

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**Hábitos alimentarios del pez brujo *Pontinus clemensi* en la
Reserva Marina de Galápagos**

Cisne Stefanía Zambrano Zamora

Gestión Ambiental

Trabajo de fin de carrera presentado como requisito
para la obtención del título de
Licenciatura en Gestión Ambiental

Puerto Baquerizo Moreno, 24 de marzo de 2023

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE FIN DE CARRERA**

**Hábitos alimentarios del pez brujo *Pontinus clemensi* en la Reserva Marina
de Galápagos**

Cisne Stefanía Zambrano Zamora

Diego Rodolfo Páez-Rosas, Ph.D. in Marine Sciences

Puerto Baquerizo Moreno, 24 de marzo de 2023

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en la Ley Orgánica de Educación Superior del Ecuador.

Nombres y apellidos: Cisne Stefanía Zambrano Zamora

Código: 00206493

Cédula de identidad: 205000220-9

Lugar y fecha: Puerto Baquerizo Moreno, 24 de marzo de 2023

ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN

Nota: El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETHeses>.

UNPUBLISHED DOCUMENT

Note: The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing available on <http://bit.ly/COPETHeses>.

RESUMEN

Existe una necesidad de información en torno a la ecología trófica de los peces comerciales que se capturan en la Reserva Marina de Galápagos (RMG). El brujo del Pacífico, *Pontinus clemensi*, es una especie de gran valor económico, cultural y ecológico en el archipiélago. Sin embargo, no existen datos referenciales de su dieta o dinámica poblacional. El objetivo de este estudio fue determinar los hábitos alimentarios de *P. clemensi* en la RMG a través del análisis de contenido estomacal. Se recolectó un total de 105 estómagos entre el 2017 y 2018 durante actividades de investigación pesquera en varias islas del archipiélago. Las muestras se categorizaron en: temporadas, sexos y estadios de edad. Los resultados mostraron un espectro trófico compuesto por 18 ítems, en su mayoría peces pelágicos y bentónicos. De acuerdo con el %PSIRI, la anchoa chicotera, *Anchoa ischana*, fue la presa de mayor importancia para la temporada fría (47.22%), cálida (63.36%), hembras (39.35%), machos (62.98%) y adultos (65.71%); mientras que MONI fue la categoría más importante para los juveniles (35.05%). Se determinó una estrategia alimentaria de tipo especialista en la mayoría de las categorías ($Bi < 0.6$), con excepción de los juveniles cuya estrategia fue generalista ($Bi = 0.642$). El nivel trófico calculado lo ubicó como un depredador carnívoro secundario ($TL = 4.27$), que se caracteriza por consumir presas de una misma posición trófica ($OI = 0.146$). Los valores de ANOSIM mostraron disimilitud en la dieta entre temporadas climáticas ($p < 0.005$), mientras que entre sexos y estadios de edad no se reflejaron diferencias significativas ($p > 0.005$). Estos resultados constituyen información de línea base sobre los hábitos alimentarios de *P. clemensi* en la RMG y el Pacífico Este Tropical; aspectos que son importantes al momento de establecer medidas de manejo y protección de esta especie.

Palabras clave: *Pontinus clemensi*, Reserva Marina de Galápagos, hábitos alimentarios, PSIRI, espectro trófico.

ABSTRACT

There is a need for information about the trophic ecology of commercial fish caught in the Galapagos Marine Reserve (GMR). The Pacific “brujo”, *Pontinus clemensi*, is a species of great economic, cultural, and ecological value in the archipelago. However, there are no referential data on their diet or population dynamics. This study aimed to determine the feeding habits of *P. clemensi* in the GMR through the analysis of stomach content. A total of 105 stomachs were collected between 2017 and 2018 during fisheries research activities on various islands of the archipelago. The samples were categorized into seasons, sexes, and age stages. The results showed a trophic spectrum composed of 18 items, mostly pelagic and benthic fish. According to the %PSIRI, the chicotera anchovy, *Anchoa ischana*, was the most important prey for the cold season (47.22%), warm season (63.36%), females (39.35%), males (62.98%), and adults (65.71%). %); while MONI was the most important category for juniors (35.05%). A specialist-type feeding strategy was determined in most of the categories ($B_i < 0.6$), with the exception of juveniles whose strategy was generalist ($B_i = 0.642$). The calculated trophic level placed it as a secondary carnivorous predator ($TL = 4.27$), which is characterized by consuming prey from the same trophic position ($OI = 0.146$). The ANOSIM values showed dissimilarity in the diet between climatic seasons ($p < 0.005$), while there were no significant differences between sexes and age stages ($p > 0.005$). These results constitute baseline information on the feeding habits of *P. clemensi* in the GMR and the Eastern Tropical Pacific; aspects that are important when establishing management and protection measures for this species.

Keywords: *Pontinus clemensi*, Galapagos Marine Reserve, feeding habits, PSIRI, trophic spectrum.

TABLA DE CONTENIDO

1.	Introducción.....	10
2.	Objetivos.....	13
	2.1. General.....	13
	2.2. Específicos.....	13
3.	Hipótesis.....	13
4.	Metodología.....	14
	4.1. Área de estudio.....	14
	4.2. Muestreo.....	14
	4.3. Procesamiento e identificación de muestras.....	14
	4.4. Análisis de dieta.....	14
	4.4.1 Tamaño de muestra.....	14
	4.4.2 Espectro trófico.....	14
	4.4.2.1. Índice numérico.....	14
	4.4.2.2. Índice gravimétrico.....	14
	4.4.2.3. Frecuencia de ocurrencia.....	18
	4.4.2.4. Índice de importancia relativa.....	18
	4.4.2.5. Índice de importancia relativa presa específica.....	14
	4.5. Índices ecológicos.....	19
	4.5.1. Amplitud trófica.....	19
	4.5.2. Nivel trófico.....	20
	4.5.3. Índice de omnivoría.....	21
	4.5.4. Superposición trófica.....	21
5.	Resultados.....	22
	5.1. Composición de la dieta.....	23
	5.2. Estrategias alimentarias.....	28
	5.3. Nivel trófico y omnivoría.....	30
	5.4. Superposición trófica.....	30
6.	Discusión.....	30
	6.1. Composición de la dieta.....	31
	6.2. Estrategias alimentarias.....	33
	4.4. Nivel trófico y omnivoría.....	34
7.	Conclusiones.....	34
8.	Recomendaciones.....	35

9. Referencias	36
----------------------	----

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.....	27
Tabla 2.....	28
Tabla 3.....	30

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.....	14
Figura 2.....	23
Figura 3.....	24
Figura 4.....	25-26
Figura 5.....	29

1. INTRODUCCIÓN

El aislamiento geográfico, la confluencia de corrientes oceanográficas y los niveles inusuales de productividad marina, hacen del Archipiélago de Galápagos un lugar megadiverso, donde la variedad de ecosistemas y el endemismo son sus principales características (Edgar *et al.*, 2004; Riofrío-Lazo *et al.*, 2022). A su vez, presenta características de un socio-ecosistema, al ser un área protegida en la cual los sistemas ambientales interactúan con aquellos componentes socioculturales, políticos y económicos de la población humana residente (Tapia *et al.*, 2009; Mena *et al.*, 2020). Donde el turismo, las actividades agropecuarias, y la pesca constituyen las principales fuentes económicas para los habitantes del archipiélago (Castrejón *et al.*, 2014; Riofrío-Lazo *et al.*, 2021).

Entre estas actividades resalta la pesca artesanal, dada su importancia en términos de seguridad alimentaria para los habitantes del archipiélago (Castrejón y Charles, 2020; Franco-Fuentes *et al.*, 2021). La pesca artesanal es permitida dentro de la Reserva Marina de Galápagos por tratarse de una pesca principalmente dirigida al consumo local (Castrejón *et al.*, 2014; Usseglio *et al.*, 2013). Entre los recursos objetivo de esta pesquería se encuentra la pesca blanca que consiste en la captura de peces demersales y costeros. La pesca blanca está compuesta por cerca de 68 especies de entre las cuales sobresalen, en términos de captura y consumo, el bacalao, pargo, palometa, mero, camotillo y el brujo (Peñaherrera, 2007; Zimmerhackel *et al.*, 2015). Debido a su alta demanda, el bacalao (*Mycteroperca olfax*) y el camotillo (*Paralabrax albomaculatus*) se encuentran actualmente sobreexplotados (Usseglio *et al.*, 2016; Pontón-Cevallos *et al.*, 2020; Ramírez-González *et al.*, 2017).

El brujo del pacífico (*Pontinus clemensi*), más conocido localmente como “pez brujo”, representa una de las especies de mayor interés comercial dentro del archipiélago de Galápagos (Marín-Jarrin *et al.*, 2018). Dado su elevado consumo dentro de la gastronomía galapagueña,

se considera a esta especie como parte del patrimonio cultural de la región (Ortega, 2018). La apariencia, el sabor, así como el color y la suavidad de su carne son, de acuerdo con lo reportado por Ortega (2018), algunas de las características que hacen que el brujo tenga un gran potencial gastronómico. Sin embargo, su importancia no solo radica en el valor comercial que posee, sino también en su valor ecológico, debido a que cumple un rol fundamental dentro de la dinámica del ecosistema en la región (Marín-Jarrín *et al.*, 2018), y es una presa importante para otros depredadores como el lobo marino de Galápagos (*Zalophus wolfebaeki*) (Páez-Rosas y Aurióles-Gamboa, 2014; Páez-Rosas *et al.* 2017).

El género *Pontinus* pertenece a la familia de los Scorpaenidae, más conocidos como peces escorpión. Se han descrito alrededor de 29 especies para este género, que en su mayoría son de interés comercial (Moser *et al.*, 1977; Heessen *et al.*, 1996; Grove y Lavenberg, 1997; Poss, 1999; Mora *et al.*, 2000; Barros Paiva *et al.*, 2013). Entre estas, la especie *P. clemensi* presenta hábitos demersales, manteniéndose en un rango de profundidad de 91 a 110 m (Franke y Acero, 1996); y su distribución abarca parte del Pacífico Este Tropical desde el norte de Colombia hasta el sur de Perú, incluyendo las Islas Galápagos (Mora *et al.*, 2000). Morfológicamente se lo distingue por tener una cabeza y cuerpo ligeramente comprimidos, ojos moderadamente grandes, escamas ctenoides pequeñas y un cuerpo de color rojizo con manchas color marrón o verde oliva distribuidas de forma irregular en la región dorsal (Jiménez-Prado y Béarez, 2004). Al igual que otras especies del género *Pontinus*, el brujo exhibe dimorfismo entre tallas, crecimiento lento y madurez sexual tardía (Grove y Lavenberg, 1997; Estácio y Krug, 2001; López Abellán *et al.*, 2001; Barros Paiva *et al.*, 2013).

Los estudios biológicos y ecológicos de *P. clemensi* en la región son escasos, sin embargo, recientemente se han revelado datos importantes sobre su historia de vida dentro de la Reserva Marina de Galápagos (Marín-Jarrín *et al.*, 2018). Estos autores ratificaron la diferencia de tallas a nivel intersexual, siendo los machos los que presentaron las tallas

máximas en relación con las hembras; el rango de edad fue similar entre machos y hembras, alcanzando una longevidad cercana a los 17 años. Se conoce que la edad de madurez sexual para las hembras es de 11.8 años con una talla de primera madurez de 33.6 cm, mientras que en los machos la edad de madurez sexual es de 13.7 años con una talla aproximada de 43.4 cm. El aumento en las capturas por debajo de la talla de madurez sexual ha ocasionado que el brujo se encuentre en un estado de posible sobreexplotación (Ramírez-González *et al.*, 2017).

Los estudios tróficos permiten entender el rol ecológico que cumplen las especies en el ecosistema, y sus relaciones intra e interespecíficas en términos del consumo y flujo de energía en su entorno (Silva *et al.*, 2014). Existen diversos métodos para establecer la dieta y el comportamiento trófico de los peces; uno de estos es el análisis del contenido estomacal (Hyslop, 1980), técnica que se basa en la disección de estómagos, seguido de la identificación de las presas y su posterior cuantificación (Rosas-Luis *et al.* 2016). Las presas presentes en los estómagos pueden encontrarse intactas si no ha pasado mucho tiempo desde su ingesta; sin embargo, lo más común es que se encuentren en un estado de digestión avanzado, por lo que el material a identificar y cuantificar suelen ser los restos de las presas, como: otolitos, vertebras, restos de músculo, espinas, ojos, etc. (Galván-Magaña *et al.*, 2013; Zacharia, 2017). Estas características hacen que esta técnica provea información reciente de la dieta de los depredadores (Matley *et al.*, 2018).

La falta de información ecológica de *P. clemensi* dentro de la Reserva Marina de Galápagos, crea la necesidad de explorar aspectos relacionados a su ecología trófica, con el propósito de generar información que permita fomentar políticas de manejo para su pesquería, y de esta forma mantener una disponibilidad controlada del recurso a largo plazo.

2. OBJETIVOS

2.1. General

Determinar los hábitos alimentarios de las poblaciones del pez brujo (*Pontinus clemensi*) en la Reserva Marina de Galápagos mediante el uso del análisis de contenido estomacal

2.2 Específicos

- Identificar la composición de la dieta y estrategias de alimentación de *P. clemensi* en diferentes temporadas, sexos y estadios de edad.
- Determinar la amplitud trófica, nivel trófico y grado de omnivoría de las poblaciones de *P. clemensi* que habitan en la Reserva Marina de Galápagos.
- Evaluar el grado de superposición trófica que presentan las poblaciones de *P. clemensi* en diferentes temporadas, sexo y estadios de edad.

3. HIPÓTESIS

Los hábitos alimentarios del pez brujo, *Pontinus clemensi* se ven influenciados por la variabilidad de recursos disponibles en el medio; lo cual a su vez se relaciona con el efecto de la estacionalidad (*i.e.* condiciones oceanográficas) dentro del archipiélago de Galápagos. Dadas las condiciones del dimorfismo sexual de *Pontinus clemensi* y la variación de tamaño entre estadios de edad, es posible que existan diferentes estrategias tróficas en las categorías de sexo y estadios de edad de la especie.

La RMG recibe la afluencia de cuatro corrientes marinas (Corriente fría del Perú o de Humboldt, Corriente cálida de Panamá, Corriente Ecuatorial y la Corriente Sub-ecuatorial o de Cromwell (Palacios *et al.*, 2006; Sweet *et al.*, 2007), las cuales son las responsables de grandes afloramientos y de la existencia de una gran diversidad marina en términos de especies y ecosistemas (Edgar *et al.*, 2004). El efecto de estas corrientes también genera una marcada estacionalidad que comprende dos temporadas: una cálida asociada al efecto de la corriente de Panamá en los meses de enero a junio, y una fría relacionada con la corriente de Perú que va de julio a diciembre donde existe una mayor productividad y disponibilidad de recursos en la región (Palacios *et al.* 2006; Schaeffer *et al.*, 2008).

4.2 Muestreo

Las muestras recolectadas en este trabajo fueron parte del programa de monitoreo de recursos pesqueros que desarrolla la Fundación Charles Darwin (FCD). Se realizaron viajes de pesca dirigidos a la captura de *P. clemensi* entre noviembre del 2017 y abril del 2018 con la colaboración de pescadores artesanales de la isla Santa Cruz. Para la captura de individuos se utilizó el arte de pesca denominada empate, la cual consiste en una línea principal de la cual cuelgan otras líneas secundarias con anzuelos.

Todo el esfuerzo de muestreo fue realizado durante la faena de pesca y a bordo de las embarcaciones, por lo que al momento de la captura se registraron datos como: fecha y sitio de captura, longitud furcal, peso del estómago y sexo para cada individuo. A cada estómago se le asignó un código para identificación de muestra. El código estuvo compuesto por las iniciales del nombre común del pez seguido de un número (BR001: Brujo #001); todos los estómagos fueron almacenados en bolsas tipo “ziploc” para luego ser puestos en refrigeración a una temperatura de -20°C hasta el momento del procesamiento en laboratorio.

4.3 Procesamiento e identificación de muestras

Las muestras se procesaron en el laboratorio de Ecología Marina del Galapagos Science Center. Una vez descongelados, cada estómago fue abierto con ayuda de un equipo de disección. Las presas halladas fueron registradas y pesadas usando una balanza de precisión marca OHAUS PIONEER (MB-0013). De esta forma, se obtuvo información del peso del estómago lleno (dato obtenido en el muestreo) y también del peso neto de cada una de las presas. A continuación, se colocó el contenido de cada estómago sobre una caja Petri para su identificación en un estereomicroscopio marca EUROMEX.

Con el fin de agilizar el proceso de identificación de presas, se separó los ítems de gran tamaño (*i.e.* fácil de identificar), y el resto se mantuvo en la caja Petri para las observaciones en el estereomicroscopio. Esto permitió distinguir estructuras más pequeñas como otolitos, columnas, huesos, etc., pertenecientes a presas que alcanzaron un estado de digestión más avanzado. Posteriormente se procedió a identificar la taxonomía de las presas con base en la identificación de sus estructuras, con ayuda de guías especializadas de otolitos de peces, picos de cefalópodos y estructuras de decápodos.

4.4 Análisis de dieta

4.4.1 Tamaño de muestra

Se realizaron curvas de diversidad acumulada o de rarefacción para determinar el número mínimo de muestras necesarias para representar la dieta de cada categoría (temporadas, sexos y estadíos de edad). Para esto se calculó el índice de Shannon-Wiener utilizando el software EstimateS versión 8.2.0, el cual a su vez realiza 100 permutaciones aleatorias para generar datos que permitan cuantificar el tamaño apropiado de muestras (Colwell, 2009). El número de muestras que alcanza a cubrir más del 95% de la incertidumbre del muestreo se lo obtiene al mantener un margen de error de 0.05, que se deriva del coeficiente de variación (CV) de los

datos (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Esto se obtiene cuando el promedio acumulado alcanza la asíntota (CV: 0.05), lo que permite determinar el tamaño de muestra adecuado para caracterizar la dieta de cada población.

4.4.2 Espectro trófico

Aquellas presas que conforman la dieta de una especie a lo largo de un periodo de tiempo constituyen lo que se conoce como el espectro trófico (Day *et al.*, 1989). Para determinar la importancia de cada presa dentro del espectro trófico observado, se calculan los siguientes índices: numérico %N, gravimétrico %W, frecuencia de ocurrencia % FO (Hyslop, 1980), índice de importancia relativa %IIR (Pinkas *et al.*, 1970). Con base en estos datos finalmente se puede calcular el índice de importancia relativa presa específico %PSIRI (Brown *et al.*, 2012).

4.4.2.1 Índice numérico

Este índice implica el conteo de todas las presas presentes en todos los estómagos. Se expresa como el porcentaje de la cantidad de individuos de una presa en específico con respecto del total de individuos de todas las presas presentes (Hyslop, 1980).

$$\%N = \frac{n}{NT} * 100$$

Donde:

n = total de individuos presentes de una presa específica

NT = total de individuos de todas las presas presentes en todos los estómagos

4.4.2.2 Índice gravimétrico

Este índice se expresa como el porcentaje del peso de todos los individuos de una presa en específico con respecto de la suma del peso de todas las presas encontradas (Hyslop, 1980).

$$\%W = \frac{P}{PT} * 100$$

Donde:

P = peso total de todos los individuos de una presa en específico

PT = peso total de todas las presas

4.4.2.3 Frecuencia de ocurrencia

Este índice calcula la frecuencia con la cual una presa está presente en la dieta de un depredador en términos de porcentaje. Se determina contando el número de estómagos en los cuales una presa se encuentra presente sobre el total de estómagos (Hyslop, 1980).

$$\%FO = \frac{n}{TE} * 100$$

Donde:

n = número de estómagos donde está presente una presa específica

TE = total de estómagos muestreados

4.4.2.4 Índice de importancia relativa

El índice de importancia relativa se obtiene sumando el porcentaje numérico con el porcentaje gravimétrico y multiplicando el resultado de esta suma por el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia (Pinkas *et al.*, 1970).

$$\%IRI = (\%N + \%W) * \%FO$$

Donde:

%N = Índice numérico

%W = Índice gravimétrico

%FO = Índice de frecuencia de ocurrencia

4.4.2.5 Índice de importancia relativa presa específica

Este índice representa una modificación del índice de importancia relativa %IRI que incorpora la abundancia de presa específica lo cual permite reducir la sobreestimación de la importancia de una presa. El cálculo se realiza multiplicando el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia por la suma del porcentaje de abundancia específica con el porcentaje de peso específico, y este resultado se divide para dos (Brown *et al.*, 2012).

$$\%PSIRI = \frac{\%FO * (\%PN + \%PW)}{2}$$

Donde:

%FO = Índice de frecuencia de ocurrencia

% PN: Porcentaje de abundancia específica

%PN: Porcentaje de peso específico

4.5 Índices ecológicos

4.5.1 Amplitud trófica

La amplitud del nicho trófico se determinó a través del índice de Levin (Krebs, 1989), el cual permite determinar la estrategia alimentaria de un depredador, en base a la amplitud de la dieta. Este índice comprende valores de 0 a 1 donde los valores mayores a 0.6 indican una dieta generalista y los valores menores a 0.6 revelan una dieta especialista (Krebs, 1989).

$$Bi = \frac{1}{n - 1} * \left(\frac{1}{\sum P_{ij}^2} - 1 \right)$$

Donde:

P_{ij} = porcentaje de la presa j en la dieta del consumidor i

n = número total de presas

El índice de Levin se complementa con la gráfica de Costello (1990) modificada por Amundsen *et al.* (1996) que también permite determinar la estrategia alimentaria de un depredador en función de las presas importantes y las condiciones del nicho trófico. Esta gráfica es una representación bidimensional con la frecuencia de ocurrencia reflejada en el eje X y la abundancia de la presa específica reflejada en el eje Y. Las presas que se localizan en la parte superior del gráfico son dominantes (lado derecho) o consumidas en alta abundancia (lado izquierdo) e indican un depredador especialista. Mientras tanto las presas ubicadas en la parte inferior son presas raras (lado izquierdo) o consumidas en baja abundancia (lado derecho) e indican un depredador generalista. Las gráficas de Costello fueron generadas por medio del software RStudio versión 3.5.1.

4.5.2 Nivel trófico

El nivel trófico se calculó a partir de la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992), utilizando los valores del %PSIRI y de los valores de nivel trófico de cada presa registrada. Los valores de nivel trófico de las presas fueron obtenidos de la página de FishBase (<http://www.fishbase.org>) (Froese y Pauly, 2009). De acuerdo con estos autores, el detritus y los productores primarios presentan un nivel trófico (TL) igual a la unidad mientras que para el resto de los grupos, el TL se define como uno, más la suma de los niveles tróficos de las presas, multiplicado por la proporción de la presa en la dieta del depredador.

$$TL = 1 + \left(\sum_{j=1}^n DC_{ij} \right) * (TL_j)$$

Donde:

n = número total de especies presa

DC_{ij} = proporción de presas j en la dieta del depredador i

TL_j = nivel trófico de cada presa encontrada

4.5.3 Índice de Omnivoría

Este índice describe el comportamiento del depredador estableciendo si las presas de las que se alimenta pertenecen a diferentes niveles tróficos. Para obtener su valor se utilizó la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992), que está dado por la varianza de los niveles tróficos de las presas consumidas. En el caso de que las presas del depredador se encuentren en un solo nivel trófico, el valor del índice será igual a cero, mientras que un valor elevado indicará que las posiciones tróficas de las presas del depredador son variables.

$$OI = \sum_{j=1}^n (TL_j - TL)^2 * D_{cij}$$

Donde:

n = número total de especies presa

TL_j = nivel trófico de la presa encontrada

TL = nivel trófico promedio de todas las presas

D_{cij} = Fracción de la presa *j* en la dieta promedio del depredador *i*.

4.5.4 Superposición trófica

La superposición trófica se define como el uso compartido de recursos alimentarios por dos o más especies. Para establecer la existencia de superposición trófica entre categorías (temporadas, sexos y estadíos de edad) se utilizó el índice de Morisita-Horn (Krebs, 1999). Los valores de CH pueden variar de cero cuando las dietas son completamente distintas a uno cuando las dietas son idénticas (Smith y Zaret, 1982). De acuerdo con la escala propuesta por Langton (1982), se considera que no hay superposición, cuando los valores van de 0 a 0.29; de 0.30 a 0.65 hay una superposición baja y si el valor excede a 0.66 una superposición biológicamente significativa o alta.

$$CH = \frac{2 * (\sum_i^n P_{ij} * P_{ik})}{\sum_i^n P^2_{ij} + \sum_i^n P^2_{ik}}$$

Donde:

P_{ij} = Proporción del recurso i que es utilizado por la especie j

P_{ik} = Proporción del recurso i que es utilizado por la especie k

n = número total de especies presa

La aplicación de este índice se complementó con la aplicación de la prueba estadística no paramétrica ANOSIM (Warwick *et al.*, 1990). Para este fin se elaboró una matriz numérica, con las presas y el número de estómagos. Así mismo, se elaboró una segunda matriz con las categorías a comparar (temporadas, sexos y estadios de edad) y el número de estómagos. Para el cálculo de ANOSIM se aplicó el software de RStudio versión (paquete Vegan 3.5.3) (Oksanen *et al.* 2015).

5. RESULTADOS

Se analizó un total de 105 estómagos de *P. clemensi*, de los cuales 31 pertenecieron al año 2017 (temporada fría) y 74 al año 2018 (temporada cálida). Para las categorías de sexo y estadios de edad se utilizó únicamente la información del 2018, obteniendo 39 estómagos para machos, 35 para hembras; 15 estómagos para jóvenes y 59 para adultos. Se realizaron curvas de diversidad para definir el número mínimo de estómagos necesarios para representar adecuadamente la dieta de *P. clemensi* en cada una de estas categorías. La asíntota fue calculada en base al coeficiente de variación de los datos (CV); en todos los casos se alcanzó a un CV=0.05 con un número inferior al total de estómagos recolectados (Figura 2).

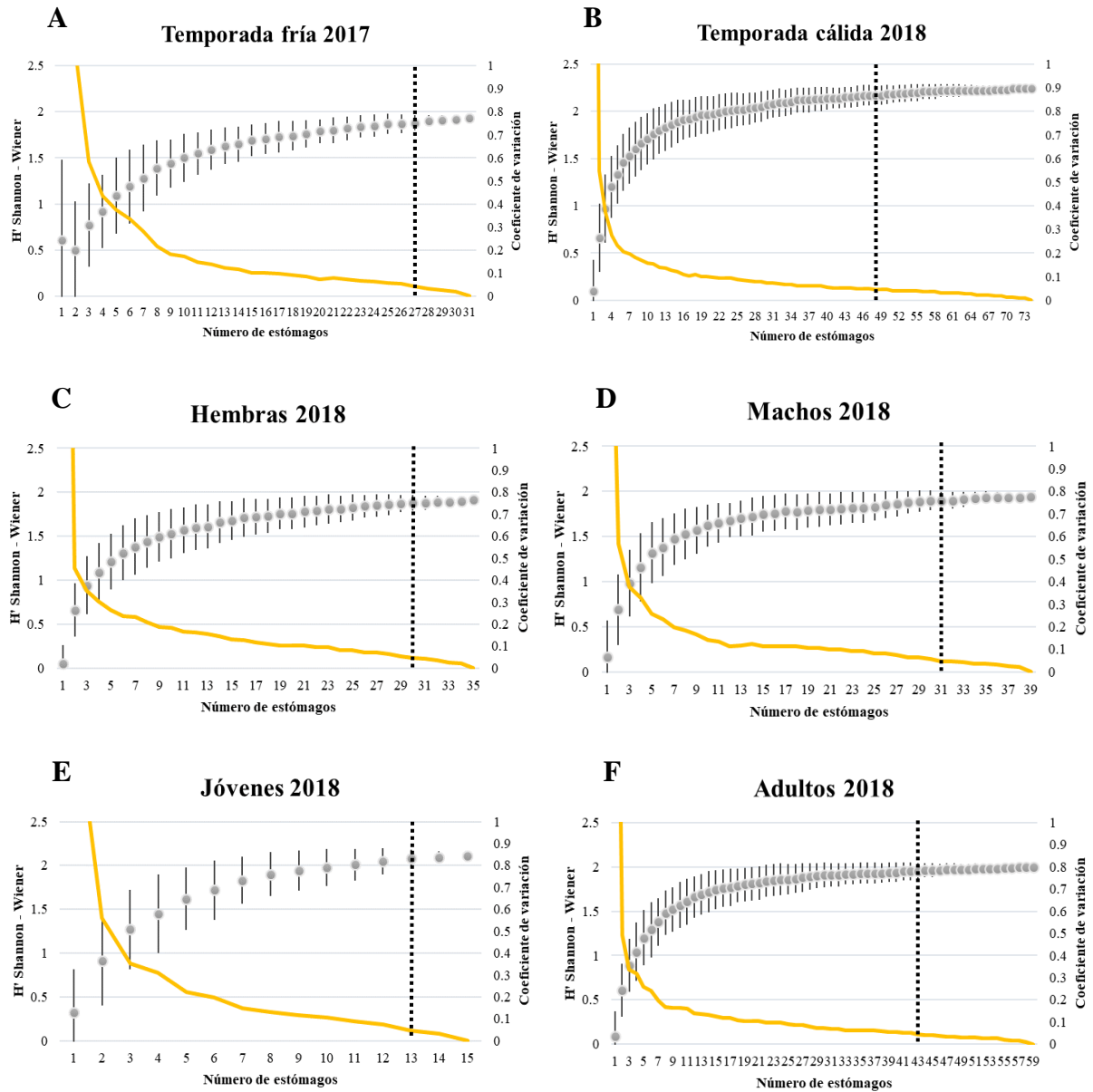


Figura 2. Curvas acumuladas de especies presa presentes en la dieta de *Pontinus clemensi* en la Reserva Marina de Galápagos basadas en muestras de contenido estomacal. La línea punteada indica el estómago a partir del cual la muestra se considera representativa ($CV < 0.05$) para las categorías de temporada, sexo y estadios de edad.

5.1 Composición de la dieta

En general el 91.43% de los estómagos ($n=96$) presentaron presas y el 8.57% ($n=9$) estuvieron vacíos. De forma general el espectro trófico de *P. clemensi* estuvo compuesto por 18 presas, de las cuales 15 fueron identificadas taxonómicamente y las tres restantes se categorizaron

como materia orgánica no identificada (MONI), restos de pez y restos de crustáceo (Tabla 1). Los peces fueron las presas más importantes en la dieta de *P. clemensi* tanto para 2017 (77.78%) como para 2018 (78.64%). Se identificó 9 ítems para el año 2017 (temporada fría), mientras que para el 2018 (temporada cálida) se registraron 16 ítems. De acuerdo con el %PSIRI la anchoa chicotera, *Anchoa ischana*, constituyó el recurso alimentario de mayor importancia en la dieta de *P. clemensi* durante 2017 y 2018, alcanzando valores de 47.22% y 63.36% respectivamente (Fig. 3A y B). Las presas secundarias difirieron entre años y temporadas. En el 2017 el segundo ítem más importante fue MONI con un 20.31%, seguido de *Opisthonema spp* (12.47%) y *Citharichthys spp* (10.48%) (Fig. 3A y Tabla 1). Mientras que en el 2018 la segunda presa principal fue *Chromis spp* con un 9.99%, seguido de *Octopus spp* (9.90%) y Tunicata (5.26%) (Fig. 3B y Tabla 1). Se observaron diferencias temporales en la dieta de *P. clemensi* registrada durante el 2017 (temporada fría) y 2018 (temporada cálida) (R ANOSIM = 0.8584, $p < 0.005$).

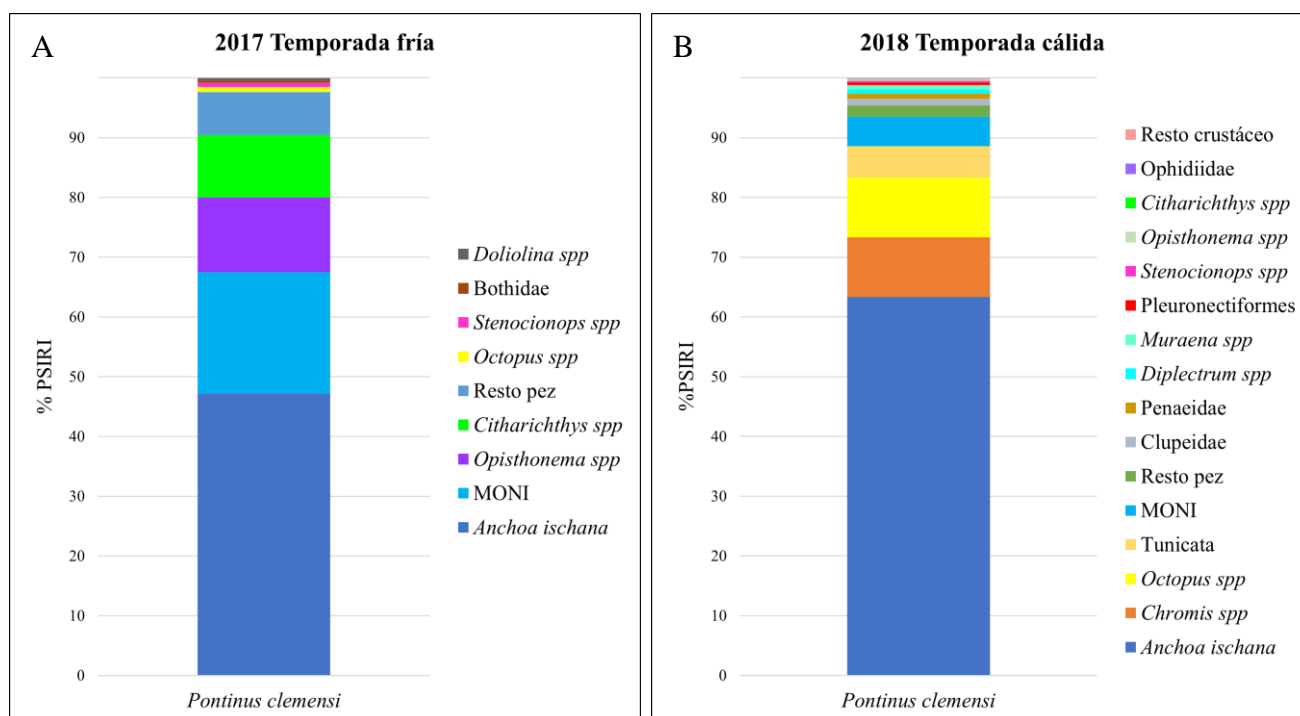
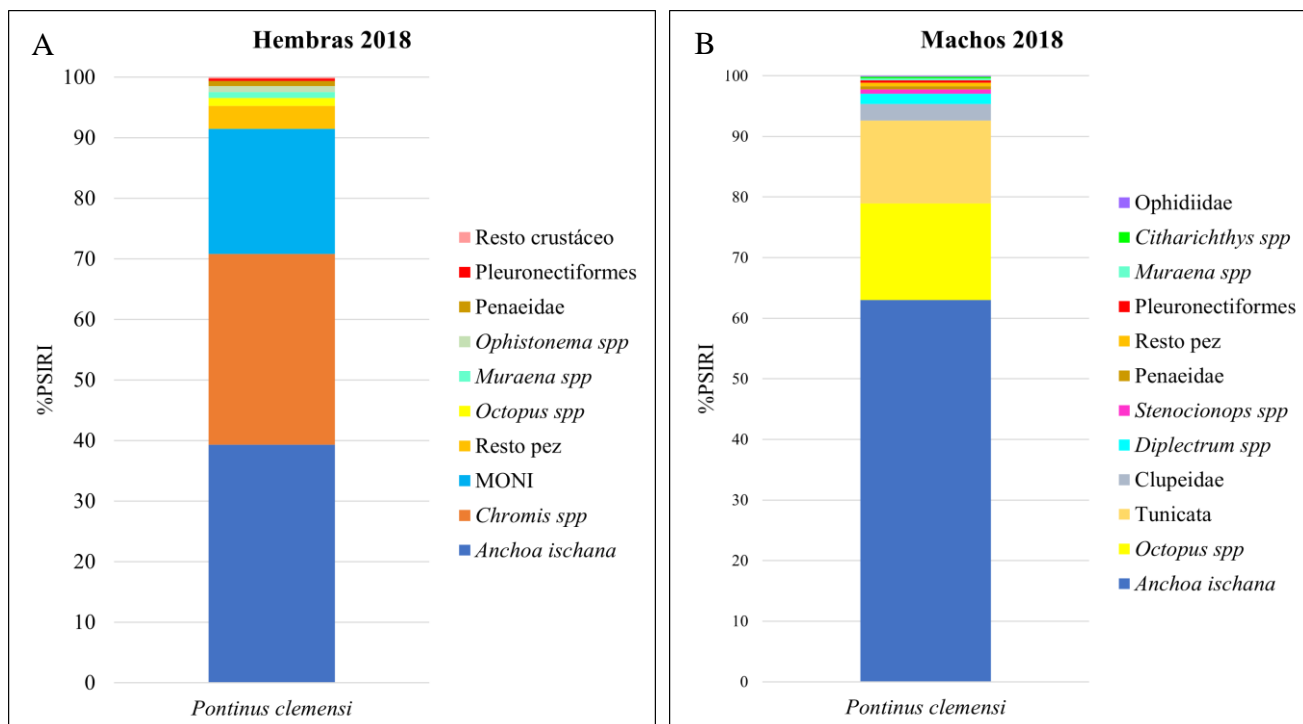


Figura 3. Porcentaje de Índice de Importancia Relativa de Presa Específica (%PSIRI) en la dieta *P. clemensi*, durante: A) 2017 (temporada fría) y B) 2018 (temporada cálida).

La dieta de las hembras de *P. clemensi* estuvo compuesta por 10 presas y la de los machos por 12 presas. Los valores del %PSIRI indicaron que *Anchoa ischana* fue la presa más importante tanto para hembras y machos (39.35% y 62.98%, respectivamente). La dieta de las hembras estuvo complementada por *Chromis spp* (31.48%) y MONI (20.68%); mientras que la de los machos por *Octopus spp* (15.95%) y Tunicata (13.69%) (Fig. 4A y B, Tabla 2). Sin embargo, no se observaron diferencias estadísticas en la dieta de hembras y machos de *P. clemensi* para el año 2018 (R ANOSIM = 0.01327, $p > 0.005$). El espectro trófico para los individuos jóvenes y adultos de *P. clemensi* estuvo compuesto de 11 y 12 ítems respectivamente. La presa de mayor importancia para el estadio de edad de juveniles fue MONI con 35.05%, seguido de *Anchoa ischana* (18.57%) y Clupeidae (18.13%); mientras que para los adultos fue *Anchoa ischana* con 65.71%, seguido de *Chromis spp* (12.55%) y *Octopus spp* (10.5%) (Fig. 4C y D, Tabla 2). No se observaron diferencias estadísticas en la dieta de ambos estadios de edad (R ANOSIM = 0.02786, $p > 0.005$).



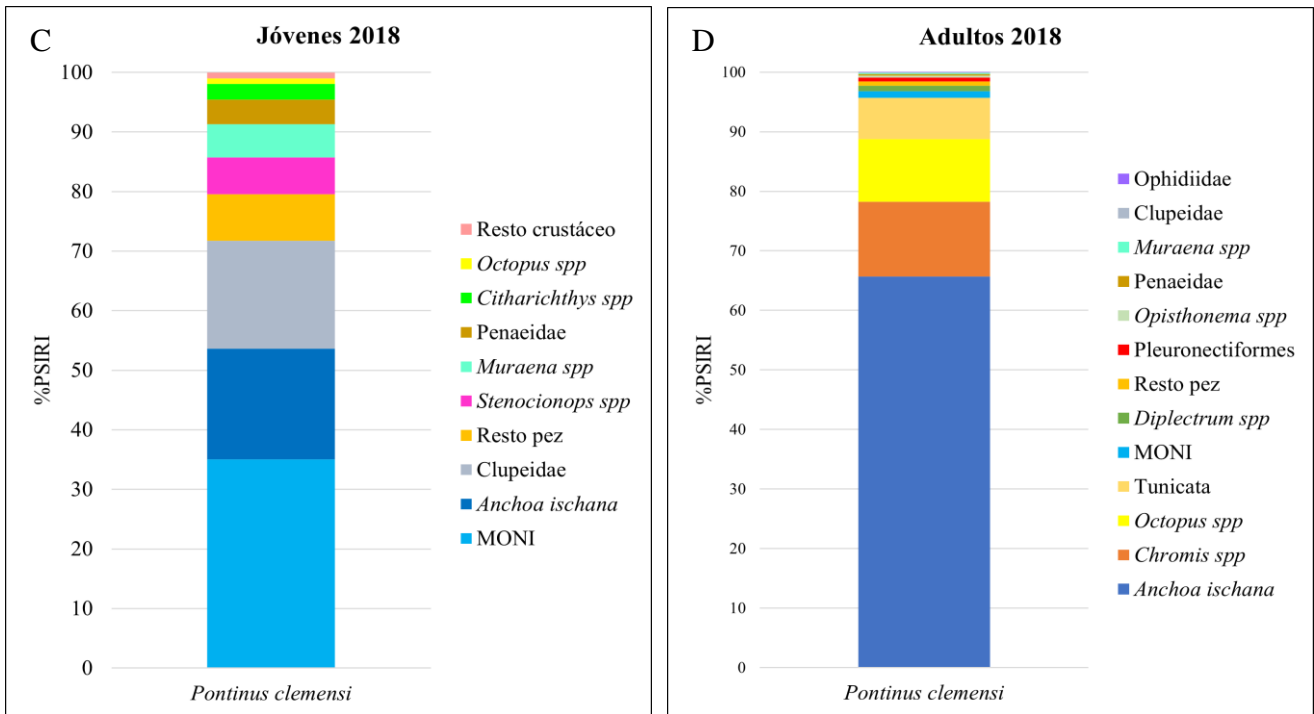


Figura 4. Índice de Importancia de Presa (%PSIRI) de presas identificadas para las poblaciones del brujo, *Pontinus clemensi* en la Reserva Marina de Galápagos: A) Hembras, B) Machos, C) Jóvenes y D) Adultos.

Tabla 1. Espectro trófico registrado en las poblaciones del brujo, *Pontinus clemensi* en la Reserva Marina de Galápagos.

Taxón	Presa	2017		2018		2018		TL	Hábitos
		Fría	Cálida	Hembras	Machos	Jóvenes	Adultos		
ANIMALIA									
CHORDATA									
Actinopterygii	Resto pez	7.19	1.88	3.79	0.54	7.79	0.78	N/A	
Clupeiformes									
Engraulidae									
Clupeidae	<i>Anchoa ischana</i>	47.22	63.36	39.35	62.98	18.57	65.71	3.5	Pelágico
	Clupeidae		1.11		2.72	18.13	0.07	3.3	Pelágico
	<i>Opisthonema spp</i>	12.47	0.22	0.97			0.3	3.3	Pelágico
Perciformes									
Pomacentridae									
Serranidae	<i>Chromis spp</i>		9.99	31.48			12.55	3.4	Demersal
	<i>Diplectrum spp</i>		0.74		1.72		0.91	3.5	Demersal
Pleuronectiformes	Pleuronectiformes		0.5	0.4	0.39		0.63	3	Demersal
Paralichthyidae	<i>Citharichthys spp</i>	10.48	0.1		0.25	2.57		3.3	Demersal
Bothidae	Bothidae	0.41						4.5	Demersal
Anguilliformes									
Muraenidae	<i>Muraena spp</i>		0.69	0.99	0.37	5.59	0.19	4	Demersal
Ophidiiformes									
Ophidiidae	Ophidiidae		0.05		0.13	0.07		3.5	Demersal
UROCHORDATA									
Thaliacea									
Salpida									
Salpidae	<i>Doliolina spp</i>	0.41						2	Pelágico
TUNICATA	Tunicata		5.26		13.69		6.94	2	Pelágico
MOLLUSCA									
Cephalopoda									
Octopoda									
Octopodidae	<i>Octopus spp</i>	0.84	9.98	1.26	15.95	0.97	10.5	3.3	Demersal
ARTHROPODA									
Malacostraca	Resto crustáceo		0.05	0.21		0.97		N/A	
Decapoda									
Penaeidae	Penaeidae		0.83	0.88	0.56	4.19	0.28	2	
Epialtidae	<i>Stenocionops spp</i>	0.66	0.27		0.7	6.16		2.39	
	MONI	20.31	4.96	20.68		35.05	1.08	N/A	
TOTAL		100	100	100	100	100	100		

Nota. Espectro trófico expresado en los valores del índice de importancia relativa presa específica %PSIRI identificados para cada año, temporada, sexo y estadio de edad. También se incluye el valor de nivel trófico (TL) y hábitat de cada presa observada.

5.2 Estrategias alimentarias

A nivel general la amplitud trófica de *P. clemensi*, reveló una tendencia al especialismo, acompañada de un nicho trófico reducido en la mayoría de las categorías estudiadas (Tabla 2). El único grupo que presentó una tendencia al generalismo, con un nicho trófico amplio ($Bi > 0.6$) fue la categoría de estadio de edad juvenil (Tabla 2).

Tabla 2. Amplitud trófica, Nivel Trófico y Omnivoría registrada en las poblaciones de *Pontinus clemensi* que habitan la Reserva Marina de Galápagos.

Categoría	Amplitud trófica		Nivel trófico	Índice de Omnivoría
	Levin	Estrategia alimentaria		
2017 (temporada fría)	0.493	Especialista	4.421	0.148
2018 (temporada cálida)	0.33	Especialista	4.363	0.088
Hembras 2018	0.454	Especialista	4.305	0.167
Machos 2018	0.324	Especialista	3.982	0.132
Jóvenes 2018	0.642	Generalista	4.196	0.194
Adultos 2018	0.296	Especialista	4.352	0.104

Las gráficas de Costello modificadas por Amundsen confirmaron una tendencia al especialismo para *P. clemensi* en casi todas sus categorías. Demostrando que su alimentación se basa en presas abundantes y frecuentes, pero también utilizan otras presas en menor abundancia y que aparecen con una frecuencia baja. Una estrategia especialista se exhibió para las categorías: temporada cálida 2018, hembras, machos y estadios de edad adultos (Fig. 5 B, C, D, F), donde *Anchoa ischana* fue la especie de mayor dominancia (50%) en la dieta. Mientras que, en la temporada fría del año 2017, MONI y *Anchoa ischana* constituyeron las especies de mayor importancia en la dieta, manteniéndose dentro de un rango del 25% que reflejó una tendencia al especialismo (Fig. 5A). Finalmente, la categoría de edad juvenil fue la única que mostró una tendencia al generalismo, donde MONI fue el componente dominante de la dieta con un 50%, seguido de *Anchoa ischana* con un 25% y otras presas (Fig. 5E).

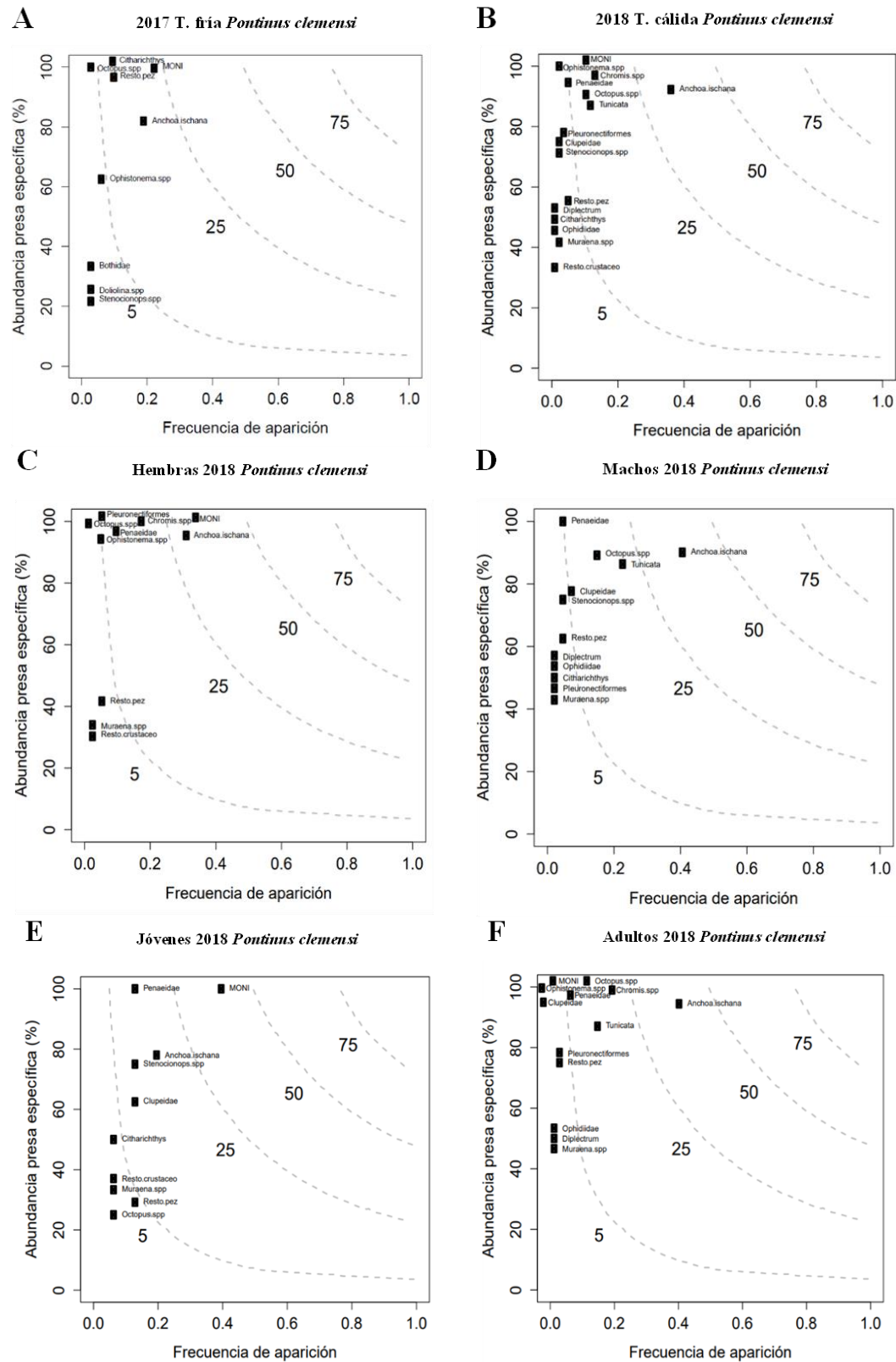


Figura 5. Gráficas de Costello modificadas por Amundsen para cada una de las categorías de *Pontinus clemensi* en la Reserva Marina de Galápagos. Abundancia de presa específica (eje Y) y Frecuencia de aparición (eje X). Las presas ubicadas en la parte superior (hacia la derecha) son consumidas por depredadores especialistas y las que se ubican en la parte inferior del diagrama son consumidas por depredadores más generalistas. Las presas ubicadas en la parte inferior izquierda son consideradas raras.

5.3 Nivel trófico y omnivoría

El nivel trófico de *P. clemensi* se determinó a partir de todas las presas que conformaron la dieta en cada una de las categorías estudiadas. Se obtuvieron valores muy semejantes que oscilaron entre 3.98 y 4.42 posicionando a la especie como un depredador carnívoro secundario (Tabla 2).

El nivel de omnivoría de *P. clemensi* en cada una de las categorías mostró un valor promedio de 0.146 mostrando que esta especie limita su alimentación a presas de un nivel trófico similar (Tabla 2).

5.4 Superposición trófica

El índice de Morisita-Horn mostró que no existió superposición trófica entre los años 2017 (temporada fría) y 2018 (temporada cálida), y estadíos de edad. Mientras que entre sexos se observó una superposición trófica baja (Tabla 3).

Tabla 3. Superposición trófica entre las categorías de años/temporadas, sexos y edad de *Pontinus clemensi*, en la Reserva Marina de Galápagos.

	2017 (temporada fría)	2018 (temporada cálida)	Machos 2018	Hembras 2018	Jóvenes 2018	Adultos 2018
2017 (temporada fría)	x	0.157				
2018 (temporada cálida)	-	x				
Machos 2018	-	-	x	0.326		
Hembras 2018	-	-	-	x		
Jóvenes 2018	-	-	-	-	x	0.065
Adultos 2018	-	-	-	-	-	x

6. DISCUSIÓN

Los estudios tróficos en poblaciones de peces demersales son esenciales dada la importancia de estas especies en las pesquerías a nivel mundial (Pérez-España *et al.*, 2005). A pesar de esto, la información de dieta de varias especies de peces de importancia comercial en Galápagos es escasa, por lo que los resultados que derivan de este trabajo servirán como línea base en torno

a la ecología trófica del pez brujo, *Pontinus clemensi* dentro de la Reserva Marina de Galápagos (RMG).

6.1. Composición de la dieta

Los resultados de este estudio demostraron que el espectro trófico de las poblaciones del *P. clemensi* que habitan la RMG es reducido (~18 presas); lo cual podría estar relacionado con una baja disponibilidad de presas en los ecosistemas que habita esta especie. Se ha demostrado que la baja biodiversidad marina en la RMG está relacionada con la escasa variabilidad de presas en los depredadores marinos de esta región (Páez-Rosas *et al.*, 2020). Al comparar la diversidad de peces reportados en la RMG (~444 especies, Grove y Lavenberg 1997), con la existente en zonas aledañas como el mar peruano (~727 especies, Vildoso *et al.*, 1998) y el Golfo de California (~908 especies, Hastings y Van der Heiden, 2010), se podría predecir que en la RMG existiría una limitada variedad de presas potenciales para este depredador netamente carnívoro (Poss, 1995). Sin embargo, no se debe descartar que exista cierto nivel de adaptación trófica, producto de limitaciones en el flujo de energía que están relacionados con el esfuerzo pesquero que existe en la región (Riofrío-Lazo *et al.*, 2021).

La diversidad de la dieta de *P. clemensi* durante el 2018 (temporada cálida) fue más amplia que la del 2017 (temporada fría); variación que podrían atribuirse a las distintas condiciones oceanográficas y la marcada estacionalidad en el archipiélago. La tolerancia ambiental de los peces (*i.e.* potenciales presas), hace que la heterogeneidad del hábitat y la exposición a las corrientes oceánicas sean factores ambientales que influyen en su diversidad y abundancia en la RMG (Edgar *et al.*, 2004; Ruttenberg *et al.*, 2005). El efecto de tropicalización que brinda la corriente de Panamá durante la temporada cálida en la RMG, hace que exista un mayor transporte de larvas de diferentes especies de peces (Humann y DeLoach, 2003); incrementando en cierta forma la diversidad de presas, producto de una mezcla de especies de

peces panameñas, peruanas, del Indo-Pacífico y endémicas (Ruttenberg *et al.*, 2005; Bernardi *et al.*, 2014).

Existieron ciertas diferencias en la dieta de *P. clemensi* entre las categorías de sexo y estadios de edad, producto de la preferencia de presas específicas: *Anchoa ischana*, *Octopus spp* y MONI, por parte de estas categorías. Las variaciones morfológicas como el dimorfismo sexual que incluye dimorfismo de tallas podrían estar vinculadas con cambios en los comportamientos alimentarios de los peces (Karpouzi y Stergiou, 2003). La anchoa chicotera, *A. ischana*, fue el ítem más importante en la dieta de casi todas las categorías, con excepción del estadio de edad juvenil, donde MONI fue el componente dominante. La dominancia de *A. ischana* podría deberse a que tienden a aglomerarse formando grandes cardúmenes en zonas específicas (*e.g.* montes submarinos y zonas costeras), permitiendo que los depredadores las capturen con mayor facilidad (Moreno-Sánchez *et al.*, 2019). Las diferencias morfológicas asociadas a los estadios de edad de *P. clemensi* se basan en gran medida al tamaño de su cabeza (Marín-Jarrin *et al.*, 2018). Esta condición permitiría que los individuos adultos consuman presas diferentes, ya que la mayor capacidad de su boca protráctil facilitaría la captura e ingesta completa de peces como *A. ischana* y *Chromis spp*; a diferencia de los individuos más jóvenes que complementarían su alimentación con presas de pronta tasa de digestión (*i.e.* MONI) como peces pequeños, moluscos y crustáceos.

Las diferencias entre hembras y machos estuvo marcada por la mayor ingesta de damiselas (*Chromis spp*) por parte de las hembras y pulpos (*Octopus spp*) por parte de los machos. Aspectos como el tamaño, las estrategias de reproducción y capacidad de migración influyen en las preferencias de presas de los peces demersales (Yáñez-Arancibia *et al.*, 1988). Se conoce que los machos son más grandes que las hembras y suelen realizar migraciones verticales más profundas (Marín-Jarrin *et al.*, 2018), ocupando hábitats bentónicos donde se facilitaría la

captura de *Octopus spp*; mientras que las hembras permanecen comúnmente en la columna de agua y fondos rocosos facilitando el consumo principalmente de peces (Grove y Lavenberg, 1997). Por cuanto, las características ecológicas de cada grupo más las características topográficas y batimétricas presentes en las Islas Galápagos favorecerían la selección de presas de diferentes ambientes en los peces de esta región (Páez-Rosas *et al.*, 2020).

6.2. Estrategias alimentarias

Los valores del índice de Levin más el complemento con el método gráfico de Amundsen sugieren que *P. clemensi* es un depredador de tipo especialista, ya que sus estrategias de alimentación se enfocan en un número reducido de presas (Amundsen *et al.* 1996). Estas preferencias estuvieron relacionadas al alto consumo de *A. ischana* en la mayoría de las categorías estudiadas; sin embargo, también podría interpretarse como una condición de oportunismo dado que este recurso pudo haber sido el de mayor disponibilidad en el medio. Estudios recientes demuestran que ciertos depredadores marinos se están adaptando a limitar su nicho trófico a tres o cuatro presas específicas (Páez-Rosas y Auriolos-Gamboa 2010); las cuales pueden cambiar su nivel de importancia en función de la disponibilidad en el medio (Baque-Menoscal *et al.*, 2012; Páez-Rosas *et al.*, 2020).

Dado que las poblaciones de *P. clemensi* que habitan la RMG están expuestas a factores como la estacionalidad y la variabilidad climática es de esperarse que presenten esta condición ecológica. Esto podría convertirse en un limitante para la especie, ya que una condición de especialismo los vuelve más susceptibles a cambios en el medio y que por ende su capacidad de adaptación o respuesta es más reducida (Bolnick *et al.*, 2003; Matich *et al.*, 2011). Por lo tanto, se debe tener en cuenta que de enfrentarse a una presión drástica que incida en su dinámica poblacional (i.e. sobrepesca, cambio climático, etc.) existiría una reducción significativa en la abundancia de esta especie (Ramírez-González *et al.*, 2017). Generando

consecuencias negativas tanto para el ecosistema por su valor ecológico (Marín-Jarrín *et al.*, 2018), como para la dinámica económica de la población local, por ser uno de los recursos pesqueros de mayor interés comercial (Obs. personal).

6.3. Nivel trófico y Omnivoría

El nivel trófico de una especie permite ubicarlo en la posición que ocupa dentro de la red trófica, y de esta forma entender el rol que cumple en el ecosistema (Pauly *et al.*, 1998). Se obtuvo un nivel trófico promedio de 4.3 para *P. clemensi*, confirmado su condición de depredador carnívoro secundario (Poss, 1995). Las presas observadas en su dieta fueron en su mayoría peces planctívoros (NT = 3), lo que indica que su función es la de un conector o puente de energía entre las especies pelágicas y los grandes consumidores (Dambacher *et al.*, 2010; Ramírez-Rodríguez, 2019). El índice de omnivoría ratificó que *P. clemensi* consume presas de un nivel trófico específico (*i.e.* peces planctívoros) dentro de la RMG.

7. CONCLUSIONES

Este estudio confirma la utilidad de la herramienta de análisis de contenido estomacal para caracterizar la dieta de los peces de importancia comercial en la Reserva Marina de Galápagos. Estos resultados sugieren que la dieta de *Pontinus clemensi* incluye presas de zonas pelágicas y bentónicas, con una preferencia hacia peces pelágicos que se aglomeran en bajos, montes submarinos y zonas costeras como la anchoa chicotera, *Anchoa ischana*. Su condición de especie demersal le permite depredar en diversos ambientes, sin embargo, mantiene condiciones de especialización a un número limitado de presas y de un nivel trófico similar. Los escasos de información en torno a la ecología trófica del género *Pontinus* representó una limitación al momento de contrastar los resultados obtenidos con otras investigaciones de referencia. Por lo que estos resultados constituyen información de línea base sobre los hábitos alimentarios de *P. clemensi* en la Reserva Marina de Galápagos y el Pacífico Este Tropical.

8. RECOMENDACIONES

Para futuros estudios se debería considerar periodos de muestreo más prolongados, de forma que sea posible caracterizar la dieta de la especie de manera uniforme a lo largo de todo el año. Sería importante complementar la información generada en este estudio, con el uso de metodologías alternativas como el análisis de isótopos estables, con la finalidad de tener un poder de resolución a largo plazo del comportamiento trófico de *P. clemensi* en la Reserva Marina de Galápagos. La generación de información sobre la ecología trófica e historia de vida de las especies de interés comercial en la RMG contribuirá con datos importantes a tener en cuenta al momento de establecer calendarios pesqueros que permitan desarrollar medidas de manejo y protección de estos recursos. De esta forma se salvaguardan los intereses tanto del ecosistema como de la población en general, ya que peces como el brujo *P. clemensi*, generan beneficios económicos y culturales en la región.

9. REFERENCIAS

- Amundsen, P. A., Gabler, H. M. y Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Revista Fish Biology*, 48(4), 607-614. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01455.x>
- Baque-Menoscal, J., Páez-Rosas, D. y Wolff, M. (2012). Hábitos alimentarios de dos peces pelágicos *Thunnus albacares* y *Acanthocybium solandri* de la Reserva Marina de Galápagos. *Revista de biología marina y oceanografía*, 47(1), 01-11. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572012000100001>
- Barros Paiva, R., Neves, A., Sequeira, V., Vieira, A., Costa, M., Domingos, I. y Gordo, L. S. (2013). Age, growth and mortality of *Pontinus kuhlii* (Bowdich, 1825) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) in the Gorringe, Ampère, Unicorn and Lion seamounts. *Scientia Marina*, 77(1), 95-104. <http://digital.casalini.it/2526053>
- Bernardi, G., Ramon, M., Alva-Campbell, Y., McCosker, J., Bucciarelli, G., Garske, L. y Crane, N. (2014). Darwin's fishes: phylogeography of Galápagos Islands reef fishes. *Bulletin of Marine Science*, 90(1), 533-549. <https://doi.org/10.5343/bms.2013.1036>
- Bolnick, D., Svanbäck, R., Fordyce, J., Yang, L., Davis, J., Hulsey, C., y Forister, M. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161(1), 1-28. <https://doi.org/10.1086/343878>
- Brown, S., Bizzarro, J., Cailliet, G., y Ebert, D. (2012). Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Gilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes*, 95, 3-20. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9959-z>

- Castrejón, M., Defeo, O., Reck, G. y Charles, A. (2014). Fishery science in Galapagos: from a resource-focused to a social–ecological systems approach. *The Galapagos Marine Reserve: A dynamic social-ecological system*, 159-185. https://doi.org/10.1007/978-3-319-02769-2_8
- Castrejón, M., y Charles, A. (2020). Human and climatic drivers affect spatial fishing patterns in a multiple-use marine protected area: The Galapagos Marine Reserve. *PLoS One*, 15(1), e0228094. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228094>
- Christensen, V. y Pauly, D. (1992). Ecopath II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling*, 61(3-4), 169-185. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(92\)90016-8](https://doi.org/10.1016/0304-3800(92)90016-8)
- Colwell, R. (2009). EstimateS: *Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. V. 82 [place unknown]: [publisher unknown]; accessed 2023 February 26. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Dambacher, J., Young, J., Olson, R., Allain, V., Galván-Magaña, F., Lansdell, M. y Duffy, L. (2010). Analyzing pelagic food webs leading to top predators in the Pacific Ocean: a graph-theoretic approach. *Progress in Oceanography*, 86(1-2), 152-165. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.04.011>
- Day, J., Hall, C., Kemp, W. y Yañez-Arancibia, A. (1989). Estuarine ecology. *John Wiley & Sons*. E. U. A. 558 pp.
- Edgar, G., Banks, S., Fariña, J., Calvopiña, M. y Martínez, C. (2004). Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos archipelago. *Journal of Biogeography*, 31(7), 1107-1124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01055.x>

- Estácio, S. y Krug, H. (2001). Aspects of the reproduction of six exploited demersal fish species in the Azores Archipelago. *Life and Marine Sciences Supplement 2*(Part B): 83–94.
- Franco-Fuentes, E., Moity, N., Ramírez-González, J., Andrade-Vera, S., Hardisson, A., González-Weller, D. y Gutiérrez, Á. (2021). Metals in commercial fish in the Galapagos Marine Reserve: Contribution to food security and toxic risk assessment. *Journal of Environmental management*, 286, 112188. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112188>
- Franke, R. y Acero, A. (1996). Peces óseos comerciales del Parque Gorgona, Pacífico colombiano (Osteichthyes: Muraenesocidae, Hemiramphidae, Belonidae, Scorpaenidae, Triglidae, Malacanthidae, Gerreidae, Sparidae, Kyphosidae, Sphyrnaenidae e Istiophoridae). *Revista de Biología Tropical*, 763-770. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/21691>
- Froese, R. y Pauly, D. (2009). FishBase. *World Wide Web electronic publication*. www.fishbase.org, versión (09/2009).
- Galván-Magaña, F., Polo-Silva, C., Hernández-Aguilar, S., Sandoval-Londoño, A., Ochoa-Díaz, M., Aguilar-Castro, N., y Abitia-Cárdenas, L. (2013). Shark predation on cephalopods in the Mexican and Ecuadorian Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 95, 52-62. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.04.002>
- Grove, J. y Lavenberg, R. (1997). The fishes of the Galapagos Islands. *Stanford University Press, California*. 863 pp. <https://doi.org/10.2307/1447822>
- Hastings, L. y Van der Heiden, A. (2010). Fishes of the Gulf of California. *Arizona University Press, Tucson*. 118 pp.

- Heessen, H., Hislop, J. y Boon, T. (1996). An invasion of the North Sea by blue-mouth, *Helicolenus dactylopterus* (Pisces, Scorpaenidae). *ICES Journal of Marine Science*, 53(5), 874-877. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0108>
- Humann, P. y DeLoach, N. (2003). *Reef fish identification: Galápagos*. New World Publications Incorporated.
- Hyslop, E. (1980). Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Revista Fish Biology*, 17(4), 411-429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
- Jiménez-Prado, P. y Béarez, P. (2004). Peces Marinos del Ecuador continental. *Tomo 2: Guía de Especies / Marine fishes of continental Ecuador. Volume 2: Species Guide*. SIMBIOE/NAZCA/IFEA.
- Jiménez-Valverde, A., y Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista ibérica de aracnología*, (8), 151-161. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=787222>
- Karpouzi, V. y Stergiou, K. (2003). The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Revista Fish Biology*, 62(6), 1353-1365. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00118.x>
- Krebs, C. J. (1989). *Ecological methodology* Harper–Collins Publishers. New York, 654.
- López Abellán, L., Santamaría, M. y Conesa, P. (2001). Age and growth of *Pontinus kuhlii* (Bowdich, 1825) in the Canary Islands. *Scientia Marina*, 65(4), 259-267. <https://doi.org/10.3989/scimar.2001.65n4259>
- Krebs, C. (1999). *Ecological Methodology*. Addison Wesley Longman. San Francisco. 620 pp.

- Marín-Jarrin., J, Andrade-Vera, S., Reyes-Ojedis, C. y Salinas-de-León, P. (2018). Life history of the mottled scorpionfish, *Pontinus clemensi*, in the Galapagos Marine Reserve. *Copeia*, 106(3), 515-523. <https://doi.org/10.1643/CI-17-706>
- Matich, P., Heithaus, M. y Layman, C. (2011). Contrasting patterns of individual specialization and trophic coupling in two marine apex predators. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 294-305. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01753.x>
- Matley, J., Maes, G., Devloo-Delva, F., Huerlimann, R., Chua, G., Tobin, A. y Heupel, M. (2018). Integrating complementary methods to improve diet analysis in fishery-targeted species. *Ecology and Evolution*, 8(18), 9503-9515. <https://doi.org/10.1002/ece3.4456>
- Mena, C., Quiroga, D. y Walsh, S. (2020). Threats to sustainability in the Galapagos Islands: a social–ecological perspective. In *The Elgar companion to geography, transdisciplinarity and sustainability* (pp. 342-358). Edward Elgar Publishing.
- Mora, C., Jiménez, J. y Zapata, F. (2000). *Pontinus clemensi* (Pisces: Scorpaenidae) at Malpelo Island, Colombia: new specimen and geographic range extension. <http://hdl.handle.net/1834/3315>
- Moreno-Sánchez, X., Perez-Rojo, P., Irigoyen-Arredondo, M., Marin-Enríquez, E., Abitia-Cárdenas, L. y Escobar-Sanchez, O. (2019). Feeding habits of the leopard grouper, *Mycteroperca rosacea* (Actinopterygii: Perciformes: Epinephelidae), in the central Gulf of California, BCS, Mexico. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 49(1), 9-22. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02321>
- Moser, H., Ahlstrom, E. y Sandknop, E. (1977). *Guide to the identification of scorpionfish larve (family Scorpaenidae) in the Eastern Pacific with comparative notes on species*

- of Sebastes and Helicolenus from other oceans* (Vol. 402). Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service.
- Oksanen, J., Blanchet, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Muchin, P., O'Hara, R., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E. y Warner H. (2015). *Vegan: Community Ecology Package*. R Package version 2.2-1.
- Ortega, A. E. (2018). *Investigación y aplicación del pez brujo (Pontinus Clemensi) en Puerto Ayora, Santa Cruz, Galápagos y sus usos culinarios*. [Tesis de licenciatura, Universidad de Guayaquil]. <http://repositorio.ug.edu.ec/handle/redug/36336>
- Páez-Rosas, D. y Aurióles-Gamboa, D. (2010). Alimentary niche partitioning in the Galapagos sea lion, *Zalophus wollebaeki*. *Marine Biology*, 157, 2769-2781. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1535-0>
- Páez-Rosas, D. y Aurióles-Gamboa, D. (2014). Spatial variation in the foraging behaviour of the Galapagos sea lions (*Zalophus wollebaeki*) assessed using scat collections and stable isotope analysis. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 94(6), 1099-1107. <https://doi.org/10.1017/S002531541300163X>
- Páez-Rosas, D., Galván-Magaña, F., Baque-Menoscal, J., Tripp-Valdez, A., Fischer, C. y Hearn, A. (2020). Trophic preferences of three pelagic fish inhabiting the Galapagos Marine Reserve: ecological inferences using multiple analyses. *Environmental Biology of Fishes*, 103, 647-665. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-00967-8>
- Palacios, D., Bograd, S., Foley, D. y Schwing, F. (2006). Oceanographic characteristics of biological hot spots in the North Pacific: a remote sensing perspective. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(3-4), 250-269. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.03.004>

- Pauly, D., Trites, A. W., Capuli, E. y Christensen, V. (1998). Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES journal of Marine Science*, 55(3), 467-481. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1998.0428>
- Peñaherrera, C. (2007). *Variaciones espacio-temporales de los ensamblajes de peces en la Reserva Marina de Galápagos, basados en registros pesqueros*. [Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador].
- Pérez-España, H., Saucedo-Lozano, M. y Raymundo-Huizar, A. R. (2005). Trophic ecology of demersal fishes from the Pacific shelf off central Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 77(1), 19-32.
- Pinkas, L., Oliphant, M. y Iverson, I. (1970). Fish Bulletin 152. Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito in California Waters. <https://escholarship.org/uc/item/7t5868rd>
- Pontón-Cevallos, J., Bruneel, S., Marín Jarrín, J., Ramírez-González, J., Bermúdez-Monsalve, J., y Goethals, P. (2020). Vulnerability and decision-making in multispecies fisheries: A risk assessment of bacalao (*Mycteroperca olfax*) and related species in the galapagos' handline fishery. *Sustainability*, 12(17), 6931. <https://doi.org/10.3390/su12176931>
- Poss, S. G. (1995). Scorpaenidae. Rascacios, chancharros. W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, KE Carpenter and v. Niem (eds.) *Guía FAO para identificación de especies para lo fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental*, 3, 1544-1564.
- Poss, S. G. (1999). Scorpionfishes (also lionfishes, rockfishes, stingfishes, stonefishes, and waspfishes). *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the western central Pacific*, 4, 2291-2352.

- Ramírez-González, J., Marín Jarrín, J., Andrade-Vera, S., Tanner, M., Salinas-de-León, P. y Barragán, M. (2017). ¿Cómo lograr pesquerías sustentables de peces en Galápagos? *Informe Galápagos, 2018*, 12-17.
- Riofrío-Lazo, M. y Páez-Rosas, D. (2015). Feeding habits of introduced black rats, *Rattus rattus*, in nesting colonies of Galapagos Petrel on San Cristóbal Island, Galapagos. *PLoS One, 10*(5), e0127901. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127901>
- Riofrío-Lazo, M., Reck, G., Páez-Rosas, D., Zetina-Rejón, M., Del Monte-Luna, P., Reyes, H., Murillo-Posada, J. C., Hernández-Padilla, J. y Arreguín-Sánchez, F. (2021). Food web modeling of the southeastern Galapagos shelf ecosystem. *Ecological Indicators, 132*, 108270. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108270>
- Riofrío-Lazo, M., Zetina-Rejón, M., Vaca-Pita, L., Murillo-Posada, J. C. y Páez-Rosas, D. (2022). Fish diversity patterns along coastal habitats of the southeastern Galapagos archipelago and their relationship with environmental variables. *Scientific Reports, 12*(1), 3604. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-07601-w>
- Rosas-Luis, R., Loor-Andrade, P., Carrera-Fernández, M., Pincay-Espinoza, J., Vinces-Ortega, C. y Chompoy-Salazar, L. (2016). Cephalopod species in the diet of large pelagic fish (sharks and billfishes) in Ecuadorian waters. *Fisheries Research, 173*, 159-168. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.07.002>
- Ruttenberg, B., Haupt, A., Chiriboga, A. y Warner, R. (2005). Patterns, causes and consequences of regional variation in the ecology and life history of a reef fish. *Oecologia, 145*, 394-403. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0150-0>
- Schaeffer, B., Morrison, J., Kamykowski, D., Feldman, G., Xie, L., Liu, Y. y Banks, S. (2008). Phytoplankton biomass distribution and identification of productive habitats within the

- Galapagos Marine Reserve by MODIS, a surface acquisition system, and in-situ measurements. *Remote Sensing of Environment*, 112(6), 3044-3054.
<https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.03.005>
- Silva, M., Hernández, M. y Medina, N. (2014). Métodos clásicos para el análisis del contenido estomacal en peces. *Biológicas*, 16(2), 13-16.
<https://www.biologicas.umich.mx/index.php?journal=biologicas&page=article&op=view&path%5B%5D=151>
- Smith, E. y Zaret, T. (1982). Bias in estimating niche overlap. *Ecology*, 63(5), 1248-1253.
<https://doi.org/10.2307/1938851>
- Sweet, W., Morrison, J., Kamykowski, D., Schaeffer, B., Banks, S. y McCulloch, A. (2007). Water mass seasonal variability in the Galápagos Archipelago. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54(12), 2023-2035.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.09.009>
- Tapia, W., Ospina, P., Quiroga, D., González Novoa, J. y Montes del Olmo, C. (2009). *Ciencia para la sostenibilidad en Galápagos: El papel de la investigación científica y tecnológica en el pasado, presente y futuro del archipiélago*. Parque Nacional Galápagos.
- Usseglio, P., Schuhbauer, A. y Friedlander, A. (2013). Collaborative approach to fisheries management as a way to increase the effectiveness of future regulations in the Galapagos archipelago. In *The Galapagos Marine Reserve: A Dynamic Social-Ecological System* (pp. 187-202). Cham: Springer International Publishing.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-02769-2_9

- Usseglio, P., Friedlander, A., Koike, H., Zimmerhackel, J., Schuhbauer, A., Eddy, T. y Salinas-de-Leon, P. (2016). So long and thanks for all the fish: overexploitation of the regionally endemic Galapagos Grouper *Mycteroperca olfax* (Jenyns, 1840). *PloS one*, 11(10), e0165167. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165167>
- Vildoso, A., Vélez, J., Chirichigno Fonseca, N. y Chirinos de Vildoso, A. (1998). Diversidad de los peces marinos del Perú. *Boletín IMARPE* 18(1-2). <https://hdl.handle.net/20.500.12958/984>
- Warwick, R., Clarke, K. y Suharsono. (1990). A statistical analysis of coral community responses to the 1982–83 El Niño in the Thousand Islands, Indonesia. *Coral Reefs*, 8, 171-179. <https://doi.org/10.1007/BF00265008>
- Yáñez-Arancibia, A., y Sánchez-Gil, P. (1988). *Ecología de los recursos demersales marinos: fundamentos en costas tropicales*.
- Zacharia, P. (2017). Trophic levels and methods for stomach content analysis of fishes. *In Course Manual Summer School on Advanced Methods for Fish Stock Assessment and Fisheries Management. Lecture Note Series No. 2/2017. CMFRI; Kochi, Kochi*, 278-288. <http://eprints.cmfri.org.in/id/eprint/12189>
- Zimmerhackel, J., Schuhbauer, A., Usseglio, P., Heel, L. y Salinas-de-León, P. (2015). Catch, bycatch and discards of the Galapagos Marine Reserve small-scale handline fishery. *PeerJ*, 3, e995. <https://doi.org/10.7717/peerj.995>