

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Ecología funcional de la ictiofauna en sustratos rocosos
mesofóticos de la isla Espíritu Santo, Golfo de California,
México**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestra en Ciencias

Presenta:

Patricia Silva Montoya

Ensenada, Baja California, México
2021

Tesis defendida por
Patricia Silva Montoya

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

Miembros del comité

Dr. Eduardo Francisco Balart Pérez

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena

Dr. Gustavo Olague Caballero



Dr. Jorge Adrián Rosales Casián
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Rufina Hernández Martínez
Directora de Estudios de Posgrado

Patricia Silva Montoya © 2021

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor y director de la tesis.

Resumen de la tesis que presenta **Patricia Silva Montoya** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina.

Ecología funcional de la ictiofauna en sustratos rocosos mesofóticos de la isla Espíritu Santo, Golfo de California, México

Resumen aprobado por:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

Las investigaciones de arrecifes mesofóticos ubicados regularmente entre los 30 y 150 metros de profundidad han aumentado recientemente gracias al desarrollo tecnológico de las últimas décadas. Uno de los grupos habitantes de zonas mesofóticas con mayor interés de estudio es el de los peces debido a que cumplen un papel muy importante en la regulación del ciclo de nutrientes, control trófico y bioerosión. Para entender los procesos y las interacciones ecológicas que ocurren dentro de los ecosistemas es necesario analizar a las comunidades desde una perspectiva funcional. El concepto de diversidad funcional incluye la utilización de rasgos funcionales que permitan analizar aspectos clave de la ecología de las especies. El propósito del presente trabajo fue describir aspectos tróficos y de diversidad de la comunidad de peces de sustratos rocosos mesofóticos, para conocer más acerca de las interacciones que se involucran en este tipo de ambientes. Uno de los objetivos principales fue caracterizar a la comunidad de peces habitantes de la zona mesofótica del Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNAES), localizado en el suroeste del Golfo de California (GC). Particularmente se buscó comparar dos zonas de profundidad: la zona superior (menor a 30 metros) y la zona inferior (mayor a 30 metros), para detectar diferencias entre ambas zonas. Los muestreos se realizaron durante octubre del año 2019, en un intervalo de profundidad desde los 13 hasta los 72 metros, utilizando un vehículo operado remotamente (ROV por sus siglas en inglés). En total se registraron 61 especies taxonómicas distribuidas en 53 entidades funcionales. La comparación de riqueza entre zonas mostró similitud en número pero alto recambio de especies. El espacio funcional entre las dos zonas compartió gran similitud, mientras que la diferenciación del nicho funcional disminuyó considerablemente a mayor profundidad. La densidad y biomasa de peces disminuyeron en relación con la profundidad. Las variables que influyeron en el ensamblaje de la comunidad fueron la profundidad, la temperatura, la cobertura béntica y las características abióticas del hábitat. El grupo trófico de peces herbívoros-detritívoros disminuyó con la profundidad y los depredadores fueron dominantes en ambas zonas de profundidad.

Palabras clave: Ecosistemas mesofóticos, diversidad funcional, ictiofauna

Abstract of the thesis presented by **Patricia Silva Montoya** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Functional ecology of ichthyofauna in mesophotic rocky reefs of Espiritu Santo Island, Gulf of California, México

Abstract approved by:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Thesis Director

Investigations of mesophotic reefs regularly located between 30 and 150 meters deep have recently increased thanks to the last decades' technological development. One of the groups that inhabit mesophotic areas with the most significant interest in studying is fish because they play a crucial role in regulating the nutrient cycle, trophic control, and bioerosion. Understanding the ecological processes and interactions that occur within ecosystems involves analyzing communities from a functional perspective. The concept of functional diversity includes the use of functional traits that allow the analysis of essential aspects of the species' ecology. The purpose of this work was to describe species richness and trophic and of the community of fish of mesophotic rocky substrates and learn more about the interactions involved in this type of environment. One of the main objectives was to characterize the community of fish that inhabits the mesophotic zone of the protected area National Park Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES, acronym in Spanish), located in the southwest of the Gulf of California. It was particularly sought to compare two depth zones: the upper zone (less than 30 meters) and the lower zone (greater than 30 meters), to detect differences between them. The samplings were carried out during October 2019, in a depth range from 13 to 72 meters, using a remotely operated vehicle. In total, 61 taxonomic species distributed in 53 functional entities were registered. The comparison of richness between zones showed similarity in number but a high turnover of species. The functional space between the two zones shared remarkable similarity, while the functional niche's differentiation decreased considerably in greater depth. Fish density and biomass decreased with increasing depth. The variables that influenced the community assembly were depth, temperature, benthic cover, and abiotic characteristics of the habitat. The trophic group of herbivorous-detritivore fish decreased with depth, and predators were dominant in both depth zones.

Keywords: Mesophotic ecosystems, functional diversity, fish assemblage

Dedicatoria

A Frijolito

Por siempre, toda mi vida será dedicada a ti

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), por permitirme realizar mis estudios de posgrado y hacerme parte de su institución.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por apoyarme con el financiamiento de mi estancia en Ensenada y la realización de mi maestría (número de becario: 914342).

Al proyecto “Evaluación de zonas arrecifales mesofóticas (50 a 100 m) del occidente de México, y de su papel como centros de biodiversidad y refugios pesqueros” (CONACYT INFR-2016-01-0269693) a cargo del Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), por brindarme la oportunidad de realizar una estancia en sus instalaciones y apoyarme con las salidas de campo, equipo y personal para la obtención de muestras para esta investigación.

A mi director Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera, por apoyarme en todo momento, aun desde antes de ser aceptada en el posgrado. Gracias por sus consejos, enseñanzas, su paciencia y sobre todo, la confianza que mantuvo siempre en mí.

Al Dr. Rafael Andrés Cabral Tena, por ser mi consejero incondicional, en lo académico y personal. Muchas gracias por tu apoyo.

Al Dr. Eduardo Francisco Balart Páez, por aceptar ser parte de mi comité y apoyarme en el desarrollo de mis muestreos. Gracias por sus observaciones, bibliografía y por brindarme un espacio en su laboratorio y oficina.

Al Dr. Gustavo Olague Caballero, por ser parte de mi comité y darme un lugar en su laboratorio. Muchas gracias por despertar en mí la curiosidad y el ímpetu de explorar nuevas áreas de mi intelecto.

Al equipo EvoVisión, por ayudarme a comprender conceptos que nunca imagine utilizar. Especialmente, gracias Axel, por ser tan paciente y compartirme tu pasión y serenidad.

Al equipo de Esclerocronología, ecología y pesquerías de la zona costera, por ser un apoyo constante de principio a fin en el desarrollo de esta tesis.

A Georgina Ramírez y Manuel Velasco, por ayudarme en la obtención y procesamiento de muestras. Gracias Gina, por brindarme tu hogar, tu tiempo y tus conocimientos.

Al equipo CIBNOR, Enrique Calvillo, Jorge Angulo, David Paz y Karla R.E. Wöhler por su valiosa ayuda en campo y manejo del ROV para la colecta de datos en la Isla Espíritu Santo.

A mis amigos Clau, Fer, Alexis, Erick, Miriam, Salo y a todas las personas que de alguna forma me apoyaron en los momentos más difíciles de esta etapa de mi vida, sobre todo cuando Roberto no cooperaba...

MUCHAS GRACIAS AMIGOS

A mis padres, por apoyarme siempre en todas mis decisiones. Gracias Papá, por enseñarme a seguir adelante sin importar las adversidades. Gracias Mamá, por siempre creer en mí y ser motivo de inspiración. Gracias a ambos por todo ese amor.

A mis hermanos, porque aun en la distancia siempre estuvieron cerca de mi corazón. Gracias Ceci, por ser mi gemelita, por darme todos esos momentos de risas y “reportes”. Gracias Neto, por apoyarme cuando no tenía ni idea de lo que estaba haciendo, por ser siempre un modelo a seguir.

A Naty, por ser uno de los motivos más importantes para continuar. Gracias Natitus, por ser mi sobrina preferida, por obligarme a ser una mejor persona cada día. Muchas gracias por enseñarme tanto de la vida y del amor. TE ADORO

A Alfredo, por acompañarme en esta gran aventura. Gracias por ayudarme cada día y ser mi bastón cuando no podía seguir, por enseñarme a confiar de nuevo y sobre todo, gracias por ser mi compañero de vida. TE AMO

Finalmente quiero agradecer a la persona más importante, sin la cual este trabajo no hubiera sido posible. Gracias Patricia, por seguir adelante y no rendirte. Por dejarte ayudar cuando fue necesario y por luchar cuando parecían los problemas no tener solución. GRACIAS

Tabla de contenido

Resumen en español	i
Resumen en inglés	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Lista de figuras	viii
Lista de tablas.....	xi
 Capítulo 1. Introducción	 1
1.1 Antecedentes	4
1.2 Justificación	6
1.3 Hipótesis.....	6
1.4 Objetivos	7
1.4.1 Objetivo general	7
1.4.2 Objetivos específicos.....	7
 Capítulo 2. Metodología	 8
2.1 Área de estudio	8
2.2 Protocolo de muestreo.....	9
2.3 Procesamiento de información y elección de variables.....	10
2.4 Caracterización de la comunidad	13
2.4.1 Determinación taxonómica y cuantificación de abundancia	13
2.4.2 Determinación de la ecología funcional.....	14
2.5 Análisis de datos.....	15
2.5.1 Estimación de riqueza esperada.....	15
2.5.2 Índices de distinción taxonómica	17
2.5.3 Modelo nulo para estructura taxonómica	20
2.5.4 Índices estructurales	20
2.5.5 Redundancia ecológica.....	22
2.5.6 Índices funcionales	23
2.5.7 Comparación de la comunidad íctica en términos espaciales	25
2.5.8 Influencia de las variables ambientales en la comunidad íctica	27

2.5.9 Distinción de especies por su presencia en diferentes zonas	30
Capítulo 3. Resultados	32
3.1 Caracterización de la comunidad	32
3.1.1 Determinación taxonómica y cuantificación de abundancia	32
3.1.2 Determinación de la ecología funcional.....	34
3.2 Análisis de datos.....	35
3.2.1 Estimación de riqueza esperada.....	35
3.2.2 Índices de distinción taxonómica	35
3.2.3 Modelo nulo para estructura taxonómica	38
3.2.4 Índices estructurales con especies.....	40
3.2.5 Índices estructurales con entidades funcionales	42
3.2.6 Redundancia ecológica.....	45
3.2.7 Índices funcionales	47
2.5.8 Comparación de la comunidad íctica en términos espaciales	50
3.2.9 Influencia de las variables ambientales en la comunidad íctica	53
3.2.10 Distinción de especies por su presencia en diferentes zonas	58
Capítulo 4. Discusión	65
4.1 Cambios en riqueza, densidad y biomasa	65
4.2 Índices de distinción taxonómica	70
4.3 Índices estructurales	70
4.4 Redundancia ecológica.....	71
4.5 Índices funcionales	72
4.6 Comparación de la comunidad íctica en términos espaciales	72
4.7 Influencia de las variables ambientales en la comunidad íctica	74
4.8 Distinción de especies por su presencia en diferentes zonas	75
Capítulo 5. Conclusiones	77
Literatura citada	79
Anexos.....	87

Lista de figuras

Figura 1. Sitios de muestreo en la zona de estudio Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNAES).....	9
Figura 2. Esquema propuesto por Micheli y Halpern (2005), donde describen las distintas relaciones entre la diversidad funcional y la diversidad de especies.	22
Figura 3. Variables utilizadas para la construcción de modelos lineales generalizados (GLM).	29
Figura 4. Ejemplo de diagrama Olmstead-Tukey, agrupando las especies dominantes, constantes, ocasionales y raras.....	31
Figura 5. Número de especies de las familias identificadas mediante video transectos realizados en El Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo.....	32
Figura 6. Densidad de peces registrada en cada transecto. El color de las barras indica el sitio de muestreo.....	33
Figura 7. Biomasa de peces registrada en cada transecto. El color de las barras indica el sitio de muestreo.....	33
Figura 8. Curva de acumulación de especies con los estimadores no paramétricos Chao 1. Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2.	35
Figura 9. Dispersión de los valores del índice de diversidad taxonómica (Δ) relacionados con la profundidad.	36
Figura 10. Dispersión de los valores del índice de distinción taxonómica (Δ^*) relacionados con la profundidad (A), dispersión de los valores del índice de distinción taxonómica promedio (Δ^+) relacionados con la profundidad (B).....	37
Figura 11. Dispersión de los valores del índice de diferenciación taxonómica promedio (λ^+) relacionados con la profundidad.....	38
Figura 12. Gráfico de embudo de la distinción taxonómica promedio (Δ^+) de cada transecto, con límites de confianza del 95%.	39
Figura 13. Gráfico de embudo de la variación de la distinción taxonómica promedio (λ^+) de cada transecto, con límites de confianza del 95%.	39
Figura 14. Dispersión de los valores de riqueza de especies (S) relacionados con la profundidad.....	40

Figura 15. Dispersión de los valores del índice de diversidad de Shannon-wiener (H') calculado con número de especies, relacionados con la profundidad (A), la relación entre el índice diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de diversidad taxonómica (Δ) (B).	41
Figura 16. Dispersión de los valores de equidad de Pielou calculados con número de especies, relacionados con la profundidad.	42
Figura 17. Dispersión de los valores de riqueza de entidades funcionales (S_{EF}) relacionados con la profundidad.	43
Figura 18. Dispersión de los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener, calculados con número de entidades funcionales (H'_{EF}), relacionados a la profundidad.	43
Figura 19. Dispersión de los valores de equidad de Pielou, calculados con número de entidades funcionales, relacionados con la profundidad.....	44
Figura 20. Regresión lineal entre riqueza de entidades funcionales (S_{EF}) en función de la riqueza de especies (S).	46
Figura 21. Regresión lineal de diversidad de Shannon-Wiener con entidades funcionales (H'_{EF}) en función de la diversidad de Shannon-Wiener con especies (H').	46
Figura 22. Dispersión de los valores de del índice de entropía cuadrática (FD_Q) relacionados con la profundidad.	47
Figura 23. Dispersión de los valores del índice de riqueza funcional ($FRic$) relacionados con la profundidad.	48
Figura 24. Dispersión de los valores de equidad funcional ($FEve$) relacionados con la profundidad.....	49
Figura 25. Dispersión de los valores de divergencia funcional ($FDiv$) relacionados con la profundidad.....	49
Figura 26. Biomasa de ictiofauna distribuida en la categoría sitio (A) y en la categoría profundidad (B)...	51
Figura 27. Espacio funcional de la zona superior y la zona inferior, según los resultados del análisis de componentes principales. El porcentaje de varianza corresponde al análisis del total de muestras. Los códigos de las especies se muestran en el Anexo C.	53
Figura 28. Variables ambientales de temperatura (A), oxígeno disuelto (B), pH (C) e intensidad lumínica (D) relacionadas con la profundidad.....	54

Figura 29. Proporción de tipo de sustrato (A) y cobertura (B) en transectos de la zona superior (profundidad menor a 30 metros) y transectos de la zona inferior (profundidad mayor a 30 metros). *Porcentaje <1%. Superior: rodolito y coral negro.....	55
Figura 30. Diagrama Olmeasted-Tukey con especies presentes en profundidades menores a los 30 metros.....	59
Figura 31. Diagrama Olmeasted-Tukey con especies presentes en profundidades mayores a los 30 metros.....	60
Figura 32. Porcentaje redondeado del número de especies especialista de la zona superior (A) y la zona inferior (B), según su asignación trófica.	62
Figura 33. Porcentaje redondeado del número de especies generalistas según su asignación trófica.	63
Figura 34. Comparación de la estructura trófica de la zona superior (menor a 30 metros) e inferior (mayor a 30 metros) en términos de densidad (A), biomasa (B) y riqueza de especies (C). *Porcentaje <1%. Inferior: omnívoros. **Porcentaje <1%. Superior: invertívoros de i. sésiles y omnívoros; Inferior: herbívoros, omnívoros, invertívoros de i. sésiles.	64
Figura 35. Dispersion de los valores de riqueza (S) de especies y de entidades funcionales en cada sitio de muestreo.....	92
Figura 36. Dispersion de los valores de diversidad de Shannon-Wiener (H'), calculados con especies y con entidades funcionales en cada sitio de muestreo.	92
Figura 37. Dispersion de los valores de equidad de Pielou (J'), calculados con especies y con entidades funcionales en cada sitio de muestreo.	93

Lista de tablas

Tabla 1. Descripción de sitios. La clave corresponde al número de transecto (T#) y nombre del sitio (PL: Punta Lobos, B: El Bajo, PB: Pailebote).....	11
Tabla 2. Clasificación del tipo de sustrato.	12
Tabla 3. Clasificación del tipo de cobertura.....	13
Tabla 4. Categorías y características de los rasgos funcionales basado en Olivier et al. (2018).	15
Tabla 5. Peso ponderado de cada ramificación según el nivel jerárquico.....	18
Tabla 6. Resumen de resultados del rasgo Dieta.....	34
Tabla 7. Resultados de la representatividad y la exactitud de los índices de riqueza esperada.	35
Tabla 8. Resultados de los modelos de regresión lineal simple para redundancia ecológica.	45
Tabla 9. Resultados del análisis de varianza permutacional (PERMANOVA) con los factores sitio y profundidad.	50
Tabla 10. Modelos simples de las variables de riqueza, densidad, biomasa, riqueza funcional y divergencia funcional con respecto a la profundidad. *Modelo con supuestos de residuales no aprobados.	51
Tabla 11. Detalles de los resultados obtenidos del análisis de componentes principales. Eigenvalue y porcentaje de varianza del total de las muestras y de cada zona: superior e inferior.....	52
Tabla 12. Resultados del análisis de redundancia (RDA) con las variables profundidad, temperatura, oxígeno disuelto, pH, intensidad lumínica y 4 componentes del sustrato.....	55
Tabla 13. Eigenvalue restringidos (RDA 1-9) y no restringidos (PCA 1-4) obtenidos del análisis de redundancia, con su respectiva contribución a la varianza.....	56
Tabla 14. Valores de varianza restringida de las variables ambientales, obtenidos del análisis de redundancia (RDA).....	56
Tabla 15. Modelos lineales generalizados (GLM) de variables bióticas (densidad, biomasa, riqueza y diversidad de Shannon-Wiener de especies, entropía cuadrática de Rao y los índices funcionales de riqueza, equidad y divergencia) relacionadas con las variables ambientales y análisis ANOVA de cada variable explicativa. Porcentaje de variación R^2 , valores de desviación (modelo nulo y residual) y valor de AIC de cada modelo.	57

Tabla 16. Especies especialistas de un intervalo de profundidad (zona superior: menor a 30 metros o zona inferior: mayor a 30 metros).	61
Tabla 17. Especies generalistas presentes en profundidades de los 13 hasta los 72 metros de profundidad.	62
Tabla 18. Ejemplo de matriz de abundancia para el cálculo de índices funcionales con el paquete “FD”. 89	
Tabla 19. Ejemplo de matriz de rasgos funcionales para el cálculo de índices funcionales con el paquete “FD”	89
Tabla 20. Listado taxonómico de especies ícticas según los criterios de Nelson et al. (2016).	90
Tabla 21. Profundidad y resultados de los índices funcionales correspondientes a cada transecto.	94

Capítulo 1. Introducción

El desarrollo tecnológico ha favorecido la investigación de los ecosistemas marinos, permitiendo la exploración submarina de zonas cada vez más profundas del océano. La implementación de recirculación de aire en el buceo técnico aumentó el rango de profundidad y el tiempo de exploración, mejorando así, las metodologías para investigaciones de ecosistemas localizados en profundidades mayores a los 30 metros (Pyle, 2019). Sin embargo, el buceo técnico requiere de entrenamiento y equipo especializado, por lo que aún implica un alto coste y mantiene un riesgo considerable para la vida del buzo.

La incursión de la robótica submarina en el área de investigación científica significó un gran avance en la capacidad de obtener información. La fabricación de aparatos como los vehículos operados remotamente (ROV por sus siglas en inglés), los vehículos submarinos autónomos (AUV por sus siglas en inglés) y las estaciones remotas de video submarino (BRUVS por sus siglas en inglés) han posibilitado la caracterización de comunidades biológicas y el mapeo béntico de ecosistemas en grandes profundidades oceánicas (Armstrong et al., 2019), con un menor riesgo para la salud en comparación con las técnicas de buceo autónomo.

Las investigaciones en zonas profundas del océano deben contemplar variables físicas vinculadas al aumento de profundidad que puedan ser factores determinantes en el funcionamiento del ecosistema marino. Una de estas variables es la cantidad de luz capaz de penetrar en la columna de agua. Particularmente, la cantidad de luz del espectro visible que es utilizada en el proceso fotosintético, conocida como radiación fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés), puede ser considerada un recurso para la síntesis de materia orgánica, realizada por los productores primarios (Field et al., 1998; Marañón et al., 2012). La disponibilidad de este recurso es diferencial en la columna de agua, atenuándose exponencialmente conforme aumenta la profundidad y extinguiéndose en los límites de la zona fótica (Mann y Lazier, 2006). La profundidad máxima en la que puede penetrar la luz dependerá de las características ópticas del agua (refracción y reflexión), así como de los materiales disueltos y en suspensión de cada región (León-Palmero et al., 2019).

Recientemente se ha incorporado el concepto de zona mesofótica (“meso”: media y “fótica”: luz), refiriéndose a la porción inferior de la zona fótica hasta los límites en donde la luz puede penetrar (Puglise et al., 2009). El término mesofótico se ha utilizado pragmáticamente para nombrar aquellos ecosistemas arrecifales localizados en profundidades que varían de los 30 hasta los 150 metros en regiones tropicales y subtropicales; con comunidades de corales, esponjas y algas que proporcionan complejidad estructural

(Hinderstein et al., 2010; Puglise et al., 2009; Pyle y Copus, 2019). Aunque la mayor parte de los trabajos y definiciones en torno al término mesofótico hacen hincapié en la presencia de corales dependientes de la luz, es importante señalar que la base estructural de los ecosistemas arrecifales mesofóticos (EAM) no necesariamente está dominada por corales escleractineos (Pyle y Copus, 2019); por lo que es posible encontrar EAM establecidos en sustratos rocosos, principalmente en zonas templadas.

Uno de los grupos taxonómicos más documentados en investigaciones de EAM es el de los peces (Pyle et al., 2019). El gran interés en estudiar la ictiofauna está relacionado con su gran importancia económica y ecológica, al brindar diversos servicios ecosistémicos como son: la producción de alimento para consumo humano, actividades recreativas, regulación de la red alimentaria, entre otros (Holmlund y Hammer, 1999).

Ecológicamente, los peces fungen como uno de los principales mecanismos biológicos de transporte de energía, dentro y fuera del ecosistema, siendo consumidores en varios niveles tróficos y adicionando nutrientes necesarios para la producción primaria (Allgeier et al., 2013; Holmlund y Hammer, 1999). Además, resaltan por su alta riqueza de especies superando las 32,000 (Nelson et al., 2016), con características morfológicas y fisiológicas que les permite habitar zonas profundas en condiciones diversas de temperatura, oxígeno, luz, etc. (Childress, 1995). Por lo anterior, los estudios comunitarios de peces aportan información importante acerca de los procesos ecológicos que ocurren en los ecosistemas arrecifales y en general, de todos los ecosistemas acuáticos.

La mayor parte de las investigaciones de ictiofauna presente en EAM se han orientado a caracterizar las comunidades y compararlas con sus homólogas de menores profundidades, contrastando la riqueza de especies, su abundancia y su distribución espaciotemporal. Si bien, los resultados de estas investigaciones han sido imprescindibles en el estudio de los EAM; la visión sistemática, como organización taxonómica, resulta deficiente cuando se aborda únicamente el aspecto descriptivo (presencia y abundancia de especies), en especial si se busca entender los procesos y las interacciones ecológicas que influyen en el funcionamiento de los ecosistemas (Cadotte et al., 2011; Díaz y Cabido, 2001).

Uno de los objetivos de la ecología de comunidades es dar explicación a los cambios que ocurren en éstas y para ello es necesario comprender cómo las comunidades reaccionan a su entorno, identificar patrones y predecir cómo reaccionarán los organismos ante los cambios que ocurren en el tiempo y espacio. (McGill et al., 2006). Una manera de obtener descripciones generales de las comunidades (Bridge et al., 2016) e información más cercana a la interacción de los organismos con su entorno, es por medio de los rasgos ecológicos o funcionales (Mouillot et al., 2014). Este tipo de investigaciones permiten observar de una

manera más eficiente procesos como el intercambio de materia y energía en el ciclo de nutrientes (Olán-González et al., 2020)

Recientemente se ha tomado interés en estudiar a los organismos desde la perspectiva funcional, incorporando rasgos que determinen su influencia en el ecosistema y al mismo tiempo su respuesta ante los cambios ambientales (Díaz y Cabido, 2001). Estos rasgos, conocidos como rasgos funcionales, son aquellas características morfológicas, fisiológicas y fenológicas medidas a nivel de individuo, que pueden influir en el crecimiento, la reproducción y la supervivencia del organismo (Violle et al., 2007).

La utilización del concepto “rasgo funcional” puede verse inmiscuida en confusiones derivadas de la asignación de atributos en diferentes niveles de organización ecológica (individuo, población, ecosistema, etc.). Sin embargo, de manera general, un rasgo funcional responde al rendimiento del individuo y proporciona información del papel que desempeña dentro de la estructura comunitaria, influyendo en el funcionamiento del ecosistema (Violle et al., 2007). Los rasgos funcionales pueden ser tipificados según su relación con el medio; es decir, los rasgos de efectos, relacionados a los procesos y el funcionamiento de los ecosistemas, y los rasgos de respuesta, vinculados a la estabilidad que tiene un ecosistema a través de la resistencia y resiliencia de los individuos ante la perturbación del medio (Villéger et al., 2010).

La diversidad funcional de las comunidades puede ser evaluada desde dos perspectivas; por un lado, asignando grupos o entidades funcionales de acuerdo con características morfológicas y fisiológicas relevantes para el propósito de estudio (Pla et al., 2012); y, por otro, utilizando índices de diversidad como riqueza, equidad y divergencia funcional, a partir de rasgos funcionales (Villéger et al., 2008). Estos índices multidimensionales son considerados complementarios e independientes entre sí y son capaces de mostrar el papel de la biodiversidad en el funcionamiento del ecosistema y la influencia de los filtros bióticos y abióticos en la estructura de las comunidades de especies. La riqueza funcional muestra el volumen del espacio funcional que ocupa la comunidad, mientras que la equidad funcional hace referencia a la uniformidad de la abundancia en este volumen y la divergencia funcional a la distribución de la abundancia.

Una de las particularidades que puede aportar el enfoque ecológico funcional es la identificación de efectos de competencia y adaptación a condiciones ambientales que influyen en la conformación de las comunidades (Weiher et al., 1998). Por ejemplo, Bridge et al. (2016) compararon comunidades de peces de arrecifes de coral poco profundos y mesofóticos en tres distintas regiones: Puerto Rico en el Atlántico occidental, las islas del noroeste de Hawái en el Pacífico central y Pohnpei en las Islas Carolinas en el Pacífico Occidental. En el análisis encontraron que la forma de la aleta caudal y la dieta (rasgos funcionales)

de los peces tiene relación con la condición de especies generalistas, es decir, que son peces capaces de habitar en zonas con diferentes profundidades. Demostrando que, especies con aletas altas o con formas lunares eran, con mayor probabilidad, especies generalistas; además, las especies de peces herbívoros presentaron rangos de distribución vertical más reducidos en la zona poco profunda mientras que los zooplanctívoros y carnívoros no tuvieron límites tan restringidos a lo largo de la columna de agua.

Una desventaja evidente del análisis de la diversidad funcional es la elección del criterio para la formación de grupos, ya que éste puede variar significativamente dependiendo del objetivo y de la visión particular del investigador. Para evitar el inconveniente de las múltiples dimensiones que puede ocasionar el utilizar un gran número rasgos, es necesario tener claros los objetivos de estudio y procurar el uso de rasgos que cumplan con el criterio de ortogonalidad, es decir, que sean independientes entre ellos (Laughlin, 2014). Además, el hacer uso de herramientas que permitan reducir el número de dimensiones puede convertir esta condición en una oportunidad para tener más claras las interacciones y los procesos relacionados a la conformación de las comunidades.

El propósito del presente trabajo es aportar información acerca de la ecología funcional de ecosistemas de arrecifes mesofóticos, comparado con los someros, evaluando comunidades de peces en distintas profundidades. Analizando distintas variables como la intensidad lumínica, temperatura, oxígeno disuelto, pH y otros componentes bióticos y abióticos del ecosistema, se busca dimensionar la influencia de estos factores en la conformación de comunidades ícticas.

1.1 Antecedentes

Las investigaciones en ambientes mesofóticos parecen tener el componente descriptivo como principal objetivo. Sin embargo, existen trabajos acerca de comunidades de peces arrecifales donde se han observado cambios importantes de riqueza, abundancia y estructura trófica, dando apertura a preguntas de investigación acerca de las interacciones ecológicas que ocurren en estos ambientes. Por ejemplo: en el Pacífico Central y Occidental se ha observado una disminución en la riqueza de especies y en el número de individuos (Abesamis et al., 2018; Coleman et al., 2018; Kane y Tissot, 2017; Quimpo et al., 2019; Sih et al., 2017) conforme aumenta la profundidad. Así mismo, Andradi-Brown et al. (2016) y Pinheiro et al. (2016) coincidieron en que la tendencia de disminución de riqueza y abundancia se mantiene en algunas zonas del Caribe.

Por otro lado, algunos estudios realizados en el norte del Caribe (Pinheiro et al., 2016) y el Pacífico Central (Fukunaga et al., 2016) demostraron un aumento de la abundancia de peces conforme la profundidad incrementó. Particularmente el trabajo de Pinheiro et al. (2016) evidenció las diferencias de la riqueza, abundancia y biomasa de dos sitios del Caribe: por un lado, en las Bermudas aumentaron en profundidades mayores, mientras que en Curaçao disminuyeron.

Pocos trabajos han considerado los valores de biomasa para la caracterización de las comunidades ícticas a distintas profundidades. Quimpo et al. (2019) observaron que la biomasa de la comunidad íctica en la profundidad de 80 metros aumentaba en comparación con zonas menos profundas. Por el contrario, Andradi-Brown et al. (2016) registraron una disminución en la biomasa de la comunidad íctica a 40 metros y resaltaron la importancia de utilizar los valores de biomasa, además del número de individuos, para analizar los cambios en la estructura trófica comunitaria y determinar las funciones ecológicas de cada grupo.

El contraste descrito en los resultados de cada estudio citado anteriormente, puede deberse a distintos factores bióticos y abióticos como, por ejemplo, la competencia o las variaciones espacio-temporales en la concentración de nutrientes, luz, oxígeno disuelto y temperatura (Sih et al., 2017) o bien, por efecto de las técnicas de muestreo y la elección arbitraria en la división de estratos que se utiliza en cada estudio.

Si bien existen diferencias en los resultados de abundancia y biomasa total de la comunidad íctica con relación al aumento de profundidad, los cambios observados en valores relativos de grupos tróficos coinciden con la disminución de peces herbívoros y el aumento significativo de piscívoros, invertívoros y planctívoros a mayor profundidad (Abesamis et al., 2018; Coleman et al., 2018; Fukunaga et al., 2016; Kane y Tissot, 2017; Pyle et al., 2016; Rosa et al., 2016).

Con respecto al área de estudio, se han publicado trabajos descriptivos y comparativos de mayor escala. Por ejemplo, Velasco-Lozano et al. (2020) evaluaron la biodiversidad de peces de ecosistemas mesofóticos insulares, comparando islas oceánicas con islas continentales del Pacífico mexicano, en ambientes mesofóticos. Asimismo, Hollarsmith et al. (2020) analizaron las comunidades de peces desde los 12 hasta los 94 metros de profundidad en 9 sitios alrededor de islas localizadas al sur del Golfo de California y 11 sitios en islas oceánicas del Pacífico Oriental Tropical. Este último trabajo aportó información importante acerca de la relación del hábitat biogénico, la temperatura y la profundidad con la estructura comunitaria y la riqueza de especies.

1.2 Justificación

La distribución vertical de las especies de peces puede ser explicada por la disponibilidad de alimento, como una respuesta ante la depredación o bien, por motivos de reproducción (Dahlgren y Eggleston, 2000). Particularmente, los cambios en la abundancia de grupos tróficos mantienen una estrecha relación con la disponibilidad del alimento. Por ejemplo, Capuzzo et al. (2018) encontraron asociaciones positivas entre la producción primaria, la abundancia de zooplancton y el reclutamiento de poblaciones de peces. Irigoien et al. (2014) observaron relaciones positivas entre la biomasa de peces pelágicos y la producción primaria, explicada por la transferencia de carbono desde los productores primarios hasta los consumidores superiores.

Teniendo en consideración lo antes mencionado, la síntesis de materia orgánica realizada por los productores primarios durante la fotosíntesis es de gran importancia para la incorporación de energía en el ecosistema marino; por lo que, la luz y otras variables ambientales relacionadas a la profundidad, pueden mostrar un panorama más amplio de las interacciones ecológicas de los peces.

La mayoría de los trabajos enfocados en comparar comunidades de peces a lo largo de un gradiente de profundidad, reportan como única variable ambiental la profundidad; pocos han sido los que relacionan la luz con la estructura comunitaria (Pereira et al., 2018). Sin embargo, hay autores que sugieren registrar la intensidad lumínica como factor determinante para futuros análisis de ecosistemas mesofóticos (Eyal et al., 2019; Kaartvedt et al., 2019).

Por lo anterior, realizar investigación enfocada en la caracterización de ambientes mesofóticos resulta enriquecedor para el conocimiento que se tiene del océano. Más aún, el considerar los distintos factores ecológicos involucrados en el funcionamiento del ecosistema nos permite entender en mayor medida los diferentes escenarios que pudieran estar ocurriendo en la actualidad y poder plantear en un futuro un mejor manejo de los servicios que estos ecosistemas pueden proveer.

1.3 Hipótesis

Los valores de riqueza, densidad, biomasa y diversidad (taxonómica y funcional) disminuirán con el aumento de la profundidad y estarán relacionados con la disponibilidad de recursos (por ejemplo, luz y alimento) en la columna de agua. Además, se espera hallar una dominancia trófica de carnívoros y una disminución de herbívoros a mayor profundidad.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Estimar la diversidad funcional de la ictiofauna en sustratos rocosos mesofóticos de la isla Espíritu Santo, Golfo de California, relacionando la estructura comunitaria con las variaciones ambientales derivadas del aumento de profundidad.

1.4.2 Objetivos específicos

- Identificar las principales especies que conforman la ictiofauna
- Estimar la abundancia de las especies identificadas
- Definir entidades funcionales de la comunidad íctica considerando caracteres tróficos, morfológicos y conductuales
- Estimar la diversidad taxonómica y funcional de la ictiofauna
- Explorar aspectos tróficos de las especies, relacionando la dominancia de grupos con la disponibilidad de alimento en la columna de agua

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNAES) se localiza frente a las costas del municipio de La Paz, en el suroeste del Golfo de California (GC) entre 24°43'00'' a 24°22'44''N y 110°26'58'' a 110°17'11'' W. El parque abarca un área de 486.54 km² y mantiene influencia de las aguas del GC y de la Bahía de La Paz. La zona rodea al Complejo insular del Archipiélago de Espíritu Santo (AES), el cual se conforma por dos islas principales: La Partida en la parte norte y Espíritu Santo en la parte sur. El PNAES está conformada por tres polígonos de uso restringido como zona núcleo y una zona de amortiguamiento con dos subzonas de aprovechamiento sustentable, una de uso tradicional y una más de uso público con arrecifes artificiales; la descripción completa del Área Natural Protegida (ANP), decretada en el año 2007, se encuentra en su Plan de Manejo (CONANP-SEMARNAT, 2014).

El AES forma parte de un gran grupo de islas localizadas en el GC y destaca por su alta riqueza de especies y diversidad funcional (Olivier et al., 2018). En el 2018 el PNAES fue el primer parque nacional de México incluido en la Lista Verde de Áreas Protegidas y Conservadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Ramírez-Ortiz et al., 2020) por ser considerado exitoso en cuanto a sus objetivos de conservación y su efectividad en acciones contra amenazas de los recursos naturales (UICN, 2018).

Los muestreos se realizaron durante el mes de octubre de 2019 en tres sitios ubicados en la parte este del AES (Figura 1). Los sitios Punta Lobos y Pailebote se encuentran en la costa insular de la isla principal Espíritu Santo, mientras que el sitio El Bajo se encuentra aproximadamente a 16.7 km al noreste del AES. Los tres sitios presentan una importante distinción en la complejidad estructural del sustrato. Los sitios Punta Lobos y Pailebote presentan en la zona poco profunda parches de rocas (15 cm hasta más de 1m de diámetro). No obstante, en la zona más profunda el sitio Punta Lobos cuenta con una pared que se extiende hasta los 80 metros de profundidad, mientras que en Pailebote el sustrato se conforma por grandes rocas (mayor a 1 metro de diámetro) dispersas en extensiones de terreno arenoso. Por su parte, el sitio El Bajo se encuentra sobre una montaña submarina y se caracteriza por presentar una gran extensión de rocas (15 cm hasta más de 1m de diámetro) con alta complejidad estructural.

Las características de temperatura del agua distinguen dos temporadas a lo largo del año, con temperatura mínima de 20°C a finales del invierno (febrero) y máxima de 30°C a mitad del verano (agosto). La estratificación de la columna de agua presenta comportamiento estacional. En el inicio de la temporada

cálida en el mes de abril la temperatura superficial del mar incrementa y produce la formación de una capa de mezcla ubicando la termoclina aproximadamente a 50 metros de profundidad; a finales de la temporada cálida, entre octubre y noviembre, la termoclina comienza a descender y se ubica más profundamente durante toda la temporada fría hasta llegar a profundidades de 65 metros a finales de la temporada en el mes de marzo (Reyes-Salinas et al., 2003). Específicamente, el sitio El Bajo presenta condiciones tropicales en la mayor parte del año (mayo a noviembre) con temperaturas de 25 a 29°C; mantiene influencia de la Bahía de La Paz que ocasionan cambios de temperatura en sus aguas, esto como consecuencia de corrientes de chorro. Esta interacción hídrica y las características batimétricas del sitio, propician un comportamiento peculiar con cambios en las condiciones oceanográficas en periodos de tiempo relativamente cortos (CONANP-SEMARNAT, 2014).

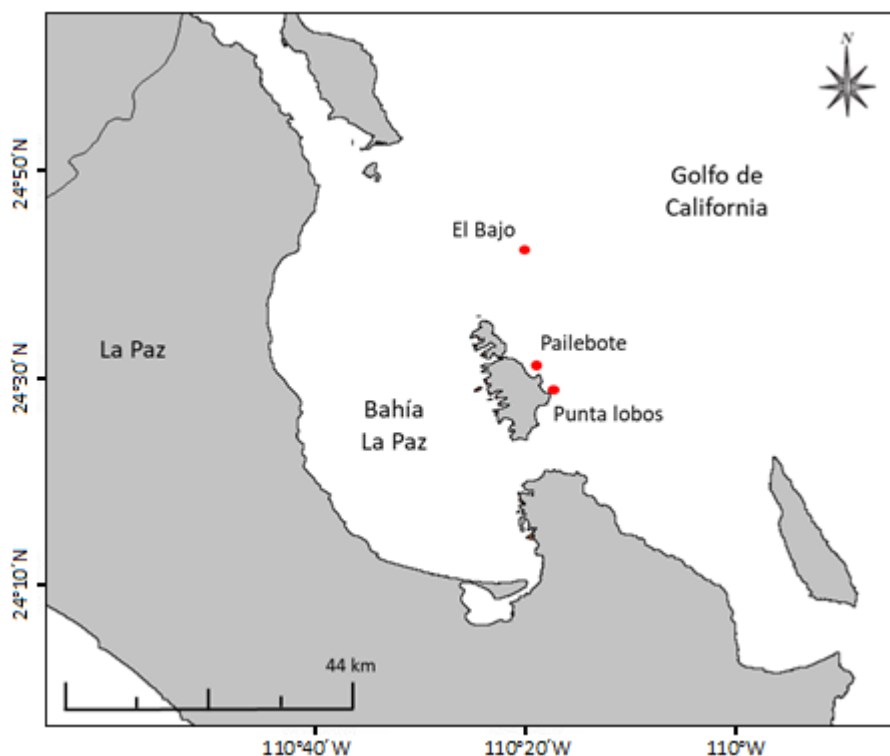


Figura 1. Sitios de muestreo en la zona de estudio Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNAES).

2.2 Protocolo de muestreo

Se realizaron 19 transectos de banda a una velocidad aproximada de 1 nudo utilizando un ROV (VideoRay Pro 4) equipado con una cámara en tiempo real para auxiliar en su manipulación y con luces LED de 3,600 lúmenes para mejorar la visión en profundidades con poca iluminación. Adicionalmente se adaptaron al

ROV dos cámaras de alta definición (GoPro HERO3 Y HERO4); una de ellas fue ubicada en la parte superior apuntando horizontalmente hacia el frente y la segunda se colocó en la parte inferior apuntando hacia abajo con una inclinación aproximada de 45° para grabar la zona del sustrato. Los transectos fueron videograbados simultáneamente con las tres cámaras para censar las comunidades ícticas. La velocidad de operación y la adición de las dos cámaras con alta definición se decidieron basados en los resultados y recomendaciones aportados por Rabadán Sotelo (2018) para asegurar una óptima caracterización de la comunidad de peces.

La elección de los sitios se basó en la presencia de cualquier tipo de sustrato rocoso en profundidades de por los menos 30 metros, así como de la accesibilidad del sitio. También se realizaron transectos en zonas con profundidades menores a los 30 metros para cubrir una mayor área de estudio.

Una vez realizado el transecto se colocó una línea con 10 sensores (HOBO) programados para tomar lecturas de intensidad lumínica (lux) cada 10 segundos durante 10 minutos. Los sensores se colocaron a 3 metros de distancia entre sí; el primero se colocó justo por debajo de la superficie hasta terminar con el décimo a los 27 metros de línea. Los datos de intensidad lumínica de los 10 minutos se promediaron para obtener una sola lectura por cada profundidad.

Simultáneo a las lecturas de la línea de sensores se tomó lectura de turbidez con un disco de Secchi. Además, se utilizó una sonda multiparamétrica (EXO 1) para tomar lecturas de temperatura ($\pm 0.01^{\circ}\text{C}$), pH (± 0.2 unidades) y oxígeno disuelto (± 0.5 mg/L) de la columna de agua. La técnica consistió en sumergir la sonda lentamente procurando llegar hasta el lugar del transecto; la sonda se programó para registrar lecturas cada 3 segundos y así obtener un perfil de la columna de agua.

2.3 Procesamiento de información y elección de variables

Los transectos fueron revisados minuciosamente para seleccionar aquellos que presentaran profundidades relativamente constantes, así como estabilidad de la cámara para asegurar una óptima visión. Finalmente se seleccionaron 14 transectos efectivos como unidad de muestreo con un área promedio de 442.61 m^2 , realizados en profundidades de los 13 hasta los 72 metros (Tabla 1).

Tabla 1. Descripción de sitios. La clave corresponde al número de transecto (T#) y nombre del sitio (PL: Punta Lobos, B: El Bajo, PB: Pailebote).

Clave	Fecha	Sitio	Latitud N	Longitud O	Área monitoreada (m ²)	Profundidad (m)
T1PL	02/10/2019	Punta Lobos	24.474	110.288	459	54
T2PL	02/10/2019	Punta Lobos	24.474	110.288	459	52
T3PL	02/10/2019	Punta Lobos	24.477	110.290	459	18
T4PL	02/10/2019	Punta Lobos	24.477	110.290	455.94	16
T5PL	02/10/2019	Punta Lobos	24.477	110.290	384.03	20
T6PL	02/10/2019	Punta Lobos	24.477	110.290	459	22
T7B	19/10/2019	El Bajo	24.701	110.301	376.38	38
T8B	19/10/2019	El Bajo	24.701	110.301	390.15	56
T9B	19/10/2019	El Bajo	24.703	110.302	459	41
T10B	19/10/2019	El Bajo	24.702	110.301	459	63
T11PB	20/10/2019	Pailebote	24.513	110.308	459	72
T12PB	20/10/2019	Pailebote	24.513	110.308	459	69
T13PB	20/10/2019	Pailebote	24.520	110.331	459	13
T14PB	20/10/2019	Pailebote	24.520	110.331	459	16

Para recabar los valores puntuales de temperatura, pH y concentración de oxígeno disuelto de cada transecto, se tomó como referencia la profundidad promedio registrada por el ROV. En el caso particular de temperatura se tuvo valores provenientes de la sonda multiparamétrica y del ROV; ante esta situación y después de hacer un análisis exploratorio de los datos, se optó por considerar los valores del registro del ROV para la variable temperatura.

La intensidad lumínica se estimó como cantidad de lux (lumen/m²) a cierta profundidad, de acuerdo con la ley de Lambert Beer (Mann y Lazier, 2006). Primero se obtuvo el coeficiente de atenuación vertical utilizando la lectura de disco de Secchi (Dsd) en la relación empírica $K_{(PAR)}=1.7/Dsd$ y posteriormente se sustituyó en la siguiente ecuación:

$$I_Z = I_{(Z=0)} * e^{-k_{(PAR)}} \quad (1)$$

Donde:

$I_{(z)}$ = cantidad de irradiancia en una profundidad específica

$I_{(z=0)}$: = irradiancia de la superficie

$K_{(PAR)}$ = coeficiente de atenuación vertical de la PAR (radiación fotosintéticamente activa, por sus siglas en inglés)

El valor de irradiancia en la superficie fue tomado a partir de los datos registrados por los sensores.

El material gráfico obtenido de la cámara inferior se utilizó para extraer información del tipo de sustrato y cobertura presente en cada transecto. El método consistió en registrar el tipo de sustrato, además del tipo de cobertura, observado cada 10 segundos de grabación. Se utilizaron 5 categorías para el tipo de sustrato (Tabla 2) y 9 categorías para el tipo de cobertura (Tabla 3). Este método estuvo basado en parte de la técnica de censo punto contacto uniforme, según lo descrito en el Protocolo de Monitoreo para reservas marinas del Golfo de California (Fernández-Rivera Melo et al., 2012). Los datos de cada categoría fueron sumados para cada transecto y transformados a proporciones.

Tabla 2. Clasificación del tipo de sustrato.

Clave	Sustrato	Característica
A	Arena	partículas menores de 0.5 cm
G	Gravilla	piedras entre 0.5 cm -15 cm
B	Bloque	piedras entre 15 cm – 1 m
R	Roca de fondo	piedras o basalto mayores de 1 m
O	Otro	restos de conchas marinas etc.

Las variables bióticas, descritas en la sección *Caracterización de la comunidad*, fueron calculadas para cada transecto. Debido a que el área de las muestras no fue la misma para todos los transectos, los datos de abundancia fueron estandarizaron a Densidad como individuos/100 m² y Biomasa como g/100m². La densidad y la biomasa fueron calculadas con la información de especies y de entidades funcionales por separado.

Tabla 3. Clasificación del tipo de cobertura.

Clave	Cobertura	Características
N	Ninguna	Sustrato sin cobertura (arena o roca desnuda)
A	Alga	Algas rojas, algas verdes, algas pardas, algas coralinas articuladas
	Algas	
ACI	coralinas incrustantes	Algas coralinas incrustantes
RO	Rodolitos	Rodolitos
G	Gorgonias	Corales blandos del orden Gorgonacea
CN	Coral negro	Corales blandos del orden Antipatharia
CS	Coral escleractíneo	Corales de los géneros Porites, Psamocora, Pocillopora, Pavona, Tubastrea y otros géneros de corales solitarios
IS	Invertebrado Sedentario	Esponjas, moluscos bivalvos, etc.
IM	Invertebrado Móvil	Estrellas de mar, erizos, pulpos, etc.

Los casos en los cuales las muestras requirieron una agrupación según la profundidad, se optó por considerar como punto de segmentación la profundidad de 30 metros, esto para asignar dos grupos. El primero nombrado zona superior con transectos con menos de 30 metros de profundidad y el segundo grupo como zona inferior con transectos con más de 30 metros de profundidad.

2.4 Caracterización de la comunidad

2.4.1 Determinación taxonómica y cuantificación de abundancia

La planeación del presente trabajo contempló originalmente la utilización de tecnología computacional para la identificación de las especies ícticas. Se comenzó utilizando el software VIAME (Video and Image Analytics for the Marine Environment); esta herramienta es capaz de detectar y clasificar organismos captados en videograbaciones. Tras una evaluación costo-beneficio y después de trabajar con el software durante 7 meses, explorando además con otras alternativas computacionales, se tomó la decisión de descartar estas técnicas. La determinación taxonómica se continuó por medio de la metodología tradicional. La información del trabajo con herramientas computacionales se detalla en el Anexo A.

El material de las tres cámaras fue revisado simultáneamente para identificar las especies presentes en cada transecto. La identificación taxonómica se realizó apoyándose en las bases de datos virtuales del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (Robertson y Allen, 2015) y FishBase (Froese y Pauly, 2019), bibliografía especializada (Humann y DeLoach, 2004), así como de ictiólogos especialistas.

Se cuantificó la densidad de individuos utilizando las tres cámaras de manera complementaria poniendo atención en los individuos que parecían grabarse en más de una cámara, procurando no sobrestimar su abundancia. La biomasa de peces se estimó con la relación:

$$Peso = a * Longitud^b \quad (2)$$

Los coeficientes a y b de cada especie se obtuvieron de FishBase. En el caso de los individuos que no fue posible determinar su especie pero sí fueron identificados como algún tipo de pez (i.e. género, familia), se cuantificó su densidad y se estimó su biomasa con los coeficientes de la especie más abundante del transecto en el que se encontraron. Los datos de longitud se obtuvieron de la información contenida en la base de datos FishBase acerca de la longitud total común registrada de cada especie.

2.4.2 Determinación de la ecología funcional

La caracterización funcional de la comunidad íctica se realizó por medio de la formación de entidades funcionales a partir del listado de especies. El criterio de clasificación fue la combinación única de seis rasgos categóricos: la longitud total máxima, la movilidad en el hábitat, el periodo de actividad (principalmente de alimentación), el nivel de gregarismo, la posición vertical en la columna de agua y la dieta (principales elementos consumidos por la especie) (Tabla 4). Este criterio describe aspectos clave de la ecología de los peces conspicuos, por lo que ha sido utilizado en diferentes trabajos de ecología funcional de la ictiofauna (Mouillot et al., 2014; Olivier et al., 2018; Ramírez-Ortiz et al., 2020). La asignación de atributos de cada especie se apoyó en las publicaciones antes mencionadas; los casos en donde la especie no contaba con la clasificación funcional, se asignaron sus atributos basándose en la información contenida en las bases de datos del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales y de FishBase.

Tabla 4. Categorías y características de los rasgos funcionales basado en Olivier et al. (2018).

Rasgo	Categorías	Características
Longitud total	1	0-7 cm
	2	7.1-15 cm
	3	15.1-30 cm
	4	30.1-50 cm
	5	50.1-80 cm
	6	> 80 cm
Movilidad	1	especies altamente unidas al sitio (principalmente especies territoriales y crípticas)
	2	especies móviles con un ámbito hogareño pequeño
	3	especies muy móviles con un amplio ámbito hogareño
	4	especies ampliamente móviles con un ámbito hogareño muy grande (especies capaces de viajar a distancias muy largas, entre distintos arrecifes)
Periodo de actividad	D	Diurno
	N	Nocturno
Gregarismo	1	solitarios (1 individuos)
	2	viviendo en pareja (2 individuos)
	3	viviendo en grupos pequeños a medianos (3-50 individuos)
	4	viviendo en grupos grandes (> 50 individuos)
Posición vertical	1	Bénticos
	2	Bento-pelágicos
	3	Pelágicos
Dieta	HD	Herbívoros-detritívoros
	IS	Invertívoros consumidores de invertebrados sésiles
	IM	Invertívoros consumidores de invertebrados móviles
	Pk	Planctívoros
	PC	Depredadores de peces y calamares
	OM	Omnívoros

2.5 Análisis de datos

2.5.1 Estimación de riqueza esperada

Con el objetivo de conocer si las muestras obtenidas en campo fueron suficientes para tener una buena representación de la comunidad de peces, se estimó la riqueza esperada con los índices no paramétricos de Chao 2, Jackknife de 1er y 2° orden para riqueza específica y Chao 1 para estructura de la comunidad

(Colwell y Coddington, 1994). El análisis se realizó con presencia-ausencia y densidad en el programa PRIMER 6, con 999 aleatorizaciones sin reemplazo.

- **Chao 2:** este estimador utiliza datos de presencia/ausencia y consiste en la relación entre el número de especies únicas y el número de especies duplicadas (Chao, 1987).

$$Chao\ 2 = S_{obs} + \frac{L^2}{2M} \quad (3)$$

Donde:

S_{obs} = riqueza de especies observada

L = número de especies presentes solamente en una muestra (especies únicas)

M = número de especies presentes en exactamente dos muestras (especies duplicadas)

- **Jackknife 1er orden:** este estimador utiliza datos de abundancia y se basa en el número de especies presentes solo en una muestra (Burnham y Overton, 1978, 1979).

$$Jack\ 1 = S_{obs} + L \frac{n-1}{n} \quad (4)$$

Donde:

n = número de muestras

- **Jackknife 2° orden:** este estimador utiliza datos de abundancia y considera el número de especies que se presentan solamente en una muestra, así como el número de especies presentes en exactamente dos muestras (Burnham y Overton, 1978, 1979).

$$Jack\ 2 = S_{obs} + \frac{L(2n-3)}{n} + \frac{M(n-2)^2}{n(n-1)} \quad (5)$$

- **Chao 1:** este estimador utiliza datos de abundancia y se basa en el número de especies raras, con la relación entre el número de Singletons y Doubletons (Chao, 1984).

$$Chao\ 1 = S_{obs} + \frac{a^2}{2b} \quad (6)$$

Donde:

a = número de especies que están representadas solamente por un único individuo (Singletons)

b = número de especies representadas por exactamente dos individuos (Doubletons)

Finalmente, para obtener una medida de precisión de la relación entre la muestra obtenida en campo y los resultados de los estimadores, se calculó la representatividad y exactitud de la muestra para cada uno de los índices (Chiarucci et al., 2003). La representatividad refiere el porcentaje de especies que se logró obtener con el estimador; mientras que la exactitud indica la cercanía del valor estimado con el valor real de especies con valores que van de -1 a 1, siendo cero el punto de mayor exactitud.

$$Representatividad = \frac{S_{verdadera}}{S_{estimada}} * 100 \quad (7)$$

$$Exactitud = \left(\frac{S_{estimada} - S_{verdadera}}{S_{verdadera}} \right)^2 \quad (8)$$

2.5.2 Índices de distinción taxonómica

Se realizó un análisis de la distinción taxonómica a partir de los índices Δ , $\Delta+$, Δ^* y $\lambda+$, utilizando el programa PRIMER 6. Los índices consideran, además de las abundancias de cada especie, las distancias

taxonómicas entre cada par de individuos; estas últimas se calculan por medio de un árbol de clasificación Linneana para definir su relación filogenética (Clarke y Warwick, 1998, 1999, 2001; Warwick y Clarke, 1995, 1998, 2001). Debido a que estos índices evalúan la separación de los individuos por medio de su origen evolutivo, el número de ramificaciones que presente cada ensamblaje será equivalente a su nivel de diversidad.

Se construyó una matriz de agregación de especies con la información de cinco niveles jerárquicos: clase, orden, familia, género y especie. La matriz de agregación de especies y la de densidad por especies fueron contrapuestas en el programa PRIMER 6 para el cálculo de los índices de distinción taxonómica. La asignación del peso ponderado de cada nivel jerárquico (ω) se basó en lo recomendado por Warwick y Clarke (1995), donde la separación taxonómica entre especies recibe un valor nominal a partir de un valor proporcional con escala de 100 unidades. El peso taxonómico se calculó considerando cada rama con valor de uno (Tabla 5), con la siguiente ecuación:

$$\omega = \frac{100}{\tau} \quad (9)$$

Donde:

τ = Total de jerarquías taxonómicas

Tabla 5. Peso ponderado de cada ramificación según el nivel jerárquico.

Taxón	Valor de rama	Peso taxonómico
Especie	1	20
Genero	1	40
Familia	1	60
Orden	1	80
Clase	1	100

- **Índice de diversidad taxonómica (Δ):** se define como la distancia taxonómica promedio entre dos especies elegidas en una muestra al azar, teniendo en cuenta sus abundancias (Warwick y Clarke, 1995). El fundamento empírico de este índice se relaciona con el del índice de Shannon-Wiener.

$$\Delta = \frac{\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} x_i x_j}{\frac{N(N-1)}{2}} \quad (10)$$

Donde:

ω_{ij} = peso taxonómico asignado a la longitud de rama que une a las especies i y j en un árbol taxonómico de parentesco

N = número total de individuos de la muestra

- **Índice de distinción taxonómica (Δ^*):** se define como la longitud promedio de la trayectoria taxonómica entre dos individuos pertenecientes a especies diferentes (Warwick y Clarke, 1995). Es equivalente a la división de Δ entre el valor de ésta si todos los individuos pertenecieran al mismo género.

$$\Delta^* = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{i < j} \omega_{ij} x_i x_j}{\sum_{i=1}^n \sum_{i < j} x_i x_j} \quad (11)$$

Donde:

x_i = número de individuos de la especie i

x_j = número de individuos de la especie j

- **Índice de distinción taxonómica promedio (Δ^+):** se define como la suma de las distancias taxonómicas entre cada par de especies y el número de especies de cada muestra (Clarke y Warwick, 1998). Su uso es efectivo en muestras con un número restringido de taxones superiores (Clarke y Warwick, 2001).

$$\Delta^+ = \frac{\left[\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} \right]}{\left[\frac{S(S-1)}{2} \right]} \quad (12)$$

Donde:

S = número de especies en la muestra

- **Índice de diferenciación taxonómica promedio (λ^+):** este representa la varianza de la distinción taxonómica entre cualquier par de especies. El índice mide la estructura taxonómica como la equidad en la distribución de los taxones basado en la clasificación jerárquica (Clarke y Warwick, 1998; Warwick y Clarke, 1998). Su resultado representa el nivel de equidad del árbol taxonómico de la muestra.

$$\lambda^+ = \frac{\sum \sum_{i < j} (\omega_{ij} - \Delta^+)^2}{\frac{S(S-1)}{2}} \quad (13)$$

2.5.3 Modelo nulo para estructura taxonómica

A partir del valor obtenido de los índices Δ^+ y λ^+ se construyeron gráficos de embudo con el programa PRIMER 6. Estos se analizaron bajo la comparación con un modelo nulo, con el supuesto de ausencia de estructura taxonómica del ensamble comunitario (Clarke y Warwick, 1998, 1999; Warwick y Clarke, 1998). El modelo generó una distribución de probabilidad al 95% de confianza, con valor media constante y disminución de la varianza a medida que el tamaño de muestra aumenta.

La hipótesis nula asume que si cada sitio estuviera integrado por especies seleccionadas aleatoriamente del conjunto total (pool de especies), entonces su valor de diversidad taxonómica debe estar incluido dentro de los límites de confianza (95%) de la media teórica, representado gráficamente dentro del embudo.

2.5.4 Índices estructurales

Además de cuantificar la riqueza específica (S) de cada transecto, se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y la equidad de Pielou (J') para explorar aspectos de la estructura comunitaria. Los tres índices fueron calculados en el programa PRIMER 6, con datos de densidad de especies y entidades

funcionales, por separado. Para el caso del cálculo con especies taxonómicas se realizó con densidad y biomasa. Sin embargo, se decidió reportar únicamente los resultados de densidad debido a que las conclusiones fueron similares a las de biomasa y para tener un panorama del análisis tradicional, además del funcional.

- **Índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'):** se basa en el contenido de información por individuo en muestras obtenidas al azar y refleja la heterogeneidad de una comunidad basándose en el número de especies presentes y su abundancia relativa (número de individuos de cada especie en relación al total de individuos que conforman la comunidad) (Shannon, 1948).

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad (14)$$

Donde:

p_i = abundancia relativa de la i ésima especie (n_i/N)

- **Índice de equidad de Pielou (J'):** permite visualizar la equidad de la comunidad en base a la relación entre la diversidad H' y la diversidad máxima. Los resultados de este índice varían de 0 a 1, siendo 1 el caso con máxima equidad, es decir cuando todas las especies presentan la misma abundancia (Pielou, 1975).

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}} \quad (15)$$

Donde:

$H'_{max} = \ln(S)$ = la diversidad máxima

2.5.5 Redundancia ecológica

Para explorar las condiciones de redundancia ecológica se realizaron 2 modelos de regresión lineal simple con los valores de Riqueza (S) de especies en función de la S de entidades funcionales y la Diversidad de Shannon-Wiener (H') en función de la H' de entidades funcionales. En ambos casos se verificó la confiabilidad del ajuste con el análisis de residuales. Los resultados se analizaron contrastando el comportamiento de la relación y posibles escenarios propuestos por Micheli y Halpern (2005). Esta propuesta describe 5 escenarios en los que la relación entre la diversidad funcional y la diversidad de especies reflejan distintas condiciones del ecosistema.

Los escenarios A1 y A2 muestran una relación lineal entre la diversidad funcional y la diversidad de especies. Tanto en el escenario A1 (pendiente igual a 1) como en el escenario A2 (pendiente menor a 1), la relación indica que cada especie contribuye únicamente a una función. El escenario B muestra un aumento acelerado de la diversidad funcional con baja diversidad de especies, el cual disminuye hasta llegar a una asíntota con el aumento de la diversidad de especies. Los escenarios C y D representan una condición compuesta, donde una alta redundancia con baja diversidad de especies cambia a medida que ésta aumenta; debido a la adición de especies que ocupan diversas y nuevas funciones, después de un cambio abrupto, la pendiente aumenta. Finalmente, la saturación de funciones después de este aumento en la diversidad de especies, ocasiona que la relación llegue a una asíntota (Figura 2).

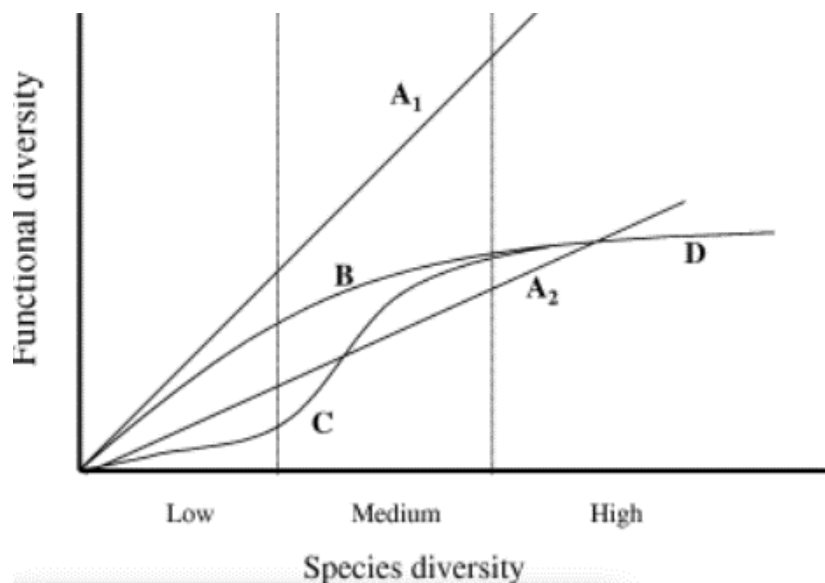


Figura 2. Esquema propuesto por Micheli y Halpern (2005), donde describen las distintas relaciones entre la diversidad funcional y la diversidad de especies.

2.5.6 Índices funcionales

La diversidad funcional se cuantificó con el índice de Entropía cuadrática (Rao, 1982) y los índices multidimensionales: Riqueza funcional, Equidad funcional y Divergencia funcional (Villéger et al., 2008). Los 4 índices tienen la cualidad de considerar múltiples rasgos y utilizar datos de abundancia (Pla et al., 2012).

El cálculo de los índices se realizó con el comando “dbFD” incluido en el Paquete “FD” del software R (Laliberté et al., 2014). Esta función requiere dos matrices: una matriz que describa los rasgos funcionales de cada una de las especies y una segunda matriz que contenga las mismas especies (organizadas en el mismo orden) con los datos de abundancia en cada muestra; para detalles del acomodo de las matrices ver Anexo B. La matriz de abundancia fue construida con datos de biomasa, debido a que ésta se relaciona con la dinámica en el flujo de materia y energía en el ecosistema. Los datos de biomasa fueron transformados con $\ln(x+1)$ para cumplir supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

El procedimiento para calcular el espacio funcional consistió en la ejecución de un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA, por sus siglas en inglés). Se construyó una matriz de disimilitud a partir de la matriz de rasgos categóricos por especie. Debido a que los rasgos utilizados presentan diferente naturaleza (ordinal o nominal) se eligió la distancia de Gower; ésta permite calcular las distancias entre distintas variables dándoles el mismo valor de importancia (Gower, 1987). La matriz de distancias fue transformada con raíz cuadrada para compensar la falta de condición euclidiana. Los valores resultantes de los primeros seis ejes del PCoA se utilizaron para calcular los índices funcionales de riqueza (FRic), equidad (FEve) y divergencia (FDiv). El número de ejes se eligió bajo el cumplimiento del número máximo de ejes que cumplieran con la relación de “ $S > t$ ”, donde S es el número de especies y t es el número de rasgos funcionales (Villéger et al., 2008); con la máxima calidad de representación del espacio reducido.

Los valores de FRic obtenidos de cada transecto fueron estandarizados con el valor de FRic total, de modo que los resultados se encuentren en un intervalo de 0 a 1. Para el índice de entropía cuadrática se utilizó la matriz de distancias entre especies sin ningún tipo de corrección.

- **Índice de entropía cuadrática (FD_Q):** Su construcción se basa en la teoría de la entropía, partiendo de la probabilidad de que al tomar dos individuos de una comunidad, éstos sean funcionalmente diferentes (Rao, 1982). Este índice incorpora la abundancia relativa de especies y la diferencia funcional entre pares de especies (Botta-Dukát, 2005)

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} p_i p_j \quad (16)$$

Donde:

S = número de especies

d_{ij} = distancia entre la i-ésima y la j-ésima especie (por ejemplo, distancia euclidiana)

$p_i p_j$ = probabilidades de abundancia relativa asociadas a ambas especies

- **Índice de Riqueza funcional (FRic):** Expresa el volumen ocupado por la comunidad en el espacio de rasgos. Este identifica las especies con valores extremos de los rasgos y estima el volumen del cuerpo en el hiperespacio (Pla et al., 2012); para su cálculo requiere que el número de especies sea mayor al número de rasgos.
- **Índice de Equidad funcional (FEve):** Este mide la uniformidad de la abundancia dentro del espacio funcional (Villéger et al., 2008) y es independiente de la Riqueza funcional (Pla et al., 2012). Sus valores varían entre 0 y 1, siendo el caso de 0 una comunidad completamente carente de equidad (especies funcionalmente similares) y el caso de 1 una comunidad con completa equidad (especies con mayor separación funcional). Su estimación requiere de la resolución de tres ecuaciones.

$$EW_b = \frac{d_{ij}}{W_i + W_j} \quad (17)$$

Donde:

EW_b = equidad ponderada del b-ésimo segmento

W_i y W_j = abundancias relativas de la especie i y j

$$PEW_b = \frac{EW_b}{\sum_{b=1}^{S-1} EW_b} \quad (18)$$

Donde:

PEW_b = Equidad ponderada parcial

Finalmente:

$$FEve = \frac{\sum_{b=1}^{S-1} \min\left(PWE_b, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (19)$$

- **Índice de Divergencia funcional (FDiv):** se relaciona con la distribución de la abundancia dentro del volumen del espacio de los rasgos funcionales (Villéger et al., 2008). El valor de este puede indicar el grado de función del ecosistema; valores altos reflejan alto grado de diferenciación de nicho (Mason et al., 2005). Su cuantificación requiere definir el centro de gravedad de las especies en el espacio funcional (g_1), después se calcula la distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad (d_{Gi}), la distancia media de las especies ($\overline{dG}$) y los desvíos ponderados (Δd y $\Delta |d|$). Finalmente:

$$FDdiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta |d| + \overline{dG}} \quad (20)$$

2.5.7 Comparación de la comunidad íctica en términos espaciales

Considerando la probable influencia de la localización espacial de los arrecifes sobre la biomasa íctica, en términos de profundidad y posición geográfica, se realizó un análisis permutacional de varianza multivariado (PERMANOVA, por sus siglas en inglés). Este análisis se basa en la comparación de grupos a partir de una matriz de distancias. Su fundamento es similar al análisis de varianza multivariado (MANOVA,

por sus siglas en inglés) pero es más flexible ante supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas de los datos. Este método no paramétrico utiliza técnicas de permutación para obtener un nivel de significancia a partir de una pseudo-F (Anderson, 2001) y someter la hipótesis nula de la inexistencia de diferencias significativas entre grupos.

El análisis se realizó con la función “adonis” incluido en el paquete “Vegan” del software R (Oksanen et al., 2020) con 1000 permutaciones. El PERMANOVA se desarrolló a partir de una matriz de distancias basada en la medida de disimilitud de Bray-Curtis construida con una matriz inicial de biomasa de GF registrada en cada muestra. El análisis se realizó considerando dos factores: sitio (Punta lobos, El Bajo y Pailebote) y profundidad (zona superior: transectos con menos de 30 metros de profundidad y zona inferior: transectos con más de 30 metros de profundidad), además de la interacción entre ambos factores.

- **Modelos simples con profundidad**

Con el objetivo de comprobar parcialmente la hipótesis de que la riqueza, abundancia y diversidad (taxonómica y funcional) disminuyen con relación al aumento de la profundidad, se ajustaron modelos simples de acuerdo con la tendencia de cada grupo de datos. Los modelos se realizaron con la herramienta R. Las variables dependientes utilizadas para los modelos fueron riqueza de especies, densidad, biomasa, diversidad de Shannon-Wiener calculado con especies, y los índices funcionales de entropía cuadrática, riqueza funcional, equidad funcional y divergencia funcional. Finalmente, se realizó análisis de residuales de cada modelo resultante, para comprobar su robustez.

- **Diferenciación funcional de acuerdo con la profundidad**

Con la finalidad de evaluar características funcionales de las especies de peces, comparando comunidades de la zona superior y la zona inferior, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés). Este análisis consiste en hallar patrones a partir de combinaciones lineales de múltiples variables; información que posteriormente se comprime creando nuevos conjuntos de variables llamados factores o componentes principales (Smith, 2002). Los componentes creados contienen parte de la variabilidad total de los datos en bruto y no mantienen correlación entre sí. Es decir, la variabilidad explicada en el primer componente (PC1) contiene la mayor parte de la variabilidad total. De la variabilidad restante, el segundo componente (PC2) es el que contiene la mayor variabilidad, y así sucesivamente con los demás componentes (Palacio et al., 2020).

El análisis se realizó empleando los 6 rasgos funcionales descritos en la sección 2.4.2; los rasgos de talla, movilidad, periodo de actividad, gregarismo, posición en la columna de agua y dieta fueron utilizados como variables en cada una de las especies registradas. En total se realizaron tres PCA: el primero considerando las 61 especies presentes en los 14 transectos realizados, el segundo con los transectos correspondientes a la zona superior con un total de 43 especies y un tercer análisis con los transectos de la zona inferior con 40 especies registradas. Los PCA se realizaron considerando dos componentes principales, empleando el software STATISTICA 8.0 (StatSoft, 2007).

Para comparar el potencial funcional de las comunidades de peces en las zonas superior e inferior, se graficaron los resultados de los PCA de ambas zonas, construyendo el casco convexo de cada una. Además, se calculó el área de cada espacio funcional con el software R (versión 3.1.5).

2.5.8 Influencia de las variables ambientales en la comunidad íctica

- **Análisis de redundancia**

Con la finalidad de averiguar qué variables ambientales podrían estar explicando la variación de los datos de biomasa, se realizó un Análisis de Redundancia (RDA, por sus siglas en inglés). Este análisis consiste en calcular combinaciones lineales de un conjunto de variables independientes que expliquen la variación de los datos de respuesta. El RDA es un procedimiento con restricciones en cuanto al peso (eigenvalue) y la dirección de los ejes obtenidos. Una de las ventajas del análisis es la posibilidad de probar una hipótesis global (H_0) de ausencia de relación lineal entre Y y X (Borcard et al., 2018). A partir de una matriz de datos de respuesta y otra matriz con datos de variables predictoras, el análisis genera ejes canónicos (combinaciones lineales) de todas las variables predictoras. Estos ejes tienen la cualidad de ser ortogonales entre sí.

El RDA se realizó con la función “rda” del paquete “Vegan” utilizando el software R (Oksanen et al., 2020). La matriz de datos de respuesta fue construida con valores de biomasa para cada GF en las 14 muestras. La matriz de variables predictoras contuvo los datos de 10 variables ambientales (profundidad, temperatura, oxígeno disuelto, pH, intensidad lumínica y los 5 componentes del tipo de sustrato: arena, gravilla, bloque y otro). Los datos de las variables predictoras fueron estandarizados (media=0, SD=1) para eliminar el efecto de las distintas unidades de medición. Complementariamente, se realizó un segundo

RDA utilizando la misma matriz de datos de respuesta y reemplazando en la matriz de variables predictoras los componentes del sustrato por los componentes de cobertura.

Uno de los resultados que se genera en este análisis es la varianza restringida; ésta representa la cantidad de varianza de la matriz de respuesta explicada por las variables explicativas y expresada como proporción puede ser semejante a un R^2 . Sin embargo, este valor se encuentra sesgado por el número de variables explicativas que se utiliza para el análisis, por lo que a medida que se aumenta el número de variables, éste incrementa sin necesariamente ser más explicativo de los datos de respuesta (constrained = r^2). Para lidiar con esta inflación de varianza puede emplearse un ajuste utilizando la fórmula de Ezekiel, considerando el rango de la matriz de variables explicativas (Ezekiel, 1930). Por otro lado, la varianza no restringida puede interpretarse como la estructura residual del análisis.

- **Modelo lineal generalizado**

Para identificar de qué manera las variables ambientales influyeron sobre la abundancia de peces y la diversidad (taxonómica y funcional), se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM, por sus siglas en inglés). Esta técnica es una alternativa al análisis de regresión lineal y una de sus ventajas al trabajar con datos ecológicos radica en su flexibilidad para construir modelos con datos que presenten distribuciones distintas a la normal y que carezcan de varianzas homogéneas.

Los GLM se basan en modelar el valor esperado de una variable de respuesta a partir de la combinación lineal de una o varias variables predictoras, por medio de una función de enlace (Zuur et al., 2009). Esta función de enlace está determinada por el tipo de distribución que presente la variable de respuesta. El análisis del GLM utiliza el método de máxima verosimilitud para estimar los parámetros de la ecuación resultante y proporciona un valor de desviación residual del modelo construido que pueden ser utilizado para calcular el porcentaje de variación de la variable de respuesta en función de las variables predictoras; este porcentaje de variación (pseudo R^2) es un símil de la R^2 en los modelos de regresión lineal (Dobson, 2002).

La construcción de los modelos se realizó con el software R (versión 3.1.5) con las funciones “glm” y “glm.nb” del paquete “MASS” (Ripley et al., 2020). Se eligieron 8 variables de respuesta y 5 variables ambientales como variables predictoras (Figura 3). El criterio para la elección de las variables ambientales se basó en los resultados del RDA, considerando sólo las variables con score mayores a 0.5 de los dos

primeros ejes canónicos. En cuanto a las variables de respuesta, su selección se basó en el resultado de los análisis exploratorios y su relevancia en términos ecológicos.

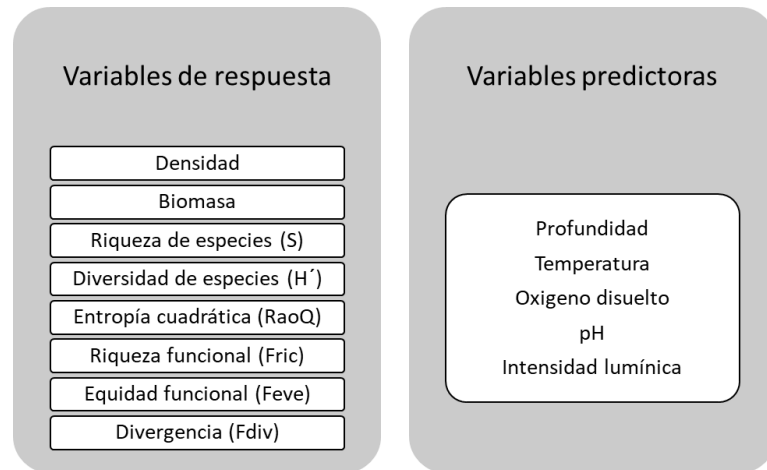


Figura 3. Variables utilizadas para la construcción de modelos lineales generalizados (GLM).

Además, se construyeron modelos considerando interacciones entre las variables ambientales con coeficientes de correlación de Spearman mayores a 0.7. En los modelos con interacciones se descartó la variable profundidad debido a su multicolinealidad con las demás variables.

Una vez construidos los modelos con y sin interacciones para cada variable de respuesta, se procedió a la selección del mejor modelo para cada variable según el criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés). Además, se utilizó el porcentaje de variación de la variable de respuesta en función de las variables predictoras, a partir de la desviación residual del modelo construido.

Para el desarrollo de los modelos de Densidad y Riqueza de especies se eligió la distribución de probabilidad de error *Poisson* con la función de enlace *log*. Este tipo de distribución es ideal para datos de conteo con números estrictamente positivos y valores discretos (Zuur et al., 2009). Para el modelo de biomasa se utilizó la distribución binomial negativa debido a que los datos mostraron características de sobredispersión, la función de enlace para este modelo fue *log*; los valores de biomasa fueron transformados a números enteros como requisito para la construcción de modelos con este tipo de distribución. En el caso de los 4 modelos restantes se eligió la distribución de probabilidad de error *Gamma* con la función de enlace *inversa*. La distribución Gamma fue considerada la mejor opción debido a que los valores obtenidos del cálculo de índices son de tipo continuo con números estrictamente positivos.

2.5.9 Distinción de especies por su presencia en diferentes zonas

- **Ordenamiento Olmstead-Tukey**

Con el fin de categorizar las especies según su presencia en sustratos de distintas profundidades se elaboraron diagramas de Olmstead-Tukey (O-T). Este método consiste en clasificar a las especies como dominantes, raras, ocasionales y comunes, según la relación de su abundancia relativa y frecuencia de aparición (Sokal y Rohlf, 1981), (Figura 4). Se realizaron 2 diagramas: uno con las especies presentes en transectos realizados en la zona superior y otro con los transectos realizados en la zona inferior. Para disminuir las variaciones numéricas, conservando las proporciones de cada especie, los datos de densidad se transformaron con $\ln(x+1)$.

El diagrama de O-T consiste en graficar la abundancia de cada especie en el eje de ordenadas y su frecuencia relativa en el eje de abscisas; por otro lado, se calculan los valores de la mediana de cada eje para trazar dos líneas que dividan la gráfica en cuatro cuadrantes. La distribución de las especies en los cuadrantes del plano determina la categorización de cada especie como a continuación se describe.

- Dominantes: presentan la densidad y la frecuencia mayor a ambas medianas.
- Constantes: presentan densidades menores a la mediana y la frecuencia mayor a la mediana.
- Ocasionales: presentan densidad mayor a la mediana y frecuencia menor a la mediana.
- **Raras: presentan densidades y frecuencias menores a ambas medianas Especies generalistas y especialistas**

Se exploró la condición de generalistas y especialistas según la presencia-ausencia de las especies en los dos tipos de zona: superior e inferior. Las especies que solo se presentaron en un intervalo de profundidad se consideraron especialistas y las especies presentes en ambas zonas fueron consideradas generalistas.

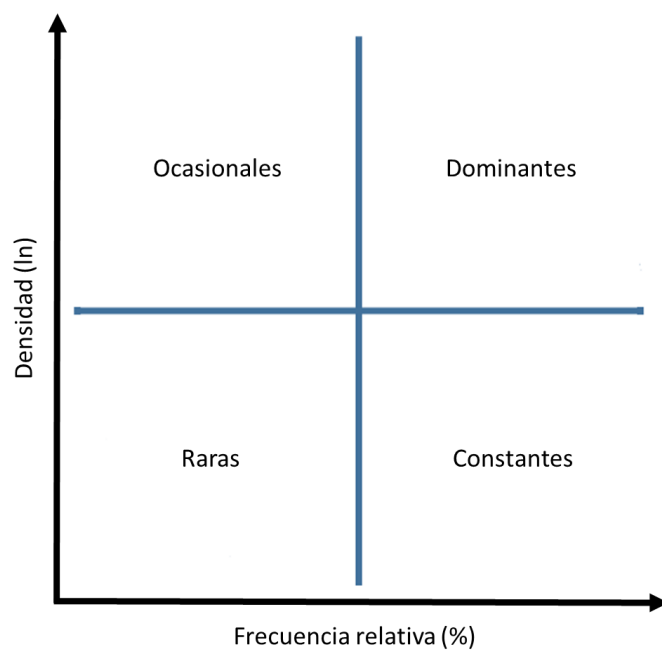


Figura 4. Ejemplo de diagrama Olmstead-Tukey, agrupando las especies dominantes, constantes, ocasionales y raras.

- **Estructura trófica**

Los tipos de dieta descritos en el apartado 2.4.2 fueron utilizados para analizar la estructura trófica de las especies generalista y especialistas. Así mismo, se analizó la proporción de tipos de dieta en las dos zonas de profundidad: superior e inferior.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Caracterización de la comunidad

3.1.1 Determinación taxonómica y cuantificación de abundancia

Se registraron 61 especies pertenecientes a 2 clases, 12 órdenes, 27 familias y 50 géneros (Anexo C); sólo el 8.2% de los individuos fue identificado a nivel de género. Los individuos que no pudieron ser identificados representaron el 9.25% de la abundancia total. La especie más abundante fue el Cardenal *Paranthias colonus* representando el 32.2% de los registros totales. Las familias con mayor representación fueron Serranidae y Lutjanidae con 9 y 7 especies, respectivamente (Figura 5).

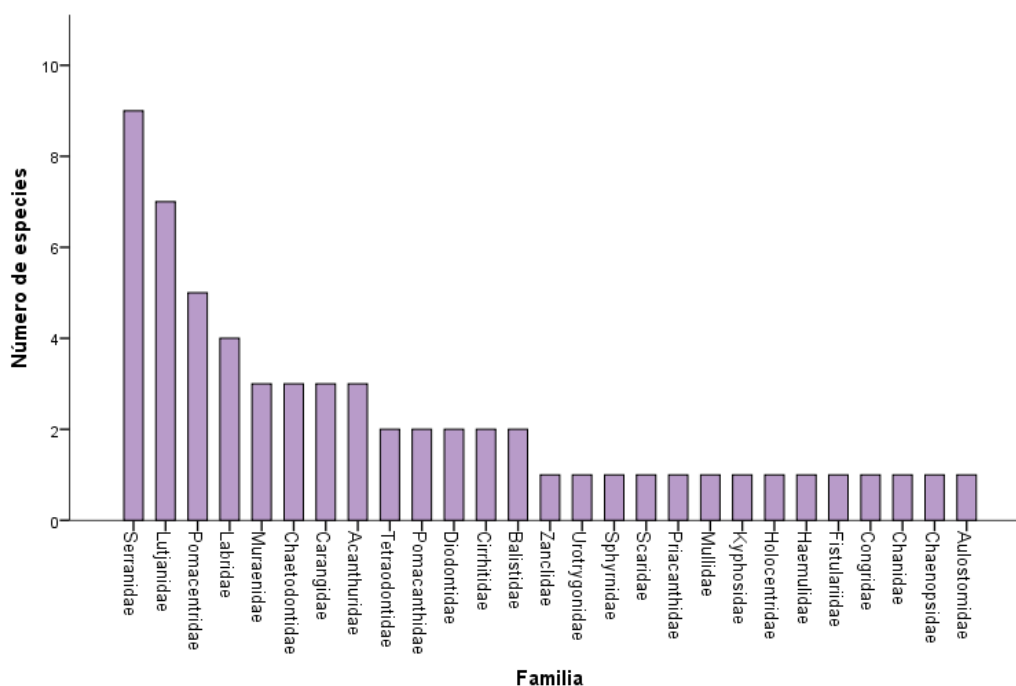


Figura 5. Número de especies de las familias identificadas mediante video transectos realizados en El Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo.

El número de organismos por unidad de área (densidad) disminuyó con el aumento de la profundidad, con excepción de tres censos realizados en el sitio El Bajo (Figura 6); particularmente, la comparación de las densidades por profundidad en los sitios Punta Lobos y Pailebote muestra una tendencia a disminuir conforme aumenta la profundidad.

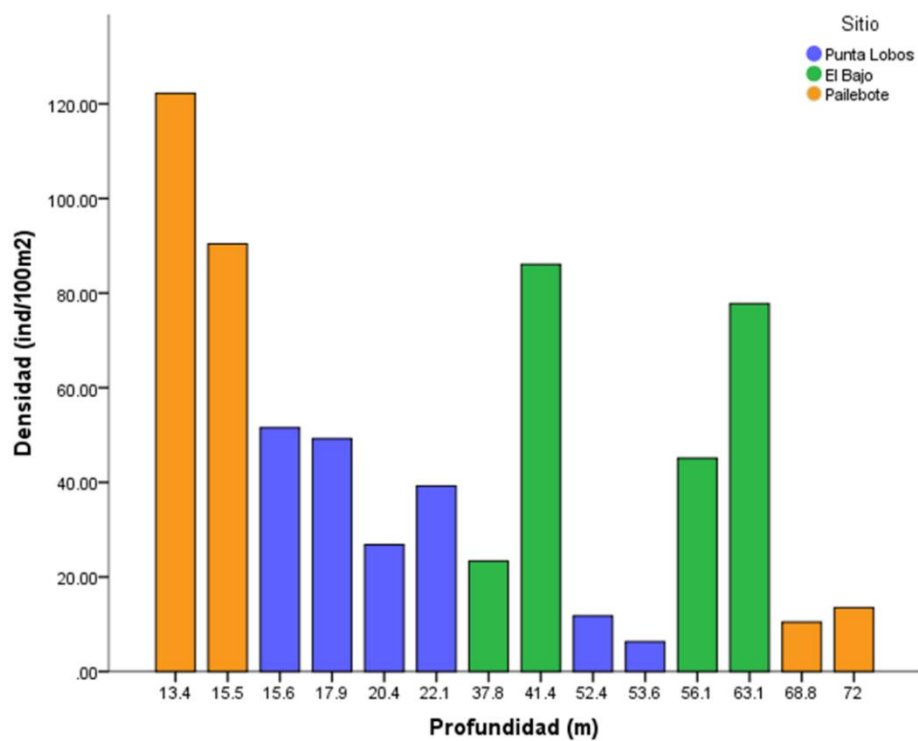


Figura 6. Densidad de peces registrada en cada transecto. El color de las barras indica el sitio de muestreo.

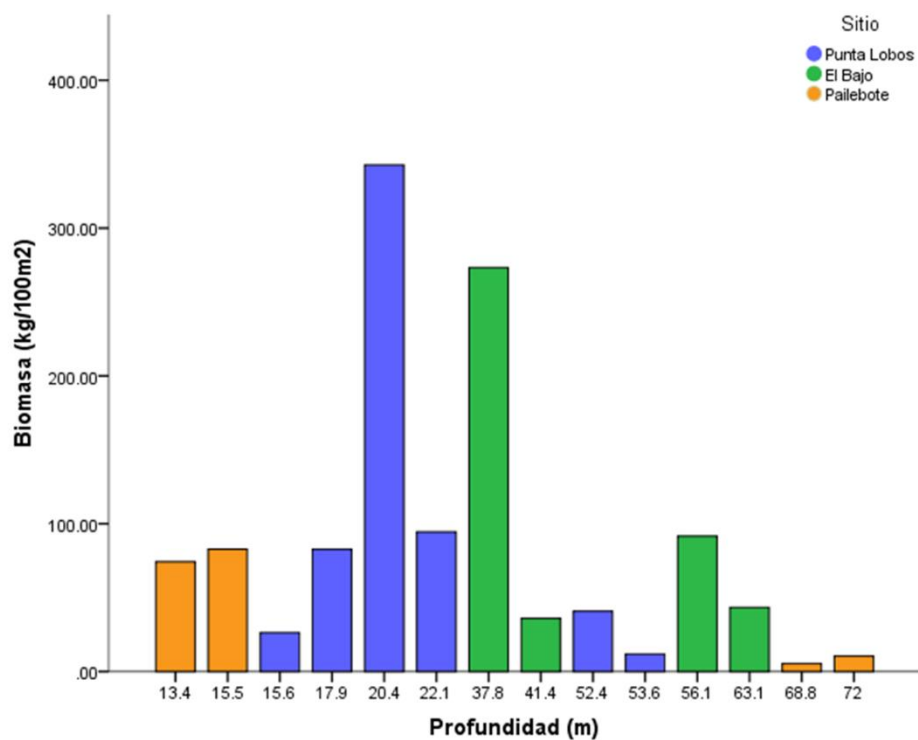


Figura 7. Biomasa de peces registrada en cada transecto. El color de las barras indica el sitio de muestreo.

En términos de biomasa (peso por unidad de área), las especies más abundantes fueron el Pargo cenizo *Lutjanus novemfasciatus* (290,744.14 g/100m²), seguido del tiburón Cornuda gigante *Sphyrna mokarran* (264,840.42 g/100m²).

Los transectos con mayor biomasa estuvieron en Punta Lobos (20 metros) y El Bajo (38 metros); es importante aclarar que la alta biomasa registrada a 38 metros estuvo influenciada por la presencia de 4 tiburones. De manera general, los valores de biomasa en los 14 transectos no presentaron ningún tipo de tendencia (Figura 7).

3.1.2 Determinación de la ecología funcional

Las 61 especies taxonómicas registradas se agruparon en 53 entidades funcionales. Las tallas estimadas fueron desde 8 cm hasta 370 cm. Además, se registró toda la variedad de atributos para el rasgo de movilidad, desde peces territoriales con limitada movilidad hasta peces capaces de trasladarse a grandes distancias. Los rasgos de periodo de actividad, gregarismo y posición en la columna de agua también fueron bien representados. El tipo de alimentación con mayor representación fue el de depredadores consumidores de peces y cefalópodos (Tabla 6); dentro de este grupo fue posible registrar depredadores tope de la especie *Sphyrna mokarran*.

Tabla 6. Resumen de resultados del rasgo Dieta.

Clave	Alimentación	Entidades funcionales	Especies
HD	Herbívoros-detritívoros (algas y/o detritus)	5	6
IS	Invertívoros de invertebrados sésiles (corales, esponjas, ascidias)	6	6
IM	Invertívoros de invertebrados móviles (especies bénticas como los crustáceos)	14	16
PK	Planctívoros (pequeños organismos en la columna de agua)	8	8
PC	Depredadores (peces y cefalópodos)	17	22
OM	Omnívoros (material vegetal y animal)	3	3

3.2 Análisis de datos

3.2.1 Estimación de riqueza esperada

Las curvas de acumulación de especies mostraron que, con un esfuerzo de muestreo de 14 transectos, se logró registrar, en promedio, el 74% de especies estimadas. Los valores máximos estimados variaron de 74 hasta 90 especies. Los valores de exactitud mostraron, en todos los casos, estimaciones confiables. El estimador que presentó resultados más favorables para la resolución del protocolo de muestreo fue el de Chao 1 (Tabla 7). Aunque el comportamiento de las curvas de acumulación no muestra la presencia de una asíntota clara, la representación promedio de 83% de las especies se considera aceptable considerando el número de muestras utilizadas (Figura 8).

Tabla 7. Resultados de la representatividad y la exactitud de los índices de riqueza esperada.

Estimador	Smax	Representatividad	Exactitud
Chao1	53.13	114.82	0.02
Chao2	83.05	73.45	0.13
Jackknife1	80.50	75.78	0.10
Jackknife2	90.59	67.34	0.24

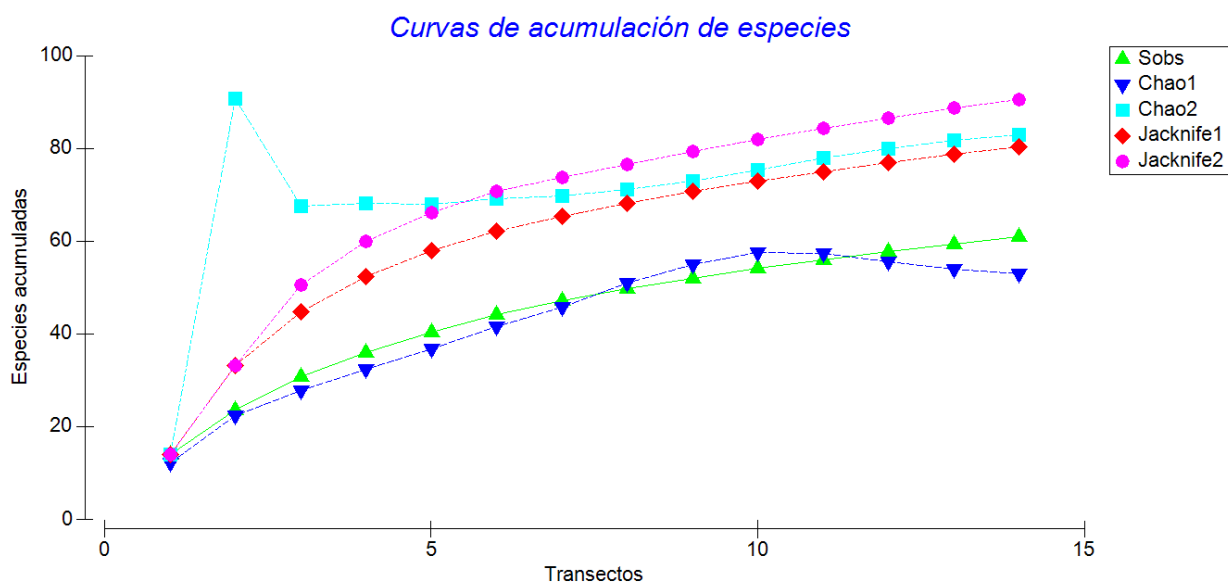


Figura 8. Curva de acumulación de especies con los estimadores no paramétricos Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2.

3.2.2 Índices de distinción taxonómica

- **Índices de Diversidad taxonómica (Δ), distinción taxonómica (Δ^*) y distinción taxonómica promedio (Δ^+)**

Los valores del índice de diversidad taxonómica mostraron una amplia dispersión dentro del rango de 22.53 a 70.2, sin ningún tipo de tendencia con relación a los sitios ni con la profundidad (Figura 9).

Los valores de distinción taxonómica se mantuvieron entre 53.89 y 79.46 (Figura 10A). En cuanto a la distinción taxonómica promedio, los valores estuvieron en un rango de 63.57 a 77.14 (Figura 10B). La distribución de los valores de distinción taxonómica y distinción taxonómica promedio no presentaron ningún tipo de tendencia con relación a los sitios. Por otro lado, la distribución de ambos índices, relacionados con la profundidad del transecto, mostró una tendencia negativa. Los transectos de profundidades menores a los 30 metros presentaron siempre valores de Δ^* y Δ^+ mayores a 70, mientras que la mayor parte de los transectos de más de 30 metros se mantuvieron sin sobrepasar este valor. Es importante destacar que los transectos de mayor profundidad que tuvieron valores por encima de 70 (T7B y T12PB) corresponden a las muestras donde se registraron organismos de la clase Chondrichthyes.

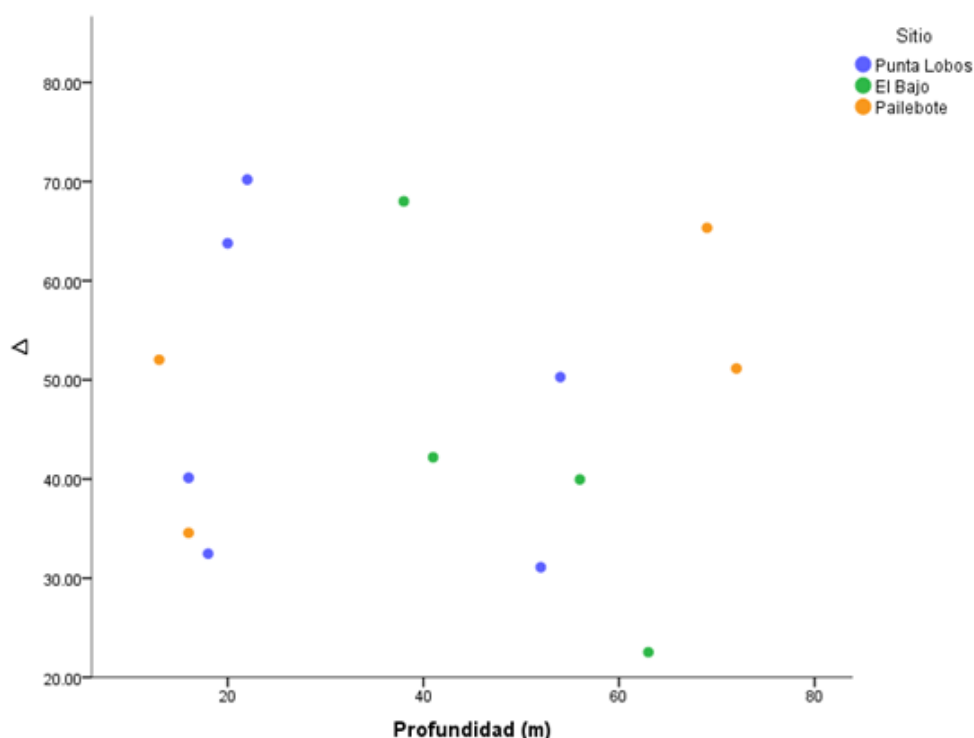


Figura 9. Dispersión de los valores del índice de diversidad taxonómica (Δ) relacionados con la profundidad.

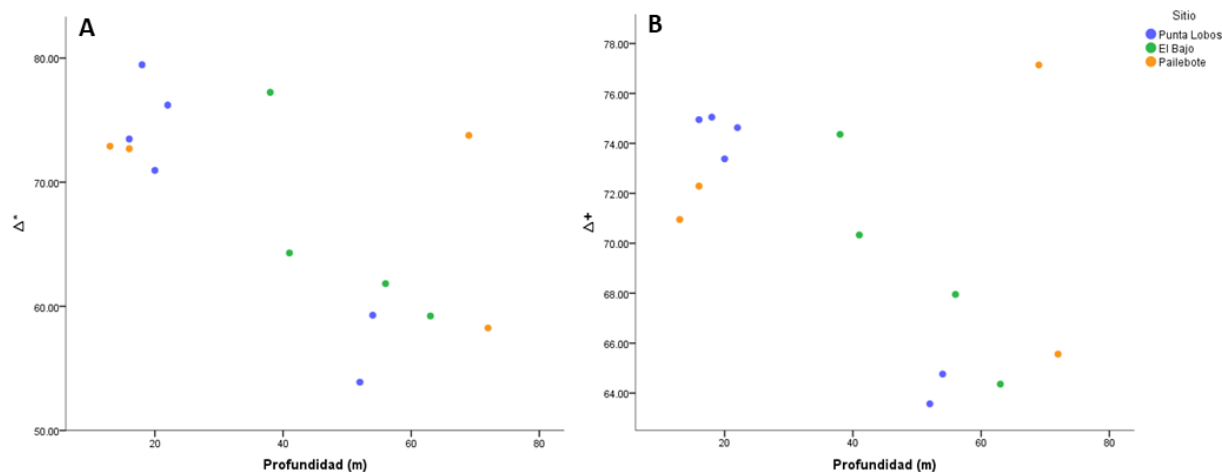


Figura 10. Dispersión de los valores del índice de distinción taxonómica (Δ^*) relacionados con la profundidad (A), dispersión de los valores del índice de distinción taxonómica promedio (Δ^+) relacionados con la profundidad (B).

- **Índice de diferenciación taxonómica promedio (λ^+)**

Los valores del índice de diferenciación taxonómica promedio variaron en un rango de 112.6 a 315.8 (Figura 11). La distribución de los datos en relación con la profundidad, mostraron una tendencia a aumentar en mayores profundidades. Los transectos de profundidades menores a 30 tuvieron poca dispersión manteniéndose entre 112.6 y 167.7, mientras que los transectos en profundidades mayores a 30 metros tuvieron mayor dispersión con valores entre 166.6 y 315.8. Esta tendencia refleja que las especies halladas en los transectos de menor profundidad están distribuidas en un menor número de taxones superiores (comparadas con las especies de los transectos de mayor profundidad). En cuanto a la distribución por sitios, no se observó ninguna tendencia.

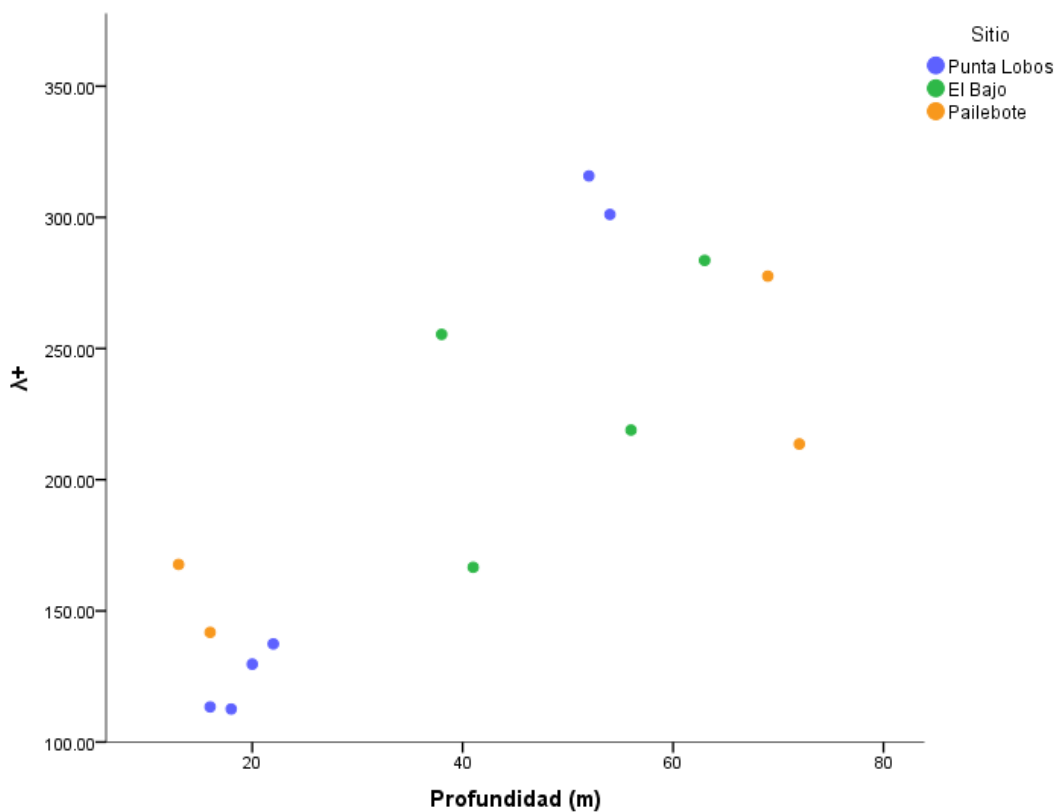


Figura 11. Dispersión de los valores del índice de diferenciación taxonómica promedio ($\lambda+$) relacionados con la profundidad.

3.2.3 Modelo nulo para estructura taxonómica

La distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) estimada dentro de los límites de confianza al 95%, estuvo alrededor del valor de 74 (Figura 12). Fuera del límite de confianza se encontró únicamente el transecto T10B, realizado a 63 metros de profundidad. La grafica mostró que la mayor parte de las muestras se encuentran dentro del 95%, lo cual da certeza de una buena representación taxonómica de la comunidad. La zona de mayor precisión del estadístico se encontró entre 15 y 20 especies.

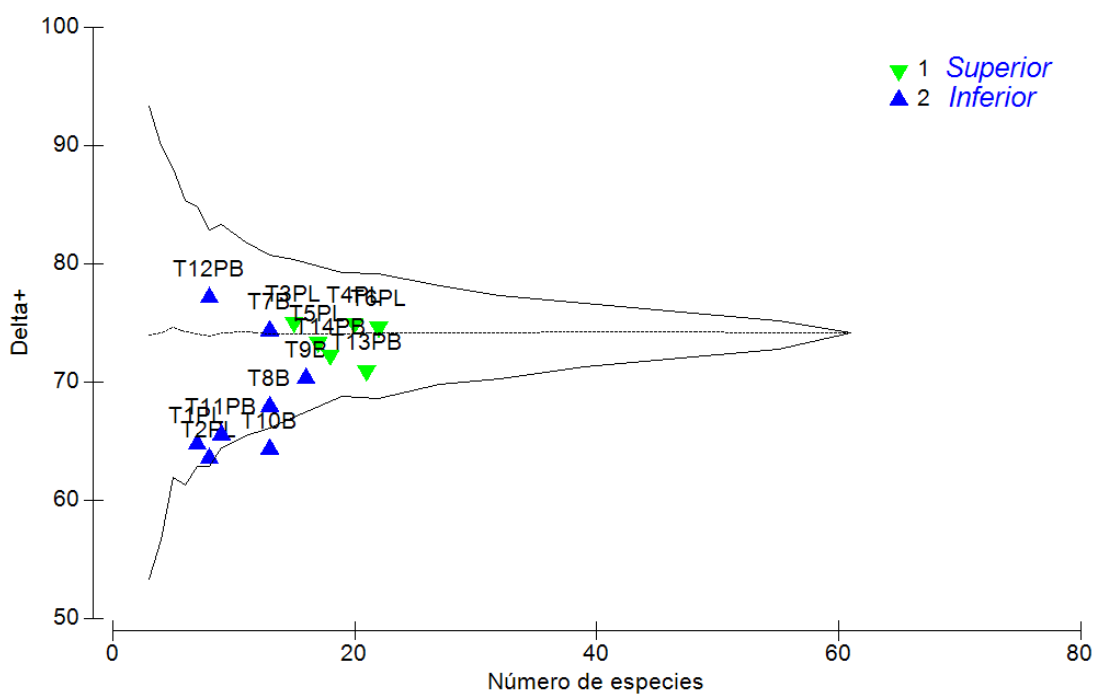


Figura 12. Gráfico de embudo de la distinción taxonómica promedio (Δ^+) de cada transecto, con límites de confianza del 95%.

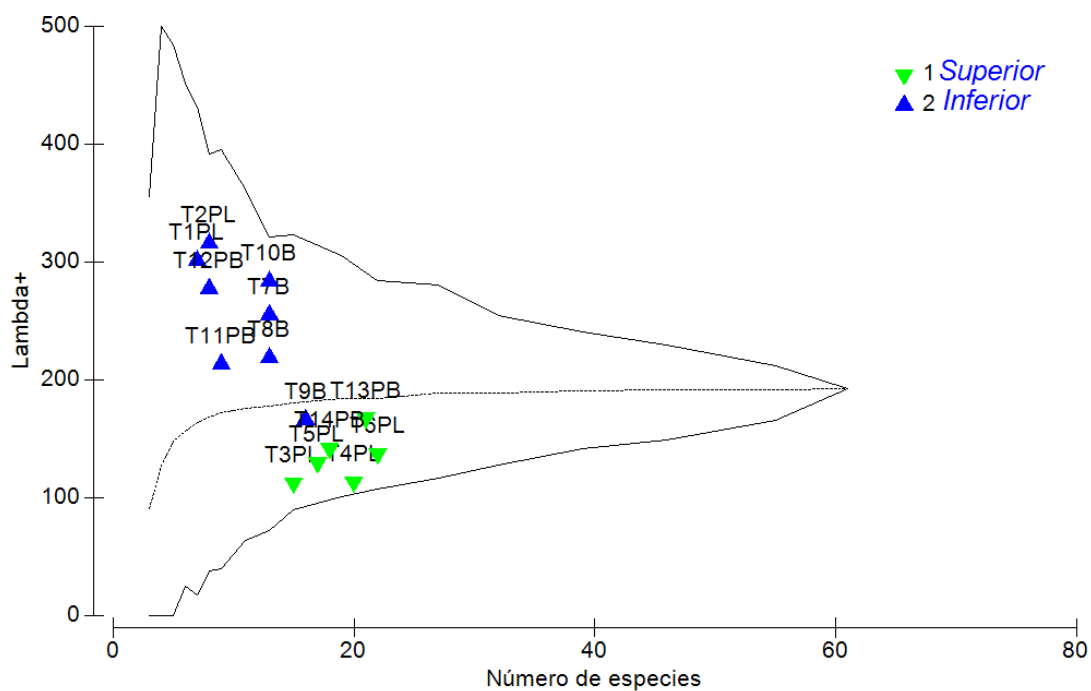


Figura 13. Gráfico de embudo de la variación de la distinción taxonómica promedio (Λ^+) de cada transecto, con límites de confianza del 95%.

Por su parte, el índice de variación de la distinción taxonómica promedio (Λ^+) estimado resaltó el comportamiento de separación de las muestras en dos grupos: los transectos realizados en profundidades menores a 30 metros se distribuyeron por debajo de la media estimada, alrededor de 180; mientras que la mayoría de los transectos de mayor profundidad se distribuyeron por encima de este valor (Figura 13). El único transecto que rompió con esta tendencia fue el T9B, realizado a 41 metros de profundidad.

3.2.4 Índices estructurales con especies

- **Riqueza de especies (S)**

La riqueza de especies presentó una tendencia de disminución con relación a la profundidad (Figura 14). Por el contrario, la distribución con relación a los sitios no presentó ningún tipo de tendencia (Anexo D). La riqueza de especies en los sitios fue de 36 especies en Punta lobos, 28 especies en El Bajo y 37 especies en Pailebote.

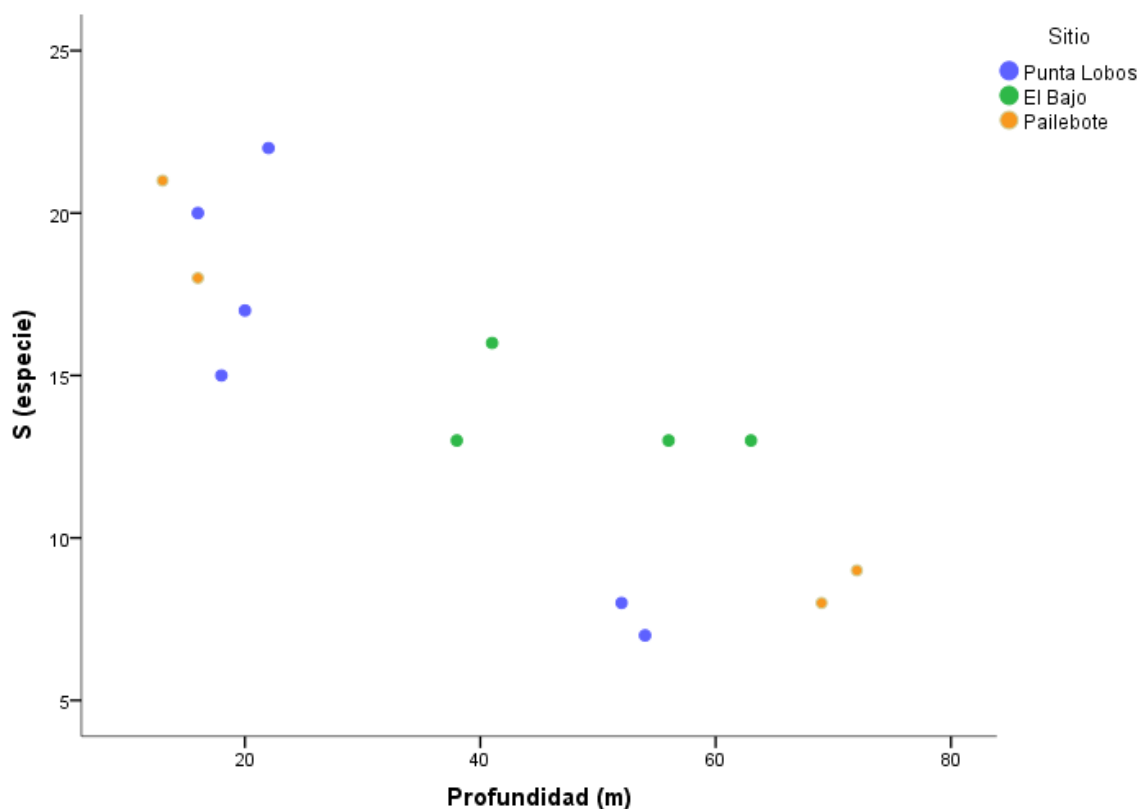


Figura 14. Dispersión de los valores de riqueza de especies (S) relacionados con la profundidad.

- **Índice de diversidad de Shannon-Wiener con especies (H')**

La diversidad de especies calculada con el índice de Shannon-Wiener mostró valores de 0.97 hasta 2.51, sin presentar una tendencia con relación a la profundidad (Figura 15A) ni a los sitios (Anexo D). Los transectos con mayor diversidad ($H' > 2$) se registraron en profundidades dentro de los 20 y 38 metros en los sitios Punta Lobos y El Bajo.

Los valores de diversidad de Shannon-Wiener y los valores del índice de diversidad taxonómica por transecto presentaron una tendencia lineal positiva, por lo que las muestras con valores altos de Δ indican comunidades distintas taxonómicamente, así como diversas y equitativas (Figura 15B).

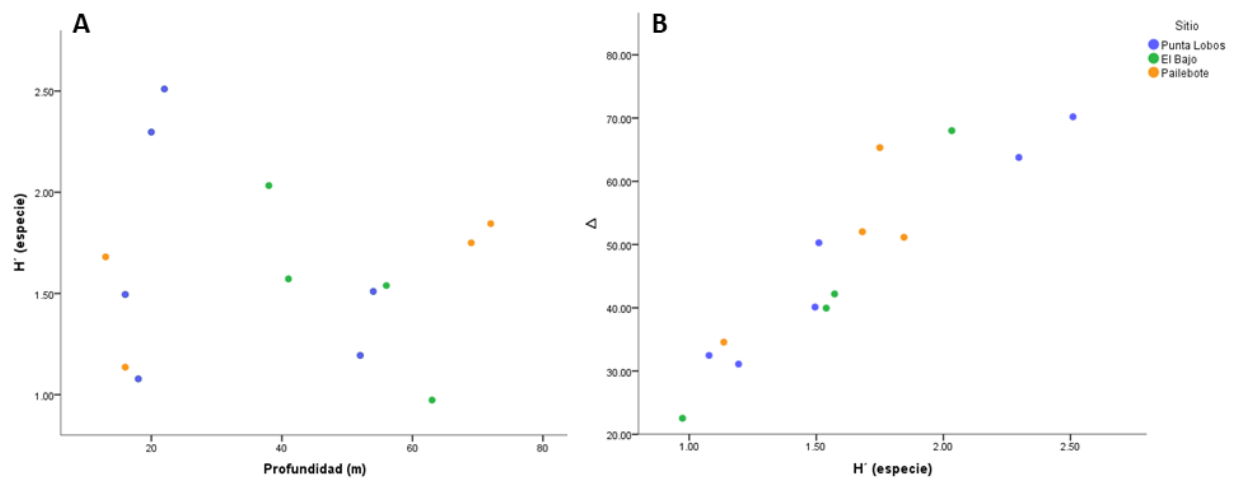


Figura 15. Dispersión de los valores del índice de diversidad de Shannon-wiener (H') calculado con número de especies, relacionados con la profundidad (A), la relación entre el índice diversidad de Shannon-Wiener (H') y el índice de diversidad taxonómica (Δ) (B).

- **Índice de equidad de Pielou con especies (J')**

Los valores de equidad de Pielou calculados tuvieron un amplio rango de valores, desde 0.84 y hasta 0.38. Los transectos con mayor equidad ($J' > 0.7$) fueron T1PL, T5PL, T6PL, T7B, T11PB y T12PB. La distribución de los valores no mostró ningún tipo de tendencia con relación a la profundidad (Figura 16). En cuanto a los sitios, los valores de riqueza presentaron dispersiones similares en los tres sitios. Sin embargo, el sitio El Bajo fue ligeramente menos equitativo que los sitios Punta Lobos y Pailebote (Anexo D).

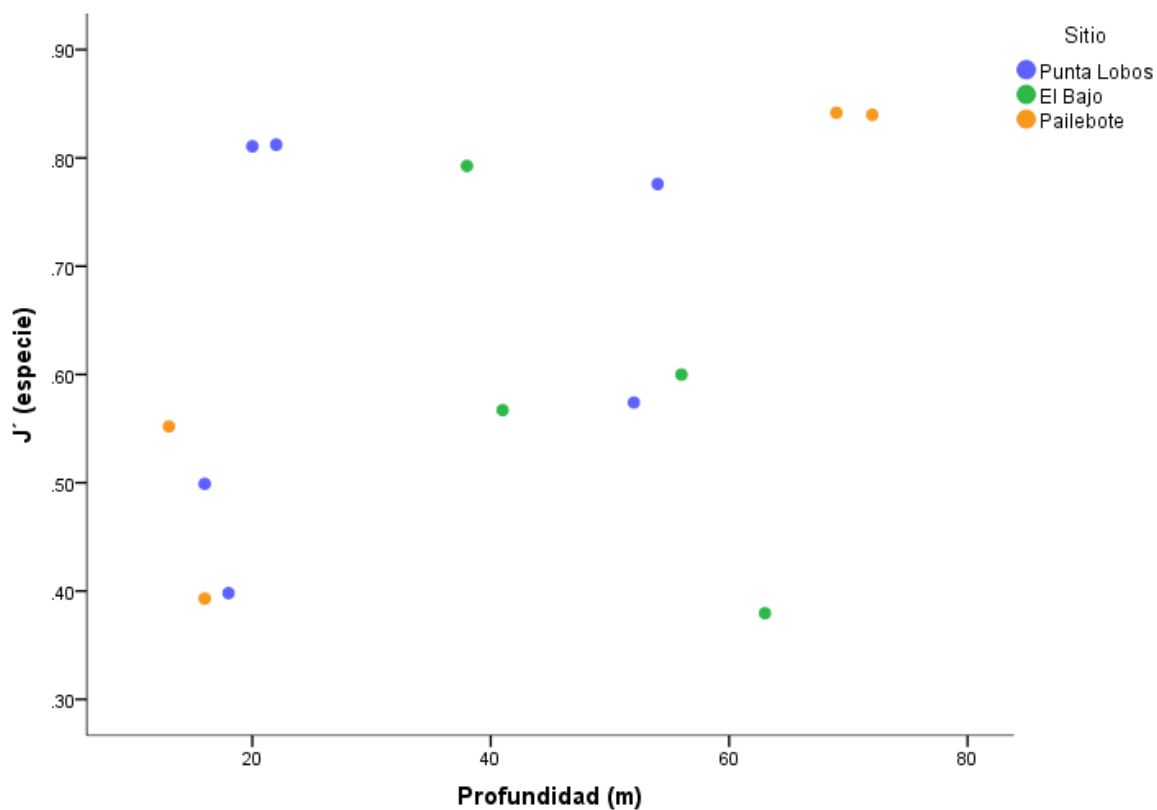


Figura 16. Dispersión de los valores de equidad de Pielou calculados con número de especies, relacionados con la profundidad.

3.2.5 Índices estructurales con entidades funcionales

- **Riqueza de entidades funcionales (S_{EF})**

La riqueza de entidades funcionales disminuyó en relación con la profundidad (Figura 17). El transecto a 54 metros de profundidad fue el de menor riqueza con 7 entidades funcionales; mientras que los de mayor riqueza, con 20 entidades funcionales, estuvieron a 13 y 22 metros de profundidad. La riqueza de entidades funcionales con relación a los sitios no presentó ningún tipo de tendencia (Anexo D).

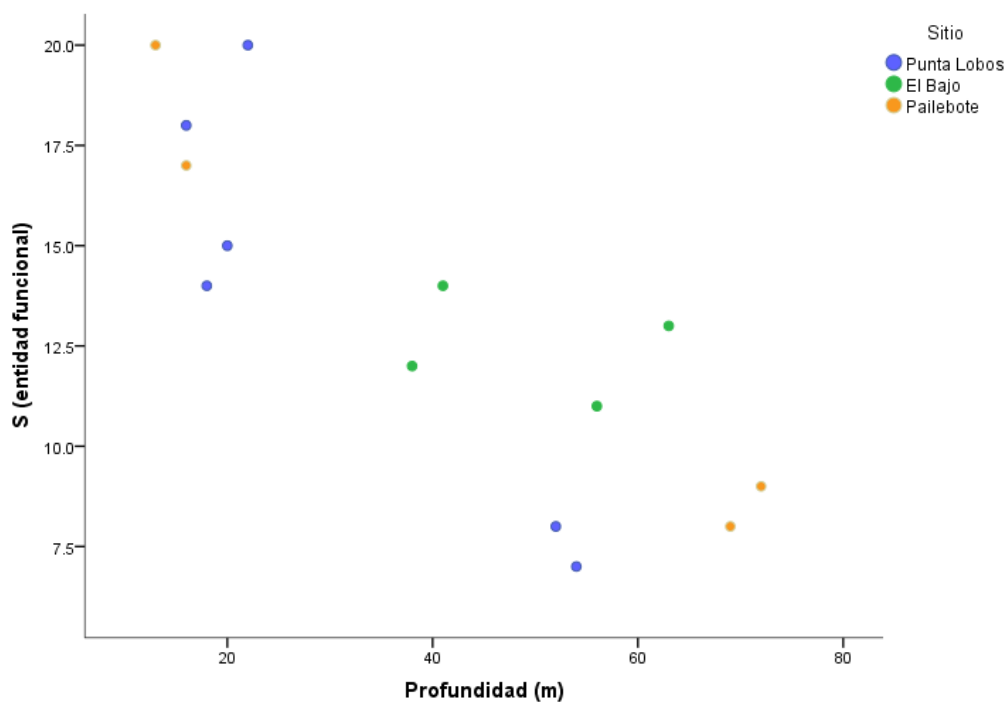


Figura 17. Dispersión de los valores de riqueza de entidades funcionales (S_{EF}) relacionados con la profundidad.

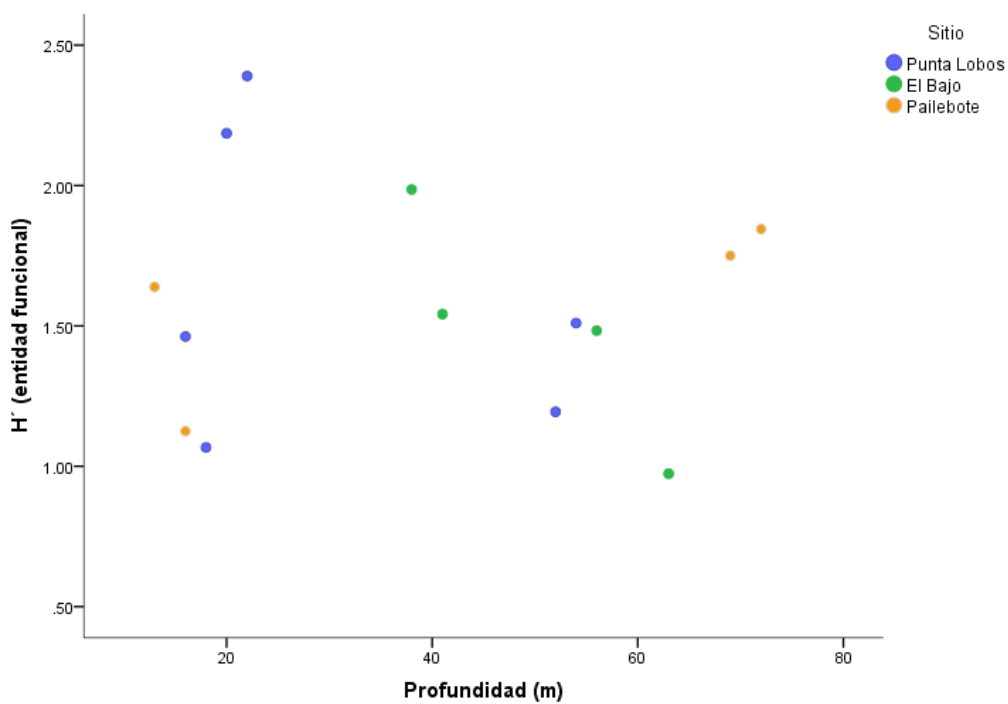


Figura 18. Dispersión de los valores del índice de diversidad de Shannon-Wiener, calculados con número de entidades funcionales (H'_{EF}), relacionados a la profundidad.

- **Índice de diversidad de Shannon-Wiener con entidades funcionales (H'_{EF})**

La diversidad de Shannon-Wiener calculada con entidades funcionales no mostró tendencia con relación a la profundidad (Figura 18) ni a los sitios (Anexo D). Los valores estuvieron en un rango de 0.97 a 2.39. Los transectos con mayor diversidad ($H'_{EF} > 2$) estuvieron a 20 y 22 metros de profundidad.

- **Índice de equidad de Pielou con entidades funcionales (J'_{EF})**

La distribución de los valores de equidad no mostró tendencia en relación con la profundidad (Figura 19) ni con los sitios (Anexo D). Los valores estuvieron en un rango de 0.84 y 0.37. El comportamiento de los valores de equidad de Pielou con entidades funcionales fue semejante a la equidad con especies. La mayoría de los transectos mostraron alta homogeneidad; los únicos casos donde el valor J'_{EF} fue menor a 0.5 fueron T3PL, T10B y T14PB en profundidades de 18, 63 y 16 metros, respectivamente. La dispersión de los valores de equidad en cada sitio presentó comportamientos similares. Sin embargo, el sitio El Bajo fue ligeramente menos equitativo que los sitios Punta Lobos y Pailebote (Anexo D).

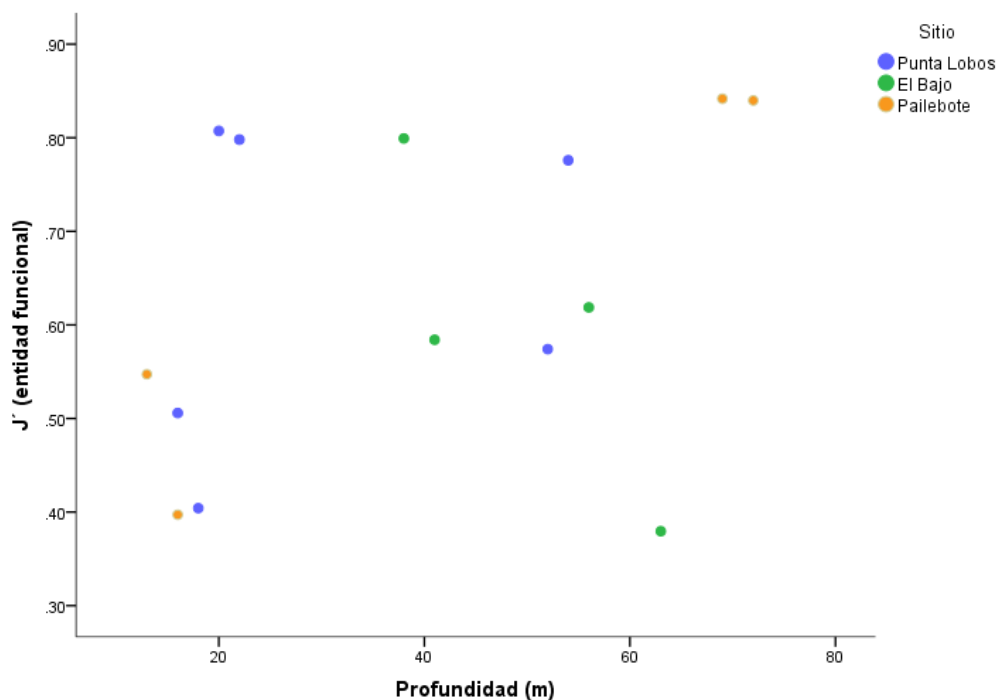


Figura 19. Dispersión de los valores de equidad de Pielou, calculados con número de entidades funcionales, relacionados con la profundidad.

3.2.6 Redundancia ecológica

El análisis de regresión con los datos de especies y entidades funcionales mostró relaciones lineales, con valores de riqueza y diversidad de Shannon-Wiener (Figuras 20 y 21). En ambos casos se encontraron correlaciones altas ($r > 0.99$) con niveles altamente significativos ($p < 0.001$). El análisis de residuales para el modelo de Riqueza no cumplió con el supuesto de independencia de residuales, por lo que el modelo construido no puede ser considerado predictivo. Por otro lado, el modelo de Diversidad de Shannon-Wiener cumplió con los supuestos de normalidad, media igual a cero, independencia y homocedasticidad de residuales. Los resultados reflejan que las entidades funcionales están representadas prácticamente por una o pocas especies, lo que podría ser igual a baja redundancia; así mismo, esto se traduce en alta vulnerabilidad del ecosistema ante la posible pérdida de funciones por la pérdida de especies. Los detalles del ajuste lineal se muestran en la Tabla 7.

Tabla 8. Resultados de los modelos de regresión lineal simple para redundancia ecológica.

Modelo	Parámetro	Estimación	Desviación del error	t	Valor de p	r ²
S (EF) = S (especies) + e _i	β_0	-	-	-	-	0.998
	β_1	0.924	0.011	80.46	<2e-16	
H' (EF) = b ₀ + H' (especies) + e _i	β_0	0.079	0.027	2.99	0.0113	0.997
	β_1	0.93	0.016	58.61	4.02E-16	

B₀ (intercepto), β_1 (pendiente)

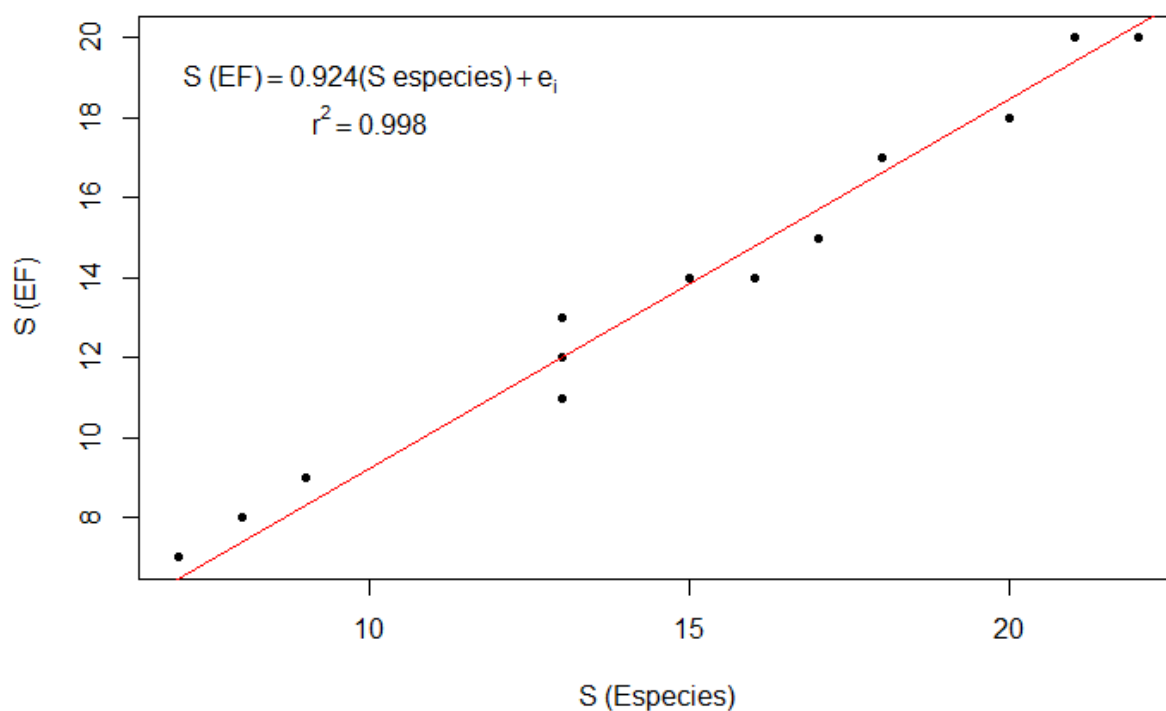


Figura 20. Regresión lineal entre riqueza de entidades funcionales (S_{EF}) en función de la riqueza de especies (S).

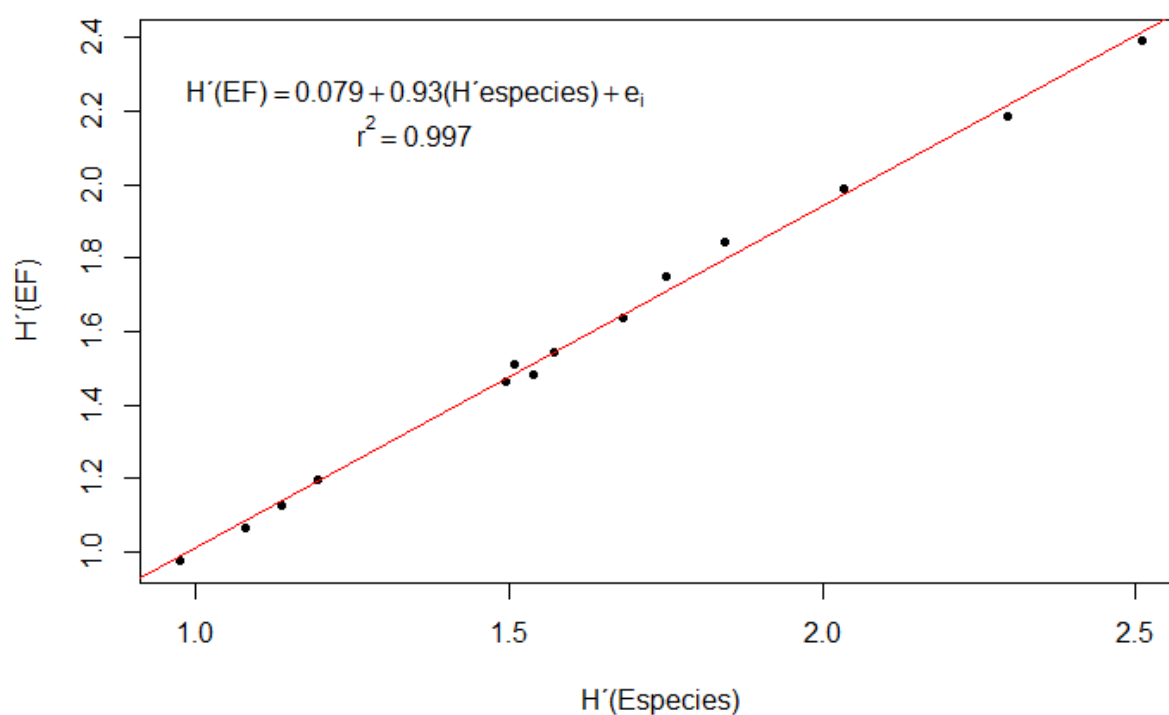


Figura 21. Regresión lineal de diversidad de Shannon-Wiener con entidades funcionales (H'_{EF}) en función de la diversidad de Shannon-Wiener con especies (H').

3.2.7 Índices funcionales

El Análisis de Coordenadas Principales resultó en 18 ejes, de los cuales se utilizaron los primeros 6 para el cálculo de los índices funcionales. La calidad de representación del espacio reducido (basada en la matriz de distancia corregida) fue alta, con un valor de 0.79. Los resultados de los 4 índices se muestran en el Anexo E.

- **Índice de entropía cuadrática (FD_Q):**

Los valores del índice de entropía cuadrática se mantuvieron en un rango reducido de 0.08 a 0.11. La distribución de los datos con relación a la profundidad y a los sitios no mostró ninguna tendencia. No se observó ningún tipo de tendencia con relación a la profundidad ni con los sitios (Figura 22). Los transectos con menor diversidad funcional fueron T1PL, T5PL, T4PL y T13PB, realizados en profundidades de 54, 20, 16 y 13 metros, respectivamente.

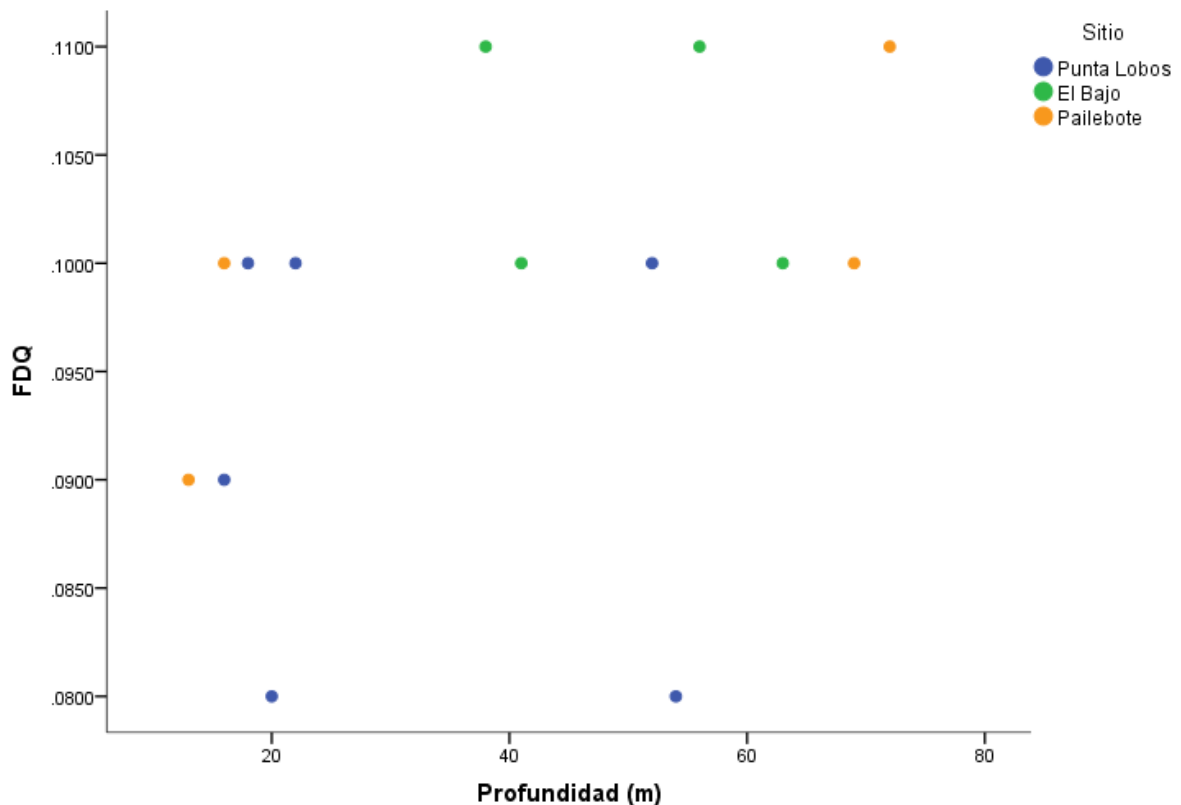


Figura 22. Dispersión de los valores de del índice de entropía cuadrática (FD_Q) relacionados con la profundidad.

- **Índice de Riqueza funcional (FRic):**

El índice de riqueza funcional presentó valores entre 0.0005 y 0.17. La distribución de los valores de riqueza funcional con relación a la profundidad mostró una tendencia negativa, probablemente de tipo logarítmica (Figura 23). El índice de riqueza funcional relacionado con los sitios se comportó de manera similar, sin ningún tipo de tendencia. Los transectos con mayor riqueza funcional ($FRic > 0.1$) fueron T4PL, T6PL, T13PB y T14PB, realizados en 16, 22, 13 y 16 metros de profundidad.

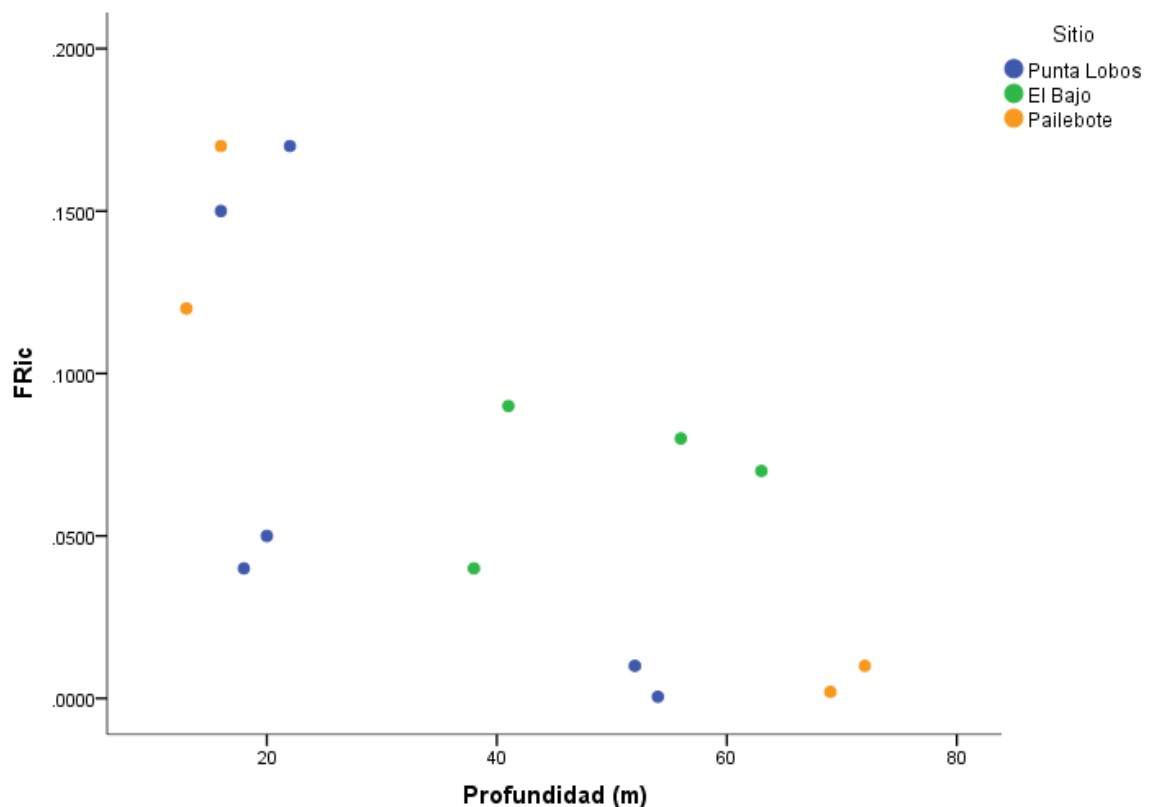


Figura 23. Dispersión de los valores del índice de riqueza funcional (FRic) relacionados con la profundidad.

- **Índice de Equidad funcional (FEve):**

La dispersión de los valores del índice de equidad funcional mostró una tendencia de aumento con relación a la profundidad (Figura 24). En cuanto a la relación con los sitios, los valores no mostraron ningún tipo de tendencia. El rango en el que se mantuvieron los valores fue de 0.72 a 0.87; los resultados mostraron que los ensambles fueron altamente equitativos.

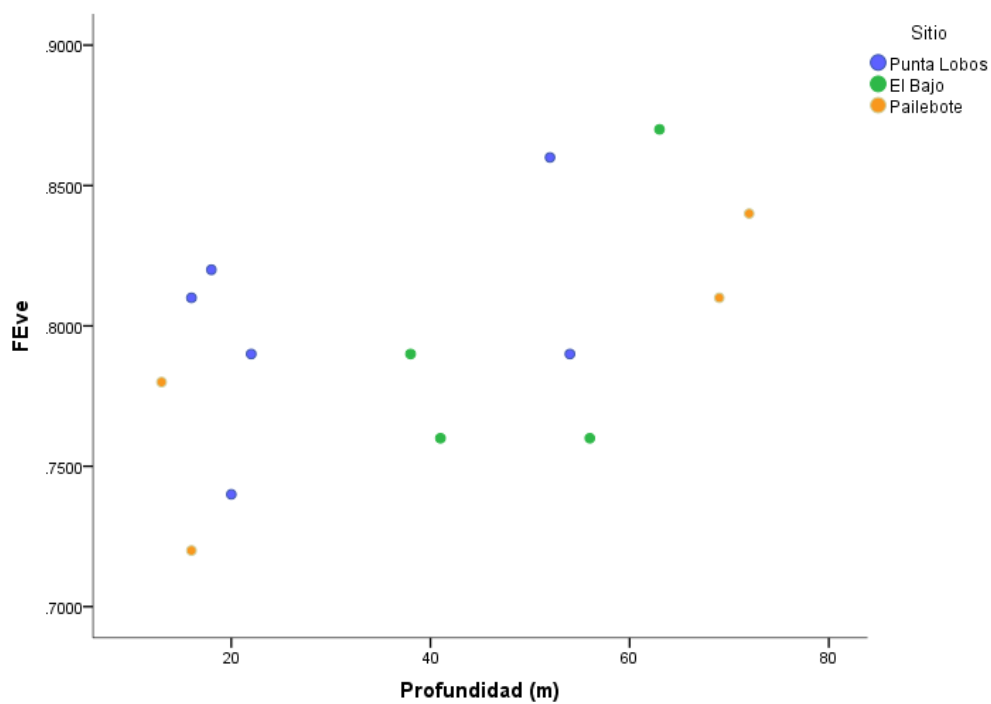


Figura 24. Dispersión de los valores de equidad funcional (FEve) relacionados con la profundidad.

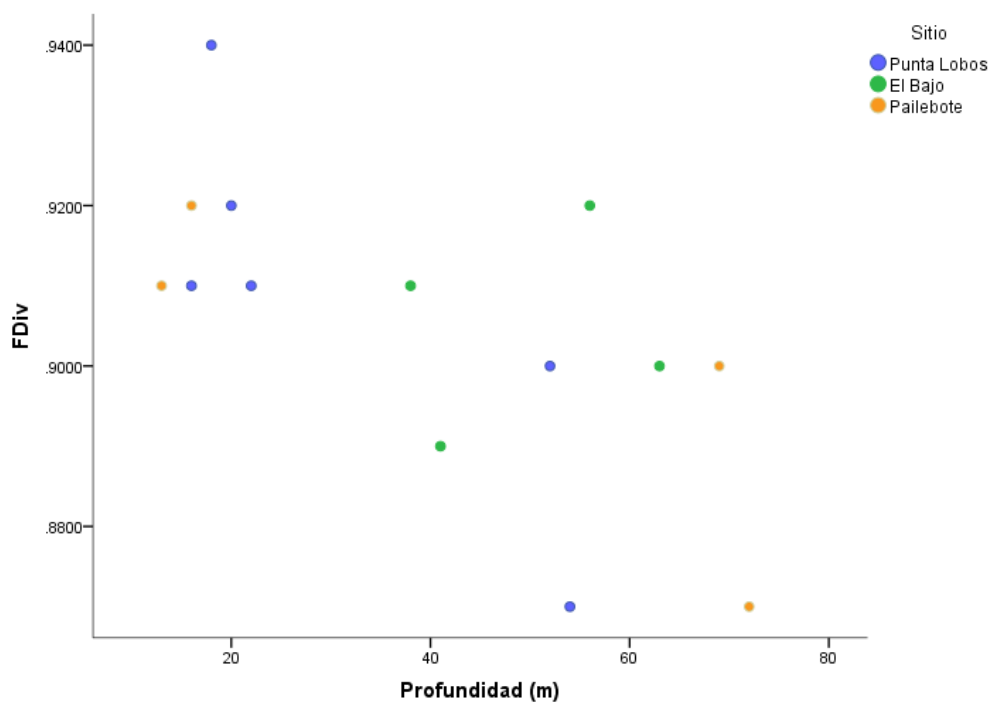


Figura 25. Dispersión de los valores de divergencia funcional (FDiv) relacionados con la profundidad.

- **Índice de Divergencia funcional (FDiv):**

Los resultados del índice de divergencia funcional estuvieron en un rango notoriamente pequeño, de 0.87 a 0.94. La distribución de los valores mostró una tendencia negativa relacionada con la profundidad (Figura 25). La dispersión de los valores de la divergencia funcional no mostró ningún tipo de tendencia con relación a los sitios.

2.5.8 Comparación de la comunidad íctica en términos espaciales

El análisis PERMANOVA realizado con información de biomasa de peces, mostró que el factor sitio presentó el mayor porcentaje de varianza explicada (18%), sin mostrar diferencias significativas entre grupos. Por el contrario, la interacción de los factores sitio y profundidad mostró diferencias significativas; así como el factor profundidad por sí solo (Tabla 8). El factor con la variación más importante, con diferencias significativas, fue la profundidad con un $R^2 = 0.15$.

Tabla 9. Resultados del análisis de varianza permutacional (PERMANOVA) con los factores sitio y profundidad.

Factores	gl	R ²	pseudo-F	p-valor
Sitio	2	0.18	1.50	0.056
Profundidad	1	0.15	2.45	0.003
Sitio x Profundidad	1	0.12	1.96	0.019
Residual	9	0.55		
Total	13	1		

A pesar de no mostrar diferencias significativas, los valores de biomasa en los sitios Punta Lobos y El Bajo mostraron notablemente mayor biomasa que el sitio Pailebote (Figura 26 A). Por su parte, los valores de biomasa en cuanto a profundidad fueron significativamente mayores, llegando a ser aproximadamente el doble de kg en los transectos de la zona superior que en la zona inferior (Figura 26 B).

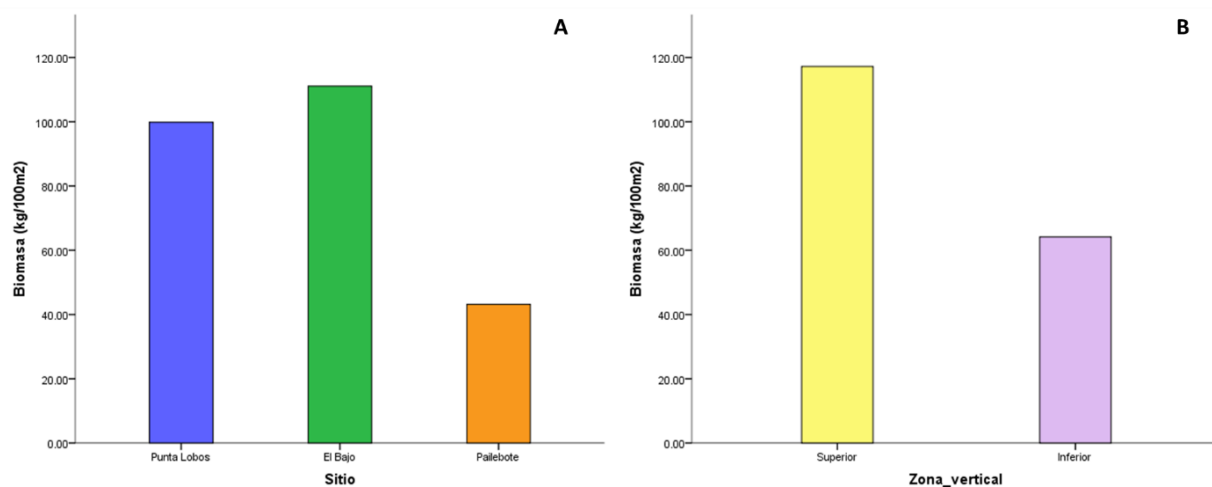


Figura 26. Biomasa de ictiofauna distribuida en la categoría sitio (A) y en la categoría profundidad (B).

• Modelos simples con profundidad

Los resultados de las pruebas t correspondientes a los modelos de diversidad de Shannon-Wiener, entropía cuadrática y equidad funcional mostraron valores de $p > 0.05$, por lo que no fue posible construir modelos válidos para estas variables. Por otro lado, el resto de las variables presentaron estimadores con valores de p significativos (Tabla 9). En el caso de los modelos de densidad y biomasa fue necesario omitir los valores fuera de la tendencia general de cada variable dependiente. El análisis de residuales mostró que los modelos son estadísticamente confiables; con la única excepción del modelo de Densidad, el cual no cumplió con la totalidad de los supuestos de residuales.

Tabla 10. Modelos simples de las variables de riqueza, densidad, biomasa, riqueza funcional y divergencia funcional con respecto a la profundidad. *Modelo con supuestos de residuales no aprobados.

Tipo de modelo	Variable dependiente	Estimador	t	Valor p	r ²
Lineal	Riqueza	$\beta_0 = 21.97$	13.71	$1.08e^{-08}$	0.71
		$\beta_1 = -0.2$	-5.43	0.00015	
Exponencial negativo	Densidad*	$\beta_1 = -2.07$	-3.51	0.0056	0.79
Lineal	Biomasa	$\beta_0 = 86.62$	5.04	0.00051	0.37
		$\beta_1 = -0.89$	-2.41	0.037	
Lineal	FRic	$\beta_0 = 0.15$	5.61	0.00011	0.47
		$\beta_1 = -0.0019$	-3.26	0.0069	
Lineal	FDiv	$\beta_0 = 0.93$	107.21	$<2e^{-16}$	0.43
		$\beta_1 = -0.00058$	-2.99	0.011	

- **Diferenciación funcional de acuerdo con la profundidad**

El PCA realizado con el total de las muestras tuvo un porcentaje de varianza acumulada del 83.66%. Los porcentajes de los PCA de la zona superior e inferior mostraron una varianza acumulada de 83.21% y 83.97%, respectivamente (Tabla 10).

Tabla 11. Detalles de los resultados obtenidos del análisis de componentes principales. *Eigenvalue* y porcentaje de varianza del total de las muestras y de cada zona: superior e inferior.

Muestra		PC1	PC2
Total	<i>Eigenvalue</i>	40.73	10.30
	% varianza	66.78	16.89
Zona superior	<i>Eigenvalue</i>	28.64	7.14
	% varianza	66.60	16.62
Zona inferior	<i>Eigenvalue</i>	27.16	6.43
	% varianza	67.90	16.06

Las gráficas del espacio funcional de la zona superior e inferior mostraron gran similitud (Figura 27). Considerando el total del espacio funcional de las muestras, el porcentaje de espacio funcional ocupado por la zona superior fue de 90.01%, mientras que el porcentaje de la zona inferior fue de 84.92%. Ambas zonas compartieron el 94.35% del espacio funcional total.

La mayor parte de las especies se agruparon homogéneamente, con excepción de las especies *Chromis atrilobata*, *Chromis limbaughi*, *Thalassoma lucasanum*, *Abudefduf troschelii*, *Johnrandallia nigristrostris* y *Chaetodon humerali*, quienes se separaron notoriamente del grupo principal. La especie generalista *Chromis atrilobata*, sobresalió por ser la más diferenciada entre las dos zonas, en términos funcionales.

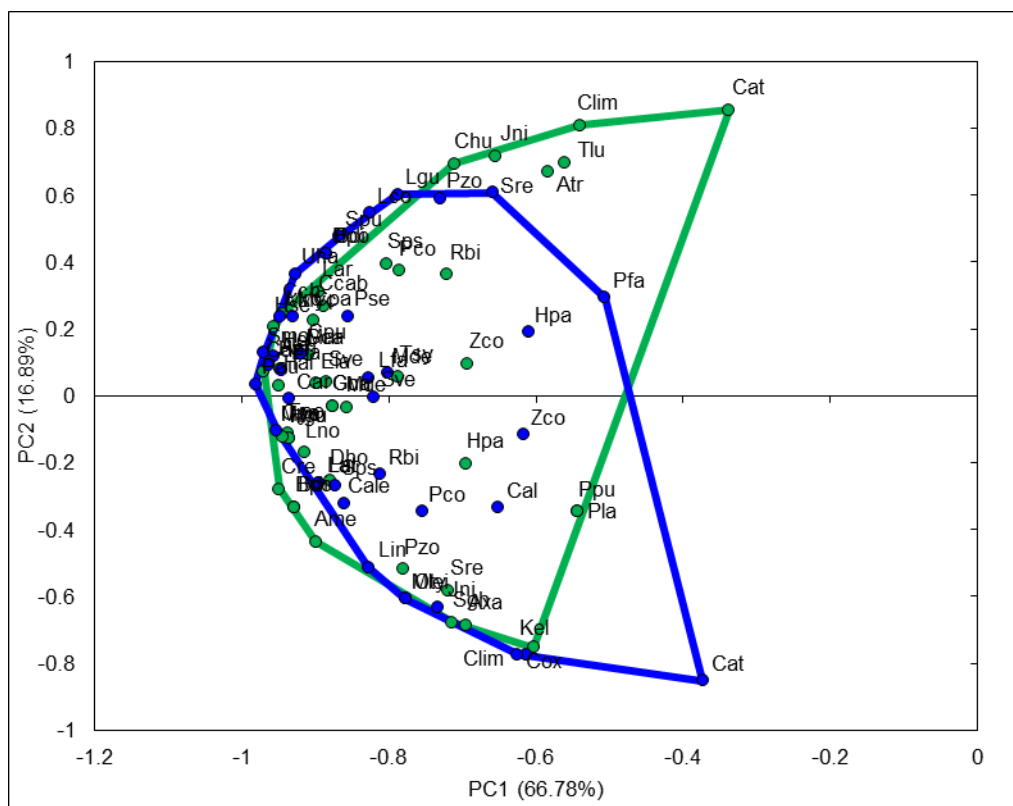


Figura 27. Espacio funcional de la zona superior y la zona inferior, según los resultados del análisis de componentes principales. El porcentaje de varianza corresponde al análisis del total de muestras. Los códigos de las especies se muestran en el Anexo C.

3.2.9 Influencia de las variables ambientales en la comunidad íctica

Las variables ambientales temperatura, oxígeno disuelto e intensidad lumínica disminuyeron con la profundidad, mientras que los niveles de pH mostraron un aumento a mayores profundidades (Figura 28). En cuanto al tipo de sustrato, se observó un notable aumento en el componente arena en los transectos de mayor profundidad y una ligera disminución en los componentes gravilla y roca (Figura 29A). En términos de cobertura, la composición de las zonas superior e inferior variaron notablemente; la proporción de algas, corales escleractíneos e invertebrados sésiles disminuyó con la profundidad. Por el contrario, la proporción de gorgonias aumento considerablemente en la zona inferior. Las algas coralinas incrustantes y el coral negro se presentaron únicamente en la zona inferior (Figura 29B).

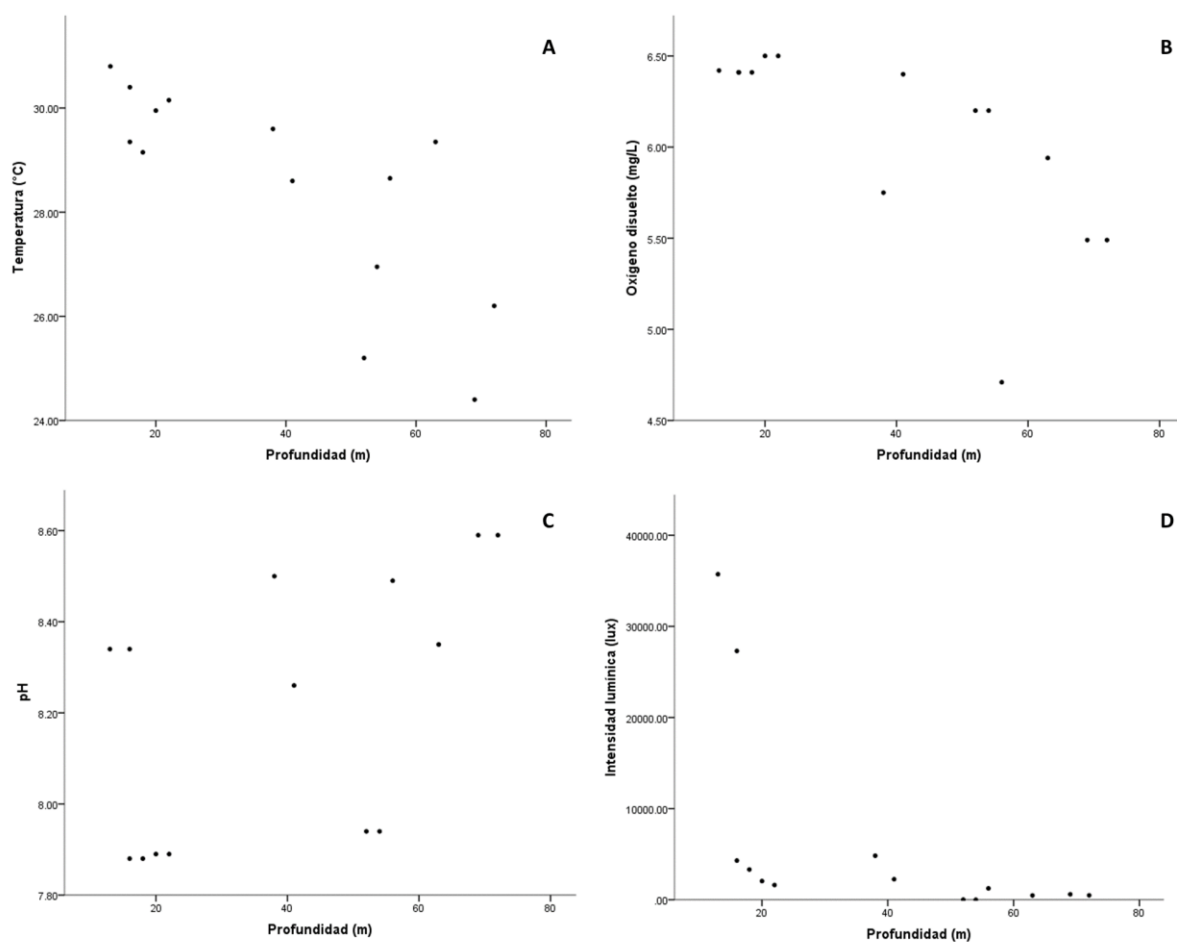


Figura 28. Variables ambientales de temperatura (A), oxígeno disuelto (B), pH (C) e intensidad lumínica (D) relacionadas con la profundidad.

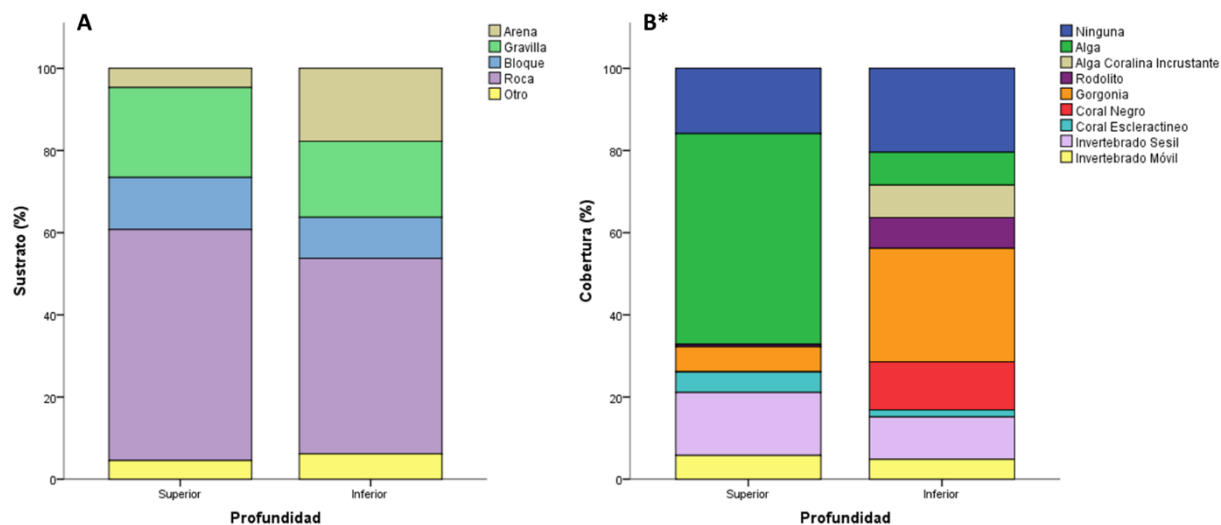


Figura 29. Proporción de tipo de sustrato (A) y cobertura (B) en transectos de la zona superior (profundidad menor a 30 metros) y transectos de la zona inferior (profundidad mayor a 30 metros). *Porcentaje <1%. Superior: rodolito y coral negro.

• Análisis de redundancia

El análisis de redundancia realizado con la cobertura no proporcionó un modelo estadísticamente significativo ($p > 0.05$). Sin embargo, el análisis de redundancia considerando el sustrato, mostró que las variables profundidad, temperatura, oxígeno disuelto, pH, intensidad lumínica y los componentes del sustrato: arena, roca y bloque, influyeron en la biomasa registrada en el presente estudio ($R^2=0.74$, $R^2_{(adj)}=0.17$, $p<0.05$) (Tabla 11 y 12). Particularmente la variable *otro*, como uno de los componentes del sustrato, no representó varianza significativa en el análisis.

Tabla 12. Resultados del análisis de redundancia (RDA) con las variables profundidad, temperatura, oxígeno disuelto, pH, intensidad lumínica y 4 componentes del sustrato.

	Partición de varianza		ANOVA	
	Inercia	Proporción	F	p-valor
Restringida	39.47	0.7447	1.2962	0.016
Sin restricción	13.53	0.2553		

Tabla 13. Eigenvalue restringidos (RDA 1-9) y no restringidos (PCA 1-4) obtenidos del análisis de redundancia, con su respectiva contribución a la varianza.

	Eigenvalue	Proporción explicada		Eigenvalue	Proporción explicada
RDA1	8.6996	0.1641	PC1	4.00103	0.07549
RDA2	6.8421	0.1291	PC2	3.57323	0.06742
RDA3	5.8746	0.1108	PC3	3.46785	0.06543
RDA4	4.41316	0.08327	PC4	2.49048	0.04699
RDA5	3.53896	0.06677			
RDA6	3.0105	0.0568			
RDA7	2.87677	0.05428			
RDA8	2.37997	0.04491			
RDA9	1.83169	0.03456			

De acuerdo con los valores restringidos obtenidos en el primer eje canonico, las variables que explican en mayor medida la biomasa presente en cada transecto fueron profundidad, pH, oxígeno disuelto y temperatura, en orden descendiente. Por su parte, la variable intensidad lumínica fue la única variable explicativa con valor mayor a 0.5 en el segundo eje canónico (Tabla 13).

Tabla 14. Valores de varianza restringida de las variables ambientales, obtenidos del análisis de redundancia (RDA).

Variable	RDA1	RDA2	RDA3	RDA4	RDA5	RDA6
Profundidad	-0.90	0.26	-0.02	0.09	0.14	0.14
Temperatura	0.56	-0.43	-0.01	0.28	0.06	-0.13
Oxígeno disuelto	0.77	-0.11	0.00	-0.03	0.08	-0.12
pH	-0.79	-0.31	0.16	-0.10	-0.08	-0.34
Intensidad lumínica	0.29	-0.60	0.61	-0.13	-0.24	-0.26
Arena	-0.33	0.31	-0.05	-0.14	-0.16	0.62
Gravilla	-0.21	0.13	0.62	-0.45	-0.15	-0.50
Bloque	0.21	-0.22	-0.10	0.73	-0.42	-0.28
Roca	0.49	-0.10	-0.25	0.26	0.57	0.08

- **Modelo lineal generalizado**

Los resultados de la selección de los GLM indicaron de manera general, que las variables con más influencia en la abundancia de especies (densidad y biomasa), riqueza y diversidad taxonómica (número de especies y Shannon-Wiener) y la diversidad funcional (FD_o, Fric y Fdiv) fueron la profundidad, temperatura, oxígeno disuelto y pH (Tabla 14). En el caso de la Feve, no fue posible calcular una pseudo R² debido a que no se logró construir *null deviance*.

Las variables temperatura y pH influyeron significativamente en 4 distintos modelos. Los modelos de biomasa, FD_Q y Fric fueron los únicos construidos con una sola variable predictora; de estos modelos, la variable temperatura influyó significativamente (valores $p < 0.05$) en la biomasa y en la riqueza funcional, mientras que los niveles de pH influyeron en el índice de entropía cuadrática Rao.

Tabla 15. Modelos lineales generalizados (GLM) de variables bióticas (densidad, biomasa, riqueza y diversidad de Shannon-Wiener de especies, entropía cuadrática de Rao y los índices funcionales de riqueza, equidad y divergencia) relacionadas con las variables ambientales y análisis ANOVA de cada variable explicativa. Porcentaje de variación R^2 , valores de desviación (modelo nulo y residual) y valor de AIC de cada modelo.

Modelo				GLM		ANOVA	
Variable de respuesta	pseudo R ²	AIC	Coefficientes	z-valor	p-valor	X ²	p-valor
Densidad	70.42	188.64	Intercepto	2.87	<0.05		
			Temperatura	9.22	<0.001	150.97	<0.001
			OD	-3.18	<0.05	150.97	0.97
			pH	-3.03	<0.05	113.94	<0.001
			OD x pH	3.25	<0.05	103.35	<0.05
Null deviance:	349.4, 13 _{gl}						
Residual deviance:	103.35, 9 _{gl}						
Biomasa	99.99	341.16	Temperatura	54.74	<0.001	15	<0.001
Null deviance:	2435400, 14 _{gl}						
Residual deviance:	15.32, 13 _{gl}						
Riqueza spp	99.47	70.073	Profundidad	-2.24	<0.05	335.64	<0.001
			Temperatura	22.86	<0.001	3.82	<0.001
Null deviance:	715.45, 14 _{gl}						
Residual deviance:	3.82, 12 _{gl}						
Shannon spp	44.34	17.337	Intercepto	2.83	<0.05		
			OD	-2.83	<0.05	1.018	0.92
			pH	-2.82	<0.05	1.017	0.93
			OD x pH	2.83	<0.05	0.567	<0.05
Null deviance:	1.02, 13 _{gl}						
Residual deviance:	0.57, 10 _{gl}						
RaoQ	29.51	-91.986	Intercepto	3.78	<0.05		
			pH	-2.24	<0.05	0.08	<0.05

Null deviance: 0.11, 13_{gl}

Residual deviance: 0.08, 12_{gl}

Fric	37.73	-48.392	Intercepto	3.08	<0.05		
			Temperatura	-3.00	<0.05	14.116	<0.001

Null deviance: 22.67, 13_{gl}

Residual deviance: 14.12, 12_{gl}

FEve	-	-49.099	Profundidad	-3.61	<0.05	5.093	
			pH	39.30	<0.001	0.025	<0.001

Null deviance: -

Residual deviance: 0.03, 12_{gl}

FDiv	63.83	-78.072	Intercepto	11.33	2.10E-07	-	-
			Profundidad	4.33	<0.05	0.003	<0.001
			OD	2.56	<0.05	0.002	<0.05

Null deviance: 0.01, 13_{gl}

Residual deviance: 0.002, 11_{gl}

3.2.10 Distinción de especies por su presencia en diferentes zonas

- **Ordenamiento Olmstead-Tukey**

Los diagramas O-T mostraron especies localizadas en los límites de clasificación. Sin embargo, en la ordenación de la zona superior, así como en la inferior, fue evidente la clasificación de algunas especies según su frecuencia y densidad.

En la zona superior las especies dominantes fueron *Acanthurus xanthopterus*, *Balistes polylepis*, *Bodianus diplotaenia*, *Canthigaster punctatissima*, *Caranx caballus*, *Chaetodon humeralis*, *Chanos chanos*, *Chromis atrilobata*, *Diodon holocanthus*, *Haemulon sexfasciatum*, *Holacanthus passer*, *Johnrandallia nigrirostris*, *Lutjanus argentiventris*, *Lutjanus novemfasciatus*, *Mulloidichthys dentatus*, *Paranthias colonus*, *Prionurus laticlavus*, *Prionurus punctatus*, *Scarus ghobban*, *Serranus psittacinus*, *Stegastes rectrifraenum*, *Thalassoma lucasanum*, *Zanclus cornutus*. Las especies típicas o constantes fueron representadas por

Epinephelus labriformis, *Mycteroperca rosacea* y *Mycteroperca* sp; mientras que las especies *Abudefduf troschelii*, *Halichoeres* sp y *Trachurus symmetricus* fueron ocasionales o también catalogadas como oportunistas. Por último, las especies raras fueron *Arothron meleagris*, *Caranx* sp, *Chromis limbaughi*, *Cephalopholis panamensis*, *Chilomycterus reticulatus* y *Hoplopagrus guentherii* (Figura 30).

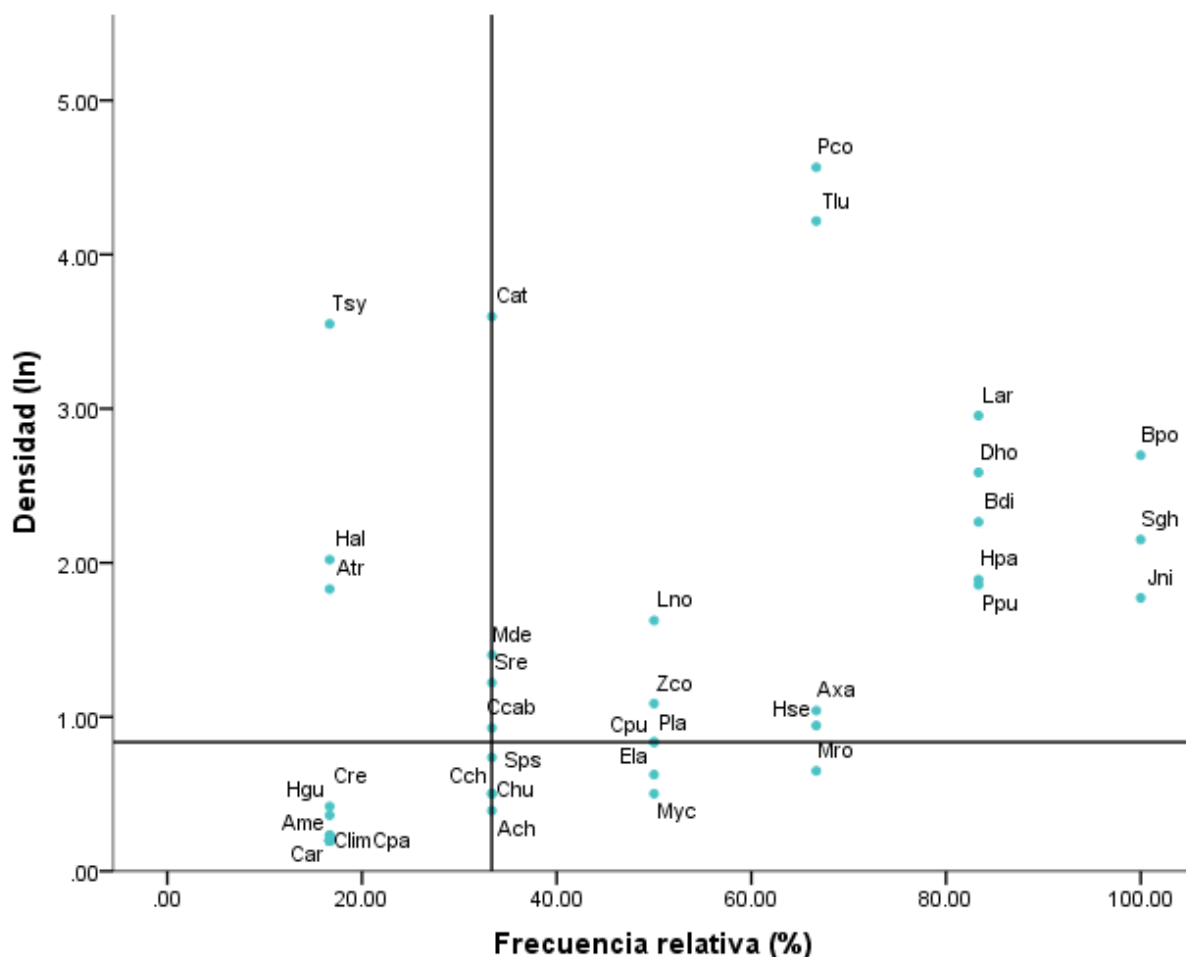


Figura 30. Diagrama Olmeasted-Tukey con especies presentes en profundidades menores a los 30 metros.

En el caso de la zona inferior las especies dominantes fueron *Balistes polylepis*, *Bodianus diplotaenia*, *Chromis alta*, *Chromis limbaughi*, *Halichoeres* sp, *Holacanthus passer*, *Johnrandallia nigrirostris*, *Liopropoma fasciatum*, *Lutjanus argentiventris*, *Mulloidichthys dentatus*, *Paranthias colonus*, *Pristigenys serrula*, *Prognathodes falcifer*, *Serranus psittacinus*, *Stegastes rectrifraenum* y *Sufflamen verres*. Finalmente, las especies típicas o constantes fueron *Cirrhitichthys oxycephalus* y *Gymnothorax castaneus*. En la zona inferior no fue clasificada como ocasional o rara ninguna de las especies registradas (Figura 31).

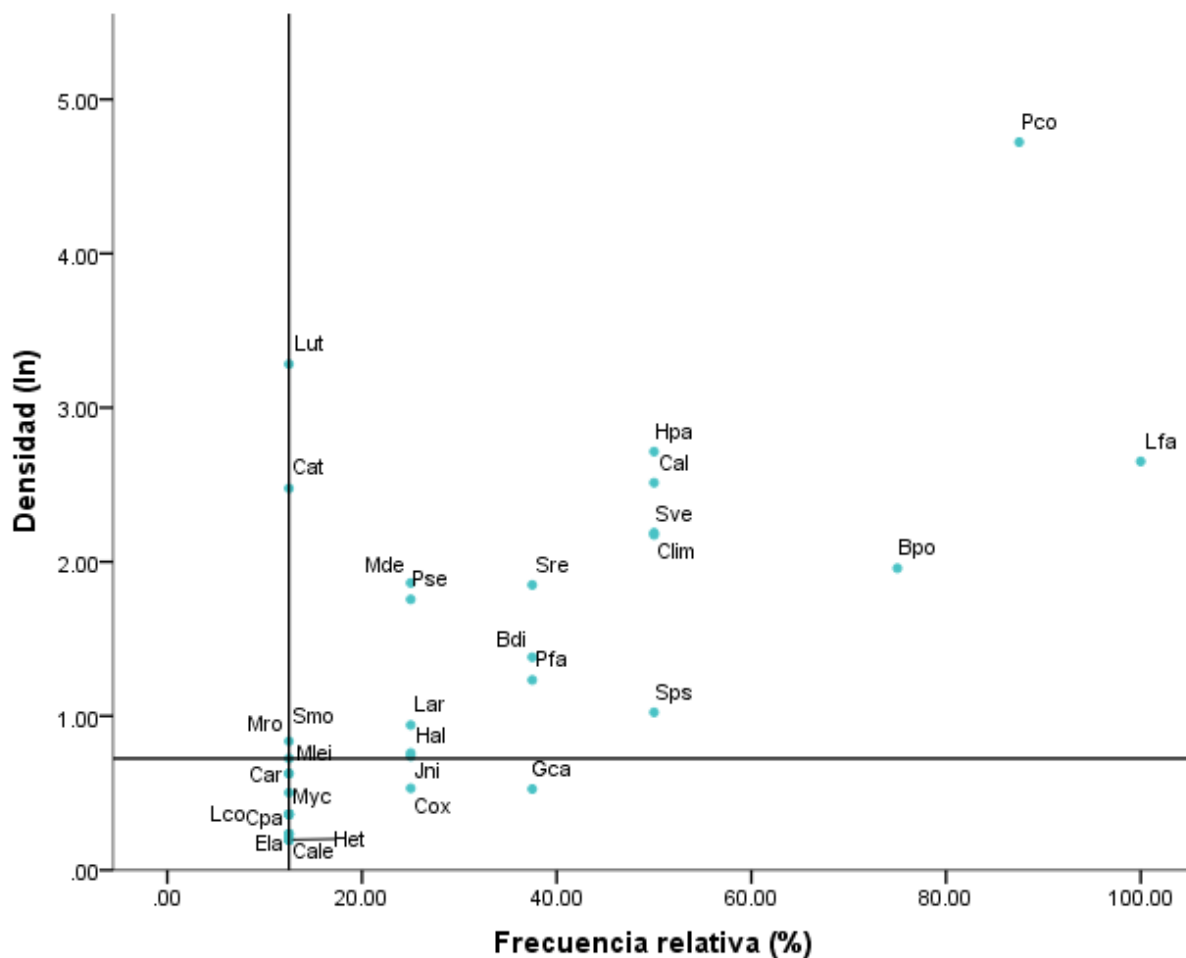


Figura 31. Diagrama Olmeasted-Tukey con especies presentes en profundidades mayores a los 30 metros.

- **Especies generalistas y especialistas**

La riqueza de especies en la zona superior e inferior fue muy similar con valores de 43 y 40 especies, respectivamente. No obstante, la composición taxonómica de cada zona reflejó una gran variabilidad. Las muestras de profundidades menores a los 30 metros registraron 21 especies exclusivas de esta zona; mientras que, en la zona inferior en profundidades mayores a los 30 metros, se registraron 18 especies exclusivas (Tabla 15).

Tabla 16. Especies especialistas de un intervalo de profundidad (zona superior: menor a 30 metros o zona inferior: mayor a 30 metros).

Especies especialistas	
Superior	Inferior
<i>Abudefduf troschelii</i>	<i>Chaenopsis alepidota</i>
<i>Acanthurus xanthopterus</i>	<i>Chromis alta</i>
<i>Arothron meleagris</i>	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>
<i>Aulostomus chinensis</i>	<i>Heteroconger sp</i>
<i>Canthigaster punctatissima</i>	<i>Liopropoma fasciatum</i>
<i>Caranx caballus</i>	<i>Lutjanus colorado</i>
<i>Chaetodon humeralis</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>
<i>Chanos chanos</i>	<i>Lutjanus inermis</i>
<i>Chilomycterus reticulatus</i>	<i>Lutjanus sp</i>
<i>Diodon holocanthus</i>	<i>Muraena argus</i>
<i>Fistularia commersonii</i>	<i>Myripristis leiognathus</i>
<i>Gymnothorax undulatus</i>	<i>Oxycirrhites typus</i>
<i>Haemulon sexfasciatum</i>	<i>Paralabrax auroguttatus</i>
<i>Hoplopagrus guentherii</i>	<i>Pristigenys serrula</i>
<i>Kyphosus elegans</i>	<i>Prognathodes falcifer</i>
<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	<i>Semicossyphus pulcher</i>
<i>Prionurus punctatus</i>	<i>Sphyrna mokarran</i>
<i>Prionurus laticlavus</i>	<i>Urobatis halleri</i>
<i>Scarus ghobban</i>	
<i>Thalassoma lucasanum</i>	
<i>Trachurus symmetricus</i>	

La estructura trófica del grupo de especies especialistas de la zona superior y la zona inferior presentó diferencias notorias. En la zona superior se registraron especies de las seis categorías tróficas, siendo los depredadores consumidores de peces y calamares los de mayor porcentaje de especies con un 33.3%, seguido de las especies de herbívoros-detritívoros con un 23.8% de especies (Figura 32A). En cuanto a la zona inferior, el mayor porcentaje de especies fueron las consumidoras de invertívoros móviles con un 44.4%, seguido de los depredadores con un 33.3%; en esta zona no se registraron especies especialistas herbívoras-detritívoras ni omnívoras (Figura 32B).

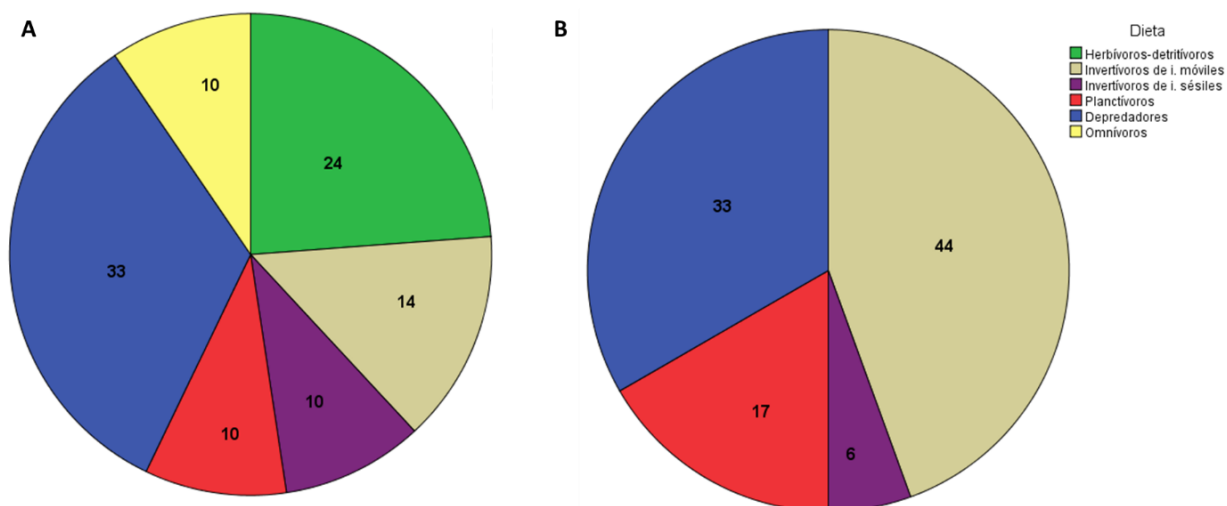


Figura 32. Porcentaje redondeado del número de especies especialista de la zona superior (A) y la zona inferior (B), según su asignación trófica.

Se registraron 22 especies presentes en ambas zonas (Tabla 16); estas especies, consideradas generalistas, fueron en su mayoría consumidores de segundo orden. El 40.9% de las especies generalistas fueron consumidoras de peces y calamares, seguidas del 22.7% por especies invertívoras consumidoras de invertebrados móviles (Figura 33).

Tabla 17. Especies generalistas presentes en profundidades de los 13 hasta los 72 metros de profundidad.

Especies generalistas

<i>Balistes polylepis</i>	<i>Lutjanus argentiventris</i>
<i>Bodianus diplotaenia</i>	<i>Mulloidichthys dentatus</i>
<i>Caranx sp</i>	<i>Mycteroperca rosacea</i>
<i>Cephalopholis panamensis</i>	<i>Mycteroperca sp</i>
<i>Chromis atrilobata</i>	<i>Paranthias colonus</i>
<i>Chromis limbaughi</i>	<i>Pomacanthus zonipectus</i>
<i>Epinephelus labriformis</i>	<i>Rypticus bicolor</i>
<i>Gymnothorax castaneus</i>	<i>Serranus psittacinus</i>
<i>Halichoeres sp</i>	<i>Stegastes rectifraenum</i>
<i>Holacanthus passer</i>	<i>Sufflamen verres</i>
<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	<i>Zanclus cornutus</i>

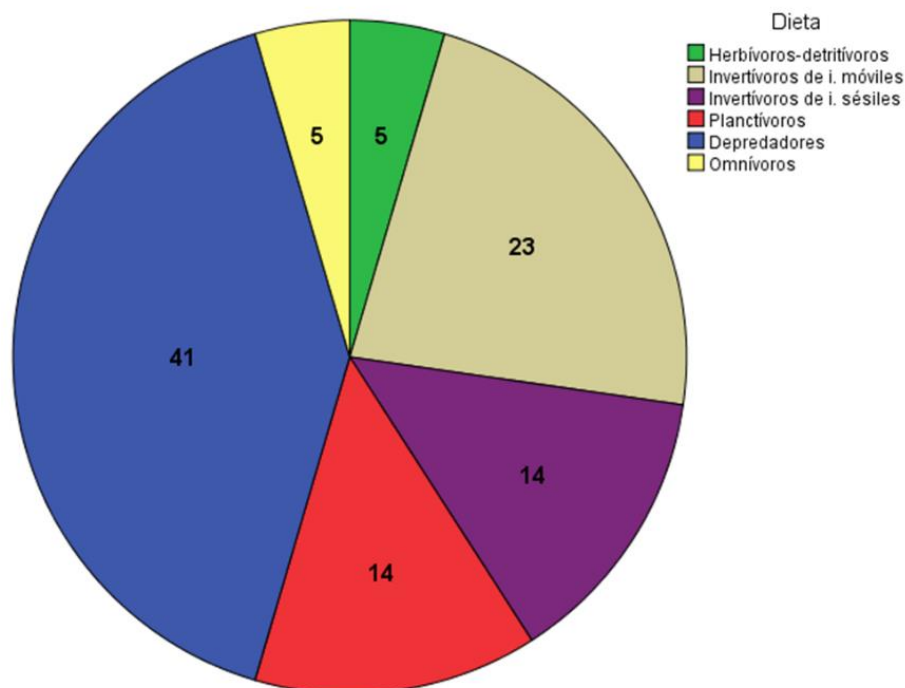


Figura 33. Porcentaje redondeado del número de especies generalistas según su asignación trófica.

- **Estructura trófica en diferentes profundidades**

El grupo con mayor densidad de peces en la zona superior e inferior fue el de planctívoros representando el 48.9% y 58.1%, respectivamente; le siguió en densidad relativa los consumidores de invertebrados móviles con 32.2% en la zona superior y 17.9% en la zona inferior. En cuanto a riqueza de especies los consumidores de peces y calamares (depredadores) fueron los de mayor número de especies, teniendo en segundo lugar a los consumidores de invertebrados móviles.

La estructura trófica en términos de número de individuos, mostró una diferencia notable con el aumento de profundidad. La densidad de herbívoros-detritívoros, invertívoros de invertebrados móviles y omnívoros disminuyó considerablemente en la zona inferior, mientras que los planctívoros tuvieron una ligera disminución (Figura 34, A).

En términos de biomasa, el grupo con mayor porcentaje fue el de depredadores; en la zona superior representaron el 68.5% y en la zona inferior el 80.4%. Proporcionalmente su aporte no varió mucho comparando ambas zonas. Sin embargo, fue el caso contrario para los grupos de herbívoros y omnívoros que disminuyeron notablemente su porcentaje en la zona inferior, hasta el 0.01% y 0.02%, respectivamente. El grupo de planctívoros disminuyó en la zona inferior mientras que el porcentaje de invertívoros consumidores de invertebrados móviles aumentó ligeramente (Figura 34, B).

Por otro lado, la riqueza de especies de herbívoros-detritívoros y omnívoros disminuyó con el aumento de la profundidad, mientras que el número de especies de invertívoros consumidores de invertebrados móviles aumento en la zona inferior. El número de especies de invertívoros consumidores de invertebrados sésiles, depredadores y planctívoros permaneció sin cambios notorios (Figura 34, C). El grupo con mayor riqueza de especies en ambas zonas fue el de depredadores consumidores de peces y calamares.

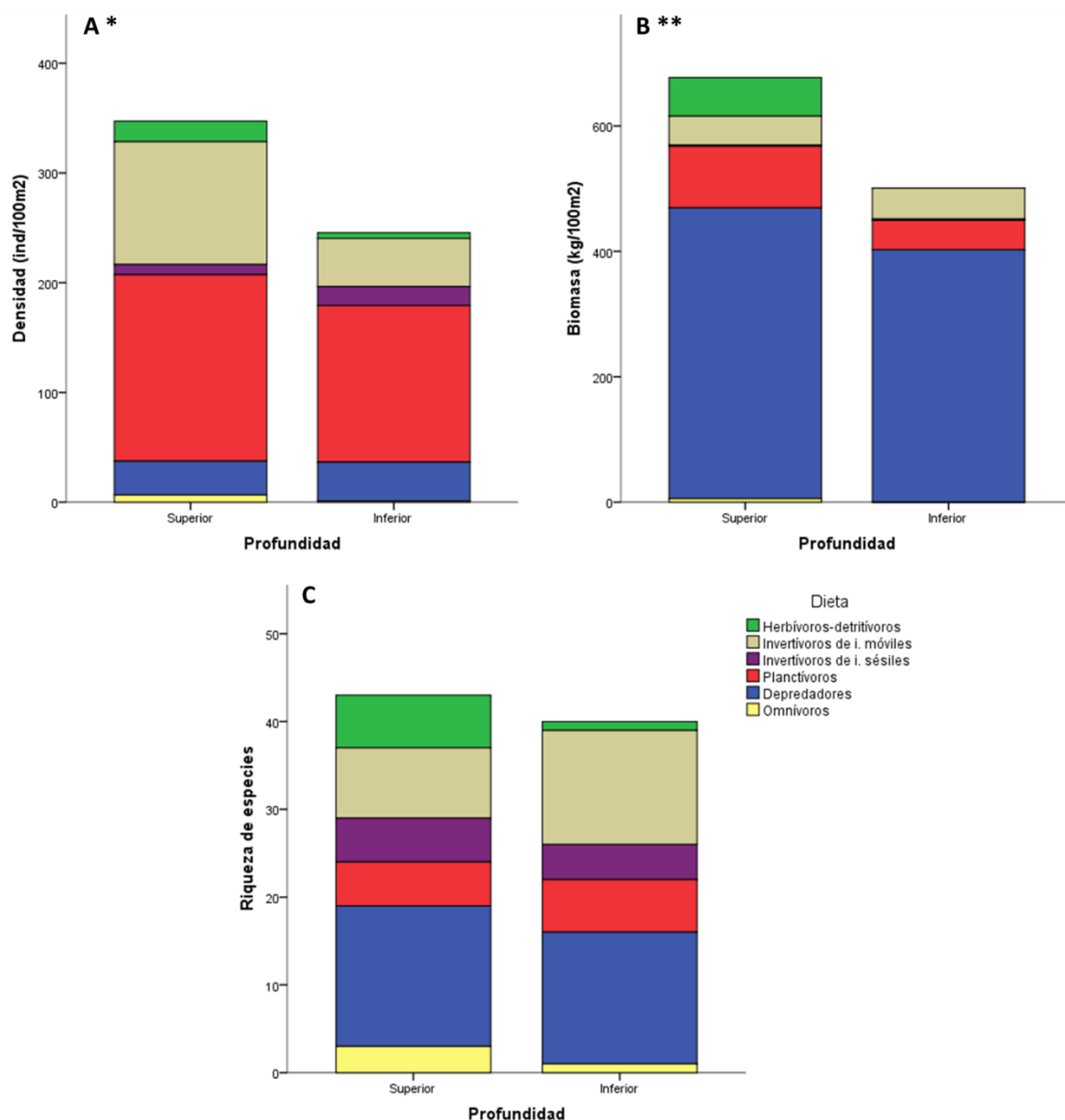


Figura 34. Comparación de la estructura trófica de la zona superior (menor a 30 metros) e inferior (mayor a 30 metros) en términos de densidad (A), biomasa (B) y riqueza de especies (C). *Porcentaje <1%. Inferior: omnívoros. **Porcentaje <1%. Superior: invertívoros de i. sésiles y omnívoros; Inferior: herbívoros, omnívoros, invertívoros de i. sésiles.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Cambios en riqueza, densidad y biomasa

El comportamiento decreciente de riqueza y abundancia registrado coincide con trabajos anteriores realizados en otras zonas del Pacífico. En una isla del sur de las Filipinas se analizaron videos de comunidades ícticas de los 10 a 80 metros de profundidad, observando alrededor de 50 especies en transectos menores a los 20 metros, mientras que en profundidades de 60 a 80 metros la riqueza se mantuvo alrededor de 10 especies; en cuanto a la abundancia como número de individuos se registró aproximadamente el doble en las muestras menores a los 40 metros comparado con las muestras de mayor profundidad (Abesamis et al., 2018). Por su parte, Coleman et al. (2018) observaron que la riqueza de especies alrededor de una isla en Micronesia presentó una disminución constante desde los 10 m hasta los 60 m, con 178 y 74 especies, respectivamente. Kane y Tissot (2017) comprobaron diferencias significativas de riqueza y abundancia de peces del oeste de Hawái entre profundidades someras (3-20 m) y mesofóticas (30-50 m); la riqueza disminuyó gradualmente de manera general, con variaciones según la región de muestreo, así mismo, la abundancia media de individuos a 10 metros de profundidad fue poco más del doble que la registrada en 50 metros. La tendencia de disminución de temperatura también se ha registrado en arrecifes rocosos de zonas templadas, por ejemplo en el sureste de Australia (Williams et al., 2019) compararon arrecifes poco profundos (20-40 m) y arrecifes mesofóticos (80-110 m), encontrando en los arrecifes menos profundos una riqueza de casi el doble de especies y una abundancia total superior al doble.

Por otro lado, un estudio realizado por Sih et al. (2017) en la Gran Barrera de Coral (Australia) comparó cuatro distintos estratos: mesofótico superior (54–65 metros), mesofótico medio (85–115 metros), mesofótico inferior (128–160 metros) y sub-mesofótico (179–260 metros). Sus resultados mostraron una disminución general de riqueza y abundancia en mayor profundidad, sin embargo, evidenciaron variaciones en los patrones de los distintos sitios de muestreo; por ejemplo, en uno de los sitios, la riqueza de especies aumento aproximadamente a los 150 m, mientras que la disminución de abundancia fue abrupta únicamente en uno de los sitios. Asimismo, Lindfield et al. (2016) analizaron la riqueza y abundancia de especies objetivo de pesca de los 10 a 90 m de profundidad al sur de las Islas Marianas; sus resultados mostraron un aumento de riqueza y abundancia (número de individuos), con un pico máximo en 50 y 60 metros de profundidad, respectivamente, resaltando la importancia de los ecosistemas mesofóticos como refugios para las comunidades de peces ante la presión pesquera.

Es probable que la tendencia de disminución de la densidad con relación a la profundidad esté influenciada por la respuesta de los peces a las bajas temperaturas. Esto debido a que se ha observado que los peces habitantes de zonas más profundas, con baja temperatura, parecen estar en condiciones metabólicas que favorecen un crecimiento más lento, con mayor longevidad pero con una capacidad reproductiva menor en términos de número de descendientes (Goldstein et al., 2016), lo cual estaría limitando el tamaño de población. En otros casos, al analizar la relación talla-fecundidad en arrecifes someros y mesofóticos, se ha observado también una menor fecundidad en mayor profundidad. Por lo anterior se sugiere la importancia de realizar estudios que involucren algún tipo de evaluación acerca de la capacidad reproductiva en peces habitantes de la zona mesofótica.

En términos de biomasa, la variación de los valores no mostró una tendencia clara. Sin embargo, el limitado tamaño de muestra podría estar encubriendo un comportamiento diferencial relacionado con las características de cada sitio muestreado. Por ejemplo, el trabajo realizado por Quimpo et al., (2019) en tres sitios localizados en las Filipinas mostró diferentes comportamientos en cuanto a riqueza, abundancia (número de individuos) y biomasa de comunidades de peces. Los sitios conocidos como Parque Natural Apo Reef (Apo), Abra de Ilog (Abra) y Patnanungan (Patn) se clasificaron con distinto grado de perturbación (baja, media y alta, respectivamente). Al comparar las comunidades presentes desde 8 hasta los 35 metros de profundidad, los resultados mostraron que, en los tres sitios la riqueza disminuyó en mayores profundidades, mientras que la abundancia aumentó en Abra y disminuyó en Apo y Patn, además, los valores de biomasa aumentaron en Apo y Abra mientras que Patn no mostró diferencias notables.

Si bien el comportamiento de los valores de biomasa en cada muestra no reveló alguna tendencia lineal en relación con la profundidad, los resultados de la comparación entre biomasa general de la zona superior y la zona inferior mostraron una notable disminución en profundidades mayores, siendo la biomasa de la zona inferior cerca del 50% en comparación con la biomasa de la zona superior. Esta importante disminución coincide con lo reportado por Andradi-Brown et al. (2016) en una isla del Caribe hondureño en profundidades desde 5 hasta 40 metros. El estudio analizó la riqueza, abundancia (número de individuos) y biomasa de la ictiofauna asociada a arrecifes coralinos. Los resultados mostraron, además de una disminución gradual de riqueza y abundancia, una abrupta disminución de biomasa a partir de los 15 metros de profundidad, presentando a partir de esta profundidad valores menores al 34% de lo que se observó a los 5 metros de profundidad.

A pesar de mantenerse un patrón más o menos consistente entre la riqueza, abundancia y biomasa de peces con relación a la profundidad, existen otros trabajos que proponen otro escenario, como lo es la

hipótesis de refugio profundo. Un ejemplo de esto es la investigación realizada por Lindfield et al. (2016), en la que hacen observaciones de comunidades de peces con objetivo de pesca, desde los 10 hasta los 90 metros de profundidad en las Islas Marianas del sur. En este trabajo se observó que los tres indicadores de la comunidad mostraban un aumento en los valores conforme aumentaba la profundidad; presentando valores máximos de biomasa a los 60 metros y 70 metros si eran incluidos los depredadores tope en la evaluación. Esta investigación enfatiza que, debido al tipo de técnica utilizada (sistema remoto de video submarino, BRUV por sus siglas en inglés) para censar a los organismos, no es óptimo hacer comparaciones con otras investigaciones donde se utilicen técnicas de censo con buceo SCUBA u otro similar. Sin embargo, aporta información acerca de la importancia del hábitat como factor limitante en la distribución vertical de peces, y no primordialmente a la profundidad.

Asimismo, un estudio de comunidades de peces realizado en arrecifes circundantes a las islas Bermudas y Curazao mostró distintos cambios desde los 45 m hasta los 80 y 130 metros de profundidad, respectivamente (Pinheiro et al., 2016). Los resultados observados en Curazao mostraron una disminución de riqueza, abundancia (número de individuos) y biomasa en mayor profundidad; mientras que, en Bermudas, los indicadores de comunidad mostraron lo opuesto, al reportar valores mayores mientras la profundidad fue mayor. Los autores resaltan las características particulares del hábitat como factor determinante en los resultados de cada sitio; ellos proponen que el componente béntico, la distancia de la plataforma continental e incluso la presión pesquera estarían influyendo notablemente en el comportamiento de la riqueza, abundancia y biomasa de estas comunidades ícticas, haciéndolas biogeográficamente distintas. El aumento de la abundancia y biomasa de peces en Bermudas fue explicado por la importante presión pesquera de la cual se tiene conocimiento en este sitio; el mantener restringida la pesca hasta cierta profundidad puede estar influyendo en la distribución de las especies de peces y crear una relación directa entre la abundancia y la profundidad.

Existen otros trabajos apoyando la teoría de los ecosistemas mesofóticos como refugios para especies con presión pesquera, uno de ellos es el publicado por Bejarano et al. (2014). Este se realizó en una zona de plataforma insular en la Parguera, Puerto Rico. Los autores reportan en la zona mesofótica (mayor a 30 metros) la presencia de peces de gran tamaño considerados amenazados por la presión pesquera, por lo que resaltan su importancia como refugios. Además, observaron la riqueza y abundancia (número de individuos) de comunidades de peces desde los 30 hasta los 70 metros de profundidad, en intervalos de 10 metros. Sus resultados mostraron que el número de especies disminuyó considerablemente a partir de los 30 metros, para después mantenerse constante hasta los 70 metros. En cuanto a la abundancia, se observó una disminución desde los 30 hasta los 70 metros.

La dirección del cambio en los valores de riqueza, densidad y biomasa de las comunidades de peces a través del gradiente vertical parece tener distintos resultados según las características de la zona de estudio, por ejemplo, la zona geográfica, distancia de la plataforma continental, características físicas del agua, así como el grado de perturbación antropogénica y natural de sistema. Otro factor de gran importancia es la clasificación artificial que se utiliza para determinar el comienzo de la zona nombrada mesofótica, ya que según los intervalos a considerar en la comparación de comunidades de peces puede resultar en una conclusión distinta sin ser necesariamente causada por las interacciones ecológicas del sistema.

Actualmente los límites superior e inferior de la zona mesofótica se han delimitado en términos de profundidad. Pocos trabajos se han referido a los límites considerando la PAR como indicador (Velasco-Lozano et al., 2020). Sin embargo, conviene resaltar la importancia de la unificación de términos en cuanto a la investigación ecológica, para procurar mayor precisión en los análisis realizados a partir de comparación de estudios. En este trabajo se propone utilizar dos criterios para la delimitación de la zona mesofótica: el primero, la PAR y el segundo, la productividad primaria del fitoplancton. Estos dos criterios se proponen considerando la importante relación entre la productividad primaria y el desempeño de los demás niveles tróficos, entendiendo como desempeño a la complejidad estructural y de interacciones que existen en un ecosistema. Considerando que diversas características físicas pueden influir en la cantidad de luz que puede penetrar en la columna de agua (ángulo de incidencia de luz en la superficie, pendiente del suelo submarino, propiedades físicas del agua, etc.) (Samuel E. Kahng et al., 2019), se propone que el límite inferior este definido como la profundidad en la que el porcentaje de PAR sea igual al 1% y en el caso del límite superior se sugiere considerar la profundidad de máxima productividad primaria.

Es probable que la delimitación de la zona mesofótica, únicamente con el porcentaje de PAR respecto a la luz incidente en la superficie, sea una manera más práctica de ubicación de la zona; sin embargo, conviene considerar que la generación de materia orgánica por medio de la fotosíntesis no requiere de un solo factor, la luz; sino que también es dependiente de la cantidad de nutrientes como son el nitrógeno y el fósforo, entre otros factores.

Independientemente de la tendencia de los valores de abundancia (número de individuos y kg de biomasa) en las diferentes comunidades en la columna de agua, los resultados del presente análisis resaltaron la importancia a nivel pesquero y de conservación de dos sitios. Uno de ellos fue Punta Lobos (subzona de uso restringido), al presentar un valor de biomasa aproximadamente tres veces mayor en comparación con las demás muestras; esto ocasionado por la dominancia de las especies de Pargo cenizo (*Lutjanus novemfasciatus*) y Pargo amarillo (*Lutjanus argentiventris*) que aportaron importantes cantidades de

biomasa y son consideradas de importancia comercial (Vázquez Arce y Plomozo Lugo, 2011). El segundo sitio fue El Bajo (subzona de aprovechamiento sustentable), albergando a tiburones martillo conocidos como Cornudas gigantes (*Sphyrna mokarran*), también con importancia comercial reconocida.

Es necesario destacar que los valores sobresalientemente altos de densidad y biomasa presentes en el sitio El Bajo, en profundidades mayores a los 30 metros, reflejan su importancia en términos de almacén de materia y energía. La presencia de grandes cardúmenes de peces cardenales (*Paranthias colonus*) y otros grupos como los lutjanidos podrían estar indicando una alta productividad y una complejidad en la cadena trófica que favorece la presencia de depredadores tope como Cornudas gigante (*Sphyrna mokarran*). Uno de los aspectos clave para la alta productividad en El Bajo es su condición de monte submarino que al combinarse con procesos oceanográficos como las corrientes de marea y remolinos, promueven la mezcla vertical de agua, derivando en una concentración de nutrientes; por otra parte, la influencia de corrientes provenientes de Bahía La Paz, aportan zooplancton y nutrientes que favorecen esta alta productividad biológica (González-Rodríguez et al., 2018). Además de las condiciones favorables de aporte de materia y energía, el origen volcánico de este tipo de ambientes provee un sustrato funcionalmente óptimo para el asentamiento de peces y otros grupos como corales, esponjas y otros invertebrados; las características fisca de este tipo de roca forman sustrato con alta complejidad estructural que se traduce en un recurso para los distintos grupos que requieren refugio o superficie de asentamiento. Como es sugerido por Aburto-Oropeza et al. (2015), la geomorfología puede ser un buen indicador de la biomasa de peces y por lo tanto de la condición general del arrecife.

Del mismo modo, Kane y Tissot (2017) investigaron los ensambles de peces en arrecifes de Hawái desde los 5 hasta los 50 metros y apoyaron que, además de la profundidad, la complejidad del hábitat, como son la abundancia y el tamaño de los refugios, podría ser un factor importante para el establecimiento de peces habitantes de la zona mesofótica, como lo es para los de las zonas menos profundas.

Lo anterior puede visualizarse al comparar las distintas características de los sitios muestreados en el presente trabajo. El Bajo se diferenció notoriamente con mayor complejidad estructural del hábitat, en comparación con Punta Lobos que se caracteriza por ser una gran extensión de pared y Pailebote por conformarse de grandes rocas dispersas en terreno arenoso.

Anteriormente se ha propuesto que las características del hábitat funcionan como un factor limitante en la distribución vertical de las especies ícticas (Lindfield et al., 2016) y que la composición de las comunidades

bénticas puede ser un fuerte influyente en las diferencias de los conjuntos de peces habitantes en distintas profundidades (Pinheiro et al., 2016; Rosa et al., 2016).

4.2 Índices de distinción taxonómica

La diferenciación taxonómica promedio mostró que, en profundidades mayores, las especies tenían una mayor distancia filogenética, con mayor variedad de taxones de niveles superiores. Los conjuntos de peces presentes en transectos realizados en mayor profundidad presentaron mayor equitatividad en el árbol taxonómico. Esto puede relacionarse a la disminución de nicho ecológico en mayor profundidad, donde las condiciones específicas de temperatura, oxígeno disuelto, luz y disponibilidad de alimento restringen la presencia de ciertas especies, mientras que otras capaces de coexistir en estas condiciones pueden ocupar este espacio funcional.

Los mayores valores de distinción taxonómica promedio presentes en mayor profundidad coincidieron con los de menor riqueza de especies. Es posible que este resultado refleje una condición de respuesta ante las condiciones ambientales en las que habitan los peces, las interacciones ecológicas y la ocupación de nichos ecológicos. Anteriormente, se han utilizado los índices de distinción taxonómica y distinción taxonómica promedio para ofrecer un panorama de la respuesta de los organismos ante condiciones de estrés ambiental. Un ejemplo relevante es el trabajo publicado por Bates et al. (2005) en donde analizan distintos grupos de algas. Sus resultados muestran una relación inversa entre la distinción taxonómica promedio y la riqueza de especies; es decir que los sitios presuntamente impactados presentaban valores mayores de distinción taxonómica promedio. Estos hallazgos resultan relevantes debido a que un hábitat con condiciones restrictivas, como lo es la zona mesofótica, podría simular un hábitat con características relativamente estresantes.

4.3 Índices estructurales

Los resultados obtenidos en los índices de diversidad de Shannon-Wiener y equidad de Pielou utilizando especies y entidades funcionales evidenciaron una tendencia completamente aleatoria, lo que llevó a pensar en dos posibles explicaciones de este resultado. La primera fue que los índices convencionales de

la estructura comunitaria probablemente sean ineficaces al momento de desentrañar patrones que muestren el funcionamiento de las especies ante su entorno, por lo que sea necesario poner mayor énfasis en estudios enfocados a la diversidad funcional, capaces de describir los procesos que subyacen en las interacciones ecológicas. La segunda, que debido al reducido tamaño de muestra no fue posible vislumbrar alguna tendencia que reflejara el comportamiento de la comunidad, en términos de la importancia relativa de cada especie y su relación con la profundidad.

4.4 Redundancia ecológica

Con respecto a la redundancia funcional, los resultados de la regresión entre especies y entidades funcionales, utilizando valores de riqueza y de diversidad de Shannon-Wiener, representaron un escenario extremo de baja redundancia con una relación lineal positiva y una pendiente cercana al modelo tipo A₂, según los estándares de Micheli y Halpern (2005). A pesar de que siete entidades funcionales fueron representadas por más de una especie, la baja redundancia muestra la vulnerabilidad ante la pérdida de especies a la que se enfrenta esta zona de arrecifes.

Por otro lado, la elección de seis rasgos funcionales para categorizar las 61 especies taxonómicas presentadas en este trabajo pudo haber sido el motivo de la baja redundancia, ya que podría considerarse un número de rasgos elevados para el tamaño de muestra representada. Aunque la aseveración anterior podría disminuir la veracidad de los resultados del presente estudio; la elección de los rasgos funcionales estuvo fundamentada en su completa capacidad de representar la ecología del grupo de peces (Mouillot et al., 2014; Olivier et al., 2018; Ramírez-Ortiz et al., 2020).

Es un hecho que la diversidad funcional siempre estará vinculada a la riqueza de especies taxonómicas (Cadotte et al., 2011), como se observó en los resultados del índice de riqueza funcional, y que la elección del tipo y número de rasgos influirá en los resultados, y más importante aún, en las conclusiones a las que se logre llegar con los esfuerzos de investigación. Por lo anterior es importante establecer límites al momento de designar grupos funcionales. En el presente estudio se siguió un criterio de máximo número de rasgos que pudieran representar la ecología de los peces de arrecife, conservando la máxima parsimonia (Maire et al., 2015).

4.5 Índices funcionales

Con respecto al índice de entropía cuadrática es posible ver una ligera tendencia relacionada directamente con la profundidad; esto considerando una muestra tomada en Punta Lobos (ver Figura 22) como atípicamente baja. Sin embargo, esta conclusión es poco confiable debido a que es susceptible a la interpretación visual personal y no está fundamentada con resultados estadísticos debido al reducido tamaño de muestra del presente estudio. A pesar de ello, es relevante mencionar que la muestra mencionada anteriormente coincide con un ambiente tipo “pared” la cual resaltó por presentar escasa biota béntica en comparación con otra muestra tomada en el mismo sitio y con condiciones similares de profundidad.

En el caso de que la afirmación de aumento de diversidad funcional en relación con la profundidad sea verdadera, se estaría observando un comportamiento de mayor diversidad a mayores profundidades, con especies más diversas desde una perspectiva funcional (Botta-Dukát, 2005). Esto se complementaría con los resultados del índice de equidad funcional, el cual mostró una relación directa con la profundidad; representando una mayor equidad y separación funcional en mayor profundidad (Villéger et al., 2008).

Como era de esperarse, después de analizar los resultados de riqueza de especies taxonómicas, el índice de riqueza funcional disminuyó en relación con la profundidad, lo que podría reflejar que en las zonas más profundas los nichos no son ocupados en su totalidad (Mason et al., 2005). En cuanto al índice de divergencia funcional, la relación inversa observada con la profundidad podría ser el reflejo de las características ecológicas de los arrecifes profundos. Es decir, al reducirse la variación en los recursos de alimentación, debido a la limitación de luz, la diferenciación del nicho ecológico se reduce (Mason et al., 2005), haciendo que la cadena trófica se reduzca también. Esto se ve reflejado en grupos de peces principalmente carnívoros hallados en la zona mesofótica; además, dentro del grupo trófico principal en la zona mesofótica (carnívoros) se puede distinguir, según las características particulares del sitio, distintas subcategorías tróficas predominantes (zooplanctívoros, invertívoros o piscívoros).

4.6 Comparación de la comunidad íctica en términos espaciales

Los resultados del PERMANOVA resaltaron la importancia del factor profundidad y de su interacción con el sitio. Además, al comparar la biomasa de la zona superior con la de la zona inferior, sobresalió la

diferencia de aproximadamente el doble de kg en la zona superior, lo cual reafirma los resultados obtenidos al analizar el comportamiento de los valores de biomasa de cada muestra en relación con la profundidad.

El casco convexo trazado con los resultados del PCA mostró que existe una sobre posición importante entre la zona superior e inferior, con alta redundancia funcional entre las dos zonas. En aspectos funcionales, las comunidades observadas en la zona superior e inferior parecen no ser muy diferentes entre sí, al compartir el 94.35% del espacio funcional total. Lo anterior sugiere que ambas zonas podrían tener una considerable conectividad, con gran intercambio de materia y energía entre ambas zonas. Un estudio de conectividad de peces en el sitio podría aportar información valiosa para conocer más acerca de los arrecifes de la PNAES y mejorar las medidas de conservación que se tiene para el área protegida.

Es interesante observar las gráficas del área de casco convexo de cada zona, ya que las especies alejadas del agrupamiento principales (seis especies) comparten ciertas características funcionales como es su comportamiento diurno, su pequeño tamaño (7.1-30 cm), su reducido movimiento hogareño y la tendencia por formar grandes grupos, incluso de hasta más de 50 organismos (*Chromis atrilobata* y *Abudefduf troschelii*); en cuanto a la dieta *Chromis atrilobata*, *Chromis limbaughi* y *Abudefduf troschelii* son considerados planctívoros, *Johnrandallia nigristrois* y *Chaetodon humeralis* son omnívoros y finalmente *Thalassoma lucasanum* es un invertívoro consumidor de invertebrados móviles. En general resalta la forma corporal alta y comprimida, con excepción de *Thalassoma lucasanum*.

La expansión del espacio funcional observada en la zona superior y en la zona inferior (ver Figura 27), inducida por estas seis especies, muestra una gran similitud entre ambas zonas. Anteriormente se ha observado que los arrecifes rocosos pueden favorecer la riqueza funcional y proporcionar un nicho funcional diversificado (Olán-González et al., 2020). Entonces, es probable que la presencia de sustrato rocoso que permite el asentamiento de organismos bénticos y por consecuencia de peces, actúe como un compensador ante la disminución de temperatura, luz y oxígeno disuelto; necesarios para la proliferación de diversidad biológica.

4.7 Influencia de las variables ambientales en la comunidad íctica

El análisis de redundancia utilizando el componente biótico de cobertura para explicar el comportamiento de la biomasa no mostró resultados concluyentes. Sin embargo, se cree que fue debido al gran número de categorías utilizadas, considerando el tamaño de muestra utilizado en el presente trabajo. A pesar de ello se decidió utilizarlas debido a que las características observadas en cada transecto no permitieron reducir el número de categorías. Es importante señalar que las observaciones puntuales indican que los transectos en los cuales se observó mayor cobertura de organismos bénticos, fue notoriamente mayor la biomasa de peces.

A pesar de que los resultados estadísticos no reflejan una importancia significativa de las variables del sustrato y la cobertura béntica, se conserva la postura de que estos dos componentes son de gran valor para la conformación de comunidades ícticas y se sustentan de las observaciones personales y de la literatura que lo afirma (Hollarsmith et al., 2020; Kane y Tissot, 2017; Pinheiro et al., 2016; Rosa et al., 2016). Por ejemplo, Rosa et al. (2016) analizaron a las comunidades de peces del Archipiélago San Pedro y San Pablo en Brasil, de los 30 a los 90 metros de profundidad. En este estudio observaron que la estructura de los ensamblajes ícticos mantenía una relación con las variables ambientales de profundidad, cobertura béntica y complejidad del hábitat, en orden descendente. Así mismo, sugieren que el coral negro desempeña funciones importantes para el reclutamiento de peces. Esto último es muy relevante ya que la observación de los resultados del presente trabajo mostró que en profundidades mayores a los 30 metros el establecimiento de coral negro aseguraba la presencia de grandes conjuntos de peces, aun en comparación con transectos de menor profundidad pero que no presentaban a este tipo de invertebrados.

Por otro lado, los resultados del RDA con los componentes de la columna de agua y del sustrato mostraron que la biomasa presentó una relación directa con las variables de temperatura, oxígeno disuelto, intensidad lumínica. Así mismo, se observó que la relación fue inversa con las variables de profundidad y pH. Particularmente, la temperatura fue una efectiva variable predictora del comportamiento de la biomasa (según resultados del análisis RDA y GLM) y de la densidad (según GLM). Además, los resultados de los GLMs mostraron que la temperatura también es un importante predictor de la riqueza tanto taxonómica como funcional, lo cual coincide con lo reportado por Olivier et al. (2018) y Hollarsmith et al. (2020).

Además, otra variable de gran importancia es el factor de intensidad lumínica. Actualmente existe un gran interés por el estudio de los arrecifes mesofóticos y se han realizado importantes investigaciones acerca

de estos ambientes, principalmente de arrecifes coralinos (Loya et al., 2019); en el caso de los arrecifes conformados por este tipo de organismos la luz es de gran relevancia para su mantenimiento. Sin embargo, en el caso de los peces es distinto debido a que sus funciones básicas de sobrevivencia no mantienen una relación directa con la variable luz. A pesar de esto sugerimos que los ensambles de peces mantienen una relación indirecta con la luz; este argumento se fundamenta en la disponibilidad de alimento que puede ofrecer la productividad primaria a niveles tróficos superiores.

Existe evidencia de que la productividad primaria puede afectar positivamente la riqueza, la densidad y la biomasa de peces, además de la dispersión funcional (Quimbayo et al., 2019), lo cual justificaría el interés en futuras investigaciones de ecosistemas mesofóticos que relacionen indicadores de productividad con otros de comunidades icticas, para entender más profundamente los procesos y las interacciones que ocurren en este tipo de ambientes.

4.8 Distinción de especies por su presencia en diferentes zonas

En términos de densidad, el grupo de peces planctívoros fue dominante en ambas zonas de profundidad. Sin embargo, otros estudios han observado que la zona más somera, en este caso denominada zona superior, estuvo dominada por el grupo de herbívoros (Andradi-Brown et al., 2016; Kane y Tissot, 2017; Pyle et al., 2016) para después ser remplazada por planctívoros en la zona mesofótica (Kane y Tissot, 2017; Pyle et al., 2016; Rosa et al., 2016) y en otros casos se ha observado un aumento relativo de piscívoros, invertívoros y planctívoros en mayor profundidad (Fukunaga et al., 2016).

La gran densidad de peces planctívoros podría explicarse a la oportunidad del nicho en este tipo de arrecifes, con alta productividad y densidad de zooplancton, independientemente de la zona de profundidad de la que se esté analizando. Anteriormente se ha atribuido la dominancia de planctívoros en arrecifes mesofóticos al hecho de que su suministro de alimento no es dependiente de la luz y mantiene una relación con aguas relativamente frías encontradas en ambientes profundos (Rosa et al., 2016), convirtiendo al zooplancton en una importante fuente de energía para los peces habitantes de la zona mesofótica (Kahng et al., 2010). Esto daría la oportunidad de aprovechamiento de recursos a sistemas arrecifales en los que su base estructural trófica no es dependiente de organismos coralinos, independientemente de la profundidad en la que estén establecidos.

En contraste a los resultados de densidad, el análisis de la biomasa mostró que el grupo con mayor porcentaje fue el de depredadores, consumidores de peces y calamares representando siempre más del 50% de la abundancia total, en ambas zonas. Lo anterior resalta la importancia de las mediciones de abundancia considerando densidad y biomasa en conjunto, ya que los resultados obtenidos con valores de biomasa, además de los datos de densidad, proporcionarían mayor información acerca de los procesos del ciclo de nutrientes en los arrecifes y en general de los ecosistemas marinos.

Así mismo, resalto que la mayor parte de las especies generalistas fueron categorizadas como depredadores y su densidad, biomasa y riqueza de especies, no parecen estar influídas por la profundidad. Esta independencia de la profundidad se ha observado antes en otros trabajos (Abesamis et al., 2018; Fukunaga et al., 2016).

La presencia de mayor proporción de peces depredadores y su presencia en un amplio intervalo de profundidad podría explicarse debido a la misma naturaleza de estos organismos. Los peces depredadores suelen tener una anatomía más eficiente en términos de movilidad, con aletas caudales furcadas y pedúnculo caudal relativamente corto. Estas características les confieren una ventaja de desplazamiento entre arrecifes someros y mesofóticos, frente a otros grupos. Asimismo, Bridge et al., (2016) observaron que los peces con aletas caudales de formas lunadas y con filamentos poseían, además de mayor movilidad, propiedades hidrodinámicas que les permitían nadar con menor reacción de ondas de movimiento, produciendo vórtices de corto alcance, lo cual les confiere una gran ventaja ante las condiciones particulares de las zonas mesofóticas.

Los resultados obtenidos en esta investigación pueden aportar información base para otro tipo de trabajos con distintos objetivos; por ejemplo: las características particulares de las especies encontradas en profundidades mesofóticas, migraciones ontogenéticas, comportamiento nocturno, alimentación, formas corporales, estructuras específicas, etc.

Capítulo 5. Conclusiones

- Se registraron 61 especies taxonómicas categorizadas en 53 entidades funcionales, lo cual mostró una baja redundancia funcional en las comunidades censadas.
- La comparación de la riqueza de especies de la zona superior con la zona inferior mostró que el número específico de especies es muy similar (43 y 40, respectivamente). Sin embargo, el ensamblaje íctico presentó diferencias importantes de recambio de especies.
- La especies presentes en mayor profundidad presentaron mayor distancia filogenética y los valores de distinción taxonómica ($\Delta+$) promedio fueron más altos en estas profundidades.
- Los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y equidad de Pielou (J') no tuvieron relación con la profundidad.
- El índice de diversidad funcional de entropía cuadrática (FD_Q) y el de equidad ($FEve$) mostraron relación directa con la profundidad.
- El índice de divergencia funcional ($FDiv$) presentó una relación inversa con la profundidad, reflejando la reducción en la diferenciación del nicho ecológico.
- La densidad de peces disminuyó en relación con la profundidad.
- La biomasa de peces fue significativamente menor en la zona inferior, y su disminución fue asociada a la profundidad y su interacción con el factor sitio.
- El espacio funcional para los peces de la zona superior y la zona inferior tienen gran similitud entre sí.
- Las variables más importantes para la conformación de ensamblajes ictiofaunísticos fueron la profundidad, la temperatura, la cobertura béntica y las características abióticas del hábitat.
- El grupo trófico de peces herbívoros-detritívoros disminuyó con la profundidad.

- Los peces depredadores consumidores de peces y calamares fueron dominantes en ambas zonas de profundidad.

A partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo, se comprueba la hipótesis de disminución de riqueza, densidad y biomasa de peces conforme la profundidad es mayor. Por otro lado, la diversidad medida como distinción taxonómica y diversidad de Shannon-Wiener, no mostró ningún tipo de tendencia relacionada a la profundidad. Por su parte, la diversidad funcional reflejó un probable aumento con relación a la profundidad; mientras que el espacio funcional no mostró diferencias relevantes entre la zona superior y la zona inferior.

Literatura citada

- Abesamis, R. A., Langlois, T., Birt, M., Thillainath, E., Bucol, A. A., Arceo, H. O., Russ, G. R. 2018. Benthic habitat and fish assemblage structure from shallow to mesophotic depths in a storm-impacted marine protected area. *Coral Reefs*, 37(1), 81–97. doi:10.1007/s00338-017-1635-0
- Aburto-Oropeza, O., Ezcurra, E., Moxley, J., Sánchez-Rodríguez, A., Mascareñas-Osorio, I., Sánchez-Ortiz, C., Erisman, B., Ricketts, T. 2015. A framework to assess the health of rocky reefs linking geomorphology, community assemblage, and fish biomass. *Ecological Indicators*, 52, 353–361. doi:10.1016/j.ecolind.2014.12.006
- Allgeier, J. E., Yeager, L. A., Layman, C. A. 2013. Consumers regulate nutrient limitation regimes and primary production in seagrass ecosystems. *Ecology*, 94(2), 521–529. doi:10.1890/12-1122.1
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46. doi:10.1046/j.1442-9993.2001.01070.x
- Andradi-Brown, D. A., Gress, E., Wright, G., Exton, D. A., Rogers, A. D. 2016. Reef fish community biomass and trophic structure changes across shallow to upper- Mesophotic reefs in the mesoamerican barrier reef, Caribbean. *PLoS ONE*, 11(6), 1–19. doi:10.1371/journal.pone.0156641
- Armstrong, R. A., Pizarro, O., Christopher, R. 2019. Underwater robotic technology for imaging mesophotic coral ecosystems. En Yossi Loya, K. A. Puglise, & T. C. L. Bridge (Eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems* (Vol. 12). doi:10.1007/978-3-319-92735-0
- Bates, C. R., Saunders, G. W., Chopin, T. 2005. An assessment of two taxonomic distinctness indices for detecting seaweed assemblage responses to environmental stress. *Botanica Marina*, 48(3), 231–243. doi:10.1515/BOT.2005.034
- Bejarano, I., Appeldoorn, R. S., Nemeth, M. 2014. Fishes associated with mesophotic coral ecosystems in La Parguera, Puerto Rico. *Coral Reefs*, 33(2), 313–328. doi:10.1007/s00338-014-1125-6
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P. 2018. Numerical Ecology with R. En R. Gentleman, K. Hornik, & G. Parmigiani (Eds.), *Numerical Ecology with R* (2a ed.). Springer, Zúrich. doi:10.1007/978-1-4419-7976-6
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 533–540. doi:10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x
- Bridge, T. C. L., Luiz, O. J., Coleman, R. R., Kane, C. N., Kosaki, R. K. 2016. Ecological and morphological traits predict depth-generalist fishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823). doi:10.1098/rspb.2015.2332
- Burnham, K. P., Overton, W. S. 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, 65, 623–633.

- Burnham, K. P., Overton, W. S. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60, 927–936.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., Mirotchnick, N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–1087. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
- Capuzzo, E., Lynam, C. P., Barry, J., Stephens, D., Forster, R. M., Greenwood, N., McQuatters-Gollop, A., Silva, T., van Leeuwen, S. M., Engelhard, G. H. 2018. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. *Global Change Biology*, 24(1), e352–e364. doi:10.1111/gcb.13916
- Chao, A. 1984. Non-parametric estimation of the classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11, 265–270. doi:10.2307/4615964
- Chao, A. 1987. Estimating the Population Size for Capture-Recapture Data with Unequal Catchability. *Biometrics*, 43(4), 783–791. doi:10.2307/2531532
- Chiarucci, A., Enright, N. J., Perry, G. L. W., Miller, B. P., Lamont, B. B. 2003. Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity and Distributions*, 9(4), 283–295. doi:10.1046/j.1472-4642.2003.00027.x
- Childress, J. J. 1995. Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals? *Trends in Ecology & Evolution*, 10(1), 30–36. doi:10.1016/S0169-5347(00)88957-0
- Clarke, K. R., Warwick, R. M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35, 523–531. doi:10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x
- Clarke, K. R., Warwick, R. M. 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: Weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series*, 184, 21–29. doi:10.3354/meps184021
- Clarke, K. R., Warwick, R. M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: Variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 265–278. doi:10.3354/meps216265
- Coleman, R. R., Copus, J. M., Coffey, D. M., Whitton, R. K., Bowen, B. W. 2018. Shifting reef fish assemblages along a depth gradient in Pohnpei, Micronesia. *PeerJ*, 6, 1–30. doi:10.7717/peerj.4650
- Colwell, R. K., Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 345, 101–118.
- CONANP-SEMARNAT. 2014. Programa de Manejo Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo. En CONANP-SEMARNAT. México, D.F.
- Dahlgren, C. P., Eggleston, D. B. 2000. Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology*, 81(8), 2227–2240. doi:10.1890/0012-9658(2000)081[2227:EPUOHS]2.0.CO;2

- Dawkins, M., Sherrill, L., Fieldhouse, K., Hoogs, A., Richards, B., Zhang, D., Prasad, L., Williams, K., Lauffenburger, N., Wang, G. 2017. An open-source platform for underwater image & video analytics. *Proceedings - 2017 IEEE Winter Conference on Applications of Computer Vision, WACV 2017, (March)*, 898–906. doi:10.1109/WACV.2017.105
- Díaz, S., Cabido, M. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), 646–655. doi:10.1016/S0169-5347(01)02283-2
- Dobson, A. J. 2002. *An introduction to generalized linear models (2a ed)*. Chapman & Hall/CRC, U.S.A. doi:10.1080/02664760802695900
- Eyal, G., Tamir, R., Kramer, N., Eyal-Shaham, L., Loya, Y. 2019. The Red Sea: Israel. En Y. Loya, K. A. Puglise, & T. C. L. Bridge (Eds.), *Mesophotic coral ecosystem*. Springer: New York. pp. 199–214.
- Ezekiel, M. 1930. *Methods of correlational analysis*. J. Wiley & Sons: New York.
- Fernández-Rivera Melo, F. J., Hernández-Velasco, A., Luna, M., Lejbowicz, A., Sáenz-Arroyo, A. 2012. Protocolo de Monitoreo para reservas marinas del Golfo de California. En *Comunidad y Biodiversidad A.C. Programa Península de Baja California*. La Paz BCS, México.
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., Falkowski, P. 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237–240. doi:10.1126/science.281.5374.237
- Froese, R., Pauly, D. 2019. FishBase. Recuperado en 2020 de: www.fishbase.org
- Fukunaga, A., Kosaki, R. K., Wagner, D., Kane, C. 2016. Structure of mesophotic reef fish assemblages in the Northwestern Hawaiian Islands. *PLoS ONE*, 11(7), 1–15. doi:10.1371/journal.pone.0157861
- Goldstein, E. D., D'Alessandro, E. K., Sponaugle, S. 2016. Demographic and reproductive plasticity across the depth distribution of a coral reef fish. *Scientific Reports*, 6(May), 1–12. doi:10.1038/srep34077
- González-Rodríguez, E., Trasviña-Castro, A., Ramos-Rodríguez, A. 2018. El Bajo De Espíritu Santo ; Punto Caliente De Abundancia Biológica. *CICIMAR Oceánides*, 33(1), 13–22.
- Gower, J. C. 1987. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27(4), 857–871.
- Hinderstein, L. M., Marr, J. C. A., Martinez, F. A., Dowgiallo, M. J., Puglise, K. A., Pyle, R. L., Zawada, D. G., Appeldoorn, R. 2010. Theme section on “Mesophotic Coral Ecosystems: characterization, ecology, and management”. *Coral Reefs*, 29(2), 247–251. doi:10.1007/s00338-010-0614-5
- Hollarsmith, J. A., Ramírez-Ortiz, G., Winquist, T., Velasco-Lozano, M., DuBois, K., Reyes-Bonilla, H., Neumann, K. C., Grosholz, E. D. 2020. Habitats and fish communities at mesophotic depths in the Mexican Pacific. *Journal of Biogeography*, 1–12. doi:10.1111/jbi.13842

- Holmlund, C. M., Hammer, M. 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics*, 29, 253–268. doi:10.1016/S0921-8009(99)00015-4
- Humann, P., DeLoach, N. 2004. Reef fish identification. Baja to Panama. New World Publications, Jacksonville: Florida, USA.
- Irigoiien, X., Klevjer, T. A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuña, J. L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J. I., Hernandez-Leon, S., Agusti, S., Aksnes, D. L., Duarte, C. M., Kaartvedt, S. 2014. Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. *Nature communications*, 5(May 2013), 3271. doi:10.1038/ncomms4271
- Kaartvedt, S., Langbehn, T. J., Aksnes, D. L. 2019. Enlightening the ocean's twilight zone. *ICES Journal of Marine Science*, 76(4), 803–812. doi:10.1093/icesjms/fsz010
- Kahng, S. E., Garcia-Sais, J. R., Spalding, H. L., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., Hinderstein, L., Toonen, R. J. 2010. Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 29(2), 255–275. doi:10.1007/s00338-010-0593-6
- Kahng, Samuel E., Akkaynak, D., Shlesinger, T., Hochberg, E. J., Wiedenmann, J., Tamir, R., Tchernov, D. 2019. Light, temperature, photosynthesis, heterotrophy, and the lower depth limits of Mesophotic Coral Ecosystems. En Yossi Loya, K. A. Puglise, & T. C. L. Bridge (Eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer: New York. pp. 801–828.
- Kane, C. N., Tissot, B. N. 2017. Trophic designation and live coral cover predict changes in reef-fish community structure along a shallow to mesophotic gradient in Hawaii. *Coral Reefs*, 36(3), 891–901. doi:10.1007/s00338-017-1581-x
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. Paquete R versión 3.1.5. Recuperado en 2020 de: <https://cran.r-project.org/>
- Laughlin, D. C. 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*, 102(1), 186–193. doi:10.1111/1365-2745.12187
- León-Palmero, E., Reche, I., Morales-Baquero, R. 2019. Atenuación de luz en embalses del sur-este de la Península Ibérica. *Ingeniería del agua*, 23(1), 65–75. doi:10.4995/ia.2019.10655
- Lindfield, S. J., Harvey, E. S., Halford, A. R., McIlwain, J. L. 2016. Mesophotic depths as refuge areas for fishery-targeted species on coral reefs. *Coral Reefs*, 35(1), 125–137. doi:10.1007/s00338-015-1386-8
- Loya, Yossi, Puglise, K. A., & Bridge, T. C. L. (Eds.). 2019. *Mesophotic coral ecosystems*. doi:10.1007/978-3-319-21012-4_4

- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., Villéger, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 728–740. doi:10.1111/geb.12299
- Mann, K. H., Lazier, J. R. N. 2006. Vertical structure of the open ocean: biology of the mixed layer. En *Dynamics of Marine Ecosystems* (3a Ed.). doi:DOL: 10.1111/j.1439-0485.1993.tb00484.x
- Marañón, E., Cermeño, P., Latasa, M., Tadonléke, R. D. 2012. Temperature, resources, and phytoplankton size structure in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 57(5), 1266–1278. doi:10.4319/lo.2012.57.5.1266
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002
- Micheli, F., Halpern, B. S. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8, 391–400. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S. R., Friedlander, A., Vigliola, L., Bellwood, D. R. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(38), 13757–13762. doi:10.1073/pnas.1317625111
- Nelson, J. S., Grande, T. C., Wilson, M. V. H. 2016. *Fishes of the World* (5ta ed.). John Wiley & Sons: Hoboken, New Jersey.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., Wagner, H. 2020. *vegan: Community Ecology Package*. de Paquete R versión 3.1.5. Recuperado en 2020 de: <https://cran.r-project.org/>
- Olán-González, M., Reyes-Bonilla, H., Álvarez-Filip, L., Pérez-España, H., Olivier, D. 2020. Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 103(11), 1323–1341. doi:10.1007/s10641-020-01026-y
- Olivier, D., Loiseau, N., Petatán-Ramírez, D., Millán, O. T., Suárez-Castillo, A. N., Torre, J., Munguia-Vega, A., Reyes-Bonilla, H. 2018. Functional-biogeography of the reef fishes of the islands of the Gulf of California: Integrating functional divergence into marine conservation. *Global Ecology and Conservation*, 16(e00506), 1–15. doi:10.1016/j.gecco.2018.e00506
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J., Crisci, J. V. 2020. Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. Vazquez Mazzini, 'UMAI y AZARA, Buenos Aires.

- Pereira, P. H. C., Macedo, C. H., Nunes, J. de A. C. C., Marangoni, L. F. de B., Bianchini, A. 2018. Effects of depth on reef fish communities: Insights of a “deep refuge hypothesis” from Southwestern Atlantic reefs. *PLoS ONE*, 13(9), 1–20. doi:10.1371/journal.pone.0203072
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological diversity* (Wiley, Ed.). New York.
- Pinheiro, H. T., Goodbody-Gringley, G., Jessup, M. E., Shepherd, B., Chequer, A. D., Rocha, L. A. 2016. Upper and lower mesophotic coral reef fish communities evaluated by underwater visual censuses in two Caribbean locations. *Coral Reefs*, 35(1), 139–151. doi:10.1007/s00338-015-1381-0
- Pla, L., Casanoves, F., Di Rienzo, J. 2012. *Quantifying functional biodiversity*. Springer.
- Puglise, K. A., Hinderstein, L. M., Marr, J. C. ., Dowgiallo, M. J., Martinez, F. A. 2009. Mesophotic Coral Ecosystems Research Strategy: International Workshop to Prioritize Research and Management Needs for Mesophotic Coral Ecosystems, Jupiter, Florida, 12-15 July 2008. En NOAA Technical Memorandum NOS NCCOS 98 and OAR OER 2. Silver Spring, MD.
- Pyle, R. L. 2019. Advanced technical diving. En Yossi Loya, K. A. Puglise, & T. C. L. Bridge (Eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems* (Vol. 12). doi:10.1007/978-3-319-92735-0
- Pyle, R. L., Boland, R., Bolick, H., Bowen, B. W., Bradley, C. J., Kane, C., Kosaki, R. K., Langston, R., Longenecker, K., Montgomery, A., Parrish, F. A., Popp, B. N., Rooney, J., Smith, C. M., Wagner, D., Spalding, H. L. 2016. A comprehensive investigation of mesophotic coral ecosystems in the Hawaiian Archipelago. *PeerJ*, 2016(10), 1–45. doi:10.7717/peerj.2475
- Pyle, R. L., Copus, J. M. 2019. Mesophotic Coral Ecosystems: Introduction and overview. En Yossi Loya, K. A. Puglise, & T. C. L. Bridge (Eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer: New York. pp. 3–27.
- Pyle, R. L., Kosaki, R. K., Pinheiro, H. T., Rocha, L. A., Whitton, R. K., Copus, J. M. 2019. Fishes: biodiversity. En Yossi Loya, K. A. Puglise, & T. C. L. Bridge (Eds.), *Mesophotic Coral Ecosystems*. Springer: New York. pp. 749–777.
- Quimbayo, J. P., Dias, M. S., Kulbicki, M., Mendes, T. C., Lamb, R. W., Johnson, A. F., Aburto-Oropeza, O., Alvarado, J. J., Bocos, A. A., Ferreira, C. E. L., Garcia, E., Luiz, O. J., Mascareñas-Osorio, I., Pinheiro, H. T., Rodriguez-Zaragoza, F., Salas, E., Zapata, F. A., Floeter, S. R. 2019. Determinants of reef fish assemblages in tropical Oceanic islands. *Ecography*, 42(1), 77–87. doi:10.1111/ecog.03506
- Quimpo, T. J. R., Cabaitan, P. C., Olavides, R. D. D., Dumalagan, E. E., Munar, J., Siringan, F. P. 2019. Spatial variability in reef-fish assemblages in shallow and upper mesophotic coral ecosystems in the Philippines. *Journal of Fish Biology*, 94(1), 17–28. doi:10.1111/jfb.13848
- Rabadán Sotelo, J. A. 2018. Evaluación de la comunidad íctica en arrecifes rocosos mediante censos visuales: buceo autónomo vs. Mini-ROV. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 88 pp.

- Ramírez-Ortiz, G., Reyes-Bonilla, H., Balart, E. F., Olivier, D., Huato-Soberanis, L., Micheli, F., Edgar, G. J. 2020. Reduced fish diversity despite increased fish biomass in a Gulf of California Marine Protected Area. *PeerJ*, (8:e8885), 1–21. doi:10.7717/peerj.8885
- Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21(1), 24–43. doi:[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)
- Reyes-Salinas, A., Cervantes-Duarte, R., Morales-Pérez, R. A., Valdez-Holguín, J. E. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de la Paz, B. C. S. *Hidrobiológica*, 13(2), 103–110.
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., Gebhardt, A., Firth, D. 2020. MASS: Support Functions and Datasets for Venables and Ripley's MASS. Paquete R versión 3.1.5. Recuperado en 2020 de: <https://cran.r-project.org/>
- Robertson, D. R., Allen, G. R. 2015. Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Recuperado en 2020 de: <https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/es/pages>
- Rosa, M. R., Alves, A. C., Medeiros, D. V., Coni, E. O. C., Ferreira, C. M., Ferreira, B. P., de Souza Rosa, R., Amado-Filho, G. M., Pereira-Filho, G. H., de Moura, R. L., Thompson, F. L., Sumida, P. Y. G., Francini-Filho, R. B. 2016. Mesophotic reef fish assemblages of the remote St. Peter and St. Paul's Archipelago, Mid-Atlantic Ridge, Brazil. *Coral Reefs*, 35(1), 113–123. doi:10.1007/s00338-015-1368-x
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(4), 623–656. doi:10.1002/j.1538-7305.1948.tb00917.x
- Sih, T. L., Cappel, M., Kingsford, M. 2017. Deep-reef fish assemblages of the Great Barrier Reef shelf-break (Australia). *Scientific Reports*, 7(1), 1–18. doi:10.1038/s41598-017-11452-1
- Smith, L. I. 2002. A tutorial on Principal Components Analysis. Cornell University. Cornell University: USA. pp. 51, 52.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. 1981. *Biometry: the principles and practices of statistics in biological research*. Freeman and Company: New York.
- StatSoft, I. 2007. Statistica (data analysis software system), version 8.0. Recuperado en 2019 de www.statsoft.com
- UICN. 2018. Áreas de la Lista Verde de la UICN. Recuperado en 2020 de: <https://www.iucn.org/theme/protected-areas/our-work/iucn-green-list-protected-and-conserved-areas/iucn-green-list-areas>
- Vázquez Arce, D., Plomozo Lugo, T. 2011. Guía de identificación de pesquerías comerciales ribereñas. Baja California Sur, México. Sociedad de Historia Natural NIPARAJÁ, A.C. La Paz, B. C. S., México.

- Velasco-Lozano, M. F., Ramírez-Ortiz, G., Reyes-Bonilla, H., Hollarsmith, J. A. 2020. Fish assemblages at mesophotic depths in the Pacific: a comparison between continental and oceanic islands of Mexico. *Ciencias Marinas*, 46(4), 321–342. doi:10.7773/cm.v46i4.3112
- Villéger, S., Mason, N. W. H., Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. doi:10.1890/07-1206.1
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomie vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–1522. doi:10.1890/09-1310.1
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- Warwick, R. M., Clarke, K. R. 1995. New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress”. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 301–305. doi:10.3354/meps129301
- Warwick, R. M., Clarke, K. R. 1998. Warwick & Clarke 1998 Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35, 532–543.
- Warwick, R. M., Clarke, K. R. 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 39, 207–231.
- Weiher, E., Clarke, G. D. P., Keddy, P. A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81(2), 309–322. doi:10.2307/3547051
- Williams, J., Jordan, A., Harasti, D., Davies, P., Ingleton, T. 2019. Taking a deeper look: Quantifying the differences in fish assemblages between shallow and mesophotic temperate rocky reefs. *PLoS ONE*, 14(3), 1–20. doi:10.1371/journal.pone.0206778
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York. doi:10.1086/648138

Anexos

A. Actividades y procedimientos con herramientas computacionales

La identificación taxonómica es uno de los procedimientos base para la investigación de comunidades. La identificación in situ de organismos como son los peces resulta un desafío, ya que para un resultado exitoso deben combinarse factores como son la destreza del investigador y su experiencia en campo. La técnica tradicional de identificación apoyada de guías visuales comúnmente es complicada debido a la dificultad que implica el reconocer a cada organismo en un tiempo relativamente corto, sumado las condiciones propias del medio marino (poca visibilidad, corrientes, etc.). La posibilidad de contar con material visual de los organismos, ya sea fotografías o videos, permite al investigador identificar en laboratorio, con mayor porcentaje de éxito y sin tener la necesidad de coleccionar organismos. Además, recientemente se han introducido alternativas de identificación por medio de reconocimiento de imágenes con técnicas computacionales.

En el presente trabajo se comenzó utilizando el software VIAME (Video and Image Analytics for the Marine Environment). Este software desarrollado por Kitware Inc. en cooperación con la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) forma un sistema de código abierto creado inicialmente para la evaluación de stocks pesqueros (Dawkins et al., 2017); sin embargo, gracias a su capacidad de generar información acerca de especies, tallas y número de individuos, este puede ser empleado para estudios ecológicos. La paquetería puede descargarse gratuitamente con un conjunto de plantillas preestablecidas con algunos ejemplos de trabajos. Asimismo, existe un conjunto de ejecutables con los que es posible trabajar con imágenes o bien con el conjunto de ellas en video.

El objetivo fue que el software pudiera ubicar los organismos y clasificarlos, para ello se utilizó el ejecutable con mayor rapidez de detección dentro de las opciones con las que cuenta la paquetería. El ejecutable fue “generate_detections_using_svm_model”, este utiliza un conjunto de algoritmos de aprendizaje supervisado, que por medio de una serie de vectores es capaz de clasificar objetos; que en este caso son peces. Los resultados obtenidos no fueron precisos y el tiempo requerido para procesar un video de 10 segundos era de 4 horas. Debido a esto se decidió explorar otra alternativa computacional.

La segunda opción fue generar un detector de bordes para ubicar los objetos (peces) en transectos con gran abundancia, esto para facilitar el conteo de densidad (número de individuos). El detector se realizó en lenguaje Python basado en el algoritmo Canny Edge. Esta herramienta se utilizó únicamente en los transectos donde se encontraron cardúmenes con densidades aproximadas a los 100 individuos.

B. Ejemplo de matrices para el cálculo de índices funcionales

Tabla 18. Ejemplo de matriz de abundancia para el cálculo de índices funcionales con el paquete “FD”.

Transecto	Atr	Axa	Sgh	Spu	Tlu	Tsy	Uha	Zco
T1PL	0.00	0.00	0.00	9.16	0.00	0.00	0.00	0.00
T2PL	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.96
T3PL	0.00	7.63	8.42	0.00	0.00	10.97	0.00	4.96
T4PL	0.00	7.23	9.52	0.00	3.54	0.00	0.00	5.66
T5PL	0.00	7.40	9.70	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
T6PL	0.00	6.53	9.27	0.00	4.85	0.00	0.00	5.36
T7B	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
T8B	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
T9B	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
T10B	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
T11PB	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
T12PB	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.13	0.00
T13PB	4.56	0.00	8.71	0.00	7.32	0.00	0.00	0.00
T14PB	0.00	0.00	7.32	0.00	5.92	0.00	0.00	0.00

Tabla 19. Ejemplo de matriz de rasgos funcionales para el cálculo de índices funcionales con el paquete “FD”.

Código de spp	Tamaño	Movilidad	Periodo de actividad	Gregarismo	Posición vertical	Dieta
Atr	3	2	D	4	2	PK
Axa	5	3	D	1	1	HD
Sgh	6	3	D	1	1	HD
Spu	6	3	D	1	1	IM
Tlu	2	2	D	3	1	IM
Tsy	5	4	D	4	3	PK
Uha	5	2	D	1	1	IM
Zco	3	2	D	3	1	IS

C. Listado taxonómico

Tabla 20. Listado taxonómico de especies ícticas según los criterios de Nelson et al. (2016).

Clase	Orden	Familia	Género	Especie	Autoridad	Código	
Chondrichthyes	Carcharhiniformes	Sphyrnidae	Sphyrna	<i>Sphyrna mokarran</i>	(Rüppell, 1837)	Smo	
	Myliobatiformes	Urotrygonidae	Urobatis	<i>Urobatis halleri</i>	(Cooper, 1863)	Uha	
Osteichthyes	Anguilliformes	Muraenidae	Gymnothorax	<i>Gymnothorax castaneus</i>	(Jordan & Gilbert, 1883)	Gca	
				<i>Gymnothorax undulatus</i>	(Lacepède, 1803)	Gun	
			Muraena	<i>Muraena argus</i>	(Steindachner, 1870)	Mar	
			Congridae	Heteroconger	<i>Heteroconger sp</i>	Bleeker 1868	Het
	Gonorynchiformes	Chanidae	Chanos	<i>Chanos chanos</i>	(Forsskål, 1775)	Cch	
	Holocentriformes	Holocentridae	Myripristis	<i>Myripristis leiognathus</i>	Valenciennes, 1846	Mlei	
	Blenniiformes	Chaenopsidae	Chaenopsis	<i>Chaenopsis alepidota</i>	(Gilbert, 1890)	Cale	
	Carangiformes	Carangidae	Caranx	<i>Caranx caballus</i>	Günther, 1868	Ccab	
				<i>Caranx sp</i>	Lacepède 1801	Car	
			Trachurus	<i>Trachurus symmetricus</i>	(Ayres, 1855)	Tsy	
	Syngnathiformes	Aulostomidae	Aulostomus	<i>Aulostomus chinensis</i>	(Linnaeus, 1766)	Ach	
					<i>Fistularia commersonii</i>	Rüppell, 1838	Fco
	Labriformes	Labridae	Bodianus	<i>Bodianus diplotaenia</i>	(Gill, 1862)	Bdi	
			Halichoeres	<i>Halichoeres sp</i>	Rüppell 1835	Hal	
			Semicossyphus	<i>Semicossyphus pulcher</i>	(Ayres, 1854)	Spu	
			Thalassoma	<i>Thalassoma lucasanum</i>	(Gill, 1862)	Tlu	
		Scaridae	Scarus	<i>Scarus ghobban</i>	Forsskål, 1775	Sgh	
	Perciformes	Mullidae	Mulloidichthys	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	(Gill, 1862)	Mde	
		Kyphosidae	Kyphosus	<i>Kyphosus elegans</i>	(Peters, 1869)	Kel	
		Serranidae	Paralabrax	<i>Paralabrax auroguttatus</i>	Walford, 1936	Pau	
			Serranus	<i>Serranus psittacinus</i>	Valenciennes, 1846	Sps	
			Cephalopholis	<i>Cephalopholis panamensis</i>	(Steindachner, 1876)	Cpa	
			Epinephelus	<i>Epinephelus labriformis</i>	(Jenyns, 1840)	Ela	
			Mycteroperca	<i>Mycteroperca rosacea</i>	(Streets, 1877)	Mro	
				<i>Mycteroperca sp</i>	Gill 1862	Myc	
			Paranthias	<i>Paranthias colonus</i>	(Valenciennes, 1846)	Pco	
			Liopropoma	<i>Liopropoma fasciatum</i>	Bussing, 1980	Lfa	
			Rypticus	<i>Rypticus bicolor</i>	Valenciennes, 1846	Rbi	
		Priacanthidae	Pristigenys	<i>Pristigenys serrula</i>	(Gilbert, 1891)	Pse	
		Chaetodontidae	Chaetodon	<i>Chaetodon humeralis</i>	Günther, 1860	Chu	
				Johnrandallia	<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	(Gill, 1862)	Jni
				Prognathodes	<i>Prognathodes falcifer</i>	(Hubbs & Rehnitzner, 1958)	Pfa
		Pomacanthidae	Holacanthus	<i>Holacanthus passer</i>	Valenciennes, 1846	Hpa	
			Pomacanthus	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	(Gill, 1862)	Pzo	
		Haemulidae	Haemulon	<i>Haemulon sexfasciatum</i>	Gill, 1862	Hse	
		Lutjanidae	Hoplopagrus	<i>Hoplopagrus guentherii</i>	Gill, 1862	Hgu	
				Lutjanus	<i>Lutjanus argentiventris</i>	(Peters, 1869)	Lar
				<i>Lutjanus colorado</i>	Jordan & Gilbert, 1882	Lco	
				<i>Lutjanus guttatus</i>	(Steindachner, 1869)	Lgu	

			<i>Lutjanus inermis</i>	(Peters, 1869)	Lin
			<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	Gill, 1862	Lno
			<i>Lutjanus sp</i>	Bloch 1790	Lut
	Cirrhitidae	Cirrhitichthys	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	(Bleeker, 1855)	Cox
		Oxycirrhites	<i>Oxycirrhites typus</i>	Bleeker, 1857	Oty
	Pomacentridae	Chromis	<i>Chromis alta</i>	Greenfield & Woods, 1980	Cal
			<i>Chromis atrilobata</i>	Gill, 1862	Cat
			<i>Chromis limbaughi</i>	Greenfield & Woods, 1980	Clim
		Abudefduf	<i>Abudefduf troschelii</i>	(Gill, 1862)	Atr
		Stegastes	<i>Stegastes rectrifraenum</i>	(Gill, 1862)	Sre
Acanthuriformes	Zanclidae	Zanclus	<i>Zanclus cornutus</i>	(Linnaeus, 1758)	Zco
	Acanthuridae	Prionurus	<i>Prionurus punctatus</i>	Gill, 1862	Ppu
			<i>Prionurus laticlavus</i>	(Valenciennes, 1846)	Pla
		Acanthurus	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Valenciennes, 1835	Axa
Tetraodontiformes	Balistidae	Balistes	<i>Balistes polylepis</i>	Steindachner, 1876	Bpo
		Sufflamen	<i>Sufflamen verres</i>	(Gilbert & Starks, 1904)	Sve
	Tetraodontidae	Arothron	<i>Arothron meleagris</i>	(Anonymous, 1798)	Ame
		Canthigaster	<i>Canthigaster punctatissima</i>	(Günther, 1870)	Cpu
	Diodontidae	Chilomycterus	<i>Chilomycterus reticulatus</i>	(Linnaeus, 1758)	Cre
		Diodon	<i>Diodon holocanthus</i>	Linnaeus, 1758	Dho

D. Diagramas de caja y bigotes de los índices estructurales

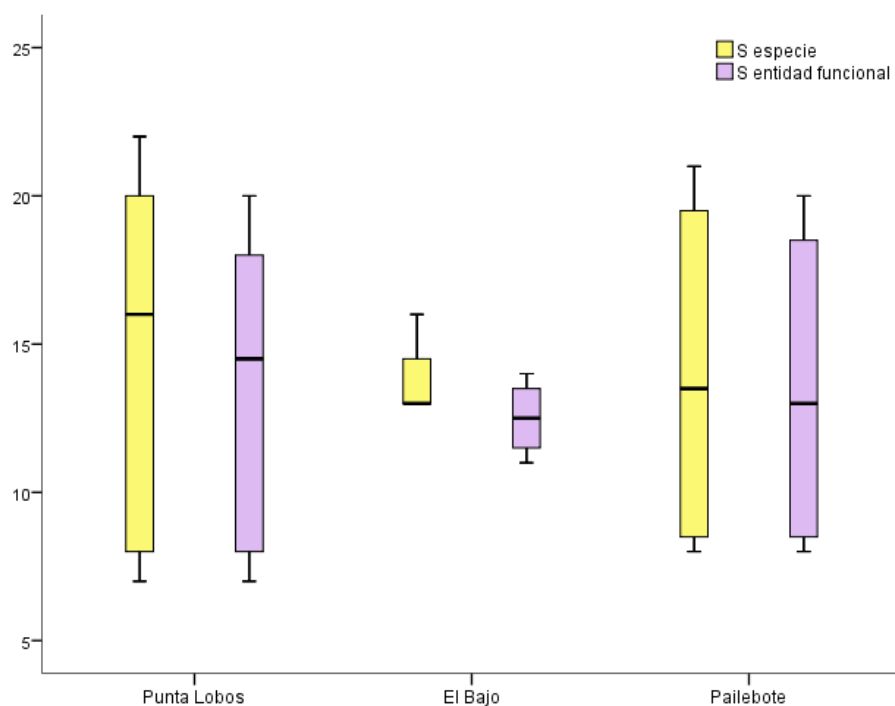


Figura 35. Dispersión de los valores de riqueza (S) de especies y de entidades funcionales en cada sitio de muestreo.

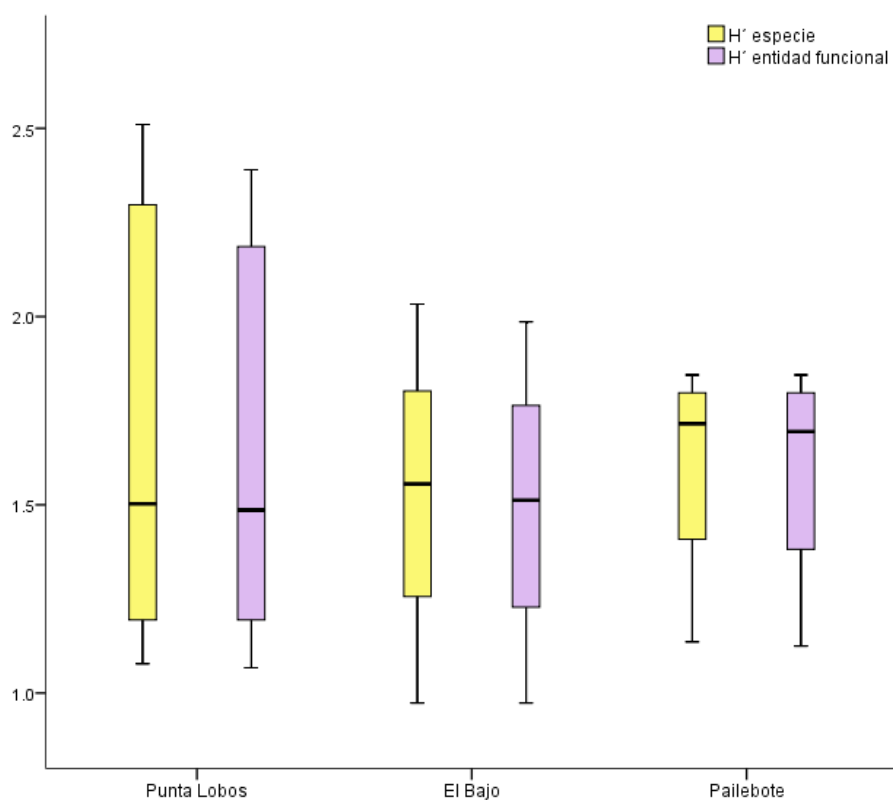


Figura 36. Dispersión de los valores de diversidad de Shannon-Wiener (H'), calculados con especies y con entidades funcionales en cada sitio de muestreo.

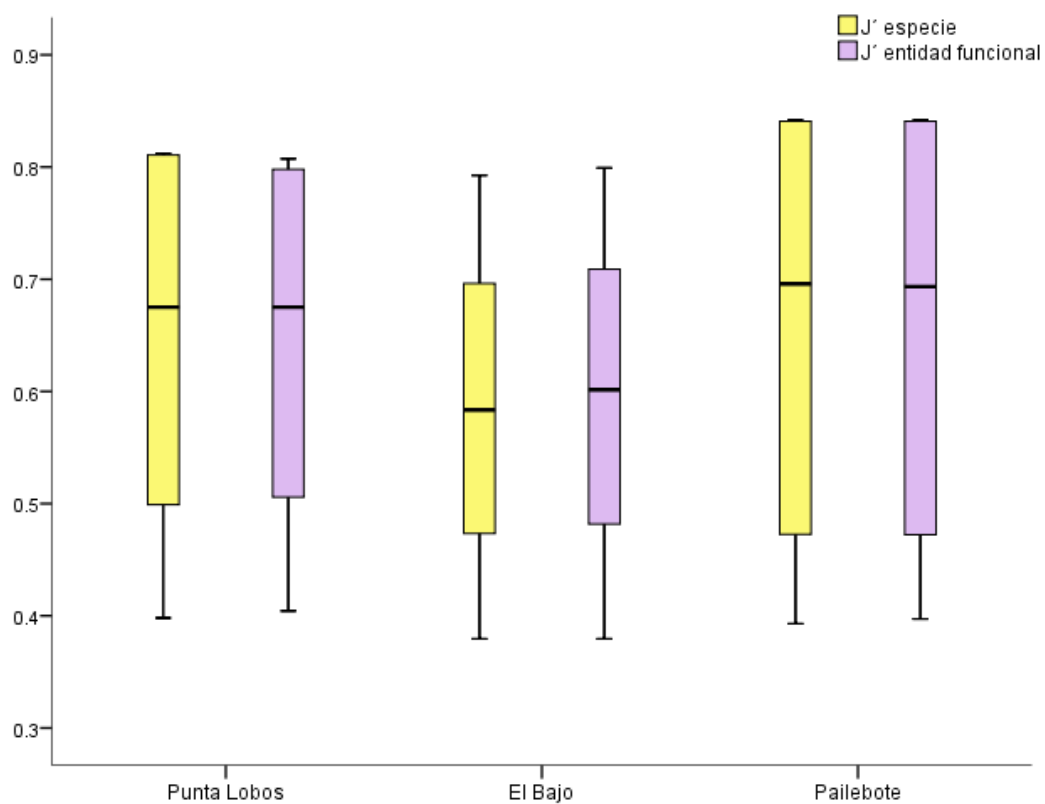


Figura 37. Dispersion de los valores de equidad de Pielou (J'), calculados con especies y con entidades funcionales en cada sitio de muestreo.

E. Índices funcionales

Tabla 21. Profundidad y resultados de los índices funcionales correspondientes a cada transecto.

Transecto	Profundidad	FD _Q	FRic	FEve	FDiv
T1PL	54	0.08	0.0005	0.79	0.87
T2PL	52	0.1	0.01	0.86	0.9
T3PL	18	0.1	0.04	0.82	0.94
T4PL	16	0.09	0.15	0.81	0.91
T5PL	20	0.08	0.05	0.74	0.92
T6PL	22	0.1	0.17	0.79	0.91
T7B	38	0.11	0.04	0.79	0.91
T8B	56	0.11	0.08	0.76	0.92
T9B	41	0.1	0.09	0.76	0.89
T10B	63	0.1	0.07	0.87	0.9
T11PB	72	0.11	0.01	0.84	0.87
T12PB	69	0.1	0.002	0.81	0.9
T13PB	13	0.09	0.12	0.78	0.91
T14PB	16	0.1	0.17	0.72	0.92