

**PATRONES TRÓFICOS INTER E INTRAESPECÍFICOS DEL PEZ LEÓN Y DOS ESPECIES
NATIVAS DEL CARIBE COLOMBIANO**

JUAN PABLO LOZANO PEÑA

**UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERÍA
ÁREA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES
PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA**

SANTA MARTA

2021

**PATRONES TRÓFICOS INTER E INTRAESPECÍFICOS DEL PEZ LEÓN Y DOS ESPECIES
NATIVAS DEL CARIBE COLOMBIANO**

JUAN PABLO LOZANO PEÑA

Trabajo de formación para la investigación para optar al título de biólogo marino

Director

CARLOS JULIO POLO SILVA

Dr. Ciencias Marinas y Limnología

Codirector

ADOLFO SANJUAN MUÑOZ

Mgtr. Gestión Ambiental en Zonas Costeras

Mgtr. Biodiversidad Animal

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERIA

ÁREA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES

PROGRAMA DE BIOLOGÍA MARINA

SANTA MARTA

2021

“Crió, pues, Dios los grandes peces, y todos los animales que viven y se mueven, producidos por las aguas según sus especies, y así mismo todo lo volátil según su género. Y vio Dios que lo hecho era bueno.” – Génesis, 1: 21.

**PATRONES TRÓFICOS INTER E INTRAESPECÍFICOS DEL PEZ LEÓN Y DOS ESPECIES
NATIVAS DEL CARIBE COLOMBIANO**

Juan P. Lozano-Peña

RESUMEN

El pez león invasor (*Pterois volitans*) puede reducir significativamente la riqueza y abundancia de sus presas, alterando la estructura de la comunidad, las redes tróficas y el funcionamiento de los ecosistemas de arrecifes de coral; amenazando la conservación de estos icónicos ecosistemas. A pesar de sus efectos negativos sobre los peces nativos, existe una escasez de conocimiento acerca de los impactos del pez león sobre los mesodepredadores nativos con características biológicas y ecológicas similares en el sur del Caribe. Utilizando análisis de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y herramientas analíticas bayesianas, se realizó una evaluación comparativa de los patrones tróficos inter e intraespecíficos entre el pez león y dos especies de importancia ecológica y comercial (*Cephalopholis cruentata* y *Lutjanus mahogoni*) en el Caribe colombiano. Los resultados del análisis de isótopos estables confirmaron que los individuos pequeños de la población del pez león presentan una segregación del nicho con los individuos más grandes, afectando de manera diferencial a los mesodepredadores nativos. Un fuerte grado de traslapeo entre el nicho isotópico de los mesodepredadores nativos y los peces león grandes, sugiere que la competencia por recursos alimentarios entre ellos es probable. Adicionalmente, las métricas básicas del nicho isotópico revelaron que la población del pez león tiene patrones tróficos distintivos que podrían suponer una ventaja en caso de competencia con los peces nativos; lo que podría conducir a un detrimento de sus poblaciones. Sin embargo, el uso diferencial de las fuentes de carbono podría constituir un potencial mecanismo para reducir la presión del traslapeo en el uso de recursos alimentarios. Este es el primer estudio que explora las interacciones tróficas

entre algunos mesodepredadores nativos y el pez león invasor en el Caribe colombiano, constituye un punto de referencia para estudios futuros y podría ser valioso para la toma de decisiones informadas en estrategias de gestión y manejo para mitigar los efectos de la invasión del pez león.

Palabras clave: Redes tróficas, Especies invasoras, Pez león, Traslado de nichos, Mesodepredadores.

ABSTRACT

The invasive lionfish (*Pterois volitans*) can significantly reduce abundance and richness of their prey fishes, altering community structure, food webs and functioning of coral reef ecosystems, threatening the conservation of these iconic ecosystems. Notwithstanding its potential negative effects on native fishes, there is a paucity of knowledge on lionfish impacts over native mesopredators with similar biological and ecological traits in the southern Caribbean. Using stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and bayesian analytical tools, this study aims to provide an in-depth comparative assessment of inter and intraspecific trophic patterns between lionfish and two economically and ecologically important species (*Cephalopholis cruentata* and *Lutjanus mahogoni*) in the Colombian Caribbean. Stable isotopes results confirmed that smaller lionfish individuals present niche segregation from larger individuals, differentially affecting native mesopredators. A strong degree of overlap between the isotopic niche of native mesopredators and large lionfish, suggest that competition for food resources between them is very likely. Furthermore, basic isotopic niche metrics revealed that lionfish population has distinctive trophic patterns that are advantageous in case of competition for food resources with native mesopredators, perhaps leading to detriment of its populations. However, a differential use of carbon sources could constitute a potential mechanism to reduce overlap pressure in the use of food resources. This is the first study to explore the trophic interactions between some native mesopredators and the invasive lionfish in the Colombian Caribbean, constitutes a reference point

for future studies, and could be valuable in making informed decisions in management strategies to mitigate lionfish invasion effects.

Key words: Food webs, Invasive species, Lionfish, Niche overlap, Mesopredators.

INTRODUCCIÓN

Las consecuencias de las invasiones biológicas dependen de las interacciones ecológicas entre el invasor y los miembros de la comunidad invadida (Byers, 2009). Las especies exóticas invasoras son reconocidas por ser especies cuya introducción o propagación fuera de su distribución natural pasada o presente amenaza la diversidad biológica (Arndt *et al.*, 2018). La invasión de los peces león, *P. miles* (Bennett, 1828) en las Bermudas y en la costa este de los Estados Unidos, y de *Pterois volitans* (Linnaeus, 1758), ubicuo en el Atlántico occidental (Schofield, 2010; Betancur-R *et al.*, 2011; Ferreira *et al.*, 2015) y único responsable de la invasión en el Caribe (Freshwater *et al.*, 2009; Betancur-R *et al.*, 2011), es probablemente la invasión de peces marinos más perjudicial a nivel mundial hasta la fecha (Hixon *et al.*, 2016).

Las principales razones del éxito del pez león, así como las causantes de sus impactos perjudiciales asociados, radican en su voraz naturaleza depredadora (Morris y Akins, 2009; Acero *et al.*, 2019) y en la ausencia de resistencia biótica de la comunidad invadida (*i.e.*, baja capacidad de las especies nativas para limitar el éxito de la especie invasora; Elton, 1958; Kimbro *et al.*, 2013). Algunas de las evidencias de la ausencia de resistencia biótica incluyen la poca susceptibilidad de sufrir algún tipo de parasitismo en comparación con peces nativos (Tuttle *et al.*, 2017) y la ausencia de respuestas defensivas ante la presencia del pez león por parte de peces nativos, los cuales no lo reconocen como una amenaza y, por lo tanto, sufren efectos negativos pronunciados (Kindiger, 2014; Davis, 2018). Además, de la no influencia de los

depredadores nativos sobre la abundancia del pez león invasor (Hackerott *et al.*, 2013; Anton *et al.*, 2014; Bejarano *et al.*, 2014; Rojas-Vélez *et al.*, 2019).

Los efectos del pez león pueden ser clasificados en efectos directos e indirectos. Los efectos indirectos del pez león incluyen alteraciones generalizadas en la estructura de la comunidad, la red trófica y el ambiente (*e.g.*, acelerando cambios de fase en ecosistemas arrecifales; Lesser y Slattery, 2011). Los efectos directos abarcan la drástica reducción en la riqueza y abundancia de las comunidades de peces arrecifales nativos, a causa de la depredación (Albins y Hixon, 2008; Côté y Maljkovic', 2010; Arias-González *et al.*, 2011; Albins, 2013; Green *et al.*, 2012; Côté *et al.*, 2013; Benkwitt, 2015; Ballew *et al.*, 2016). También incluyen los posibles impactos nocivos sobre los depredadores nativos de tamaño similar en escenarios de competencia. El pez león exhibe comportamientos territorialistas agresivos (Fishelson, 1975), haciendo factible que se presenten interacciones competitivas por interferencia, desplazando a los depredadores nativos en la disputa por refugio y zonas de alimentación (Raymond *et al.*, 2014). O, al reducir la disponibilidad de presas locales y agotar los recursos alimentarios de los depredadores nativos, podrían producirse escenarios de competencia por explotación (Curtis *et al.*, 2017). Por consiguiente, el pez león representa una grave amenaza a la diversidad biológica (Sutherland *et al.*, 2010) y resulta de vital importancia investigar de qué modo podría afectar las comunidades nativas locales, especialmente las especies nativas ecológicamente similares (Morris *et al.*, 2012; Green *et al.*, 2012).

Al igual que el pez león, el pargo ojón, *Lutjanus mahogoni* (Cuvier, 1828) y la cabrilla mamita, *Cephalopholis cruentata* (Lacepede, 1802) son mesodepredadores mesocarnívoros conocidos por habitar arrecifes coralinos de parche y afloramientos rocosos (Schultz 1986; Nagelkerken, 1979, 1981; Gutiérrez *et al.*, 2010; Potts y Burton, 2017), se ha reportado que tienen picos de alimentación crepusculares o nocturnos (Randall, 1967; Nagelkerken, 1979; Green *et al.*, 2011), y son probablemente dos de los mesodepredadores más abundantes en las formaciones

arrecifales de Santa Marta (Olaya-Restrepo *et al.*, 2008; Garcia-Urueña *et al.*, 2015) y el Caribe colombiano (Acero y Garzón, 1985, 1991).

El pez león y la cabrilla exhiben un uso del hábitat muy similar, presentan patrones de movimiento y rangos de hábitat muy parecidos (Poppo y Hunte, 2005; Jud y Layman, 2012; Akins *et al.*, 2014; Dahl y Patterson III, 2020), la presencia de grandes montículos de *Orbicella annularis* favorece la presencia de ambas especies (Nagelkerken, 1977, 1979; Hernández-Abello *et al.*, 2015), se sabe que utilizan los agujeros de los arrecifes como refugio (Schultz 1986; Nagelkerken, 1977, 1979; Nagelkerken *et al.*, 2005; Whitfield *et al.* 2007) y aprovechan su coloración críptica como camuflaje para emboscar a sus presas (Nagelkerken, 1979; Albins, 2013). Por otra parte, el pez león presenta fuertes similitudes morfofuncionales con el pargo ojón, posiblemente afectando a la especie nativa al causarle una reducción en el espacio ecológico teórico (Rojas-Vélez *et al.* 2019).

Debido a esta superposición en la preferencia del uso de hábitat, y equiparables rasgos biológicos y ecológicos, es posible sugerir un uso similar de recursos alimentarios entre el pez león y los depredadores nativos, los cuales, teniendo en cuenta además, sus grandes poblaciones en los ecosistemas arrecifales de Santa Marta (Olaya-Restrepo *et al.*, 2008; Bayraktarov *et al.*, 2014a; Garcia-Urueña *et al.*, 2015), podrían verse afectados por el pez invasor, al ser potenciales competidores en el Caribe colombiano.

En los últimos años se ha incrementado el uso de trazadores químicos para evaluar de forma más precisa el uso de los recursos alimentarios de los animales en diferentes ambientes o ecosistemas. En este sentido, el análisis de isótopos estables (AIE) permite obtener información detallada del papel trófico general de los organismos en la red alimentaria (Layman y Post, 2008; Layman *et al.*, 2011), y constituye una serie de herramientas cuantitativas novedosas y útiles para comprender y documentar los efectos de las especies invasoras (Fry, 2006). El nicho isotópico es definido como un δ -espacio bidimensional, descrito por las proporciones relativas de las

señales isotópicas de carbono y nitrógeno ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), incorporados al tejido del animal a través del consumo en prolongadas escalas temporales (Newsome *et al.*, 2007; Layman *et al.*, 2011). El nicho isotópico es considerado como una representación del nicho trófico (Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007), dado que las señales isotópicas del tejido del consumidor ofrecen un fiel reflejo de la composición isotópica de su dieta (DeNiro y Epstein, 1981; Fry, 2006; Newsome *et al.*, 2007; Baeta, 2018).

En primer lugar, la relación de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ exhibe un enriquecimiento gradual (aumento en el valor de $\delta^{15}\text{N}$) entre cada nivel trófico y, en consecuencia, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos de los consumidores tienden a ser entre 2.5 y 5.0 ‰ mayores que el de sus dietas (Peterson y Fry 1987; Minagawa y Wada, 1984; Post, 2002; Bearhop *et al.*, 2004), lo que ayuda a describir el posicionamiento relativo de un organismo en la red alimentaria (DeNiro y Epstein, 1981; Fry, 2006). Mientras que, si bien la relación de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ exhibe un muy débil enriquecimiento entre niveles tróficos, los productores primarios presentan una variación importante en el $\delta^{13}\text{C}$ de acuerdo con la vía fotosintética utilizada durante fijación del CO_2 (*v. gr.*, plantas C3 y C4; DeNiro y Epstein, 1978; Fry *et al.*, 1978). Por lo tanto, el $\delta^{13}\text{C}$ es útil como indicador de la identidad de los productores en la base de la red alimentaria o de la fuente de carbono dietético de un consumidor (Tieszen *et al.*, 1983; Estrada *et al.*, 2003; Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007).

Empleando AIE, varios estudios se han desarrollado en regiones septentrionales del rango invadido, demostrando que el pez león puede afectar gravemente a los mesodepredadores nativos ecológicamente similares mediante la competencia (Muñoz *et al.*, 2011; Layman y Allgeier, 2012; Raymond *et al.*, 2014; O'Farrell *et al.*, 2014; Curtis *et al.*, 2017; Eddy *et al.* 2020). Sin embargo, a pesar de los dramáticos efectos negativos del pez león en los ecosistemas de arrecifes de coral, existe una escasez de conocimiento referente a los impactos sobre los depredadores nativos en el sur del Caribe, y solo se ha publicado un estudio sobre este tema en

el Caribe colombiano (Rojas-Vélez *et al.*, 2019), a pesar, de que la capacidad de ejecutar estrategias de manejo y mitigación efectivas ante esta grave invasión depende de tal conocimiento.

En vista de los nefastos efectos que puede tener el pez león sobre las comunidades nativas de los ecosistemas de arrecifes de coral (Ballew *et al.*, 2016; Arndt *et al.*, 2018), la importancia de los mesodepredadores en la estructura de las redes tróficas (Prugh *et al.*, 2009; Ashworth *et al.*, 2014), y la exigua información concerniente a los impactos del pez león sobre especies nativas ecológicamente similares en el sur del Caribe, es necesario investigar la interacción entre el pez león invasor y las especies nativas con el fin de entender de qué manera el pez león podría afectar los mesodepredadores nativos en el Caribe colombiano.

Por consiguiente, el objetivo del presente estudio fue evaluar cuantitativamente los patrones tróficos inter e intraespecíficos del pez león y dos especies nativas de importancia ecológica y comercial (*Cephalopholis cruentata* y *Lutjanus mahogoni*) a través del análisis de isótopos estables en las formaciones arrecifales de Santa Marta, en el Caribe colombiano. Para abordar este propósito: 1) se caracterizó el nicho isotópico de carbono y nitrógeno de los depredadores, 2) se identificaron patrones tróficos distintivos de cada especie, 3) se determinó la posibilidad de competencia interespecífica por el uso de recursos alimentarios entre depredadores y se examinaron variaciones en función de la talla del pez león, por último, 4) se estimó la importancia de dos fuentes primarias de carbono en la dieta de los depredadores. Aportando así, información útil para entender el rol de cada especie en la estructura de la red alimentaria local, y para predecir hasta qué punto el pez león podría afectar a las poblaciones de mesodepredadores nativos en el Caribe colombiano. Este trabajo fue realizado en el marco del proyecto “Invasiones Biológicas en Ambientes marinos tropicales: el caso del pez león” el cual fue financiado por la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano mediante la convocatoria interna No. 17 de 2018.

ÁREA DE ESTUDIO

El muestreo se llevó a cabo en las formaciones arrecifales de la bahía de Taganga, ubicada al noreste de la ciudad portuaria de Santa Marta (Figura 1). Esta es un área caracterizada por la presencia de formaciones arrecifales rocosas y coralinas estrechas poco profundas (Garzón-Ferreira y Díaz, 2003), que sobresalen de llanuras de sedimentos biolitolásticos y que bordean el litoral costero acantilado (Díaz *et al.*, 2000). A pesar de su cercanía al área marina protegida del Parque Nacional Natural Tayrona, en las últimas décadas, la comunidad coralina del sector, dominada por corales como *Montastraea cavernosa*, *Orbicella* spp. y *Colpophyllia natans* (Díaz *et al.*, 2000; Garzón-Ferreira y Díaz, 2003), ha sufrido pronunciados declives producto de las actividades portuarias, la sedimentación antropogénica, eutrofización, contaminación química, sobrepesca, pesca con dinamita, y enfermedades; ocasionando bajos porcentajes de cobertura coralina (<20 %), y el sobrecrecimiento de algas y esponjas (Garzón-Ferreira y Cano, 1991; Díaz *et al.*, 2000; Garzón-Ferreira y Díaz, 2003; Rodríguez-Ramírez *et al.*, 2010).



Figura 1. Localización de la bahía de Taganga en el Caribe colombiano.

El régimen climático del sector está determinado por el desplazamiento norte-sur de la Zona de Convergencia Intertropical. Durante la temporada seca (diciembre-abril), la presencia de los vientos alisios del noreste genera eventos de surgencia de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes, que elevan la salinidad (de 33 a 38) y disminuye la temperatura del agua (de 30 a 21 °C; Salzwedel y Müller. 1983; Bayraktarov *et al.*, 2014b), periodo en el cual circula la corriente Caribe en sentido este-oeste (Bula-Meyer, 1990). Luego, hay un ligero aumento en las precipitaciones en la época lluviosa menor (mayo-junio), a la que le sigue un período de vientos variables entre julio y agosto, también denominado "veranillo de San Juan" o estación seca menor (Bula-Meyer, 1990). Durante la época lluviosa mayor (septiembre-noviembre), circula la contracorriente Panamá-Colombia, en sentido oeste-este; ocasionando la presencia de material orgánico e inorgánico proveniente de las descargas continentales del río Magdalena y de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Bula-Meyer, 1977), lo que genera la presencia de aguas superficiales más cálidas, con mayor turbidez y menor salinidad (< 31; Salzwedel y Müller, 1983; Bayraktarov *et al.*, 2014b).

MATERIALES Y MÉTODOS

Captura y procesamiento

Los peces león fueron capturados con arpones mecánicos, siguiendo las pautas establecidas por el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia (MADS, 2013, 2017). Las especies nativas fueron compradas a pescadores artesanales, quienes las capturaron en sus faenas usando trampas, redes de cerco y redes de mano. Todos los peces se colectaron entre septiembre de 2016 y agosto del 2019 a profundidades entre los 5 y los 15 m de profundidad, para evitar posibles variaciones isotópicas debidas a gradientes de profundidad (Phillips *et al.*, 2014). Una vez colectados, los individuos fueron conservados en refrigeración hasta su procesamiento.

A cada individuo se le midió la longitud total (LT) usando un ictiómetro (± 0.1 cm) y para el análisis de isótopos estables (AIE) se extrajo aproximadamente 1 cm^3 de tejido muscular de la región dorsal. Las muestras de tejido muscular fueron deshidratadas en un horno a 45°C durante 24 h. Posteriormente, se les realizó una extracción química directa de lípidos y urea, con éter de petróleo y agua destilada, respectivamente, siguiendo el protocolo propuesto por Kim y Koch (2011). Esta es una técnica conservadora que preserva la integridad de las muestras sin alterar la composición proteínica del músculo, evitando alteraciones en las señales isotópicas del tejido (Kim y Koch, 2011). Luego, las muestras de músculo fueron nuevamente deshidratadas, se homogeneizaron usando mortero y pistilo de vidrio, y se empacó entre 0.7-1.0 mg de cada muestra en cápsulas de estaño. La lectura de las muestras se realizó en el Laboratorio de Isótopos Estables de la Estación Experimental de Zaidín (CSIC, Granada, España).

Los valores isotópicos fueron expresados a través de la notación delta, usando la siguiente fórmula:

$$\delta X = \left[\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right] * 1000 \text{ ‰} .$$

Donde X es el isótopo pesado de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) o carbono ($\delta^{13}\text{C}$), R_{muestra} es la relación molar isotópica de la muestra y $R_{\text{estándar}}$ es la relación molar isotópica de un material de referencia aceptado (Pee Dee Belemnite para $\delta^{13}\text{C}$ y nitrógeno atmosférico para $\delta^{15}\text{N}$; Baeta *et al.*, 2018).

Análisis estadísticos

Un aspecto importante en la caracterización del nicho isotópico de un consumidor es evaluar el efecto del tamaño corporal sobre las señales isotópicas $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$; para lo cual, se llevaron a cabo modelos de regresión lineal empleando la longitud total como variable explicativa. Graves violaciones a las suposiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron examinadas a través de las pruebas de Shapiro-Wilk y Breusch-Pagan, respectivamente (Zar, 2010; Razali y

Wah, 2011; McDonald, 2014). Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo en R (R Core Team, 2020).

Comparación entre depredadores nativos y las clases de talla del pez león.

Varios estudios sugieren que derivado de su gran plasticidad trófica el pez león puede exhibir evidentes cambios ontogénicos en la dieta (Dahl y Patterson III, 2014; O'Farrell *et al.*, 2014; Malpica-Cruz *et al.*, 2019; Curtis *et al.*, 2020). En este contexto, se siguió el enfoque analítico basado en el tamaño propuesto por O'Farrell *et al.* (2014), los datos de la población del pez león fueron divididos en dos clases de talla, pequeños (PLP, LT < 22.16 cm) y grandes (PLG, LT > 22.16 cm), alrededor de la longitud total promedio de toda la muestra.

Con el fin de evitar sesgos en el AIE debido a la presencia de valores atípicos, fueron llevados a cabo robustos métodos de detección de valores atípicos multivariados basados en distancias de Mahalanobis, usando el paquete MVN (Korkmaz *et al.*, 2014). Dado que los valores atípicos isotópicos pueden proporcionar información importante sobre aspectos tróficos de la población (Layman *et al.*, 2007), solo los valores más extremos (distancia de Mahalanobis > 10) deben ser removidos (Curtis *et al.*, 2017). En total, tres datos de *C. cruentata* y un dato de PLP fueron excluidos como valores atípicos isotópicos multivariados de los cálculos de AIE.

A fin de comprobar la existencia de diferencias significativas de las señales isotópicas ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) entre las clases de talla del pez león y los depredadores nativos se realizó un ANOVA de Welch (Zar, 2010). Los supuestos de normalidad y homocedasticidad aplicados a los residuales de los modelos se evaluaron a través de la prueba de Shapiro-Wilk y la prueba de Bartlett, respectivamente (Zar, 2010; Razali y Wah, 2011). La prueba de comparaciones múltiples de Games-Howell fue realizada para identificar los pares de muestras estadísticamente diferentes (Zar, 2010; McDonald, 2014).

Nicho isotópico

Métricas

Para describir aspectos fundamentales del nicho isotópico de las poblaciones, los datos isotópicos de los depredadores fueron graficados en el δ -espacio, en donde, cada punto representa el uso de recursos de un individuo (Newsome *et al.*, 2007; Layman *et al.*, 2011). A partir de la disposición de los individuos de cada población en el δ -espacio, fueron calculadas cinco métricas del nicho isotópico que representan aspectos importantes de la estructura trófica al interior de cada población, constituyendo así una herramienta poderosa para estudiar el uso de recursos alimentarios (Layman *et al.*, 2007) por parte de los depredadores nativos ante la grave invasión del pez león.

1) Rango de $\delta^{15}\text{N}$ (RN): la distancia entre los individuos con el valor más enriquecido y más reducido de $\delta^{15}\text{N}$ (*i.e.*, $\delta^{15}\text{N}$ máximo - $\delta^{15}\text{N}$ mínimo). 2) Rango de $\delta^{13}\text{C}$ (RC): la distancia entre los individuos con el valor más enriquecido y más reducido de $\delta^{13}\text{C}$ (*i.e.*, $\delta^{13}\text{C}$ máximo - $\delta^{13}\text{C}$ mínimo). 3) Distancia promedio al centroide (DPC): media de la distancia euclidiana de cada individuo al promedio bivariado de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (centroide). 4) Distancia promedio del vecino más cercano (DVC): media de las distancias euclidianas de cada individuo a su vecino más cercano. Estas primeras cuatro se dividen en medidas de la extensión total del espaciamiento entre individuos, como representación del grado de diversidad trófica (*i.e.*, RN, RC y DPC) y, en una medida de la posición relativa de los individuos con respecto a los demás, que describe la similitud del nicho trófico de los individuos, como estimación del grado de redundancia trófica entre individuos de una población (DVC) (Layman *et al.*, 2007). 5) Localización del centroide (LC): la posición promedio de todos los individuos en el nicho isotópico.

Posteriormente, para comprobar la existencia de patrones tróficos distintivos entre depredadores, se realizaron pruebas de hipótesis basadas en modelos lineales anidados y un proceso de

permutación de residuales (PPR) con 9999 permutaciones, según lo propuesto por Turner *et al.* (2010), para comprobar diferencias estadísticas en las métricas de dispersión (DPC y DVC). También se usó la prueba T^2 de Hotelling para comprobar diferencias estadísticas en la ubicación del centroide (LC) entre cada par de poblaciones (Turner *et al.*, 2010).

Amplitud y traslape de nicho

Se trazaron elipses estándar, a partir de un enfoque bayesiano usando el paquete SIBER (Jackson *et al.*, 2011). Una elipse estándar contiene alrededor del 40-50 % de los datos, independientemente del tamaño de la muestra (Batschelet, 1981; Jackson *et al.*, 2011), es el equivalente bidimensional de la desviación estándar, y su objetivo es definir el nicho isotópico de miembros 'típicos' de una población o comunidad en el δ -espacio (Jackson *et al.*, 2011; Layman y Allgeier, 2012).

La amplitud o ancho del nicho hace referencia a la diversidad de recursos utilizados por un individuo, población, especie o clado (Carscadden *et al.*, 2020). El ancho del nicho isotópico fue estimado usando la moda del conjunto de distribuciones posteriores bayesianas (SEA_b), que, a su vez, es la estimación más probable de la amplitud del nicho. También se usó el área de elipse estándar corregida para muestras pequeñas (SEA_c), que representa el espacio de nicho isotópico central ocupado por los individuos muestreados, y resulta ser una medición no sesgada por tamaños muestrales pequeños (Jackson *et al.*, 2011).

La similitud en el uso de recursos alimentarios entre dos entidades biológicas puede verse reflejada en el traslape del nicho trófico. Para determinar la posibilidad de competencia interespecífica por el uso de recursos alimentarios, se cuantificó el traslape de nicho entre grupos de depredadores, en un sentido general, se emplearon comparaciones de grupos de depredadores por pares aplicando la siguiente fórmula:

$$\% \text{Traslape} = \frac{\text{Área del Traslape}}{\text{Área de la Elipse estándar 1} + \text{Área de la Elipse estándar 2} - \text{Área de Traslape}} \quad \text{Ecuación 1}$$

De esta manera el traslapo fue expresado como una proporción de la suma de las áreas no traslapadas de las elipses, cuyos resultados podrían variar desde 0, cuando las elipses son completamente distintas, hasta 1 cuando las elipses son completamente coincidentes. Adicionalmente, también se calculó el traslapo relativo a cada depredador, utilizando el porcentaje de superposición del área de la elipse estándar aplicando la siguiente formula:

$$\% \text{Traslapo} = \frac{\text{Área del Traslapo}}{\text{Área de la Elipse estándar del depredador}} \quad \text{Ecuación 2}$$

Por lo general, un traslapo de 0.6 es considerado como un umbral de importancia biológica que indica un grado de superposición significativo (Smith, 1985; Layman y Allgeier, 2012; Curtis *et al.*, 2017).

Uso de las fuentes de carbono

Ya que la composición isotópica de los tejidos de un animal es un reflejo directo de la composición isotópica de su dieta (DeNiro y Epstein, 1978, 1981), es posible usar modelos de mezcla como análisis dietarios para estimar la contribución relativa de diferentes fuentes (presas) a una mezcla (la dieta de un animal; DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Hobson, 1999; Phillips, 2001, 2012; Parnell *et al.*, 2010).

Debido a procesos físicos como la turbulencia del agua, el grosor de la capa de difusión de las células de los productores primarios planctónicos se reduce, proveyendo a las células de carbono fresco (^{12}C) a tasas más altas, lo que ocasiona una severa reducción del ^{13}C en la señal isotópica de dichos productores (France, 1995). Así que las fuentes primarias de carbono varían acentuadamente entre sus orígenes bentónicos (*i.e.*, macroalgas, césped algal, algas simbiotes y detritus) y planctónicos (*i.e.*, fitoplancton; France, 1995; Takai *et al.*, 2002; Fonseca *et al.*, 2006); siendo los valores $\delta^{13}\text{C}$ de las fuentes primarias bentónicas más altos con respecto a las planctónicas. Esta variabilidad sistemática es lo suficientemente sustancial como para reflejarse en los valores isotópicos de los consumidores en ambientes costeros (France, 1995), permitiendo

discriminar entre una alimentación bentónica y/o pelágica en una variedad de escalas espaciales (Estrada *et al.*, 2003; Bearhop *et al.*, 2004; Newsome *et al.*, 2007). Por consiguiente, en el modelo de mezcla se usaron solo los valores $\delta^{13}\text{C}$ de los depredadores y sus presas.

Consumidores basales de la red trófica, cuyas señales isotópicas de carbono representan aquellas de las fuentes primarias de carbono, fueron elegidos como presas, con base en información de su contenido estomacal existente en la literatura de otras partes del Caribe o Atlántico occidental (Tabla 1). Los consumidores basales elegidos corresponden a presas reportadas en la dieta del pez león (Acero *et al.*, 2019) y en la de la cabrilla (en algunos casos; Nagelkerken, 1979). Debido a que la dieta de los mesodepredadores nativos ha sido pobremente estudiada, los consumidores basales no reportados en su contenido estomacal son asumidos como fuentes de alimento potenciales (Ward *et al.*, 2011; Parnell *et al.*, 2013) para la cabrilla y el pargo ojón, en vista de que estos depredadores son ampliamente reconocidos como piscívoros (Randall, 1967; Thompson y Munro, 1978; Nagelkerken, 1979; Popple y Hunte, 2005; Acero y Garzón, 1985), y podría afirmarse que al ser depredadores generalistas, sus presas potenciales pueden ser definidas como cualquier pez lo suficientemente pequeño como para ser ingerido por uno de estos depredadores de tamaño considerable. Se consideró que los peces con LT < 10.22 cm eran presas apropiadas según el tamaño máximo de los ítems alimentarios observados en los estómagos del pez león en el sitio de estudio (Romero, 2017). Por tanto, con base en juicios de importancia biológica (Phillips *et al.*, 2005; Phillips *et al.*, 2014) los datos isotópicos de carbono de las presas fueron agrupados *a priori* en dos grupos, bien sea bentónicos (consumidores basales cuya dieta está dominada por productores primarios bentónicos o detritus) o planctónicos (consumidores basales de la red alimentaria basada en plancton - zooplanctívoros).

Los valores isotópicos de carbono de ambas fuentes potenciales fueron comparados empleando la prueba t de Welch con bootstrap de 9 999 permutaciones para garantizar que las firmas isotópicas de las fuentes fuesen estadísticamente diferentes entre sí. Así que para examinar el

uso de dos fuentes de carbono (bentónica y planctónica) en la dieta de los mesodepredadores nativos y del pez león se planteó un enfoque estadístico usando el paquete MixSIAR (Stock y Semmens, 2016).

Tabla 1. Valores promedio \pm DE $\delta^{13}\text{C}$ de las presas del pez león y los depredadores nativos, categorizadas según los principales alimentos que han sido reportados en la dieta de cada especie en la literatura. *: Presas potenciales en la dieta de *C. cruentata*. Todas las presas son consideradas como presas potenciales en la dieta de *L. mahogoni*. Referencias: 1: Cardoso *et al.* (2009); 2: Dromard *et al.* (2013); 3: Dromard *et al.* (2015); 4: Green y Bellwood (2009); 5: Randall (1967); 6: Zhu *et al.* (2019).

Categoría	Especie	n	Promedio $\delta^{13}\text{C}$	DE $\delta^{13}\text{C}$	Elementos dominantes de la dieta	Referencia
<hr/>						
Bentónica		41	-14.64	1.02		
	<i>Stegastes adustus</i>	10	-14.15	0.39	Macroalgas palatables, césped algal y detrito.	2
	<i>Stegastes planifrons</i>	10	-15.69	0.61	Macroalgas palatables, césped algal y detrito.	2
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i> *	2	-16.51	0.73	Algas calcáreas coralíneas, detrito y corales.	1, 3, y 4
	<i>Scarus iseri</i> *	18	-14.05	0.65	Macroalgas carnosas y césped algal.	1, 3, y 4
	<i>Scarus taeniopterus</i> *	1	-16.05	-	Macroalgas carnosas, césped algal y corales.	1, 3, y 4
Planctónica		42	-18.77	0.71		
	<i>Chromis multilineata</i>	14	-18.64	1.04	Zooplancton	5 y 6
	<i>Chromis insolata</i>	5	-19.08	0.18	Zooplancton	5 y 6
	<i>Chromis cyanea</i>	11	-18.41	0.45	Zooplancton	5 y 6
	<i>Clepticus parrae</i> *	12	-19.13	0.26	Zooplancton	5 y 6

Ya que las covariables suelen ayudar a explicar mejor la variabilidad observada en los valores isotópicos de los depredadores (Stock *et al.*, 2018), se ajustaron tres modelos bayesianos con factores fijos y continuos como covariables.

1. “Taxa” como factor fijo (niveles: *C. cruentata*, *P. volitans* y *L. mahogoni*).
2. “Taxa” + “clase de talla” como factores fijos (niveles: pequeño y grande, siguiendo O’Farrell *et al.*, 2014; en cada población de depredador).
3. “Taxa” + “Longitud total” como un factor continuo.

Luego se evaluó el soporte relativo para cada modelo utilizando el criterio de información *leave-one-out cross-validation* (LOO_{ic}) y la ponderación Akaike, que es una estimación de la probabilidad de que cada modelo haga las mejores predicciones sobre nuevos datos (Burnham y Anderson, 2002; McElreath, 2016; Stock *et al.*, 2018).

Las concentraciones de carbono en el tejido muscular de las presas fueron incluidas dentro del modelo de mezcla (Phillips y Koch, 2002). Se usó el factor de enriquecimiento trófico (FET), que es la diferencia entre la composición isotópica de la dieta y los tejidos del consumidor (Martínez del Rio y Wolf, 2005), determinado por Post (2002) para consumidores de redes tróficas acuáticas: $\Delta^{13}C = 0.4 \pm 1.3$, el cual coincide con el FET usado en estudios isotópicos con tejido muscular de peces arrecifales (Kolasinski *et al.*, 2009; Plass-Johnson *et al.*, 2013) y al reportado en la literatura para consumidores de ecosistemas acuáticos (McCutchan *et al.*, 2003). Dado que estos valores de enriquecimiento son aún desconocidos para las especies de estudio en el Caribe colombiano, y sólo un estudio ha intentado estimar dichos valores en una de estas especies con resultados muy diferentes al elegido (*P. volitans*, $\Delta^{13}C = 2.4 \pm 0.26$; Eddy, 2019), se sabe muy poco acerca de la variación del FET entre las especies de estudio. Sin embargo, debido al marco bayesiano del modelo MixSIAR, el valor de este parámetro puede oscilar libremente durante cada iteración y la variación es incorporada al error de la distribución de probabilidad de la contribución

de cada fuente a la dieta del consumidor (Parnell *et al.*, 2010; Phillips *et al.*, 2014; Stock y Semmens, 2016; Stock *et al.*, 2018).

Se usó un *prior* no informativo, de modo que el modelo asume como punto de partida que los depredadores utilizan las fuentes de carbono en proporciones iguales ($\alpha = 1, 1$; Stock *et al.*, 2018). Se empleó una Cadena de Márkov Monte Carlo de 3 cadenas, cada una con 300 000 iteraciones, un periodo de quemado de 200 000 y un intervalo de reducción de 100, lo que da como resultado 3 000 estimaciones de contribuciones proporcionales en cada uno de los tres modelos ajustados. La convergencia del modelo fue comprobada a través de los diagnósticos de Geweke (Geweke, 1992) y Gelman-Rubin (Gelman *et al.*, 2003).

RESULTADOS

La longitud total promedio de los mesodepredadores nativos capturados (*C. cruentata*: $n = 36$; 20.7 ± 4.5 cm; *L. mahogoni*: $n = 8$; 18.0 ± 0.9 cm) fue menor que la del pez león ($n = 83$; 22.2 ± 6.9 cm). Los PLP tuvieron una LT promedio de 17.03 ± 3.77 cm ($n = 45$) y los PLG de 28.24 ± 4.37 cm ($n = 38$), respectivamente.

Análisis de isótopos estables

Los valores promedio $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre especies, oscilando entre 10.56 ± 0.7 ‰ en *P. volitans* y 11.33 ± 0.4 ‰ en *C. cruentata*. Los valores promedio de carbono fluctuaron entre -16.66 ± 1.4 ‰ en *P. volitans* y -15.71 ± 0.5 ‰ en *C. cruentata*. *L. mahogoni* tuvo valores promedio intermedios en ambos isótopos ($\delta^{15}\text{N} = 10.65 \pm 0.3$ ‰ y $\delta^{13}\text{C} = -16.0 \pm 0.4$ ‰).

Los valores $\delta^{15}\text{N}$ difirieron entre especies (ANOVA de Welch: $F_{(3, 36.6)} = 25.6$, $p < 0.001$). Los valores isotópicos de nitrógeno de PLG fueron significativamente mayores que los de PLP, al igual que *C. cruentata* con respecto a todos los demás depredadores (Games-Howell: $p < 0.01$).

No se encontraron diferencias significativas entre *L. mahogoni* y las dos clases de talla del pez león (Games-Howell: $p > 0.05$; Tabla 2). Los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ también fueron diferentes entre especies (ANOVA de Welch: $F_{(3, 34.508)} = 11.6$, $p < 0.001$), de modo que, los valores isotópicos de carbono de la cabrilla fueron significativamente mayores en relación con ambas clases de talla del pez león. Adicionalmente, los $\delta^{13}\text{C}$ de PLP fueron significativamente menores que los del pargo ojón (Games-Howell: $p < 0.05$). Las comparaciones por pares de *C. cruentata*-*L. mahogoni*, PLG-*L. mahogoni*, y PLG-PLP no registraron diferencias estadísticamente significativas (Games-Howell: $p > 0.05$; Tabla 2).

Tabla 2. Comparación por pares de los valores promedio $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre grupos de depredadores. Las celdas sombreadas indican las comparaciones donde la diferencia no fue estadísticamente significativa ($p > 0.05$). |Diferencia| = valor absoluto de la diferencia de promedios; IC 95% = Intervalo de confianza del 95 % de la diferencia.

Comparación por pares	Diferencia	IC 95 %	valor-p de Games-Howell
$\delta^{15}\text{N}$			
<i>Cephalopholis cruentata</i> - <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.68	0.32-1.05	< 0.001
<i>Cephalopholis cruentata</i> -PLG	0.42	0.11-0.73	0.003
<i>Cephalopholis cruentata</i> -PLP	1.07	0.74-1.39	< 0.001
PLG- <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.26	0.12-0.65	0.256
PLP- <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.38	0.02-0.78	0.064
PLP-PLG	0.64	0.29-1.00	< 0.001
$\delta^{13}\text{C}$			
<i>Cephalopholis cruentata</i> - <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.28	0.25-0.81	0.421
<i>Cephalopholis cruentata</i> -PLG	0.76	0.06-1.46	0.029
<i>Cephalopholis cruentata</i> -PLP	1.1	0.58-1.62	< 0.001
PLG- <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.48	0.31-1.27	0.375
PLP- <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.82	0.17-1.47	0.009
PLP-PLG	0.34	0.47-1.15	0.693

Relación del tamaño corporal con las señales isotópicas de nitrógeno y carbono

Analizando los valores isotópicos de N y C en función del tamaño corporal, se encontró que en *P. volitans* ($F_{(1,81)} = 28.6$, $p = 0.007$; IC 95 % = 0.033-0.071; Figura 2a) y *C. cruentata* ($F_{(1,34)} = 8.4$, $p = 0.006$; IC 95 % = 0.017-0.095; Figura 2b) existe una relación estadísticamente significativa y positiva entre $\delta^{15}\text{N}$ y la longitud total. En *L. mahogoni*, el efecto del tamaño corporal en el $\delta^{15}\text{N}$ no fue significativo ($F_{(1,6)} = 2.6$, $p = 0.159$; IC 95 % = -0.093–0.451; Figura 2c).

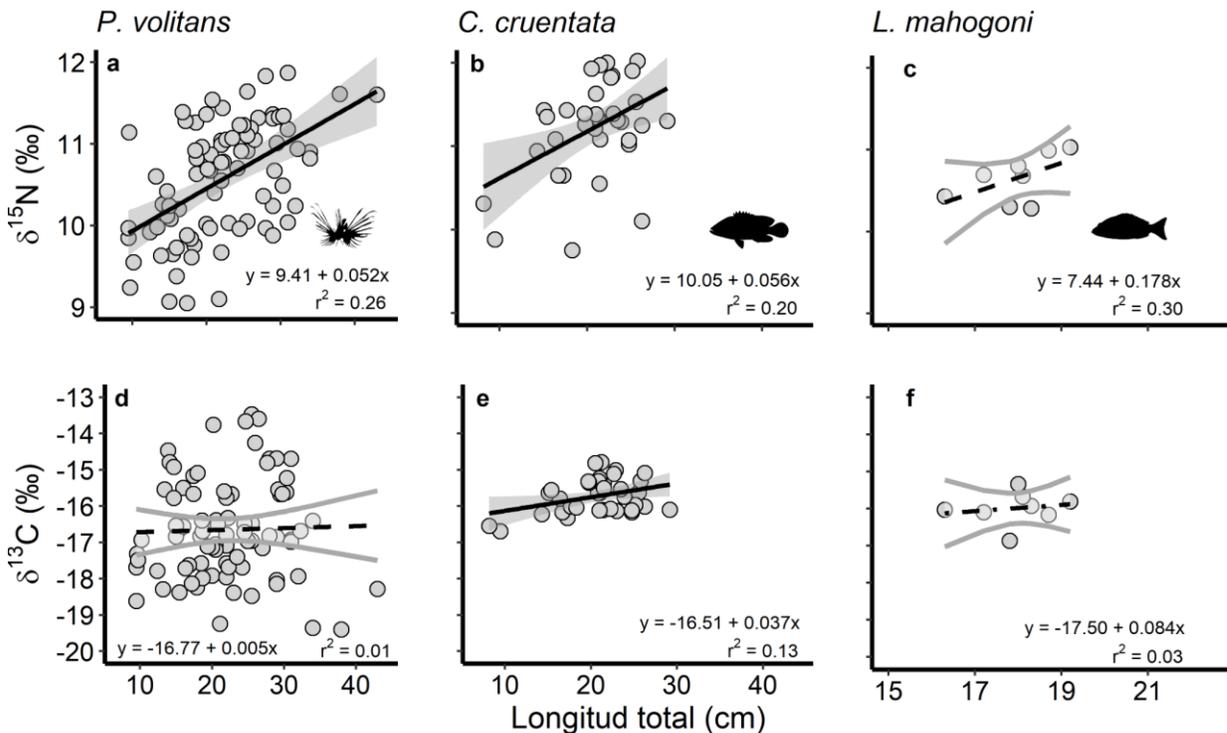


Figura 2. Relación del $\delta^{15}\text{N}$ (a-c) y $\delta^{13}\text{C}$ (d-f) con el tamaño corporal del pez león (a y d), la cabrilla mamita (b y e) y el pargo ojón (c y f). El área sombreada es el intervalo de confianza del 95% (IC 95%) de la pendiente de la línea de tendencia en las relaciones estadísticamente significativas (línea continua) y las líneas de color gris son el IC 95% de la línea de tendencia en las relaciones estadísticamente no significativas (línea discontinua). Nótese los cambios en la escala del eje x en *L. mahogoni*.

Aunque a menor escala, en la cabrilla mamita los valores de $\delta^{13}\text{C}$ también aumentaron significativamente con el tamaño corporal ($F_{(1,34)} = 5.0$; $p = 0.031$; IC 95 % = 0.004-0.072; Figura 2e), mientras que en el pez león ($F_{(1,81)} = 0.06$; $p = 0.805$; IC 95 % = -0.038–0.029; Figura 2d) y el pargo ojón ($F_{(1,6)} = 0.17$, $p = 0.688$; IC 95 % = -0.404–0.573; Figura 2f) no se observó un cambio significativo de los isótopos de carbono en función de la longitud total.

Posiciones en el espacio isotópico

La posición del centroide de las clases de talla del pez león en el δ -espacio mostró patrones consistentes; el nicho isotópico de PLG se situó por sobre el de PLP en el $\delta^{15}\text{N}$. La cabrilla y PLG se ubicaron en las posiciones más altas (enriquecidas en $\delta^{15}\text{N}$) del sistema trófico, mientras que la LC de PLP ocupó la posición más baja (Figura 3). La prueba de T^2 de Hotelling determinó que la mayoría de los depredadores ocupan posiciones tróficas estadísticamente diferentes, a excepción de PLG y el pargo ojón (Figura 3; Tabla 3).

Tabla 3. Diferencias en la ubicación del nicho entre poblaciones demarcadas por la distancia euclidiana entre centroides (|Distancia euclidiana|) y por la prueba T^2 de Hotelling. Los recuadros sombreados indican las comparaciones donde la distancia no fue estadísticamente significativa ($p > 0.05$). PLG: Pez león grande; PLP: Pez león pequeño.

Comparación por pares	Distancia euclidiana	T^2 de Hotelling	p T^2 Hotelling
<i>Cephalopholis cruentata</i> - <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.74	19.61	<0.001
<i>Cephalopholis cruentata</i> -PLG	0.87	16.62	<0.001
<i>Cephalopholis cruentata</i> -PLP	1.59	101.98	<0.001
PLG- <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.55	2.84	0.259
PLP- <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.97	8.79	0.018
PLP-PLG	0.77	24.19	<0.001

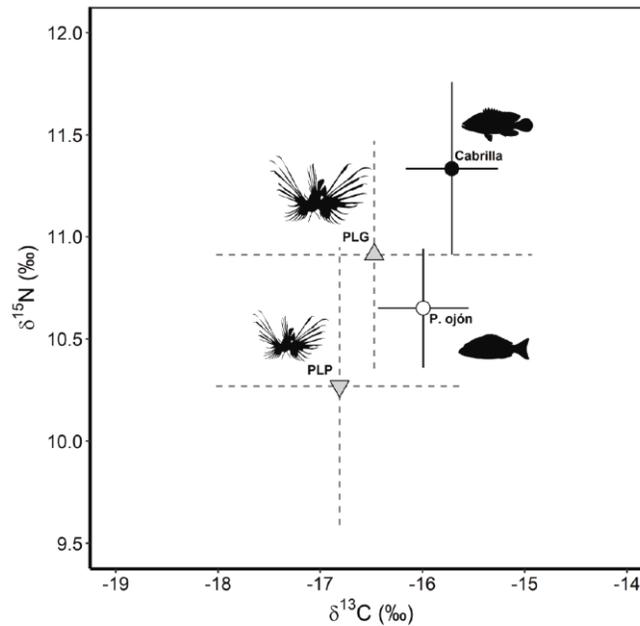


Figura 3. Valores isotópicos promedio $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ de las clases de talla del pez león (PLG: peces león grandes; PLP: peces león pequeños) y los depredadores nativos. Los símbolos representan el promedio bivariado (centroide) y las líneas 1 desviación estándar.

El nicho isotópico

Al examinar la estructura trófica al interior de cada población (*P. volitans* dividida en dos clases de talla), se encontró que la mayor variación en los valores isotópicos de carbono (RC) y nitrógeno (RN) fue observada en PLG y PLP, respectivamente (Tabla 4). La menor variación de ambos valores isotópicos se observó en el pargo ojón. Las comparaciones por pares entre poblaciones con PPR del grado general de diversidad trófica, estimada por la DPC, reveló que las clases de talla del pez león presentan el mayor grado de diversidad trófica (Tabla 4), pero que entre ellas no existen diferencias significativas (Tabla 5).

Los valores de DPC de PLG y PLP fueron significativamente diferentes con respecto a los valores obtenidos por las poblaciones de los depredadores nativos, los cuales no fueron significativamente diferentes entre sí (Tablas 4 y 5). Por otro lado, las comparaciones por pares con PPR del grado de redundancia trófica, estimada por la DVC, reveló que el valor de DVC de

la cabrilla fue significativamente diferente al valor de las clases de talla del pez león, pero no difirió significativamente con respecto al pargo ojón (Tabla 5), cuyo valor de DVC fue el más alto (*i.e.*, poca redundancia trófica; Tabla 4). Se comprobó que existe una alta similitud entre los nichos isotópicos (bajo valor de DVC) de los individuos de *C. cruentata* (Tabla 4), indicando un alto grado de redundancia trófica al interior de la población.

Tabla 4. Métricas del nicho isotópico de las clases de talla del pez león (PLG: peces león grandes y PLP: peces león pequeños), *C. cruentata* y *L. mahogoni*. DPC: Distancia promedio al centroide. DVC: Distancia al vecino más cercano.

Métrica	PLG	PLP	<i>Cephalopholis cruentata</i>	<i>Lutjanus mahogoni</i>
Rango de Carbono (RC)	5.93	4.78	1.76	1.53
Rango de Nitrógeno (RN)	1.99	2.49	1.71	0.75
DPC	1.40	1.19	0.52	0.43
DVC	0.23	0.29	0.13	0.36

Tabla 5. Resultados de las diferencias entre poblaciones en las métricas de dispersión (DPC: Distancia promedio al centroide. DVC: Distancia al vecino más cercano). Valores p de las pruebas de hipótesis basadas en modelos lineales anidados y pruebas de permutación residual (PPR) propuestas por Turner *et al.*, (2010). Los recuadros sombreados indican las comparaciones donde la diferencia no fue estadísticamente significativa ($p > 0.05$).

Comparación por pares	DPC	DVC
<i>Cephalopholis cruentata</i> - <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.446	0.180
<i>Cephalopholis cruentata</i> -PLG	< 0.001	0.044
<i>Cephalopholis cruentata</i> -PLP	< 0.001	0.003
PLG- <i>Lutjanus mahogoni</i>	0.002	0.969
PLP- <i>Lutjanus mahogoni</i>	< 0.001	0.986
PLP-PLG	0.198	0.196

Los datos isotópicos de los cuatro grupos de mesodepredadores, con sus respectivas elipses estándar corregidas por el tamaño muestral (SEA_c), basadas en la estimación de máxima probabilidad, se muestran en la Figura 4a. A pesar de que los depredadores nativos se ubicaron en posiciones similares en el $\delta^{13}C$, los porcentajes de traslapeo entre ellos no superaron el 2 % (Tabla 6), producto de las diferencias en los valores $\delta^{15}N$. No hubo traslapeo entre PLP y la cabrilla.

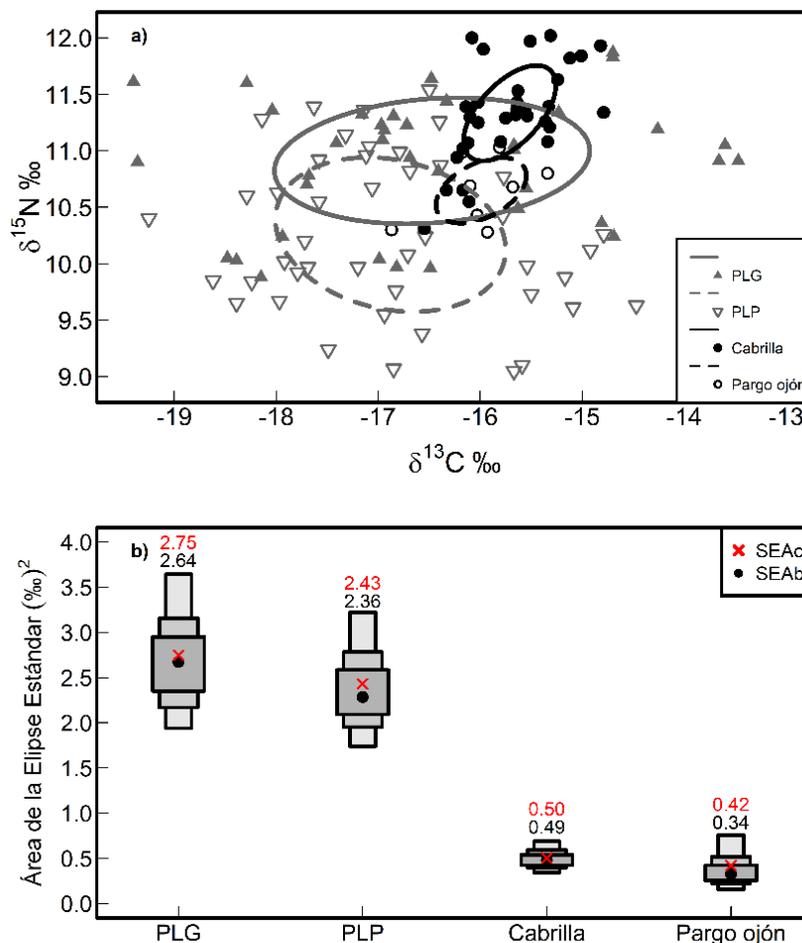


Figura 4. a) Dispersión de los datos isotópicos de los cuatro grupos de depredadores con sus respectivas elipses estándar corregidas para tamaños muestrales pequeños (SEA_c). Cada punto representa el uso de recursos de un individuo. **b)** Estimaciones posteriores del área de la elipse estándar para los cuatro grupos de depredadores. Las cajas representan los intervalos de credibilidad del 95, 75 y 50 % en orden ascendente de tamaño. Punto negro: SEA_b ; \times : SEA_c .

El nicho de PLP se traslapó levemente con los valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ del nicho de *L. mahogoni*. El traslapo entre los nichos de las clases de talla del pez león no superó el 37 %. Los nichos de ambos depredadores nativos fueron significativamente traslapados por el nicho isotópico de PLG (Tabla 6).

Tabla 6. Traslado del nicho isotópico entre las poblaciones del pez león (PLG: grandes y PLP: pequeños) y los depredadores nativos con base en el SEA_b. % General: proporción del nicho isotópico de ambos depredadores que es ocupado entre sí; % Depredador de referencia: proporción del nicho del “depredador de referencia” que es ocupado por el nicho del “competidor potencial”; % Competidor potencial: Proporción del nicho del “competidor potencial” que es ocupado por el nicho del “depredador de referencia”.

Depredador de referencia	Competidor potencial	Área traslapada (‰ ²)	% Traslado General	% Depredador referencia	% Competidor potencial
PLG	PLP	0.88	20.53	32.10	36.28
PLG	<i>Cephalopholis cruentata</i>	0.32	10.98	11.71	63.82
PLG	<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.41	14.64	14.74	95.87
PLP	<i>Cephalopholis cruentata</i>	0.00	0.00	0.00	0.00
PLP	<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.17	6.43	7.09	40.81
<i>Cephalopholis cruentata</i>	<i>Lutjanus mahogoni</i>	0.01	0.88	1.60	1.90

El ancho del nicho isotópico de las clases de talla del pez león también mostró patrones consistentes; el nicho de PLG obtuvo el mayor valor del ancho del nicho isotópico (Figura 4b) y fue ligeramente más grande que el nicho de PLP. Sin embargo, con base en el conjunto de distribuciones posteriores bayesianas, el SEA_b de PLG no fue significativamente mayor que el SEA_b de PLP ($p = 0.282$). Los valores del ancho del nicho isotópico de ambas clases de talla del pez león fueron significativamente mayores que el ancho del nicho de los dos depredadores nativos ($p < 0.0001$). El ancho del nicho entre depredadores nativos no fue significativamente diferente ($p = 0.279$). Adicionalmente, todos los valores de SEA_c y SEA_b mostraron el mismo patrón, siendo el SEA_c ligeramente mayor que el SEA_b (Figura 4b).

Uso de las fuentes de carbono

Tres modelos de mezcla con diferentes estructuras de covariables fueron ajustados en MixSIAR, empleando el sistema de un biorastreador ($\delta^{13}\text{C}$) - dos fuentes (bentónicas y planctónicas). Las señales isotópicas de carbono de las fuentes fueron significativamente diferentes entre sí (t de Welch con bootstrap: $p < 0.001$; Figura 5a). La comparación de modelos demostró que el modelo “Taxa” es preferible sobre los modelos que dividen las poblaciones de los depredadores en clases de talla y a los individuos de cada población según su longitud total (Tabla 7). Dicho modelo obtuvo el LOOic más bajo y recibió el 50 % de la ponderación Akaike, lo que indica una probabilidad del 50 % de ser el mejor modelo ante nuevos datos. El término de error multiplicativo (ϵ) está relacionado con la tasa de consumo del consumidor (biomasa consumida por período de renovación de tejido; Stock y Semmens, 2016), y su valor ϵ_c cercano a 1 indica que el sistema de mezcla cumple con los supuestos básicos de los modelos de mezcla (Stock *et al.*, 2018).

Los resultados del mejor modelo sugieren que existen patrones diferenciales en el uso de las fuentes de carbono entre la dieta de los depredadores nativos y la del pez león. La mediana de la distribución posterior generada por el modelo de mezcla (indicativo de la contribución más probable de las fuentes), evidenció que, a nivel poblacional, *P. volitans* consume presas de la ruta de la red trófica basada en el plancton en una proporción ligeramente mayor (mediana de la contribución proporcional = 56 %, Intervalos de credibilidad bayesianos del 95 %, ICB = 47.5–64.8 %) que las presas de la ruta de la red trófica basada en la producción primaria bentónica (mediana = 44.0 %, ICB 95% = 35.2–52.5 %). Mientras que la dieta de los depredadores nativos estuvo dominada principalmente por los recursos de carbono derivados de la red trófica basada en el bentos (*C. cruentata*: mediana = 63.3 %, ICB 95% = 54.1–71.3 %; *L. mahogoni*: mediana = 59.6, ICB 95% = 40.6–76.7 %), con una menor contribución de la producción planctónica (*C. cruentata*: mediana = 36.7 %, ICB 95% = 27.3–44.4; *L. mahogoni*: mediana = 40.4 %, ICB 95% = 20.2–56.3 %; Figura 5b).

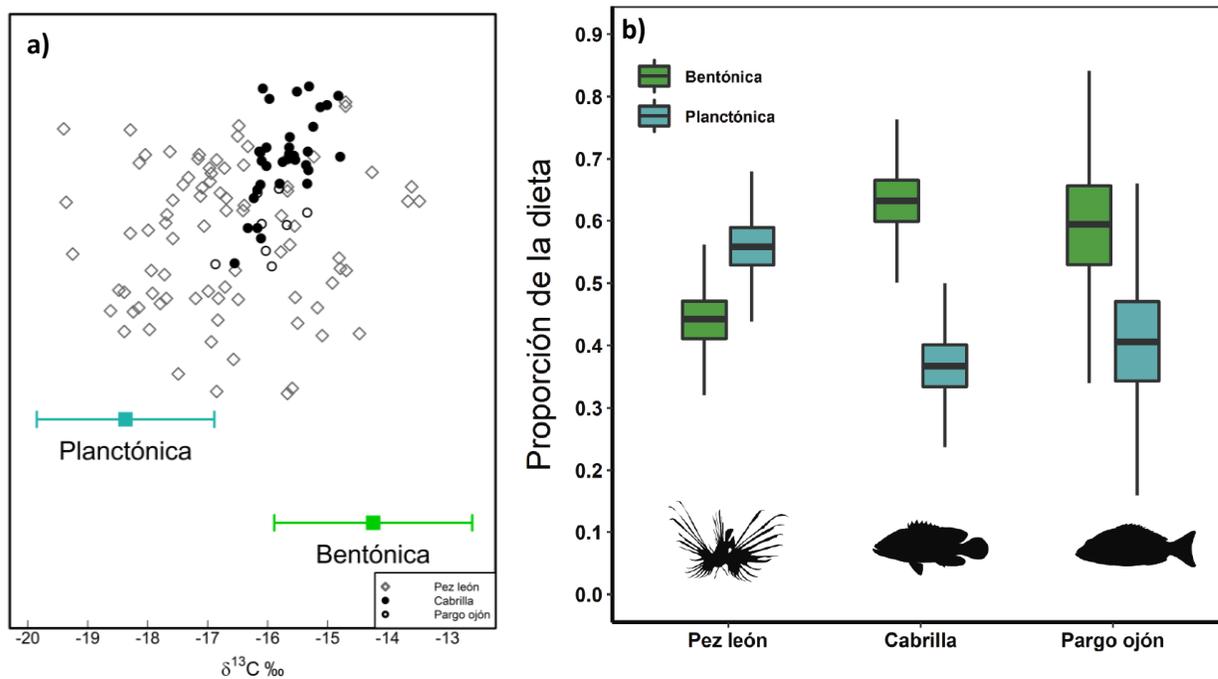


Figura 5. a) Espacio de mezcla que muestra los datos de los tres depredadores, relativos a la posición de las fuentes de carbono (bentónica y planctónica). Los datos de las fuentes fueron corregidos por el FET promedio \pm DE. **b)** Mediana (líneas en el centro de las casillas = mediana, límites de las casillas = 50 % ICB, barras de error = 99 % ICB) de las contribuciones proporcionales de cada fuente de carbono a la dieta de los tres depredadores, calculadas con un *prior* no informativo.

Tabla 7. Comparación de los modelos de mezcla ajustados en MixSIAR. LOO_{ic} : *leave-one out cross-validation*; $dLOO_{ic}$: diferencia en LOO_{ic} entre cada modelo y el modelo con el LOO_{ic} más bajo. $sd-LOO_{ic}$: desviación estándar de LOO_{ic} ; Ponderación: valor Akaike; ϵ_C : término de error multiplicativo.

Modelo	LOO_{ic}	$sd-LOO_{ic}$	$dLOO_{ic}$	Ponderación	ϵ_C
Taxa	257.0	17.5	0.0	0.50	1.1
Taxa + clase de talla	257.1	17.3	0.1	0.44	1.0
Taxa + longitud	260.1	17.9	3.1	0.10	1.1

DISCUSIÓN

Los efectos de una especie invasora dependen, en gran medida, de su relación con los miembros de la comunidad invadida (Rilov y Crooks, 2009). A pesar de su alta eficiencia depredadora (Albins y Hixon, 2008; Morris y Akins, 2009; Côté y Maljkovic', 2010; Albins y Lyons, 2012) y presentar estrategias de historia de vida (Eddy *et al.*, 2019; Diaz-Ferguson *et al.*, 2019; Bustos-Montes *et al.*, 2020) que lo hacen un gran invasor, la interacción entre el pez león con depredadores nativos ecológicamente similares permanece poco clara en el sur del Caribe. En este estudio, empleando AIE, en conjunto con una serie de herramientas bayesianas, se midieron métricas básicas del nicho isotópico y se evaluó el uso de las fuentes de carbono bentónicas y planctónicas, para caracterizar la naturaleza fundamental de la ecología trófica del pez león, en comparación con dos especies nativas de importancia comercial y ecológica; permitiendo dilucidar los patrones tróficos propios de cada población que moldean la fuerza y forma en que ocurren estas interacciones.

Los resultados revelaron tres aspectos importantes de los rasgos tróficos inter e intrapoblacionales del *P. volitans*, *C. cruentata* y *L. mahogoni*. En primer lugar, los peces león pequeños exhibieron una fuerte segregación de recursos alimentarios con respecto a los individuos grandes de la población, sugiriendo que la interacción del pez león con los mesodepredadores nativos es dependiente de su tamaño corporal. Segundo, ambas clases de talla del pez león presentaron patrones tróficos intrapoblacionales que superan aquellos de los mesodepredadores nativos. Los individuos de la población del pez león presentan un mayor grado de diversidad trófica entre sí (*i.e.*, altos valores en las métricas RC, RN, DPC), evidenciado también, por un ancho de nicho que es más de cuatro veces mayor al de los mesodepredadores nativos. Tercero, la población del pez león presentó un patrón diferencial en el uso de los recursos de carbono, con respecto a los depredadores nativos.

Los valores promedio $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular del pez león, la cabrilla y el pargo ojón fueron similares a los valores de peces generalistas oportunistas de la literatura, confirmando que estos depredadores se alimentan como generalistas en el Caribe colombiano (Fry, 1988; Muñoz *et al.*, 2011). Al abarcar más detalladamente componentes distintivos en la historia de vida del pez león, la división de los datos del pez león en clases de talla, permite establecer si ocurren variaciones sustanciales entre las relaciones ecológicas del pez invasor y las especies nativas, enmarcadas por el uso diferenciado de los recursos alimentarios por parte de las clases de talla del pez león; un componente importante del uso de recursos alimentarios para comprender en el contexto de un voraz depredador como el pez león (Layman y Allgeier, 2012; Curtis *et al.*, 2017). Acorde con lo encontrado en otros estudios, los resultados aquí presentados sugieren una fuerte partición de recursos alimentarios entre individuos pequeños y grandes de la población del pez león (O'Farrell *et al.*, 2014; Malpica-Cruz *et al.*, 2019).

De modo que, el pez león experimenta un cambio ontogénico en la dieta, evidenciado en el incremento de los valores $\delta^{15}\text{N}$ (Dahl y Patterson III, 2014; Curtis *et al.*, 2017; Malpica-Cruz *et al.*, 2019), y en una ligera expansión del nicho isotópico con el crecimiento corporal; probablemente, debido a que, con el aumento del tamaño corporal, el riesgo de depredación disminuye y permite el aprovechamiento de una variedad más amplia de recursos (Reñones *et al.*, 2002). Estos resultados se complementan bien con reportes de estudios del contenido estomacal, evidenciando que el pez león pasa de una dieta dominada por crustáceos, cuando presenta tamaños pequeños, a una dieta dominada por peces teleósteos bentopelágicos, al transcurrir hacia tamaños más grandes (Morris y Akins, 2009; Muñoz *et al.*, 2011; Côté *et al.*, 2013; Eddy *et al.*, 2016; Peake *et al.*, 2018; Sancho *et al.*, 2018; Acero *et al.*, 2019).

El mismo patrón ha sido documentado en la dieta de otros serranidos como *Epinephelus striatus* relacionado a cambios ontogénicos en el uso del hábitat (Eggleston, 1995; Eggleston *et al.*, 1998; St John, 1999). En etapas juveniles tempranas, los individuos de *E. striatus* se refugian en

microhábitats dominados por macroalgas, donde abundan pequeños crustáceos bentónicos, y en etapas posteriores se desplazan hacia hábitats estructuralmente más complejos, como los arrecifes de coral, donde se alimentan principalmente de peces (Dahlgren y Eggleston, 2000). Por ende, podría hipotetizarse que estos cambios en la dieta, asociados al uso del hábitat, también ocurren en *C. cruentata*, pero se necesitan estudios exhaustivos sobre el contenido de su dieta en el sitio de estudio para lograr confirmarlo. Sin embargo, los bajos valores del coeficiente de determinación (r^2) sugirieron que otros procesos, no relacionados con el tamaño corporal, también contribuyen a la variación en la composición de la dieta de los depredadores (Malpica-Cruz *et al.*, 2019).

Relacionado con los cambios ontogénicos en la dieta, y consistente con lo encontrado por O'Farrell *et al.* (2014) en arrecifes de barrera de las Bahamas, el nicho isotópico de los depredadores nativos fue traslapado mayoritariamente por los individuos de tallas grandes del pez león. Al igual que en otros estudios, este alto grado de traslapo es un indicador de que la competencia por recursos alimentarios es muy probable entre especies en entornos con recursos limitados (Layman y Allgeier, 2012; O'Farrell *et al.*, 2014; Curtis *et al.*, 2017; Eddy *et al.*, 2020). De modo que, los peces león aumentan su nivel trófico a medida que crecen (Eddy *et al.*, 2020), acentuando la superposición de los recursos alimentarios con los depredadores nativos de tamaño similar (O'Farrell, *et al.*, 2014), en este caso la cabrilla y el pargo ojón. No obstante, la teoría clásica de competencia aclara que el traslapo de nicho entre especies no es una medida del grado de competencia entre ellos (Sale, 1974). Antes bien, el traslapo de nicho entre especies es una condición necesaria, pero no suficiente, para que ocurran interacciones competitivas (Pianka, 1974; Alley, 1982). Por lo tanto, estos resultados deben ser interpretados como indicadores, y no como evidencia manifiesta, de interacciones competitivas entre el pez león y los mesodepredadores nativos.

Es común que las especies exóticas invasoras, al ingresar a un nuevo entorno sin resistencia biótica, experimenten la utilización de un espectro más amplio de recursos; consecuentemente evidenciado por un nicho trófico muy amplio (*i.e.*, liberación ecológica; Polechová y Storch, 2008; Jeschke, 2014), producto del hecho de que el comportamiento y apariencia del invasor no son percibidos como una amenaza de depredación (Côté *et al.*, 2013). Tal es el caso del pez león en el Atlántico occidental, al poder haber escapado de controles naturales como enfermedades, depredación y parasitismo (Pusack *et al.*, 2016). Los resultados de este estudio se acoplan a esta hipótesis, pues demostraron que el nicho del pez león es tremendamente más amplio (*i.e.*, más de cuatro veces) que el de los depredadores nativos. Adicionalmente, los bajos valores de traslapo general (*i.e.*, proporción de traslapo relativo a la suma de las áreas no traslapadas de los nichos de dos depredadores) y el bajo traslapo relativo al nicho de PLG (Tabla 6), sugieren que la intensidad de la interacción es desproporcional entre las especies nativas y el pez invasor; siendo de mayor relevancia para los depredadores nativos. En conjunto, y teniendo en cuenta que las interacciones competitivas implican efectos negativos en al menos uno de los miembros involucrados (Solomon, 1949; Pianka, 1974; Alley, 1982), la gran amplitud del nicho del pez león y el bajo traslapo de los mesodepredadores nativos en el nicho de PLG (ambos depredadores traslaparon menos del 30 % del nicho de PLG), podrían indicar que la interacción con la cabrilla y el pargo ojón no supone una presión y podría ser tolerable para el pez león. Por el contrario, para los depredadores nativos, la interacción podría significar una fuerte presión negativa, capaz de inducir alteraciones en sus patrones del uso de recursos alimentarios (Pianka, 1974; Sale, 1974; Alley, 1982).

La medición de las métricas del nicho isotópico permitió evidenciar la existencia de patrones tróficos distintivos entre especies. A nivel intrapoblacional, las clases de talla de pez león presentaron el mayor grado de diversidad trófica (*i.e.*, altos valores en las métricas RC, RN, DPC). Esto sugiere que la población del pez león está conformada por individuos con mayor variedad

de niveles tróficos al interior de su población, con respecto a las otras poblaciones de los mesodepredadores nativos (Layman *et al.*, 2007). También sugiere que la población del pez león tiene múltiples recursos alimentarios basales con señales $\delta^{13}\text{C}$ variables, lo que permite la diversificación de su nicho isotópico (Layman *et al.*, 2007); indicando que la dieta del pez león podría ser mucho más diversa que la de los mesodepredadores locales.

El valor más bajo de DVC fue encontrado en los individuos de la población de *C. cruentata*. Por lo cual, es muy probable que todos los miembros de la población se alimenten de presas similares, produciendo un alto grado de redundancia trófica entre individuos; lo que podría promover un rol de interacciones competitivas al interior de la población (Layman *et al.*, 2007). Por otro lado, los valores DVC más grandes se presentaron en las clases de talla del pez león y el pargo ojón. Consistente con el estudio de Layman y Allgeier (2012), esta gran variación en los valores isotópicos del pez león denotan un alto grado de especialización individual en la dieta al interior de la población; posiblemente, producto de que la selección de presas depende en gran medida de la abundancia local de varios tipos de alimentos (Muñoz *et al.*, 2011), asociado con una alta fidelidad en el uso del hábitat (*i.e.*, permanecen en el mismo sitio durante prolongados periodos de tiempo [semanas a meses]; Jud y Layman, 2012).

De acuerdo con lo anterior, se pueden considerar dos situaciones: Primero, una población generalista puede estar compuesta por individuos especialistas o por individuos generalistas (Bolnick *et al.*, 2002; Bolnick *et al.*, 2003; Bearhop *et al.*, 2004). Segundo, los individuos especialistas utilizan un subconjunto relativamente estrecho de la base general de recursos de la población, lo que conduce a una variabilidad sustancial en el uso de recursos específicos entre los individuos (Layman *et al.*, 2011). Esto último, puede verse evidenciado en el distanciamiento entre individuos (*i.e.*, valores de DVC) de las poblaciones del pez león y el pargo ojón. A la luz de esta información, es posible inferir que en el Caribe colombiano las poblaciones generalistas de *P. volitans* y *L. mahogoni* podrían estar compuestas por individuos especialistas. Mientras que la

población generalista de *C. cruentata* podría estar compuesta por individuos generalistas que se alimentan de la misma variedad de presas, causando la alta similitud observada en los nichos isotópicos individuales. Sin embargo, se requieren de estudios más especializados para poder confirmarlo.

Estos patrones diferenciales de la estructura trófica al interior de las poblaciones son cruciales para predecir el impacto del pez león sobre los mesodepredadores nativos en caso de competencia por los recursos alimentarios. En la población del pez león, un nicho isotópico extremadamente amplio, un alto grado de diversidad trófica y un alto grado de especialización individual (*i.e.*, baja redundancia trófica entre individuos), representan también, un alto grado de plasticidad trófica a nivel poblacional (Morris y Akins, 2009; Côté *et al.*, 2013; Peake *et al.*, 2018; Malpica-Cruz *et al.*, 2019). Mientras que una alta redundancia trófica entre individuos en la población de *C. cruentata*, y un bajo grado de diversidad trófica entre los individuos del pargo ojón, podrían suponer una limitación frente a la interacción con el pez león. Estos resultados son consistentes con algunos estudios que sugieren que, en caso de competencia, los invasores pueden tener una capacidad competitiva superior en comparación con las especies nativas del ambiente invadido (Keane y Crawley, 2002; Côté *et al.*, 2013; Jeschke, 2014). Por lo tanto, en caso de competencia por recursos alimentarios, los mesodepredadores nativos podrían verse obligados a reducir el uso de los recursos disputados (Parker *et al.*, 1999), y empezar a consumir recursos de menor calidad (Alley, 1982), lo cual, podría ocasionar un detrimento de sus poblaciones en términos de crecimiento, supervivencia y reproducción (Birch, 1957; Case y Gilpin, 1974; Menge, 1974; Parker *et al.*, 1999).

Todas estas afectaciones tendrían efectos negativos a largo plazo en la estructura de la comunidad (Côté *et al.*, 2013) y podrían implicar una reducción en la abundancia de las poblaciones de *C. cruentata* y *L. mahogoni*. Como mesodepredadores, estos animales cumplen un rol importante en la estructura de la comunidad de los arrecifes de coral. Son especies de las

que depende el soporte de la estructura de la red alimentaria. Al presentar altas abundancias, tienen una influencia directa en la abundancia de otros peces arrecifales más pequeños, a través de la alimentación (*i.e.*, efectos *top-down*; Prugh *et al.*, 2009; Ashworth *et al.*, 2014). Por lo tanto, cualquier efecto que el pez león pueda tener sobre ellos, a través de la competencia por explotación (*i.e.*, la más probable, dada la fuerte similitud en el uso de recursos alimentarios), podría ocasionar graves efectos de cascada (*i.e.*, alterar la estructura trófica de un ecosistema, en términos de abundancia, biomasa y productividad, en más de un enlace en la red alimentaria; Pace *et al.*, 1999; Ripple *et al.*, 2016); alterando la estructura y función de la comunidad local (Curtis *et al.*, 2017; Eddy *et al.*, 2020).

Los procesos físicos (France, 1995) y las rutas fotosintéticas (DeNiro y Epstein, 1978, Fry *et al.*, 1978; Martínez del Río y Wolf, 2005) que experimentan los productores primarios bentónicos y planctónicos de los ecosistemas costeros generan cambios predecibles en sus señales isotópicas (France, 1995; Takai *et al.*, 2002), que se transfieren hasta los tejidos de los consumidores (Parnell *et al.*, 2013). Estas señales isotópicamente distintivas entre las fuentes primarias de carbono (Phillips *et al.*, 2014), permiten determinar la importancia relativa de las rutas planctónicas y bentónicas en el sustento del pez león, la cabrilla y el pargo ojón, al dilucidar el origen de los recursos de donde estos depredadores obtienen su energía. Identificando así, la base teórica de las redes alimentarias de estos animales, a través de los modelos de mezcla (Fry *et al.*, 1978; Vander Zanden y Rasmussen, 2001; Moore y Semmens, 2008; Parnell *et al.*, 2013).

Se diseñó un sistema de mezcla de un biorastreador ($\delta^{13}\text{C}$) - dos fuentes (bentónicas y planctónicas), en donde las señales isotópicas de consumidores basales típicos de cada origen de la red alimentaria fueron utilizadas como las *fuentes* del modelo, y las señales isotópicas de los mesodepredadores como la *mezcla* del modelo. La LT promedio de las presas empleadas para estimar las señales isotópicas de las fuentes de carbono en el modelo de mezcla (bentónicas: 8.4 ± 1.9 cm; planctónicas: 8.2 ± 4.6) fue menor al tamaño máximo de los ítems

alimentarios reportados en los estómagos del pez león en el sitio de estudio (10.22 cm; Romero, 2017). Si bien los consumidores basales seleccionados no representan perfectamente la geometría isotópica completa de las fuentes de carbono, la concordancia general entre los valores isotópicos de estos consumidores basales y los recursos bentónicos y planctónicos reportados en la literatura (France, 1995; Yamamuro *et al.*, 1995; Jennings *et al.*, 1997; Takai *et al.*, 2002; Fonseca *et al.*, 2006), sugiere que sí sirven como representaciones isotópicas fieles y, por ende, son apropiados.

La interpretación del modelo de mezcla bayesiano reveló que en los ecosistemas arrecifales de Santa Marta existen patrones diferenciales en el origen de los recursos entre el pez león y los mesodepredadores nativos. El carbono en la dieta del pez león se deriva principalmente de la ruta trófica basada en el plancton, mientras que los mesodepredadores nativos dependen en mayor medida de la ruta trófica bentónica para la adquisición de energía. Esta preponderancia de los recursos de carbono planctónicos sobre los bentónicos en la dieta del pez león, es similar a lo reportado por Eddy *et al.* (2020), en las Bermudas. Allí, la producción planctónica soporta la comunidad de peces arrecifales en un ambiente oceánico oligotrófico con bajos aportes de nutrientes terrestres; un ambiente contrastante al sitio de estudio del presente trabajo. Muñoz *et al.* (2011) en la bahía de Onslow, registraron un patrón inverso, en el cual, los productores primarios bentónicos fueron de gran importancia en la contribución de carbono a la dieta del pez león; un ambiente comparable al sitio de estudio del presente trabajo (Díaz *et al.*, 2000), por tratarse de arrecifes costeros poco profundos. Esta última discordancia podría deberse a diferencias en la composición de la comunidad de peces arrecifales y la consecuente variación en la disponibilidad de presas para el pez león en ambos sitios de estudio (ver figura 8.12 de Acero *et al.*, 2019).

Es necesario aclarar que cualquier inferencia de los modelos de mezcla refiere a la dieta asimilada, no a la dieta ingerida (Phillips *et al.*, 2014) y que sus resultados no son

caracterizaciones directas de la dieta, como las proporcionadas por el análisis del contenido estomacal (Layman *et al.*, 2011). Sin embargo, la importancia de los recursos de carbono derivados de la ruta planctónica de la red alimentaria en la dieta del pez león, podría explicarse a partir de la fuerte preferencia hacia presas de hábitos planctívoros reportada en estudios experimentales (*Chromis multilineata*; Ritger *et al.*, 2020) y por estudios de contenido estomacal en el área de estudio (*C. cyanea*; Acero *et al.*, 2019). Este resultado sugiere que, a pesar de su gran plasticidad alimentaria, los recursos planctónicos tienen especial importancia en el sustento del nicho trófico del pez león en los ecosistemas arrecifales someros de Santa Marta.

Por otro lado, la importancia del carbono de origen bentónico que sustenta la dieta de *C. cruentata* y *L. mahogoni* es consistente con lo reportado para otros peces arrecifales en ecosistemas costeros (Jennings *et al.*, 1997; Lepoint *et al.*, 2000; Pinnegar y Polunin, 2000; Reñones *et al.*, 2002; Takai *et al.*, 2002). A pesar de esta similitud en la adquisición de energía, las elipses estándar sugieren que existe una evidente separación en la dieta de la cabrilla y el pargo ojón. El patrón diferenciado en el uso de las fuentes de carbono entre el pez invasor y las especies nativas podría explicar el bajo traslapo de los mesodepredadores nativos en el nicho de las clases de talla del pez león, y en conjunto podrían sugerir una eventual segregación general en el uso de recursos alimentarios entre ellos y, por consiguiente, constituir un posible mecanismo de relajación de sus interacciones tróficas (Sale, 1974).

Es necesario aclarar que los resultados de este estudio son derivados del AIE y por lo tanto no proporcionan información definitiva sobre las relaciones funcionales entre organismos (por ejemplo, si un depredador realmente controla la abundancia de una presa determinada); pero si proveen información útil sobre la estructura y las relaciones tróficas de los miembros de una red alimentaria (Layman *et al.*, 2011). Dado que el tamaño muestral del pargo ojón es menor a lo deseado ($n < 10$), la caracterización de su nicho isotópico pudo haber sido subestimada (Jackson *et al.*, 2011; Syväranta *et al.*, 2013), conllevando, por ejemplo, a la ausencia de relaciones

estadísticamente significativas entre el tamaño corporal y las señales isotópicas. Sin embargo, los resultados aquí presentados, aunque válidos, más deben ser interpretados con prudencia.

CONCLUSIONES

Este estudio demostró que, a pesar de ser depredadores generalistas ecológicamente similares, el rol del pez león en la estructura de la red alimentaria de los ecosistemas arrecifales de Santa Marta no es ecológicamente equivalente a *C. cruentata* y *L. mahogoni*, pues exhibe patrones tróficos intrapoblacionales superiores. La interacción entre las especies nativas y el pez león es dependiente del tamaño corporal del pez invasor. Desde el punto de vista del nicho isotópico de las especies nativas, es muy probable que ocurran interacciones competitivas con el pez león. Sin embargo, desde una perspectiva más general, factores como que la interacción parece no ejercer una presión proporcional en las especies involucradas y, un patrón diferencial en la importancia de las fuentes primarias de carbono en sus dietas, podrían limitar o reducir la presión de las interacciones tróficas entre el pez león y los mesodepredadores nativos. Estos resultados establecen un punto de referencia para futuros estudios que intenten examinar estas interacciones tróficas a través de gradientes espaciales, o desde una perspectiva temporal. Por ejemplo: para evaluar cambios en el nicho de los mesodepredadores nativos y sus consecuencias en el nivel de traslapo con el pez león, lo que constituiría una evidencia clásica y manifiesta de la existencia de interacciones competitivas entre especies. Este es el primer estudio que explora las interacciones tróficas entre algunos mesodepredadores nativos y el pez león invasor en el Caribe colombiano, y podría proporcionar un fuerte incentivo para que se priorice la formulación de investigaciones concernientes a la biología y ecología de las especies nativas, a fin de que la toma de decisiones informadas en las estrategias de gestión y manejo ante la invasión del pez león, tenga un mayor alcance en la protección de los ecosistemas locales.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado en el marco del proyecto “Invasiones Biológicas en Ambientes marinos tropicales: el caso del pez león” el cual fue financiado por la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano mediante la convocatoria interna No. 17 de 2018. Me gustaría expresar mi más profundo agradecimiento a las personas que participaron de los procesamientos en el laboratorio de la UJTL- sede Santa Marta, especialmente a Nireth P. Sierra-Sabalza, Shirly Bello-Escobar, Guillermo Cera y Ana M. Hernández-Chamorro. Por su colaboración al señor Alfonso Gamero. Por su atención, tiempo y asistencia a mis directores, Carlos Julio Polo-Silva y Adolfo Mario Sanjuan-Muñoz. Estoy particularmente agradecido con Craig Layman, Joseph Curtis, Luis Malpica-Cruz, Thomas Turner, Charlotte Dromard y Arnaud Tarroux, por los oportunos consejos brindados. A todos los profesores que contribuyeron a mi formación profesional, en especial a la profe Elvira María Alvarado Chacón. Y a mi familia, por quienes hoy puedo ser quién soy.

BIBLIOGRAFIA

- Acero, P.A., D. Bustos-Montes, P. Pabón, C.J. Polo-Silva, A.M Sanjuan-Muñoz. 2019. Feeding Habits of *Pterois volitans*: A real threat to Caribbean coral reef biodiversity. 269-314. En: Makowski C. y C. Finkl. (eds). Impacts of Invasive Species on Coastal Environments. Coastal Research Library, Berlin/Heidelberg. 482p.
- Acero, P.A. y J. Garzón. 1985. Los pargos (Pisces: Perciformes: Lutjanidae) del Caribe colombiano. Actu. Biol., 14(53): 89-99.
- Acero, P.A. y J. Garzón. 1991. Meros, chernas y cabrillas del Caribe colombiano (Pisces: Serranidae: Epinephelinae: Epinephelini). Caldasia, 16(78): 355-376.
- Akins, J. L., J.A. Morris Jr y S.J. Green. 2014. In situ tagging technique for fishes provides insight into growth and movement of invasive lionfish. Ecol. Evol. 4(19): 3768-3777.
- 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. y M.A. Hixon. 2008. Invasive Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans* reduce recruitment of Atlantic coral-reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 367: 233–238
- Albins, M.A. y P.J. Lyons. 2012. Invasive red lionfish *Pterois volitans* blow directed jets of water at prey fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 448: 1–5.
- Alley, T. R. 1982. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. *Acta Biotheor.*, 31(3): 165-179.
- Anton, A., M.S. Simpson y I. Vu. 2014. Environmental and biotic correlates to lionfish invasion success in Bahamian coral reefs. *PloS one*, 9(9), e106229.
- Arias-González, J.E., C. González-Gándara, J.L. Cabrera y V. Christensen. 2011. Predicted impact of the invasive lionfish *Pterois volitans* on the food web of a Caribbean coral reef. *Environ. Res.* 111, 917–925.
- Arndt, E., M.P. Marchetti y P.J. Schembri. 2018. Ecological impact of alien marine fishes: insights from freshwater systems based on a comparative review. *Hydrobiologia*, 817(1): 457-474.
- Ashworth, E. C., M. Depczynski, T.H. Holmes y S.K. Wilson. 2014. Quantitative diet analysis of four mesopredators from a coral reef. *J. Fish Biol.*, 84(4): 1031-1045.
- Baeta, A. 2018. Stable Isotope Ecology. *Encyclopedia of Ecology*. Coimbra. 606p.
- Ballew, N. G., N.M. Bachelier, G.T. Kellison y A.M. Schueller. 2016. Invasive lionfish reduce native fish abundance on a regional scale. *Sci. Rep.*, 6(1), 1-7.
- Batschelet, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London. 371p.
- Bayraktarov, E., J. Alarcón-Moscoso, A. Polanco F y C. Wild. 2014a. Spatial and temporal distribution of the invasive lionfish *Pterois volitans* in coral reefs of Tayrona National Natural Park, Colombian Caribbean. *PeerJ* 2: e397
- Bayraktarov, E., M.L. Bastidas-Salamanca y C. Wild. 2014b. The physical environment in coral reefs of the Tayrona National Natural Park (Colombian Caribbean) in response to seasonal upwelling. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 43(1): 137-157.
- Bearhop, S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller y H. MacLeod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.*, 73(5): 1007-1012.

- Bejarano, S., K. Lohr, S. Hamilton y C. Manfrino. 2014. Relationships of invasive lionfish with topographic complexity, groupers, and native prey fishes in Little Cayman. *Mar. Biol.*, 162(2): 253-266.
- Benkwitt, C.E. 2015. Non-linear effects of invasive lionfish density on native coral-reef fish communities. *Biol. Invasions*, 17: 1383–1395.
- Betancur-R, R., A. Hines, P.A. Acero, G. Ortí, A.E. Wilbur y D.W. Freshwater. 2011. Reconstructing the lionfish invasion: insights into Greater Caribbean biogeography. *J Biogeogr.*, 38(7): 1281–1293
- Birch, L.C. 1957. The meanings of competition. *Am. Nat.*, 91: 5–18.
- Bolnick, D. I., L.H. Yang, J.A. Fordyce, J.M. Davis y R. Svanbäck. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83(10): 2936-2941.
- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J.A. Fordyce, L.H. Yang, J.M. Davis, C. Hulsey y M. Forister. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Nat.*, 161(1): 1-28.
- Bula-Meyer, G. 1977. Algas marinas bénticas indicadoras de un área afectada por aguas de surgencia frente a la costa caribe de Colombia. *An.Inst. Inv. Mar. Punta Betín*, 9: 45-71.
- Bula-Meyer G. 1990. Oceanografía. 135-153. En: Jimeno M.C. (ed). *Caribe de Colombia*, Fondo José Celestino Mutis. 361 p
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag. New York. 266p.
- Bustos-Montes, D., M. Wolff, A. Sanjuan-Muñoz y A. Acero. 2020. Growth parameters of the invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Colombian Caribbean. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 38: 101362.
- Byers, J.E. 2009. Competition in Marine Invasions. 245-258. En: Rilov G, Crooks JA. (eds). *Biological invasions in marine ecosystems: Ecological studies (analysis and synthesis)*. Springer, Berlin/Heidelberg. 641p.
- Cardoso, S.C., M.C. Soares, H.A. Oxenford, I.M. Côté. 2009. Interspecific differences in foraging behavior and functional role of Caribbean parrotfish. *Mar. Biodivers. Rec.* 2, 1–6.

- Carscadden, K.A., N.C. Emery, C.A., Arnillas, M.W. Cadotte, M.E. Afkhami, D. Gravel, S. W. Livingstone y J.J. Wines. 2020. Niche breadth: Causes and consequences for ecology, evolution, and conservation. *Q. Rev. Biol.*, 95(3): 179-214.
- Case, T.J. y M.E. Gilpin. 1974. Interference competition and niche theory. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 71(5): 3073-3077
- Côté I.M., S. J. Green y M. A. Hixon, 2013. Predatory fish invaders: Insights from Indo-Pacific lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Biol. Conserv.*, 164: 50–61.
- Côté, I. M. y Maljković, A. 2010. Predation rates of Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 404: 219-225.
- Curtis, J. S., K.R. Wall, M.A. Albins y C.D. Stallings. 2017. Diet shifts in a native mesopredator across a range of invasive lionfish biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 573: 215-228.
- Curtis, J. S., M.A. Albins, E.B. Peebles y C.D. Stallings. 2020. Stable isotope analysis of eye lenses from invasive lionfish yields record of resource use. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 637: 181-194.
- Dahl, K.A. y W.F. Patterson III. 2014. Habitat-specific density and diet of rapidly expanding invasive red lionfish, *Pterois volitans*, populations in the northern Gulf of Mexico. *PLoS ONE* 9(8): e105852.
- Dahl, K. A. y W.F. Patterson III. 2020. Movement, home range, and depredation of invasive lionfish revealed by fine-scale acoustic telemetry in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Biol.*, 167(8): 1-22.
- Dahlgren, C. P. y D.B. Eggleston. 2000. Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology*, 81(8): 2227-2240.
- Davis, A. C. 2018. Differential effects of native vs. invasive predators on a common Caribbean reef fish. *Environ. Biol. Fishes*, 101(10): 1537-1548.
- DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, 197: 261–263.
- DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon stable isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 42: 495–506.

- DeNiro, M.J. y S, Epstein. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 45: 341–351
- Díaz, J. M., L. M. Barrios, M. H. Cendales, J. Garzón-Ferreira, J. Geister, M. López-Victoria, G. H. Ospina, F. Parra-Velandia, J. Pinzón, B. Vargas-Angel, F. A. Zapata y S. Zea. 2000. Áreas coralinas de Colombia. INVEMAR, Santa Marta. 176p
- Diaz-Ferguson, E. E. y M. E. Hunter. 2019. Life history, genetics, range expansion and new frontiers of the lionfish (*Pterois volitans*, Perciformes: Pteroidae) in Latin America. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 31: 100793.
- Dromard, C.R. y. Bouchon-Navarro, M. Harmelin-Vivien, C. Bouchon. 2015. Diversity of trophic niches among herbivorous fishes on a Caribbean reef (Guadeloupe, Lesser Antilles), evidenced by stable isotope and gut content analyses. *J. Sea. Res.*, 95: 124-131.
- Dromard, C.R. y. Bouchon-Navarro, S. Cordonnier, M.F. Fontaine, M. Verlaque, M. Harmelin-Vivien, C. Bouchon. 2013. Resource use of two damselfishes, *Stegastes planifrons* and *Stegastes adustus*, on Guadeloupean reefs (Lesser Antilles): Inference from stomach content and stable isotope analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 440: 116–125.
- Eddy, C. 2019. Trophic discrimination factors for invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Biol. Invasions*, 21(12): 3473-3477.
- Eddy, C., J. M. Pitt, J.A Morris Jr, S. Smith, G. Goodbody-Gringley, D. Bernal. 2016. Diet of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 558: 193–206.
- Eddy, C., J.M. Pitt, J. Larkum, M. A. Altabet y D. Bernal. 2020. Stable isotope ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Front. Mar. Sci.*, 7: 435.
- Eddy, C., J.M. Pitt, K. Oliveira, J.A. Morris, J. Potts y D. Bernal. 2019. The life history characteristics of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *P. miles*) in Bermuda. *Environ. Biol. Fish.*, 102: 887–900.
- Eggleston, D.B. 1995. Recruitment in Nassau grouper *Epinephelus striatus*: post-settlement abundance, microhabitat features, and ontogenetic habitat shifts. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 124: 9–22.
- Eggleston, D.B., J.J. Grover y R.N. Lipcius. 1998. Ontogenetic diet shifts in Nassau grouper: trophic linkages and predatory impact. *Bull. Mar. Sci.* 63: 111– 126.

- Elton C.S. 1958. The ecology of invasions by plants and animals. London: Methuen, 181p.
- Estrada, J.A., A.N. Rice, M.E. Lutcavage y G.B. Skomal. 2003. Predicting trophic position in sharks of the north-west Atlantic Ocean using stable isotope analysis. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 83(6): 1347-1350.
- Ferreira, C.E., O.J. Luiz, S.R. Floeter, M.B. Lucena, M.C. Barbosa, C.R. Rocha, L.A. Rocha. 2015. First record of Invasive Lionfish (*Pterois volitans*) for the Brazilian Coast. PLoS ONE 10(4): e0123002
- Fishelson, L. 1975. Ethology and reproduction of pteroid fishes found in the Gulf of Agaba (Red Sea), especially *Dendrochirus brachypterus* (Cuvier), (Pteroidae, Teleostei). Pubblicazioni della Stazione zoologica di Napoli, 39: 635-656.
- Focken, U. y K. Becker. 1998. Metabolic fractionation of stable isotopes: implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using $\delta^{13}\text{C}$ data. Oecologia, 115: 337–343.
- Fonseca M.S., A.V. Uhrin, C.A. Currin, J.S. Burke, D.W. Field, C.M. Addison, L. Wood, G.A. Piniak, T.S. Viehman, C.S. Bonn. 2006. Ongoing monitoring of Tortugas Ecological Reserve: assessing the consequences of reserve designation. US Dept Commerce, NOAA Tech Memo NOS NCCOS 22, Beaufort. 48p.
- France, R.L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: food web implications. Mar. Ecol. Prog. Ser., 124: 307–312.
- Freshwater, D.W., R.M. Hamner, S. Parham, A.E. Wilbur. 2009. Molecular evidence that the lionfishes *Pterois miles* and *Pterois volitans* are distinct species. J. N. C. Acad. Sci., 125: 39-46.
- Fry, B. 1988. Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. Limnol Oceanogr 33: 1182–1190.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology. Springer, New York. 308p.
- Fry, B., A. Joern y P.L. Parker. 1978. Grasshopper food web analysis: use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. Ecology, 59(3): 498-506.

- García-Urueña, R., A. Acero P. y V. Coronado-Carrascal. 2015. Comunidad de peces arrecifales en presencia del pez león (*Pterois volitans*) en Santa Marta, Caribe colombiano. Rev. MVZ Córdoba, 20 (Supl.): 4989-5003.
- Garzón-Ferreira, J., y Díaz, J. M. 2003. The Caribbean coral reefs of Colombia. 275-301. En: Cortés, J (Ed.). Latin American coral reefs. Elsevier, Amsterdam, 508p.
- Garzón-Ferreira, J. y M. Cano. 1991. Tipos, distribución, extensión y estado de conservación de los ecosistemas marinos costeros del Parque Nacional Natural Tayrona. Final report, Santa Marta. 82 p.
- Gelman, A., J.B. Carlin, H.S. Stern, D.B. Rubin. 2003. Bayesian data analysis, 2nd edn. Chapman y Hall, Boca Raton. 668p.
- Geweke, J. 1992. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to calculating posterior moments. 169-193. En: Bernardo, J.M., Berger, J.O., Dawid, A.P. y Smith, A.F. (Ed.). Bayesian Statistics 4. Clarendon Press, Oxford. 880p.
- Green, A.L. y D.R. Bellwood. 2009. Monitoring functional groups of herbivorous fishes as indicators of coral reef resilience—a practical guide for coral reef managers in the Asia Pacific region. IUCN Working Group on Climate Change and Coral Reefs IUCN, Switzerland. 72p.
- Green, S.J., J.L. Akins, A. Maljkovic', I.M. Côté. 2012. Invasive lionfish drive Atlantic coral reef fish declines. PLOS ONE 7: e32596
- Green, S.J., J.L. Akins, e I.M. Côté. 2011. Foraging behaviour and prey consumption in the Indo-Pacific lionfish on Bahamian coral reefs. Mar. Ecol. Prog. Ser., 433: 159-167.
- Gutiérrez, F.P., C. Lasso, P. Sánchez-Duarte y D. L. Gil. 2010. Análisis de riesgo para especies acuáticas continentales y marinas. 73-114. En: Baptiste M. P., N. Castaño, D. Cárdenas, F. P. Gutiérrez, D. L. Gil y C. A. Lasso (Eds). 2010. Análisis de riesgo y propuesta de categorización de especies introducidas para Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia.
- Hackerott, S., A. Valdivia, S.J. Green, I.M. Côté, C.E. Cox, L. Akins, C.A. Layman, W.F. Precht y J.F. Bruno. 2013. Native predators do not influence invasion success of Pacific lionfish on Caribbean reefs. PLoS one, 8(7): e68259.

- Hernández-Abello, J.M., R.P. García-Urueña y A. Acero P. 2015. Estructura de tallas y preferencia al sustrato del pez león (*Pterois volitans*) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) en Santa Marta (Colombia). *Acta Biol. Colomb.*, 20(2): 175-182.
- Hixon, M. A., Green, S. J., Albins, M. A., Akins, J. L. y J.A. Morris Jr. 2016. Lionfish: a major marine invasion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 558: 161-165
- Hobson, K.A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120: 314-326.
- Jackson, A. L., R. Inger, A.C. Parnell y S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.*, 80(3): 595-602.
- Jennings, S., O. Reñones, B. Morales-Nin, N. Polunin, J. Moranta y J. Coll. 1997. Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 146: 109-116.
- Jeschke, J. M. 2014. General hypotheses in invasion ecology. *Divers. Distrib.*, 20: 1229–1234.
- Jud, Z. R. y C.A. Layman. 2012. Site fidelity and movement patterns of invasive lionfish, *Pterois spp.*, in a Florida estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 414: 69-74.
- Keane, R.M. y M.J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 17: 164–170.
- Kiljunen, M., J. Grey, T. Sinisalo, C. Harrod, H. Immonen, R.I. Jones. 2006. A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}\text{C}$ values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models. *J. Appl. Ecol.*, 43: 1213–1222.
- Kim, S. L. y P.L. Koch. 2011. Methods to collect, preserve, and prepare elasmobranch tissues for stable isotope analysis. *Environ. Biol. Fishes*, 95(1): 53-63.
- Kimbro, D. L., B.S. Cheng, y E.D. Grosholz. 2013. Biotic resistance in marine environments. *Ecol. Lett.*, 16(6): 821-833.
- Kindiger, T.L. 2014. Behavioral response of native Atlantic territorial three spot damselfish (*Stegastes planifrons*) toward invasive Pacific red lionfish (*Pterois volitans*). *Environ. Biol. Fishes*, 98(2): 487–498.

- Kolasinski, J., P. Frouin, A. Sallon, K. Rogers, H.J. Bruggemann y M. Potier. 2009. Feeding ecology and ontogenetic dietary shift of yellowstripe goatfish *Mulloidichthys flavolineatus* (Mullidae) at Reunion Island, SW Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 386: 181–195.
- Korkmaz, S., D. Goksuluk, G. Zararsiz. 2014. MVN: An R package for assessing multivariate normality. *R. J.*, 6: 151–162.
- Layman, C.A., D.A. Arrington, C.G. Montaña, D.M. Post. 2007. Can stable isotope ratios provide for community wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88: 42–48.
- Layman CA, M.S. Araújo, R. Boucek, C.M. Hammerschlag-Peyer, E. Harrison, Z.R. Jud, P. Matich, A. Rosenblatt, J.J. Vaudo, L.A. Yeager, D.M. Post y S. Bearhop. 2011. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev.*, 87(3): 545-562.
- Layman C.A. y D.M. Post. 2008. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? Reply. *Ecology*, 89: 2358–2359.
- Layman C.A. y J.E. Allgeier. 2012. Characterizing trophic ecology of generalist consumers: a case study of the invasive lionfish in the Bahamas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 448: 131–141.
- Lepoint, G., F. Nyssen, S. Gobert, P. Dauby y J.M. Bouquegneau. 2000. Relative impact of a seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets. *Mar. Biol.*, 136(3): 513-518.
- Lesser, M.P. y M. Slattery. 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.
- Malpica-Cruz, L., S.J. Green y I.M. Côté. 2019. Temporal and ontogenetic changes in the trophic signature of an invasive marine predator. *Hydrobiologia*, 839(1): 71-86.
- Martínez del Rio, C. M. y B.O. Wolf. 2005. Mass-balance models for animal-isotopic ecology. 141-174. En: Stack, M. y T. Wang (Eds.). *Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates*. Enfield, NH: Science Publishers. 425p.
- MADS. 2013. Protocolo para la captura, extracción y disposición final del pez león (*Pterois volitans*) en Colombia. San Andrés Isla. 38p.

- MADS. 2017. Plan para el manejo y control del pez león, *Pterois volitans*, en el Caribe colombiano. Bogotá. 66p.
- McCutchan, J. H., W.M. Lewis, C. Kendall y C.C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2): 378-390.
- McDonald, J. H. 2009. Handbook of biological statistics. 3th edition. Sparky house publishing. Baltimore, USA. 299 p.
- McElreath R. 2016. Statistical rethinking: a bayesian course with examples in R and Stan. CRC Press. Boca Raton. 612p.
- Menge, B. A. 1974. Effect of wave action and competition on brooding and reproductive effort in the seastar, *Leptasterias hexactis*. *Ecology*, 55(1): 84-93.
- Minagawa, M. y E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of N-15 along food-chains—further evidence and the relation between delta-N-15 and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 48: 1135–1140.
- Moore, J.W. y B.X. Semmens. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecol. Lett.*, 11: 470–480
- Morris, J. A. y J.L. Akins. 2009. Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans*) in the Bahamian archipelago. *Environ. Biol. Fishes.*, 86(3): 389-398.
- Muñoz, R.C., C.A. Currin y P.E Whitfield. 2011. Diet of invasive lionfish on hard bottom reefs of the southeast USA: insights from stomach contents and stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 432: 181–193.
- Nagelkerken, W.P. 1977. Distribution of the grouper *Petrometropon cruentatum* (Lacepede) on the coral reef at the southwest coast of Curaçao. *Proc. Int. Coral Reef Symp.*, 3: 311-315.
- Nagelkerken, W.P. 1979. Biology of the graysby, *Epinephelus cruentatus*, on the coral reef of Curacao. *Stud. fauna Curaçao Caribbean Isl.*, 60: 1–118.
- Nagelkerken, W. P. 1981. Distribution of the groupers and snappers of the Netherlands Antilles. *Proc. Int. Coral Reef Symp.*, 4(2): 479-484.
- Nagelkerken, I., K. Vermonden, O.C. Moraes, A. Debrot y W.P. Nagelkerken. 2005. Changes in coral reef communities and an associated reef fish species, *Cephalopholis cruentata*

- (Lacepede), after 30 years on Curaçao (Netherlands Antilles). *Hydrobiologia*, 549(1): 145-154.
- Newsome, S. D., C. M. Martínez del Rio, S., Bearhop y D. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.*, 5: 4229–436.
- O'Farrell, S., S. Bearhop, R. A., R. McGill, C. P. Dahlgren, D. R. Brumbaugh y, P. J. Mumby. 2014. Habitat and body size effects on the isotopic niche space of invasive lionfish and endangered Nassau grouper. *Ecosphere*, 5(10): 1-11.
- Olaya-Restrepo, J., M.C. Reyes-Nivia, A.R. Rodríguez-Ramírez. 2008. Ensamblajes de peces arrecifales del área de Santa Marta y el Parque Nacional Natural Tayrona. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 37(1): 111-127.
- Pace, M. L., J.J. Cole, S.R. Carpenter y, J.F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 14(12), 483–488.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P.M. Kareiva, M.H. Williamson, B. Von Holle, P.B. Moyle, J.E. Byers y L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions*, 1(1): 3-19.
- Parnell, A.C, R. Inger, S. Bearhop y A. Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS Biol.*, 5: e9672
- Parnell, A.C., D.L., Phillips, S. Bearhop, B.X. Semmens, E.J. Ward, J.W. Moore, A.L. Jackson, J. Grey, D. J. Kelly y R. Inger. 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24: 387–399.
- Peake, J., A. K. Bogdanoff, C. A. Layman, B. Castillo, K. Reale-Munroe, J. Chapman, K. Dahl, W. F. Patterson III, C. Eddy, R. D. Ellis, M. Faletti, N. Higgs, M. A. Johnston, R.C. Muñoz, V. Sandel, J. C. Villasenor-Derbez y J.A. Morris. 2018. Feeding ecology of invasive lionfish (*Pterois volitans* and *Pterois miles*) in the temperate and tropical western Atlantic. *Biol. Invasions*, 20: 2567–2597.
- Peterson, B. J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.*, 18: 293–320.
- Phillips D. L. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*, 127: 166–170.

- Phillips, D.L. 2012. Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *J. Mammal.* 93(2): 342–352.
- Phillips, D. L y P. L. Koch. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia.* **130**: 114–125.
- Phillips, D. L., S.D. Newsome y J.W. Gregg. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*, 144(4): 520-527.
- Phillips, D.L., R. Inger, S. Bearhop, A.L. Jackson, J.W. Moore, A.C. Parnell, B.X. Semmens, E.J. Ward. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian J. Zool.*, 92(10): 823–835.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 71(5): 2141-2145.
- Pinnegar, J. K. y N.V. Polunin. 2000. Contributions of stable-isotope data to elucidating food webs of Mediterranean rocky littoral fishes. *Oecologia*, 122(3): 399-409.
- Plass-Johnson, J.G., C.D. McQuaid y J.M. Hill. 2013. Stable isotope analysis indicates a lack of inter-and intra-specific dietary redundancy among ecologically important coral reef fishes. *Coral Reefs*, 32(2): 429-440.
- Polechová, J. y D. Storch. 2008. Ecological Niche. 72-80. En: Fath, B. (Eds). *Encyclopedia of ecology*. London. 1097p.
- Popple, I.D. y Hunte, W. 2005. Movement patterns of *Cephalopholis cruentata* in a marine reserve in St Lucia, WI, obtained from ultrasonic telemetry. *J. Fish. Biol.*, 67(4), 981-992.
- Post, D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83: 703–718.
- Post, D.M., C.A. Layman, D.A. Arrington, G. Takimoto, J. Quattrochii y C.G. Montaña. 2007. Getting to the fat matter: models, methods, and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152: 179–189.
- Potts, J. y M. Burton. 2017. Preliminary observations on the age and growth of dog snapper (*Lutjanus jocu*) and mahogany snapper (*Lutjanus mahogoni*) from the Southeastern U.S., *PeerJ* 5: e3167

- Prugh, L. R., C.J. Stoner, C.W. Epps, W.T. Bean, W. Ripple, A.S. Laliberte y J.S. Brashares. 2009. The rise of the mesopredator. *Bioscience*, 59(9): 779-791.
- Pusack, T. J., C.E. Benkwitt, K. Cure y, T.L. Kindinger. 2016. Invasive red Lionfish (*Pterois volitans*) grow faster in the Atlantic Ocean than in their native Pacific range. *Environ. Biol.Fish.*, 99(6-7): 571-579.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. 10-10-20.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Ocean.* 5: 665-847.-1983. Caribbean reef fishes. 2da. edición. T. F.
- Razali, N. M. y Y.B. Wah. 2011. Power comparisons of shapiro-wilk, kolmogorov-smirnov, lilliefors and anderson-darling tests. *Statist. Model. Anal.*, 2(1): 21-33.
- Raymond, W., M.A. Albins y T.J. Pusack. 2014. Competitive interactions for shelter between invasive Pacific red lionfish and native Nassau grouper. *Environ. Biol. Fish.*, 98(1): 57-65.
- Reñones, O., N. Polunin y R. Goni. 2002. Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. *J. Fish. Biol.*, 61(1): 122-137.
- Rilov, G y J.A. Crooks. 2009. Marine Bioinvasions: Conservation Hazards and Vehicles for Ecological Understanding. 3–9. En: Rilov, G. y J.A. Crooks. (eds). *Biological invasions in marine ecosystems: Ecological studies (analysis and synthesis)*. Springer, Berlin/Heidelberg. 641p.
- Ripple, W. J., J.A. Estes, O.J. Schmitz, V. Constant, M.J. Kaylor, A. Lenz, J.L. Motley, K.E. Self, D.S. Taylor y C. Wolf. 2016. What is a trophic cascade? *Trends. Ecol. Evol.*, 31(11): 842-849.
- Ritger, A. L., C.T Fountain, K. Bourne, J.A. Martín-Fernández y M.E. Pierotti. 2020. Diet choice in a generalist predator, the invasive lionfish (*Pterois volitans/miles*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 524: 151311.
- Rodríguez-Ramírez, A., M.C. Reyes-Nivia, S. Zea, y R. Navas-Camacho. 2010. Recent dynamics and condition of coral reefs in the Colombian Caribbean. *Rev. Biol. Trop.*, 58: 107-131.

- Rojas-Vélez, S., J. Tavera y A. Acero. 2019. Unraveling lionfish invasion: Is *Pterois volitans* truly a morphologically novel predator in the Caribbean? *Biol. Invasions*, 21(6): 1921-1931.
- Romero, D. 2017. Dieta del pez león *Pterois volitans* en dos ambientes del Caribe colombiano. Tesis de grado, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta, 58 p.
- Sale, P.F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia*, 17: 245-256.
- Salzwedel, H. y K. Müller. 1983. A summary of meteorological and hydrological data from the bay of Santa Marta, Colombian Caribbean. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 13: 67-83.
- Sancho, G., P.R. Kingsley-Smith, J.A. Morris, C.A. Toline, V. McDonough y S.M. Doty. 2018. Invasive lionfish (*Pterois volitans/miles*) feeding ecology in Biscayne National Park, Florida, USA. *Biol. Invasions*, 20(9): 2343-2361.
- Schofield, S. 2009. Geographic extent and chronology of the invasion of non-native lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus 1758] and *P. miles* [Bennett 1828]) in the Western North Atlantic and Caribbean Sea. *Aquat. Invasions.*, 4(3): 473-479.
- Schultz, E.T. 1986. *Pterois volitans* and *Pterois miles*: two valid species. *Copeia*, 1986: 686-690.
- Smith, E. P. 1985. Estimating the reliability of diet overlap measures. *Environ. Biol. Fishes*, 13: 125-138.
- Solomon, M.E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, 18(1): 1-35.
- St John, J. 1999. Ontogenetic changes in the diet of the coral reef grouper *Plectropomus leopardus* (Serranidae): patterns in taxa, size, and habitat of prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 180: 233-246.
- Stock, B. C., A.L. Jackson, E.J. Ward, A.C. Parnell, D.L. Phillips y B.X. Semmens. 2018. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, 6, e5096.
- Stock, B. C. y B. X. Semmens. 2016. MixSIAR GUI User Manual. Version 3.1. <https://github.com/brianstock/MixSIAR/>. doi: 10.5281/zenodo.47719.
- Sutherland, W.J., M. Clout, I.M. Côté, P. Daszak, M.H. Depledge, L. Fellman, E. Fleishman, R. Garthwaite, D.W. Gibbons, J. De Lurio, A.J. Impey, F. Lickorish, D. Lindenmayer, J.

- Madgwick, C. Margerison, T. Maynard, L.S. Peck, J. Pretty, S. Prior, K.H. Redford, J.P. Scharlemann, M. Spalding, A.R. Watkinson. 2010. A horizon scan of global conservation issues for 2010. *Trends. Ecol. Evol.*, 25: 1–7.
- Syväranta, J., A. Lensu, T.J. Marjomäki, S. Oksanen y R. Jones. 2013. An empirical evaluation of the utility of convex hull and standard ellipse areas for assessing population niche widths from stable isotope data. *PloS one*, 8(2): e56094.
- Takai N. y. Mishima, A. Yorozu, A. Hoshika. 2002. Carbon sources for demersal fish in the western Seto Inland Sea, Japan, examined by delta C-13 and delta N-15 analyses. *Limnol. Oceanogr.*, 47: 730–741.
- Thompson, D.R., R.A. Phillips, F.M. Stewart y S. Waldron. 2000. Low $\delta^{13}\text{C}$ signatures in pelagic seabirds: lipid ingestion as a potential source of ^{13}C -depleted carbon in the Procellariiformes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 208: 265–271.
- Thompson, R. y J. L. Munro. 1978. Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes: Serranidae (hinds and groupers). *J. Fish Biol.* 12: 115-146.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl, N. A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues—implications for delta-C-13 analysis of diet. *Oecologia*, 57: 32–37.
- Turner, T. F., M. L. Collyer y T.J. Krabbenhoft. 2010. A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology*, 91(8): 2227-2233.
- Tuttle, L.J., P.C. Sikkel, K. Cure, A.M Hixon. 2017. Parasite-mediated enemy release and low biotic resistance may facilitate invasion of Atlantic coral reefs by Pacific red lionfish (*Pterois volitans*). *Biol. Invasions.*, 19: 563–575
- Vilà, M. y J. Weiner. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105, 229–238
- Ward, E. J., B. X. Semmens, D. L. Phillips, J. W. Moore y N. Bouwes. 2011. A quantitative approach to combine sources in stable isotope mixing models. *Ecosphere*, 2(2): art19.
- Whitfield, P.E., J.A. Hare, A.W. David, S.L. Harter, R.C. Muñoz, C.M. Addison. 2007. Abundance estimates of the Indo-Pacific lionfish *Pterois volitans/miles* complex in the Western North Atlantic. *Biol. Invasions*, 9: 53–64.

- Yamamuro, M., H. Kayanne y M. Minagawa. 1995. Carbon and nitrogen stable isotopes of primary producers in coral reef ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, 40(3): 617-621.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Pearson, New Jersey. 944p.
- Zhu y., S.P. Newman, W.D.K. Reid, N.V.C. Polunin. 2019. Fish stable isotope community structure of a Bahamian coral reef. *Mar. Biol.*, 166: 160.