



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

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

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

0000-0002-4786-862X

0000-0003-3854-5260

0000-0001-5541-8226

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

0000-0002-4125-765X

0000-0003-4976-1399

0000-0002-7240-1570

0000-0003-2808-769X

0000-0002-6637-9901

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

* Autor de correspondencia.

RESUMEN

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

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

ABSTRACT

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

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

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

Publicado por Invemar

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

Published by Invemar

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

INTRODUCCIÓN

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

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

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

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

INTRODUCTION

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

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

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

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

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

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

ÁREA DE ESTUDIO

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

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

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

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

STUDY AREA

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

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

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

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo de campo

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

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

MATERIALS AND METHODS

Field sampling

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

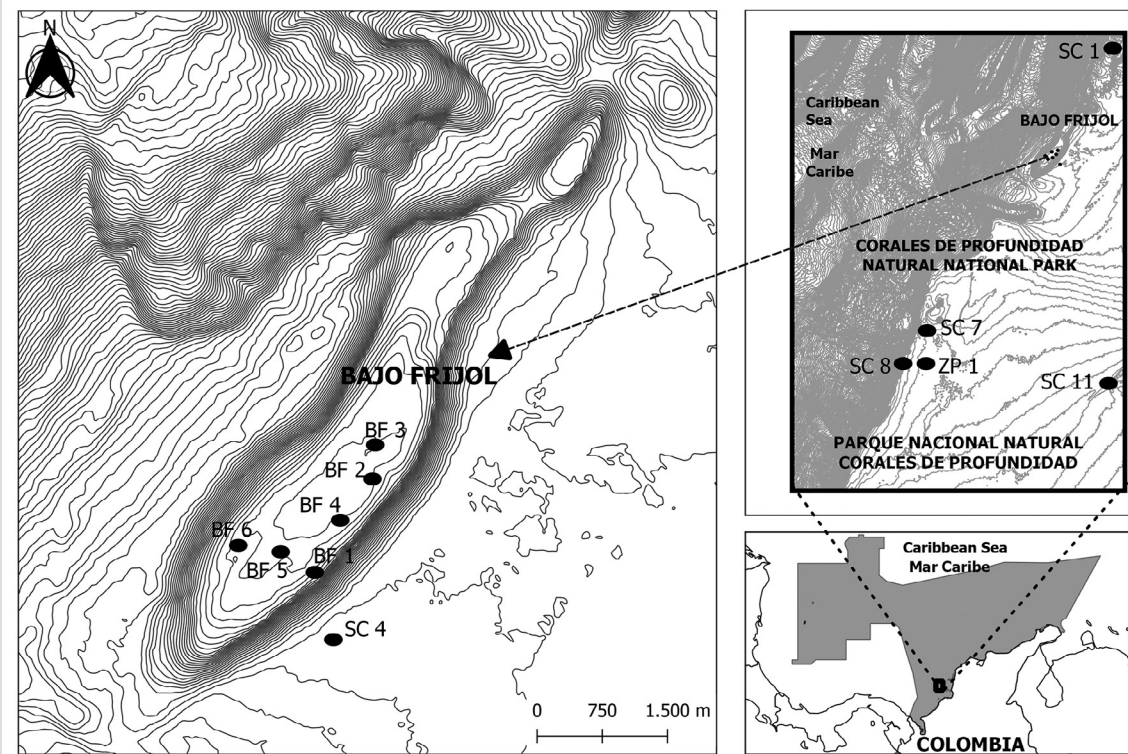


Figura 1. Ubicación del PNNCP y las estaciones muestreadas (elaborado por Christian Díaz-Sánchez, 2020). BF: Bajo Frijol. ZP: zona de pesca; SC: sector del PNNCP.

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

Procedimiento de laboratorio

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

Para análisis isotópico de cada ejemplar se extrajo ≈ 1 cm³ de músculo que se almacenó en un vial que se colocó en un horno a 60 °C durante 48 h para desecar las muestras. Para extraer los lípidos cada muestra fue colocada en 25 mL de éter petróleo, se agitó con un sonicador por 15 min y finalmente se centrifugó tres veces a 2200 r.p.m. a baja temperatura. Posteriormente fueron lavadas tres veces con agua desionizada y colocadas nuevamente en el sonicador durante 10 min para eliminar urea (Kim y Koch, 2012). Cada muestra se maceró en mortero de vidrio para homogenizar el tejido. Se obtuvo una submuestra (0,6-1,0 mg), pesada en una balanza analítica ($\pm 0,0001$ g) y almacenada en cápsula de estaño (8 × 5 mm). Los isótopos de carbono y nitrógeno fueron determinados en un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 NC con una interfaz ConFlo III conectado un espectrómetro de masas Delta Plus XP (EA-IRMS; ThermoQuest) en el Instituto Andaluz de Ciencias de la Tierra en Granada, España.

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

Laboratory procedure

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

For the isotopic analysis of each specimen, ≈ 1 cm³ of muscle was extracted and stored in a vial then put in an oven at 60° C for 48 h to desiccate the samples. To extract the lipids, each sample was placed in 25 mL of petroleum ether, stirred with a sonicator for 15 min, and finally centrifuged three times at 2200 rpm at a low temperature. Later, they were washed three times with deionized water and placed back in the sonicator for 10 min to eliminate urea (Kim and Koch, 2012). Each sample was macerated in a glass mortar to homogenize the tissue. A subsample (0.6-1.0 mg) was obtained, weighted on an analytical scale (± 0.0001 g), and stored in a tin capsule (8 × 5 mm). The carbon and hydrogen isotopes were determined on a Carlo Erba NA 1500 NC elemental analyzer with a ConFlo III interface connected to a Delta Plus XP (EA-IRMS; ThermoQuest) mass spectrometer in the Andalusian Earth Sciences Institute in Granada, Spain.

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

Análisis de datos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Data analysis

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

RESULTADOS

Abundancia y características de los fondos

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

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

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

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

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

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

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

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

RESULTS

Abundance and characteristics of bottoms

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

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

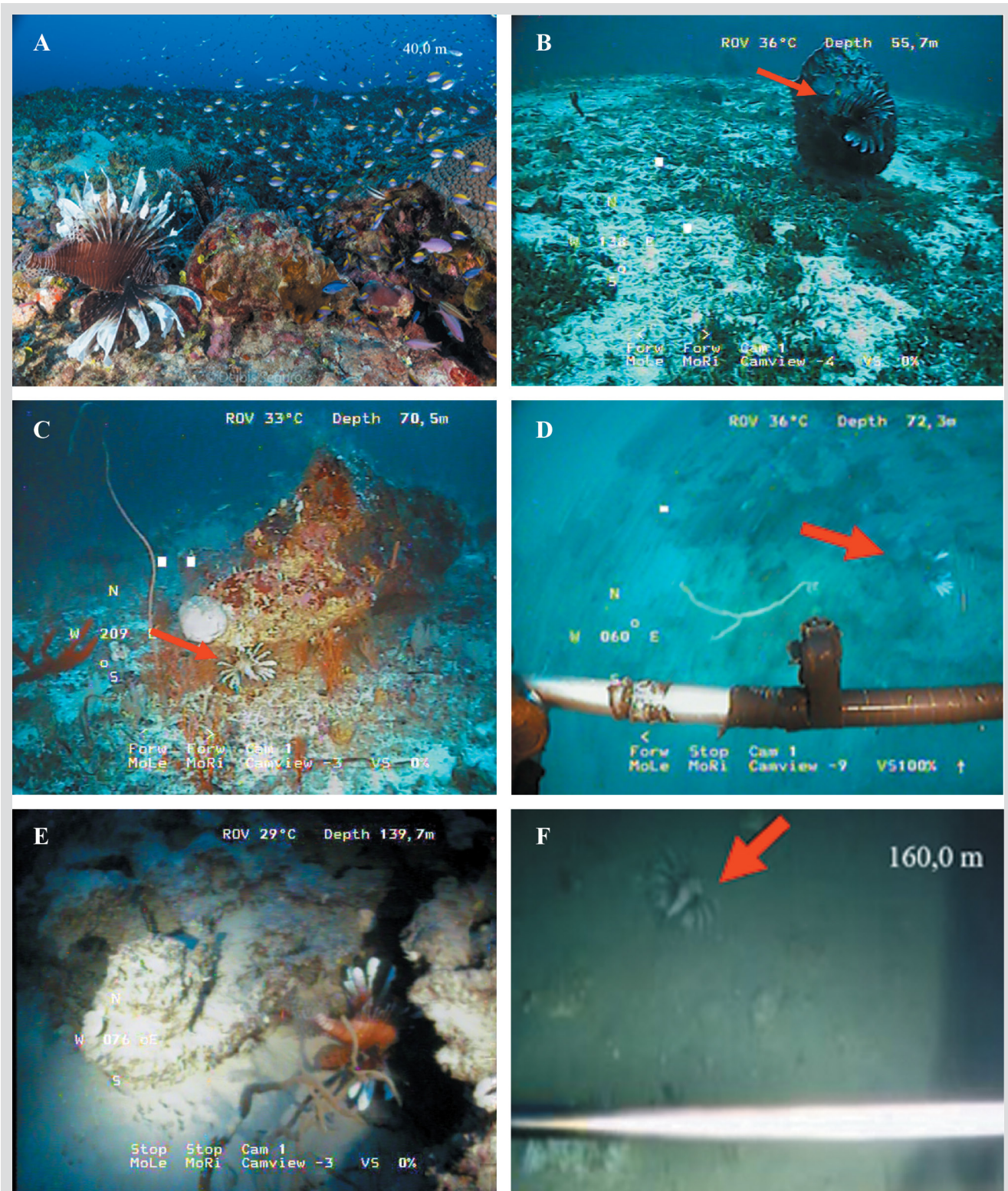


Figura 2. Sitios en los que fueron observados peces león en el PNNCP. ZMS (a y b), ZMM (c y d), y ZMI (e y f). Foto a (Deibis Seguro). Fotos b, c, d y e (Cedeño-Posso *et al.*, 2015). Foto f (Cedeño-Posso *et al.*, 2017).

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



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

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

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

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

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

Características morfológicas y relación talla-peso

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

Morphologic characteristics and size-weight ratio

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

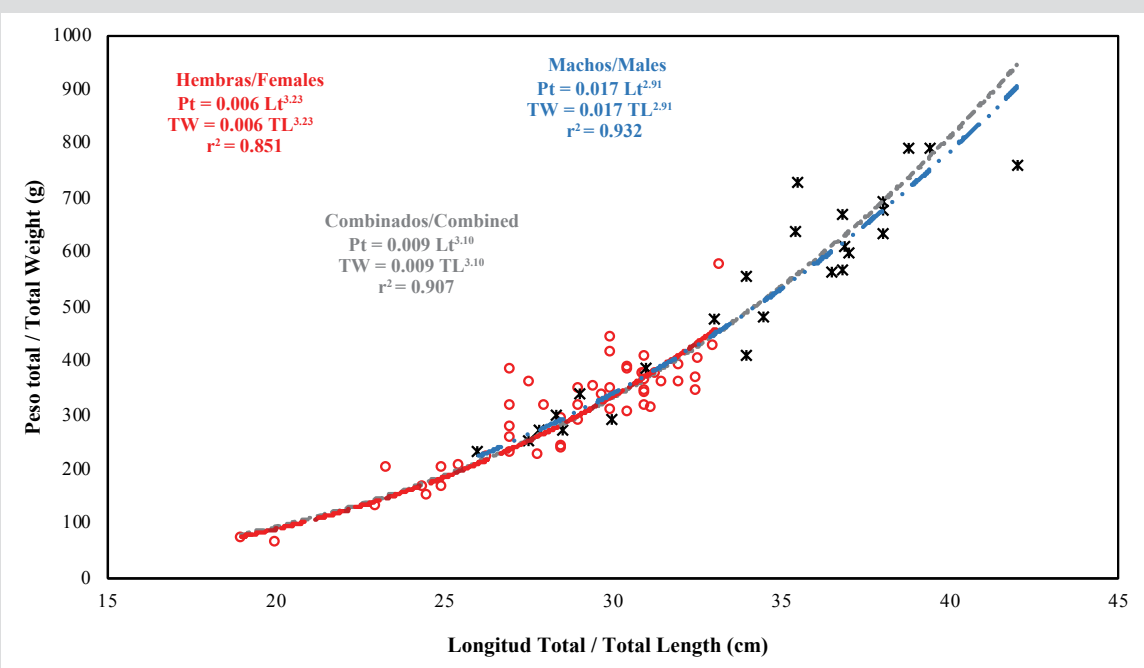


Figura 3. Relaciones talla vs peso de *Pterois volitans* (n = 75) en el PNNCP. Hembras: o. Machos: *. Lt: Longitud total. Pt: Peso total.

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

Hábitos alimentarios

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

Food habits

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

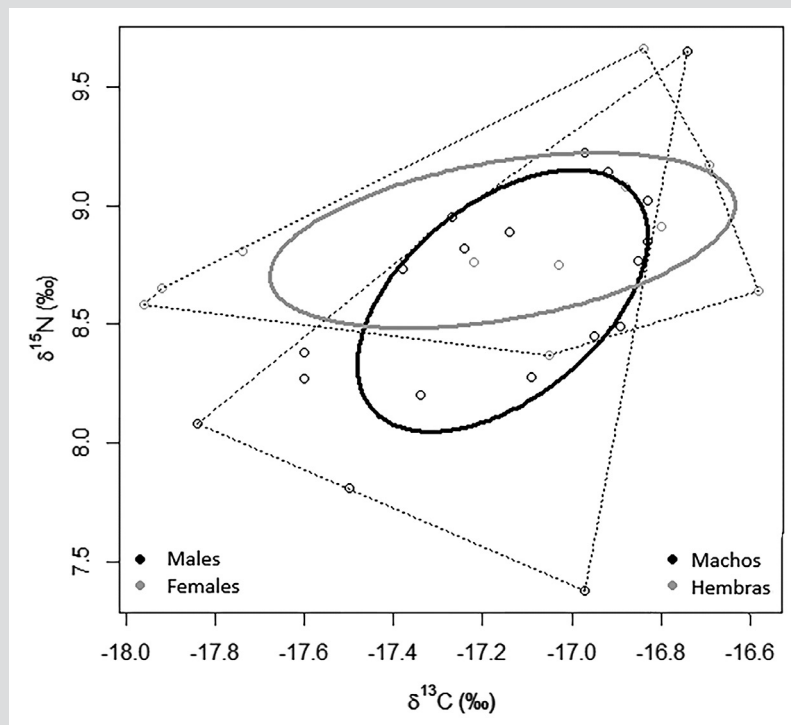


Figura 4. Amplitud del nicho isotópico de cada sexo. Las elipses estándar (nichos isotópicos) creadas por el análisis SIBER (SEA_s) se superponen con los datos individuales (círculos). Elipse clara: hembras; elipse oscura: machos.

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

Reproducción

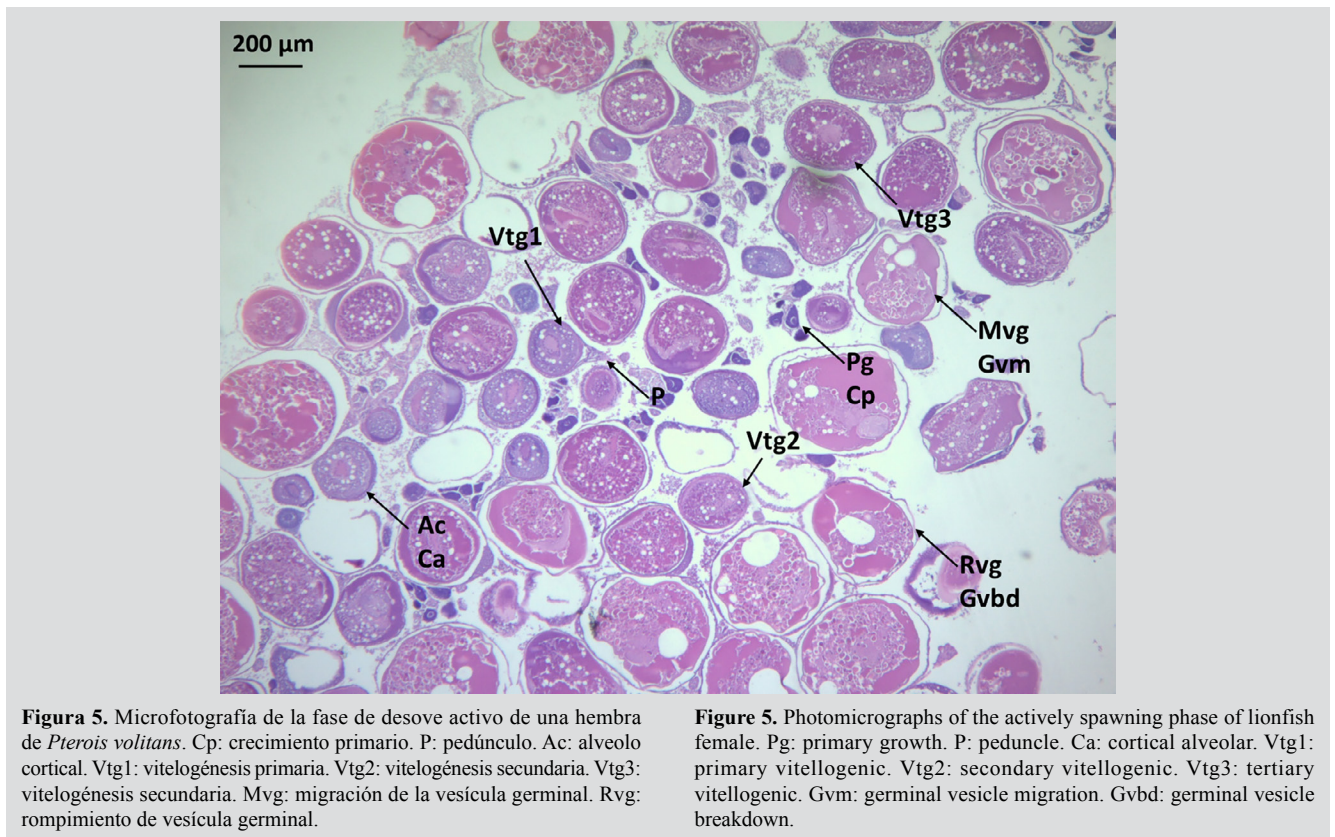
Con base en la inspección visual de las gónadas, de los 75 peces colectados 50 fueron hembras y 25 machos. Se analizaron preparaciones histológicas de 50 individuos encontrando que todos eran maduros, 78 % eran hembras (19-33 cm, 61-440 g) y 22 % machos (29-42 cm, 338-760 g).

Reproduction

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

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

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



Condición corporal de los peces y ciclo gonadal

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

Fish body condition and gonadal cycle

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

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

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

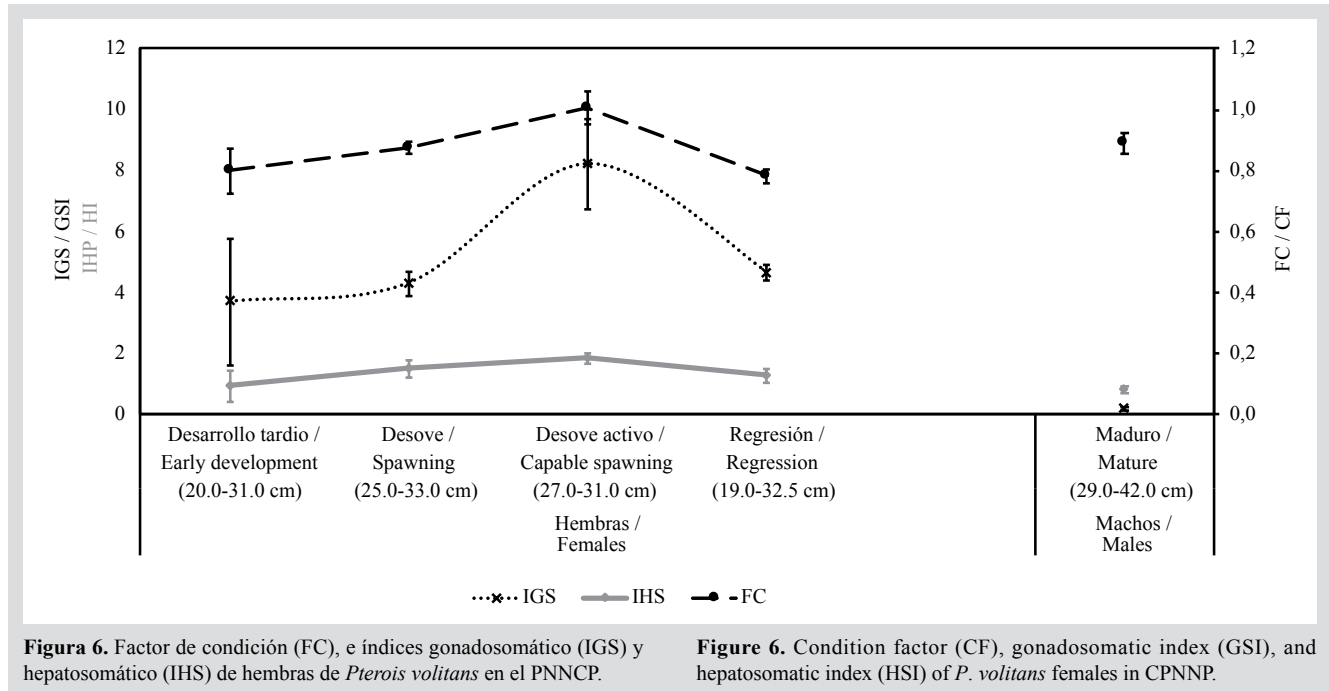


Figura 6. Factor de condición (FC), e índices gonadosomático (IGS) y hepatosomático (IHS) de hembras de *Pterois volitans* en el PNNCP.

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

DISCUSIÓN

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

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

DISCUSSION

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Hábitos alimentarios

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

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

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

Food habits

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Reproducción

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

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

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

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

Reproduction

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

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

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

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

AGRADECIMIENTOS

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

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

ACKNOWLEDGEMENTS

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

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

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

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

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



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

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



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

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

RECIBIDO/RECEIVED: 21/08/2020

ACEPTADO/ACCEPTED: 26/08/2021