esto es consistente con otras investigaciones que han caracterizado la ecología trófica del pez león (McCleery, 2011; Muñoz *et al.*, 2011; Layman y Allgeier, 2012; Ruttenberg *et al.*, 2012; Valdez-Moreno *et al.*, 2012; Dahl *et al.*, 2014), en el sentido de que el pez león es un carnívoro generalista de nicho alimenticio amplio.

Incluso los consumidores generalistas, en cierta manera oportunistas, pueden presentar alguna preferencia alimenticia y seleccionar sus presas. En este sentido, se puede detectar que un organismo selecciona un elemento alimenticio cuando la abundancia de dicho alimento en el estómago del organismo consumidor es más elevada que su abundancia en el ambiente (Begon *et al.*, 1987; Manly *et al.*, 2002). Asimismo, la preferencia por algún tipo de alimento se puede dar ya sea por los alimentos más valiosos en términos energéticos (Begon *et al.*, 1987), o bien, como un artefacto metodológico, cuando las presas son crípticas y que por ende los observadores del censo visual no las hayan registrado en su abundancia real, como es el caso de los gobios (Manly *et al.*, 2002; Muñoz *et al.*, 2011; Green *et al.*, 2012).

En cambio, los organismos no seleccionados por los depredadores aquí estudiados, como: *Stegastes* sp., *S. partitus*, *A. coeruleus*, *Halichoeres* sp., *H. garnoti* y *T. bifasciatum*, también son los más abundantes en el ambiente (Schmitter-Soto *et al.*, 2007), resultado que se ajusta a lo que McCleery (2011) reporta, que la presencia de ciertos organismos en la dieta del pez león se debe más bien a una depredación oportunista que a alguna preferencia. De

modo que la presencia de algunos organismos en la dieta del pez león varía conforme hay cambios en la abundancia de presas en el ambiente (Muñoz *et al.*, 2011).

En este sentido, la estrategia de alimentación generalista del pez león es un mecanismo potencial de su éxito como invasor. Los organismos invasores de mayor impacto en los ambientes marinos han sido piscívoros u omnívoros y generalistas ecológicos (Muñoz *et al.*, 2011). Sus estrategias de depredación, al ser desconocidas para las presas nativas, les confieren un éxito de captura considerable (Layman y Allgeier, 2012).

Entonces, conocer el traslape trófico de los depredadores nativos con el pez león es importante para prever los impactos de éste. Según los resultados obtenidos en este estudio, el traslape, medido por varios métodos, fue sumamente amplio entre el pez león y la cabrilla. En cambio, no fue así entre el pez león y el pargo, lo cual concuerda con lo encontrado por Layman y Allgeier (2012) en las Bahamas.

Así, se presenta evidencia de competencia directa entre el pez león y la cabrilla por elementos alimenticios tanto ícticos (es decir, *Halichoeres* sp., *Stegastes* sp.; etc.) como crustáceos braquiuros y palemónidos. En el caso del pez león y el pargo la competencia parece ser menor y se da sobre todo por brachyuros y palemónidos.

Por otra parte, en este estudio también se apoya el modelo propuesto por Leung y colaboradores (2011), donde se menciona que los meros nativos y el pez león compiten. Asimismo también se reafirma lo encontrado por Muñoz y colaboradores (2011) que encontraron que a una talla comparable, el mero y el pez león tienen como objetivo el mismo tipo de presas en la costa sureste de los Estados Unidos.

Acorde con estudios previos, se ha revelado que el pez león se ha logrado integrar exitosamente en la cadena trófica como mesodepredador, como presa potencial de depredadores nativos grandes, depredador de peces nativos pequeños e invertebrados y competidor de mesodepredadores nativos (Green *et al.*, 2013). En este sentido, Wendel y colaboradores (2015) descubrieron que las presas son consumidas por el depredador de mayor tamaño. En los muestreos realizados en el PNAX se encontró que el pez león es el que presentó la mayor talla máxima (380 mm), seguido por el pargo canchix (310 mm) y la

cabrilla (199 mm). Así, Darling y colaboradores (2011) reportaron que el pez león puede presentar tallas de hasta 490 mm en el hábitat invadido. También observaron un comportamiento evasivo de los meros ante la presencia del pez león al competir por refugio, lo que hace a los depredadores nativos más susceptibles a la depredación.

La baja frecuencia de contenido estomacal en los depredadores nativos se podría atribuir al éxito de captura del pez león invasor (Côté y Maljkovic, 2010; Lönnstedt y McCormick, 2013). De acuerdo con Côté y colaboradores (2013), la estrategia de caza, la versatilidad trófica y la ingenuidad de las presas ante el pez león, hacen que este último sea un fuerte competidor. En otras palabras, es posible que las presas reconozcan al pargo canchix y la cabrilla como depredadores potenciales, pero al pez león no. Esto se debe a que las presas del pargo canchix y de la cabrilla han coevolucionado con sus depredadores nativos por lo que tienen mecanismos específicos de respuesta que reducen la eficiencia de reconocimiento y captura de presas por los depredadores nativos (Leung *et al.*, 2011; Layman y Allgeier, 2012; Côté *et al.*, 2013).

Dahl y colaboradores (2014) sostienen que el potencial de los impactos negativos del pez león seguramente aumentarán conforme las poblaciones de pez león siguen creciendo. Aunado a esto, la actual sobrepesca de piscívoros nativos, como *Epinephelus guttatus*, *E. striatus*, *Cephalopholis cruentata*, *C. fulva*, *Lutjanus apodus*, *L. griseus* y *L. jocu*, ha disminuido su abundancia en el PNAX a lo largo del tiempo (Morales-Aranda *et al.*, 2012).

En ese sentido, el cambio de depredador dominante detectado o previsto por varios autores (Arias *et al.*, 2011; Leung *et al.* 2011; O'Farrell *et al.* 2014) puede llevar al escenario descrito por Albins y Hixon (2011), es decir, al completo decaimiento de los ecosistemas de arrecife de coral por medio de efectos directos por la disminución de organismos nativos como depredadores medianos y presas (Green *et al.*, 2012; Albins, 2013; Lönnstedt y McCormick, 2013; Dahl *et al.*, 2014; Wendel *et al.*, 2015) e indirectos como cascadas descendentes (Albins y Hixon, 2011; Lesser y Slattery, 2011).

Según los modelos mencionados, el pez león ejercerá una presión negativa sobre los depredadores nativos, a través de competencia por refugio (Wendel, *et al.*, 2015) y alimento (este estudio; Muñoz *et al.*, 2011; Layman y Allgeier, 2012; Albins, 2013), así como en

herbívoros (por depredación), por disminución de tasas de reclutamiento (Albins y Hixon, 2008) y riqueza de especies (Albins, 2013) lo que puede conducir a una comunidad dominada por algas, que provocará la muerte de los corales (Albins y Hixon, 2011; Lesser y Slattery, 2011).

El pez león depreda peces pertenecientes a diferentes grupos funcionales (herbívoros, detritívoros y pequeños depredadores) así como a numerosos grupos de invertebrados. Es por ello que el impacto del pez león se extiende a niveles tróficos múltiples, por lo que tiene efectos extensos y perjudiciales en las comunidades invadidas (Lönnerstedt y McCormick, 2013). A estos efectos se les puede sumar la presión de depredación ejercida por los depredadores nativos (Albins, 2013).

Ante la situación antes mencionada, Mumby y colaboradores (2011) proponen que se ejerza algún control biológico sobre el pez león con el fin de reducir sus tamaños poblacionales y así mitigar el impacto de la invasión. Sin embargo, aunque la depredación de pez león por grandes piscívoros podría controlar el crecimiento del organismo invasor, se ha observado que la densidad de organismos nativos no influye en la colonización o crecimiento poblacional del pez león en la región del Caribe (Leung *et al.*, 2011; Dahl *et al.*, 2014).

CONCLUSIONES

- ❖ Se determinó que la dieta de los depredadores nativos *Cephalopholis cruentata* y *Lutjanus apodus* es generalista, como lo es también la del pez león.
- ❖ *Cephalopholis cruentata* (cabrilla) presenta una aparente selectividad a organismos del género *Hypoplectrus* sp.
- ❖ *Pterois volitans* (pez león) presenta una dieta generalista; sin embargo selecciona especies como *Coryphopterus glaucofraenum*, *C. personatus*, *Halichoeres maculipina* y *Cantherhines pullus*.
- ❖ El traslape de dieta entre el pez león y estos depredadores nativos es muy alto, sobre todo en presas tales como *Halichoeres* sp., *Stegastes* sp., Brachyura y Palaemonidae.
- ❖ Se da evidencia de la competencia directa entre el pez león, la cabrilla por presas como *Halichoeres* sp., *Stegastes* sp., Brachyura y Palaemonidae
- ❖ La competencia entre el pez león y el pargo canchix se da por peces y crustáceos, principalmente braquiuros y palemónidos.
- ❖ La competencia entre los depredadores nativos y el pez león por el alimento, además de impactar a los primeros, puede ejercer un efecto negativo sobre las comunidades de presas, bajo presión por todos los depredadores.

LITERATURA CITADA

- Aguilar-Perera, A. y E. Carrillo. 2013. Revisión sobre la invasión del pez león en el sureste del Golfo de México. www.inecc.gob.mx. Fecha de consulta 14Mayo2015.
- Aguilar-Perera, A y A. Tuz-Sulub. 2010. Non-native invasive red lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758]: Scorpaenidae), is first recorded in the southern Gulf of México, off the northern Yucatán Peninsula, Mexico. *Aquatic Invasions* 5 (2): DOI:10.3391/ai.2010.5.2
- Aguilar-Perera, A., A. Tuz-Sulub, L. Perera-Chan, M. Lopez- Gómez, X. González y E. Carrillo. 2012. Lionfish invasion of the Northern Coast of the Yucatán peninsula, México, Southern Gulf of México: What do we know?. *Proceedings of the 64th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. pp 34-38
- Akins, L. 2012. Best practices and Strategies for Lionfish Local Control. In: Morris, J. (editor). *Invasive Lionfish. A guide to control and management*. Gulf and Fisheries Institute Press. pp 24-50.
- Albins, M. 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. y M. Hixon. 2008. Invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 367:233-238.
- Albins, M. y M. Hixon. 2011. 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 (10-11): 1151-1157
- Albins, M., y P. Lyons. 2012. Invasive red lionfish *Pterois volitans* blow directed jets of water at prey fish. *Marine Ecology Progress Series* 488: 1-5.

- Anton, A., M. Simpson e I. Vu. 2014. Environmental and Biotic Correlates to Lionfish Invasion Success in Bahamian Coral Reefs. *PlosOne* 9(9): e106229. doi:/10.1317/journal.pone.0106229.
- Arias-González, J., C. González-Gándara, J. Cabrera y V. Christensen. 2011a. Predicted impact of the invasive lionfish *Pterois volitans* on the food webs of a Caribbean coral reef. *Environmental Research* 111: 917-925.
- Arias-González, J., E. Núñez-Lara, F. Rodríguez-Zaragoza y P. Legendre. 2011b. Indicadores del paisaje arrecifal para la conservación de la biodiversidad de los arrecifes de coral del Caribe. *Ciencias Marinas* 37(1): 87-96.
- Barbour, A., M. Montgomery, A. Adamson, E. Díaz-Ferguson y B. Silliman. 2010. Mangrove use by the invasive lionfish *Pterois volitans*. *Marine Ecology Progress Series (Note)* 401: 291-294.
- Barbour, A., M. Allen, T. Frezar, y K. Sherman. 2011. Evaluating the potential efficacy of invasive lionfish (*Pterois volitans*) removals. *PlosOne* 6(5):e19666. doi: 10.1371/journal.pone.0019666.
- Bax, N., A Williamson, M. Agüero, E. Gonzalez y W.Geeves. 2003. Marine Invasive Alien Species: A threat to global biodiversity. *Marine Policy* 27 (2003): 313-323
- Begon, M., J. Harper y R. Townsend. 1987. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Versión traducida al español. Segunda reimpresión. Editorial Omega. México. 886 pp.
- Betancur-R. R., A. Hines, A. Acero, G. Orti, A.Wilbur y W. Freshwater. 2011. Reconstructing the lionfish invasion: insights into Greater Caribbean biogeography. *Journal of Biogeography* 38: 1281-1293.
- Bhattacharyya J. y S. Pal. 2010. Coexistence of competing predators in a coral reef ecosystem. *Nonlinear Analysis: A Real World Applications* 12 (2011): 965-978.

- Biggs, C. 2009. Indo-Pacific Red Lionfish: *Pterois volitans*. Invasion of the Western Atlantic and Caribbean Oceans. Disponible en: http://depts.washington.edu/oldenlab/wordpress/wp-content/uploads/2013/03/Pterois-Volitans_Biggs.pdf Fecha de Consulta: 20Mayo2013.
- Biggs, C. y J. Olden. 2011. Multi-scale habitat occupancy of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in coral reef environments of Roatan, Honduras. *Aquatic invasions* 6(3): 447-453
- Bizarro, J., H. Robinson, C. Rinewalt y D. Ebert. 2007. Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environmental Biology of Fishes* 80: 197-220.
- Black, A., S. Weimann, V. Imhoff, M. Richter y M. Izkowitz. 2014. A differential prey response to invasive lionfish, *Pterois volitans*: Prey naiveté and risk-sensitive courtship. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 460: 1-7.
- Blakeslee, A., J. Canning-Clode, E. Lind, G. Quilez-Baldia. 2011. Biological invasions in the 21st century: Ecological impacts, predictions, and management across land and sea. *Environmental Research* 111: 891-892.
- Brock, V. 1954. A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *The Journal of Wildlife Management* 18(3): 297-308.
- Bax, N., A. Williamson, M. Auero, E. González y W. Geeves. 2003. Marine Invasive Alien Species: A threat to global biodiversity. *Science direct, Marine Policy* 27: 313 – 323.
- Cailliet, G., M. Love y A. Ebeling. 1996. *Fishes. A field and laboratory manual on their structure, identification and natural history*. Waveland Press. Illinois. 186pp.
- Chapin, F., P. Matson y P. Vitousek. 2011. *Principles of Terrestrial Ecology*. 2a ed. Springer. Londres. 511 pp.

- Chevalier, P., E. Gutiérrez, D. Ibarzabal, S. Romero, V. Isla, J. Calderín y Ernesto Hernández. 2008. Primer registro de *Pterois volitans* (Pisces:Scorpaenidea) para aguas cubanas. *Solenodon* 7: 37-40.
- CONANP. 2004. Programa de Manejo Parque Nacional, Arrecifes de Xcalak. CONANP. México. 162 pp.
- Côté, I., S. Green y M. Hixon. 2013. Predatory fish invaders: Insights from Indo-Pacific lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Biological conservation* 164(2013): 50-61.
- Côté I. y A. Maljkovic. 2010. Predation rates of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 404: 219-225.
- Cotgreave, P. y I. Forsetli. 2002. *Introductory ecology*. Blackwell science. EUA. pp 124-142.
- Courtenay, W. 1995. Marine fish introductions in southeastern Florida. American Fish Society. Introduced fish section newsletter 14 (1): 2-3.
- Cowen, R., C. Paris y A. Srinivasan. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science* 311.
- Dahl, K. y W. Paterson III. 2014. Habitat-Specific Density and Diet Expanding Invasive Red Lionfish, *Pterois volitans*, populations in the Northern Gulf of Mexico. *Plos One*. 9(8): e105852. doi:10.1371/journal.pone.0105852.
- Darling, E., S. Green, J. O'Leary e I. Côte. 2011. Indo-Pacific lionfish are larger and more abundant on invaded reefs: a comparison of Kenyan and Bahamas lionfish populations. *Biological Invasions* 13: 2045-2051. DOI: 10.1007/s10530-011-0020-0.

- Diller, J., T. Frazer, C. Jacoby. 2014. Coping with the lion fish invasión: Evidence that naïve, native predators can learn to help. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 455: 45-49.
- Ericson, J. 2006. Monitoreo para el manejo de especies invasoras. In: Pisanty, I. y M. Caso (compiladoras). *Especies, espacios y riesgos. Monitoreo para la conservación de la biodiversidad*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, INE. México. pp 159-171.
- Ferguson, T. y L. Akins. 2010. *The LionFish Cookbook: The Caribbean's New Delicacy*. REEF, Environmental Education Foundation. 112 PP.
- Ferreira, C., O. Luiz, S. Floeter, M. Lucena, M. Barbosa, C. Rocha y L. Rocha. 2015. First Record of Invasive Lionfish (*Pterois volitans*) for the Brazilian Coast. *Plos One* 10(4): e0123002.doi10.1371/journal.pone.0123002.
- Field, J., R. Clarke y R. Warwick. 1982. A Practical Strategy for Analysing Multispecies Distribution Patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8: 37-52.
- Frazer, T., C. Jacoby, M. Edwards y C. Manfrino. 2012. Coping with the lionfish invasion: can targeted removals yield beneficial effects?. *Reviews in Fisheries Science* 20: 185-191.
- Freshwater, D., A. Hines, S. Parham, A. Wilbur, M. Sabaoun, J. Woodhead, J. Akins, B. Pardy, P. Whitfield, C. Paris. 2009. Mitochondrial control region sequence analyses indicate dispersal from the US East coast as source of the invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* in the Bahamas. *Marine Biology* 156: 1213-1221.
- García-Berthou, E. 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71(D): 33-55.
- González, J., M. Grijalva-Benedck, A. Acero y R. Betancur-R. 2009. The invasive red lionfish, *Pterois volitans* (Linnaeus 1758), in the southwestern Caribbean Sea. *Aquatic Invasions* 4 (3): 507-510.

- Green, S., J. Akins e I. Côte. 2011. Foraging behavior and prey consumption in the Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Marine Ecology Progress Series* 433: 159-167.
- Green, S., J. Akins, A. Maljkovic e I. Côte. 2012. Invasive lionfish drive Atlantic coral reef fish declines. *Plos One* 7 (3): e32596. doi: 10.1371/journal.pone.0032596.
- Green, S., N. Tamburello, S. Miller, L. Akins y L. Côté. 2012. Habitat complexity and fish size affect the detection of Indo-Pacific lionfish on invaded coral reefs. *Coral Reefs* doi. 10. 1007/s00338-012-0987-8.
- Guerrero, K. y A. Franco. 2008. First record of the Indo-Pacific red lionfish *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758) for the Dominican Republic. *Aquatic Invasions* 3(2): 267-268.
- Guisande, C., A. Barreiro, I. Maneiro, I. Riveiro, A. Vergara y A. Vaamonde. 2006. *Tratamiento de los datos*. Ediciones Díaz Santos. España.
- Hackerot, S., A. Valdivia, S. Green, I. Côte, C. Cox, L. Adkins, C. Layman, W. Precht y J. Bruno. 2013. Native predators do not influence invasion success of Pacific predators on Caribbean reefs *Plos One* 8 (7): e68259 doi: 10.1371/journal.pone.0068259
- Hamner, R., W. Freshwater y P. Whitfield. 2007. Mitochondrial cytochrome b analysis reveals two invasive lionfish species with strong founder effects in the western Atlantic. *Journal of Fish Biology* 71 (B): 214-222. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01575.x
- Helfman, G. 2007. *Fish conservation. A guide to understanding and restoring global aquatic biodiversity and fishery resources*. Island Press, Washington. 600 pp.
- Helfman, G., B. Collette, D. Facey y B. Bowen. 2009. *The diversity of fishes: biology, evolution and ecology*. Segunda edición. Wiley-blackwell. pp 525-549.

- Hernández Rodríguez, O. 1998. *Temas de análisis estadístico Multivariado*. Editorial de la Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 175 pp.
- Hixon, M. 1991. Predation as a Process Structuring Coral Reef Fish Communities. *In*: Sale, P. (Editor). *The Ecology of Coral Rees*. Academic Press. Boston. pp. 475 – 508.
- Humann, P. y N. DeLoach. 2002. *Reef fish identification, Florida, Caribbean, Bahamas*. 3a^o edición. New World. Jacksinville. 481pp.
- Jacobs, J. 1974. Quantitative Measurement of Food Selection. A Modification of the Forage Ratio and Ivlev's electivity index. *Oecología* 14: 413-417.
- Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8 (31): 151-161.
- Johnson, M. y S. Purkis. 2011. Spatial analysis of the invasion of lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Marine Pollution Bulletin* 62: 1218-1226.
- Jones, E. y R. Gomulkiewicz. 2012. Biotic interactions, rapid evolution, and the establishment of introduced species. *The American Naturalist* 179(2): E28-E36.
- Jordán-Dahlgren, E. y E. Rodríguez-Martinez. 2003. The Atlantic coral reefs of Mexico. *In*: Cortés, J. (Editor). *Latin American Coral Reefs*. Elsevier Science. Ámsterdam. pp 131-158.
- Jud, Z. y C. Layman. 2012. Site fidelity and movement patterns of invasive lionfish, *Pterois* spp., in a Florida estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 414-415 (2012): 69-74.
- Jud, Z., C. Layman, J. Leey A. Arrington. 2011. Recent invasion of a Florida (USA) estuarine system by lionfish *Pterois volitans/P. miles*. *Aquatic Biology* 13:21-26.

- Kimball, M., J. Miller, P. Whitfield, J. Hare. 2004. Thermal tolerance and potential distribution of invasive lionfish (*Pterois volitans/miles* complex) on east coast of the United States. *Marine Ecology Progress Series* 283: 269-278.
- Kohler, C. y J. Ney. 1982. A comparison of methods for quantitative analysis of feeding selection of fishes. *Environmental Biology of Fishes* 7(4): 363-368.
- Krebs, C. 1999. *Ecological methodology*. 2a ed. Addison Wesley Longman. Nueva York. 620 pp.
- Kruskal, W. y A. Wallis. 1952. Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47(260): 583-621.
- Lasso-Alcalá, O. y J. Posada. 2010. Presence of the invasive red lionfish, *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758), on the coast of Venezuela, southeastern Caribbean Sea. *Aquatic Invasions* 5 (S1): S53-S59.
- Layman C. y J. Allgeier. 2012. Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas. *Marine Ecology Progress Series* 448: 131-141. doi: 10.3354/meps09511.
- Lesser, M. y M. Slattery. 2011. Phase shift to algal dominated communities at mesophotic depths associated with lionfish (*Pterois volitans*) invasión on Bahamian coral reef. *Biological Invasions* 13: 1855-1868.
- Leung, M., D. Padilla, N. Shemer, J. Vinagera y B. Song. 2011. A symmetric Intraguild Predation Model for the Invasive Lionfish and Native Grouper. Mathematical and Theoretical Biology Institute. ASU College of Liberal Arts & Sciences. https://mtbi.asu.edu/sites/default/files/lionfish_paper.pdf Fecha de consulta: 24Noviembre2014.
- López-Gómez, M., A. Aguilar-Perera y L. Perera-Chan. 2013. Mayan diver-fishers as citizen scientists: detection and monitoring of the invasive red lionfish in the Parque

- Nacional Arrecife Alacranes, southern Gulf of Mexico. *Biological Invasions* doi: 10.1007/s10530-013-0582-0.
- López-Gómez, M. A. Tuz-Sulub, L. L. Perera-Chan y A. Aguilar-Perera. 2011. Diver-Fishermen volunteering provided reliable data on the Lionfish invasion in the Alacranes Reef National Park, Mexico. *Memorias del Instituto de Pesquerías del Golfo y el Caribe*. pp. 77-81.
- Loreto, R., M. Lara y J. Schmitter-Soto. 2003. Coral reef assemblages at Banco Chinchorro, Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science* 73 (1):153-170
- Lesser, M. y M. Slattery. 2011. Phase shift to algal dominated communities at mesophotic depths associated with lionfish (*Pterois volitans*) invasión on Bahamian Coral Reef. *Biological invasions* 13: 1855-1868.
- Lönnstedt, O. y M. McCormick. 2013. Ultimate Predators: Lionfish Have Evolved to Circumvent Prey Risk Assessment Abilities. *Plos One* 8 (10): e75781. doi: 10.1371/journal.pone.00775781
- Loreto-Viruel, R. 2002. *Propuesta para el Programa de Monitoreo del Parque Nacional Arrecifes de Xcalak, Quintana Roo, México*. Amigos de Sian Ka'an. México. 27 pp.
- Luiz, O., S. Floeter, L. Rocha, C. Ferreira. 2013. Perspectives for a lionfish invasion in the South Atlantic: Are Brazilian reefs protected by currents?. *Marine Ecology Progress Series* 485: 1-7.
- Mack, R., D. Simberloff, W. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- Manly, B., L. McDonald, D. Thomas, T. McDonald y W. Erickson. 2002. *Resource selection by animals*. Statistical design and analysis for field studies. 2º Edición. Kluwer. Nueva York. 232 pp.

- Maljkovic, A., T. Leeuwen y S. Cove. 2008. Predation on the invasive red lionfish, *Pterois volitans* (Pisces: Scorpaenidae), by native groupers in the Bahamas. *Coral Reefs* doi: 10.1007/s00338-008-0372-9.
- Marshall A. y W. Williams. 1985. *Zoología de Invertebrados*. Volumen I. 7a. edición. Reverté. Barcelona. pp 428 - 432.
- McCleery, C. 2011. A comparative study of the feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Caribbean. *Physis, Journal of Marine Science* 9: 38-43.
- McDonald, J. 2015. *Handbook of Biological Statistics*. 3° Edición. Sparky House. Baltimore.
- Meister, H., D. Wyansky, J. Loefer, S. Ross, A. Quattrini y K. Sulak. 2005. Further evidence for the invasion and establishment of *Pterois volitans* (Teleostei: Scorpaenidae) along the Atlantic coast of the United States. *Southeastern Naturalist* 4 (2): 193-206.
- Morales-Aranda A., J. Schmitter-Soto y R. Herrera-Pavón. 2012. Evaluación de un Área Marina Protegida en el Caribe: un análisis antes-después/control-impacto con peces arrecifales. In: Del Moral-Flores, L., J. Martínez-Pérez, J. Franco-López, A. Ramírez-Villalobos y J. Tello-Musi (Editores). *Investigación Ictiológica en México. Temas Selectos en Honor al Dr. José Luis Castro-Aguirre*. UNAM, FES-Iztacala, Sociedad Ictiológica Mexicana. pp 232 – 245.
- Morris, J. y J. Akins. 2009. Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Environmental Biology of fishes* doi: 10.1007/s10641-009-9538-8.
- Morris, J., J. Alkins, A. Barse, D. Cerino, D. Freshwater, S. Green, R. Muñoz, C. Paris, P. Whitfield. 2009. Biology and ecology of the invasive lionfishes, *Pterois miles* and *Pterois volitans*. *Proceedings of the 61st Gulf and Caribbean Fisheries Institute*. November 10 – 14.

- Morris, J., A. Thomas, A. Rhyne, N. Breen, L. Akins y B. Nash. 2011. Nutritional properties of the invasive lionfish: A delicious and nutritious approach for controlling the invasion. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation International Journal of the Bioflux Society* 4(1): 21-26. <http://www.bioflux.com.ro/aacl>
- Morris, J. y P. Whitfield. 2009. *Biology, ecology, control and management of the invasive Indo-Pacific lionfish: An updated integrated assessment*. NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 99. 57p.
- Mumby, P., A. Harborne, D. Brumbaugh. 2011. Grouper as a natural biocontrol of invasive lionfish. *Plos One* 6 (6): e21510. doi: 10.1371/journal.pone.0021510.
- Muñoz, R., C. Currin, P. Whitfield. 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.
- Núñez-Lara, E. C. González-Salas, M. Ruíz-Zárate, R. Hernández-Landa y E. Arias-González. 2003. Condition of Coral Reef Ecosystems in Central-Southern Quintana Roo (Part 2: Reef fish Communities) In: J. Lang (editor). *Status of Coral Reefs in the Western Atlantic: Results of initial surveys AGRRA Program*. Atoll Research Bulletin. pp 339-358.
- O'Farrell, S., S. Bearhop, R. McGill, C. Dahlgren, D. Brumbaugh y P. Mumby. 2014. Habitat and body size effects on the isotopic space of the invasive lionfish and endangered Nassau grouper. *Ecosphere Journal* 5 (10): 123.
- Parker, I., D. Simberloff, W. Lonsdale, K. Godell, M. Wonham, P. Kareiva, M. Williamson, B. Von Holle, J. Byers y L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological invasions* 1: 3-19.
- Patrick, R. 1975. Stream communities. In: Cody, M. y J. Diamond (editores). *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press. Cambridge. Londres. pp 445-459.

- Pinkas, L., M. Oliphant e I. Iverson. 1971. Food habits of albacore, Bluefin tuna and bonito in California waters. *Fishery Bulletin*. 152: 1-105.
- Polo, N. 2009. Factores que afectan a la competencia entre el galápago leproso (*Mauremys leprosa*) y el introducido galápago de Florida (*Trachemys scripta*). Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. España.
- Poole, T. y College, C. 2011. The sensitivity of the invasive lionfish, *Pterois volitans*, to parasitism in Bonaire, Dutch Caribbean. *Physis, Journal of Marine Science* 9: 44-49.
- Rahel, F. 2002. Homogenization of Freshwater Faunas. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 33: 291-315.
- Randall, J. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Studies in Tropical Oceanography* 5: 665-847.
- Ross, S. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: A review of field studies. *Copeia* 1986 (2): 352-388.
- Ruiz-Carus, R., R. Matheson, D. Roberts y P. Whitfield. 2006. The western Pacific red lionfish, *Pterois volitans* in Florida: evidence for reproduction and parasitism in the first exotic marine fish established in state waters. *Biological conservation* 128: 384-390.
- Ruiz, G., P. Fofonoff y A. Hines. 1999. Non-indigenous species as stressors in estuarine and marine communities: Assessing invasion impacts and interactions. *Limnology and Oceanography* 44(3): 950-972.
- Ruiz-Zárte, M. y E. Arias-González. 2004. Spatial study of juvenil corals in the Northern región of Mesoamerican Barrier Reef System (MBRS). *Coral Reefs* 23: 584-594.
- Ruppert, E. y R. Barnes. 2007. *Zoología de los Invertebrados*. Sexta edición. McGraw-Hill Interamericana. México. pp 343 – 348.

- Ruttenberg, B., P. Shoefield, J. Akins, A. Acosta, M. Feeley, J. Blondeau, S. Smith y and J. Ault. 2012. Rapid invasion of Indo-Pacific Lionfishes (*Pterois volitans* y *Pterois miles*) in the Florida keys, USA: Evidence from multiple pre- and post- invasion data sets. *Bulletin of Marine Science* 88 (4): 1051-1059.
- Sabido-Itzá, M., J. Gómez-Poot, A. Medina-Quej, M. Garcia-Rivas y W. Hadad-López. 2011. Dinámica poblacional del pez león (*Pterois volitans*) en el Parque Nacional Arrecifes de Xcalak (PNAX), Quintana Roo, Caribe mexicano. Proceeding of the 64th Gulf and Caribbean Fisheries Institute.
- Sakai, A., F. Allendorf, J. Holt, D. Lodge, J. Molofsky, K. With, S. Baughman, R. Cabin, J. Cohen, N. Ellstrand, D. McCauley, P. O'Neil, I. Parker, J. Thompson y S. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 32: 305 – 32.
- Santander-Monsalvo, J., I. López-Huerta, A. Aguilar-Perera y A. Tuz-Sulub. 2012. First record of the red lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758]) off the coast of Veracruz, Mexico. *BioInvasions Records* 1(2): 121-124.
- Schofield, P. 2009. Geographic extent a chronology of the invasion of non native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] y *P. miles* [Bennett 1828]) in western north Atlantic and Caribbean Sea. *Aquatic Invasions* 4 (3): 473-479.
- Schofield, P., J. Morris, J. Langston y J. Fuller. 2015. U.S. Geological Survey. [2015]. *Pterois volitans/miles*. USGS Nonindigenous Aquatic Species Database. Gainesville, Florida. <<http://nas.er.usgs.gov/queries/factsheet.aspx?speciesID=963> Fecha de consulta 9 Agosto 2015.
- Schoener, T. 1968. The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology* 49(4): 704-726.
- Schoener, T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185 (4145): 27-39.

- Schmitter-Soto, J.J., A. Cruz-Martínez, R. Herrera y A. Hernández 2007. *Los peces de la costa sur de Quintana Roo: una década de cambios*. Inf. Téc. Final, Fondo para el Sistema Arrecifal Mesoamericano / Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza / ECOSUR, Chetumal. 32 pp. y anexos.
- Semmens, B., E. Buhle, A. Salomon, C. Pattengill-Semmens. 2004. A hotspot of non native marine fishes: evidence for the aquarium trade as an invasión pathway. *Marine Ecology Progress Series* 266: 239 -244
- Sierra, L., R. Claro y O. Popova. 1994. Alimentación y relaciones tróficas. In: Claro, R. (Editor). *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología Academia de Ciencias de Cuba y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. pp 263-320.
- Smith, N. S. 2010. Lionfish invasion in the nearshore waters of the Bahamas: an examination of the effects of artificial structures and invader versus native species colonization rates. Tesis de Maestría. The University of British Columbia. Vancouver.
- Smith R. L. y Smith T. M. 2000. *Ecología*. 4^o edición. Editorial Pearson Addison Wesley. España. pp 12-21, 202-216.
- Soberon, J. 2003. *Ecología de poblaciones*. Fondo de cultura económica. Tercera edición. México. pp 48-66.
- Stiling, P. 1999. *Ecology. Theories and applications*. Tercera edición. Editorial Prentice Hall. EUA. pp 240-266.
- Toledo-Hernández, C., X. Vélez-Zuazo, C. Ruiz-Díaz, A. Patricio, M. Navarro, A. Sabat, R. Betancur-R y R. Papa. 2014. Population ecology and genetics of the invasive lionfish in Puerto Rico. *Aquatic Invasions* 9 (2): 227-237.
- Valdez-Moreno, M., C. Quintal-Lizama, R. Gómez-Lozano y M. García-Rivas. 2012. Monitoring an alien invasion: DNA barcoding and the identification of lionfish and

- their prey on coral ceefs of the Mexican Caribbean. *Plos One* 7 (6): e36636. doi: 10.1371/journal.pone.0036636.
- Vásquez-Yeomans, L., L. Carrillo, S. Morales, E. Malca, J. Morris, T. Schultz y J. Lamkin. 2011. First larval record of *Pterois volitans* (Pisces: Scorpaenidae) collected from ichthyoplankton in the Atlantic. *Biological Invasions* 13: 2635-26-40.
- Vitousek, P., H. Money, J. Lubchenco y J. Melillo. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277(5325): 494-499.
- Weis, J. 2011. Invasion and predation in aquatic ecosystems. *Current Zoology* 57(5): 613-624.
- Wendel, R., M. Albins y T. Pusack. 2015. Competitive interactions for shelter between invasive red lionfish and native Nassau grouper. *Environmental Biology of Fishes* 98: 57-65. doi: 10.1007/s10641-014-0236-9
- White, M. 2011. Assessment of the local lionfish (*Pterois volitans*) densities and management efforts in Bonaire, Dutch Caribbean. *Physis, Journal of Marine Science* 9: 38-43.
- Whitfield, P., T. Gardner, S. Vives, M. Gilligan, W. Courtenay, G. Carleton y J. Hare. 2002. 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., J. Hare, A. David, S. Harter, R. Muñoz y C. Addison. 2006. Abundance estimates of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans/miles* complex in the Western North Atlantic. *Biological Invasions* doi: 10.1007/s10530-006-9005-9.
- Zar, J. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5 edición. 944 pp.
- Zaret, T. y S. Rand. 1971. *Competition in tropical stream fishes: Support for the Competitive Exclusion Principle*. *Ecology*. 52(2):336-342.