



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

**IMPACTO DEL PEZ LEÓN (*Pterois* sp.) SOBRE LA RED TRÓFICA DEL  
SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO; UN ECOSISTEMA CON  
ENDEMISMOS.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**Mariana Rivera Higuera**

**TUTOR PRINCIPAL:**

Dr. Horacio Pérez España

(Universidad Veracruzana, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías)

**COMITÉ TUTOR:**

Dr. Lorenzo Álvarez Filip

(Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología)

Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona

(Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas)

Dra. Isabelle Côté

(Simon Fraser University, Marine Ecology Laboratory)

Dr. Ross Robertson

(Smithsonian Tropical Research Institute)

**CD. MX., DICIEMBRE, 2018**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.



IMPACTO DEL PEZ LEÓN (*Pterois sp.*) SOBRE LA RED TRÓFICA DEL  
SISTEMA ARRECIFAL VERACRUZANO; UN ECOSISTEMA CON  
ENDEMISMOS.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**Mariana Rivera Higuera**

**TUTOR PRINCIPAL:**

Dr. Horacio Pérez España

(Universidad Veracruzana, Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías)

**COMITÉ TUTOR:**

Dr. Lorenzo Álvarez Filip

(Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología)

Dr. Víctor Hugo Cruz Escalona

(Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas)

Dra. Isabelle Côté

(Simon Fraser University, Marine Ecology Laboratory)

Dr. Ross Robertson

(Smithsonian Tropical Research Institute)

**MÉXICO, CD. MX., DICIEMBRE, 2018**

# A g r a d e c i m i e n t o s

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.



A los apoyos recibidos por el CONACYT y por el Posgrado del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.



Al proyecto “Monitoreo Sistema Arrecifal Veracruzano” por el financiamiento para el trabajo de campo y por los datos proporcionados.



A mi tutor principal el Dr. Horacio Pérez España por su compartir de saberes, guía, apoyo y confianza.



A la Dra. Côté por recibirme en su laboratorio “Earth to Ocean”, me abrió las puertas a un nuevo mundo de posibilidades.



Al Dr. Víctor Cruz Escalona, por su compromiso, interés y dedicación a esta tesis y por su incentivo a continuar con mi carrera académica, así como por el curso de redes tróficas.



Al Dr. Ross por su invitación para participar en la reunión de la lista roja de la IUCN y por compartirme su pasión por la ictiología.



Al Dr. Lorenzo Álvarez Filip por su convivencia en el congreso de la SOMAC.



A la CONANP por la facilitación de individuos de pez león para poder realizar los análisis correspondientes.



A la Biol. Tatiana Medel Alvarado por la ayuda en campo, así como a todos los buzos voluntarios.

## **Agradecimientos personales**

Agradezco profundamente a mi familia por su apoyo incondicional y aliento a continuar con mis estudios y crecimiento personal. Sin ellos no podría encontrarme donde lo estoy ahora.

∴

También agradezco al Dr. Juan Esteban Martínez por su inspiración, consejos y apoyo en mi crecimiento académico y personal.

∴

Al Dr. Víctor Cruz Escalona por su estímulo para continuar con mi crecimiento académico y por su confianza.

∴

Agradezco al laboratorio de Simon Fraser University “Earth to Ocean” por su recibimiento y amistad; por haber hecho mi estancia una de las experiencias más enriquecedoras en mi vida académica y personal.

∴

Gracias a todas las personas que influyeron en mí en este periodo. Por sus consejos, entusiasmo, inspiración, guía, tiempo y afecto.

# Índice

---

INTRODUCCIÓN .....	10
ANTECEDENTES .....	12
JUSTIFICACIÓN .....	15
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	16
HIPÓTESIS.....	16
OBJETIVO GENERAL .....	16
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	16
MATERIALES Y MÉTODOS .....	17
Área de estudio .....	17
Fauna endémica del SAV.....	18
Especies de teleósteos endémicos del SAV .....	19
Esfuerzo de muestreo: monitoreo .....	20
Significancia ecológica .....	21
Dinámica de la comunidad de peces arrecifales y del pez león .....	22
Dieta del pez león.....	22
Modelación de la comunidad de peces a largo plazo .....	23
Escenarios de simulación .....	28
RESULTADOS.....	30
Esfuerzo de muestreo: monitoreo .....	30
Dinámica de la comunidad de peces arrecifales y el pez león .....	32
Dieta del pez león.....	35
Modelación de la comunidad de peces arrecifales a largo plazo .....	39
DISCUSIÓN .....	49
CONCLUSIONES .....	55
REFERENCIAS.....	56
ANEXO I .....	64

## Índice de tablas

Tabla 1. Descripción de las características para la predicción de la vulnerabilidad de una especie a la depredación por el pez león.	13
Tabla 2. Vulnerabilidad de las especies endémicas del SAV a la depredación por el pez león.	15
Tabla 3. Número de transectos anuales realizados en el SAV del año 2006 al 2017	30
Tabla 4. Número de especies de peces registradas en cada etapa de tiempo en el SAV.	30
Tabla 5. Ítems identificados en el contenido estomacal del pez león en el SAV.	37
Tabla 6. Estadísticos básicos del modelo de la invasión del pez león en el SAV construido en Ecopath.	39
Tabla 7. Grupos funcionales que conformaron el modelo de invasión del pez león en el SAV.	40

## Índice de figuras

Figura 1. Sistema Arrecifal Veracruzano.	17
Figura 2. a) <i>Hypoplectrus castroaguirrei</i> y b) <i>H. atlahua</i> .	19
Figura 3. <i>Halichoeres burekae</i> ; a) macho en fase terminal y b) Hembra en fase inicial.	19
Figura 4. a) <i>Elacatinus jarocho</i> y b) <i>Elacatinus redimiculus</i> .	20
Figura 5. Descripción del cuadrante de la dominancia de especies en el monitoreo.	21
Figura 6. Delimitación de grupos funcionales para su consideración en los análisis de diferentes escenarios.	29
Figura 7. Análisis de la riqueza de especies en el SAV.	31
Figura 8. Densidad por m <sup>2</sup> de la comunidad de peces en el eje primario y la del pez león en el eje secundario; en el SAV.	32
Figura 9. Regresión lineal entre la densidad de la comunidad de peces arrecifales y la del pez león por m <sup>2</sup> , 2012-2017 en el SAV.	33
Figura 10. Densidad poblacional de las especies endémicas en el SAV de 2006 a 2017.	34
Figura 11. Análisis de MDS de los años 2006-2017.	34
Figura 12. Histograma de frecuencias de la longitud total (LT) de los peces león obtenidos en el SAV que contaban con contenido estomacal.	35
Figura 13. Ejemplo de peces extraídos del contenido estomacal del pez león en el SAV.	36
Figura 14. Ejemplo de algunos organismos con un mayor grado de digestión en los estómagos del pez león.	36
Figura 15. Porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR), gravimétrico (%V), de frecuencia de ocurrencia (%F) y numérico (%N) de los ítems identificados en el contenido estomacal del pez león en el SAV.	38
Figura 16. Escenario I. Esfuerzo de extracción del pez león reducido por mitad. Especies no presas del pez león en el SAV.	42
Figura 17. Escenario I. Esfuerzo de extracción del pez león reducido por mitad. Presas y especies endémicas; las últimas se muestran con líneas intermitentes.	42
Figura 18. Escenario II. Extracción del pez león incrementada por mitad. En a) y b) se muestran las especies no presas del pez león en el SAV.	44
Figura 19. Escenario II. Esfuerzo de extracción del pez león incrementado por mitad. Presas y especies endémicas; las últimas se muestran con líneas intermitentes.	45
Figura 20. Escenario III. Doble esfuerzo en la extracción del pez león: Especies no presas del pez león en el SAV.	47
Figura 21. Escenario III. Doble esfuerzo en la extracción del pez león. Presas y especies endémicas; las últimas se muestran con líneas intermitentes.	48

## Resumen

En el 2011 se registró por primera vez al pez león (*Pterois* sp.) en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV), un ecosistema en el golfo de México que resguarda especies de peces endémicos. Desde la invasión del pez león en el Atlántico, ha habido pocas oportunidades de explorar el impacto de este sobre especies endémicas por lo que este estudio tiene como prioridad conocer los cambios generados en los grupos funcionales que representan la trama trófica del SAV, principalmente en las especies de peces endémicos. Para ello se analizó una serie de tiempo de monitoreos biológicos llevado a cabo anualmente desde el 2006 en el SAV. A través de su análisis se obtuvo la densidad de los peces arrecifales y la del pez león. Se identificó un ciclo de pérdida de densidad en la comunidad de peces que sucede cada cuatro años, sin embargo, desde el registro del pez león, el patrón cambió. Por otro lado, se encontró una fuerte relación entre la densidad de la comunidad de peces arrecifales y el invasor por lo que se cree que este podría estar afectando la recuperación de la densidad de la ictiofauna. Se revisó el contenido estomacal de 103 peces león para determinar su dieta. La especie presa con el índice de importancia relativa más elevado fue *Halichoeres burekai*, una de las cinco especies de peces endémicos de la región. Por último, se modificó un modelo de balance de biomazas al cual se le agregó, como grupos funcionales individuales, el pez león y las especies, con la finalidad de simular diferentes escenarios de abundancia del pez león. El análisis concluyó que uno de los grupos funcionales beneficiados por la invasión fueron los equinodermos, entre ellos el altamente valorado erizo del género *Diadema*. Mientras que el grupo funcional más afectado fueron los Serranidos de tallas grandes; competidores del pez león por alimento.

## Abstract

Indo-Pacific lionfish were recently recorded in Veracruz Reef System (SAV) an ecosystem in the southwest of the Gulf of Mexico, which harbours endemic fish. The impact of lionfish over the reef fish community and over the trophic web of the SAV is unknown to date. This aimed to document the changes that occurred in the reef fish community after the arrival of lionfish in the ecosystem, mainly among endemic fish species, and the affected functional groups that make up the food web of the SAV. We analyzed the SAV monitoring database, obtained from surveys carried out annually since 2006, which included the density of the reef fish community and lionfish. A cyclical pattern was found in the reef fish community with a duration of four years. Since establishment of lionfish, the pattern has changed. There was a strong relationship between the densities of reef fish and of lionfish, suggesting that lionfish might be lengthening the recovery periods of the reef fish density. The diet was characterized through the inspection of 103 lionfish. The prey species with the highest relative importance index was *Halichoeres burekai*, one of the five endemic fish species of the region. Finally, an existing ECOPATH was modified to include lionfish. Endemic species were analyzed as independent functional groups, and their responses to create different scenarios of lionfish abundance were simulated. The analysis concluded that one of the functional groups positively affected by the lionfish invasion were echinoderms, among them the ecologically important *Diadema* urchin, while the functional group most detrimentally affected was the large groupers, which compete with lionfish for food.

# INTRODUCCIÓN

---

El crecimiento poblacional humano ha perjudicado a la biosfera. Una de las principales causas actuales de pérdida de biodiversidad del planeta son especies invasoras (Lodge 1993, Mack *et al.* 2005, Santos & Tellería 2006), pues, desplazan especies nativas y ocasionan modificaciones en la estructura y el funcionamiento de las redes tróficas (Miehls *et al.* 2009, Arias-González *et al.* 2011). Debido a que estas presentan un crecimiento poblacional acelerado y una rápida colonización a nuevos sitios (Shigesada & Kawasaki, 1997).

El análisis poblacional de las especies invasoras ha propuesto fases de invasión, introducción, colonización y naturalización (Richardson *et al.* 1913). La introducción es la etapa en la que un organismo exótico consigue ingresar a un nuevo sitio; y en tiempos modernos debido al intercambio de especies y nuevas rutas de transporte, la frecuencia de introducción ha aumentado (Simberloff *et al.* 2005). Se calcula que de cada 1000 especies que ingresan a un territorio por lo menos una se torna invasora (Williamson & Fitter 1996).

Recientemente las invasiones producidas por el intercambio de especies con fines de ornato como lo es el acuarismo ha tomado relevancia (Padilla & Williams 2004). Estas llegan a sitios fuera de su rango de distribución natural por su liberación a áreas naturales (Semmens *et al.* 2004). Se cree el pez león (*Pterois* sp.) fue introducido por este medio (Whitfield *et al.* 2002). Se le reportó por primera vez en 1985 en la Florida (USGS-NAS) y desde entonces se ha dispersado ampliamente por el Atlántico (Schofield 2010, Betancur-R. *et al.* 2011, Johnston & Purkis 2011, Nuttall *et al.* 2014, Ferreira *et al.* 2015). Por su impacto y su amplia distribución hoy se le considera como una de las 100 invasiones más preocupantes (Luque *et al.* 2014).

Las especies denominadas pez león son nativas del Indo-Pacífico, mayormente referidas como *Pterois miles* (Bennett, 1828) y *P. volitans* (Linnaeus, 1758); sin embargo, hay cierta incertidumbre sobre la filogenia del invasor pues estudios moleculares han propuesto que el pez león en el Atlántico es un híbrido entre *P. miles* y *Pterois russelii* (Bennett, 1831) (Wilcox *et al.* 2017). Cabe mencionar que la morfología de todas estas especies es muy parecida por lo que es imposible diferenciarlos en campo (Schultz 1986).

En los arrecifes del suroeste del golfo de México se le reportó por primera vez en el 2011, en el Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) (Santander-Monsalvo *et al.* 2012). El SAV es un sistema coralino relativamente aislado, de gran importancia ecológica que alberga especies de peces (Taylor & Akins 2007, Weaver & Rocha 2007, Flores-Del Moral *et al.* 2011, Tavera & Acero 2013) y de crustáceos endémicos (Winfield *et al.* 2009, Winfield & Ortiz 2010). Se sabe que en el SAV el pez león se alimenta principalmente del pez endémico *Halichoeres burekai* (Acevedo-Lezama 2015); sin embargo, las especies de peces arrecifales endémicas de la zona presentan características morfológicas que las convierte en presas potenciales del pez león (Green & Côté 2014).

Por lo que en el presente trabajo se plantea analizar el impacto del pez león en el SAV para comprender las consecuencias de su incorporación en la trama trófica por medio del cambio de biomasa de la comunidad de peces arrecifales en el tiempo, particularmente el efecto sobre las especies de peces endémicos.

## ANTECEDENTES

---

Desde hace años se ha estudiado el efecto negativo que causan las especies invasoras, un buen ejemplo es lo que sucedió en el Lago Victoria en África. Se estima que había más de 300 peces endémicos; sin embargo, con la introducción de la perca del Nilo (*Lates* spp.) las especies de peces que ocupaban la parte media de la columna de agua ahora están extintas debido al consumo intensivo de estos por la perca (Witte *et al.* 1992).

De acuerdo con Fishelson (1997), el pez león es capaz de expandir su estómago 30 veces y puede consumir hasta el 7 % de su peso en una sola comida. El alto consumo de las presas puede ocasionar la reducción de su sobrevivencia hasta en un 80% (Albins & Hixon 2008), en consecuencia puede causar cambios drásticos en la abundancia de aquellas especies que componen su dieta en mayor porcentaje (Albins 2013, Albins & Hixon 2008, Arias-González *et al.* 2011). Además se ha observado que las especies nativas del Atlántico no reconocen al invasor como un potencial depredador pues las presas potenciales no evaden pez león (Lönstedt & McCormick 2013, McCormick & Allan 2016). Por lo que las especies nativas especialmente las endémicas están en riesgo de sufrir una pronunciada disminución en la densidad, lo que podría llevarlas a la extinción.

La especie *Halichoeres socialis* endémica de los arrecifes de Belice y muy parecida a *H. burekae*, se encuentra clasificada como “en peligro” por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, [Rocha 2015]) debido a diversos factores ambientales que repercuten sobre la población y al reducido espacio en el que se distribuye. Además, ahora está expuesta al consumo intensivo por parte del pez león pues es el ítem que ocupa el mayor porcentaje en su dieta y se teme sea la primera población de peces endémicos que se pierda en el Atlántico (Rocha *et al.* 2015).

La mayoría de los estudios enfocados en la descripción de la dieta del pez león, coinciden que hay preferencia por los peces teleósteos sobre los crustáceos (Morris & Akins 2009, Layman & Allgeier 2012, Valdez-Moreno *et al.* 2012, Côté *et al.* 2013, Pimiento *et al.* 2015). Se ha propuesto que dicha selección entre estos dos grupos depende de la edad y el tamaño del pez león (Arredondo-Chávez *et al.* 2016). En consecuencia de estos cambios ontogenéticos, el espectro

alimentario del invasor es relativamente amplio (e.g. Valdez-Moreno *et al.* 2012, Côté *et al.* 2013, Dahl & Patterson 2014).

A pesar de ello hay familias de peces que siempre están presentes en la dieta del pez león, entre ellas: Labridae, Pomacentridae, Labrisomidae y Gobiidae (Morris & Akins 2009, Layman & Allgeier 2012, Valdez-Moreno *et al.* 2012, Côté *et al.* 2013, Acevedo-Lezama 2015, Pimiento *et al.* 2015). Esto se debe a que tienen características morfológicas y etológicas que las tornan más vulnerables a la depredación por parte del invasor. El trabajo de Green & Côté (2014) describe los rasgos que convierten a las especies en potenciales presas del pez león, principalmente, cuerpo prolongado, tamaño pequeño, carencia de defensas físicas o tóxicas, no mostrar conductas de limpieza hacia otros peces, solitario, de hábitos nocturnos y situado en la zona demersal del arrecife (Tabla 1).

Tabla 1. Descripción de las características para la predicción de la vulnerabilidad de una especie a la depredación por el pez león. Modificada de Green *et al.* (2014).

Atributos de la presa		Predicción de la vulnerabilidad de depredación
Morfología	Forma	↑ elongado = ↑ vulnerabilidad
	Biomasa	↑ biomasa = ↓ vulnerabilidad
	Defensa química o física	+ defensa = ↓ vulnerabilidad
Conducta	Limpiador	+ limpiador = ↓ vulnerabilidad
	Tamaño de agregación	Solitarios < grupo pequeño < banco
	Actividad nocturna	+ nocturnos = ↑ vulnerabilidad
	Posición en la columna de agua	Pelágicos < bénticos < demersales

Por otro lado, el estudio de redes tróficas permite la detección de efectos indirectos; por ejemplo, las causas que aceleran el cambio de fase de arrecifes coralinos a arrecifes dominados por algas. Una de ellas es la disminución de peces herbívoros. La reducción de biomasa de este grupo de peces deriva en la reducción del área y la intensidad de pastoreo de algas, razón por la que incrementa su cobertura. Desde la introducción del pez león se ha observado la disminución de los peces herbívoros provocando la dominancia de las algas sobre corales y esponjas en arrecifes mesofóticos (Lesser & Slattery 2011).

El pez león se incorpora al ecosistema como un competidor más por los recursos disponibles, por ello se han hecho estudios comparativos con especies nativas con el fin de

determinar el grado de competencia (Pantoja-Echevarría 2016). Se piensa que el invasor puede excluir a depredadores nativos de arrecifes de coral como: *Ephinephelus striatus* y *E. adscensionis* (Lesser & Slattery 2011).

Los efectos de la invasión del pez león se acentúan con números poblacionales altos, por lo que conocer su abundancia y densidad es importante para evaluar el potencial impacto que puede provocar a un ecosistema (Arias-González *et al.* 2011, Dahl & Patterson 2014, Alemu I. 2016). Se ha observado que en un arrecife coralino mayormente conservado los efectos del pez león sobre las poblaciones de las presas son imperceptibles (Elise *et al.* 2015).

El estudio que realizaron Green *et al.* (2012) en las Bahamas muestra cambios en la abundancia de las presas (42 especies) consumidas por el pez león, pues la elevada tasa de depredación de las especies derivó en la pérdida de aproximadamente el 65% de su biomasa. Se sabe que en los arrecifes del puerto de Veracruz la especie que ocupa el mayor porcentaje de la dieta del pez león es el lábrido endémico del Golfo: *Halichoeres burekae* (Acevedo-Lezama 2015).

# JUSTIFICACIÓN

El SAV es el complejo arrecifal más extenso del suroeste del golfo de México (Chávez *et al.* 2007), por ello y por su riqueza ecológica se designó como un área natural protegida y se le nombró parque marino nacional (Diario Oficial de la Federación 1992). Sin embargo, actualmente está expuesto a diversos factores antropogénicos que lo impactan severamente como el turismo, la pesca, la ampliación del puerto adyacente a la zona y recientemente a la introducción de especies exóticas, entre ellas el pez león.

A pesar de la importancia ecológica de la zona se le ha dado poca relevancia a las especies endémicas que ahí habitan. Situación que sumada a otros factores propician incertidumbre de la afectación de las poblaciones de estas especies de peces respecto a todos estos potenciales impactos que se presentan en la región.

El desconocimiento del impacto del pez león sobre la cadena trófica del SAV puede llevar a un mal manejo de estrategias de control y, en el peor de los escenarios aunque aún no se ha documentado, a la pérdida de especies endémicas (Côté & Smith 2018). Es por ello que el estudio de su impacto en el SAV es fundamental y una oportunidad única para el análisis de la dinámica ecológica de una especie marina invasora en un ecosistema particular.

Aunque existen algunos estudios que abordan el efecto de la presencia del pez león, prácticamente ninguno ha evaluado los efectos sobre especies endémicas. En la tabla 2 se describen algunas características de algunas especies endémicas del SAV que las tornan vulnerables a la depredación por el pez león.

Tabla 2. Vulnerabilidad de las especies endémicas del SAV a la depredación por el pez león. Basado en el artículo de Green *et al.* (2014).

	<i>Halichoeres burekai</i>	<i>Elacatinus redimiculus</i>	<i>Elacatinus jarocho</i>	<i>Hypoplectrus castroaguirrei</i>	<i>Hypoplectrus atlahua</i>
Forma	✓		✓		✓
Biomasa	✓	✓	✓	✓	✓
Defensa química o física					
Limpiador					
Tamaño de agregación	✓	✓	✓	✓	✓
Actividad nocturna					
Posición en la columna de agua	✓	✓	✓	✓	✓

# PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

---

Debido a que el pez león es un depredador de reciente introducción al Sistema Arrecifal Veracruzano y debido al relativo aislamiento de este, así como por la presencia de especies endémicas se plantearon las siguientes preguntas: ¿Cómo se ve afectada la trama trófica del Sistema Arrecifal Veracruzano por la presencia del pez león? ¿Qué efecto tiene sobre las especies endémicas?

## HIPÓTESIS

---

Se conoce que el pez león puede ocasionar reducciones en la abundancia de las principales especies que consume y que las especies que comprenden la dieta del pez león son presas de tallas pequeñas. Además, se sabe también que en el Sistema Arrecifal Veracruzano la mayor abundancia de peces está conformada por especies de tallas pequeñas, entre ellas las endémicas. Por lo tanto, se espera que al incrementarse la población del pez león se reduzca la abundancia de las poblaciones de sus presas, particularmente las endémicas.

## OBJETIVO GENERAL

Describir los cambios ocasionados por el pez león en la abundancia de las poblaciones de presas potenciales, así como en otros grupos funcionales que conforman la trama trófica del Sistema Arrecifal Veracruzano.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar la abundancia del pez león en el SAV del año 2012 al 2017.
- Estimar la abundancia de las especies de peces arrecifales del SAV antes y después de la llegada del pez león.
- Determinar la composición de la dieta del pez león en el SAV.
- Simular en un modelo distintos escenarios de abundancia del pez león para conocer sus efectos en la trama trófica del SAV.

# MATERIALES Y MÉTODOS

## Área de estudio

El Sistema Arrecifal Veracruzano se encuentra localizado en el suroeste del golfo de México frente a los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado (Fig. 1). Fue decretado Parque Marino Nacional el 24 de agosto de 1992 ([Diario Oficial de la Federación 1992](#)) y modificado el 29 de noviembre del 2012 ([Diario Oficial de la Federación 2012](#)). Actualmente el parque ocupa un área de 65,000 hectáreas que incluyen a 45 arrecifes coralinos ([Camarena-Luhrs et al. 2017](#), [Ortiz-Lozano et al. 2018](#)); principalmente de tres tipos: bordeantes, plataforma y sumergidos ([Chávez et al. 2007](#)). Algunos pueden alcanzar más de 45 m de profundidad. Están compuestos esencialmente de restos calcáreos de origen biológico, principalmente de corales madreporicos, moluscos y algas calcáreas ([Mateo-Cid & Mendoza-Gonzalez 1996](#), [Godínez-Ortega et al. 2009](#)). Hidrográficamente se encuentra influenciado en su parte norte por el río La Antigua, al sur por el río Papaloapan y en la parte central por la desembocadura del río Jamapa.

La ictiofauna de la zona tiene una alta afinidad con la de la provincia caribeña. Hasta la fecha se han reportado 387 especies de peces en el que se incluyen cinco especies endémicas de la región ([Del Moral-Flores et al. 2013](#)).

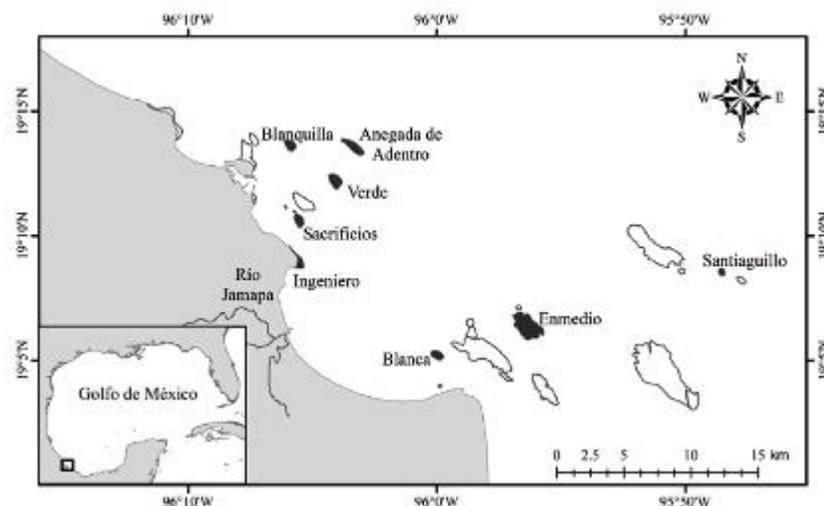


Figura 1. Sistema Arrecifal Veracruzano. Imagen tomada de [Pérez-España et al. \(2015\)](#).

## Fauna endémica del SAV

La fauna endémica del SAV está compuesta en su mayoría por peces que habitan la zona arrecifal. Sin embargo, recientemente se han descubierto nuevas especies de crustáceos (Winfield *et al.* 2009, Winfield & Ortiz 2010), las cuales son de tallas y de hábitos de vida que no son compatibles con los de las presas del pez león, por lo que en el presente estudio solo se tomaron en cuenta los peces endémicos además, que estos están incluidos en Familias de peces en las que se incluyen especies presa del pez león (Morris & Akins 2009, Lesser & Slattery 2011, Green *et al.* 2012, Quijano *et al.* 2012, Côté *et al.* 2013, Green & Côté 2014, Acevedo-Lezama 2015, Pimiento *et al.* 2015, Arredondo-Chávez *et al.* 2016).

Tres de las especies de peces endémicos del SAV están enlistados en una de las siete categorías de riesgo de la IUCN (IUCN 2012) principalmente por su distribución restringida, por la fragmentación y la pérdida de hábitat (disminución de cobertura coralina) y por otros efectos antropogénicos entre ellos la contaminación y falta de una planeación adecuada del desarrollo costero (Anderson *et al.* 2015, Pezold *et al.* 2015, van Tasell *et al.* 2015). Por otro lado, para las especies *Hypoplectrus atlahua* y *H. burekae* a la fecha no ha sido posible asignar un rango de riesgo confiable debido a que la información disponible es insuficiente (Rocha & Craig 2010, McEachran & Rocha 2015).

## Especies de teleósteos endémicos del SAV

### *Hypoplectrus castroaguirrei* e *Hypoplectrus atlahua*

Pertenecientes a la familia Serranidae, *Hypoplectrus castroaguirrei* (Fig. 2a) se restringe al SAV (Flores-Del Moral *et al.* 2011) mientras que *H. atlahua* (Fig. 2b) se distribuye en el SAV y en los arrecifes de Tuxpan (Robertson *et al.* 2015). El primero puede alcanzar hasta los 15 cm de longitud total mientras que el segundo solo alcanza los 10.4 cm (Flores-Del Moral *et al.* 2011, Tavera & Acero 2013, Robertson *et al.* 2015). La dieta de ambos está basada en peces óseos y crustáceos bentónicos móviles (Robertson *et al.* 2015).

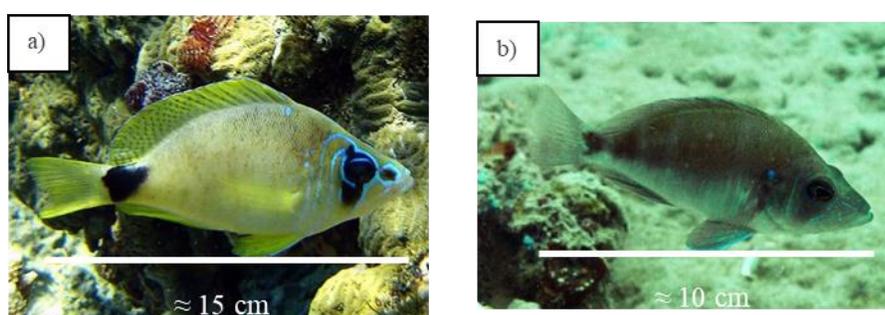


Figura 2. a) *Hypoplectrus castroaguirrei*. Imagen tomada de Flores-Del Moral *et al.* (2011) y b) *H. atlahua*. Imagen tomada de Robertson *et al.* (2015).

### *Halichoeres burekae*

Especie incluida en la familia Labridae, su distribución está restringida al norte del golfo de México, península de Yucatán y el SAV. Se encuentran en las zonas arrecifales formando densos bancos e interactúan con otras especies de peces. Pueden alcanzar los 9 cm de longitud total (Weaver & Rocha 2007, Robertson *et al.* 2015). Presentan dimorfismo sexual, los machos en fase terminal son más grandes que las hembras (Fig. 3).

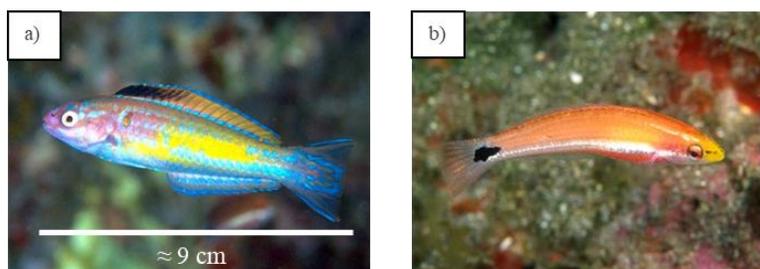


Figura 3. *Halichoeres burekae*; a) macho en fase terminal y b) Hembra en fase inicial. Imágenes tomadas de Weaver & Rocha (2007).

### *Elacatinus jarocho* y *Elacatinus redimiculus*

Estas especies pertenecen a la familia Gobiidae, se distribuyen desde Tuxpan hasta Antón Lizardo; *Elacatinus jarocho* ocurre en zonas protegidas de la luz generalmente asociado con *Coryphopterus personatus/hyalinus*. Mientras que *E. redimiculus* se encuentra sobre corales (Taylor & Akins 2007). Ambos son de tallas pequeñas (*E. jarocho* 3.5 cm y *E. redimiculus* 1.7 cm de longitud total) y se alimentan de zooplancton. (Taylor & Akins 2007, Robertson *et al.* 2015). A ninguno se le ha visto tener interacciones simbióticas o de limpieza (Fig. 4a y 4b).

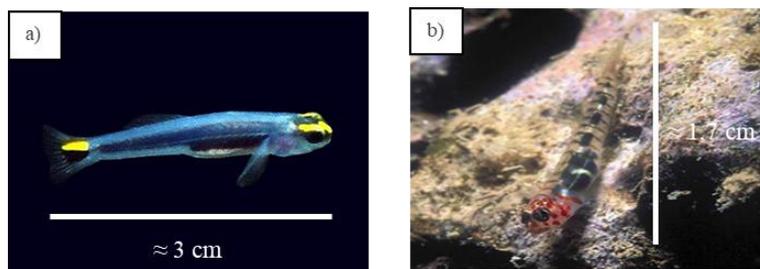


Figura 4. a) *Elacatinus jarocho* y b) *Elacatinus redimiculus*. Imágenes tomadas de Taylor & Akins (2007).

### **Esfuerzo de muestreo: monitoreo**

En el 2006 se inició el proyecto “Monitoreo del Sistema Arrecifal Veracruzano”, el cual se lleva a cabo por Instituto de Ecología y Pesquerías de la Universidad Veracruzana. Este se realiza cada año sistemáticamente en ocho arrecifes en la zona norte: Sacrificios, Ingeniero, Blanquilla, Verde y Anegada de Adentro y en la zona sur: Santiaguillo, Blanca y Enmedio (Fig. 1).

En cada arrecife se ubican cinco transectos fijos a dos profundidades: somero (3-5 m) y profundo (10-15 m). Los transectos son de 10 x 4 m y en cada uno se registraron las especies de peces avistadas, su abundancia y su talla (longitud total).

Los datos de abundancia de las especies de peces registrados en el monitoreo fueron analizados desde el inicio de este hasta el 2017 y se dividieron en dos etapas: 1) antes de la invasión del pez león donde se incluyen el 2006-2010 y 2) posterior a la invasión, 2011 a 2017. Con el fin de determinar la suficiencia del muestreo se obtuvieron las curvas de acumulación de especies, de

todo el periodo de estudio, así como de los dos periodos. Las curvas se contrastaron con el índice de Chao 1. Se determinó que este índice era el más adecuado pues toma en cuenta la abundancia de especies y pondera a las especies raras. Este análisis se realizó con el software R (<https://www.r-project.org/>) y se utilizaron los paquetes “Vegan” (Community Ecology Package) (Oksanen *et al.* 2018) y “Bat” (Biodiversity Assessment Tools) (Cardoso *et al.* 2017).

### Significancia ecológica

El análisis consistió en los cambios generados a partir de la frecuencia y abundancia de las especies registradas solo en una de las etapas (antes o después del registro del pez león). Para ello, se utilizaron los promedios de frecuencia y abundancia de cada especie pre y pos invasión. Los resultados se graficaron y se trazó la mediana de ambas variables para obtener cuadrantes, donde el inferior izquierdo representó a especies que se registraron con baja frecuencia y abundancia. Mientras que el cuadrante superior derecho refirió a especies comunes y abundantes (Fig. 5).

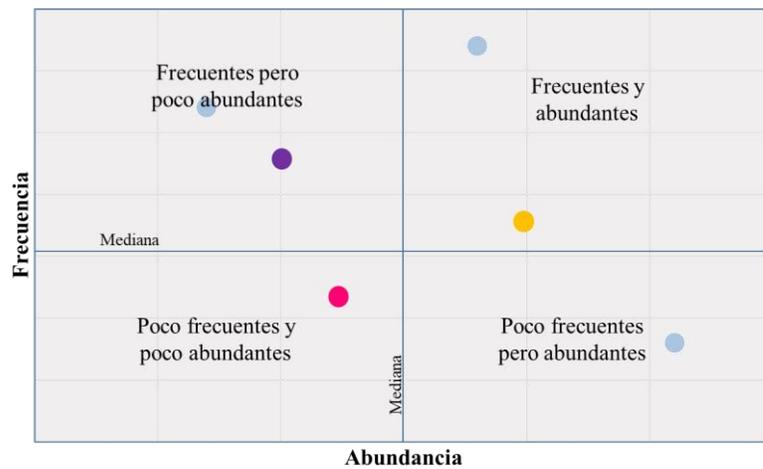


Figura 5. Descripción del cuadrante de la dominancia de especies en el monitoreo. En colores las especies de interés.

## **Dinámica de la comunidad de peces arrecifales y del pez león**

Se le llamó dinámica al patrón de cambio (perdida, recuperación o ganancia) de densidad de la comunidad de peces arrecifales. Esta se contrastó con la densidad del pez león; por lo que se obtuvo la densidad de los peces arrecifales y del pez león por m<sup>2</sup> en cada año, mediante la ecuación 1:

$$\mathbf{D}_a = \left( \frac{N_a}{M_a} \right)$$

Ecuación 1

Donde  $N$  es el total de organismos en el año ( $a$ ) analizado y  $M$  es el área muestreada en m<sup>2</sup> del mismo año ( $a$ ). La relación entre los cambios de las dinámicas de la comunidad de peces y la población del pez león fue evaluada mediante una regresión lineal.

Con estos datos también se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (MDS), en el programa computacional PRIMER 6 (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research), con la finalidad de comparar la composición de la comunidad de peces entre las dos etapas. Los datos de abundancia de las especies se transformaron mediante raíz cuadrada y con el índice de Bray Curtis se estimó la similitud de la comunidad de peces en las dos etapas de la invasión. El tipo de gráfico para este análisis fue de tres dimensiones para reducir el valor de estrés generado en un gráfico de dos dimensiones.

## **Dieta del pez león**

Durante el monitoreo de 2017 se buscaron peces león sobre el fondo marino y debajo de estructuras donde pudieran esconderse, esto sucedió sobre el área de los transectos y zonas cercanas. Una vez localizados los individuos fueron capturados con un arpón tipo hawaiano. Además, se contó con otros especímenes capturados en el área de estudio por pescadores y buzos, mismos que fueron entregados a la dirección del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) y facilitados para este trabajo.

Los organismos fueron transportados en hieleras para registrar algunos datos biométricos, longitud total (cm) y peso total (g) así como para extraer el contenido estomacal. En el laboratorio

se extrajeron los estómagos efectuando en el pez un corte desde el ano hasta el opérculo. Posteriormente se diseccionaron los estómagos para obtener el contenido, el cual fue conservado en frascos con alcohol etílico al 70%. Se desechó la materia digerida y se procedió con la identificación de los organismos hasta el menor taxón posible.

Para la identificación por reconocimiento visual de los patrones de los peces, se utilizaron las guías de identificación de [Human & Deloach \(2002\)](#) y claves dicotómicas de [Bräger & Moritz \(2016\)](#), [Bussing \(1983\)](#) y [Garzóno-Ferreira & Acero-P. \(1989\)](#) cuando los peces se encontraban en un estado de digestión avanzado. Para los crustáceos se utilizaron las claves dicotómicas de [Lawrence & Won \(1986a y 1986b\)](#) y [Williams \(1984\)](#).

La información que se obtuvo de la dieta fue: la proporción numérica (N), definida como el número total de individuos de una especie presa entre el número total de individuos de todas las presas; la frecuencia de ocurrencia (F), definida como el número total de estómagos en los que se encontró un ítem entre el número total de ejemplares con contenido estomacal y la proporción gravimétrica (V), que se obtuvo a partir de la división del peso del ítem entre el peso total de todas las presas obtenidas. Todos estos valores fueron transformados en porcentajes.

Los porcentajes numérico, gravimétrico y de frecuencia de ocurrencia (%N, %V y %F) son necesarios para la obtención del índice de importancia relativa (IIR). Este índice pondera los datos obtenidos para encontrar a las especies o ítems (*i*) más significativos en la dieta de un organismo. Se define como se indica en la ecuación 2:

$$IIR_i = (\%N_i + \%V_i) \cdot \%F_i$$

Ecuación 2

## **Modelación de la comunidad de peces a largo plazo**

Para estudiar el efecto de la invasión a largo plazo se utilizó un modelo de balance de biomazas construido con el software Ecopath with Ecosim ([EwE](#), <http://www.ecopath.org>), se trata de un software ampliamente utilizado para modelar la estructura de redes tróficas de diferentes tipos de ecosistemas ([Christensen et al. 2005](#)). Este fue desarrollado principalmente para analizar el impacto de la pesca en los ecosistemas marinos, principalmente para la toma de decisiones en áreas

naturales protegidas (Polovina 1984, Christensen & Pauly 1992, Christensen *et al.* 2005b).

Ecopath permite analizar la trama trófica de un ecosistema a través de un modelo estático y con el módulo Ecosim se pueden simular diferentes efectos a través del tiempo para evaluar la importancia de las afectaciones sobre la red (Christensen *et al.* 2005b). Dichas aproximaciones han sido utilizadas anteriormente para modelar el efecto de especies invasoras (e. g. Miehls *et al.* 2009, Arias-González *et al.* 2011, Bumbeer *et al.* 2017).

La ecuación básica de Ecopath (Ecuación 3) asume que:

**Producción** = capturas + mortalidad por depredación + acumulación de biomasa + migración + mortalidad por otros factores

Que puede expresarse matemáticamente de acuerdo a la ecuación 3:

$$P_i = Y_i + B_i \cdot M2_i + E_i + BA_i + P_i \cdot (1 - EE_i)$$

Ecuación 3

Donde:

$P_i$  = Tasa de producción del grupo ( $i$ )

$Y_i$  = Tasa de captura total de la pesca sobre el grupo ( $i$ )

$M2_i$  = Tasa de depredación total del grupo ( $i$ )

$B_i$  = Biomasa del grupo ( $i$ )

$E_i$  = Tasa neta de migración (emigración – inmigración)

$BA_i$  = Tasa de la acumulación de biomasa del grupo ( $i$ )

$P_i \cdot (1 - EE_i)$  = Tasa de otro tipo de mortalidad del grupo ( $i$ )

$EE_i$  = Eficiencia ecotrófica del grupo ( $i$ )

La ecuación 3 a su vez puede reescribirse de la siguiente forma:

$$B_i \cdot (P/B)_i \cdot EE_i - \sum_{j=0}^n B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ji} - Y_i - E_i - BA_i = 0$$

Ecuación 4

Donde:

$P_i/B_i$  = Proporción de la producción entre la biomasa de la especie  $i$

$Q_i/B_i$  = Proporción de consumo entre la biomasa de la especie  $i$

$DC_{ji}$  = Fracción de la presa ( $i$ ) en la dieta promedio del depredador ( $j$ ).

Los grupos  $i$  o  $j$  referidos en las ecuaciones son conjuntos de especies definidas como “grupo funcional”. Estos grupos pueden ser especies relacionadas (ecológica o taxonómicamente), especies individuales o grupos de edad o talla. Estas agrupaciones permiten simplificar el modelo trófico.

En este trabajo los grupos funcionales fueron conformados con especies similares en cuanto a dieta, tamaño y tasas de mortalidad. El pez león y las especies endémicas se analizaron como grupos funcionales independientes para observar el impacto del primero sobre las segundas.

Para la elaboración del modelo en Ecopath cada grupo necesita la siguiente información:

- Biomasa
- Proporción de la producción/ biomasa
- Proporción del consumo/biomasa
- Eficiencia ecotrófica
- Dieta y sus proporciones

Si no se cuenta con la información de uno de los primeros cuatro parámetros, el programa procede a calcular el faltante; generalmente la eficiencia ecotrófica, pues es difícil de medir directamente. El modelo trófico del SAV, construido en el presente estudio, se basa en un modelo previamente desarrollado por [Pérez España et al. \(in litt.\)](#). El cual fue construido a partir de estimaciones de biomasa y dieta de estudios realizados *in situ*, lo cual se considera una fortaleza en este tipo de modelos. La principal adecuación del modelo de [Pérez España et al. \(in litt.\)](#) fue la incorporación de los grupos funcionales de interés de esta tesis (desagregación de las especies de peces endémicos e incorporación del pez león). La fracción del área del hábitat se igualó a la de otros grupos funcionales que habitan la zona arrecifal y que desempeñan formas de vida similares.

Una vez que el modelo fue balanceado, esto es, que cumpliera con algunos requisitos, por ejemplo, valores de las tasas de producción/consumo (P/Q) entre 0.05 y 0.3 (Christensen *et al.* 2005b), se procedió a modelar los cambios temporales en el módulo Ecosim; este utiliza un sistema de ecuaciones diferenciales que derivan de la ecuación maestra (Ecuación 3) y que determinan la variación de la biomasa en el tiempo. Por las características descritas anteriormente se consideró a este modelo como el más adecuado para cumplir con el objetivo del presente trabajo.

La biomasa ( $B_i$ , t/km<sup>2</sup>) se obtuvo a partir de la información de tallas y abundancia de la base de datos del monitoreo y las variables  $a$  y  $b$  fueron extraídas de la base de datos en línea FishBase ([www.fishbase.com](http://www.fishbase.com)), se utilizó la ecuación 5:

$$B_i = (a_i \cdot T_i^{b_i})A_i \quad \text{Ecuación 5}$$

Donde:

- $B_i$ = Biomasa (t/km<sup>2</sup>) de la especie  $i$
- $a_i$ = Constante proveniente de la relación longitud – peso de la especie  $i$
- $T_i$ = Talla promedio de la especie  $i$
- $b_i$ = Constante proveniente de la relación longitud- peso de la especie  $i$
- $A_i$ = Abundancia promedio de la especie  $i$

La información de la producción/biomasa ( $P/B$ ) se igualó a la mortalidad natural (Christensen *et al.* 2005b) y se obtuvo utilizando la ecuación 6 (Pauly 1980):

$$\log_{10}M = -0.0066 - 0.279 \log_{10} L_{\infty} + 0.6543 \log_{10}K + 0.4634 \log_{10} T$$

Ecuación 6

Donde:

- $M$ = Mortalidad natural
- $L_{\infty}$ = Longitud asintótica en centímetros
- $K$ = Coeficiente de crecimiento
- $T$ = Temperatura media anual superficial del agua

Cuando no se contaba con los datos de campo del consumo, la relación consumo/biomasa ( $Q/B$ ), se obtuvo mediante la ecuación 7 (Palomares & Pauly 1998):

$$\log_{10} Q/B = 7.964 - 0.204 \log W_{\infty} - 1.965 T' + 0.083 Ar + 0.532 H + 0.398D$$

Ecuación 7

Donde:

$Q/B$  = Proporción consumo/biomasa

$W_{\infty}$  = Peso asintótico en centímetros

$T = 1000/$  la temperatura media anual en grados Kelvin

$Ar$  = Índice de la aleta caudal ( $Ar = h^2/s$ ); donde  $h$  = a la altura de la aleta caudal y  $s$  = área de la aleta caudal.

$H$  = Referente a conducta alimentaria; 1 para herbívoros y 0 para carnívoros

$D$  = Referente a conducta alimentaria; 1 para detritívoros y 0 para carnívoros

La matriz de dietas fue actualizada tomando en consideración las especies agregadas al modelo, la información provino de literatura especializada. Se eliminó el canibalismo, y la fracción de la dieta que representó este fue distribuido entre las presas que conformaron la dieta del grupo funcional (Christensen *et al.* 2005, Allesina *et al.* 2009). Las presas del pez león y el porcentaje de consumo fueron obtenidos del trabajo de campo previamente realizado y se asignaron los valores referentes al porcentaje gravimétrico. Se agregó un bajo consumo de *E. jarocho* y de *E. redimuculus* a pesar de no haber sido identificado como presa, pues el ítem “Gobiidae no identificado” fue uno de los más representativos en cuanto al porcentaje de IIR.

El modelo de balance de biomasa (Ecopath) genera diferentes salidas, entre ellas: la producción primaria, la biomasa extraída por la pesca y algunos otros índices que describen las propiedades ecológicas de la red tales como el índice de omnivoría (promedio de omnivoría de todos los consumidores ponderado por el logaritmo de la ingesta de alimentos de cada consumidor (Christensen & Pauly 1993)) y el índice de conectancia (relación entre el número de enlaces reales y el número de enlaces posibles (Pimm 1984)).

## Escenarios de simulación

El modelo original incluía siete artes de pesca: red agallera, red de cerco, palangre y cimbra, rosario, anzuelo, buceo y carnada. Se agregó la pesca del pez león como un arte de pesca nuevo y se le dio un valor de extracción de  $0.047 \text{ t/km}^2/\text{año}$ . Este valor fue el que permitió realizar los mejores ajustes de la biomasa del pez león en el sistema sin alterar el balance de masas y la eficiencia ecotrófica, lo que permitió la obtención de diferentes escenarios por medio del cambio de esfuerzo de captura. Para incrementar la biomasa del pez león se redujo el esfuerzo de pesca, en tanto que para disminuir su biomasa se incrementó el esfuerzo de extracción.

En el primer escenario se redujo a la mitad el valor del esfuerzo de captura, es decir 0.5 veces el valor inicial ( $0.0235 \text{ t/km}^2/\text{año}$ ), en el segundo escenario se aumentó a 1.5 ( $0.0705 \text{ t/km}^2/\text{año}$ ) y en el tercero al doble del valor inicial ( $0.094 \text{ t/km}^2/\text{año}$ ). Todos los escenarios se proyectaron a 20 años y durante ese tiempo se mantuvo el esfuerzo de captura, a partir de este tiempo todos los grupos funcionales estabilizaron su biomasa. Además de esta no se realizaron modificaciones a ningún parámetro que por defecto incluye el programa.

Debido a la cantidad de grupos funcionales que incluye el modelo se tomaron en cuenta a los grupos que se alejaron del equilibrio (biomasa relativa = 1) en 1% (Arias-González *et al.* 2011) y que permanecieran de esa manera por más de cinco años consecutivos. En la figura 6 se ejemplifica gráficamente como se llevó acabo la discriminación. El área gris muestra los cambios de biomasa relativa no significativos ( $<1\%$ ). El área verde representa el lapso de tiempo continuo en el que la biomasa relativa de una especie debía permanecer alejada del equilibrio. Las líneas con oscilaciones representan cada una un grupo funcional. La línea en rojo ejemplifica un grupo funcional que no cumplió con las características para ser tomada en cuenta ya que, si bien la biomasa tuvo variación al 1%, dicha variación no se mantuvo por más de cinco años; mientras que la línea azul fue un grupo funcional que sí fue considerado (Fig. 6).

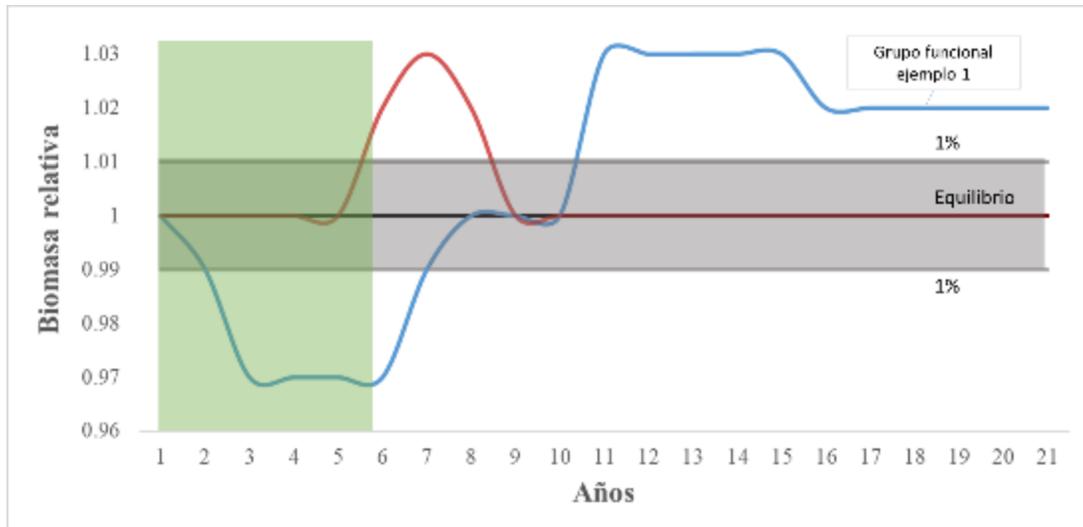


Figura 6. Delimitación de grupos funcionales para su consideración en los análisis de los diferentes escenarios. La línea roja muestra un grupo funcional no considerado. La línea azul ejemplifica un grupo funcional considerado. El área gris muestra el área donde suceden los cambios de biomasa relativa no significativa (<1 %). El área en verde representa el periodo mínimo (5 años) en la que un grupo funcional debió salir del equilibrio para ser considerado.

Para una mejor observación de las líneas de tendencia de los grupos funcionales, los resultados se dividieron en dos figuras por escenario: 1) grupos funcionales no presas del pez león y 2) grupos funcionales presa del pez león junto con las especies endémicas del SAV.

# RESULTADOS

## Esfuerzo de muestreo: monitoreo

Durante el periodo 2006-2017 se realizaron un total de 1980 transectos en el SAV, con una frecuencia mayor en los años 2007 (n= 285 transectos), 2009-2013 (n= 225 respectivamente) y el menor esfuerzo en los años 2016 (n= 55 transectos), 2017 (n=70), 2006 (n=145), 2008 (n=150) y 2014 (n= 150). El año 2015 fue el único del que no se tuvo información (Tabla 3).

Tabla 3. Número de transectos anuales realizados en el SAV del año 2006 al 2017.

Monitoreo en el SAV de 2006 a 2017												
Año	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2016	2017	Total
No. De transectos	145	285	150	225	225	225	225	225	150	55	70	1980

Considerando el número total de lances efectuados durante el periodo 2006-2017 se observó una riqueza específica de 150 especies de peces, la cual fue muy similar a la estimada por Chao1 (>97%). La riqueza de peces observada antes de la invasión del pez león fue de 130 especies, muy cercano al valor predicho por Chao1 (> 97%), posterior a la llegada de la especie invasora sujeta de estudio, la riqueza aumentó en 10 especies, para un total de 140 especies, valor por debajo del estimado por el modelo Chao1 (>93%) (Tabla 4 y Fig. 7).

Tabla 4. Número de especies de peces registradas en cada etapa de tiempo en el SAV.

Etapa	S <sub>obs</sub>	Chao1
Ambas	150	154
Preinvasión	130	134.7
Posinvasión	140	149.1

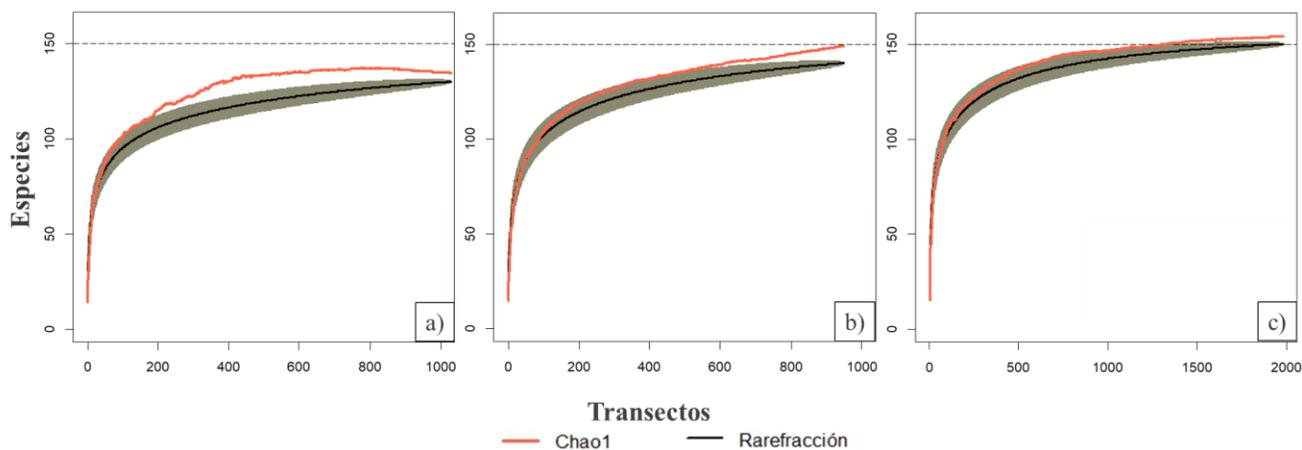


Figura 7. Análisis de la riqueza de especies en el SAV. La línea negra muestra los datos observados y el área gris muestra la desviación estándar; la línea roja es el valor predicho por Chao 1. La línea punteada gris, es el total de especies registradas (150). a) 2006 - 2010; b) 2011 - 2017; c) 2006 - 2017.

En el monitoreo se registraron peces de una sola clase (Actinopterygii), 11 ordenes (Scorpaeniformes, Perciformes, Kurtiformes, Syngnathiformes, Tetraodontiformes, Beloniformes, Gobioidi, Beryciformes, Anguilliformes, Lophiiformes, Syngnathiformes, Aulopiformes) que involucraron a 37 familias en las que estuvieron contenidas las 150 especies de peces registradas en todo el monitoreo en el SAV. La familia con mayor número de especies fue Serranidae (19 especies). La especie dominante en el SAV fue el complejo *C. personatus/hyalinus*, seguido de las especies *Halichoeres burekae*, *Chromis multilineata*, *Stegastes adustus* y *Stegastes partitus* (Anexo I, Fig. 3).

Las especies no registradas en los años anteriores a la invasión del pez león fueron: *Cantigaster jamestyleri*, *Caranx lugubris*, *Diplodus holbrookii*, *Elacatinus redimiculus*, *Halichoeres maculipinna*, *Hippocampus erectus*, *Hyleurochilus bermudensis*, *Hypoplectrus floridae*, *Monacanthus tuckeri*, *Neopomacentrus cyanomos*, *Nicholsina usta*, *Ogcocephalus cubifrons*, *Ophichthus ophis*, *Platybelone argalus*, *Pterois* sp., *Scarus chrysopterum*, *Scomberomorus cavalla*, *Scorpaenodes caribbaeus*, *Sphyræna borealis/picudilla*, *Stegastes diencaeus*, y una especie no identificada del género *Emblemariopsis*.

Las especies no registradas en la etapa posterior a la invasión fueron: *Acanthostracion quadricornis*, *Calamus pennatula*, *Lutjanus analis*, *Lutjanus buccanella*, *Mycteroperca bonaci*,

*Mycteroperca microlepis*, *Mycteroperca venenosa*, *Pareques acuminatus*, *Scarus taeniopterus*, *Sphyræna guachancho* y *Synodus saurus*.

En general, las especies que no se registraron en una u otra etapa son especies que aparecen con una abundancia y frecuencia baja (Anexo I. Figuras 1 y 2).

### Dinámica de la comunidad de peces arrecifales y el pez león

En la figura 8 se muestra la densidad de la comunidad de peces y la del pez león en el SAV durante el periodo 2006-2017. En la comunidad de peces se observan ciclos de pérdida de densidad cada cuatro años y la inmediata recuperación al año siguiente. Sin embargo, posterior al primer registro del pez león se repite el patrón, pero no sucede la recuperación, sino que continúa la disminución de la densidad de la comunidad. Durante el año 2016 se presentó la mínima densidad de la comunidad de peces por m<sup>2</sup> en todo el monitoreo y la más alta densidad de pez león. Este tuvo un incremento poblacional continuo hasta que en el 2017 se presentó una reducción poblacional (Fig. 8).

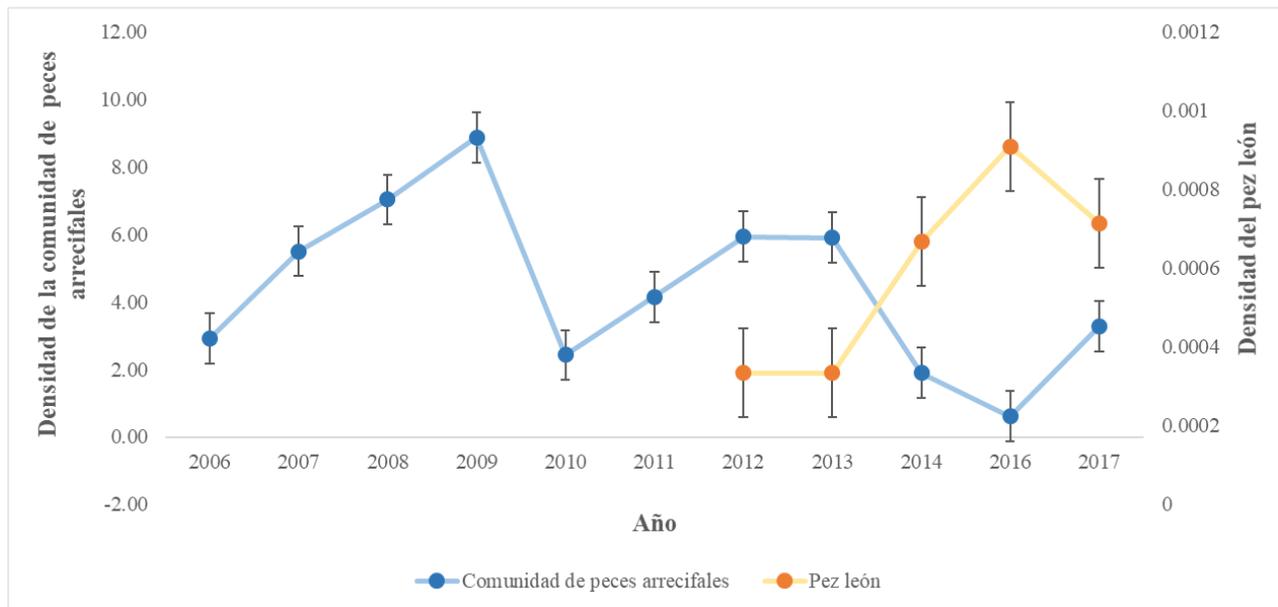


Figura 8. Densidad por m<sup>2</sup> de la comunidad de peces en el eje primario y la del pez león en el eje secundario. Las barras de error representan el error estándar.

Se observa que la comunidad de peces del SAV y la del pez león tienen una relación inversa. La regresión lineal confirma la relación entre ambas variables con un valor de  $R^2 = 0.91$  ( $p=0.004$ ) (Fig. 9). Dicho efecto se acentúa en el año 2016, cuando se registra el máximo histórico en la densidad poblacional del pez león y la menor de la comunidad de peces en el SAV.

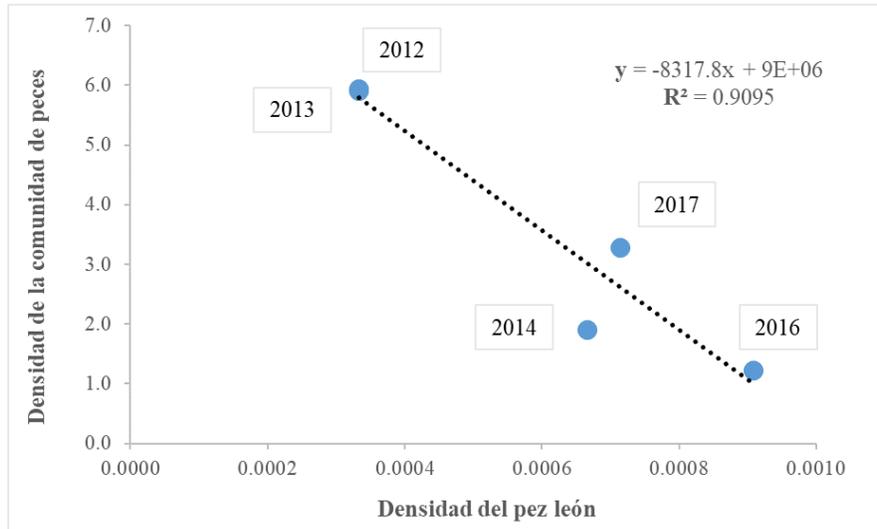


Figura 9. Regresión lineal entre la densidad de la comunidad de peces arrecifales y la del pez león por  $m^2$ , 2012-2017 en el SAV.

El análisis de la densidad poblacional de especies endémicas muestra una disminución de las cuatro especies posterior a la llegada del pez león, principalmente de *E. jarocho*. La especie *E. redimiculus* tiene una dinámica poblacional interesante, pues la población incrementa justo en los primeros años de registro del pez león y después vuelve a disminuir. La única población que manifestó una recuperación fue *H. burekae*, en el último año. El serranido *H. castroaguirrei* muestra una disminución en su población que no parece estar tan ligada a la invasión del pez león ( $R^2=0.36$  y  $p=0.36$ ) (Anexo I, Fig. 4); sin embargo, en los últimos tres años dicho efecto se acentúa marcadamente (Fig. 10). La única dinámica poblacional que tiene relación con el pez león es la de *E. redimiculus* ( $R^2= 0.70$  y  $p=0.05$ ) (Anexo I, Fig. 4).

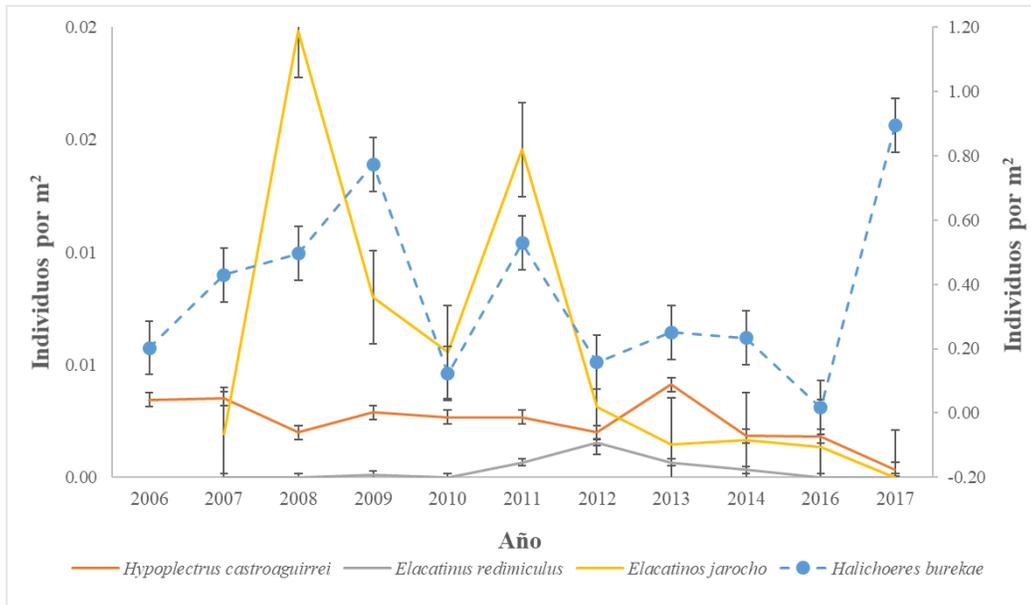


Figura 10. Densidad poblacional de las especies endémicas en el SAV de 2006 a 2017. En el eje primario se vinculan las densidades de las especies: *H. castroaguirrei*, *E. jarocho* y *E. redimiculus*. En el eje secundario únicamente *H. burekai*. Las barras representan el error estándar.

Por otra parte, el análisis MDS no mostró un efecto temporal en la comunidad de peces del SAV antes y después de la invasión del pez león. La única agrupación consistente fue entre los años 2007, 2008, 2010 y 2013, el resto de los años se encuentran dispersos en el plano de ordenación, el estrés resultante del análisis fue igual a 0.04 (Fig. 11).

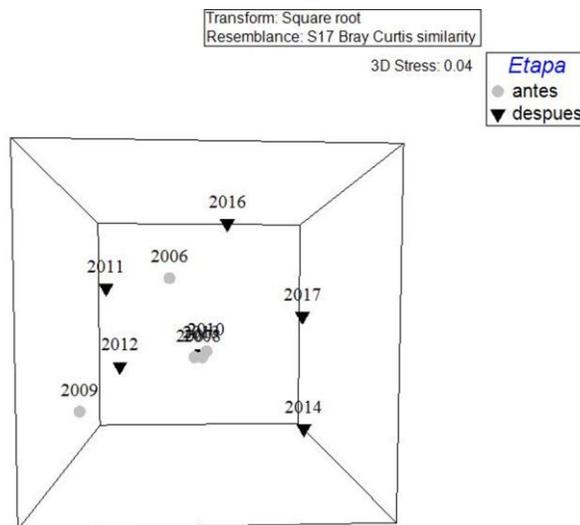


Figura 11. Análisis de MDS de los años 2006-2017.

## Dieta del pez león

En campo se capturaron 13 peces león en cuatro de los ocho arrecifes muestreados durante 2017. Con el apoyo de la CONANP se lograron analizar 103 organismos (Anexo I. Fig. 5), todos capturados en el SAV. Únicamente 56 peces contaron con contenido estomacal identificable (54%). Las tallas de los peces león analizados se encontraron entre los 9 y 39 cm, mientras que los peces león con contenido estomacal fluctuaron entre los 14 y 39 cm de longitud total. Las tallas de peces con contenido estomacal mejor representadas se encontraron entre los 18 y 24 cm (Fig. 12).

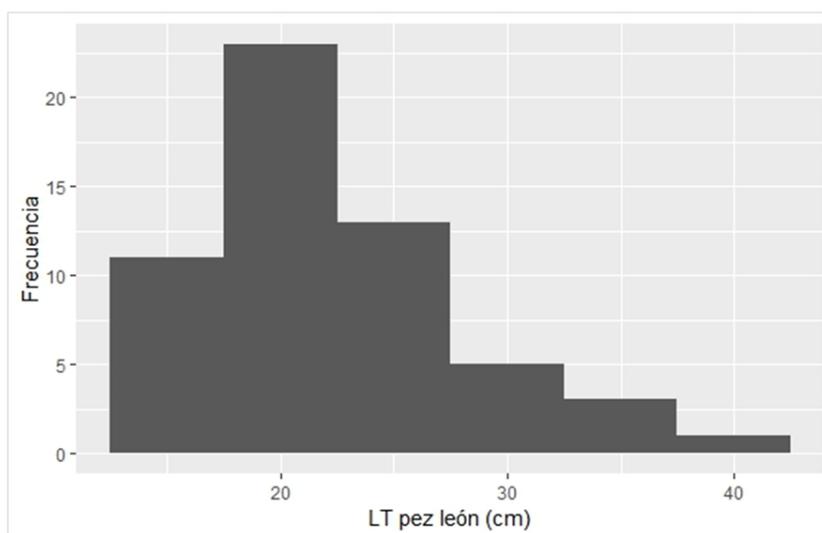


Figura 12. Histograma de frecuencias de tallas (longitud total, LT) de los peces león obtenidos en el SAV y que contaban con contenido estomacal.

Los peces encontrados como presas del pez león se hallaron generalmente poco digeridos, por lo cual su identificación a través de los patrones de coloración fue relativamente sencilla (Fig. 13). En el caso de los crustáceos, los especímenes encontrados presentaron un estado de digestión más avanzada, por lo cual su identificación requirió de observaciones bajo el microscopio estereoscópico (Fig. 14). La identificación se llevó a cabo con el máximo detalle posible. Por lo que de no ser certera la identificación de un taxón, se prefirió agruparlo en la categoría taxonómica anterior.

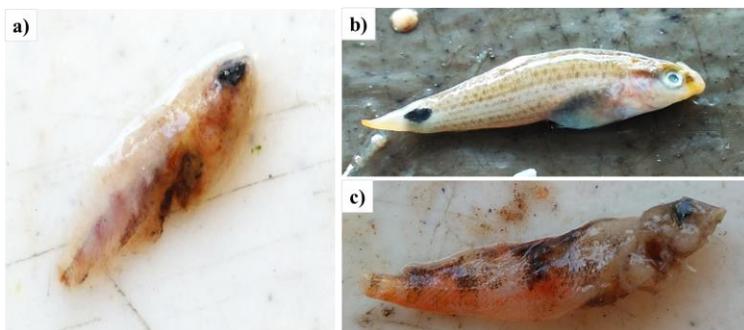


Figura 13. Ejemplo de peces encontrados en los contenidos estomacales del pez león en el SAV, es evidente el relativo bajo grado de digestión y la conservación de los patrones de coloración a) *Coryphopterus personatus/hyalinus*, b) *Halichoeres burekae*, c) *Malacoctenus triangulatus*.

Las presas fueron designadas en 20 ítems, sin embargo, sobre la base de características macroscópicas y patrones de coloración, los peces teleósteos fueron agrupados en la clase Actinopterygii, que incluyó el orden Perciformes, tres familias (Labridae, Pomacentridae y Gobiidae), cinco géneros y cinco especies (*Coryphopterus personatus/hyalinus*, *Malacoctenus triangulatus*, *Halichoeres burekae*, *Halichoeres bivittatus* y *Thalassoma bifasciatum*). Mientras que el grupo de los crustáceos debido al alto grado de digestión en el que fueron encontrados el nivel de identificación fue muy grueso, quedando la mayoría a nivel de clase (Tabla 5).

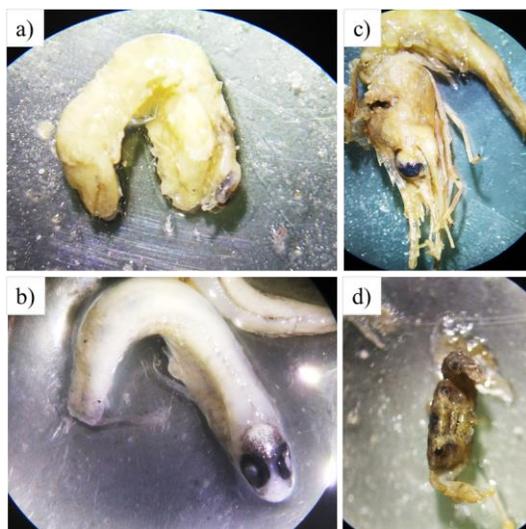


Figura 14. Ejemplo de algunos organismos con un mayor grado de digestión en los estómagos del pez león; a) Crustáceo de la familia Callinassidae, b) *Coryphopterus personatus/hyalinus*, c) Crustáceo de la familia Penaeidae, d) Crustáceo de la familia Xanthidae.

Los peces teleósteos resultaron el componente alimentario más importante de acuerdo a los valores del porcentaje del IIR (Anexo I, Fig. 6), fue la familia Labridae la que sumó los valores más altos, seguida por Gobiidae y por la familia de crustáceos Penaeidae. Las familias con menor representatividad fueron Callianassidae y Xanthidae (Anexo I, Fig. 7). De acuerdo a los valores del IIR fue *Coryphopterus* spp. El ítem presa más importante en la dieta del pez león (Anexo I, Fig. 8) seguido por la especie endémica *H. burekae*. Los crustáceos se hicieron presentes en la dieta del pez león ocupando el quinto y sexto lugar de importancia con los ítems “crustáceos no identificados” y peneidos (Fig. 15 y Anexo I. Tabla 1).

Tabla 5. Ítems identificados en el contenido estomacal del pez león en el SAV.

<b>ITEMS</b>			
<b>Clase</b>	<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Especie</b>
Actinopterygii		NO IDENTIFICADO	
Malacostraca		NO IDENTIFICADO	
Malacostraca	Callianassidae	NO IDENTIFICADO	
Actinopterygii	Gobiidae	NO IDENTIFICADO	
Actinopterygii	Labridae	NO IDENTIFICADO	
Malacostraca	Penaeidae	NO IDENTIFICADO	
Actinopterygii	Pomacentridae	NO IDENTIFICADO	
Malacostraca	Xanthidae	NO IDENTIFICADO	
Actinopterygii	Pomacentridae	<i>Chromis</i>	NO IDENTIFICADO
Actinopterygii	Gobiidae	<i>Coryphopterus</i>	NO IDENTIFICADO
Actinopterygii	Labrisomidae	<i>Malacoctenus</i>	NO IDENTIFICADO
Malacostraca	Penaeidae	<i>Panaeus</i>	NO IDENTIFICADO
Actinopterygii	Pomacentridae	<i>Stegastes</i>	NO IDENTIFICADO
Actinopterygii	Labridae	<i>Halichoeres</i>	NO IDENTIFICADO
Malacostraca	Penaeidae	<i>Trachypenaeus</i>	NO IDENTIFICADO
Actinopterygii	Labridae	<i>Thalassoma</i>	<i>bifasciatum</i>
Actinopterygii	Labridae	<i>Halichoeres</i>	<i>bivittatus</i>
Actinopterygii	Labridae	<i>Halichoeres</i>	<i>burekae</i>
Actinopterygii	Gobiidae	<i>Coryphopterus</i>	<i>personatus/hyalinus</i>
Actinopterygii	Labrisomidae	<i>Malacoctenus</i>	<i>triangulatus</i>

Los ítems se agregaron a grupos funcionales del modelo en ECOPATH. Aunque, algunos no pudieron ser añadidos debido a la que no se contó con la información taxonómica suficiente. Finalmente, en el modelo de balance de masas, los ítems de la dieta del pez león se distribuyeron en los grupos funcionales: cangrejos carnívoros, cangrejos omnívoros, crustáceos decápodos, peces carnívoros pequeños, peces plactívoros pequeños, peces omnívoros pequeños,

*Coryphopterus personatus/hyalinus*, *Halichoeres burekai*, *Elacatinus jarocho* y *Elacatinus redimiculus*.

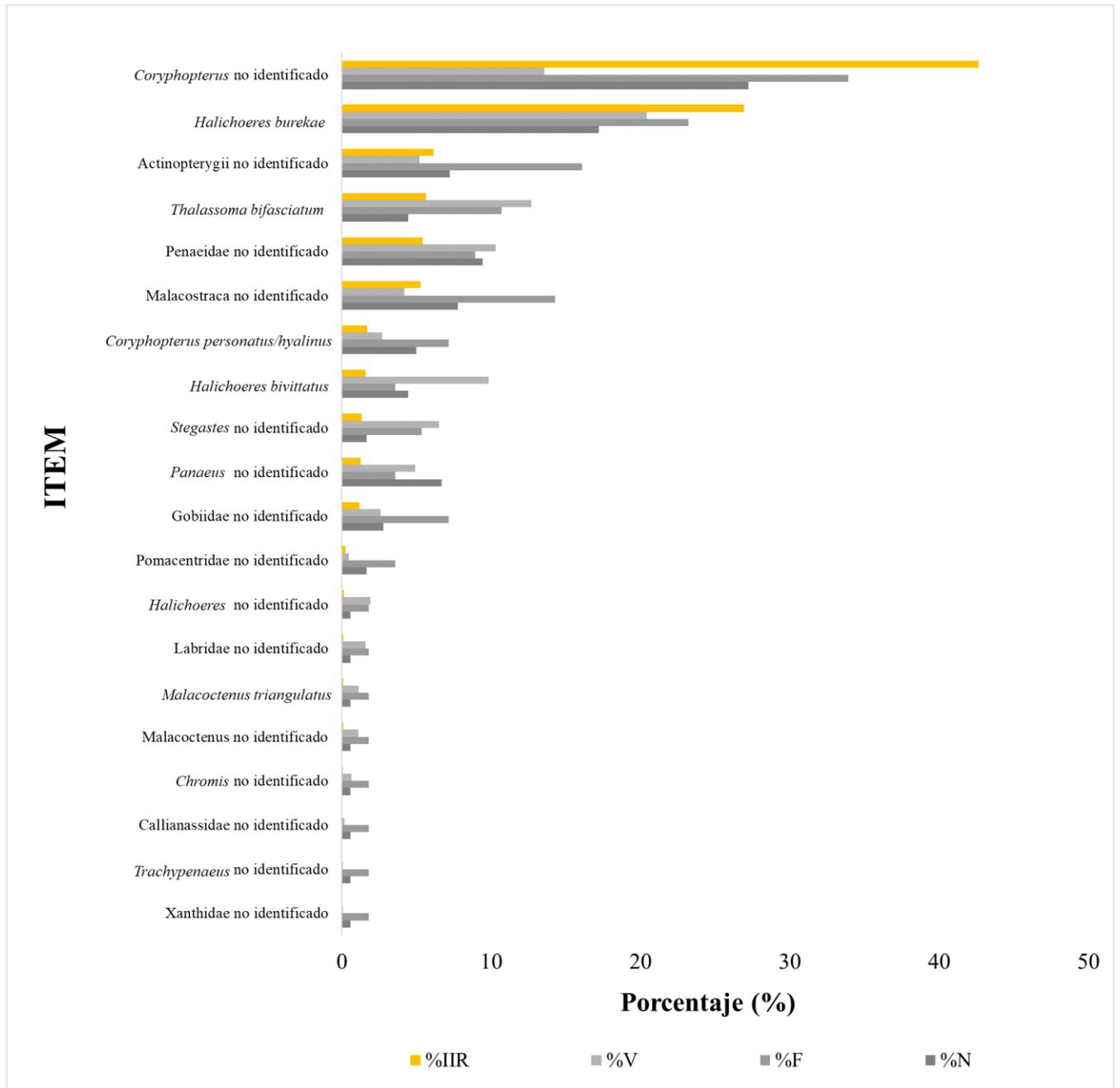


Figura 15. Porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR), porcentaje gravimétrico (%V), porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%F) y porcentaje numérico (%N) de los ítems identificados en el contenido estomacal del pez león en el SAV.

## Modelación de la comunidad de peces arrecifales a largo plazo

El sistema se conformó por 77 grupos funcionales, los cuales son una representación general de la trama trófica en el SAV (Tabla 7). Dichos grupos funcionales estuvieron compuestos por una o más especies (Anexo 1. Tabla 2).

La producción total del SAV fue equivalente a 369.033 t/km<sup>2</sup>/año; la extracción por parte de la pesca es aproximadamente de 3.106 t/km<sup>2</sup>/año (8.4% de la producción). La presión de la pesca se realiza sobre 25 grupos funcionales, lo que involucra un amplio rango de niveles tróficos. Se pescan desde las Chopas que representan el nivel trófico más bajo hasta los tiburones con un nivel trófico de 4.29 y representa el más elevado en el modelo. El nivel trófico promedio que extrae la pesca es de 3.4. La mayor presión de captura se realiza en 15 grupos funcionales que representan niveles tróficos por arriba de 3 (Tabla 4 y Anexo I. Tabla 5).

Por otro lado, la producción primaria en el sistema fue igual a 2,247.233 t/km<sup>2</sup>/año y se espera que en cada km<sup>2</sup> del SAV se pueda encontrar una biomasa de 216.08 toneladas a lo largo de un año. El índice de omnivoría representó un valor de 0.226 y el índice de conectancia fue igual a 0.101 (tabla 6).

Tabla 6. Estadísticos básicos del modelo de la invasión del pez león en el SAV construido en Ecopath.

<b>Parámetro</b>	<b>Valor</b>	<b>Unidad</b>
Promedio del nivel trófico de la pesca	3.4	
Índice de conectancia	0.101	
Índice de omnivoría del sistema	0.226	
Producción primaria	2247.233	t/km <sup>2</sup> /año
Producción del sistema	369.033	t/km <sup>2</sup> /año
Biomasa total (excluyendo detritus)	216.086	t/km <sup>2</sup>
Biomasa total de pesca	3.106	t/km <sup>2</sup> /año

Tabla 7. Grupos funcionales que conformaron el modelo de invasión del pez león en el SAV.

No.	Grupo Funcional	No.	Grupo Funcional	No.	Grupo funcional	No.	Grupo funcional
1	Diatomeas	21	Pulpo	41	Sierra	61	Escáridos grandes
2	Dinoflagelados	22	Opisthobranchios	42	Barracuda	62	Escáridos medianos
3	Cianofitas	23	Bivalvos pequeños	43	Peces carnívoros medianos de arrecife	63	Escáridos pequeños
4	Algas carnosas	24	Bivalvos grandes	44	Peces depredadores en arena	64	<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i>
5	Algas calcáreas	25	Gasterópodos ramoneadores	45	Peces clupeidos	65	<i>Halichoeres burekai</i>
6	Algas encostrantes	26	Gasterópodos carnívoros	46	Peces pelágicos medianos	66	<i>Elacatinus jarocho</i>
7	Pastos	27	Erizos <i>Diadema</i>	47	Peces piscívoros medianos	67	<i>Elacatinus redimiculus</i>
8	Zoop copepodos	28	Erizos de espina mediana	48	Peces detritívoros de arrecife	68	<i>Hypoplectrus castroaguirrei</i>
9	Zoop apendicularia	29	Erizos de espina pequeña	49	Chopas	69	Delfines
10	Zoop ostracoda	30	Pepinos de vida libre	50	Peces cirujano	70	Pelicanos
11	Corales globosos pólipos grande	31	Pepinos fijos	51	Peces detritívoros de arena	71	Patos
12	Corales globosos pólipos chico	32	Asteroideos/crinoideos	52	Peces haemulidos	72	Gaviotas
13	Corales laminares	33	Cangrejos carnívoros	53	Peces carnívoros pequeños	73	Fragatas y gallitos
14	Corales ramificados	34	Cangrejos omnívoros	54	Peces coralívoros	74	Tortugas
15	Esponjas tubulares/globosas	35	Crustáceos decápodos	55	Peces engraulidos	75	MOP ríos
16	Esponjas incrustantes	36	Amfípodos/isópodos	56	Peces planctívoros pequeños	76	Pez león
17	Anélidos de vida libre carnívoros	37	Rayas	57	Grandes cabrillas	77	Detritus
18	Anélidos de vida libre herbívoros	38	Tiburones	58	Peces omnívoros medianos		
19	Anélidos fijos filtradores	39	Carángidos	59	Peces omnívoros pequeños		
20	Anélidos de vida libre depositívoros	40	Escómbridos	60	<i>Bodianus/Balistes</i>		

### **Escenario 1: pesca del pez león reducida en 50%**

El crecimiento del pez león en este escenario tuvo un crecimiento acelerado en los primeros años, debido a la poca extracción del mismo, alcanza la asíntota a los seis años con una biomasa relativa de 2.6.

En la figura 16 donde están representados los grupos funcionales que no forman parte de la dieta del pez león, en general, tres grupos funcionales fueron afectados de manera positiva: erizos del género *Diadema*; mismo que tuvo el valor más alto de biomasa, peces del complejo *Bodianus/Balistes* y asteroideos/crinoideos. Dos grupos fueron afectados negativamente: los peces carnívoros pequeños y las grandes cabrillas; en este último más acentuado el efecto. El grupo de las rayas fue afectado de ambas maneras en diferentes tiempos, en principio su biomasa se redujo en 1%, pero la población del pez león al llegar a la asíntota, las rayas se recuperan e incrementan, finalmente su biomasa relativa se estabiliza en un 1% por encima del valor de equilibrio.

En el mismo escenario, donde se muestran de manera simultánea la respuesta de las especies endémicas y las presas del pez león se observa que la mayoría de grupos funcionales tienen un fuerte decremento de su biomasa. Cuando el pez león alcanza la asíntota, los grupos funcionales se estabilizan. Uno de los grupos funcionales más afectado fue el de los peces carnívoros pequeños, mientras que una de las especies endémicas más afectada fue *H. burekae*. La especie *E. jarocho* fue la única que tuvo un impacto positivo a pesar de ser depredado en pequeñas proporciones por el pez león (Fig. 17).

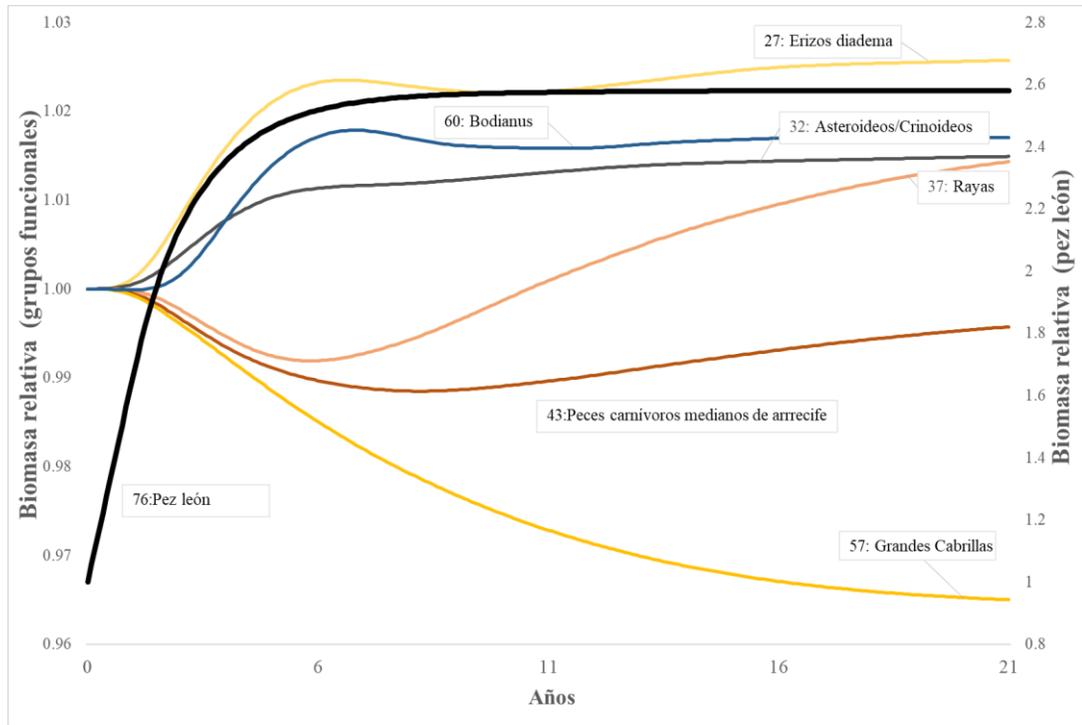


Figura 16. Escenario I. Esfuerzo de extracción del pez león reducido por mitad: Especies no presas del pez león en el SAV.

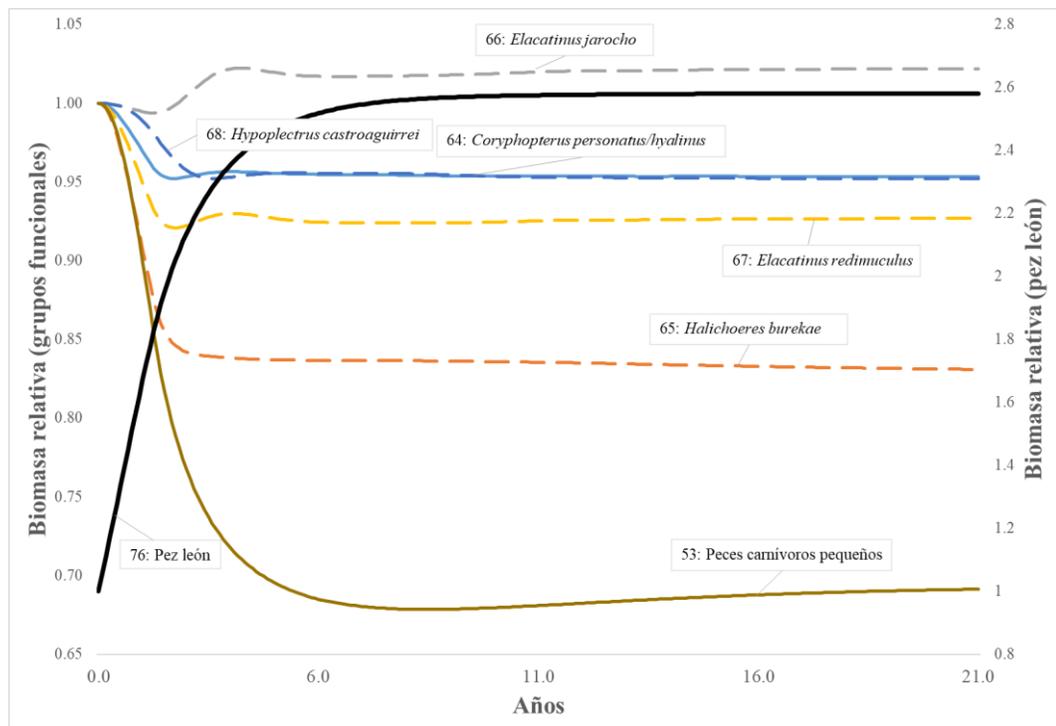


Figura 17. Escenario I. Esfuerzo de extracción del pez león reducido por mitad. Presas y especies endémicas; las últimas se muestran con líneas intermitentes.

## **Escenario 2: pesca del pez león incrementada en 50%**

La biomasa del pez león se ve severamente afectada por la pesca, la población del invasor disminuye hasta desaparecer del sistema alrededor del onceavo año.

En la figura 18 se muestra la respuesta de 11 grupos funcionales después del incremento de 1.5 veces la extracción del pez león por la pesca. Dos grupos son beneficiados con la desaparición del pez león: las grandes cabrillas, las cuales aumentan su biomasa relativa hasta un 12% a su valor inicial; y los peces carnívoros medianos de arrecife, estos aumentaron su biomasa relativa en un 50%, resultaron ser el grupo más beneficiado en este escenario. Las rayas tienen un aumento de biomasa en los primeros años, pero al desaparecer el pez león del sistema comienza la reducción de su biomasa. Los grupos que tuvieron una pérdida de biomasa relativa más significativa fueron los erizos del género *Diadema* y las rayas; el resto de los grupos también se vieron afectados negativamente pero su pérdida de biomasa no fue tan pronunciada.

En la figura 19 se muestra de manera particular la respuesta de cuatro especies endémicas y el grupo funcional peces carnívoros pequeños que fueron los mayormente beneficiados con la ausencia del pez león. La especie endémica con mayor aumento de biomasa fue *H. burekae*. Ningún grupo funcional se ve afectado por la desaparición del pez león pues todos incrementan su biomasa relativa, excepto *E. jarocho* tuvo la mayor pérdida de biomasa de entre todos grupos.

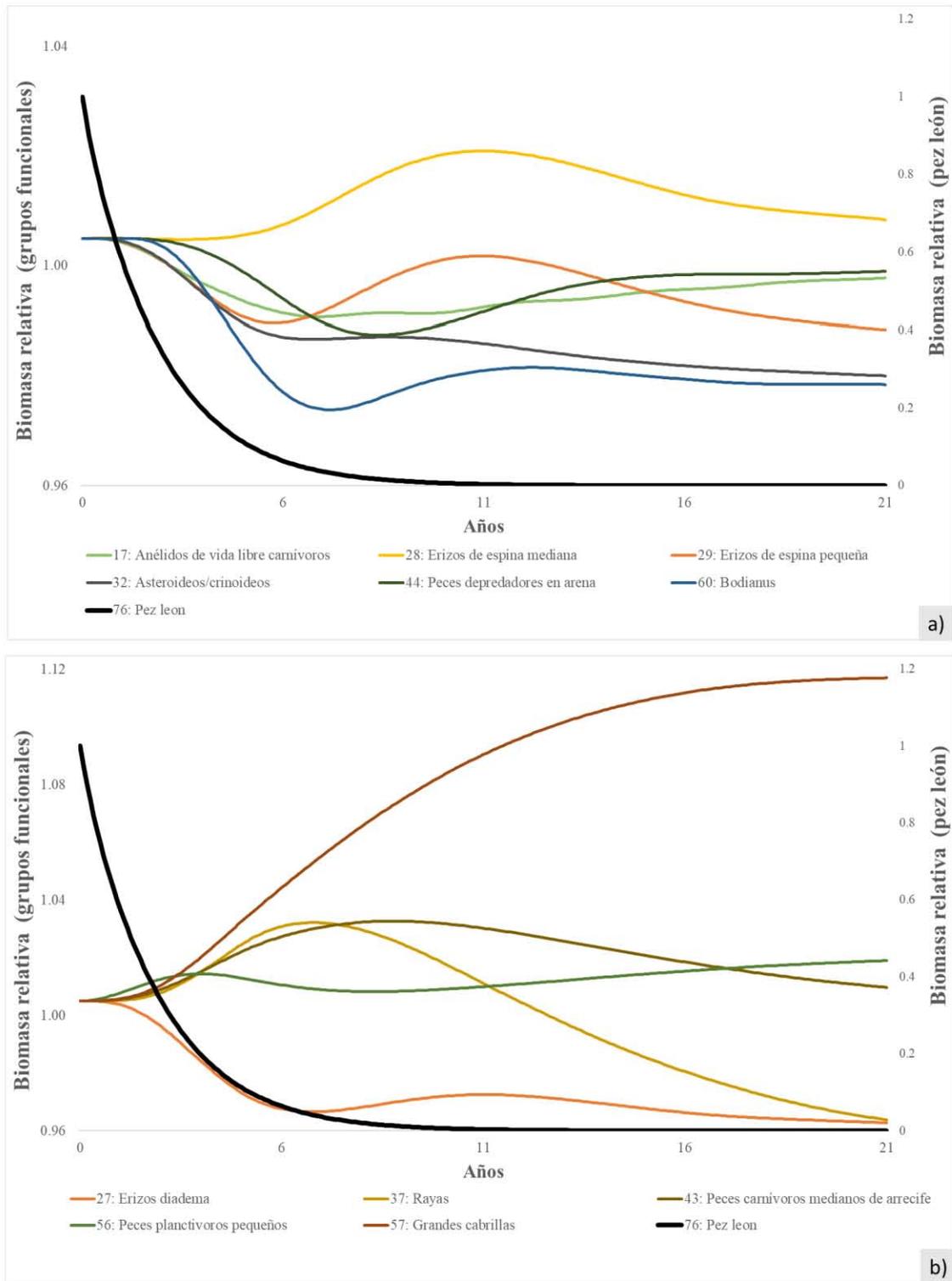


Figura 18. Escenario II. Extracción del pez león incrementada por mitad. En a) y b) se muestran las especies no presas del pez león en el SAV.

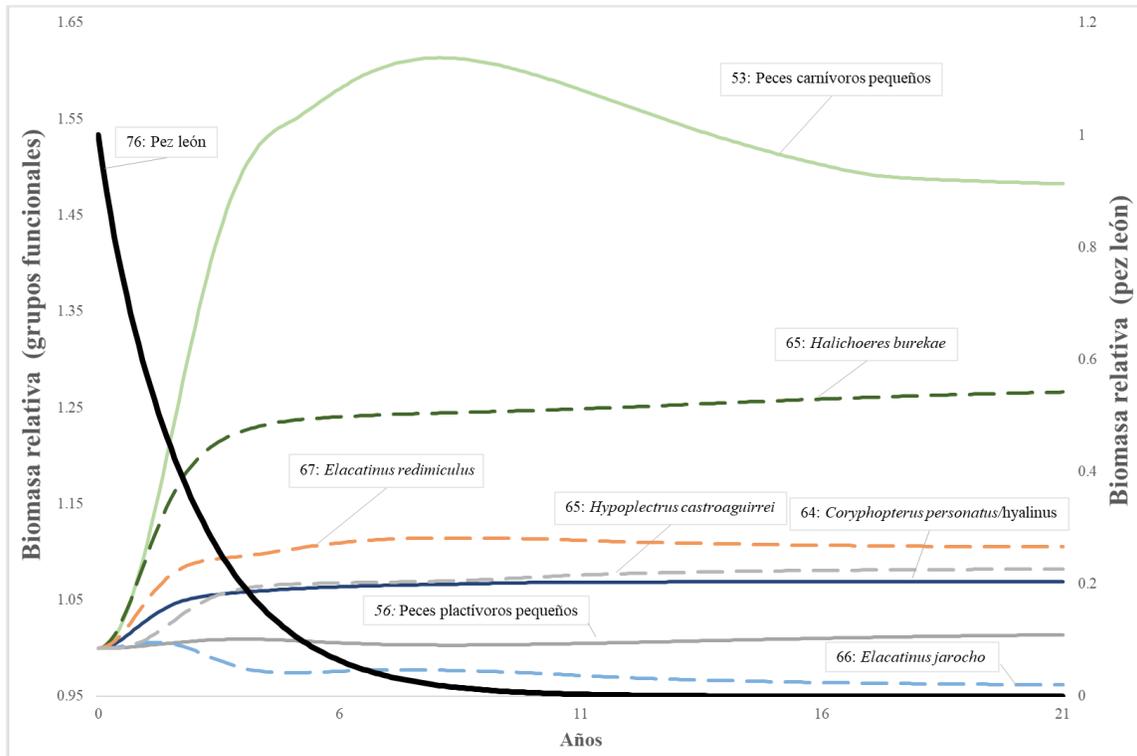


Figura 19. Escenario II. Esfuerzo de extracción del pez león incrementado por mitad. Presas y especies endémicas; las últimas se muestran con líneas intermitentes.

### **Escenario 3: pesca del pez león al doble del esfuerzo inicial**

Al igual que en el escenario anterior, el pez león desaparece del sistema; sin embargo, sucede antes de los seis años.

Varios grupos funcionales mostraron un cambio significativo en la biomasa después de la disminución significativa de la población del pez león en el SAV. Los cambios más notables son los exhibidos por los peces carnívoros medianos de arrecife y las grandes cabrillas, los primeros aumentan significativamente su biomasa en el ecosistema, el segundo grupo la incrementa puntualmente, pero retorna al punto de equilibrio en el año 16. Otros grupos, como los erizos del género *Diadema*, los peces del complejo *Bodianus/Balistes* y las rayas presentan una acentuada disminución en su biomasa. El resto de los grupos funcionales mostró cambios de diferente magnitud a través del tiempo de simulación (Fig. 20).

En la figura 21 se muestra que la especie endémica con mayor aumento en su biomasa relativa fue *H. burekae* respectivamente, mientras que el grupo funcional presa más favorecido fue el de los peces plactívoros pequeños. La especie *E. jarocho* presentó reducción en su biomasa relativa, que se observaron como oscilaciones de aproximadamente 5% por debajo del valor inicial.

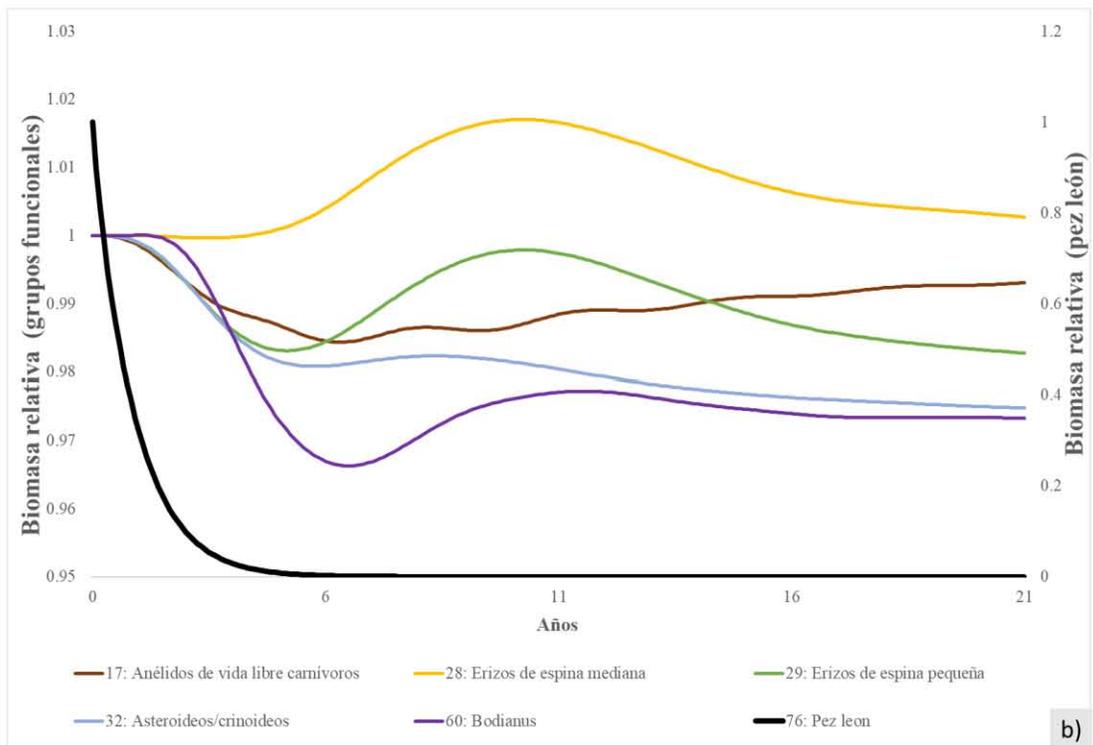
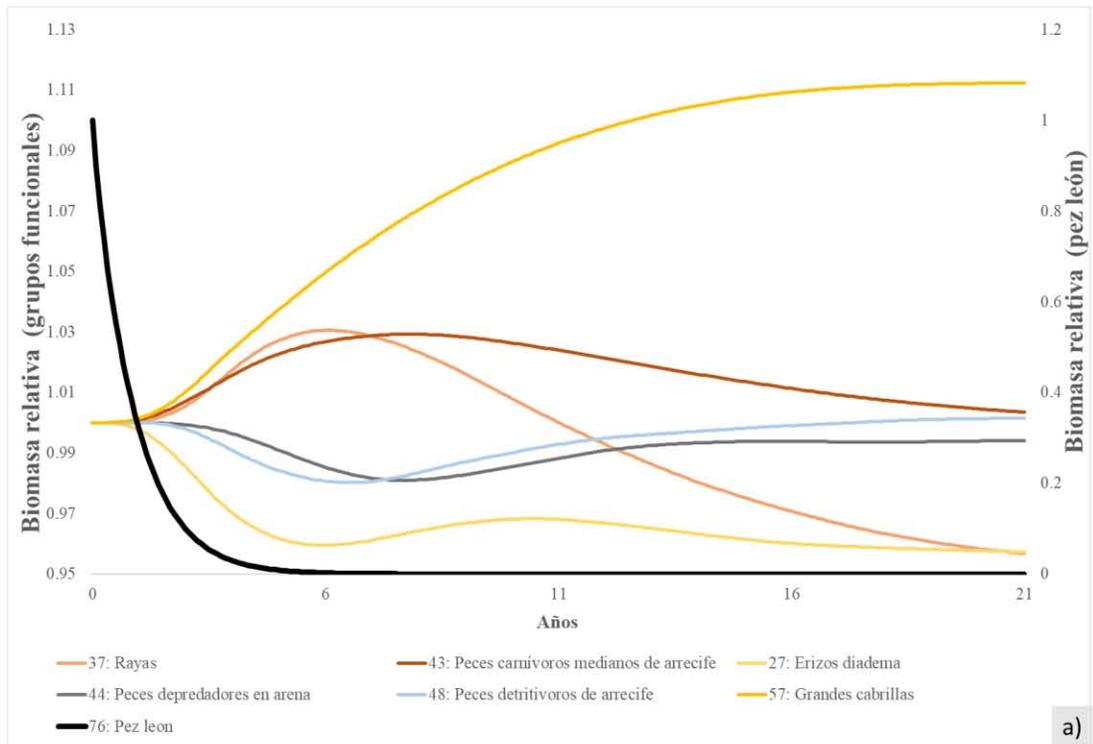


Figura 202. Escenario III. Doble esfuerzo en la extracción del pez león: Especies no presas del pez león en el SAV.

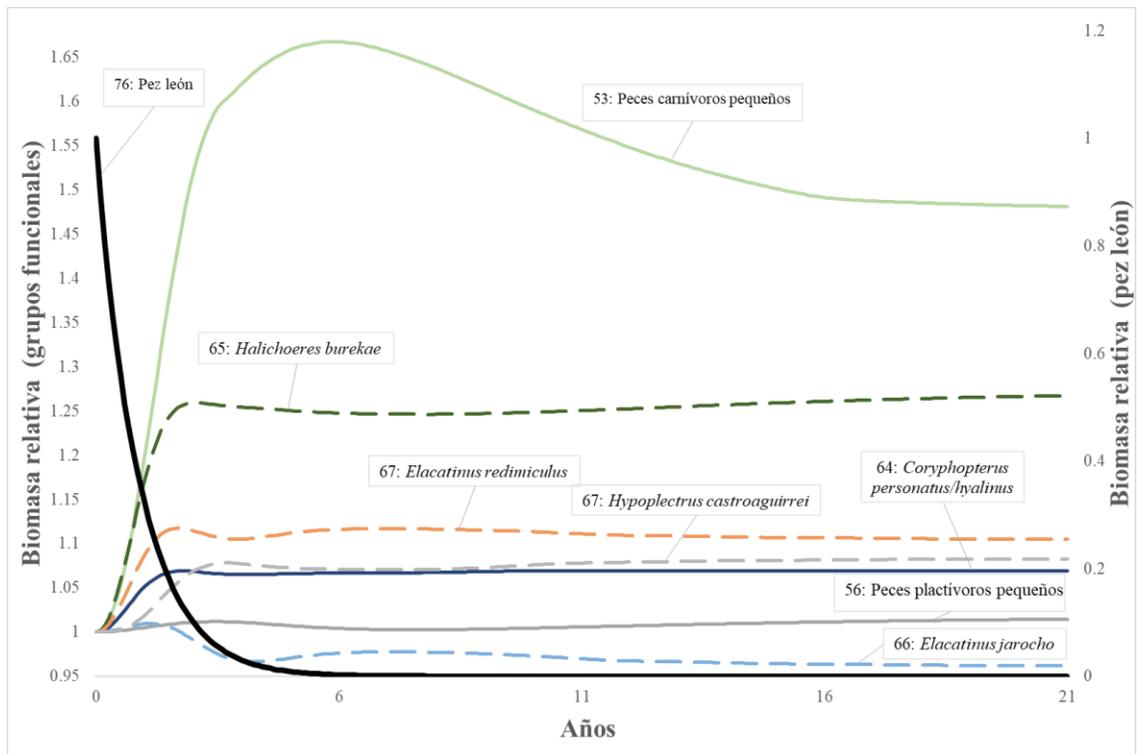


Figura 213. Escenario III. Doble esfuerzo en la extracción del pez león. Presas y especies endémicas; las últimas se muestran con líneas intermitentes.

# DISCUSIÓN

---

## **Esfuerzo de muestreo: monitoreo**

La base de datos del muestreo es abundante en información. Contempla más de 10 años de monitoreo por lo que se pueden hacer evaluaciones del estado de conservación del área natural protegida y sus impactos (Nicholson & Jennings 2004), como lo es en este caso la invasión del pez león.

Antes de la invasión del pez león, 19 especies no habían sido registradas; dos de ellas endémicas. Probablemente la especie *H. atlahua* no se reportó con anterioridad debido a que esta fue descrita hasta el 2013 (Tavera & Acero 2013). Se menciona a *H. floridae* como especie no reportada, sin embargo, existen debates respecto a la distribución de esta especie (Victor 2012), pues se carece de información contundente que defina que la especie se distribuye en el SAV. La especie *E. redimiculus* fue descrita en el 2007 (Taylor & Akins 2007) y la carencia de registro probablemente se debió a que se trata de una especie criptica con un máximo de longitud total de 2 cm.

Entre las especies no registradas en la etapa posterior al registro del pez león en el SAV tres pertenecieron a la familia Serranidae y dos de la familia Lutjanidae, todas de interés comercial. Por lo que la carencia de registro de estas podría estar más relacionada con la pesca (Brewer *et al.* 2013, García-Urueña *et al.* 2015a) que con la competencia por recursos, principalmente por alimento con el pez león (traslape de dietas en este modelo, peces piscívoros medianos: 24.2% y grandes cabrillas 37.1%) (Lesser & Slattery 2011, Pantoja-Echevarría 2016).

La especie *Scarus taeniopterus* perteneciente a la familia Scaridae tampoco fue registrada después de la invasión del pez león. Estudios han registrado a diversas especies de esta familia como presas de este depredador (Albins & Hixon 2008, Morris & Akins 2009, Muñoz *et al.* 2011, Valdez-Moreno *et al.* 2012, Côté *et al.* 2013, García-Rodríguez 2015, Pimiento *et al.* 2015) y su vulnerabilidad a la depredación ha sido explicada por sus rasgos morfológicos y conductuales (Green & Côté 2014). Por lo cual, su ausencia en los muestreos posteriores al registro del pez león si puede ser consecuencia de dicha invasión; se observó que su abundancia ha disminuido, así como la probabilidad de hallarlos (Anexo 1. Fig. 1 y 2).

Se sabe que la depredación del pez león promueven la pérdida de diversidad de la comunidad de los peces arrecifales (Albins & Hixon 2008, Albins 2013), sin embargo, parece que en el SAV esto no sucede. Por el contrario, ocurrió un aumento de riqueza después de su llegada. Este fenómeno sugiere que el pez león al ser un cazador oportunista (García-Rodríguez 2015), promueve el aumento de la biodiversidad por la liberación de competencia que ejercen las especies de peces dominantes en este ecosistema (Rodríguez 2006).

Anteriormente, Pérez-España *et al.* (2015) había reportado en el SAV un grupo de especies de peces dominantes. Esta evidencia podría asociarse a la hipótesis del disturbio intermedio (Connell 1978); pues el pez león no ha alcanzado densidades poblacionales tan elevadas como en otros sitios (Whitfield *et al.* 2007, Green & Côté 2009, Agudo & Klein-Salas 2014, Elise *et al.* 2015, García-Rodríguez 2015, García-Urueña *et al.* 2015b, Alemu I. 2016). Esta hipótesis propone que eventos de baja intensidad o poca frecuencia promueven al aumento de la riqueza de especies por la disminución de la abundancia de especies dominantes.

Durante el periodo de invasión del pez león, también se registró una segunda especie invasora: *N. cyanomos*. Esta especie es zooplanctónica al igual que *C. multilineata*, una especie de Pomacentrido nativa del Atlántico. En el estudio de Robertson *et al.* (2016) se sugiere que estas especies son competidoras. Si en el SAV sucede un alto consumo de *C. multilineata* por parte del pez león, este podría ser un facilitador para *N. cyanomos* por liberación de competencia (Rivera-Higueras *et al. in litt.*).

### **Cambios en la abundancia de peces arrecifales y el pez león**

La densidad de la comunidad de peces del SAV presenta un patrón de menor densidad cada cuatro años, el cual ya se había reportado por Pérez-España *et al.* (2015) sin embargo, se desconoce con precisión qué factores determinan dichas fluctuaciones, se ha mencionado a la pesca como una de las principales explicaciones (Brewer *et al.* 2013). El patrón descrito se conserva aún después de la invasión del pez león, no obstante, la recuperación de la densidad de la comunidad de peces necesita de un par de años más, con respecto al tiempo de recuperación antes de la llegada del pez león, lo cual denota que la presencia del pez león afecta la resiliencia de la comunidad de peces del SAV.

## Dieta del pez león

Las tallas de los peces león analizados fueron semejantes a las anteriormente reportadas en el área de estudio (Acevedo-Lezama 2015); sin embargo, el porcentaje de estómagos con contenido estomacal identificable fue más bajo que en otros trabajos (Morris & Akins 2009, Dahl & Patterson 2014; Arredondo-Chávez 2016).

En la dieta del pez león se observó una mayor incidencia hacia los teleósteos. Este resultado podría explicarse por las tallas de los peces león examinados, pues la mayor frecuencia se encontró entre las tallas 16 y 22 cm. Algunos autores mencionan que en la medida que incrementa la talla del pez león, disminuye la frecuencia de consumo de crustáceos (Morris & Akins 2009, Arredondo-Chávez *et al.* 2016).

Entre las especies de peces consumidas por el pez león, destacan las pertenecientes a la familia Labridae, lo cual coincide con lo reportado en la literatura (Morris & Akins 2009, Muñoz *et al.* 2011, Côté *et al.* 2013, García-Rodríguez 2015, Pimiento *et al.* 2015, Rocha *et al.* 2015, Arredondo-Chávez *et al.* 2016); es importante resaltar que el pez león presenta un consumo elevado sobre la especie endémica *H. burekae* (Acevedo-Lezama 2015). Aunque la especie tiene una distribución más amplia comparada con las demás especies endémicas de la región (Robertson *et al.* 2015), es importante tomar en cuenta que el pez león habita en todas las áreas de distribución de *H. burekae* y un alto consumo de esta especie podría afectar su tamaño poblacional y ponerla una situación de vulnerabilidad crítica. La preocupación es fundamentada pues el estudio de Rocha *et al.* (2015) quienes reportaron que en su área de estudio la especie que ocupa el mayor porcentaje de la dieta del pez león es una especie endémica de la misma familia, *H. socialis*, actualmente catalogada como especie en peligro (Rocha 2015).

La familia Gobiidae estuvo representada por el complejo de especie *Coryphopterus personatus/hyalinus*. Cabe mencionar que el comportamiento del complejo de especies es muy parecido al de la especie endémica *E. jarocho*, incluso es común hallarlos formando pequeños bancos (Taylor & Akins 2007). Sería recomendable realizar estudios donde se utilicen técnicas moleculares para la identificación de las presas consumidas pues estas amplían la riqueza de los resultados de identificación (Côté *et al.* 2013); esto sería importante para esclarecer si el pez león podría ser el responsable de su disminución poblacional debido a su consumo.

Finalmente, las proporciones de la dieta del pez león obtenidas a partir del trabajo de campo fueron conservadas en su integridad en la medida de lo posible y se agregó el valor 0.0999 en la importación (la importación está definida como el consumo de presas que no son parte del sistema) (Anexo 1. Tabla 4). El valor de la importación se mantuvo de esta manera debido a que hubo taxones identificados como presas del pez león que no estuvieron incluidos en ningún grupo funcional esto daba al modelo mayor realidad (Christensen *et al.* 2005).

### **Modelación de la comunidad arrecifal a largo plazo**

El modelo generado en Ecopath otorga evidencias que pueden promover un mejor conocimiento de lo que sucede en el SAV (Christensen *et al.* 2005). Este no representa la compleja realidad de este ecosistema, pero sin duda los resultados obtenidos permiten hacer predicciones que de otro modo no podrían realizarse.

El modelo incluyó 25 grupos funcionales que son extraídos por la pesca, incluyendo al pez león. Estos representan aproximadamente a las 89 especies que se pescan en el SAV (Jiménez-Badillo *et al.* 2008). La extracción de organismos para la pesca se concentra en grupos funcionales de nivel trófico parecidos al del pez león (nivel trófico 3.7) como lo son las grandes cabrillas (nivel trófico 3.9), los peces piscívoros medianos (nivel trófico 3.7) o los peces Haemulidos (nivel trófico 3.5). Si la pesca en el sitio no está correctamente regulada, se podría estar liberando presión por competencia por el recurso al pez león resultando en el incremento de sus números poblacionales; pues se sabe que el mal manejo de pesquerías en ecosistemas arrecifales desestabiliza el sistema (Bascompte & Melián 2009).

Los diferentes escenarios de simulación probados en el modelo muestran de manera consistente que uno de los grupos funcionales más afectados es el de las grandes cabrillas. Una buena alternativa podría ser una mayor regulación de la pesca de depredadores nativos y remplazarla por la del pez león. Cabe resaltar que la carne del pez león tiene un sabor y textura parecido al del mero y es rico en Omegas (Morris Jr *et al.* 2011).

Aunque se ha incentivado la pesca sobre el pez león en los lugares que ha invadido (Malpica-Cruz *et al.* 2016), en el SAV no ha existido continuidad en el fomento de su pesca. Tal vez se deba a que el buceo no es tan popular como en muchos sitios del Caribe. Además es un

organismo que requiere cuidado en su manejo debido a sus espinas venenosas, su captura no es tan sencilla como la de otros peces (Cohen & Olek 1989; Dahl & Patterson 2017; Farquhar 2017).

El modelo reveló la fuerte presión de sufren las grandes cabrillas en el SAV (Jiménez-Badillo *et al.* 2008). Pues la presencia/ausencia del pez león provoca fuertes cambios en su biomasa. También se mostró una fuerte interacción entre grandes cabrillas y las rayas, debido a que las grandes cabrillas son sus depredadores. Se observa que, si la población de las grandes cabrillas incrementa, aumenta la presión por depredación sobre las rayas provocando oscilaciones en la biomasa de las rayas en el tiempo.

También se evidenció la posible existencia de una cascada trófica entre los grupos funcionales pez león - peces carnívoros pequeños – erizos del género *Diadema*. Anteriormente se había reportado el consumo de equinodermos por las especies que constituyen el grupo funcional peces carnívoros pequeños (Clifton & Motta 1998). En esta interacción tri-trófica el pez león se alimenta de los peces carnívoros pequeños que estos a su vez se alimentan de erizos del género *Diadema* (Pérez España *et al. in litt.*). Se han hallado cascadas tróficas en otros ecosistemas evidenciados por la presencia/ausencia de depredadores (Estes & Duggins 2010; Ripple & Beschta 2012). Esta cascada representa un resultado completamente inesperado, pues ocurre un beneficio a un grupo funcional de herbívoros altamente valorados en los arrecifes coralinos por su contribución en la disminución de la cobertura algal (Bak *et al.* 1984).

Esta proyección podría representar la primera secuela positiva en un arrecife después de la invasión del pez león pues este modelo sugiere que si la densidad de peces león aumenta en 2.6 veces su biomasa relativa (13.65 peces león/hectárea), podríamos observar este resultado benéfico. Especialmente porque se ha registrado el incremento de algas calcáreas en los arrecifes coralinos y la reducción de peces herbívoros (Hughes 1994; Brokovich *et al.* 2010). De existir *in situ* esta cascada trófica se podrían evaluar medidas que tengan como consecuencia el incremento de la densidad población de *Diadema* sp. y contribuir a la reducción de algas en el SAV. El excesivo crecimiento de algas tiene serias implicaciones para la comunidad de corales pues inhiben su crecimiento y reclutamiento (McCook *et al.* 2001) y produce lo que se conoce como cambio de fase, que es el fenómeno en el que un arrecife dominado por corales cambia por uno dominado por algas (Done 1992).

La única especie endémica que se ve afectada negativamente por la rápida desaparición del pez león en el sistema es *E. jarocho*. Esto es debido a que las poblaciones de *C. personatus/hyalinus* no disminuyen su biomasa, lo que provoca una mayor competencia hacia la especie endémica. La competencia se debe a que en este modelo se les atribuyó a ambos grupos funcionales el mismo tipo de dieta, aunque con diferentes proporciones.

El pez león es una especie invasora que ha tenido diversas implicaciones por integrarse a los diferentes ecosistemas marinos. Sin embargo, en este estudio se visualizan algunos eventos que abre a nuevas interrogantes. ¿Es el pez león tan perjudicial como se ha expuesto en trabajos previos? ¿Está provocando eventos de sucesión en los arrecifes coralinos? Y, por último ¿Qué papel juega el pez león en la regulación de presas en ecosistemas donde los grupos de especies de niveles tróficos similares tienen disminuciones poblacionales?

Las estrategias de manejo en el SAV deben promover y facilitar la pesca del pez león para integrarla a la pesca local, así como promover la conservación de los depredadores nativos para evitar la fuerte dominancia de unas cuantas especies.

## CONCLUSIONES

---

La abundancia del pez león en el SAV no se ha incrementado como en otras áreas. No ha alcanzado números poblacionales tan altos como en el Caribe o la Florida. La población del pez león muestra una fuerte relación con la dinámica de la comunidad de peces arrecifales.

El incremento de riqueza de especies en el SAV observado tras la invasión del pez león, apoya la hipótesis de disturbio intermedio y su invasión favorece la llegada de otras especies invasoras.

La dieta del pez león descrita para ejemplares recolectados actualmente en el SAV es consistente con el espectro de presas reportados con anterioridad. La especie más importante en la dieta del pez león en el SAV es por mucho el lábrido *Halichoeres burekae*.

Las grandes cabrillas fueron el grupo funcional que presentó los mayores efectos negativos en los diferentes escenarios de simulación probados en el modelo de balance de biomásas. Además del efecto de la aparición de la especie invasora, la pesca ejerce una fuerte presión sobre este recurso por lo cual se recomienda su regulación.

Los grupos beneficiados fueron en su mayoría equinodermos, principalmente los erizos del género *Diadema*; organismos que contribuyen al control de la cobertura algal. Estos son beneficiados por un efecto de cascada trófica. La disminución de los peces carnívoros pequeños favorece el incremento de este tipo de erizos.

Las especies de peces endémicos se vieron afectadas por el consumo del pez león. Sin embargo, la competencia entre el complejo de especies *C. personatus/hyalinus* y la especie *E. jarocho* es más fuerte que el impacto que puede tener la depredación del pez león sobre las poblaciones de *E. jarocho*. Esta competencia entre los dos góbidos se debe a que tienen un elevado traslape de dietas.

## REFERENCIAS

---

- Acevedo-Lezama D. (2015). Ecología alimentaria del pez león (*Pterois* spp) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, suroeste del Golfo de México. Tesis Licenciatura, Instituto Tecnológico de Boca del Río.
- Agudo E., Klein-Salas E. (2014). Lionfish abundance, size structure and spatial distribution along the Venezuelan coast (*Pterois volitans*, Pteroinae: Scorpaenidae). *Rev de Biol Trop* 62:151–158.
- Albins M. A. (2013). Effects of invasive Pacific red lionfish *Pterois volitans* versus a native predator on Bahamian coral-reef fish communities. *Biol Invasions* 15:29–43.
- Albins M. A., Hixon M.A. (2008). Invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 367:233–238.
- Alemu-I. J. B. (2016). The status and management of the lionfish, *Pterois* sp. in Trinidad and Tobago. *Mar Pollut Bull* 109:402–408.
- Allesina S., Bodini A., Pascual M. (2009). Functional links and robustness in food webs. *PhilosTrans R Soc B Biol Sci* 364:1701–1709.
- Anderson W., Carpenter K. E., Gilmore G., Milagrosa-Bustamante G., Robertson R. (2015). *Hypoplectrus castroaguirrei*. The IUCN List of Threat Species 2015: 8235.
- Arias-González J. E., González-Gándara C., Cabrera J. L., Christensen V. (2011). Predicted impact of the invasive lionfish *Pterois volitans* on the food web of a Caribbean coral reef. *Environ Res* 111:917–925.
- Arredondo-Chávez A. T., Sánchez-Jiménez J. A., Ávila-Morales O. G., Torres-Chávez P., Herrerías-D. Y., Medina-Nava M., Madrigal-Guridi X., Campos-Mendoza A., Domínguez-Domínguez O., Caballero-Vázquez J. A. (2016). Spatio-temporal variation in the diet composition of red lionfish, *Pterois volitans* (Actinopterygii: Scorpaeniformes: Scorpaenidae), in the Mexican Caribbean: Insights into the ecological effect of the alien invasion. *Acta Ichthyol Piscat* 46:185–200.
- Bak R., Carpay M., Ruyter van Steveninck E. de (1984). Densities of the sea urchin *Diadema antillarum* before and after mass mortalities on the coral reefs of Curagao. *Mar Ecol Prog Ser* 17:105–108.
- Bascompte J., Melián C. (2009). Trophic Modules for Complex Food Webs. *Ecol Soc Am* 86:2868–2873.
- Betancur-R. R., Hines A., Acero-P. A., Ortí G., Wilbur A. E., Freshwater D.W. (2011). Reconstructing the lionfish invasion: Insights into Greater Caribbean biogeography. *J Biogeogr* 38:1281–1293.

- Bräger Z., Moritz T. (2016). A scale atlas for common Mediterranean teleost fishes. *Vertebr Zool* 66:275–386.
- Brewer T. D., Cinner J. E., Green A., Pressey R. L. (2013). Effects of Human Population Density and Proximity to Markets on Coral Reef Fishes Vulnerable to Extinction by Fishing. *Conserv Biol* 27:443–452.
- Brokovich E., Ayalon I., Einbinder S., Segev N., Shaked Y., Genin A., Kark S., Kiflawi M. (2010). Grazing pressure on coral reefs decreases across a wide depth gradient in the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 399:69–80
- Bumbeer J., Rocha R. M., Bornatowski H., Robert M. D. C., Ainsworth C. (2017). Predicting impacts of lionfish (*Pterois volitans*) invasion in a coastal ecosystem of southern Brazil. *Biol Invasions* 20: 1–18.
- Bussing W. A. (1983). Los peces de la familia Labridae de la Costa Pacífica de Costa Rica. *Biol Trop* 32: 81-98.
- Camarena-Luhrs T., Gray-vallejo E., Liaño-carrera F. (2017). Localización y Superficies de los Principales Edificios Arrecifales y Definición de Grupos Morfo-Funcionales en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. In: *Memorias X Congreso de Áreas Protegidas*.
- Cardoso P., Rigal F., Carvalho J. C. (2017) Bat: Biodiversity Assessment Tools. R Package Version, pp 156.
- Chávez E. A., Tunnell J. W., Wither K. (2007). Coral Reefs of the Southern Gulf of Mexico. Reef Zonation and Ecology: Veracruz shelf and Campeche bank. Texas A & M University Press, capítulo 5:2-37.
- Christensen V., Pauly D. (1992) ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecol Modell* 61:169–185.
- Christensen V., Pauly D. (1993). *Trophic models of Aquatic Ecosystems*, pp 390.
- Christensen V., Walters C. J., Pauly D. (2005). *Ecopath with Ecosim: A User's guide*, pp 154.
- Clifton K. B., Motta P. J. (1998). Feeding Morphology, Diet, and Ecomorphological Relationships among Five Caribbean Labrids (Teleostei, Labridae). *Copeia* 4:953–966.
- Cohen A. S., Olek A. J. (1989). An extract of lionfish (*Pterois volitans*) spine tissue contains acetylcholine and a toxin that affects neuromuscular transmission. *Toxicon* 27:1367–1376.
- Connell J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199:1302–1310.
- Côté I. M., Green S. J., Morris J. A., Akins J. L., Steinke D. (2013). Diet richness of invasive Indo-Pacific lionfish revealed by DNA barcoding. *Mar Ecol Prog Series* 472:249–256.

- Côté I. M., Smith N. S. (2018). The lionfish *Pterois* sp. invasion: Has the worst-case scenario come to pass?. *J Fish Biol* 92:660–689.
- Dahl K. A., Patterson W. F. (2014). Habitat-specific density and diet of rapidly expanding invasive red lionfish, *Pterois volitans*, populations in the northern Gulf of Mexico. *PLoS ONE* 9:1-13.
- Dahl K., Patterson W. (2017). Targeting an Invader: The Hunt for Lionfish and Management Solutions. *Fisheries* 42:440–444.
- Diario Oficial de la Federación (1992). “Se declara área natural protegida con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano”. Tomo CDLXVII. No. 17. 25 de agosto, México D. F.
- Diario Oficial de la Federación (2012). “Se declara Área Natural Protegida, con el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano”. Tercera Sección: Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Tomo DCCX. No. 21. 29 de noviembre, México D. F.
- Done T.J. (1992). Phase-Shifts in Coral-Reef Communities and Their Ecological Significance. *Hydrobiologia* 247:121–132.
- Elise S., Urbina-Barreto I., Boadas-Gil H., Galindo-Vivas M., Kulbicki M. (2015). No detectable effect of lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) invasion on a healthy reef fish assemblage in Archipelago Los Roques National Park, Venezuela. *Mar. Biol.* 162:319–330.
- Estes J. A., Duggins D. O. (2010). Sea Otters and Kelp Forests in Alaska: Generality and Variation in a Community Ecological Paradigm. *Ecol Soc Ame.* 65:75–100.
- Farquhar S. D. (2017). A brief review of gears associated with Invasive lionfish removals. *J Aquacul, Fisheries & Fish Science A* 1: 1–6
- Ferreira C. E. L., Luiz O. J., Floeter S. R., Lucena M. B., Barbosa M. C., Rocha C. R., Rocha L. A. (2015) First record of invasive lionfish (*Pterois volitans*) for the Brazilian coast. *PLoS ONE* 10:1–5.
- Fishelson L. (1997). Experiments and observations on food consumption, growth and starvation in. *Environ Biol Fishes* 50:391–403
- Flores-Del Moral L. F., Tello-Musi J. L., Martínez-Pérez J. A. (2011). Descripción de una nueva especie del género *Hypoplectrus* (Actinopterygii: Serranidae) del Sistema Arrecifal Veracruzano, suroeste del Golfo de México. *Rev Zool* 22:1–10.
- García-Rodríguez A. (2015). Principales relaciones ecológicas del pez león (*Pterois volitans/miles*) en arrecifes de La Habana, Cuba. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Marinas. La Habana, Cuba, pp 138.

- García-Urueña R., Acero A., Coronada-Carrascal V. (2015a). Reef fish community in presence of the lionfish (*Pterois volitans*) in Santa Marta, Colombian Caribbean. *Rev MVZ Córdoba* 20:4989–5003.
- Garzóno-Ferreira J., Acero-P. A. (1989). Los peces Gobiidae de los arrecifes colombiano. III. El género *Coryphopterus*. *An. Inst. Invest. Mar Punta Betín* 19: 59-99.
- Godínez-Ortega J. L., Ramírez-García P., Pedraza-Venegas K. (2009). Cambios en la flora béntica de Arrecife Hornos (Veracruz, México). *Rev Espec en Ciencias Quim* 12:59–65.
- Green S. J., Akins J. L., Maljkovic A., Côté I. M. (2012). Invasive lionfish drive Atlantic coral reef fish declines. *PLoS ONE* 7:1–3.
- Green S. J., Côté I. M. (2009). Record densities of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Coral Reefs* 28:107.
- Green S. J., Côté I. M. (2014). Trait-based diet selection: Prey behaviour and morphology predict vulnerability to predation in reef fish communities. *J Anim Ecol* 83:1451–1460.
- Hughes T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* (80) 265:1547–1551.
- IUCN (2012) Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1.
- Johnston M. W., Purkis S. J. (2011). Spatial analysis of the invasion of lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Mar Pollut Bull* 62:1218–1226
- Jiménez-Badillo M.L., Pérez-Eespaña H., Vargas-Hernández J.M., Cortés S.J.C. y Flores P.P. 2006. Catálogo de Especies y Artes de Pesca Artesanal del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Veracruzana. 189 p. ISBN: 968-834-714-0.
- Lawrence G. A., Won K. (1986a). An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. Part 1. Department of Environmental Regulation, Florida State university, pp 326.
- Lawrence G. A., Won K. (1986b). An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. Part 2. Department of Environmental Regulation, Florida State university, pp 770.
- Layman C. A., Allgeier J. E. (2012). Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in The Bahamas. *Mar Ecol Prog Ser* 448:131–141.
- Lesser M. P., Slattery M. (2011). Phase shift to algal dominated communities at mesophotic depths associated with lionfish (*Pterois volitans*) invasion on a Bahamian coral reef. *Biol Invasions* 13:1855–1868.
- Lodge D. M. (1993). Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends Ecol Evol* 8:133–137.
- Lönnstedt O. M., McCormick M. I. (2013). Ultimate Predators: Lionfish have evolved to circumvent prey risk assessment abilities. *PLoS One* 8:1-8.

- Luque G.M., Bellard C., Bertelsmeier C., Bonnaud E., Genovesi P., Simberloff D., Courchamp F. (2014). The 100th of the world's worst invasive alien species. *Biol Invasions* 16:981–985.
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H., Clout M., Bazzaz F. A. (2005). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Bull Ecol Soc Am* 86:249–250.
- Malpica-Cruz L., Chaves L. C. T., Côté I. M. (2016) Managing marine invasive species through public participation: Lionfish derbies as a case study. *Mar Policy* 74:158–164.
- Mateo-Cid L. E., Mendoza-González A. C. (1996). Algas marinas de Isla Verde, Veracruz, México. *Acta Botánica* 36:59–75.
- McCook L. J., Jompa J., Diaz-Pulido G. (2001). Competition between corals and algae on coral reefs: A review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs* 19:400–417.
- McCormick M. I., Allan B. J. M. (2018). Lionfish misidentification circumvents an optimized response by prey. *Conservation Physiol* 4:1-9.
- McEachran J. D., Rocha L. A. (2015). *Hypoplectrus atlahua*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015.
- Miehls A. L. J., Mason D. M., Frank K. A., Krause A. E., Peacor S. D., Taylor W.W. (2009). Invasive species impacts on ecosystem structure and function: A comparison of Oneida Lake, New York, USA, before and after zebra mussel invasion. *Ecol Modell* 220:3194–3209.
- Moral-Flores L. F. Del, Tello-Musi J. L., Reyes-Bonilla H., Pérez-España H., Martínez-Pérez J. A., Horta-Puga G., Velazco-Mendoza L.A., Castillo-Cárdenas P.A.Á. Del (2013). Lista sistemática y afinidades zoogeográficas de la ictiofauna del Sistema Arrecifal Veracruzano, México. *Rev Mex Biodivers* 84:825–846.
- Morris J. A., Akins J. L. (2009). Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Environ Biol Fishes* 86:389–398.
- Morris Jr. J. A., Thomas A., Rhyne A. L., Breen N., Akins L., Nash B. (2011) Nutritional properties of the invasive lionfish: A delicious and nutritious approach for controlling the invasion. *Aquac Aquarium, Conserv Legis Int J Bioflux Soc* 4:21–26.
- Muñoz R. C., Currin C. A., Whitfield P. E. (2011). Diet of invasive lionfish on hard bottom reefs of the Southeast USA: Insights from stomach contents and stable isotopes. *Mar Ecol Prog Ser* 432:181–193.
- Nicholson M. D., Jennings S. (2004). Testing candidate indicators to support ecosystem-based management: The power of monitoring surveys to detect temporal trends in fish community metrics. *ICES J Mar Sci* 61:35–42.

- Nuttall M., Johnston M., Eckert R., Embesi J., Hickerson E., Schmahl G. (2014). Lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. miles* [Bennett, 1828]) records within mesophotic depth ranges on natural banks in the Northwestern Gulf of Mexico. *BioInvasions Rec* 3:111–115.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O’hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H., Oksanen M.J. (2018). *Vegan: community ecology package*. R Package Version 2.4-6.
- Ortiz-Lozano L., Colmenares-Campos C., Gutiérrez-Velázquez A. (2018). Submerged Coral Reefs in the Veracruz Reef System, Mexico, and its implications for marine protected area management. *Ocean Coast Manag* 158:11–23.
- Padilla D.K., Williams S.L. (2004). Beyond ballast water: aquarium and ornamental trades as sources of invasive species in aquatic ecosystems. *Front Ecol Env* 3:131–138.
- Palomares M. L. D., Pauly D. (1998). Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar Freshw Res* 49:447.
- Pantoja-Echevarría L. M. (2016). Superposición de la dieta del pez león con la de peces nativos de nivel trófico similar en tres localidades de Cuba. *Centro de Investigaciones Marinas, Universidad de La Habana*, pp 71.
- Pauly D. (1980). On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES J Mar Sci* 39:175–192.
- Pérez-España H., Ávila-Gutiérrez P. S., Melo-Merino S. M., Verumen-Solórzano P., Flores-Arévalo R. R. (2015.) Patrones interanuales e interarrecifales de las comunidades de peces, corales y equinodermos en el Sistema Arrecifal Veracruzano. In: *Aportes al conocimiento del Sistema Arrecifal Veracruzano: hacia el Corredor Arrecifal del Suroeste del golfo de México* pp 366: 159-178.
- Pezold F., Tassell J. van, Aiken K. A., Tornabene L., Bouchereau J. L., Collette B., Grubbs D., Simons J., Caruso J., Carlson J., McEachran J. D., Brenner J., Chakrabarty P., Robertson R., Tornabene L., Camarena-Luhrs T., Williams J. (2015). *Tigrigobius redimiculus*. The IUCN List of Threatened Species 2015: 8235.
- Pimiento C., Nifong J. C., Hunter M. E., Monaco E., Silliman B. R. (2015). Habitat use patterns of the invasive red lionfish *Pterois volitans*: A comparison between mangrove and reef systems in San Salvador, Bahamas. *Mar Ecol* 36:28–37.
- Pimm S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307:321–326.
- Polovina J.J. (1984). Coral Reefs Model of a Coral Reef Ecosystem. *Coral Reefs* 3:1–11
- Quijano L., Perera L., Aguilar A., Armin T. (2012). Dieta del pez león rojo, *Pterois volitans*, en el Parque Nacional Arrecife Alacranes, Sureste del golfo de México. *Proc Gulf Caribbean Fish Inst* 65:334–337.

- Ripple W. J., Beschta R. L. (2012). Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biol Conserv* 145:205–213.
- Robertson D. R., Peña E. A., Posada J. M., Claro R. (2015). Peces costeros del Gran Caribe: sistema de información en línea.  
<https://biogeodb.stri.si.edu/caribbean/es/thefishes/species/24>
- Robertson D. R., Simoes N., Rodríguez-Gutiérrez C., Piñeros V. J., Pérez-España H. (2016). An Indo-Pacific damselfish well established in the southern Gulf of Mexico: prospects for a wider, adverse invasion. *J Ocean Sci Found* 19:1-17.
- Rocha L. A. (2015) *Halichoeres socialis*, Social Wrasse. The IUCN Red List Threat Species 2015.
- Rocha L. A., Craig M. (2010). *Halichoeres burekai*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010.
- Rocha L. A., Rocha C. R., Baldwin C. C., Weigt L. A., McField M. (2015). Invasive lionfish preying on critically endangered reef fish. *Coral Reefs* 34:803–806.
- Rodríguez L.F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biol Invasions* 8:927–939.
- Santander-Monsalvo J., López-Huerta I., Aguilar-Perera A., Tuz-Sulub A. (2012). First record of the red lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758]) off the coast of Veracruz, Mexico. *Biol Invasions Records* 1:121–124.
- Santos T, Tellería L. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15:3–12.
- Schofield P. J. (2010). Update on geographic spread of invasive lionfishes (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758] and *P. miles* [Bennett, 1828]) in the Western North Atlantic Ocean, Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *Aquat Invasions* 5:117–122.
- Shigesada, N., Kawasaki, K. (1997). Biological invasions: theory and practice. Oxford University Press, UK. Cap. 2:7-34.
- Schultz E. T. (1986) *Pterois volitans* and *Pterois miles*: Two Valid Species. *Copeia* 1986:686–690.
- Semmens B. X., Buhle E. R., Salomon A. K., Pattengill-Semmens C. V. (2004). A hotspot of non-native marine fishes: Evidence for the aquarium trade as an invasion pathway. *Mar Ecol Prog Ser* 266:239–244
- Simberloff D., Parker I. M., Windle P. N. (2005). Introduced species policy, management, and future research needs. *Front Ecol Environ* 3:12–20.
- Tasell J. van, Aiken K. A., Tornabene L., Pezold F. (2015). *Elacatinus jarocho*. The IUCN List of Threatened Species 2015.

- Tavera J., Acero A. P. (2013). Description of a new species of *Hypoplectrus* (Perciformes : Serranidae) from the Southern Gulf of Mexico. *Int J Ichthyol* 19:29–38.
- Taylor M. S., Akins L. (2007). Two new species of *Elacatinus* (Teleostei: Gobiidae) from the Mexican coast of the Gulf of Mexico. *Zootaxa* 51:45–51.
- Valdez-Moreno M., Quintal-Lizama C., Gómez-Lozano R., García-Rivas M. del C. (2012). Monitoring an alien invasion: DNA barcoding and the identification of lionfish and their prey on coral reefs of the Mexican Caribbean. *PLoS ONE* 7:1–8.
- Victor B. C. (2012) *Hypoplectrus floridae* n. sp. and *Hypoplectrus ecosur* n. sp., two new barred hamlets from the Gulf of Mexico (Pisces: Serranidae): more than 3% different in COI mtDNA sequence from the Caribbean *Hypoplectrus* species flock. *J Ocean Sci Found* 5:2–19.
- Weaver D. C., Rocha L. (2007). A New Species of *Halichoeres* (Teleostei: Labridae) from the Western Gulf of Mexico. *Copeia* 2007:798–807.
- Whitfield P. E., Hare J. A., David A. W., Harter S. L., Muñoz R. C., Addison C. M. (2007). Abundance estimates of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans/miles* complex in the Western North Atlantic. *Biol Invasions* 9:53–64.
- Whitfield P. E., Gardner T., Vives S. P., Gilligan M. R., Courtenay Jr. W. R., Hare J. A. (2002). Biological invasion of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* along the Atlantic coast of North America. *Mar Ecol Prog Ser* 235:289–297.
- Wilcox C. L., Motomura H., Matsunuma M., Bowen B. W. (2017). Phylogeography of lionfishes (*Pterois*) indicate taxonomic over splitting and hybrid origin of the invasive *Pterois volitans*. *J Hered*:1–14.
- Williams A. B. (1984). Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution, Washington D. C, pp 1-62.
- Williamson M., Fitter A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661–1666.
- Winfield I., Ortiz M. (2010). Colomastigids (Amphipoda: Gammaridea: Colomastigidae) from the Veracruz Coral Reef System, SW Gulf of Mexico, with a description of two new species associated with sponges. *Sci Mar* 74:773–782.
- Winfield I., Ortíz M., Cházaro-Olvera S. (2009). A new sponge-inhabiting amphipod species (Crustacea, Gammaridea, Sebidae) from the Veracruz Coral Reef System, southwestern Gulf of Mexico. *Org Divers Evol* 9:1–8.
- Witte F., Goldschmidt T., Wanink J., Oijen M. V., Goudswaard K., Witte-maas E., Bouton N. (1992). The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environmental Biol Fishes* 34:1–28.

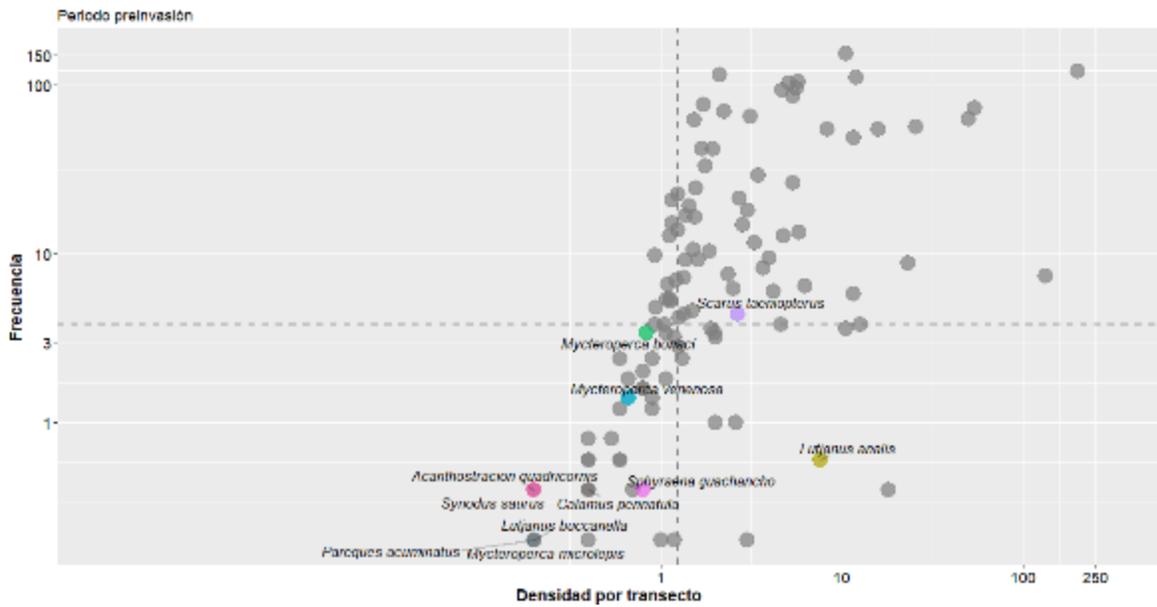
## ANEXO I

---

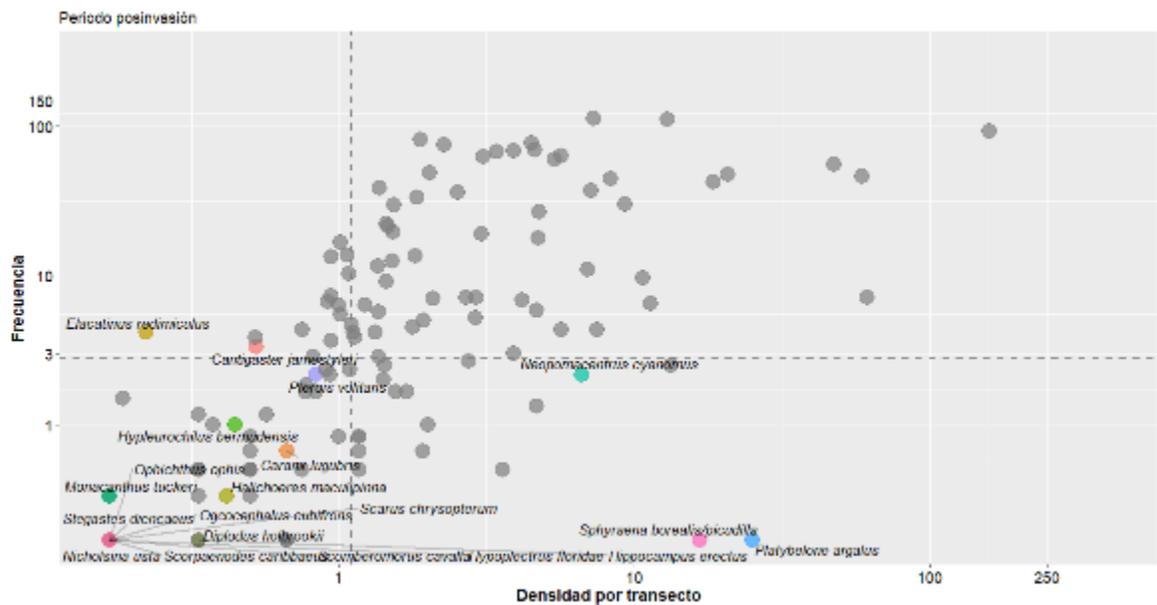
### **Esfuerzo de muestreo: monitoreo**

En general en ambas etapas las especies de interés se acomodaron en el cuadrante de menor frecuencia y abundancia pues su registro en los monitoreos es poco frecuente, se les consideró como especies raras. En la fase preinvasión las únicas especies que se ubicaron en cuadrantes donde la abundancia y frecuencia tuvieron valores más elevados fueron *S. taeniopterus* y *L. analis*. Aunque el registro de la última no fue tan frecuente; cuando se encontró se le observó en mayor número (Anexo I, Fig. 1).

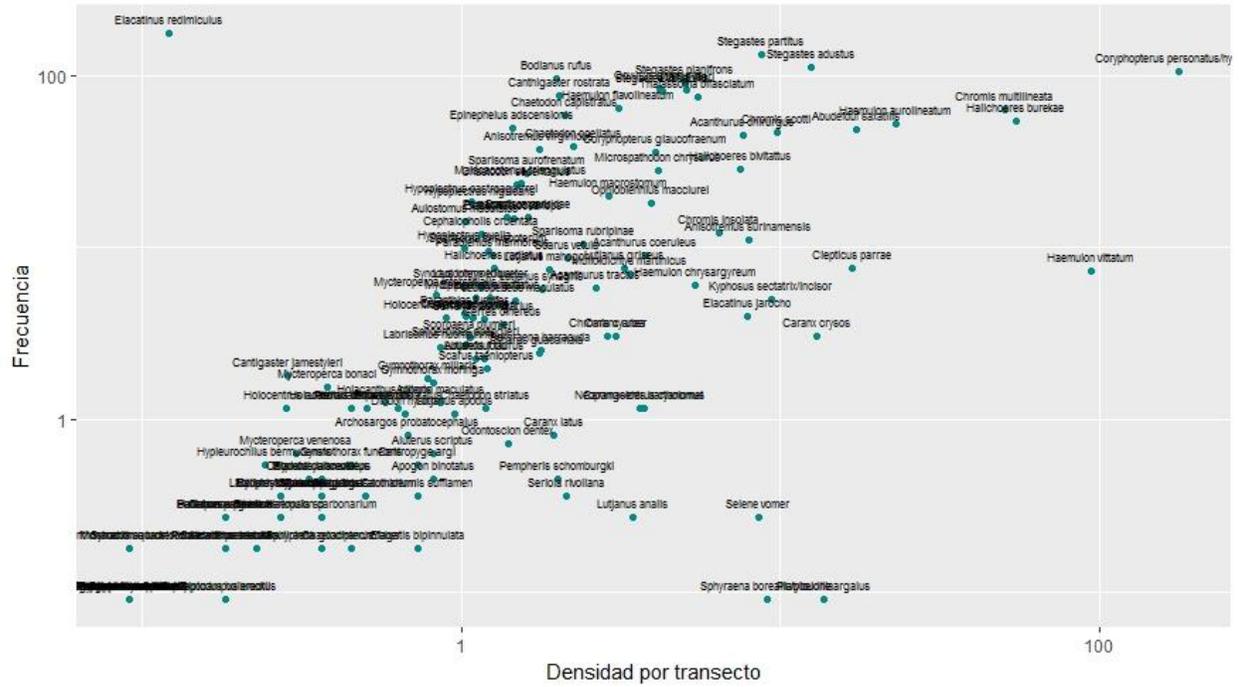
En la posinvasión fueron cuatro las especies que no fueron raras. La de mayor frecuencia, pero baja densidad fue *Canthigaster jamestyleri* mientras que las especies con mayor densidad fueron *Platybelone argalus*, *Sphyraena borealis/picudilla* y *Neopomacentrus cyanomos*. Esta última muy cerca de la mediana, por poco se hubiera podido acomodar en el eje con los valores más altos de ambas variables (Anexo I, Fig. 2).



Anexo I. Figura 1. Importancia ecológica de las especies en los monitoreos. Se señalan las especies no registradas en la etapa posterior a la invasión del pez león. Ambos ejes están elevados a logaritmo 10.

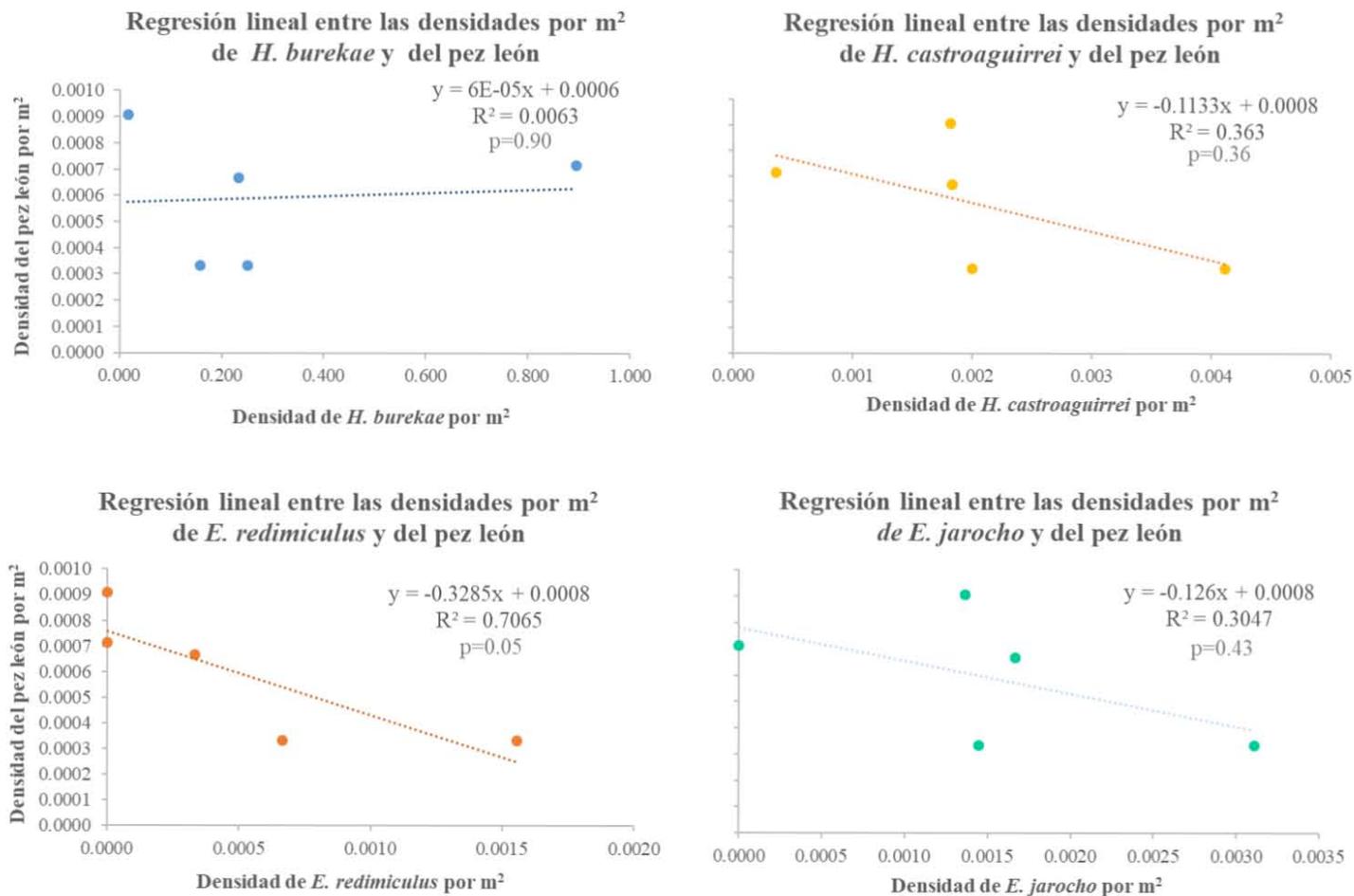


Anexo I. Figura 2. Importancia ecológica de las especies en los monitoreos posinvasión. Se señalan las especies no registradas en la etapa preinvasión del pez león. Ambos ejes están elevados a logaritmo 10.



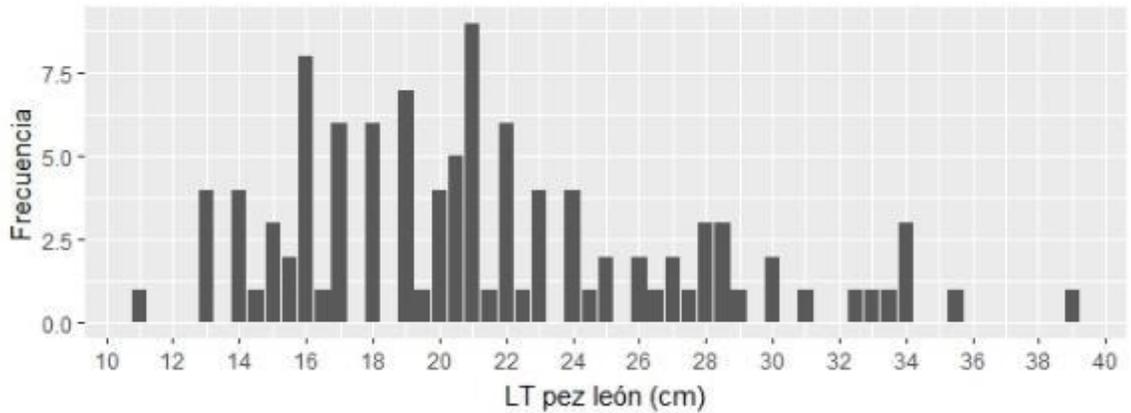
Anexo I. Figura 3. Importancia ecológica de las especies el monitoreo 2006-2017 en el SAV. Ambos ejes están elevados a logaritmo 10.

## Dinámica de la comunidad de peces arrecifales y el pez león

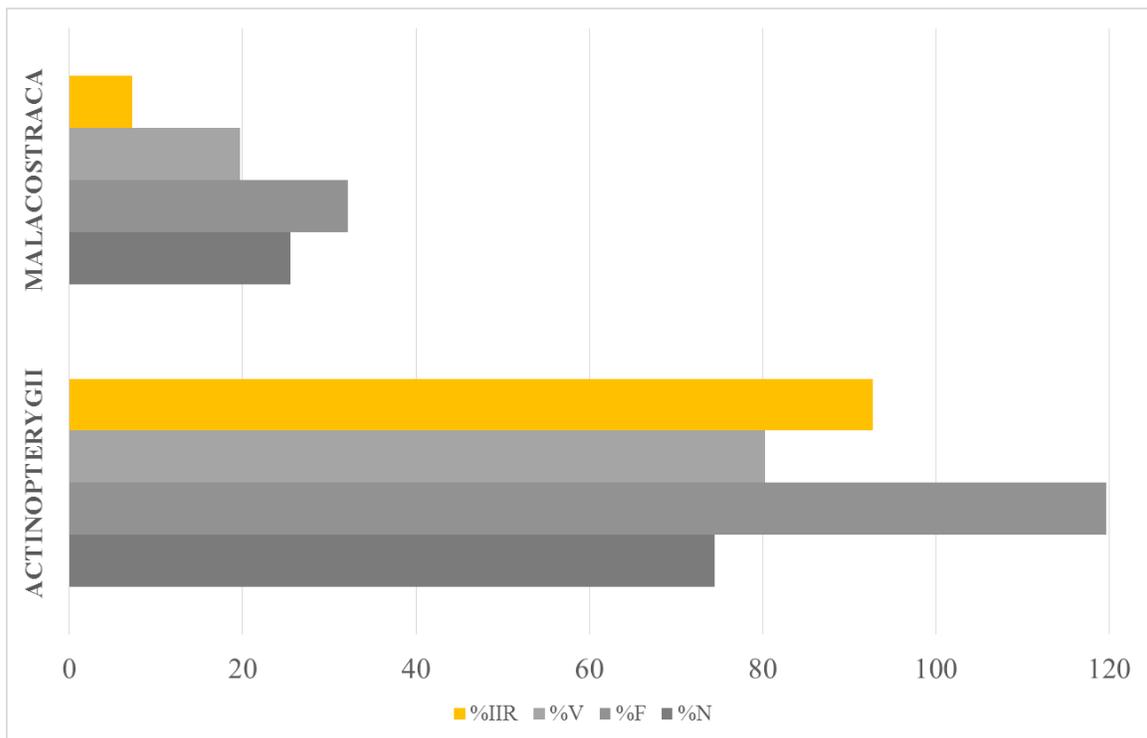


Anexo I. Figura 4. Regresiones lineales entre la densidad de especies endémicas y del pez león en el SAV.

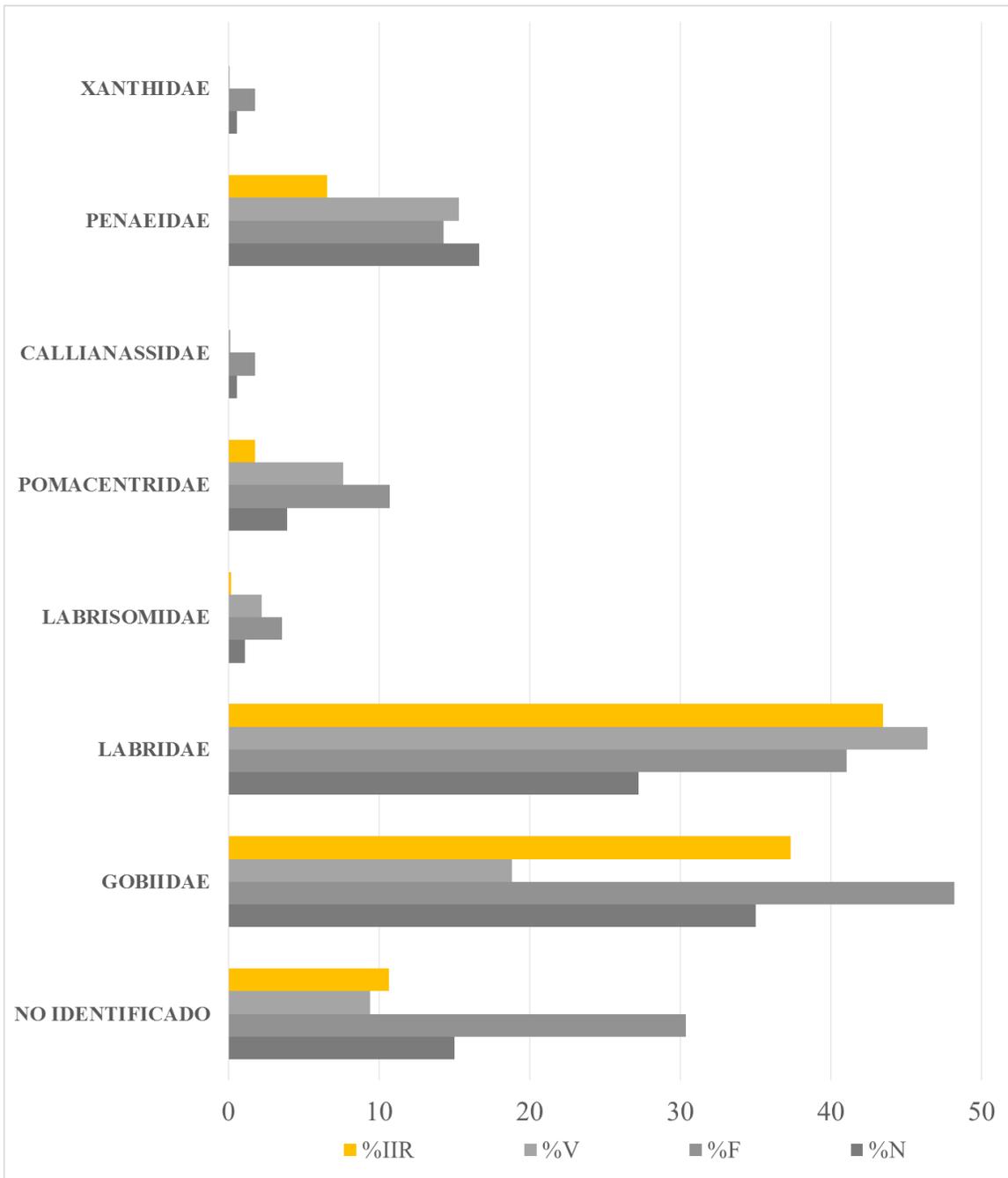
## Dieta del pez león



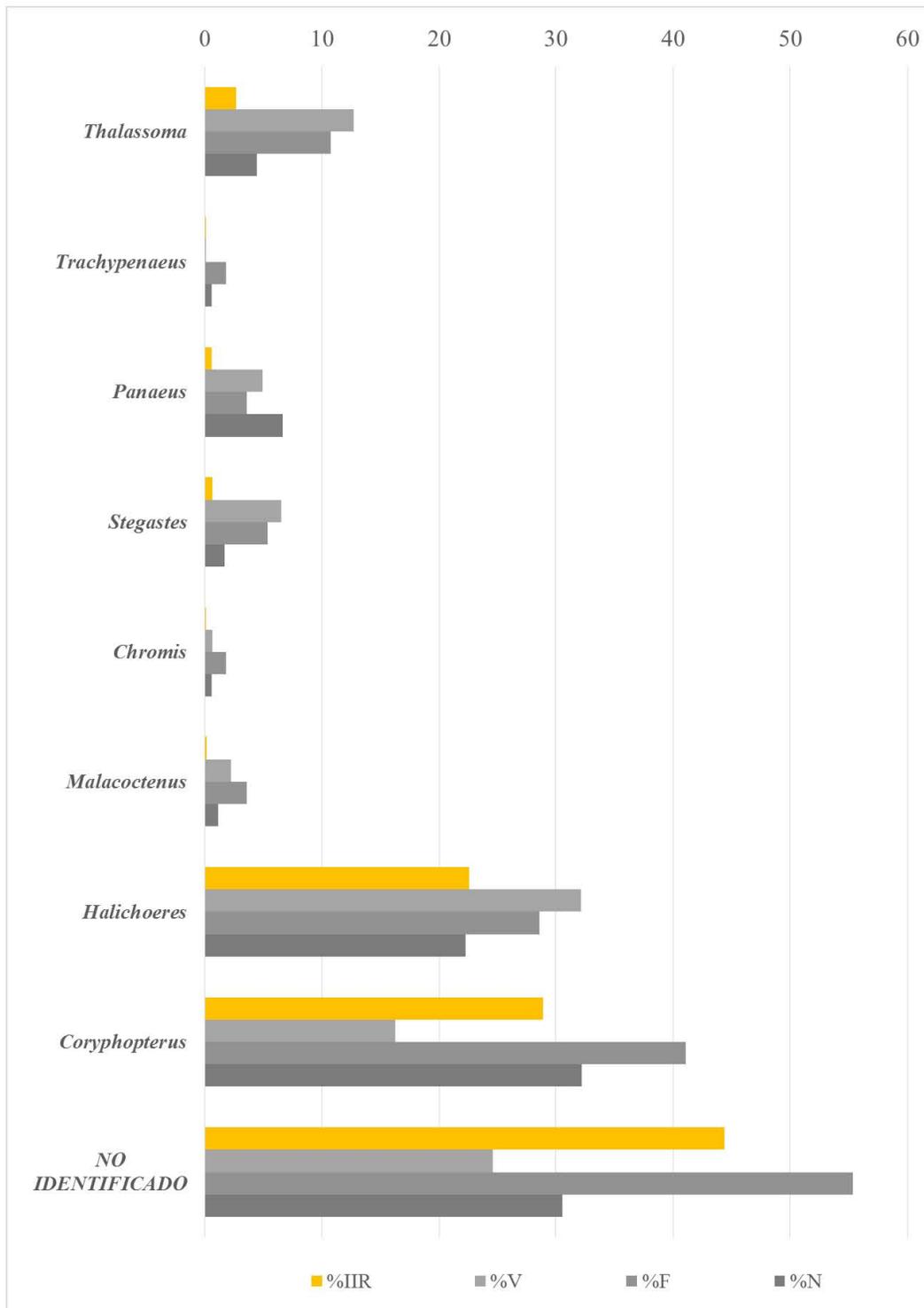
Anexo I. Figura 5. Histograma de todas las tallas de peces león analizados en el SAV.



Anexo I. Figura 6. Porcentaje de índice de importancia relativa (%IIR), volumétrico (%V), de frecuencia de ocurrencia (%F) y numérico (%N) de las clases consumidas por el pez león en el Sistema Arrecifal Veracruzano.



Anexo I. Figura 7. Porcentaje de índice de importancia relativa (%IIR), volumétrico (%V), de frecuencia de ocurrencia (%F) y numérico (%N) de las familias consumidos por el pez león en el Sistema Arrecifal Veracruzano.



Anexo I. Figura 8. Porcentaje de índice de importancia relativa (%IIR), volumétrico (%V), de frecuencia de ocurrencia (%F) y numérico (%N) de los géneros consumidos por el pez león en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

Anexo I. Tabla 1. Abundancia (N), porcentajes numérico (%N), de frecuencia de ocurrencia (%F), de peso (%V), índice de importancia relativa (IIR) y su porcentaje (%IIR) de los ítems identificados como contenido estomacal del pez león en el Sistema Arrecifal Veracruzano.

<b>ITEM</b>	<b>N</b>	<b>%N</b>	<b>%F</b>	<b>%V</b>	<b>IIR</b>	<b>%IIR</b>
Actinopterygii no identificado	13	7.22	16.07	5.20	199.57	6.15
Malacostraca no identificado	14	7.78	14.29	4.20	171.08	5.27
Callianassidae no identificado	1	0.56	1.79	0.16	1.27	0.04
Gobiidae no identificado	5	2.78	7.14	2.61	38.51	1.19
Labridae no identificado	1	0.56	1.79	1.58	3.82	0.12
Penaeidae no identificado	17	9.44	8.93	10.30	176.26	5.43
Pomacentridae no identificado	3	1.67	3.57	0.48	7.65	0.24
Xanthidae no identificado	1	0.56	1.79	0.08	1.13	0.03
Chromis no identificado	1	0.56	1.79	0.63	2.12	0.07
Coryphopterus no identificado	49	27.22	33.93	13.54	1383.12	42.63
Halichoeres no identificado	1	0.56	1.79	1.90	4.39	0.14
Malacoctenus no identificado	1	0.56	1.79	1.11	2.97	0.09
Panaeus no identificado	12	6.67	3.57	4.91	41.35	1.27
Stegastes no identificado	3	1.67	5.36	6.49	43.72	1.35
Trachypenaues no identificado	1	0.56	1.79	0.08	1.13	0.03
<i>Thalassoma bifasciatum</i>	8	4.44	10.71	12.67	183.39	5.65
<i>Halichoeres bivittatus</i>	8	4.44	3.57	9.82	50.95	1.57
<i>Halichoeres burekai</i>	31	17.22	23.21	20.43	874.16	26.94
<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i>	9	5.00	7.14	2.69	54.95	1.69
<i>Malacoctenus triangulatus</i>	1	0.56	1.79	1.11	2.97	0.09

## Modelación de la comunidad a largo plazo

Anexo I. Tabla 2. Especies que componen los grupos funcionales.

No.	Grupo Funcional	Taxa
1	Diatomeas	Principalmente <i>Chaetoceros</i>
2	Dinoflagelados	Principalmente <i>Protoperidinium</i>
3	Cianofitas	Principalmente <i>Trichodesmium erythraeum</i>
4	Algas carnosas	Principalmente <i>Hypnea, Caulerpa, dictyota, Jania</i>
5	Algas calcáreas	Principalmente <i>Halimeda</i>
6	Algas encostrantes	Principalmente <i>Corallinaceae red algae</i>
7	Pastos	<i>Thalassia testudinum</i>
8	Zoop copepodos	<i>Calanoida</i>
9	Zoop apendicularia	<i>Oikopleura longicauda, Fritillaria borealis</i>
10	Zoop ostracoda	<i>Loxocorniculum tricoratumdomina, Morkhovenia</i>
11	Corales globosos pólipos grandes	<i>Montastraea cavernosa, Colpophyllia</i>
12	Corales globosos pólipos chicos	<i>Siderastrea, Porites, Orbicella faveolata</i>
13	Corales laminares	<i>Agaricia</i>
14	Corales ramificados	<i>Acropora cervicornis, A. palmata</i>
15	Esponjas tubulares/globosas	<i>Aplysina, Geodia, Ircinia, Verongia, Callyspongia</i>
16	Esponjas incrustantes	<i>Clathria, Cliona</i>
17	Anélidos de vida libre carnívoros	<i>Hermodice carunculata, Eunicidae</i>
18	Anélidos de vida libre herbívoros	<i>Nereididae, Syllidae</i>
19	Anélidos fijos filtradores	<i>Spirobranchus y Sabellastarte</i>
20	Anélidos de vida libre depositívoros	<i>Lumbrineridae, Spionidae</i>
21	Pulpo	<i>Octopus vulgaris</i>
22	Opistobranquios	<i>Aplysia, Elysia crispata</i>
23	Bivalvos pequeños	<i>Tellina, Loph</i>
24	Bivalvos grandes	<i>Lima, Chama, Spondylus, Barbatia domingensis</i>

25	Gasterópodos ramoneadores	<i>Cerithium, Astraea</i>
26	Gasterópodos carnívoros	<i>Turbinella, Hexaplex</i>
27	Erizos <i>Diadema</i>	<i>Diadema antillarum</i>
28	Erizos de espina mediana	<i>Echinometra viridis, E. lucunter</i>
29	Erizos de espina pequeña	<i>Lytechinus williamsi, L. variegatus</i>
30	Pepinos de vida libre	<i>Holothuria, Isostichopus badionotus</i>
31	Pepinos fijos	<i>Pseudothyone belli</i>
32	Asteroideos/crinoideos	<i>Davidaster rubiginosa, Linckia, Astropecten</i>
33	Cangrejos carnívoros	Stomatopoda, Xanthidae
34	Cangrejos omnívoros	Majidae, Anomura
35	Crustáceos decápodos	Camarones decápodos
36	Amfípodos/isópodos	Isopoda, Amphipoda
37	Rayas	<i>Dasyatis americana, D. centroura, Gymnura micrura, Aetobatus narinari</i>
38	Tiburones	<i>Rhizoprionodon terraenovae, Sphyrna lewini, Carcharhinus brevipinna</i>
39	Carángidos	<i>Caranx, Trachinotus</i>
40	Escómbridos	<i>Euthynnus, Thunnus</i>
41	Sierra	<i>Scomberomorus</i>
42	Barracuda	<i>Sphyraena</i>
43	Peces carnívoros medianos de arrecife	<i>Ocyurus chrysurus, Seriola</i>
44	Peces depredadores en arena	<i>Calamus, Archosargus, Bagre, Brotula, Centropomus, Mulloidichthys</i>
45	Peces clupeidos	<i>Harengula</i>
46	Peces pelágicos medianos	Haemiramphidae, <i>Elops saurus</i>
47	Peces piscívoros medianos	<i>Lutjanus, Epinephelus adscensionis</i>
48	Peces detritívoros de arrecife	<i>Gerres cinereus, Eucinostomus</i>
49	Chopas	<i>Kyphosus sectator, K. incisor</i>
50	Peces cirujano	<i>Acanthurus chirurgus, A. coeruleus</i>
51	Peces detritívoros de arena	<i>Mugil cephalus, M. curema</i>

52	Peces haemulidos	<i>Haemulon, Anisotremus</i>
53	Peces carnívoros pequeños	<i>Halichoeres bivittatus, Thalassoma bifasciatum</i>
54	Peces coralívoros	<i>Chaetodon capistratus, C. ocellatus, C. sedentarius</i>
55	Peces engraulidos	<i>Anchoa</i>
56	Peces planctívoros pequeños	<i>Chromis multilineata, Abudedefduf saxatilis</i>
57	Grandes cabrillas	<i>Epinephelus morio, E. flavolimbatus, Mycteroperca, Lutjanus cyanopterus, Mycteroperca microlepis, M. phenax</i>
58	Peces omnívoros medianos	<i>Holacanthus bermudensis, Pomacanthus paru</i>
59	Peces omnívoros pequeños	<i>Stegastes partitus, S. adustus, S. planifrons, S. variabilis</i>
60	Bodianus/Balistes	<i>Bodianus/Balistes rufus, Balistes capriscus</i>
61	Escáridos grandes	<i>Scarus guacamaia, S. vetula</i>
62	Escáridos medianos	<i>Sparisoma rubripinne, S. viride, S. aurofrenatum, S. chrysopterum</i>
63	Escáridos pequeños	<i>Sacarus iseri, S. taeniopterus</i>
64	<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i>	<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i>
65	<i>Halichoeres burekae</i>	<i>Halichoeres burekae</i>
66	<i>Elacatinus jarocho</i>	<i>Elacatinus jarocho</i>
67	<i>Elacatinus redimiculus</i>	<i>Elacatinus redimiculus</i>
68	<i>Hypoplectrus castroaguirrei</i>	<i>Hypoplectrus castroaguirrei</i>
69	Delfines	<i>Tursiops truncatus</i>
70	Pelicanos	<i>Pelecanus occidentalis</i>
71	Patos	<i>Phalacrocorax</i>
72	Gaviotas	<i>Larus, Leucophaeus</i>
73	Fragatas y gallitos	<i>Fregata, Thalasseus, Sterna</i>
74	Tortugas	<i>Eretmochelys imbricata, Chelonia mydas</i>
75	MOP ríos	Materia orgánica particulada proveniente de ríos
76	Pez león	<i>Pterois sp.</i>
77	Detritus	Materia orgánica

Anexo I. Tabla 3. Información básica para la simulación en Ecopath.

<b>No.</b>	<b>Grupo funcional</b>	<b>P/B</b>	<b>Q/B</b>
1	Diatomeas	91.18	
2	Dinoflagelados	85.91	
3	Cianofitas	92.75	
4	Algas carnosas	73.05	
5	Algas calcáreas	15.69	
6	Algas encostrantes	12.47	
7	Pastos	10.09	
8	Zoop copepodos	15.5	52.76
9	Zoop apendicularia	11.13	38.3
10	Zoop ostracoda	13.33	64.28
11	Corales globosos pólipos grande	3.49	12.78
12	Corales globosos pólipos chico	3.75	13.78
13	Corales laminares	2.76	17.05
14	Corales ramificados	2	11.82
15	Esponjas tubulares/globosas	2.17	8.64
16	Esponjas incrustantes	2	6.8
17	Anélidos de vida libre carnívoros	2.65	11.83
18	Anélidos de vida libre herbívoros	3.18	16.38
19	Anélidos fijos filtradores	1.84	19.81
20	Anélidos de vida libre depositívoros	3.41	18.86
21	Pulpo	1.59	6.79
22	Opistobranquios	1.93	8.48
23	Bivalvos pequeños	2.19	9.23
24	Bivalvos grandes	1.27	9.22
25	Gasterópodos ramoneadores	1.86	7.28

26	Gasterópodos carnívoros	1.7	5.7
27	Erizos diadema	0.74	2.92
28	Erizos de espina mediana	0.81	2.84
29	Erizos de espina pequeña	0.83	3.11
30	Pepinos de vida libre	0.28	3.21
31	Pepinos fijos	0.25	3.27
32	Asteroideos/crinoideos	0.51	3.02
33	Cangrejos carnívoros	1.5	6.09
34	Cangrejos omnívoros	2.67	10.05
35	Crustáceos decápodos	2.56	13.57
36	Amfípodos/isópodos	3.13	14.44
37	Rayas	0.76	5.76
38	Tiburones	0.7	6.22
39	Carángidos	1.63	9.58
40	Escómbridos	0.75	5.57
41	Sierra	0.67	7.02
42	Barracuda	0.52	5.05
43	Peces carnívoros medianos de arrecife	0.51	6.29
44	Peces depredadores en arena	0.88	8.5
45	Peces clupeidos	1.9	11.32
46	Peces pelágicos medianos	1.5	12.7
47	Peces piscívoros medianos	0.7	7.05
48	Peces detritívoros de arrecife	1.99	10.06
49	Chopas	0.9	8.45
50	Peces cirujano	1.07	10.38
51	Peces detritívoros de arena	0.96	11.95
52	Peces haemulidos	1.33	9.6
53	Peces carnívoros pequeños	1.65	12.24

54	Peces coralívoros	1.99	15.24
55	Peces engraulidos	2.14	12.19
56	Peces planctívoros pequeños	1.99	13.93
57	Grandes cabrillas	0.45	3.61
58	Peces omnívoros medianos	0.51	5.39
59	Peces omnívoros pequeños	1.75	15.74
60	Bodianus/Balistes	2.53	8.97
61	Escáridos grandes	1.33	11.01
62	Escáridos medianos	3.06	21.33
63	Escáridos pequeños	4.56	35.43
64	<i>Coryphopterus personatus/hyalinus</i>	4.2	22.77
65	<i>Halichoeres burekae</i>	4.2	26.54
66	<i>Elacatinus jarocho</i>	4	39.45
67	<i>Elacatinus redimiculus</i>	4.2	49.08
68	<i>Hypoplectrus castroaguirrei</i>	2.79	22.44
69	Delfines	0.3	20
70	Pelicanos	7.2	57
71	Patos	7.2	36
72	Gaviotas	10.8	100
73	Fragatas y gallitos	7.2	50
74	Tortugas	0.45	17
75	MOP ríos	125.55	
76	Pez león	1.4	7.62
77	Detritus		

---

Anexo 1. Tabla 4. Matriz de dietas del modelo de la invasión del pez león en el SAV. Donde P es para la presa y D para el depredador.

P/D	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	
1	0.47	0.4	0.46	0	0	0	0	0.41	0.41	0	0.04	0.44	0	0	0	0.51	0.34	0.05	0	0	0	0	0.01	0.11	0	0	0	0.029	0.01	0	
2	0.13	0.11	0.14	0	0	0	0	0.12	0.12	0	0	0.13	0	0	0	0.15	0.1	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0.02	0.01	0	
3	0.07	0.06	0.06	0	0	0	0	0.05	0.05	0	0	0.06	0	0	0	0.07	0.05	0	0	0	0	0	0.01	0.02	0	0	0	0.01	0.01	0	
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8	0	0	0	0.8	0	0	0.2	0	0.6	0.5	0.5	0	0	0	0.03	0.4	0.1	0.21	0	
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0	0.1	0	0	0.05	0	0.05	0.05	0.05	0	0	0	0	0.04	0.02	0	0	
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0.1	0	0	0.05	0	0.04	0.05	0.05	0	0	0	0	0.04	0.02	0	0	
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	
8	0	0	0.05	0.2	0.27	0.2	0.2	0	0	0.1	0	0.03	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0.3	0.1	0	0.04	0.102	0.05	0	
9	0	0	0.09	0.12	0.12	0.1	0.1	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.1	0	0	0.05	0.05	0	
10	0	0	0	0.19	0.17	0.15	0.15	0	0	0.07	0	0.02	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.2	0.2	0	0.01	0.05	0.05	0	
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.15	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0	0	
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	
19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0.1	0	0.05	0	0	0.02	0.02	0.11	
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0.05	0	0.02	0.02	0	0.11	
21	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0.32	0	0	0	0	0	0	0.2	0.05	0	0	0.1	
24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.35	
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.03	0	0.01	
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.15	0.01	0.03	0	0.05	
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0.05	
34	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0.01	0	0.05	
35	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0.05	0.04	0.02	0	0.01	
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
39	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Continúa

P/D	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08
45	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02
51	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04
52	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02
56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
65	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
75	0.03	0.1	0.05	0.15	0.2	0.35	0.35	0.2	0.2	0	0	0.2	0.15	0	0	0	0	0.15	0	0	0	0.15	0.03	0.04	0.1	0	0.01	0.01	0.1	0
76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
77	0.1	0.07	0.05	0.1	0.1	0.1	0.1	0.15	0.15	0.2	0	0	0.8	0	0	0.25	0.19	0.25	0	0	0.1	0.2	0.85	0.1	0.3	0.09	0.13	0.3	0.3	0
78	0.2	0.25	0.1	0.24	0.14	0.1	0.1	0.07	0.07	0.03	0.04	0.12	0.05	0.25	0	0.02	0.02	0.25	0.01	0	0.2	0.05	0	0	0.1	0.3	0.2	0.14	0.18	0

Continúa

P/D	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61
1	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0.1	0.01	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8	0.54	0	0	0	0	0	0.01	0	0.13	0.55	0	0.1
5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.5
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.25
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0.04	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.03	0	0.08
8	0	0	0	0	0	0.02	0	0.25	0.1	0	0	0	0	0.04	0.05	0.1	0.02	0.4	0.4	0	0.02	0.05	0	0
9	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0.1	0.1	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	0	0	0.25	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0.02	0.1	0.11	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.23	0	0	0	0.02	0	0	0.005
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.43	0	0	0	0.01	0.02	0	0.015
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0.15	0	0	0.03
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0	0	0.02
17	0	0.02	0	0	0	0.03	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0.02	0	0	0	0.01	0.03	0.005	0	0	0.01	0	0	0	0.025	0.02	0	0	0	0	0	0	0.002	0
19	0	0	0	0	0	0	0.04	0.01	0	0	0.08	0	0	0	0.025	0.03	0.04	0	0	0	0	0.05	0.002	0
20	0	0	0	0	0	0	0.08	0.02	0	0	0.07	0	0	0	0.025	0.03	0.02	0	0	0	0	0.05	0	0
21	0.02	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0.15	0	0.13	0	0.025	0.03	0	0	0	0	0	0	0.04	0
24	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0.04	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.016	0
25	0	0	0	0	0	0.03	0.06	0	0	0	0.04	0	0.02	0.01	0.01	0.06	0	0	0	0	0	0	0.04	0
26	0	0	0	0	0	0.01	0.05	0	0	0	0.03	0	0.045	0.01	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0.04	0
27	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0.03	0
28	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0
29	0	0	0	0	0	0	0.13	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0.07	0
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0.025	0.05	0	0	0	0	0	0	0.19	0
33	0	0.02	0	0	0	0.02	0.06	0.005	0	0.05	0.1	0	0.02	0	0.025	0.1	0	0	0	0.03	0	0	0.13	0
34	0	0.02	0	0	0	0.02	0.12	0	0	0.1	0.17	0	0	0	0.025	0.22	0	0	0	0.03	0	0	0.15	0
35	0.01	0	0.05	0	0	0.01	0.02	0.08	0.2	0.1	0.08	0	0	0.01	0.05	0.03	0	0.02	0	0.178	0	0	0.08	0
36	0	0.04	0	0	0	0.03	0.01	0.03	0	0	0.1	0	0.01	0.03	0.05	0.2	0.02	0	0.05	0	0	0.1	0.02	0
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
39	0.1	0	0.15	0.19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Continúa

P/D	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61
41	0.01	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	0.02	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
44	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0
45	0.1	0.5	0.05	0.2	0.1	0.3	0	0	0	0.005	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	0	0.02	0.17	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0
47	0.01	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
48	0	0.01	0.01	0	0.2	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	0	0.02	0.1	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0	0.01	0	0	0.1	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0
51	0.05	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0.08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0
52	0.3	0.05	0	0	0.02	0	0	0	0	0.09	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
53	0	0	0	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0
54	0	0.005	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	0.1	0.12	0.05	0.221	0.23	0.2	0	0	0.4	0.005	0	0	0	0	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
56	0	0.02	0	0.07	0	0.05	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
57	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	0	0.01	0.03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59	0	0.005	0	0	0	0.01	0	0	0	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	0.01	0	0.03	0.04	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
61	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04	0	0	0	0
62	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.09	0	0	0	0
63	0	0.01	0	0	0	0.05	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0
64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.019	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
65	0	0.001	0	0	0	0.02	0	0	0	0.001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
68	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0	0	0	0
69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
74	0.002	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0
75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0.02	0.1	0	0	0	0.04	0.11	0	0	0	0	0
76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
77	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0.02	0.7	0	0	0	0	0.1	0	0.01	0.14	0	0
78	0.138	0.089	0.29	0.208	0.3	0.16	0	0.15	0.1	0.098	0.07	0.1	0.085	0	0	0	0	0.14	0.11	0.001	0.25	0	0.05	0

Continúa

P/D	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	76
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0.12	0.22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0
5	0.52	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0
6	0.25	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0
7	0.05	0.05	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.15	0
8	0	0	0.48	0.48	0.4	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0.12	0.1	0.2	0.3	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0.005	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0
12	0.015	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.002	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0.02	0.005	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.35	0
16	0.02	0.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.35	0
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0
18	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0.001	0
19	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0
23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	0.08	0	0	0	0.09	0	0	0.01
34	0	0	0	0	0	0	0.09	0	0	0	0.1	0	0	0.005
35	0	0	0	0	0	0	0.4	0.1	0	0	0	0.05	0	0.2
36	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0	0	0	0	0	0.001	0
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
39	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0.03	0	0
40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

P/D	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	76
41	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
43	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
44	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
45	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.31	0.17	0	0.31	0	0
46	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.07	0	0	0	0	0
47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0
48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
51	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0.08	0	0	0	0
52	0	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0.05	0	0.14	0	0
53	0	0	0	0	0	0	0.001	0	0	0	0	0	0	0.2
54	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.2	0	0
56	0	0	0	0	0	0	0.02	0	0	0	0	0	0	0.05
57	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
59	0	0	0	0	0	0	0.081	0	0	0	0.01	0.01	0	0.06
60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
61	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.001	0	0
62	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.003	0	0
63	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.004	0	0
64	0	0	0	0	0	0	0.248	0	0	0	0	0	0	0.174
65	0	0	0	0	0	0	0.008	0	0	0	0	0	0	0.2
66	0	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	0	0	0	0.001
67	0	0	0	0	0	0	5E-04	0	0	0	0	0	0	2E-04
68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
71	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
72	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
75	0	0	0.2	0.2	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
76	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
77	0	0	0.1	0.1	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
78	0	0	0.1	0.1	0.1	0	0.041	0.27	0.4	0.5	0.6	0.232	0.1	0.1

Anexo 1. Tabla 5. Extracción de los grupos funcionales por la pesca en el SAV, expresado en t/km<sup>2</sup>/año.

No. Grupo Funcional	Nivel trófico	Red agallera	Red cerco	Palangre y cimbra	Rosario	Anzuelo	Buceo	Para carnada	Pez leon	Total
		t/km <sup>2</sup> /año								
49 Chopas	2.00	0.095	0	0	0	0.001	0	0	0	0.096
63 Escáridos pequeños	2.02	0.007	0.069	0	0	0.002	0.016	0	0	0.094
62 Escáridos medianos	2.05	0.013	0	0	0.044	0	0	0	0	0.057
61 Escáridos grandes	2.06	0.050	0	0	0	0	0.030	0	0	0.080
24 Bivalvos grandes	2.32	0	0	0	0	0	0.036	0	0	0.036
50 Peces cirujano	2.40	0.049	0.014	0	0	0.001	0	0	0	0.063
55 Peces engraulidos	2.75	0	0	0	0	0	0	0.117	0	0.117
45 Peces clupeidos	2.87	0	0	0	0	0	0	0.09	0	0.090
26 Gasterópodos carnívoros	2.96	0	0	0	0	0	0.012	0	0	0.012
44 Peces depredadores en arena	3.19	0.061	0.032	0.042	0.027	0.058	0.004	0	0	0.224
48 Peces detritívoros de arrecife	3.25	0.060	0	0	0	0	0.120	0	0	0.180
21 Pulpo	3.26	0	0	0	0	0	0.044	0	0	0.044
37 Rayas	3.36	0	0	0.058	0	0.034	0	0	0	0.093
46 Peces pelágicos medianos	3.39	0.069	0.023	0	0	0.003	0	0	0	0.096
60 Bodianus	3.43	0.005	0	0	0	0.054	0	0	0	0.059
52 Peces haemulidos	3.59	0.029	0	0.010	0.000	0.008	0.001	0	0	0.048
43 Peces carnívoros medianos de arrecife	3.67	0.130	0.001	0.033	0.003	0.074	0.003	0	0	0.244
47 Peces piscívoros medianos	3.68	0.043	0.001	0.072	0.051	0.118	0.022	0	0	0.307
76 Pez leon	3.76	0	0	0	0	0	0	0	0.047	0.047
39 Carángidos	3.81	0.120	0.014	0.1	0.004	0.124	0	0	0	0.362
42 Barracuda	3.94	0.064	0.004	0.003	0	0.017	0.002	0	0	0.090
57 Grandes cabrillas	3.99	0.001	0	0.037	0.002	0.081	0.015	0	0	0.136
40 Scombridos	4.10	0.051	0	0.014	0	0.020	0	0	0	0.084
41 Sierra	4.11	0.071	0.008	0.129	0	0.144	0	0	0	0.351
38 Tiburones	4.29	0.002	0	0.091	0	0.004	0	0	0	0.097
<b>Sum</b>		<b>0.919</b>	<b>0.165</b>	<b>0.589</b>	<b>0.133</b>	<b>0.741</b>	<b>0.305</b>	<b>0.207</b>	<b>0.047</b>	<b>3.106</b>