

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



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**El rol de los ecosistemas mesofóticos como refugios para
macroinvertebrados bénticos en Bahías de Huatulco, Oaxaca**

Tesis

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

Presenta:

Frida Estela Rodríguez Escobar

Ensenada, Baja California, México
2021

Tesis defendida por
Frida Estela Rodríguez Escobar

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

Miembros del comité
Dra. Lydia Betty Ladah

Dr. Josué Álvarez Borrego

Dr. Andrés López Pérez

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dr. Pedro Negrete Regagnon
Director de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Frida Estela Rodríguez Escobar** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina.

El rol de los ecosistemas mesofóticos como refugio para macroinvertebrados bénticos en Bahías de Huatulco, Oaxaca

Resumen aprobado por:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

Los ecosistemas mesofóticos son comunidades únicas que podrían servir como refugio para diversas especies de macroinvertebrados bénticos someros. Ante las adversidades que trae el cambio climático y la gran variabilidad interanual del sur del Pacífico mexicano, estos organismos están particularmente en riesgo porque tienen movilidad reducida. Además de ello, los ecosistemas mesofóticos albergan especies exclusivas de profundidad, con características muy distintas a las especies de aguas someras. Sin embargo, en la actualidad hay inconsistencias en cuanto a la definición de la profundidad mesofótica, y existen pocos estudios cuantitativos en cuanto a la composición de las comunidades para probar la hipótesis del refugio profundo (DRRH). En este estudio, se definió la profundidad mesofótica como aquella en donde haya 10-1% de intensidad lumínica superficial. Además, se analizó la composición estructural y funcional de las comunidades en arrecifes someros y mesofóticos en Bahías de Huatulco, Oaxaca. Por último, para descifrar si los ecosistemas mesofóticos pueden servir como refugios o no, y a qué grado, se llevaron a cabo distintos análisis estadísticos para realizar comparaciones entre estratos. La zona mesofótica en el sitio de estudio se encuentra, en promedio, entre 16.2 y 26.2 m de profundidad, siendo tan somera como 10.2 m, y tan profunda como 40 m. Aunque se encontraron diferencias en la composición de especies entre el estrato somero y el estrato mesofótico, no se encontraron diferencias significativas respecto a índices de diversidad estructurales o funcionales. Los resultados indican que >50% de las especies y entidades funcionales someras se encuentran en estratos profundos, por lo que los ecosistemas mesofóticos en Bahías de Huatulco sí podrían funcionar como refugio para macroinvertebrados bénticos. La zona potencial de refugio, específicamente, se encuentra entre 14.7 y 24.6 m de profundidad, debido a que ahí está el mayor porcentaje de especies de aguas someras compartidas.

Palabras clave: ecosistemas mesofóticos, hipótesis del refugio profundo, macroinvertebrados bénticos

Abstract of the thesis presented by **Frida Estela Rodríguez Escobar** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

The role of mesophotic ecosystems as refuges for benthic macroinvertebrates in Bahías de Huatulco, Oaxaca

Abstract approved by:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Thesis Director

Mesophotic ecosystems are unique communities that may provide refuges for a diverse range of shallow benthic macroinvertebrates. On the other hand, mesophotic ecosystems may harbor depth-exclusive species, with different ecological roles or traits compared to shallow species, and therefore would not serve as a shallow species refuge. Inconsistencies exist regarding the definition of mesophotic depth, and, combined with the overall lack of quantitative studies on the community composition of marine ecosystems, especially in deeper waters, have led to challenges for testing the deep reef refugia hypothesis (DRRH). In this study, we define mesophotic depth at 10-1% of surface light intensity. We characterized structural and functional composition of both shallow and mesophotic reefs in Bahías de Huatulco, Oaxaca, to compare strata and to determine whether mesophotic ecosystems could act as refuges for shallow benthic macroinvertebrates. On average, the mesophotic zone occurred between 16.2 and 26.2 m depth in our study site, ranging from 10.2 m to 40 m. Although we found species composition differences between strata, no significant differences were found in structural or functional biodiversity indices. Over 50% of shallow species and functional entities were found at mesophotic depths, suggesting that mesophotic ecosystems may likely serve as refuges for shallow benthic macroinvertebrates. The potential refuge zone ranged between 14.7 and 24.6 m deep, with the highest proportion of shared species. Given the increasing impacts of climate change in these shallow water ecosystems, and the large interannual variability at our study site, shallow benthic macroinvertebrates may be particularly at risk due to their reduced mobility, yet may be spared local extinction under rising stressor exposure by these mesophotic refuges. At this site, and using our irradiance definition of mesophotic depths, our data support the DRRH.

Keywords: mesophotic ecosystems, deep reef refugia hypothesis, benthic macroinvertebrates

Dedicatoria

*A mi padre, el Dr. Gustavo Rodríguez Zurita,
quien dedicó su vida a la investigación, pero, sobre todo, a sus hijas y esposa.
Un abrazo hasta el cielo.*

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACYT**) por haberme proporcionado el financiamiento necesario para realizar mis estudios de maestría (CVU: 972925).

Al Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (**CICESE**) por haberme permitido formar parte del posgrado en Ecología Marina (Matrícula: 19224569).

Al Posgrado en Ecología Marina (**PEM**) por el apoyo económico para la realización del trabajo de campo en Bahías de Huatulco y la asistencia al Congreso Nacional de Oceanografía.

Al personal de la zona marina del Parque Nacional Huatulco (**PNH**) por las facilidades para ingresar a los sitios de estudio.

A los miembros de Buceo Huatulco: **Biól. Virgilio Antonio Pérez** y familia, Ing. Juan Rogelio Ballinas Mijangos, así como a Carlos López Armería, por sus grandes servicios prestados.

Especiales agradecimientos al **Mtro. Eduardo Ramírez Chávez**, miembro de la Universidad del Mar, por capacitarme e instruirme enormemente en todo el proceso del trabajo de campo.

A los siguientes especialistas por su apoyo incondicional en diversos temas de esta tesis:

Dr. Rolando Bastida Zavala, Dr. José Luis Carballo, Carlos Conejeros, Carlos Domínguez, Manuel Olán, Dr. Dan Flynn, Dr. Jack Laverick, Dr. Sébastien Villéger, Caio Graco, Tibério da Silva y Shanto Khandoker.

A mis sinodales por haberme instruido y dedicado tiempo.

Al **Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera** por sus enseñanzas.

A mi madre y padre, **Dulcita y Gustavito**, que siempre me dieron lo mejor: su ejemplo, sus consejos, educación, cultura y patrimonio. Ustedes son la razón de todo lo que he logrado en la vida.

A mi esposo **Germán Nolasco Jáuregui** por apoyarme, amarme y confiar siempre en mí.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	ix
Lista de tablas	xiv
Capítulo 1. Introducción	1
1.1 Antecedentes	1
1.1.1 Sobre el sitio de estudio.....	1
1.1.2 Definiendo la profundidad mesofótica	2
1.1.3 Diversidad estructural y funcional para macroinvertebrados bénticos	4
1.1.4 Probando la hipótesis del refugio profundo	6
1.1.5 Puntos de quiebre en ecosistemas mesofóticos	8
1.2 Justificación.....	11
1.3 Hipótesis	12
1.3.1 Hipótesis general	12
1.3.2 Hipótesis específicas.....	13
1.4 Objetivos	13
1.4.1 Objetivo general	13
1.4.2 Objetivos específicos	13
Capítulo 2. Metodología	14
2.1 Área de estudio	14
2.2 Diseño experimental	15
2.3 Protocolo de muestreo.....	16
2.4 Caracterización de la columna de agua	17
2.5 Procesamiento de información y elección de variables	18
2.5.1 Análisis de los video transectos.....	18
2.5.2 Curvas de acumulación de especies	20
2.5.3 Descripción de los sitios.....	20
2.6 Caracterización de la comunidad	22
2.6.1 Determinación taxonómica y cuantificación de abundancia	22
2.6.2 Selección de rasgos funcionales	22

2.7 Análisis de los datos	27
2.7.1 Ordenamiento Olmstead-Tukey.....	27
2.7.2 Índices estructurales.....	28
2.7.3 Estimación de la riqueza esperada	30
2.7.4 Índices de distinción taxonómica	32
2.7.5 Índices funcionales	34
2.7.6 Diversidad funcional beta	40
2.7.7 Contraste entre estratos	41
2.7.8 Explicación de la varianza	41
Capítulo 3. Resultados.....	42
3.1 Caracterización de la columna de agua	42
3.1.1 Definiendo la profundidad mesofótica	42
3.1.2 Curvas de acumulación de especies	44
3.2 Análisis de los datos	46
3.2.1 Ordenamiento Olmstead-Tukey.....	46
3.2.2 Índices estructurales.....	48
3.2.3 Estimación de la riqueza esperada	56
3.2.4 Índices de distinción taxonómica	58
3.2.5 Índices funcionales	61
3.2.6 Diversidad funcional beta	62
3.2.7 Contraste entre estratos	66
3.2.8 Explicación de la varianza	72
Capítulo 4. Discusión	74
4.1 Discusión general	74
4.1.1 Sobre la identidad taxonómica.....	74
4.1.2 Sobre la identidad funcional	78
4.1.3 Sobre la explicación de la varianza.....	80
4.2 Probando la hipótesis del refugio profundo	81
4.2.1 Descripción.....	81
4.2.2 Síntesis de datos.....	82
4.3 Análisis puntos de quiebre.....	86
Capítulo 5. Conclusiones	91
Literatura citada.....	94

Anexos 107
ANEXO A 107
ANEXO B 110
ANEXO C 111

Lista de figuras

- Figura 1. Sitio de estudio.** Mapa de las cinco localidades muestreadas en la zona marina de Bahías de Huatulco, Oaxaca. 14
- Figura 2.** Prueba de Olmstead-Tukey representando en cada cuadrante especies dominantes, constantes, ocasionales y raras (adaptada de Solano-Mendoza, 2017). 27
- Figura 3.** Esquema de las posibles relaciones entre diversidad estructural y diversidad funcional con tres niveles de diversidad en los cuales las comunidades pueden definirse: baja, media y alta. (Adaptado de: Micheli y Halpern, 2005). 40
- Figura 4.** Atenuación de la intensidad lumínica (%) con la profundidad (m) en el sitio de estudio “Bahías de Huatulco”. Las líneas punteadas verticales son útiles para distinguir a qué profundidades se encuentran el 100%, 10% y 1% de intensidad lumínica superficial, tomando en cuenta los datos de todas las localidades. Las líneas discontinuas horizontales definen la zona mesofótica entre el 10-1% de intensidad lumínica (%). 43
- Figura 5.** Curvas de acumulación de especies para los video transectos efectivos. La variable dependiente es el número de especies, mientras que la variable independiente es el número de vistas, por video transecto, como medida de esfuerzo. Cada línea continua de color corresponde a una localidad, la cual está indicada con su nombre. La clave (T#) corresponde al número de video transecto. Los videos se vieron 12 veces cada uno, por lo que este número representa el 100% de especies encontradas. Las líneas punteadas verticales señalan en qué número de vista se encontró más del 93% y 98% de las especies, respectivamente. Con la mitad del esfuerzo total, ya se había detectado más del 98% de las especies, por lo que se considera que el seis es un “número seguro”. 45
- Figura 6.** Curva de relación especies-área para todo el sitio de estudio “Bahías de Huatulco”. La variable dependiente es la riqueza de especies ($S/100 \text{ m}^2$), mientras que la variable independiente es el área (m^2) transformada con \log_{10} , como medida de esfuerzo. 45
- Figura 7.** El análisis de Olmstead-Tukey sugiere que hay 15 especies dominantes, cinco especies ocasionales, cinco especies constantes, y 15 especies raras. 46
- Figura 8.** Diferencias en índices estructurales por localidad. Cada punto representa uno de los estratos monitoreados por transecto, por localidad. B: Blanca, C: Cacaluta, G: Gigante, M: Maguey y V: Violín. 49
- Figura 9.** Relación de los índices estructurales con la profundidad, por localidad. No se observa una relación clara con la profundidad. 50
- Figura 10.** Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación en el índice de Shannon por estrato de profundidad. No hay diferencias significativas entre estratos de profundidad (ver Tabla 15). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana. 50
- Figura 11.** Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación de la riqueza de especies por estrato de profundidad. No hay diferencias significativas entre estratos de profundidad (ver Tabla 15). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana. 51

- Figura 12.** Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación en el índice de equidad de Pielou por estrato de profundidad. No hay diferencias significativas entre estratos de profundidad (ver Tabla 15). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana. 51
- Figura 13.** Entropía generalizada de Renyi. La línea rosa representa la mediana de los datos de entropía por estrato. Las líneas punteadas verdes son valores máximos y mínimos. 53
- Figura 14.** Análisis de redundancia basada en distancias (dbRDA) Bray-Curtis para visualizar la disimilitud en la composición de especies entre estratos. Las elipses representan a todos los datos de cada estrato. Las elipses sombreadas representan el error estándar de los datos de cada estrato. Las etiquetas están en el centroide de cada elipse, el cual representa la media de cada grupo de datos..... 55
- Figura 15.** Análisis de redundancia basada en distancias (dbRDA) Bray-Curtis para visualizar la disimilitud en la composición de especies entre sitios. 55
- Figura 16.** Curvas de acumulación de especies de los estimadores no paramétricos: Chao 1, Chao 2, Jackknife de primer orden y Jackknife de segundo orden. 56
- Figura 17.** Curvas de rarefacción por localidad. 57
- Figura 18.** Diferencias en índices de distinción taxonómica por localidad. 59
- Figura 19.** Relación de los índices de distinción taxonómica con la profundidad, por localidad. 59
- Figura 20.** Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación en Δ entre estratos considerando todas las localidades (ver Tabla 19). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana. 60
- Figura 21.** Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación de $\Delta *$ entre estratos considerando todas las localidades (ver Tabla 19). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana. 60
- Figura 22.** Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación de $\lambda +$ entre estratos considerando todas las localidades. (ver Tabla 19). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana. 60
- Figura 23.** Relación entre la riqueza de especies y riqueza funcional. 62
- Figura 24.** Diversidad beta en el transecto 1 de Cacaluta. Se comparó el somero (T1C-S, azul) con el mesofótico inferior (T1C-MI, rojo). 62
- Figura 25.** Diversidad beta en el transecto 1 de Violín. Se comparó el mesofótico superior (T1V-MS, azul) con el mesofótico inferior (T1V-MI, rojo). 62

- Figura 26.** Diversidad beta en el transecto 2 de Violín. Se comparó el mesofótico superior (T2V-MS, azul) con el mesofótico inferior (T2V-MI, rojo)..... 63
- Figura 27.** Diversidad beta en el transecto 3 de Violín. Se comparó el mesofótico superior (T3V-MS, azul) con el mesofótico inferior (T3V-MI, rojo)..... 63
- Figura 28.** Diversidad beta en el transecto 1 de Blanca. Se comparó el somero (T1B-S, azul) con el mesofótico inferior (T1B-MI, rojo)..... 63
- Figura 29.** Diversidad beta en el transecto 1 de Blanca. Se comparó el somero (T1B-S, azul) con el mesofótico superior (T1B-MS, rojo)..... 64
- Figura 30.** Diversidad beta en el transecto 1 de Blanca. Se comparó el mesofótico superior (T1B-MS, azul), con el mesofótico inferior (T1B-MI)..... 64
- Figura 31.** Diversidad beta en el transecto 2 de Blanca. Se comparó el somero (T2B-S, azul) con el mesofótico inferior (T2B-MI, rojo)..... 64
- Figura 32.** Diversidad beta en el transecto 2 de Blanca. Se comparó el somero (T2B-S, azul) con el mesofótico superior (T2B-MS, rojo)..... 65
- Figura 33.** Diversidad beta en el transecto 2 de Blanca. Se comparó el mesofótico superior (T2B-MS, azul), con el mesofótico inferior (T2B-MI)..... 65
- Figura 34.** Métricas de diversidad funcional..... 66
- Figura 35.** Ordenación escalada multidimensional no métrica (nMDS), basada en distancias Bray-Curtis, de índices de Pielou (J), riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y especialización funcional (FSpe) no transformados. Las etiquetas y los símbolos muestran a qué estrato de profundidad corresponden (S: somero - triángulo, MS: mesofótico superior - círculo y MI: mesofótico inferior - triángulo invertido). Se muestran 19 unidades de muestreo (N) en el sitio de estudio Bahías de Huatulco. Los datos corresponden a ocho transectos, pero no todos los transectos tenían los tres estratos, por lo que la N tiene un valor menor a 24. La línea continua roja agrupa datos con 80% de similitud. La línea discontinua azul agrupa datos con 60% de similitud, y la línea punteada verde agrupa datos con el 40% de similitud..... 69
- Figura 36.** Ordenación escalada multidimensional no métrica (nMDS), basada en distancias Bray-Curtis, de riqueza de especies ($S/100m^2$) y equidad de Pielou (J) no transformados. Las etiquetas y los símbolos muestran a qué estrato de profundidad corresponden (S: somero - triángulo, MS: mesofótico superior - círculo y MI: mesofótico inferior - triángulo invertido). Se muestran 19 unidades de muestreo (N) en el sitio de estudio Bahías de Huatulco. Los datos corresponden a ocho transectos, pero no todos los transectos tenían los tres estratos, por lo que la N tiene un valor menor a 24. La línea continua roja agrupa datos con 80% de similitud. La línea discontinua azul agrupa datos con 60% de similitud, y la línea punteada verde agrupa datos con el 40% de similitud..... 70
- Figura 37.** Ordenación escalada multidimensional no métrica (nMDS), basada en distancias Bray-Curtis, de índices de riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y especialización funcional (FSpe) no transformados. Las etiquetas y los símbolos muestran a qué estrato de profundidad corresponden (S: somero - triángulo, MS: mesofótico superior - círculo y MI: mesofótico inferior - triángulo invertido). Se muestran 19 unidades de muestreo (N) en el sitio de estudio Bahías de

Huatulco. Los datos corresponden a ocho transectos, pero no todos los transectos tenían los tres estratos, por lo que la N tiene un valor menor a 24. La línea continua roja agrupa datos con 80% de similitud. La línea discontinua azul agrupa datos con 60% de similitud, y la línea punteada verde agrupa datos con el 40% de similitud.....	71
Figura 38. Análisis de componentes principales basado en índices de diversidad estructural.	72
Figura 39. Análisis de componentes principales basado en índices de diversidad funcional.....	73
Figura 40. Análisis de componentes principales basado en factores ambientales.	73
Figura 41. Variación estacional de la temperatura superficial en Bahías de Huatulco.	75
Figura 42. Variación estacional del coeficiente de atenuación de la luz (Kd490) en Bahías de Huatulco. .	76
Figura 43. Dendograma por entidades funcionales (especies con combinaciones únicas de rasgos funcionales).	79
Figura 44. Diagrama de árbol. El tamaño del efecto de la profundidad con proporciones logarítmicas de las especies del estrato más somero presentes en el estrato más profundo, de los ocho transectos. Cada transecto está indicado con el nombre de la localidad y su número (T#). El porcentaje y el tamaño del cuadrado corresponden al tamaño del efecto, y están ponderados con el número de especies observadas en cada transecto (ni). Las líneas horizontales se extienden del límite inferior al límite superior al 95% de confianza para la estimación de cada transecto. La línea punteada que pasa por el cero indica el tamaño del efecto de los transectos con 50% de sobreposición de comunidades. Las líneas continuas verticales señalan el tamaño del efecto del estudio mayor con 0% de sobreposición de especies (efecto negativo), y el de los dos estudios mayores con 100% de sobreposición de especies (efecto positivo). Los datos desplazados hacia la izquierda reflejan un efecto negativo de la profundidad, y tienden al 0% de especies compartidas. Los datos desplazados hacia la derecha reflejan un efecto positivo de la profundidad, y tienden al 100% de especies compartidas. La gráfica está en escala logarítmica, por lo que, si se convierte a proporciones, será asimétrica.	84
Figura 45. Análisis de regresión segmentada (puntos de quiebre).	87
Figura 46. Zonación de ecosistemas mesofóticos en el Pacífico mexicano (ilustración propia).....	90
Figura 47. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en la Blanca, expresada por la ecuación: $Z = -24.2(\pm 2.2e - 01) + 1.1e - 03(\pm 5.6e - 05)I - 6.2e - 17(\pm 8.4e - 18)I^4 + 1.4e - 21(\pm 2.0e - 22)I^5$	107
Figura 48. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en Cacaluta, expresada por la ecuación:.....	107
Figura 49. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en Gigante, expresada por la ecuación: $Z = -29.6 + 2.8e - 03(\pm 2.1e - 04)I - 2.3e - 07(\pm 2.4e - 08)I^2 + 8.6e - 12(\pm 1.2e - 12)I^3 - 1.4e - 16(\pm 1.7e - 17)I^4 + 7.6e - 22(\pm 1.0e - 22)I^5$	108
Figura 50. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en Maguey, expresada por la ecuación: $Z = -11(\pm 6.7e - 01) + 1.6e - 04(\pm 1.4e - 05)I$	108

- Figura 51.** Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en Violín, expresada por la ecuación: $Z = -53(\pm 0.83) + 4.8(\pm 0.10)\ln(I)$ 109
- Figura 52.** Gráfica de embudo. La región triangular blanca representa la zona donde se esperaría que estuviera el 95% de los estudios si no hubiera sesgos en el análisis, considerando un modelo de efectos fijos. Cada punto cerrado representa a un estudio. La línea continua vertical representa el efecto del meta análisis sin intervención. 111
- Figura 53.** Gráfica de embudo. La región triangular blanca representa la zona donde se esperaría que estuviera el 95% de los estudios si no hubiera sesgos en el estudio, considerando un modelo de efectos fijos. Cada punto cerrado representa a un estudio. Cada punto abierto representa a un estudio hipotético que se necesitaría para que el análisis llegara al efecto nulo, en este caso, el tamaño del efecto de los transectos con 50% de superposición de comunidades. 111

Lista de tablas

- Tabla 1. Descripción de las localidades visitadas del 9 al 13 de noviembre de 2020.** La clave corresponde al nombre de la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante). Se muestra la latitud, la longitud, la profundidad máxima detectada por el sonar portátil, y el tiempo total de barrido registrado. 16
- Tabla 2. Descripción de los transectos.** La clave corresponde al número de transecto (T#) y nombre de la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante). Se muestra la latitud, la longitud, la duración de cada video transecto en minutos, el área monitoreada y la profundidad máxima registrada. Las localidades de estudio se visitaron del 9 al 13 de noviembre de 2020. 19
- Tabla 3. Clasificación de los sitios.** La clave corresponde al nombre del sitio (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante), pendiente del sitio (P: pronunciada, S: sin pendiente), complejidad (A: alta, B: baja) y tipo de arrecife (R: rocoso, C: coralino)..... 21
- Tabla 4. Especies.** Se muestran las especies de macroinvertebrados bénticos encontradas durante el muestreo en el sitio de estudio (zona marina de Bahías de Huatulco, Oaxaca)..... 23
- Tabla 5.** Densidad y biomasa totales para cada especie en todo el sitio de estudio. 24
- Tabla 6.** Rasgos funcionales y su importancia para el análisis. 25
- Tabla 7.** Ejemplo de codificación de rasgos por especie..... 25
- Tabla 8.** Lista de rasgos funcionales categóricos utilizados en este estudio para macroinvertebrados bénticos marinos, basado en lo sugerido por Marshall et al., 2006. Hay varias categorías para cada rasgo, y varios rasgos para cada área (biología, historia de vida, larval y hábitat) En la columna “**Característica**” se explica de qué tratan las categorías, mismas que cuentan con una clave. 26
- Tabla 9.** Categorización de los rasgos funcionales. 35
- Tabla 10.** Profundidades a las que se encuentran el 10% y 1% de intensidad lumínica superficial, por localidad. También se muestra la profundidad batimétrica máxima de cada una. La clave corresponde al nombre de la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante). Las columnas con IC se refieren a los intervalos de confianza. 43
- Tabla 11.** Descripción de los estratos. La clave corresponde al número de transecto (T#) y nombre de la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante). Los nombres de los estratos son (S: somero, MS: mesofótico superior y MI: mesofótico inferior). Se muestra la duración del transecto total y la duración por estrato, para estimar la longitud de la banda y el área monitoreada por estrato, respectivamente. La velocidad fue 1 nudo y el ancho de banda 1.8 m. 44
- Tabla 12.** Categoría de cada especie, con el porcentaje de contribución (%) a la densidad y biomasa total. 47
- Tabla 13.** Índices estructurales por transecto (H: Índice de diversidad de Shannon, D: Índice de diversidad de Simpson, 1-D: Índice de dominancia de Simpson, C: Inverso de Simpson, S/100m²: Riqueza de

especies estandarizada por cada 100m ² , J: Índice de equidad de Pielou, R: Números de entropía de Renyi).....	48
Tabla 14. Relación entre la profundidad y los índices estructurales.	49
Tabla 15. Resultados de tres análisis ANOVA con datos de los índices estructurales para ver diferencias entre estratos considerando todas las localidades.....	49
Tabla 16. Índices de Sorensen para comparar diversidad entre estratos dentro cada transecto. La clave T# corresponde al número de transecto y a la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca y G: Gigante).	54
Tabla 17. Índices de distinción taxonómica por estrato, por transecto.	58
Tabla 18. Valores de regresiones lineales de los índices estructurales con profundidad.	58
Tabla 19. Resultados de tres análisis ANOVA con datos de los índices de distinción taxonómica para ver diferencias entre estratos considerando todas las localidades.....	59
Tabla 20. Índices funcionales por transecto.	61
Tabla 21. Estatus de las especies con profundidad. Los valores representan el porcentaje (%) que contribuye cada especie al ensamblaje funcional de cada estrato. Los porcentajes (%) están redondeados para resaltar las entidades funcionales con mayor contribución al ensamblaje, por lo que los valores en 0% pueden estar subestimados.	67
Tabla 22. Delta de índices funcionales con profundidad.....	68
Tabla 23. Resultados del PERMANOVA utilizando índices de Pielou (J), riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y especialización funcional (FSpe), en función de la localidad, el estrato y su interacción.....	69
Tabla 24. Resultados del PERMANOVA utilizando riqueza de especies (S/100m ²) y equidad de Pielou (J) en función de la localidad, el estrato y su interacción.....	70
Tabla 25. Resultados del PERMANOVA utilizando índices de riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y especialización funcional (FSpe) en función de la localidad, el estrato y su interacción.	71
Tabla 26. Rasgos funcionales y grupos funcionales. GF: Grupo funcional (8 grupos funcionales A-H). ERL: Erizos longevos, MOS: móviles someros, MOF: móviles filtradores, MOC: móviles carnívoros, CNA: cnidarios azooxantelados, CNZ: cnidarios zooxantelados, FAD: fijos con alta dispersión larval, FBD: fijos con baja dispersión larval.	110

Capítulo 1. Introducción

1.1 Antecedentes

1.1.1 Sobre el sitio de estudio

La costa del Pacífico oriental tropical mexicano se extiende desde Sinaloa hasta Chiapas a lo largo de ~2000 km. Aunque esta región es conocida por tener una baja diversidad de corales escleractinios (Reyes-Bonilla et al. 2005, 2010; Glynn et al. 2007; Boulay et al. 2014), sus arrecifes coralinos alcanzan los 5 m de altura y se extienden hasta hectáreas (Carriquiry y Reyes-Bonilla, 1997; Reyes-Bonilla, 2003). Además, algunos sitios pueden tener gran complejidad estructural (González-Pabón et al., 2021) y almacenar altas cantidades de CaCO₃ gracias a la presencia de corales ramificados (Medellín-Maldonado et al., 2016; Cabral-Tena et al., 2018). Por otro lado, allí existen arrecifes rocosos que podrían ser de gran importancia ecológica (Rodríguez-Escobar y Calderón-Aguilera, 2021). Si bien son frecuentemente subestimados, los arrecifes rocosos pueden sostener varias especies gracias a la diversidad de pendientes, alta complejidad y rugosidad del sustrato, presencia de morros, y otros elementos de relieve que permiten que los macroinvertebrados bénticos se adhieran o se protejan (Sherman et al., 2019).

Esta investigación se realizó en Bahías de Huatulco, Oaxaca, cerca del Golfo de Tehuantepec. Esta zona es un centro de surgencia, por lo que destaca su alta productividad, alta turbidez, y baja penetración de la luz (Steenburgh et al., 1998). Otra característica es el bajo pH y la baja saturación de aragonita (Medellín-Maldonado et al., 2016). Los corales más abundantes son *Pocillopora*, *Porites* y *Pavona* (Reyes-Bonilla y López-Pérez, 1998) debido a que poseen características que les permiten prosperar bajo dichas condiciones (e.g. simbiosis eficientes; Iglesias-Prieto et al., 2004; LaJeunesse et al., 2010). Bahías de Huatulco se rige por la placa de Cocos, misma que es muy angosta, lo que previene que los arrecifes lleguen lejos de la línea de costa (Reyes-Bonilla, 2003; Glynn, 2017; Glynn et al., 2017).

Una de las perturbaciones más comunes en esta zona son los eventos de Oscilación del Sur El Niño-ENSO (Glynn et al., 2001; Reyes-Bonilla, 2001; Wang et al., 2017), ocasionando blanqueamiento significativo de corales escleractinios y produciendo aumento en cobertura de algas coralinas geniculadas (López-Pérez et al., 2016). Sin embargo, los macroinvertebrados bénticos están expuestos a otras condiciones ambientales adversas por la gran variabilidad interanual: surgencias estacionales, florecimientos de microalgas, cambios en turbidez, proliferación de esponjas o erizos (López-Pérez et al. 2002; López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004), tormentas y huracanes (Filonov et al., 2021). Las tormentas y huracanes son bastante

frecuentes, sobre todo en los meses de julio, agosto y septiembre, por lo que la erosión por oleaje en los arrecifes someros es común (Domínguez-Licona et al., 2003).

Otra de las características de la zona de estudio es la alta sismicidad (Ramírez-Herrera et al., 2020). La estructura tectónica está regulada por la convergencia entre la placa norteamericana y la placa de Cocos (Domínguez-Licona et al., 2003; Gómez-Rojo et al., 2006). Éstas son muy activas, lo que hace que la geomorfología del área sea muy mutable. En 2020, por ejemplo, un sismo hizo que la costa se desplazara casi 45 cm (Ramírez-Herrera et al., 2020). Otros cambios radicales han causado elevación de arrecifes y mortalidad de macroinvertebrados por menor exposición al agua (Pérez, comunicación personal, noviembre 2020). Dado que los ecosistemas mesofóticos del Pacífico mexicano están ampliamente inexplorados (Baker et al., 2016; Eyal et al., 2021), se evaluó el rol de los ecosistemas mesofóticos como refugio para macroinvertebrados bénticos en Bahías de Huatulco, en el Pacífico sur mexicano.

1.1.2 Definiendo la profundidad mesofótica

Los ecosistemas mesofóticos usualmente se definen como aquellos que se encuentran entre 30-150 m de profundidad (Hinderstein et al., 2010; Kahng et al., 2017). No obstante, algunos autores han cuestionado esta definición (Eyal et al., 2019), afirmando que este rango se estableció únicamente con base en limitaciones de buceo, sin tomar en cuenta criterios físicos o ecológicos (Pyle et al., 2019). Mesofótico significa “media luz” (mesos: medio, fótico: luz), lo cual es fácilmente interpretable como “la profundidad a la cual está la mitad de la intensidad de la luz que incide sobre la superficie del mar”. Sin embargo, en pocos estudios se ha contemplado el porcentaje de intensidad de luz superficial que llega a las profundidades monitoreadas (Kahng et al., 2014; Costa et al., 2015; Laverick et al., 2018).

Aunque ciertamente hay una correlación entre profundidad y penetración de la luz, la distancia lineal desde la superficie en donde se encuentra esta condición específica es inconsistente alrededor del mundo (Kahng et al., 2010; 2019). Es decir, es imposible que el rango mesofótico sea 30-150 m en todos los océanos (Laverick et al., 2019). Por ello, se ha sugerido definir la profundidad mesofótica particular de cada sitio con base en datos de intensidad lumínica (Eyal et al., 2019). Específicamente, utilizando 100%, 10% y 1% de intensidad superficial para garantizar que se esté hablando de los mismos regímenes lumínicos en la zona mesofótica de cualquier ubicación geográfica (Velasco-Lozano et al., 2020; Pérez-Castro et al., 2021).

Generalmente, la intensidad de la luz disminuye de manera exponencial con la profundidad (Stavn, 1988). Si se realizara un modelo para predecir la profundidad con intensidad lumínica, se esperaría un modelo logarítmico (Kirk, 1994; 2011). Dado este comportamiento no lineal, es conveniente establecer valores con distintos órdenes de magnitud para detectar cambios importantes en la profundidad física y en la composición béntica (Tamir, 2015; Tamir et al., 2017). Por esta razón, para el sitio de estudio, se establecieron límites en donde hubiera 100%, 10% y 1% de intensidad lumínica.

Existe el término Ecosistemas Mesofóticos de Coral (MCEs), el cual fue acuñado en 2008 y actualmente es utilizado con frecuencia (Pyle et al., 2019). En esta tesis se excluyó la palabra “coral” de dicho término, ya que se estudiaron también ecosistemas mesofóticos rocosos. En todo caso, los ecosistemas mesofóticos se caracterizan por tener un cambio conspicuo en la composición de macroinvertebrados bénticos, asociado a cambios en los regímenes de luz y temperatura (Pyle et al., 2016). Asimismo, se consideran subestimados y poco estudiados en comparación con los ecosistemas marinos someros (Eyal et al., 2021).

Gracias a los primeros aparatos sumergibles como el Asherah (Brock y Chamberlain, 1968), desde hace cinco décadas se sabe la existencia de ecosistemas mesofóticos. No obstante, la mayoría de los artículos se han publicado tan sólo en la década pasada debido a que había problemas de accesibilidad o manejo de dichos sumergibles (Velasco-Lozano et al., 2020). El buceo moderno permite a los buzos llegar hasta 100 m, pero esto involucra riesgos por el incremento de la presión con la profundidad. Con una certificación básica de buceo, un buzo puede bajar hasta 18 m de forma segura. Con una certificación avanzada, no se recomienda ir por debajo de 21 m (PADI, 2021).

Otro de los motivos fue que, durante muchos años, el propósito de los sumergibles fue meramente exploratorio. Uno de los proyectos más conocidos para este fin, por ejemplo, fue el Proyecto Challenger HMS, en donde se encontraron 230 especies en ecosistemas mesofóticos (HMS Challenger Project, 2017). Aunque esto es bastante interesante, el uso de vehículos modernos operados remotamente (ROVs) modernos permite explorar zonas profundas sin riesgo humano, y permite almacenar información de alta calidad para poder realizar análisis ecológicos.

1.1.3 Diversidad estructural y funcional para macroinvertebrados bénticos

Para entender la dinámica de los macroinvertebrados bénticos, se requieren estudiar los procesos que forjan a las comunidades ecológicas. Las entidades deben ser representadas en términos de roles funcionales, debido a que aportan mayor información sobre su papel en el ecosistema, y sus interacciones con otros organismos (Alexandridis et al., 2017). Los rasgos numéricos se consideran prioritarios, dado que pueden transformarse a rasgos categóricos, pero no al revés (Costello et al., 2015). Sin embargo, la elección de rasgos debe basarse en la pregunta científica, y los taxones con los que se esté trabajando (Costello et al., 2015). Los rasgos más utilizados son: clasificación taxonómica, tipo de hábitat, rango geográfico, rango de profundidad, movilidad, calcificación, dieta, reproducción y talla promedio individual.

Los roles ecológicos de las especies son bastante informativos, porque pueden influir en los patrones de diversidad (Micheli y Harper, 2005). Además, la relación entre diversidad taxonómica y funcional aporta un entendimiento más completo de los ensamblajes y la redundancia funcional (Hosokawa et al., 2021). Se sabe que existe una correlación entre diversidad funcional y capacidad de recuperación de biodiversidad en reservas marinas, independientemente del método empleado para evaluar grupos funcionales (Villéger et al., 2010). Los sitios con baja redundancia funcional suelen ser más vulnerables al tener menos capacidad de recuperación (McWilliam et al., 2018).

Entender los procesos que forjan a las comunidades ecológicas profundas ha cobrado relevancia en los últimos años para tomar decisiones en la conservación de arrecifes someros (Baker et al., 2016). Los estudios funcionales se emplearon, primeramente, para estimar la resiliencia de los ecosistemas, por lo que han sido mayormente utilizados para evaluar a las comunidades antes y después de una perturbación (Villéger et al., 2008, 2011), pero pueden extrapolarse según la hipótesis científica que se quiera probar. Los análisis que consideran rasgos funcionales han sido bastante útiles para explicar patrones en diferentes grupos taxonómicos, y en distintos tipos de ecosistemas. Asimismo, se ha probado que son más sensibles a cambios reales en las comunidades, porque no necesitan pérdida de especies para reflejar que un ecosistema ha perdido resiliencia (Mouillot et al., 2013).

En diversos estudios actuales aún se asume que todas las especies de un ecosistema son equivalentes, a pesar de que las teorías que respaldan esta suposición (e.g. el modelo de similitud; Harte et al., 1999; la teoría neutral de la biodiversidad; Hubbell, 2001) ya no son vigentes (Bongers et al., 2009; Svensson et al., 2009; dos Santos et al., 2011). Las especies tienen diferencias en abundancia, frecuencia (Magurran y Henderson, 2003), biomasa (Calderón-Aguilera et al., 2021) y en características que reflejan sus roles

dentro de una comunidad ecológica (Mouillot et al., 2013), por lo que ya no es suficiente analizar la diversidad estructural. Incluso para estimar la diversidad estructural, se recomienda utilizar biomasa en vez de abundancia (Calderón-Aguilera et al., 2021).

Dentro de los roles ecológicos destacan la habilidad para competir (Edwards et al., 2011) y la resistencia a perturbaciones (Venn et al., 2011), pero hay otros que son importantes para entender la dinámica de los ecosistemas (Costello et al., 2017). Para los arrecifes de coral, por ejemplo, es importante tomar en cuenta rasgos como la tasa de calcificación, la complejidad estructural y la cobertura de coral vivo para estimar su capacidad para formar arrecifes (e.g. índice de función arrecifal; González-Barríos y Álvarez-Filip, 2018). La riqueza de especies puede ser alta, pero si se trata de corales no formadores de matrices arrecifales (e.g. los del género *Porites*), la existencia de los arrecifes puede estar comprometida (Cabral-Tena et al., 2020).

Para medir los cambios en la estructura funcional de un ecosistema, es conveniente tomar los valores de los rasgos como coordenadas en un espacio funcional. El espacio funcional se define actualmente como un espacio multidimensional euclidiano en donde los ejes son rasgos funcionales relevantes (Mouillot et al., 2013). Como el análisis de la diversidad estructural no es suficiente para observar cambios en una comunidad, en este trabajo se analizaron, además, rasgos funcionales que puedan ser informativos, cuantitativos y predictivos (Cardinale et al., 2012; Naeem et al., 2012).

El análisis será más riguroso si se seleccionan rasgos funcionales relevantes para la pregunta científica (Petchey et al., 2006; Violle et al., 2006; Alexandridis et al., 2017). Posteriormente, se debe construir el espacio funcional con ejes que correspondan a los rasgos. En la década pasada se utilizaban los rasgos crudos, típicamente en modelos tridimensionales. No obstante, los rasgos estaban limitados a ser cuantitativos (e.g. datos morfométricos o rangos de distribución; Flynn et al., 2009).

Con la metodología propuesta por Villéger (2008), Laliberté y Legendre (2010), las limitaciones mencionadas anteriormente pueden resolverse sintetizando los rasgos mediante un análisis de componentes principales (PCA), o con un análisis de coordenadas principales (PCoA). Se pueden utilizar datos cualitativos, preferentemente ordinales, indicándole a la plataforma (e.g. RStudio; RStudio Team, 2020) cuál es el orden jerárquico. Para cuantificar la estructura funcional de una comunidad hay que considerar la distribución de los círculos (que corresponden a las especies) y su respectivo peso, reflejado en el tamaño del círculo (que corresponde a la abundancia o biomasa) en el espacio multidimensional.

Para describir la comunidad es importante visualizar distintos índices funcionales, porque la comunidad tiene distintos componentes. Los más comunes son riqueza, equidad y divergencia funcional, aunque también están la identidad, dispersión, entropía, especialización y originalidad. Todos son apropiados para una variedad de contextos ecológicos (Mouchet et al., 2010).

1.1.4 Probando la hipótesis del refugio profundo

La hipótesis del refugio profundo (DRRH, por sus siglas en inglés), propuesta por Glynn (1996), estipula que los ecosistemas profundos pueden potencialmente servir como: 1) refugios para diferentes especies contra perturbaciones someras y 2) fuentes reproductivas para especies en zonas someras después de un disturbio. La hipótesis fue innovadora para esos tiempos y alentó a varios conservacionistas, especialmente por la posibilidad de haber encontrado refugios térmicos para corales escleractinios (Glynn et al. 2001; Lesser et al. 2009; Hinderstein et al. 2010).

La pérdida de diversidad marina es preocupante alrededor del mundo dadas diversas perturbaciones, especialmente para macroinvertebrados bénticos, que cuentan con movilidad reducida (Costello et al., 2015). El estrés por aumento en la temperatura trasciende a profundidades mayores de lo que se asumía (Bongaerts et al., 2010). Se han reportado efectos negativos por el calentamiento del océano en el Caribe hasta los 60 m de profundidad (Lang et al., 1988; Bongaerts y Smith, 2019), y por eventos de Oscilación del Sur El Niño-ENSO en el Pacífico mexicano hasta 13 m (Reyes-Bonilla et al., 2002).

Las ondas de calor marinas (MHW) también llegan a las zonas mesofóticas causando daños a sus comunidades (mortalidad directa en macroinvertebrados; Giraldo-Ospina et al., 2020). Aunque la profundidad esté asociada a una mayor concentración de nutrientes y partículas, asegurando alimento para distintos macroinvertebrados (Glynn et al., 2001), y aunque las ondas internas ayuden a mitigar la acumulación de calor (Ladah y Zertuche-González, 2004; Wyatt et al., 2020), el alivio ante el estrés térmico suele ser temporal (Frade et al., 2018). Además, algunos macroinvertebrados bénticos también pueden ser intolerantes a bajas temperaturas (Hernández et al., 2010). El agua por debajo de la termoclina también suele ser reducida en saturación de aragonita, afectando negativamente a los organismos calcificadores (Norzagaray-López et al., 2017).

Es cierto que la energía del oleaje disminuye con la profundidad porque se disipa a través de la columna de agua, atenuando el impacto mecánico de una tormenta o huracán, por ejemplo. No obstante, esto no

exenta a los organismos de aguas profundas de estas perturbaciones (Bongaerts et al., 2013). Hay evidencia que indica que las tormentas y huracanes crean corrientes fuertes capaces de mover grandes masas de agua que llegan a profundidades mesofóticas e impactan a sus comunidades (Smith et al., 2019). Aunado a eso, estos eventos frecuentemente implican acumulación de escombros. Los macroinvertebrados bénticos son particularmente vulnerables porque frecuentemente poseen movilidad reducida (e.g. hidrozoarios, poliquetos), siendo fácilmente enterrados (Bongaerts et al., 2010; Dustan y Lang, 2019). Otros organismos pueden ser estructuralmente frágiles, o tener bajas tasas de crecimiento, lo que afectaría su adecuación. Ante el cambio climático, las tormentas probablemente incrementen en frecuencia e intensidad, lo que significa que sus efectos podrían trascender a mayores profundidades (Knutson et al., 2015).

Otras fuentes de perturbación incluyen enfermedades, florecimientos de algas o la proliferación de especies invasoras. Aunque no hay reportes de enfermedades para los macroinvertebrados del Pacífico mexicano, sí hay reportes de bioerosión y pérdida inexplicada de tejido en corales escleractinios (Rodríguez-Villalobos et al., 2015). Por lo anterior, hay una necesidad urgente de analizar cuantitativamente los patrones de biodiversidad a lo largo de gradientes de profundidad. Para el área de estudio, se consideró el rango mesofótico en las profundidades donde hubiera del 10-1% de intensidad lumínica. Se clasificaron tres estratos de profundidad: somero (>10% de intensidad lumínica), mesofótico superior ($\leq 10\%$, $>1\%$ de intensidad lumínica) y mesofótico inferior ($\leq 1\%$, $>0\%$ de intensidad lumínica), según los criterios de Lesser et al. (2019) y Eyal et al. (2019).

Aunque ahora se sabe que los ecosistemas mesofóticos no están exentos de perturbaciones, la profundidad sí puede atenuar la frecuencia y magnitud de las amenazas en algunos sitios, comparado con los arrecifes más someros (Bongaerts et al., 2010; Giraldo-Ospina et al., 2020). Además, se sabe que sí pueden proveer reclutas para que los sitios someros se recuperen después de una perturbación. En otros lugares, esto no es suficiente para ser considerados refugios (Smith et al., 2016).

Los resultados de los estudios para probar la hipótesis del refugio profundo no han sido consistentes. Mientras que la evidencia de algunos estudios sugiere que los ecosistemas mesofóticos sí podrían funcionar como refugio (e.g. para peces; Gress et al., 2016; para corales; Bloomberg y Holstein, 2021), otros sugieren que no podrían actuar como tal (Bongaerts et al., 2017; Shlesinger et al., 2018; Stefanoudis et al., 2019). Por lo anterior, diversos grupos de investigación han intentado incrementar los esfuerzos de investigación e implementar meta análisis para sacar conclusiones contundentes (Laverick et al., 2018).

Debido al rápido calentamiento de los océanos y otras perturbaciones antropogénicas, los arrecifes someros continúan sufriendo daños, por lo que es necesario proteger a los ecosistemas mesofóticos (Bongaerts et al., 2010). En localidades donde haya gran sobreposición de comunidades entre arrecifes someros y mesofóticos, las especies podrían vivir en las profundidades, aunque desaparecieran de zonas más someras (Laverick et al., 2019). Suponiendo que las comunidades profundas fueran reproductivamente activas, y pudiera haber un flujo vertical de larvas, entonces los arrecifes someros podrían recuperarse por conectividad (Soria et al., 2012; Holstein, 2013).

Además de compartir especies con los ecosistemas someros, los ecosistemas mesofóticos también pueden tener especies exclusivas de profundidad, por lo que también sería importante protegerlos por albergar especies únicas (Pimentel et al., 2020). Entender la relación entre ecosistemas someros y profundos ayudaría a mejorar las políticas de conservación. El propósito de este trabajo fue investigar la variación de la composición de especies a lo largo de un gradiente de profundidad y evaluar la sobreposición de especies entre ecosistemas someros y profundos. Si no hay especies compartidas, los ecosistemas más profundos tienen baja probabilidad de ser refugios para los macroinvertebrados benthicos de aguas someras (Laverick et al., 2018).

Además, la composición de especies define las interacciones ecológicas entre ellas: si hay una alta densidad de invertebrados herbívoros, aumentará la presión en el ecosistema por pastoreo, por ejemplo. La competencia entre especies puede llevar al desplazamiento y el desbalance de cadenas tróficas. El grado de sobreposición de especies varía entre ubicaciones geográficas, por lo que se decidió caracterizar el sitio de estudio para aportar información al conocimiento global. También es importante estudiar la relación entre profundidad, temperatura, intensidad lumínica y composición de la comunidad para entender las interacciones físicas y biológicas de los ecosistemas mesofóticos (Laverick et al., 2019).

1.1.5 Puntos de quiebre en ecosistemas mesofóticos

Entender las fuerzas que moldean los patrones espaciales de biodiversidad es esencial para descifrar la interacción entre factores ecológicos y ambientales (Mittelbach et al., 2007; Zahn et al., 2016) a distintas escalas espacio-temporales (Bongaerts y Smith, 2019). Los cambios en la diversidad estructural y funcional a lo largo de gradientes ambientales (e.g. latitudinales, altitudinales y de profundidad), resultan en distintos patrones geográficos (Bridge et al., 2016; Spalding et al., 2017). Los organismos marinos, por

ejemplo, se pueden dividir en costeros y oceánicos dependiendo en la profundidad en la que estén, y su presencia puede predecirse con base en factores ambientales alrededor de los océanos del mundo (NOAA, 2021).

Incluso a escalas espaciales reducidas (<500 km) los ecosistemas pueden exhibir gran variabilidad en la composición de especies a lo largo de gradientes de profundidad (Field et al., 2009; Laverick et al., 2020). Estos cambios no son por la profundidad *per se*, si no que se atribuyen a factores ambientales correlacionados. Estos pueden incluir condiciones climatológicas (e.g. cambios en los efectos del oleaje con profundidad), geomorfología (e.g. cambios en la pendiente) y otros factores ecológicos (Clarke et al., 2001; Guo et al., 2013). Las zonas de recambio de especies a lo largo de un gradiente se utilizan frecuentemente para definir los límites entre estratos de profundidad o límites geográficos, y pueden proporcionar información sobre los procesos que generan y mantienen dichos patrones (e.g. la línea de Wallace; Mayr, 1944; la división entre arrecifes rocosos y bosques de sargazo; Zahn et al., 2016; zonas de transición; Bongaerts y Smith, 2019).

Los puntos de quiebre se definen como cambios abruptos en la composición de especies dentro de la misma ubicación geográfica (Lesser et al., 2019). Estos límites se pueden utilizar para identificar y explicar el origen y la evolución de los patrones biodiversidad (Belanger et al., 2012; Keith et al., 2013). Por ejemplo, la estructura biogeográfica de los macroinvertebrados bénticos someros se puede predecir mediante unas pocas variables ambientales, principalmente la temperatura (Belanger et al., 2012) y la luz (Laverick et al., 2018).

Los patrones biogeográficos en la estructura taxonómica y filogenética de especies marinas del Pacífico Oriental Tropical se explican mejor por procesos históricos (es decir, tectónica de placas, fluctuaciones del nivel del mar, eventos de Oscilación del Sur El Niño-ENSO; López-Pérez, 2017) que operan durante decenas de miles a millones de años. Por ello, las mediciones *in situ*, en una escala temporal reducida, pueden tener poco poder explicativo (Keith et al., 2013; Leprieur et al., 2016) y hay que evaluar qué tan representativos son los datos, considerando la variación estacional (Grodsky et al., 2014) e interanual (López-Pérez y Hernández-Ballesteros, 2004).

A veces, basta una porción estrecha de hábitat con condiciones distintas (Laverick et al., 2019) para evitar la dispersión entre poblaciones adyacentes y, por lo tanto, mantener rupturas de la comunidad a lo largo de escalas de tiempo geológicas (Bongaerts y Smith, 2019; Sherman et al., 2019). Por otro lado, los puntos de quiebre pueden resultar de la relación entre factores ambientales y el desempeño fisiológico de las

especies (Laverick et al., 2018). Un ejemplo muy claro es la pérdida de especies autótrofas en los ensamblajes béticos a lo largo del gradiente de profundidad, como consecuencia de la atenuación de la luz en la columna de agua (Lesser et al., 2019). Dada su importancia para comprender los patrones contemporáneos de la biodiversidad y para predecir cambios futuros en las comunidades ecológicas, identificar los puntos de quiebre en la comunidad y comprender sus causas es esencial en la ecología marina (Laverick et al., 2020).

Debido al riesgo en el que están los arrecifes y los macroinvertebrados béticos marinos, en especial los corales (Hughes et al., 2003, 2017), es cada vez más importante comprender los patrones de biodiversidad y los procesos ecológicos que mantienen la biodiversidad en grandes escalas espaciales (Keith et al., 2013). Aunque muchos límites biogeográficos se han basado en cambios en la riqueza de especies, la evaluación de los cambios en la composición de la comunidad sobre gradientes ambientales puede proporcionar una mayor comprensión de los mecanismos que generan los límites entre estratos de profundidad (Keith et al., 2013).

Por ejemplo, los patrones latitudinales en los gradientes de riqueza de especies (e.g. diversidad estructural) en los ecosistemas mesofóticos corresponden a gradientes de variables ambientales con baja resolución temporal, incluida la temperatura, el estado de saturación de aragonita (Medellín-Maldonado et al., 2016; Norzagaray-López et al., 2017) y la penetración de la luz (Hughes et al., 2003; Lesser, 2009). Sin embargo, los límites biogeográficos basados en la disimilitud en la composición de las especies (es decir, la diversidad beta) se explican mejor mediante procesos históricos (Keith et al., 2013).

En un estudio, la probabilidad de que una especie se encontrara en un punto de quiebre de la comunidad, se correlacionó con su rango de profundidad, aumentando en un 27% por cada 10 m de profundidad (Lesser et al., 2019). También se ha demostrado que las especies con amplios rangos de profundidad (e.g. generalistas) podrían tener menor riesgo de extinción (Carpenter et al., 2008; Graham et al., 2011). Esto evidencia la importancia de incluir ecosistemas mesofóticos al evaluar los arrecifes modernos (Lesser et al., 2009).

Aunque se sabe que los ecosistemas mesofóticos sustentan numerosas especies de ecosistemas marinos someros, también son importantes por sus condiciones únicas (Kahng et al., 2010; Lesser et al., 2009) y pueden albergar especies distintas restringidas a profundidades mesofóticas. Uno de los patrones interesantes que han surgido del reciente aumento en la investigación sobre ecosistemas mesofóticos (Loya et al., 2016), es la presencia de un punto de quiebre a 60 m de profundidad, indicada por un cambio

en la presencia, ausencia o abundancia numérica de taxones específicos y cambios en la dinámica de la comunidad (Lesser et al., 2018; 2019).

Aunque varios estudios han identificado un cambio en la composición de la comunidad a 60 m, en este trabajo se cuestiona ese patrón, por las mismas razones que se cuestiona que los ecosistemas mesofóticos comiencen a 30 m (Pyle et al., 2016, ver 1.1.4 Probando la hipótesis del refugio profundo). En este estudio se llevó a cabo un análisis de regresión segmentada para examinar las distribuciones de profundidad de una gran diversidad de especies, e identificar puntos de quiebre para la comunidad de macroinvertebrados bénticos, entre ecosistemas someros y mesofóticos. Específicamente, se probaron los cambios en la tasa de pérdida de especies de aguas someras desde la superficie (100% de intensidad lumínica) hasta <1% de intensidad lumínica, y se identificaron los factores ecológicos y ambientales que mejor explican las rupturas comunitarias observadas.

1.2 Justificación

1. La importancia de los arrecifes coralinos está muy bien entendida, pero la importancia ecológica de los ecosistemas rocosos aún no está evaluada.
2. El Pacífico mexicano está muy bien estudiado en zonas someras, pero no hay estudios a profundidades mesofóticas, probablemente asociadas con las dificultades de acceso, pero considerarlos incrementaría la cobertura global de arrecifes
3. Aunque se sabe que en el Pacífico mexicano hay organismos muy resilientes, poco se sabe de cómo pueden impactar las condiciones únicas del sitio de estudio en los patrones de diversidad a lo largo de los gradientes de profundidad.
4. Aunque el término MCEs ha sido utilizado desde el 2008, ha habido inconsistencias en cuanto a qué profundidad están, y cómo se divide en zona superior e inferior. La convención actual es que se encuentran entre 30-150 m. No obstante, dadas las distintas condiciones alrededor del mundo, es necesario establecer los límites de profundidad con base en fundamentos ópticos.
5. Los censos con buceo tienen sus ventajas, y en Bahías de Huatulco es posible bajar a profundidades mesofóticas si se tiene mucha experiencia. Sin embargo, el área que se puede revisar es limitada

dado que los transectos regularmente son de 50 x 2. Los estudios con ROVs permiten tener mayor cobertura, en menor tiempo, y con riesgo nulo.

6. Los estudios en años anteriores estaban enfocados en la ecología y taxonomía de los corales (Phylum: Cnidaria). Las tendencias actuales buscan estudiar la ecología funcional en las comunidades completas de macroinvertebrados bénticos, lo que permite caracterizar la vulnerabilidad potencial de una comunidad y aporta más información sobre las interacciones ecológicas que existen (Alexandridis et al., 2017; Giraldo-Ospina et al., 2020).
7. Hay algunas descripciones de diversos sitios sobre riqueza de especies relacionada con la profundidad (Bridge et al., 2012; Muir et al., 2015), pero muy pocos logran definir la estructura de los arrecifes o comunidades coralinas mesofóticas en términos de taxones relevantes o grupos funcionales (Bejarano et al., 2014). En el 2° congreso internacional de Ecosistemas Mesofóticos Coralinos en 2014, se planteó esta gran necesidad (Loya et al., 2017).
8. Las perturbaciones en el Pacífico mexicano están muy bien documentadas, y la evidencia podría sugerir que no funcionan como refugios (Bongaerts, 2010). Sin embargo, esto no es suficiente para probar la hipótesis del refugio profundo. Los análisis cuantitativos y sintéticos son esenciales para generar conclusiones de mayor peso.

1.3 Hipótesis

1.3.1 Hipótesis general

Las comunidades mesofóticas de macroinvertebrados bénticos tienen menor diversidad taxonómica y funcional que las comunidades someras, por lo que es poco probable que puedan funcionar como refugio para dichas especies.

1.3.2 Hipótesis específicas

- a) La profundidad mesofótica en el sitio de estudio está a menos de 30 m de profundidad, debido a la alta turbidez.
- b) Las comunidades mesofóticas de macroinvertebrados bénticos tienen menor diversidad taxonómica y funcional que las comunidades someras, dadas las limitaciones de luz y temperatura.
- c) Las localidades con mayor complejidad de sustrato tendrán mayor diversidad taxonómica y funcional.
- d) Si las comunidades someras y mesofóticas comparten menos del 50% de las especies de aguas someras, no funcionarían como refugios.
- e) Los puntos de quiebre en la comunidad de macroinvertebrados bénticos están a menos de 60 m.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Caracterizar los cambios en la composición de las especies de macroinvertebrados bénticos y su funcionalidad a lo largo de un gradiente de profundidad en Bahías de Huatulco, Oaxaca, México para probar si los ecosistemas mesofóticos tienen potencial para ser refugios para los macroinvertebrados bénticos.

1.4.2 Objetivos específicos

- a) Definir la profundidad mesofótica con base en la intensidad lumínica.
- b) Caracterizar las comunidades de macroinvertebrados bénticos en términos de diversidad taxonómica y funcional a lo largo de un gradiente de profundidad.
- c) Asociar los índices ecológicos con variables ambientales y geomorfológicas.
- d) Estimar la sobreposición de especies entre comunidades someras y mesofóticas para evaluar la hipótesis del refugio profundo en el sitio de estudio.
- e) Determinar puntos de quiebre en la comunidad de macroinvertebrados del sitio para diferenciar los estratos de profundidad óptica con bases ecológicas.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El Parque Nacional Huatulco (PNH) se localiza frente a las costas del municipio de Santa María Huatulco, al sur de Oaxaca entre los $15^{\circ}42'50'' - 15^{\circ}45'00''\text{N}$ y los $96^{\circ}11'50'' - 96^{\circ}06'00''\text{W}$. El PNH abarca 11,891 ha, de las cuales, 6,375 ha pertenecen al área terrestre y 5,516 ha al área marina. Esta última es parte del Pacífico sur mexicano y recibe afluencia del Golfo de Tehuantepec. Tiene nueve bahías: Chachacual, Riscalillo, Órgano, Cacaluta, Santa Cruz, San Agustín, Chahué, Tangolunda y Conejos. Dentro de ellas, destaca la presencia de arrecifes de coral y de roca. La descripción completa del Área Natural Protegida (ANP), decretada el 24 de julio de 1998, se encuentra en su Plan de Manejo publicado en el año 2003 (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), 2002).

Los muestreos se realizaron del 9 al 13 de noviembre del año 2020 en cinco localidades de fácil acceso: Punta Cacaluta (en Bahía Cacaluta), Punta Maguey y Violín (en Bahía del Órgano), Morros La Blanca y El Gigante (en Bahía Chahué) (Figura 1).

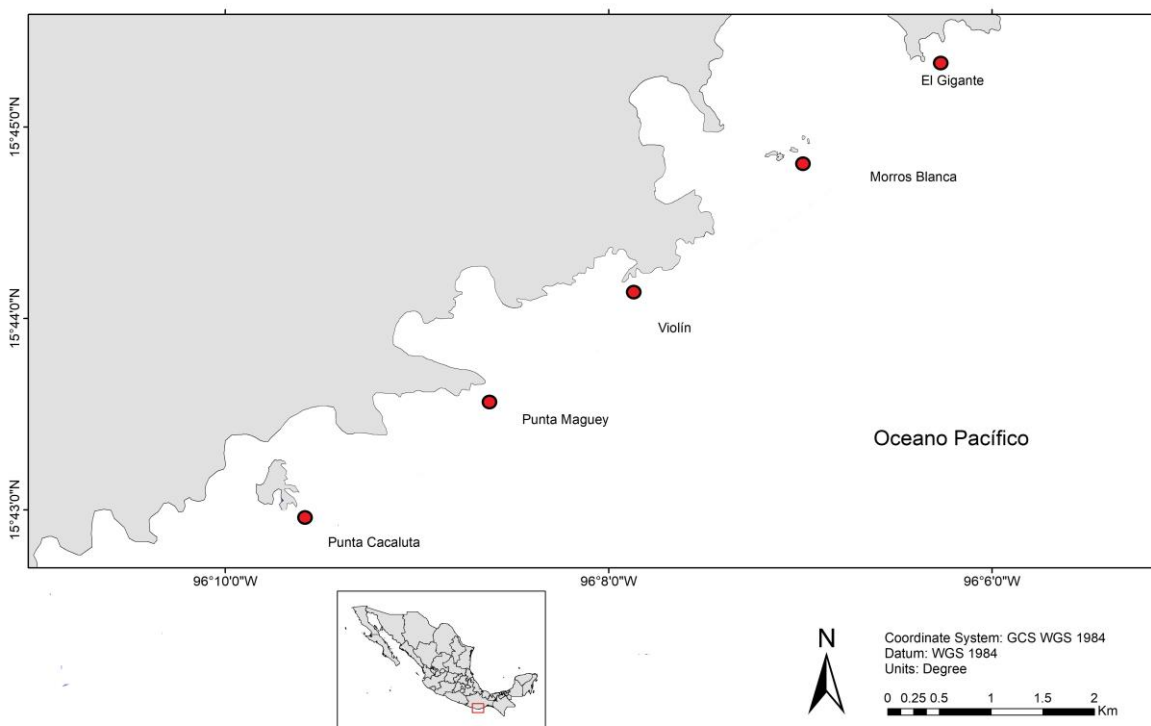


Figura 1. Sitio de estudio. Mapa de las cinco localidades muestreadas en la zona marina de Bahías de Huatulco, Oaxaca.

2.2 Diseño experimental

Con el fin de estimar la posible relación de dependencia de una variable ecológica y variables físicas, se siguió un diseño experimental de la forma:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_{ijk} + \beta_{ijk} + (\alpha_{ijk} \diamond \beta_{ijk}) + \varepsilon_{ijk}, \quad (1)$$

donde:

Y_{ijk} = índice de diversidad estimado en el transecto i , de la localidad j , del nivel k

μ = media global real del experimento

α_{ijk} = factor α evaluado en el transecto i , de la localidad j , del nivel k

β_{ijk} = factor β evaluado en el transecto i , de la localidad j , del nivel k

$\alpha_{ijk} \diamond \beta_{ijk}$ = efecto producido por la interacción entre el factor α y el factor β

\diamond = operador para denotar interacción

ε_{ijk} = error

$$Y_{ijk} = \bar{x} + Z_{ijk} + T_{ijk} + I_{ijk} + (Z_{ijk} \diamond T_{ijk}) + (Z_{ijk} \diamond I_{ijk}) + (I_{ijk} \diamond T_{ijk}) + e_{ijk}, \quad (2)$$

donde:

Y_{ijk} = índice de diversidad estimado en el transecto i , de la localidad j , del nivel k

i = número de transecto {1, 2, 3}

j = localidad {Cacaluta, Maguey, Violín, Blanca, Gigante}

k = nivel de profundidad óptica {somero, mesofótico superior, mesofótico inferior}

\bar{x} = media global observada del experimento

Z_{ijk} = profundidad Z evaluada en el transecto i , de la localidad j , del nivel k

T_{ijk} = temperatura T evaluada en el transecto i , de la localidad j , del sitio k

I_{ijk} = intensidad lumínica I evaluada en el transecto i , de la localidad j , del sitio k

$Z_{ijk} \diamond T_{ijk}$ = efecto producido por la interacción entre el factor Z y el factor T

$Z_{ijk} \diamond I_{ijk}$ = efecto producido por la interacción entre el factor Z y el factor I

$I_{ijk} \diamond T_{ijk}$ = efecto producido por la interacción entre el factor I y el factor T

\diamond = operador para denotar interacción

e_{ijk} = error

2.3 Protocolo de muestreo

Se realizaron tres barridos por localidad, dando un total de 15 barridos. El muestreo comenzó a las 7:30 y finalizó a las 12:30 h (CST); este es el periodo en el cual las condiciones del viento y del oleaje son propicias para navegar (Pérez, comunicación personal, noviembre 2020). Se intentó que cada barrido durara una hora, para tener tres horas exactas de barrido total por localidad, y 15 horas de barrido total en todo el sitio de estudio. No obstante, debido a dificultades técnicas y a las condiciones ambientales, los barridos totales por localidad duraron 2.86 horas en promedio (± 0.77), y se consiguieron 14.32 horas de barrido total en todo el sitio (ver Tabla 1). A lo largo de las localidades, se tomaron 10,000 puntos de referencia usando un sonar inteligente portátil (Deeper) para obtener los perfiles batimétricos y sus respectivas coordenadas.

Tabla 1. Descripción de las localidades visitadas del 9 al 13 de noviembre de 2020. La clave corresponde al nombre de la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante). Se muestra la latitud, la longitud, la profundidad máxima detectada por el sonar portátil, y el tiempo total de barrido registrado.

Clave	Latitud	Longitud	Profundidad máxima (m)	Tiempo de barrido (h)
C	15.7	-96.1612	40	1.77
M	15.71	-96.1434	11	2.47
V	15.72	-96.1324	30	2.90
B	15.73	-96.1148	30	3.55
G	15.74	-96.1064	20	3.63
Total				14.32

Para lo anterior, se utilizó un vehículo remoto (ROVEEE, Pobletech Inc - Roboteknik), a una velocidad constante aproximada de un nudo (1.852 km/h). El vehículo tiene luces LED de 3200 lúmenes para mejorar la visión en profundidades con poca iluminación. También tiene una cámara con resolución de 520 TVL y un lente de 3.6 mm que permite un ancho de visión de 1.8 m estando a 1 m de una superficie sólida.

Adicionalmente, se adaptaron al ROVEEE dos cámaras de alta definición (GoPro HERO4 y HERO8) a los costados de la cámara principal para obtener imágenes de mejor calidad. Los barridos fueron videograbados simultáneamente con las tres cámaras mencionadas para censar las comunidades de macroinvertebrados bénticos. También se adaptó un registrador de temperatura y luz HOBO® colgante UA002-64 (Onset Computer Corp., Bourne, Mass., EUA) en el vehículo para tomar lecturas de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e intensidad lumínica (lum/m^2) a cada minuto durante 1 hora (la duración de cada barrido).

La elección de las localidades de muestreo se basó en la presencia de macroinvertebrados bénticos en profundidades de, por los menos, 20 metros. No obstante, también se realizaron barridos en zonas con profundidades mayores y menores a los 20 metros para tener una mejor referencia de las comunidades de macroinvertebrados bénticos a lo largo del gradiente de profundidad. De igual forma, se consideró la accesibilidad al sitio para evitar daños físicos al vehículo remoto, así como la intensidad de la corriente para garantizar un buen control del mismo.

2.4 Caracterización de la columna de agua

Con el fin de determinar profundidad (Z) a diferentes intensidades lumínicas (I), se obtuvieron datos con un registrador de temperatura y luz HOBO® colgante UA002-64 (Onset Computer Corp., Bourne, Mass., EUA), mismo que estaba atado al vehículo (ROVEEE, Pobletech Inc - Roboteknik).

Se ajustaron modelos lineales, polinomiales y logarítmicos, según fuera el caso, a los datos obtenidos. De este modo, se pudo encontrar el rango de profundidad con 10-1% de intensidad lumínica de cada sitio, con el cual se definió la zona mesofótica. El rango $0 < I \leq 1\%$ se definió como zona mesofótica inferior (MI); y el rango $1 < I \leq 10\%$, se definió como zona mesofótica superior (MS). El rango $>10\%$, se definió como somero (S). Para ello, se empleó el paquete 'ggplot2' (Wickham et al., 2021) de la plataforma 'RStudio' versión 1.2.1335 (RStudio Team, 2020). Los modelos se graficaron para cada una de las localidades, con los intervalos de confianza al 95% de los parámetros que resultaron estadísticamente significativos ($p < 0.05$).

Modelo lineal

$$Z = \beta_0 + \beta_1 I, \quad (3)$$

donde:

Z = profundidad (m) - variable de respuesta

β_0 = intersección en el eje de las ordenadas

β_1 = pendiente

I = intensidad lumínica (lum/m²) - variable explicativa

Modelo polinomial

$$Z = \beta_0 + \beta_1 I + \beta_2 I^2 + \beta_3 I^3 + \dots + \beta_n I^n, \quad (4)$$

donde:

Z = profundidad (m) - variable de respuesta

β_0 = intersección en el eje de las ordenadas

β_n = coeficientes de regresión para I^n

I = intensidad lumínica (lum/m²) - variable explicativa

I^n = ajuste de potencias para la variable explicativa

Modelo logarítmico

$$Z = \beta_0 + \beta \ln(I), \quad (5)$$

donde:

Z = profundidad (m) - variable de respuesta

β_0 = intersección en el eje de las ordenadas

β = tasa de decaimiento de la curva

$\ln(I)$ = logaritmo natural aplicado a la variable explicativa

I = intensidad lumínica (lum/m²) - variable explicativa

2.5 Procesamiento de información y elección de variables

2.5.1 Análisis de los video transectos

Primero, se realizó una guía de macroinvertebrados bénticos de Bahías de Huatulco para identificar especies que ya se saben presentes. Se incluyeron varias fotografías por especie para poder identificarlas desde distintos ángulos, en distintos tamaños, morfologías y posiciones. Dicha información se obtuvo de expertos en el sitio de estudio, guías de identificación, y libros.

La intención era hacer un video transecto por barrido, es decir, tener 15 video transectos. Sin embargo, se tuvieron que excluir aquellos archivos de barrido que se dañaron, y aquellos en donde no se registró

ninguna imagen. En total, se hicieron ocho video transectos efectivos, en un área de 14,478.38 m² (ver Tabla 2). Estos corresponden a 140 videos, con una duración total de 4 horas 20 minutos.

Dichos videos provenían de las tres cámaras mencionadas (ver **2.3 Protocolo de muestreo**). Aunque los barridos se realizaron durante aproximadamente una hora cada uno, los video transectos duraron, en promedio, 32.57 minutos (± 11.09) (Tabla 2). El material se analizó simultáneamente y de manera complementaria, no aditiva, cuidando estrictamente no sobreestimar las abundancias.

Tabla 2. Descripción de los transectos. La clave corresponde al número de transecto (T#) y nombre de la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante). Se muestra la latitud, la longitud, la duración de cada video transecto en minutos, el área monitoreada y la profundidad máxima registrada. Las localidades de estudio se visitaron del 9 al 13 de noviembre de 2020.

Clave	Latitud	Longitud	Duración total del videotransecto (min)	Área monitoreada (m ²)	Profundidad máxima (m)
T1C	15.7	-96.1612	20.90	1161.204	40
T1M	15.71	-96.1434	24.63	1368.63	11
T1V	15.72	-96.1324	30.35	1686.25	30
T2V	15.72	-96.1324	34.55	1919.6	30
T3V	15.72	-96.1324	42.69	2371.85	30
T1B	15.73	-96.1148	18.12	1006.57	30
T2B	15.73	-96.1148	39.72	2206.66	27
T1G	15.74	-96.1064	49.63	2757.63	20
Total				14478.38	

La tecnología de reconocimiento automático de especies se ha estudiado desde hace varios años (virus NHHI; Álvarez-Borrego y Chávez-Sánchez, 2001; copépodos calanoides; Castro-Longoria et al., 2001). En la actualidad, la calidad de las imágenes ha mejorado y los métodos para analizarlas se han popularizado, permitiendo llevar a cabo diversos estudios (e.g. análisis de la densidad poblacional de pepino marino; Li et al., 2021). El método de máscaras binarias, por ejemplo, ha sido exitoso para identificar especies, incluso con iluminación heterogénea (fitoplancton; Castro-Valdez y Álvarez-Borrego, 2018), e independientemente de la posición, escala, rotación (aletas de tiburón; Hernández et al., 2010) y rotura de los organismos (diatomeas; Pacheco-Venegas et al., 2020). La identificación automática de especies de macroinvertebrados bénticos es posible y sería de gran utilidad. Sin embargo, dada la diversidad y complejidad de los organismos, dicho método no se empleó para este estudio.

Por lo anterior, la determinación taxonómica se realizó de manera visual. Se empleó el reproductor multimedia VLC versión 2.2.6 utilizando la función “Fotograma a fotograma” para aumentar la probabilidad de detección. Los fotogramas de las zonas más oscuras se editaron usando el “Visualizador de fotos” de Windows para cambiar el balance de blancos, el contraste, la exposición y las sombras. Posteriormente, se identificaron las especies usando la guía antes mencionada. Si llegaba a haber alguna duda, se tomaba la fotografía en donde apareciera el organismo en cuestión, y se enviaba al especialista en el grupo taxonómico para la confirmación en su identificación.

Las presencias y abundancias se registraron en un archivo de Excel, con ocho hojas (una por cada transecto), por localidad y por profundidad física. También se creó un archivo en donde se iban registrando las fechas de las visualizaciones de los videos, y el acervo de especies detectadas en dicha fecha.

2.5.2 Curvas de acumulación de especies

Con el fin de determinar si el análisis de los videos había sido suficiente, se realizó una curva de acumulación de especies. La variable dependiente fue la riqueza de especies, mientras que la variable independiente fue el número de vistas del mismo video como medida de esfuerzo. Los videos se vieron 12 veces cada uno. En cada vista, se iba detectando la presencia de especies nuevas debido a: 1) avistamiento de nuevos individuos o 2) identificación de un organismo desconocido. Para hacer las curvas de acumulación de especies se utilizaron los paquetes ‘BiodiversityR’ (Kindt, 2020) y ‘ggplot2’ (Wickham et al., 2020) de la plataforma ‘RStudio’ versión 1.2.1335 (RStudio Team, 2020).

2.5.3 Descripción de los sitios

El material de las grabaciones se utilizó para extraer información de la pendiente del sitio, la complejidad y el tipo de sustrato. La pendiente pronunciada se refiere a sitios en donde haya $\geq 45^\circ$ de pendiente, y sin pendiente, a aquellos donde haya una planicie. La complejidad alta se refiere a los sitios con $\geq 30\%$ de cobertura de roca o coral, según el caso, con presencia de cavidades o deformaciones. La complejidad baja se refiere a $< 30\%$ de cobertura de roca o lisas y ausencia de cavidades.

Tabla 3. Clasificación de los sitios. La clave corresponde al nombre del sitio (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante), pendiente del sitio (P: pronunciada, S: sin pendiente), complejidad (A: alta, B: baja) y tipo de arrecife (R: rocoso, C: coralino).

Sitio	Pendiente	Complejidad	Tipo
C	P	B	R
M	S	A	C
V	P	A	R
B	S	A	R
G	P	B	R

Las variables bióticas, descritas en la sección *Caracterización de la comunidad*, fueron calculadas para cada transecto. Dado que las áreas de los transectos no son iguales, los datos de abundancia fueron estandarizados primero a densidad de individuos/100m² (ver Ecuación 6) y luego, a biomasa en g/100m² (ver Ecuación 7). La biomasa fue estimada como el peso individual por el número de individuos de la especie.

$$D_{ij} = \frac{n_{ij}}{a_j} \times 100, \quad (6)$$

donde:

D_{ij} = densidad de individuos de la especie i en el transecto j

n_{ij} = número de individuos de la especie i en el transecto j

a_j = área barrida (m²) en el transecto j

$$B_{ij} = \frac{w_i \times n_{ij}}{a_j} \times 100, \quad (7)$$

donde:

B_{ij} = biomasa de individuos de la especie i en el transecto j

w_i = peso promedio individual de la especie i

n_{ij} = número de individuos de la especie i en el transecto j

a_j = área barrida (m²) en el transecto j

Para los análisis posteriores y para probar la hipótesis, se realizaron dos puntos de segmentación para cada transecto: uno al 10% de intensidad luminosa (I), y otro, al 1%. Esto para asignar dos grupos: la zona mesofótica superior ($1 < I \leq 10\%$), y la zona mesofótica inferior ($0 < I \leq 1\%$).

2.6 Caracterización de la comunidad

2.6.1 Determinación taxonómica y cuantificación de abundancia

Se estimó la densidad de individuos utilizando la información de las tres cámaras de manera complementaria, y no aditiva. Los videos se revisaban cuidadosamente para identificar qué organismos ya habían sido contados, y así evitar una sobreestimación (ver Tabla 4). La densidad y biomasa de los macroinvertebrados benthicos se calculó con el peso individual promedio por especie (ver Tabla 5). Los valores de w_i están en gramos (g) y corresponden al peso individual promedio de cada especie. Se tomaron de la bibliografía que indica la columna “Fuente”. Los valores de D_i están en número de individuos por cada 100 m² (n/100 m²). Los valores de B_i están en gramos por cada 100 m² (g/100 m²).

2.6.2 Selección de rasgos funcionales

El propósito fue seleccionar las características que describieran el rol de cada especie en la comunidad de macroinvertebrados benthicos. La lista de mecanismos se adaptó de diversos artículos (Bremner, 2006; Alexandridis et al., 2017; Costello et al., 2015) con ajustes para adaptarlo a los atributos de los macroinvertebrados benthicos marinos.

Para seleccionar los rasgos, primero se hizo una hoja de cálculo con aquellos que se consideraron relevantes para resolver la pregunta. Se obtuvieron 12 rasgos: calcificación, movilidad, alimentación, longevidad, tipo de larva, profundidad, talla promedio (cm), tipo de fertilización, dispersión larval, longitud (cm), altura (cm), fragilidad, abundancia relativa y vida epizoica, como sugieren Costello y colaboradores (2015), ver Tablas 7 y 8.

Posteriormente, se revisaron las bases de datos disponibles como WoRMS y MarLIN (Costello et al., 2007). Sin embargo, la información de varios rasgos no está disponible para todas las especies, o está ampliamente esparcida a lo largo de la literatura. Por ello, se descartaron aquellos rasgos de los cuales no hubiera información para la mayoría de las especies (Naeem y Bunker, 2009). Para la priorización de rasgos también se realizó una revisión bibliográfica, y se solicitó la opinión de diversos especialistas en ecología funcional, para seleccionar 8 rasgos (ver Tabla 6).

Tabla 4. Especies. Se muestran las especies de macroinvertebrados bénticos encontradas durante el muestreo en el sitio de estudio (zona marina de Bahías de Huatulco, Oaxaca).

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género	Especie
Porifera	Demospongiae	Haplosclerida	Niphatidae	<i>Amphimedon</i>	<i>Amphimedon texotli</i>
Porifera	Demospongiae	Verongiida	Aplysinidae	<i>Aplysina</i>	<i>Aplysina clathrata</i>
Porifera	Demospongiae	Axinellida	Axinellidae	<i>Axinella</i>	<i>Axinella nayaritensis</i>
Porifera	Demospongiae	Haplosclerida	Callyspongiidae	<i>Callyspongia</i>	<i>Callyspongia californica</i>
Porifera	Demospongiae	Chondrillida	Chondrillidae	<i>Chondrilla</i>	<i>Chondrilla montanusa</i>
Porifera	Demospongiae	Chondrosiida	Chondrosiidae	<i>Chondrosia</i>	<i>Chondrosia tenochca</i>
Porifera	Demospongiae	Suberitida	Halichondriidae	<i>Ciocalypta</i>	<i>Ciocalypta</i> sp.
Porifera	Demospongiae	Haplosclerida	Chalinidae	<i>Haliclona</i>	<i>Haliclona caerulea</i>
Porifera	Demospongiae	Poecilosclerida	Mycalidae	<i>Mycale</i>	<i>Mycale cecilia</i>
Cnidaria	Anthozoa	Alcyonacea	Clavulariidae	<i>Carijoa</i>	<i>Carijoa riisei</i>
Cnidaria	Anthozoa	Alcyonacea	Gorgoniidae	<i>Leptogorgia</i>	<i>Leptogorgia alba</i>
Cnidaria	Hydrozoa	Leptothecata	Aglaopheniidae	<i>Macrorhynchia</i>	<i>Macrorhynchia philippina</i>
Cnidaria	Anthozoa	Scleractinia	Pocilloporidae	<i>Pocillopora</i>	<i>Pocillopora capitata</i>
Cnidaria	Anthozoa	Scleractinia	Pocilloporidae	<i>Pocillopora</i>	<i>Pocillopora damicornis</i>
Cnidaria	Anthozoa	Scleractinia	Pocilloporidae	<i>Pocillopora</i>	<i>Pocillopora grandis</i>
Cnidaria	Anthozoa	Scleractinia	Pocilloporidae	<i>Pocillopora</i>	<i>Pocillopora verrucosa</i>
Cnidaria	Anthozoa	Scleractinia	Poritidae	<i>Porites</i>	<i>Porites panamensis</i>
Cnidaria	Anthozoa	Pennatulacea	Pennatulidae	<i>Ptilosarcus</i>	<i>Ptilosarcus undulatus</i>
Cnidaria	Anthozoa	Scleractinia	Dendrophylliidae	<i>Tubastraea</i>	<i>Tubastraea coccinea</i>
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Conidae	<i>Conus</i>	<i>Conus purpurascens</i>
Mollusca	Gastropoda	Neogastropoda	Fascioliariidae	<i>Leucozonia</i>	<i>Leucozonia cerata</i>
Mollusca	Bivalvia	Ostreida	Margaritidae	<i>Pinctada</i>	<i>Pinctada mazatlanica</i>
Arthropoda	Malacostraca	Decapoda	Mithracidae	<i>Mithraculus</i>	<i>Mithraculus denticulatus</i>
Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Acromegalomma</i>	<i>Acromegalomma</i> sp.
Annelida	Polychaeta	Sabellida	Serpulidae	<i>Spirobranchus</i>	<i>Spirobranchus giganteus</i>
Echinodermata	Asteroidea	Valvatida	Asteropseidae	<i>Asteropsis</i>	<i>Asteropsis carinifera</i>
Echinodermata	Echinoidea	Diadematoida	Diadematidae	<i>Astropyga</i>	<i>Astropyga pulvinata</i>
Echinodermata	Holothuroidea	Dendrochirotida	Cucumariidae	<i>Cucumaria</i>	<i>Cucumaria flamma</i>
Echinodermata	Echinoidea	Diadematoida	Diadematidae	<i>Diadema</i>	<i>Diadema mexicanum</i>
Echinodermata	Echinoidea	Cidaroida	Cidaridae	<i>Eucidaris</i>	<i>Eucidaris thouarsii</i>
Echinodermata	Holothuroidea	Synallactida	Stichopodidae	<i>Isostichopus</i>	<i>Isostichopus fuscus</i>
Echinodermata	Ophiuroidea	Amphilepidida	Ophiotrichidae	<i>Ophiothela</i>	<i>Ophiothela mirabilis</i>
Echinodermata	Ophiuroidea	Amphilepidida	Ophiotrichidae	<i>Ophiothrix</i>	<i>Ophiothrix spiculata</i>
Echinodermata	Asteroidea	Valvatida	Oreasteridae	<i>Pentaceraster</i>	<i>Pentaceraster cumingi</i>
Echinodermata	Asteroidea	Valvatida	Ophidiasteridae	<i>Pharia</i>	<i>Pharia pyramidata</i>
Echinodermata	Echinoidea	Camarodonta	Toxopneustidae	<i>Toxopneustes</i>	<i>Toxopneustes roseus</i>
Echinodermata	Echinoidea	Camarodonta	Toxopneustidae	<i>Tripneustes</i>	<i>Tripneustes depressus</i>
Chordata	Ascidiacea	Phlebobranchia	Ascidiidae	<i>Ascidia</i>	<i>Ascidia</i> sp.
Chordata	Ascidiacea	Aplousobranchia	Diazonidae	<i>Rhopalaea</i>	<i>Rhopalaea birkelandi</i>
Chordata	Ascidiacea	Stolidobranchia	Styelidae	<i>Styela</i>	<i>Styela canopus</i>

Tabla 5. Densidad y biomasa totales para cada especie en todo el sitio de estudio.

Especie	w_i	Fuente	n_i	D_i	B_i
<i>Amphimedon texotli</i>	10	Howson y Picton, 1997	29	0.200	2.003
<i>Aplysina clathrata</i>	10	Bowerbank, 1865	203	1.402	14.021
<i>Axinella nayaritensis</i>	1	Bowerbank, 1865	28	0.193	0.193
<i>Callyspongia californica</i>	1	Picton y Costello, 1998	5	0.035	0.035
<i>Chondrilla montanusa</i>	1	Bowerbank, 1865	65	0.449	0.449
<i>Chondrosia tenochca</i>	1	Bowerbank, 1865	27	0.186	0.186
<i>Ciocalypa</i> sp.	10	Moss y Ackers, 1982	53	0.366	3.661
<i>Haliclona caerulea</i>	10	Bowerbank, 1865	66	0.456	4.559
<i>Mycale cecilia</i>	1	Bowerbank, 1865	156	1.077	1.077
<i>Carijoa riisei</i>	5	Hartnoll, 1975; 1977	40	0.276	1.381
<i>Leptogorgia alba</i>	10	Hartnoll, 1975; 1977	403	2.783	27.835
<i>Macrorhynchia philippina</i>	5	Hartnoll, 1975; 1977	68	0.470	2.348
<i>Pocillopora capitata</i>	17	Lizcano-Sandoval et al., 2018	89	0.615	10.450
<i>Pocillopora damicornis</i>	17	Lizcano-Sandoval et al., 2018	221	1.526	25.949
<i>Pocillopora grandis</i>	17	Lizcano-Sandoval et al., 2018	205	1.416	24.070
<i>Pocillopora verrucosa</i>	17	Lizcano-Sandoval et al., 2018	157	1.084	18.434
<i>Porites panamensis</i>	11	Lizcano-Sandoval et al., 2018	20	0.138	1.520
<i>Ptilosarcus undulatus</i>	4.5	Wilde y Berghuis, 1979	10	0.069	0.311
<i>Tubastraea coccinea</i>	10	Bowerbank, 1865	265	1.830	18.303
<i>Conus purpurascens</i>	1.5	Hayward y Ryland, 1995	1	0.007	0.010
<i>Leucozonia cerata</i>	2	Tebble, 1976	2	0.014	0.028
<i>Pinctada mazatlanica</i>	3.5	Howson y Picton, 1997	14	0.097	0.338
<i>Mithraculus denticulatus</i>	150	MarLIN, 2006	3	0.021	3.108
<i>Acromegalomma</i> sp.	4	Wilde y Berghuis, 1979	13	0.090	0.359
<i>Spirobranchus giganteus</i>	1	Wilde y Berghuis, 1979	16	0.111	0.111
<i>Asteropsis carinifera</i>	30	Dare, 1982	20	0.138	4.144
<i>Astropyga pulvinata</i>	5.5	Bedford y Moore, 1985	5	0.035	0.190
<i>Cucumaria flamma</i>	386	Herrero-Perezrul et al., 2008	55	0.380	146.632
<i>Diadema mexicanum</i>	5.5	Bedford y Moore, 1985	11	0.076	0.418
<i>Eucidaris thouarsii</i>	5.5	Bedford y Moore, 1985	48	0.332	1.823
<i>Isostichopus fuscus</i>	386	Herrero-Perezrul et al., 2008	3	0.021	7.998
<i>Ophiothela mirabilis</i>	3	Stöhr et al., 2012	38	0.262	0.787
<i>Ophiothrix spiculata</i>	3	Stöhr et al., 2012	4	0.028	0.083
<i>Pentaceraster cumingi</i>	30	Dare, 1982	58	0.401	12.018
<i>Pharia pyramidata</i>	20	Dare, 1982	4	0.028	0.553
<i>Toxopneustes roseus</i>	5.5	Bedford y Moore, 1985	2	0.014	0.076
<i>Tripneustes depressus</i>	5.5	Bedford y Moore, 1985	3	0.021	0.114
<i>Ascidia</i> sp.	1	Wilde y Berghuis, 1979	129	0.891	0.891
<i>Rhopalaea birkelandi</i>	1	Wilde y Berghuis, 1979	422	2.915	2.915
<i>Styela canopus</i>	1	Wilde y Berghuis, 1980	38	0.262	0.262

Tabla 6. Rasgos funcionales y su importancia para el análisis.

Rasgo	Importancia
Calcificación	Aporta información sobre el papel de los organismos en el secuestro de carbono, y sobre su potencial como constructores de arrecifes.
Movilidad	La movilidad va relacionada con la capacidad de dispersión de los organismos, su papel en procesos como la bioturbación, su vulnerabilidad ante la depredación o ante procesos geológicos como derrumbes. Se relaciona con la capacidad de las especies, en su fase adulta, de moverse a aguas más someras.
Alimentación	El alimento es un recurso básico para los organismos, por lo que lleva a interacciones ecológicas como depredación, pastoreo, competencia y diferenciación de nicho. Este rasgo se eligió para agrupar a los organismos con la misma fuente de energía.
Longevidad	Este rasgo se seleccionó, ya que aporta información sobre el tiempo de permanencia de una especie.
Reproducción	Rasgo relacionado con la habilidad de recuperación de una población ante una perturbación.
Tipo de larva	Para probar si los ecosistemas mesofóticos pueden servir como refugios, el tipo de larva sugiere qué tan viable es que una especie obtenga reclutas de la profundidad. Las larvas más complejas tienen mayor probabilidad de desplazarse a mayores distancias.
Profundidad	Este rasgo determina el rango espacial en donde está establecida cada especie y la probabilidad de que se encuentre en un estrato, o en otro.
Talla promedio	La talla de las especies ayuda a predecir su posible posición en la cadena trófica, la salud de la población, su aporte a la biomasa global, tasa metabólica y probabilidad de dispersión.

Tabla 7. Ejemplo de codificación de rasgos por especie.

E	Calcificación	Movilidad	Alimentación	Longevidad	Reproducción	Larva	Profundidad	Talla promedio (cm)
<i>Amphimedon texotli</i> ...	NC	F	FDS	I	MDE	PAR	S	20
<i>Carijoa riisei</i> ...	C	F	FDS	I	SEX	PLA	G	35
<i>Conus purpurascens</i> ...	C	M	H	I	SEX	TRO	S	6
<i>Asteropsis carinifera</i> ...	C	M	FDS	I	MD	BIP	G	36
<i>Ascidia</i> sp. ...	NC	F	FDS	P	SEX	TAD	INT	5

Tabla 8. Lista de rasgos funcionales categóricos utilizados en este estudio para macroinvertebrados bénticos marinos, basado en lo sugerido por Marshall et al., 2006. Hay varias categorías para cada rasgo, y varios rasgos para cada área (biología, historia de vida, larval y hábitat) En la columna “**Característica**” se explica de qué tratan las categorías, mismas que cuentan con una clave.

Área	Rasgo	Categoría	Característica
Biología	Calcificación	C	Organismos con CaCO ₃
		NC	Organismos sin CaCO ₃
	Movilidad	F	Especies fijas al sustrato
		M	Especies móviles, sésiles
	Alimentación	AU	Autótrofos, simbioses
		FDS	Filtradores, detritívoros y suspensívoros
CA		Carnívoros	
H		Herbívoros	
Historia de vida	Longevidad	L	Esperanza de vida >10 años
		I	Esperanza de vida entre 5 y 10 años
		P	Esperanza de vida <5 años
	Reproducción	ME	Mixto expulsión de esperma
		MD	Mixto desovadores
		SEX	Mayormente sexual
A		Mayormente asexual	
Larval	Larva	PAR	Parenchymella
		PLA	Plánula
		TRO	Trocófora
		Z	Zoea, megalopa
		PLU	Pluteus
		BIP	Bipinnaria
		O	Ophiopluteus
		AU	Auricularia
REN	Renacuajo		
Hábitat	Profundidad	S	Típicamente somero (1-20m)
		INT	Típicamente intermedio (20-40m)
		PRO	Típicamente profundo (>40m)
		G	Generalista

La caracterización funcional de las especies de macroinvertebrados bénticos se realizó codificándolos a partir de los rasgos de cada especie (ver Tabla 7).

2.7 Análisis de los datos

2.7.1 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

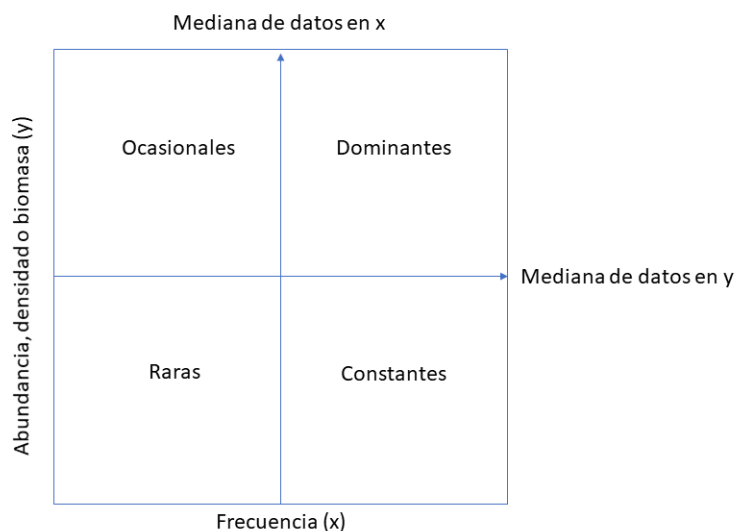


Figura 2. Prueba de Olmstead-Tukey representando en cada cuadrante especies dominantes, constantes, ocasionales y raras (adaptada de Solano-Mendoza, 2017).

2.7.2 Índices estructurales

Además de cuantificar la riqueza específica (S) de cada transecto, se calcularon los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), la equidad de Pielou (J') y los números de Hills para explorar aspectos de la estructura comunitaria. Los tres índices fueron calculados con el paquete “vegan” de RStudio (Rstudio Team, 2020).

- **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 con relación al total de individuos, N , que conforman la comunidad) (Shannon, 1948).

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i, \quad (8)$$

donde:

p_i = abundancia relativa de la i -ésima especie, $\frac{n_i}{N}$

n_i = número de individuos de la i -ésima especie

N = número de individuos totales en la comunidad

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

Permite visualizar la equidad de la comunidad con base en la relación entre la diversidad (H') y la diversidad máxima (H'_{max}). 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).

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}}, \quad (9)$$

donde:

H' = diversidad calculada

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

S = riqueza de especies

- **Entropía de Rényi y números de Hill**

Permite estimar la entropía generalizada en un rango de distintas escalas en donde α es un orden de entropía, cualquier número real $0 \leq \alpha < \infty$.

$$H_0 = \lim_{\alpha \rightarrow 0} H'_{max} = \ln(S), \quad (10)$$

donde:

H_0 = diversidad (entropía) en el orden $\alpha = 0$

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

S = riqueza de especies

$$H_1 = \lim_{\alpha \rightarrow 1} - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i, \quad (11)$$

donde:

H_1 = diversidad en el orden $\alpha = 1$ (entropía de Shannon, ver Ecuación 8)

p_i = abundancia relativa de la i -ésima especie, $\frac{n_i}{N}$

n_i = número de individuos de la i -ésima especie

N = número de individuos totales en la comunidad

$$H_a = \frac{1}{1-a} \log \sum_{i=1}^S p_i^a, \quad (12)$$

donde:

H_a = diversidad (entropía) en el orden a

a = orden de entropía, cualquier número real en donde $a \neq 0$ y $a \neq 1$

p_i = abundancia relativa de la i -ésima especie, $\frac{n_i}{N}$

n_i = número de individuos de la i -ésima especie

N = número de individuos totales en la comunidad

- **Diversidad beta**

Para determinar la diversidad beta entre estratos, se calcularon índices de Sorensen:

$$IS = \frac{2C}{A+B}, \quad (13)$$

donde:

IS = índice de Sorensen

C = número de especies compartidas en ambas localidades

A = número de especies en la comunidad A

B = número de especies en la comunidad B

Posteriormente, para visualizar los resultados, se realizó un análisis de redundancia basado en distancias (dbRDA, por sus siglas en inglés). Este análisis consiste en encontrar la variación de los datos de respuesta por medio de distancias. Entre mayor dispersión y distancia al centroide, se asume mayor diversidad beta (Maucieri et al., 2021). Primero, se usó la función “capscale” del paquete “vegan” (Oksanen, 2020) utilizando la herramienta RStudio (RStudio Team, 2020), para estimar las distancias Bray-Curtis entre los datos de diversidad estructural por estrato y por localidad. Posteriormente, se usó la función “rda” para realizar el análisis de redundancia.

2.7.3 Estimación de la riqueza esperada

Con el fin de determinar si las muestras obtenidas en campo eran representativas de la comunidad de macroinvertebrados bénticos presentes en el sitio de estudio, se estimó la riqueza esperada con índices no paramétricos (Chao 1, Chao 2, Jackknife 1er y 2do orden para riqueza específica, Colwell y Coddington, 1994). Para determinar el número mínimo de individuos para conteo efectivo, se realizaron curvas de rarefacción usando el paquete “vegan”.

- **Chao 1**

Este estimador utiliza datos de abundancia y se basa en el número de especies raras, con la relación entre el número de especies únicas y especies duplicadas (Chao, 1984).

$$Chao1 = S_{obs} + \frac{a^2}{2b}, \quad (14)$$

donde:

S_{obs} = riqueza observada de especies

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

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

- **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).

$$Chao2 = S_{obs} + \frac{L^2}{2M}, \quad (15)$$

donde:

S_{obs} = riqueza (número de especies observadas)

L^2 = 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).

$$Jack1 = S_{obs} + \frac{r1(n-1)}{n}, \quad (16)$$

donde:

S_{obs} = riqueza observada de especies

$r1$ = número de especies en una unidad de muestra

n = número de muestras

- **Jackknife 2do 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).

$$Jack2 = S_{obs} + \frac{r1(2n-3)}{n} + \frac{r2(n-2)^2}{n(n-1)}, \quad (17)$$

donde:

S_{obs} = riqueza observada de especies

r_1 = número de especies en una unidad de muestra

r_2 = número de especies en dos unidades de muestra

n = número de muestras, cuando $n > 1$

2.7.4 Índices de distinción taxonómica

Varios índices se han propuesto para medir la diversidad biológica a lo largo de gradientes ambientales (Magurran y Henderson, 2003). No obstante, independientemente de la familia de índices con la que se esté trabajando (Hosokawa et al., 2021), los índices pueden ser poco informativos porque no se considera la relación filogenética o taxonómica entre especies (Roque et al., 2014). Para evitar esta incertidumbre en el estudio, se calcularon los índices de distinción taxonómica, como proponen Clarke y Warwick (1998). Primero, se calculó la relación entre las especies en cuanto a su relación taxonómica. Para esta tesis, se estudiaron los patrones de diversidad a lo largo de gradientes de los profundidad (Laverick et al., 2018): somero (>10% de intensidad lumínica), mesofótico superior ($\leq 10\%$, >1% de intensidad lumínica) y mesofótico inferior ($\leq 1\%$, >0% de intensidad lumínica), según las propuestas de Lesser et al. (2019) y Eyal et al. (2019). Posteriormente, se analizó la consistencia entre los resultados de índices estructurales y los índices de distinción taxonómica, para entender los patrones de diversidad con profundidad, si es que los hay.

- **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 (Clarke y Warwick, 1998). El fundamento empírico de este índice se relaciona con el del índice de Shannon-Wiener.

$$\Delta = \frac{\sum_{i < j} \omega_{ij} x_i x_j}{\frac{N(N-1)}{2}}, \quad (18)$$

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 (Clarke y Warwick, 1998). Es equivalente a la división de Δ entre el valor de ésta si todos los individuos pertenecieran al mismo género.

$$\Delta^* = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{i<j} \omega_{ij} x_i x_j}{\sum_{i=1}^n \sum_{i<j} x_i x_j}, \quad (19)$$

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

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 et al., 2001).

$$\Delta^+ = \frac{[\sum \sum_{i<j} \omega_{ij}]}{\left[\frac{S(S-1)}{2} \right]}, \quad (20)$$

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

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). Su resultado representa el nivel de equidad del árbol taxonómico de la muestra.

$$\lambda^+ = \frac{\sum_{i < j} (\omega_{ij} - \Delta^+)^2}{\frac{S(S-1)}{2}}, \quad (21)$$

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

Δ^+ = índice de distinción taxonómica promedio

S = número de especies en la muestra

Considerando las hipótesis, la diversidad podría reducirse con la profundidad, y, consigo, la distinción taxonómica. Finalmente, se analizaron los cambios en distinción taxonómica por localidad. Según las hipótesis, la distinción taxonómica sería mayor en aquellas localidades con mejores condiciones ambientales (e.g. menor impacto antropogénico, menor aporte terrestre, mayor complejidad, mayor cobertura de corales ramificados).

2.7.5 Índices funcionales

Utilizando el paquete “FD” para diversidad funcional (Laliberté et al., 2014) en R (RStudio Team, 2020), se construyó una matriz de datos a partir de la tabla de codificación de rasgos funcionales (ver Tabla 7). A cada rasgo funcional se le asignó un tipo de factor (ver Tabla 9). Esto es esencial para estimar, de una manera más precisa, las distancias de Gower para variables mixtas entre las distintas especies de macroinvertebrados bénticos (ver Ecuaciones 22-23).

$$d_{ij} = a + b\delta_{ij} + e, \quad (22)$$

donde:

d_{ij} = la distancia entre una especie i y una especie j en un plano

a = constante

b = pendiente

δ_{ij} = la distancia entre una especie i y una especie j en un plano, según los datos observados

e = error

Se define la distancia de Gower para variables mixtas como $d^2_{ij} = 1 - s_{ij}$, donde:

$$s_{ij} = \frac{\sum_{h=1}^{p_1} (1 - |x_{ih} - x_{jh}|/G_h) + a + \alpha}{p_1 + (p_2 - d) + p_3}, \quad (23)$$

es el coeficiente de similitud de Gower,

p_1 = número de variables numéricas

p_2 = número de variables binarias

p_3 = número de variables categóricas

a = número de coincidencias (1,1) para variables binarias

α = número de coincidencias (0,0) para variables binarias

G_h = el rango de la h -ésima variable categórica

Una vez obtenidas las distancias, se acomodaron en una matriz y se procedió a hacer un análisis de coordenadas principales (PCoA) para acomodar cada especie en el espacio multidimensional. Para estimar los índices funcionales por transecto, se utilizaron cuatro dimensiones, ya que así se obtienen resultados con el menor error cuadrático medio, la desviación estándar de los residuales (ECM = 0.045).

Tabla 9. Categorización de los rasgos funcionales.

Rasgo	Tipo	Orden
Calcificación Movilidad Alimentación Reproducción	Factor	*
Longevidad Larva Profundidad	Factor ordenado	P < I < L PAR < PLA < TRO < Z < PLU < BIP < O < AU < REN S < INT < PRO < G
Talla	Numérico	**

* No hay un orden específico

** El orden es inherente a la naturaleza consecutiva de los números

Índices funcionales

- **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, estos sean funcionalmente diferentes (Rao, 1982). Este índice incorpora la abundancia relativa de especies y la diferencia funcional entre pares de especies (Botta-Dukát, 2005).

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} p_i p_j, \quad (24)$$

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 (FR)**

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 (Mason et al., 2005); para su cálculo requiere que el número de especies sea mayor al número de rasgos.

$$FR_{ci} = \frac{SF_{ci}}{R_c}, \quad (25)$$

donde:

FR_{ci} = la riqueza funcional de los rasgos c en la comunidad i

SF_{ci} = el espacio que ocupa el nicho (considerando a todas las especies de la comunidad i)

R_c = El rango absoluto de los rasgos

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

Éste mide la uniformidad de la abundancia dentro del espacio funcional (Villéger et al., 2008) y es independiente de la Riqueza funcional (Mason et al., 2005). 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.

$$EW_b = \frac{d_{ij}}{W_i + W_j}, \quad (26)$$

donde:

EW_b = equidad ponderada tomando como referencia la longitud de la rama b entre dos especies i y j

d_{ij} = la distancia Euclidiana entre dos especies i y j

W_i = abundancia relativa de la especie i

W_j = abundancia relativa de la especie j

$$PEW_b = \frac{EW_b}{\sum_{b=1}^{S-1} EW_b}, \quad (27)$$

donde:

PEW_b = equidad ponderada parcial tomando como referencia la longitud de la rama b entre dos especies i y j

EW_b = equidad ponderada tomando como referencia la longitud de la rama b entre dos especies i y j

Finalmente:

$$FEve = \frac{\sum_{b=1}^{S-1} \min\left(PEW_b, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}, \quad (28)$$

donde:

PEW_b = equidad ponderada parcial tomando como referencia la longitud de la rama b entre dos especies i y j

S = número de especies

- **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 alta 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_k), después se calcula la distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad (dG_i), la distancia media de las especies (\overline{dG}) y los desvíos ponderados (Δd y $\Delta|d|$).

$$g_k = \frac{1}{V} \sum_{i=1}^V x_{ik}, \quad (29)$$

donde:

g_k = coordenada al centro de gravedad del espacio funcional

V = el vector que define la posición de una especie

x_{ik} = coordenada de la especie i en el rasgo k

Después, para cada especie, se calcula la distancia euclidiana al centro de gravedad:

$$dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2}, \quad (30)$$

donde:

dG_i = distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad

T = punto específico de la especie en el espacio

x_{ik} = coordenada de la especie i en el rasgo k

g_k = coordenada al centro de gravedad del espacio funcional

$$\bar{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S dG_i, \quad (31)$$

donde:

\bar{dG} = la media de las distancias de las especies S al centro de gravedad G

S = número de especies

dG_i = distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad

Después, se estima la suma de las desviaciones ponderadas,

$$\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i \times (dG_i - \bar{dG}), \quad (32)$$

donde:

S = número de especies

W_i = abundancia relativa de la especie i

dG_i = distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad

\bar{dG} = la media de las distancias de las especies S al centro de gravedad G

Y el valor absoluto de las desviaciones ponderadas

$$\Delta|d| = \sum_{i=1}^S w_i \times |dG_i - \bar{dG}|, \quad (33)$$

donde:

S = número de especies

W_i = abundancia relativa de la especie i

dG_i = distancia euclidiana de cada especie al centro de gravedad

\bar{dG} = la media de las distancias de las especies S al centro de gravedad G

Finalmente:

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}}, \quad (34)$$

donde:

Δd = la suma de las desviaciones ponderadas

$\Delta|d|$ = valor absoluto de las desviaciones ponderadas

\overline{dG} = la media de las distancias de las especies S al centro de gravedad G

Diversidad de Shannon-Wiener (H') en función de la diversidad de grupos 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 cinco escenarios en los que la relación entre la diversidad funcional y la diversidad de especies reflejan distintas condiciones del ecosistema.

Los escenarios A_1 y A_2 muestran una relación lineal entre la diversidad funcional y la diversidad de especies. En el escenario A_1 (pendiente igual a 1), la relación indica que cada especie contribuye únicamente a una función. En el escenario A_2 (pendiente menor a 1), múltiples especies tienen rasgos funcionales similares. 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 esta 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).

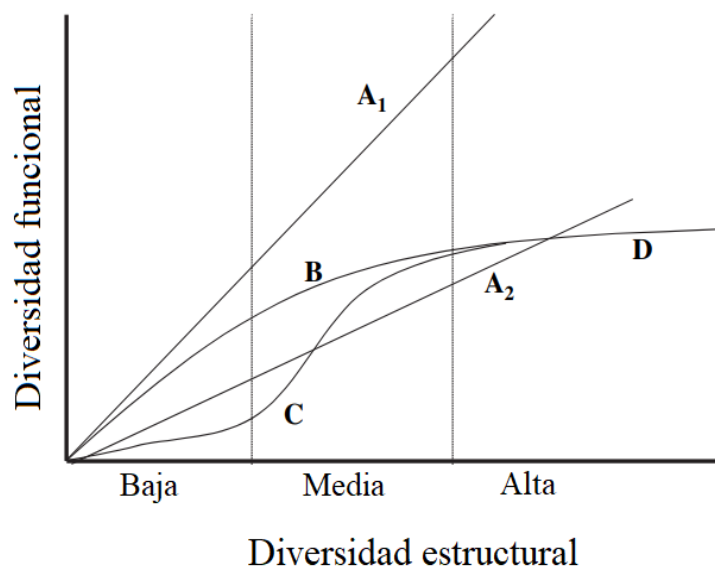


Figura 3. Esquema de las posibles relaciones entre diversidad estructural y diversidad funcional con tres niveles de diversidad en los cuales las comunidades pueden definirse: baja, media y alta. (Adaptado de: Micheli y Halpern, 2005).

2.7.6 Diversidad funcional beta

Utilizando el paquete “betapart” para diversidad beta (Baselga et al., 2021) en R (RStudio Team, 2020), se construyó una matriz de datos a partir de la tabla de codificación de rasgos funcionales (ver Tabla 7). A cada rasgo funcional se le asignó un tipo de factor (ver Tabla 9). Esto es esencial para estimar, de una manera más precisa, las distancias de Gower para variables mixtas entre las distintas especies de macroinvertebrados bénticos (ver Ecuaciones 22-23).

Una vez obtenidas las distancias, se acomodaron en una matriz y se procedió a hacer un análisis de coordenadas principales (PCoA) para acomodar cada especie en el espacio multidimensional. Para estimar la diversidad funcional beta, fueron eliminados aquellos estratos en donde hubiera ≤ 2 especies (T1C-MS, T1M-S, T1M-MS, T1G-S y T1G-UM), ya que es necesario que haya más especies que ejes para el análisis de coordenadas principales (PCoA). Debido a que el número mínimo de especies por estrato fue de tres especies, se utilizaron dos dimensiones (ECM = 0.07).

2.7.7 Contraste entre estratos

- **Comparación de índices funcionales entre estratos**

Utilizando los paquetes “tidyverse”, “FD”, “emstreeR”, “ggConvexHull” y “Rcpp” en R, se realizó un análisis funcional de las respuestas de comunidades de macroinvertebrados bénticos con la profundidad (Mouillot et al., 2013). Dado que no todos los transectos tenían MS: mesofótico superior y MI: mesofótico inferior, cualquiera de los dos se consideró como “mesofótico”. Se realizó una matriz con las coordenadas de las especies (ver 2.7.6 Diversidad funcional beta), y los datos de biomasa por especie y por estrato.

- **Comparación de la comunidad de macroinvertebrados bénticos en términos espaciales**

Considerando la probable influencia de la localización espacial de los arrecifes sobre la biomasa de macroinvertebrados bénticos, 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 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 y profundidad, además de la interacción entre ambos factores utilizando el programa PRIMER 6. Para cada PERMANOVA, se realizó un nMDS como sugiere Anderson (2001).

2.7.8 Explicación de la varianza

Para analizar los factores que pueden explicar la varianza, se separaron los índices estructurales de los funcionales y de los factores abióticos. Después, se realizaron tres análisis de componentes principales (ACP).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Caracterización de la columna de agua

3.1.1 Definiendo la profundidad mesofótica

El punto más somero para el 10% de intensidad lumínica superficial se encontró en la localidad de Maguey a 10.2 m de profundidad. El punto más profundo se encontró en Cacaluta a 21.7 m de profundidad. El punto más somero para el 1% de intensidad lumínica superficial se encontró en la localidad de Violín a 21.5 m de profundidad. El punto más profundo se encontró en Cacaluta a 26.8 m de profundidad. En general, en el sitio, la profundidad mesofótica se encontró entre 16.2 m y 26.2 m de profundidad (ver Tabla 10, Figura 4).

Se tomó la profundidad batimétrica máxima como límite inferior de la profundidad mesofótica, debido a que nunca se llegó al 0% de intensidad lumínica (zona afótica). Con la información anterior, se pudieron definir los tres estratos. El rango $0 < I \leq 1\%$ se definió como zona mesofótica inferior (MI); y el rango $1 < I \leq 10\%$, se definió como zona mesofótica superior (MS). El rango $>10\%$, se definió como somero (S). La evidencia sugiere que la profundidad mesofótica en Bahías de Huatulco se encuentra entre 16.2 m y 26.2 m de profundidad.

Se tomaron en cuenta los datos de todo el sitio de estudio, aunque hay localidades en donde fue más somera o más profunda (ver Tabla 10). Nunca se llegó al 0% de intensidad lumínica. Los datos fueron forzados a seguir un comportamiento logarítmico para fines didácticos (ver Figura 4). Para ver los datos reales de cada localidad, ver el Anexo A (Figuras 47-51). En total, se muestreó a lo largo de 14,478.38 m². El mayor esfuerzo de muestreo se realizó en el transecto 1 de Gigante, estrato somero (T1G-S) con 2180.73 m²; y el menor, en el transecto 1 de la Blanca, estrato mesofótico inferior con 61.12 m² (ver Tabla 11).

Tabla 10. Profundidades a las que se encuentran el 10% y 1% de intensidad lumínica superficial, por localidad. También se muestra la profundidad batimétrica máxima de cada una. La clave corresponde al nombre de la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante). Las columnas con IC se refieren a los intervalos de confianza.

Clave	10% (m)	IC	1% (m)	IC	Profundidad máxima (m)
C	21.7	[20.1, 23.2]	26.8	[26.0, 27.7]	40
M	10.2	[9.5, 10.9]	11.2*	[10.5, 12.0]*	11
V	10.3	[9.8, 10.7]	21.5	[21.0, 21.8]	30
B	20.1	[19.8, 20.3]	23.7	[23.3, 24.1]	30
G	18.5	[18.2, 18.9]	27.7*	[26.8, 28.5]*	20
Sitio	16.2¹ (±5.5)²		24.0¹ (±2.7)²		26.2¹ (±11.1)²

: profundidades teóricas obtenidas con los ajustes de modelos (ver 2.4 Caracterización de la columna de agua). Los datos de "Sitio" corresponden a las medias y la desviación estándar de los datos de las localidades. Para este propósito, no se tomaron en cuenta los datos con asteriscos () debido a que rebasan la profundidad máxima real de cada localidad. ¹: media de los datos de las localidades. ²: desviación estándar de los datos de las localidades.

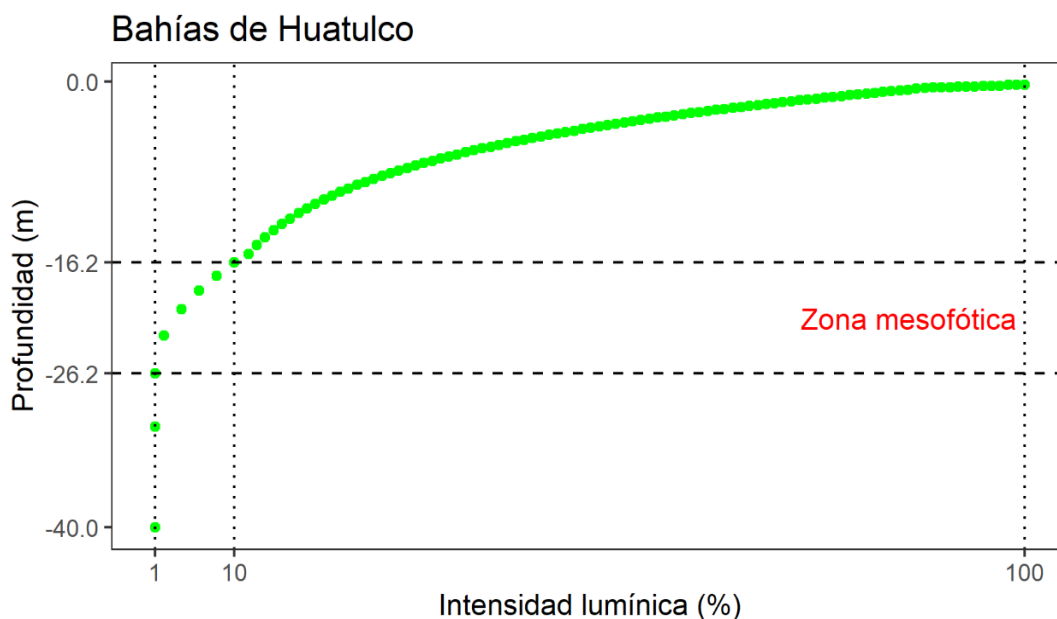


Figura 4. Atenuación de la intensidad lumínica (%) con la profundidad (m) en el sitio de estudio "Bahías de Huatulco". Las líneas punteadas verticales son útiles para distinguir a qué profundidades se encuentran el 100%, 10% y 1% de intensidad lumínica superficial, tomando en cuenta los datos de todas las localidades. Las líneas discontinuas horizontales definen la zona mesofótica entre el 10-1% de intensidad lumínica (%).

Tabla 11. Descripción de los estratos. La clave corresponde al número de transecto (T#) y nombre de la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca, G: Gigante). Los nombres de los estratos son (S: somero, MS: mesofótico superior y MI: mesofótico inferior). Se muestra la duración del transecto total y la duración por estrato, para estimar la longitud de la banda y el área monitoreada por estrato, respectivamente. La velocidad fue 1 nudo y el ancho de banda 1.8 m.

	Duración transecto total (min)	Duración por estrato (min)	Duración por estrato (h)	Longitud de la banda (m)	Área (m ²)
T1C-S	20.90	3.00	0.05	92.60	166.68
T1C-UM	20.90	1.78	0.03	54.94	98.90
T1C-LM	20.90	16.12	0.27	497.57	895.63
T1M-S	24.63	16.63	0.28	513.42	924.15
T1M-UM	24.63	8.00	0.13	246.93	444.48
T1V-UM	30.35	7.35	0.12	226.87	408.37
T1V-LM	30.35	23.00	0.38	709.93	1277.88
T2V-UM	34.55	9.05	0.15	279.34	502.82
T2V-LM	34.55	25.50	0.43	787.10	1416.78
T3V-UM	42.69	8.97	0.15	276.87	498.37
T3V-LM	42.69	33.72	0.56	1040.82	1873.48
T1B-S	18.12	15.77	0.26	486.66	876.00
T1B-UM	18.12	1.25	0.02	38.58	69.45
T1B-LM	18.12	1.10	0.02	33.95	61.12
T2B-S	39.72	11.63	0.19	359.08	646.35
T2B-UM	39.72	11.88	0.20	366.80	660.24
T2B-LM	39.72	16.20	0.27	500.04	900.07
T1G-S	49.63	39.25	0.65	1211.52	2180.73
T1G-LM	49.63	10.38	0.17	320.50	576.90
Total			4.34		14478.38

3.1.2 Curvas de acumulación de especies

La relación área-riqueza de especies sugiere que se necesitan $10^{3.975}$ (~9400) m² para tener una acumulación de tan solo 31 especies (ver Figura 6). Esto indica que, aún con un esfuerzo alto de muestreo, la riqueza de especies fue baja en el estudio.

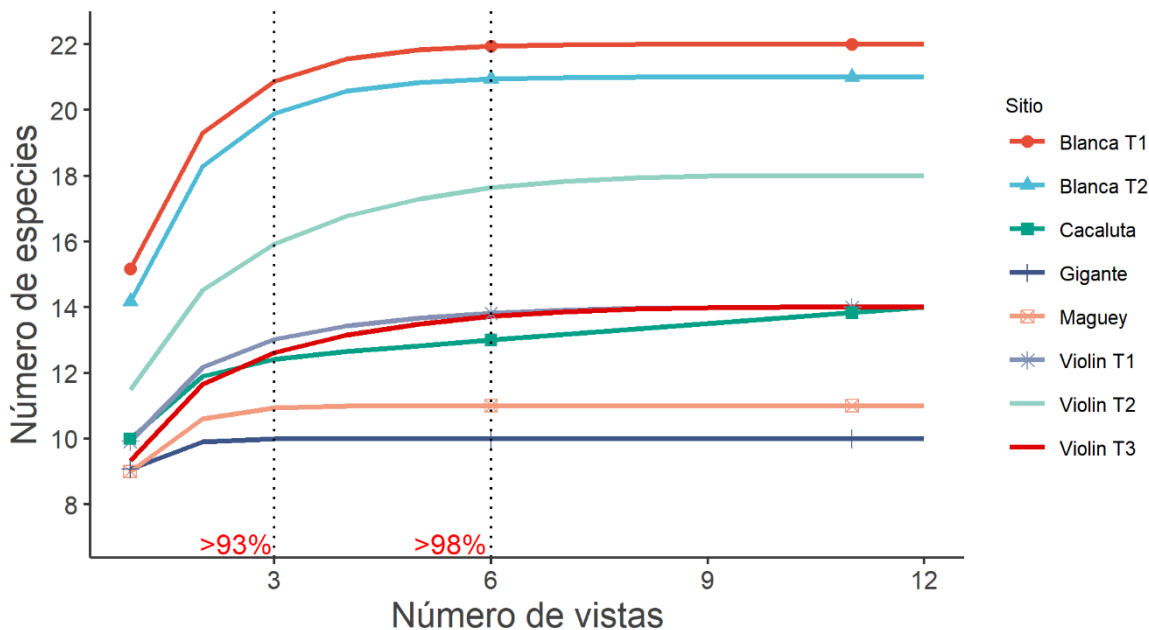


Figura 5. Curvas de acumulación de especies para los video transectos efectivos. La variable dependiente es el número de especies, mientras que la variable independiente es el número de vistas, por video transecto, como medida de esfuerzo. Cada línea continua de color corresponde a una localidad, la cual está indicada con su nombre. La clave (T#) corresponde al número de video transecto. Los videos se vieron 12 veces cada uno, por lo que este número representa el 100% de especies encontradas. Las líneas punteadas verticales señalan en qué número de vista se encontró más del 93% y 98% de las especies, respectivamente. Con la mitad del esfuerzo total, ya se había detectado más del 98% de las especies, por lo que se considera que el seis es un “número seguro”.

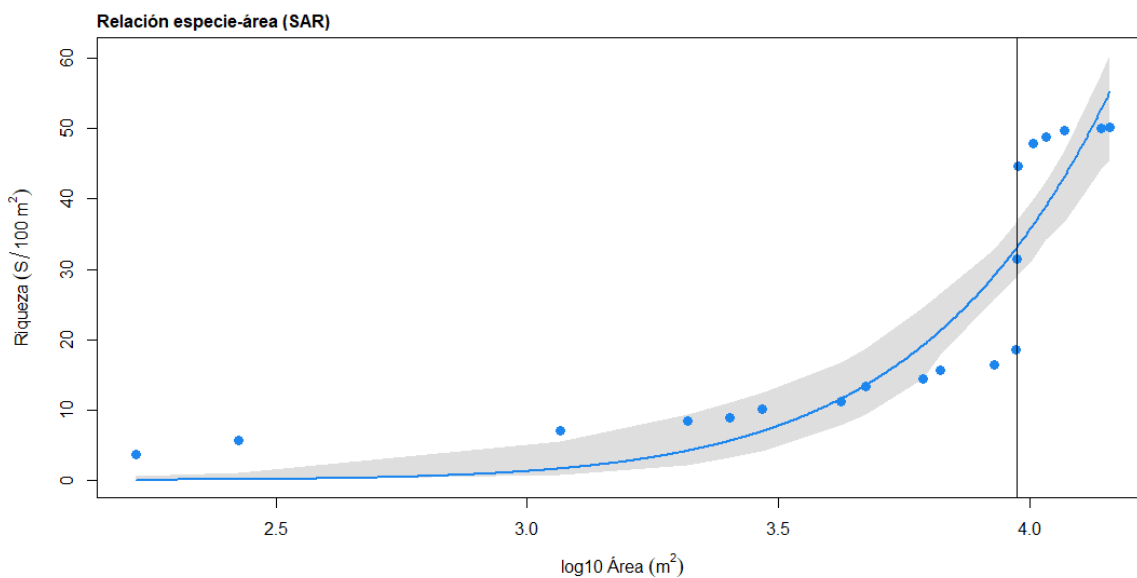


Figura 6. Curva de relación especies-área para todo el sitio de estudio “Bahías de Huatulco”. La variable dependiente es la riqueza de especies ($S/100\text{ m}^2$), mientras que la variable independiente es el área (m^2) transformada con \log_{10} , como medida de esfuerzo.

3.2 Análisis de los datos

3.2.1 Ordenamiento Olmstead-Tukey

Hubo 15 especies dominantes: la gorgonia *Leptogorgia alba*, la ascidia *Rhopalaea birkelandi*, las esponjas *Aplysina clathrata*, *Ciocalypta* sp. y *Haliclona caerulea*, los cnidarios azooxantelados *Tubastraea coccinea*, *Macrorhynchia philippina* y *Carijoa riisei*, los corales zooxantelados del género *Pocillopora* (*P. capitata*, *P. damicornis*, *P. grandis* y *P. verrucosa*) y los equinodermos *Cucumaria flamma*, *Pentaceraster cumingi* y *Eucidaris thouarsii*. Estas especies juntas representan el 92.6% de la biomasa total del sitio. Esto significa que las 25 especies restantes sólo contribuyen al 7.4% de la biomasa total.

Con las 15 especies dominantes, se alcanza el 78.5% de la abundancia total. Si se suman las cinco especies constantes, se tiene el 95.2% de la abundancia total. Esto significa que las 20 especies restantes sólo contribuyen al 4.8% de la abundancia total (ver Tabla 12, Figura 7).

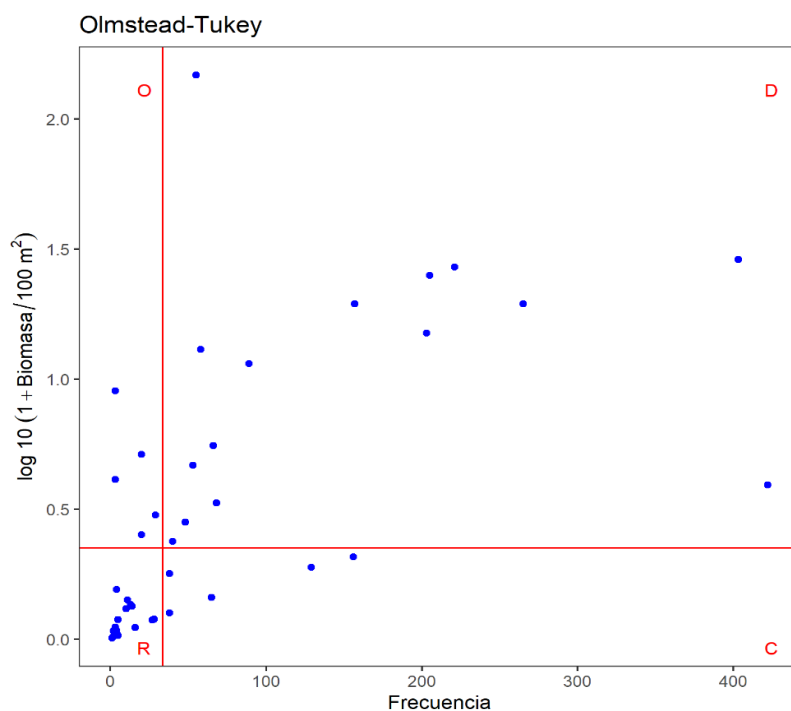


Figura 7. El análisis de Olmstead-Tukey sugiere que hay 15 especies dominantes, cinco especies ocasionales, cinco especies constantes, y 15 especies raras.

Tabla 12. Categoría de cada especie, con el porcentaje de contribución (%) a la densidad y biomasa total.

Especie	Olmstead-Tukey	% D	% B
<i>Cucumaria flamma</i> <i>Leptogorgia alba</i> <i>Pocillopora damicornis</i> <i>Pocillopora grandis</i> <i>Pocillopora verrucosa</i> <i>Tubastraea coccinea</i> <i>Aplysina clathrata</i> <i>Pentaceraster cumingi</i> <i>Pocillopora capitata</i> <i>Haliclona caerulea</i> <i>Ciocalypa</i> sp. <i>Rhopalaea birkelandi</i> <i>Macrorhynchia philippina</i> <i>Eucidaris thouarsii</i> <i>Carijoa riseii</i>	Dominante	78.5	92.6
<i>Mycale cecilia</i> <i>Ascidia</i> sp. <i>Chondrilla montanusa</i> <i>Ophiothela mirabilis</i> <i>Styela canopus</i>	Constante	16.7	7.4
<i>Isostichopus fuscus</i> <i>Asteropsis carinifera</i> <i>Mithraculus denticulatus</i> <i>Amphimedon texotli</i> <i>Porites panamensis</i>	Ocasional		
<i>Axinella</i> sp. <i>Spirobranchus giganteus</i> <i>Pinctada mazatlanica</i> <i>Acromegalomma</i> sp. <i>Diadema mexicanum</i> <i>Ptilosarcus undulatus</i> <i>Astropyga pulvinata</i> <i>Pharia pyramidata</i> <i>Ophiothrix spiculata</i> <i>Tripneustes depressus</i> <i>Toxopneustes roseus</i> <i>Leucozonia cerata</i> <i>Conus purpurascens</i> <i>Chondrosia tenochca</i> <i>Callyspongia californica</i>	Rara	4.8	

3.2.2 Índices estructurales

Índices estructurales: diversidad alfa

Tabla 13. Índices estructurales por transecto (H: Índice de diversidad de Shannon, D: Índice de diversidad de Simpson, 1-D: Índice de dominancia de Simpson, C: Inverso de Simpson, S/100m²: Riqueza de especies estandarizada por cada 100m², J: Índice de equidad de Pielou, R: Números de entropía de Renyi).

	H	D	1-D	C	S/100m ²	J	R
T1C-S	0.957	0.492	0.508	1.967	3.600	0.534	0.677
T1C-MS	0.397	0.235	0.765	1.307	2.022	0.573	0.268
T1C-MI	1.729	0.760	0.240	4.171	1.451	0.674	1.428
T1M-S	1.572	0.766	0.234	4.266	1.298	0.633	1.451
T1M-MS	0.693	0.500	0.500	2.000	0.450	1.000	0.693
T1V-MS	0.818	0.401	0.599	1.670	1.224	0.509	0.513
T1V-MI	0.547	0.206	0.794	1.259	1.096	0.207	0.230
T2V-MS	1.071	0.536	0.464	2.155	2.188	0.447	0.768
T2V-MI	0.878	0.335	0.665	1.503	1.129	0.317	0.407
T3V-MS	1.119	0.511	0.489	2.043	1.204	0.624	0.714
T3V-MI	1.963	0.798	0.202	4.952	0.747	0.744	1.600
T1B-S	1.851	0.755	0.245	4.085	2.169	0.629	1.407
T1B-UM	1.294	0.560	0.440	2.274	12.959	0.589	0.821
T1B-MI	1.942	0.837	0.163	6.116	13.090	0.934	1.811
T2B-S	2.114	0.811	0.189	5.299	3.249	0.694	1.667
T2B-MS	1.660	0.789	0.211	4.738	0.909	0.926	1.556
T2B-MI	1.727	0.765	0.235	4.250	0.889	0.831	1.447
T1G-S	1.696	0.756	0.244	4.103	0.413	0.772	1.412
T1G-UM	0	0	1	1	0.173	0	0

Para los análisis, sólo se contemplaron el índice de Shannon, la riqueza de especies en 100m² y el índice de equidad de Pielou, debido a que era redundante incluir a todos. Por otro lado, los demás valores no cumplieron los supuestos de normalidad u homocedasticidad, lo que implicaría realizar análisis menos robustos.

Los resultados de los índices estructurales sugieren que hay diferencias entre localidades (ver Figura 8). Sin embargo, no se encontró relación significativa entre la profundidad y los índices de Shannon ($p = 0.565$), riqueza de especies ($p = 0.487$), e índices de Pielou ($p = 0.358$), (ver Tabla 14, Figura 8).

La localidad de la Blanca tiene la mayor diversidad y mayor riqueza de especies por 100m². La localidad de Gigante tiene la menor diversidad y menor riqueza de especies por 100m². La mayor equidad se encontró en Maguey, y la menor, en Violín. No se encontraron diferencias significativas en índices estructurales entre estratos (ver Tabla 15).

Tabla 14. Relación entre la profundidad y los índices estructurales.

Profundidad	<i>p</i>	<i>R</i> ²
Índice de Shannon	0.565	0.020
Riqueza (S/100m ²)	0.487	0.029
Equidad de Pielou	0.358	0.053

Tabla 15. Resultados de tres análisis ANOVA con datos de los índices estructurales para ver diferencias entre estratos considerando todas las localidades.

Estratos	<i>p</i>
Índice de Shannon	0.056
Riqueza (S/100m ²)	0.93
Equidad de Pielou	0.92

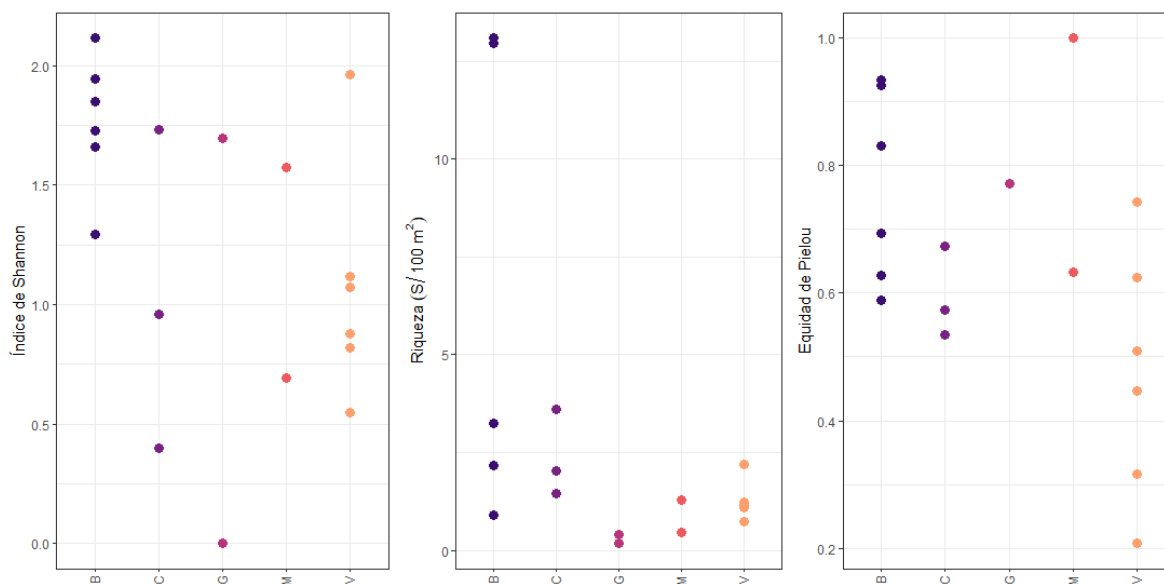


Figura 8. Diferencias en índices estructurales por localidad. Cada punto representa uno de los estratos monitoreados por transecto, por localidad. B: Blanca, C: Cacaluta, G: Gigante, M: Maguey y V: Violín.

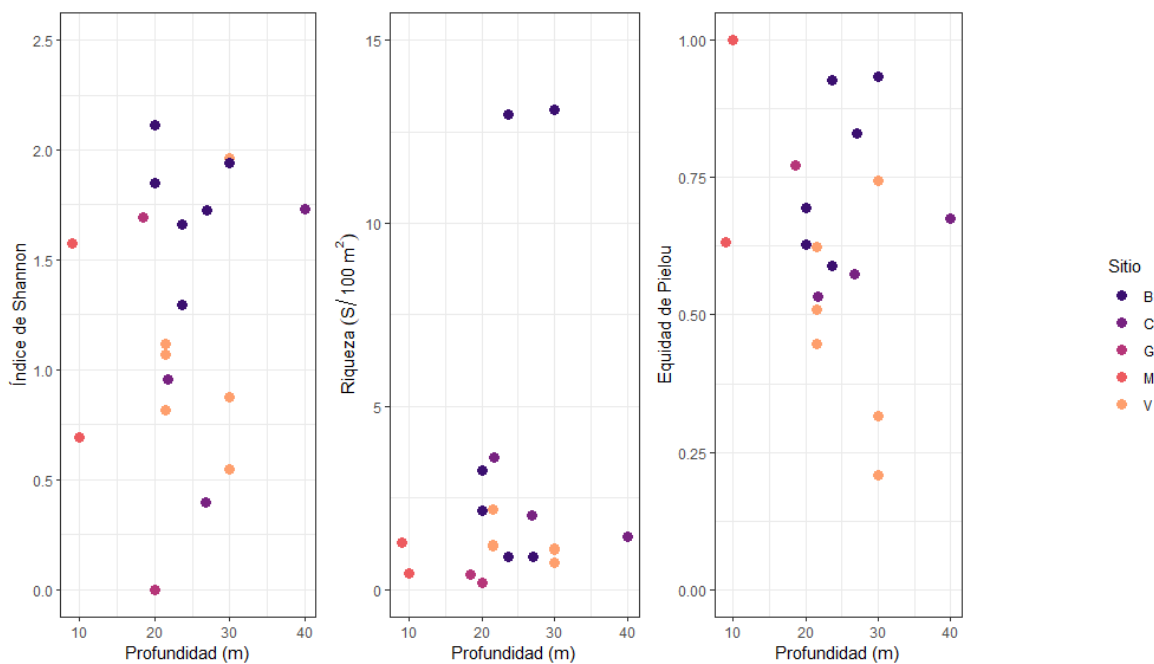


Figura 9. Relación de los índices estructurales con la profundidad, por localidad. No se observa una relación clara con la profundidad.

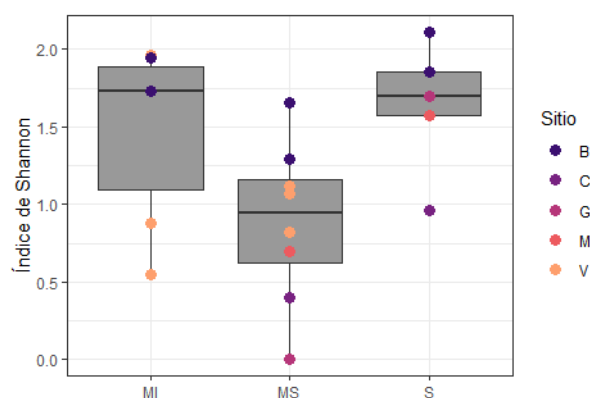


Figura 10. Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación en el índice de Shannon por estrato de profundidad. No hay diferencias significativas entre estratos de profundidad (ver Tabla 15). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana.

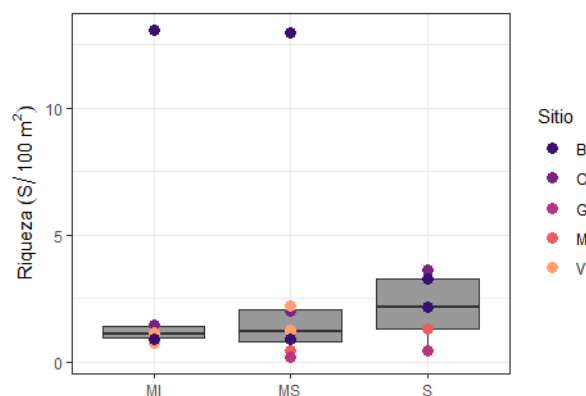


Figura 11. Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación de la riqueza de especies por estrato de profundidad. No hay diferencias significativas entre estratos de profundidad (ver Tabla 15). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana.

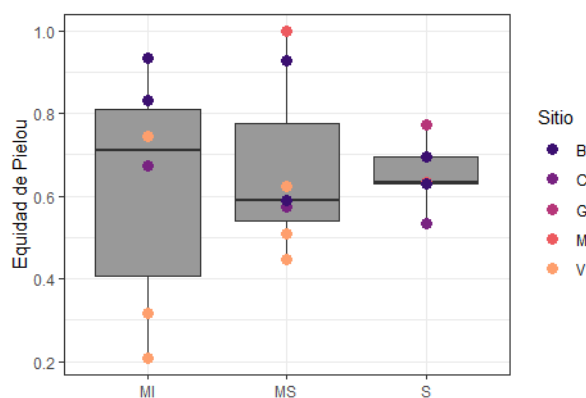


Figura 12. Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación en el índice de equidad de Pielou por estrato de profundidad. No hay diferencias significativas entre estratos de profundidad (ver Tabla 15). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana.

Para considerar que un sitio es altamente diverso, los datos de entropía generalizada de Rényi deben ser altos en distintos órdenes de entropía. Aunque el estrato somero de la Blanca tiene alta diversidad en los órdenes de entropía iniciales (T2B-S y T1B-S), este patrón no es consistente. Esto significa que estos estratos tienen alta riqueza de especies, pero baja equidad. Por lo tanto, los estratos más diversos, según este análisis, fueron el mesofótico inferior del segundo transecto de Violín (T2V-MI), seguido del mesofótico inferior del tercer transecto de Violín (T1V-MI) ver Figura 13.

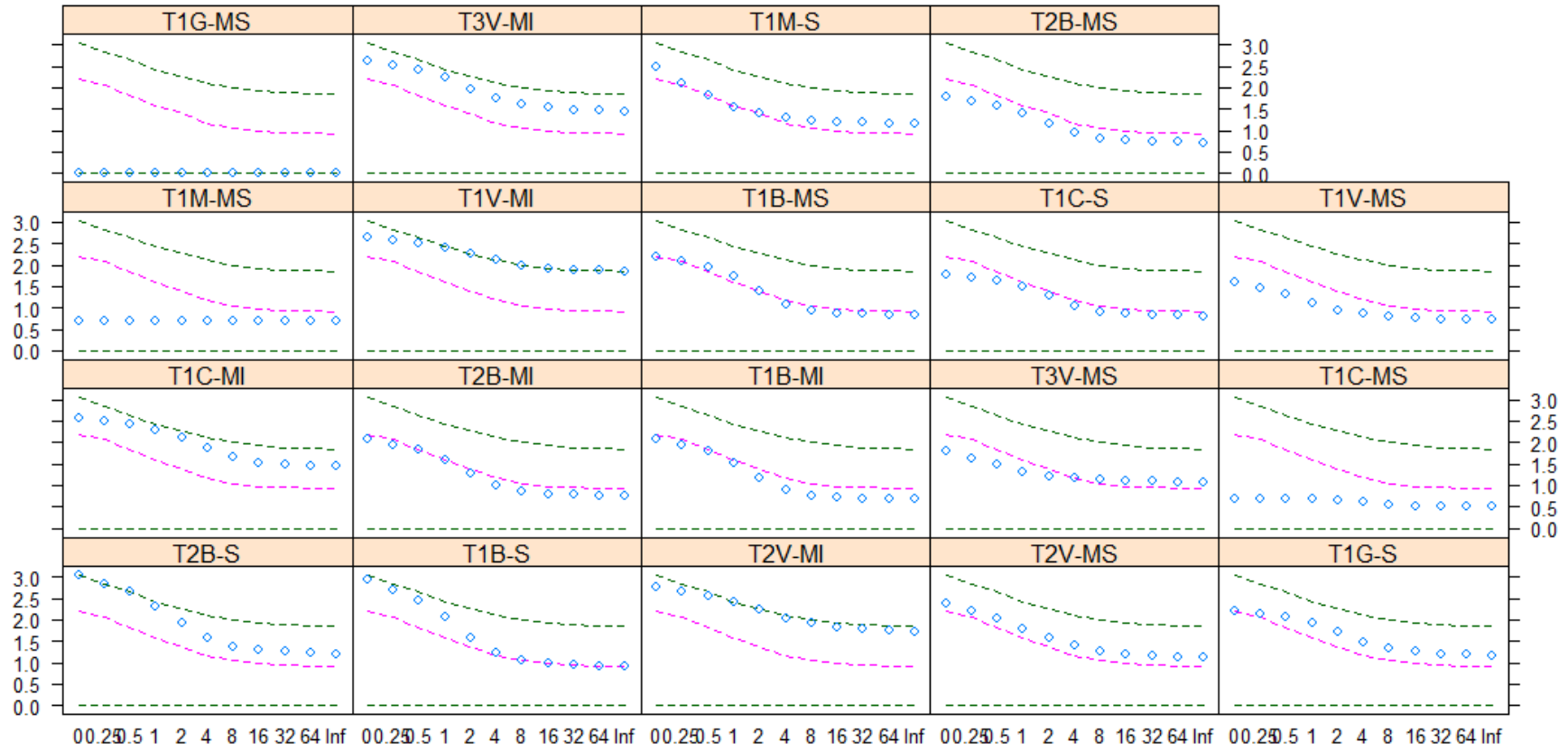


Figura 13. Entropía generalizada de Renyi. La línea rosa representa la mediana de los datos de entropía por estrato. Las líneas punteadas verdes son valores máximos y mínimos.

Índices estructurales: diversidad beta

Tabla 16. Índices de Sorensen para comparar diversidad entre estratos dentro cada transecto. La clave T# corresponde al número de transecto y a la localidad (C: Cacaluta, M: Maguey, V: Violín, B: Blanca y G: Gigante).

Transecto	S-MS	MS-MI	S-MI
T1C	0.5	0.684	0.304
T1M	0.555	N/A	N/A
T1V	N/A	0.391	N/A
T2V	N/A	0.290	N/A
T3V	N/A	0.333	N/A
T1B	0.5	0.238	0.483
T2B	0.483	0.444	0.393
T1G	0.714	N/A	N/A

La mayor diversidad beta se encontró en la comparación entre el sustrato somero y el estrato mesofótico superior (S-MS, $n = 5$, media = 0.55 ± 0.095), lo que sugiere un cambio importante en la composición de especies en esta transición. La diversidad beta para las comparaciones entre mesofótico superior y mesofótico inferior fue menor (MS-MI, $n = 6$, media = 0.396 ± 0.158), lo que sugiere que estos dos estratos son similares. La menor diversidad beta se encontró para las comparaciones entre somero y mesofótico inferior (S-MI, $n = 3$, media 0.393 ± 0.089). Aunque el número de comparaciones es bajo, ya que no en todos los transectos se registraron ambos estratos, este fenómeno puede deberse a la reaparición de especies generalistas (ver Discusión).

Los resultados son consistentes con los hallazgos anteriores. Las mayores diferencias ocurren entre somero y mesofótico superior (S-MS), y las menores diferencias son entre somero y mesofótico inferior (S-MI). Sin embargo, en general, los tres estratos parecen sobrepuestos y no hay una separación clara de los datos por estrato (ver Figura 14). En contraste, los análisis de dbRDA por sitio ofrecen una distinción más clara por localidad (ver Figura 15). Este tema no es parte de la pregunta científica, pero conocerlo es útil para descartar que las diferencias en biodiversidad estén explicadas por la profundidad.

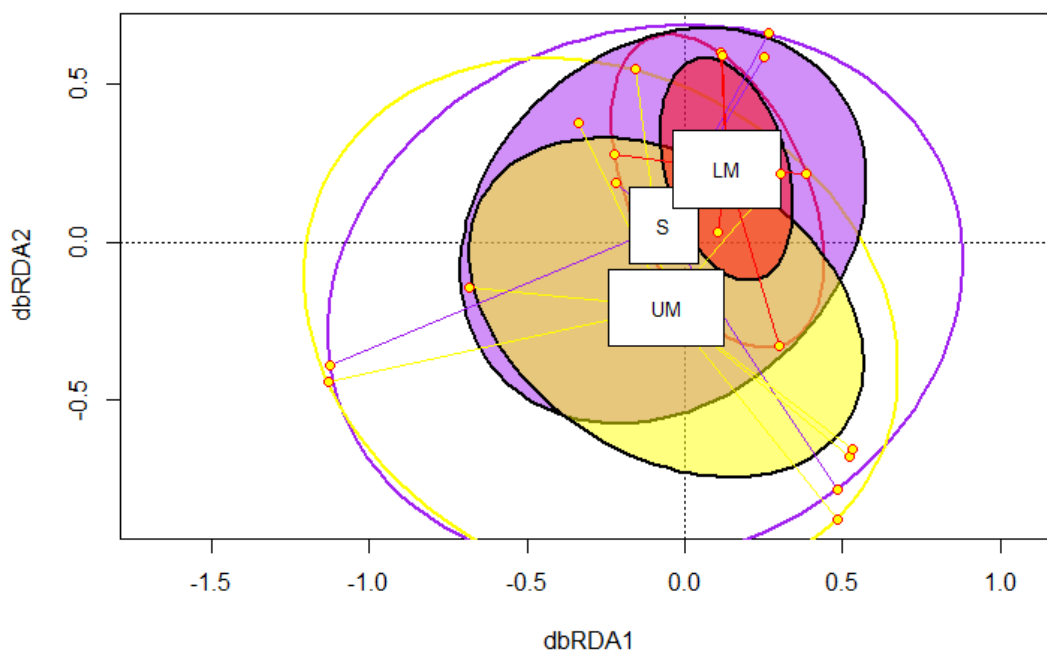


Figura 14. Análisis de redundancia basada en distancias (dbRDA) Bray-Curtis para visualizar la disimilitud en la composición de especies entre estratos. Las elipses representan a todos los datos de cada estrato. Las elipses sombreadas representan el error estándar de los datos de cada estrato. Las etiquetas están en el centroide de cada elipse, el cual representa la media de cada grupo de datos.

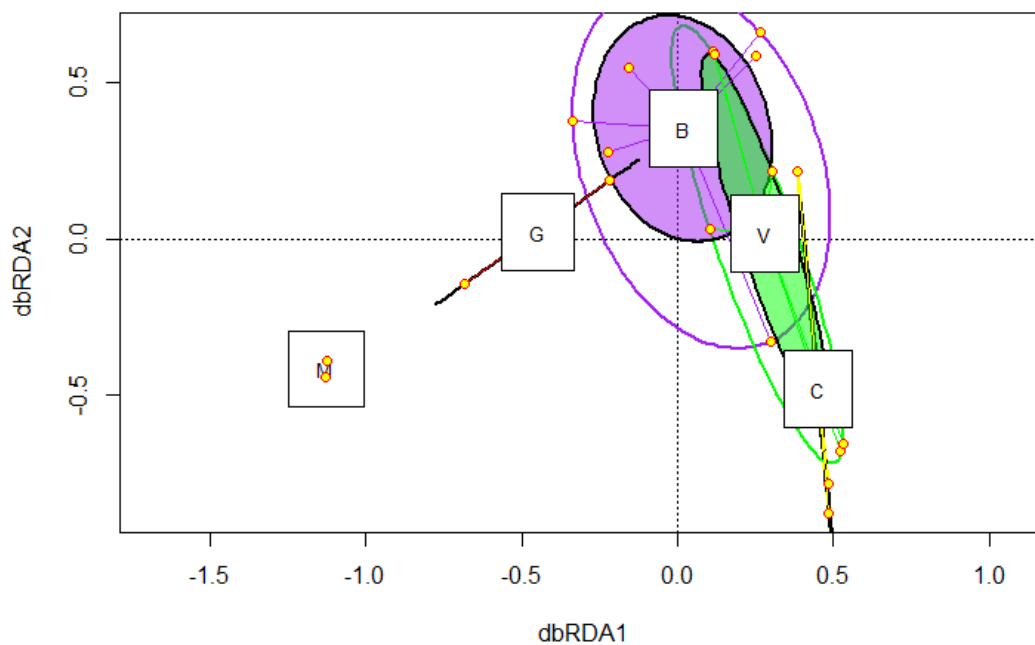


Figura 15. Análisis de redundancia basada en distancias (dbRDA) Bray-Curtis para visualizar la disimilitud en la composición de especies entre sitios.

3.2.3 Estimación de la riqueza esperada

El esfuerzo de muestreo realizado en las cinco localidades permitió registrar 40 especies de macroinvertebrados bénticos marinos, lo que representa casi el doble de la riqueza de especies esperada del sitio de estudio (ver Figura 16). Las curvas de acumulación de los estimadores no paramétricos presentaron una tendencia asintótica a partir de las 10 muestras.

Los valores máximos oscilaron entre 17 y 20 especies (ver Figura 16), aunque Chao2 muestra un punto máximo de 23 especies con menos de 10 muestras, lo que indica que 10 muestras serían suficientes para tener una identificación representativa de la diversidad del sitio de estudio.

Con base en los estimadores no paramétricos, el valor de la riqueza observada (40 especies) supera al valor esperado. El índice Chao 2 fue el que mejor representó los datos, pues predice un aumento súbito en la presencia de especies con un esfuerzo de 10 muestras, lo que coincide con la curva de relación especies-área para todo el sitio de estudio (ver Figura 6).

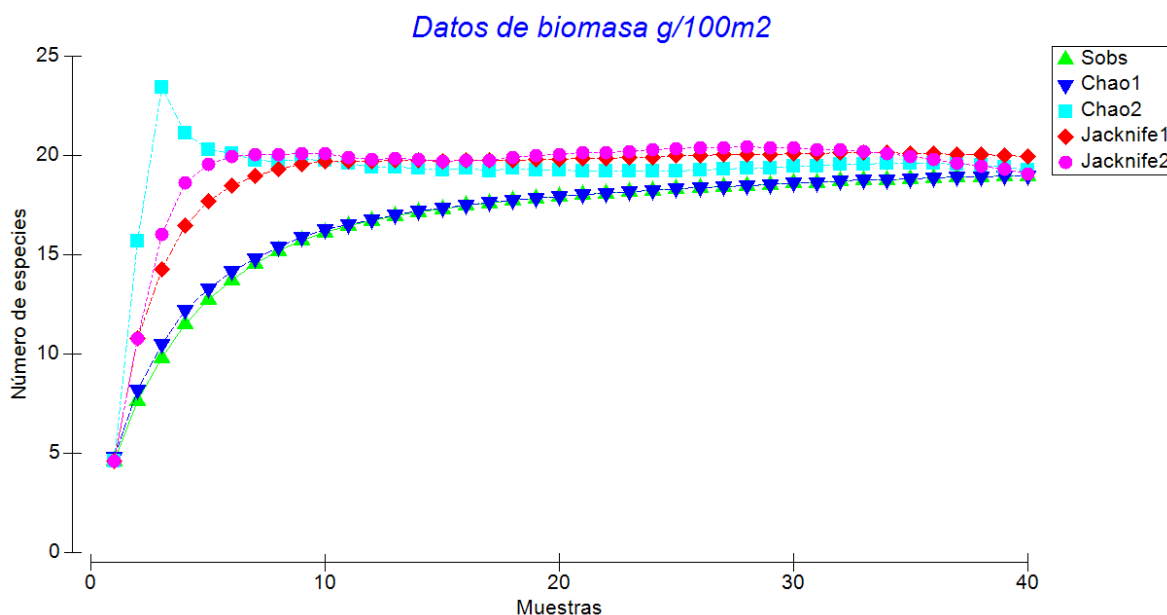


Figura 16. Curvas de acumulación de especies de los estimadores no paramétricos: Chao 1, Chao 2, Jackknife de primer orden y Jackknife de segundo orden.

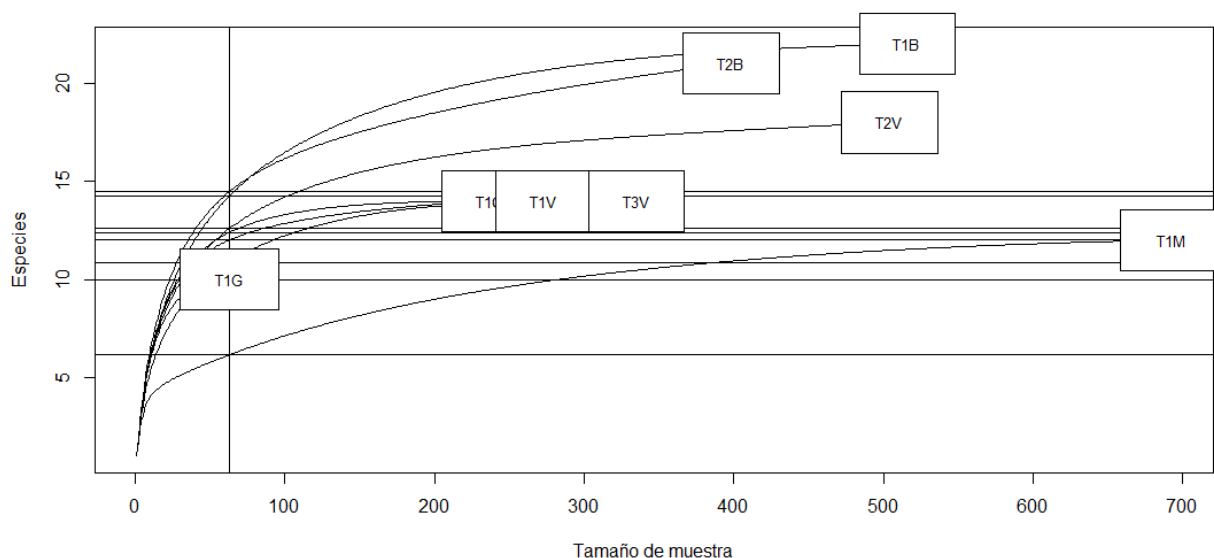


Figura 17. Curvas de rarefacción por localidad.

Las curvas de rarefacción muestran que, a pesar de las diferencias en el esfuerzo de muestreo entre localidades, la riqueza de especies es bastante representativa. Si se observan los valores para cada localidad en el lugar con menor esfuerzo (T1G: Gigante, tamaño de muestra = 63), es notorio que los sitios con mayor riqueza de especies se mantienen igual. Esto sugiere que los valores de riqueza estimada son confiables y son independientes del esfuerzo de muestreo (ver Figura 17).

En todo el sitio de estudio, se encontraron 40 especies distribuidas en 7 phyla, 12 clases, 25 órdenes y 34 familias. Sólo dos especies se identificaron a nivel de género (*Ciocalypta* sp. y *Ascidia* sp.), y no hubo especies sin identificar.

Hay especies que seguramente estaban ahí, pero no fueron documentadas debido a que no se pueden ver a simple vista (e.g. esponjas erosionadoras como *Cliona vermifera*), o muy probablemente se ocultaron cuando el ROV se aproximaba a ellos como cangrejos del género *Trapezia*; pulpos verdes (*Octopus hubbsorum*); y camarones arlequín (*Hymenocera picta*). De las especies encontradas, ninguna está en alguna categoría de riesgo, a pesar de que diversas especies son exóticas (e.g. *Carijoa riseii*, *Macrorhynchia philippina*, y *Styela canopus*).

El estrato que albergó mayor biomasa fue el mesofótico superior (MS) con el 41% de la biomasa total del sitio de estudio, seguido del estrato somero (S) con 32% y el mesofótico inferior (MI) con el 27%.

3.2.4 Índices de distinción taxonómica

Aunque la Blanca tiene la mayor diversidad y mayor riqueza de especies por 100m² que las demás localidades (ver 3.2.2 Índices estructurales, Tabla 12, Figura 8), tiene índices de distinción taxonómica similares a Cacaluta y Violín (ver Tabla 17, Figura 18). Esto significa que, aunque estas dos localidades no tienen alta riqueza de especies, las especies que habitan ahí son muy distintas filogenéticamente unas de otras. Se encontró una relación significativa con la profundidad para Δ ($p = 0.044^*$), representando al ~22% de los datos ($R^2 = 0.217$). También se encontró una relación significativa para Δ^* ($p = 0.003^{**}$), con una representatividad mayor ($R^2 = 0.413$). Para λ^+ , no se encontró una relación con la profundidad ($p = 0.5$), ver Tabla 18, Figura 19.

Tabla 17. Índices de distinción taxonómica por estrato, por transecto.

	S	Δ	Δ^*	λ^+	Δ^+	$S \Delta^+$
T1C-S	6	47.26	95.75	798.35	76.93	461.58
T1C-MS	2	23.76	100.00	0.00	100.00	200.00
T1C-MI	13	74.70	97.82	381.59	92.29	1199.77
T1M-S	12	16.78	21.90	1275.81	81.23	974.78
T1M-MS	2	1.71	3.40	0.00	3.40	6.79
T1V-MS	5	37.38	92.35	390.17	90.35	451.76
T1V-MI	14	19.27	93.53	352.90	91.52	1281.25
T2V-MS	11	52.61	98.03	358.32	92.30	1015.27
T2V-MI	16	28.54	85.17	407.31	90.48	1447.66
T3V-MS	6	48.48	94.30	476.16	92.00	551.99
T3V-MI	14	74.64	91.95	509.37	88.96	1245.39
T1B-S	19	66.95	88.45	415.20	90.87	1726.51
T1B-UM	9	45.27	80.77	681.65	84.08	756.75
T1B-MI	8	75.31	89.82	744.61	81.60	652.76
T2B-S	21	71.13	87.48	462.90	90.12	1892.43
T2B-MS	6	69.84	86.90	762.29	89.17	535.02
T2B-MI	8	61.88	78.94	744.61	81.60	652.76
T1G-S	9	59.76	77.08	900.42	83.59	752.27
T1G-UM	1	0				
Esperado		69.52	69.17		89.15	

Tabla 18. Valores de regresiones lineales de los índices estructurales con profundidad.

Profundidad	p	R^2
Δ	0.044*	0.217
Δ^*	0.003**	0.413
λ^+	0.5	0.027

Tabla 19. Resultados de tres análisis ANOVA con datos de los índices de distinción taxonómica para ver diferencias entre estratos considerando todas las localidades.

Estratos	p
Δ	0.253
Δ^*	0.509
λ^+	0.052

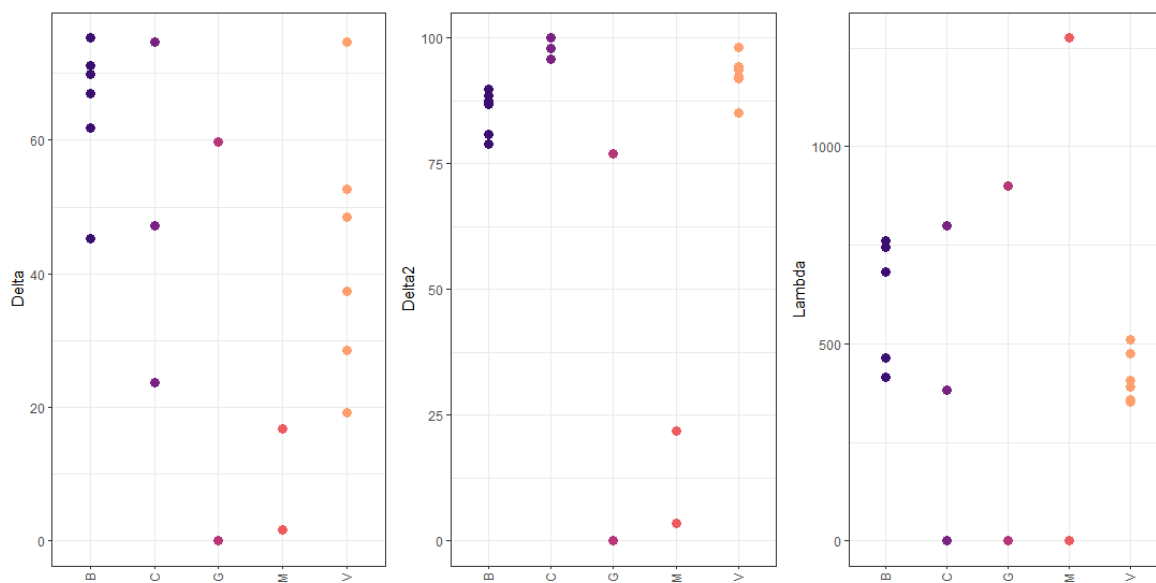


Figura 18. Diferencias en índices de distinción taxonómica por localidad.

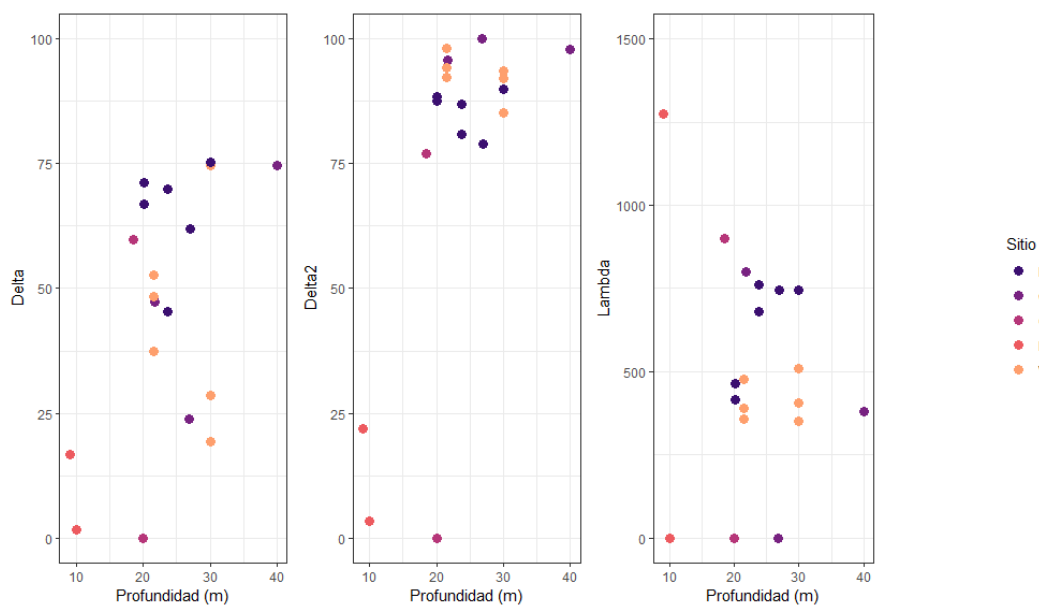


Figura 19. Relación de los índices de distinción taxonómica con la profundidad, por localidad.

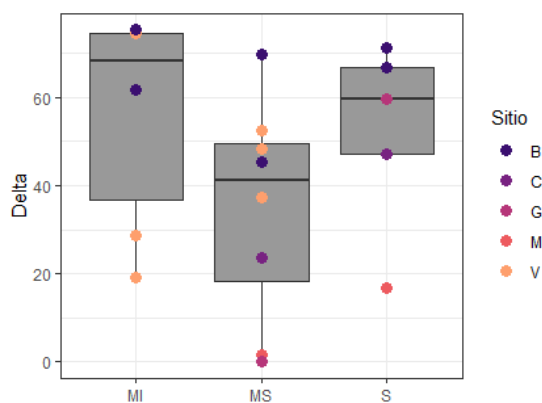


Figura 20. Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación en Δ entre estratos considerando todas las localidades (ver Tabla 19). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana.

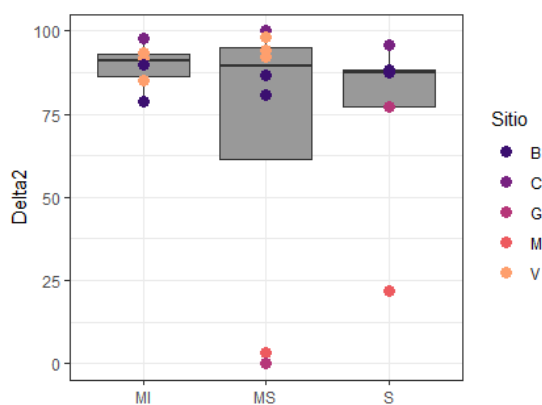


Figura 21. Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación de Δ^* entre estratos considerando todas las localidades (ver Tabla 19). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana.

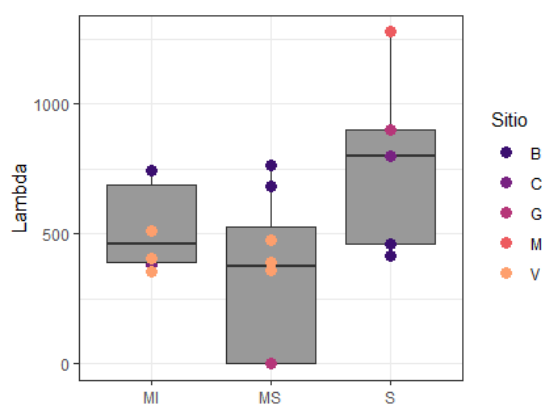


Figura 22. Gráfica de cajas y bigotes para analizar variación de λ^+ entre estratos considerando todas las localidades. (ver Tabla 19). Las cajas representan el rango intercuartil (percentil 25-75) y los bigotes indican el percentil 5-95. La línea horizontal dentro de cada caja representa la mediana.

Los resultados de los índices de distinción taxonómica sugieren que no hay diferencias entre localidades (ver Figura 18). Parece que Δ y Δ^* tienen una tendencia a aumentar con la profundidad, teniendo valores cercanos a 0 y <25 en los primeros 20 m, pero >75 a 40 m. Sin embargo, el patrón no es claro. No se encontraron diferencias significativas en índices de distinción taxonómica entre estratos (ver Tabla 19, Figuras 20-22).

3.2.5 Índices funcionales

Índices funcionales: diversidad alfa

No se encontró una relación entre la riqueza de especies y la riqueza funcional. Sin embargo, hay una tendencia lineal positiva hasta tres especies ($p = 0.5$, $R^2 = 0.45$) y una tendencia lineal negativa hasta 13 especies ($p = 0.2$, $R^2 = 0.15$). Esto sugiere una gran redundancia funcional (ver Figura 23).

Tabla 20. Índices funcionales por transecto.

	FRic	FEve	FDiv	FDis	FSpe	FOri
T1C-S	0.012	0.358	0.988	0.421	0.518	0.21
T1C-MS	0	0	0	0.228	0.38	0.052
T1C-MI	0.216	0.461	0.833	0.535	0.634	0.479
T1M-S	0.064	0.263	0.727	0.251	0.689	0.345
T1M-MS	0	0	0	0.083	0.693	0.307
T1V-MS	0.012	0.452	0.559	0.266	0.414	0.177
T1V-MI	0.264	0.542	0.787	0.201	0.661	0.608
T2V-MS	0.018	0.553	0.531	0.576	0.685	0.569
T2V-MI	0.309	0.527	0.947	0.293	0.652	0.61
T3V-MS	0.111	0.518	0.943	0.308	0.433	0.218
T3V-MI	0.179	0.532	0.616	0.533	0.546	0.407
T1B-S	0.589	0.501	0.749	0.543	0.567	0.582
T1B-MS	0.248	0.546	0.711	0.489	0.704	0.614
T1B-MI	0.088	0.838	0.762	0.725	0.708	0.488
T2B-S	0.598	0.433	0.734	0.562	0.584	0.578
T2B-MS	0.005	0.592	0.949	0.778	0.712	0.43
T2B-MI	0.088	0.671	0.771	0.688	0.752	0.555
T1G-S	0.088	0.67	0.809	0.519	0.623	0.51
T1G-MS	0	0	0	0	0.706	0.309

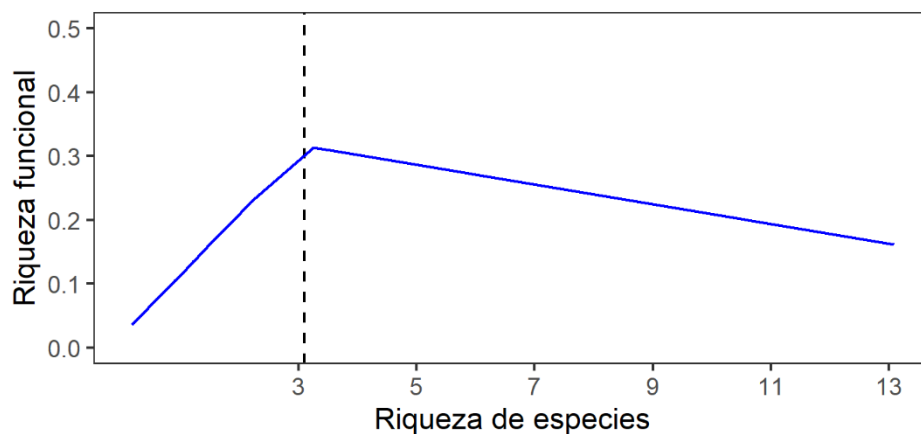


Figura 23. Relación entre la riqueza de especies y riqueza funcional.

3.2.6 Diversidad funcional beta

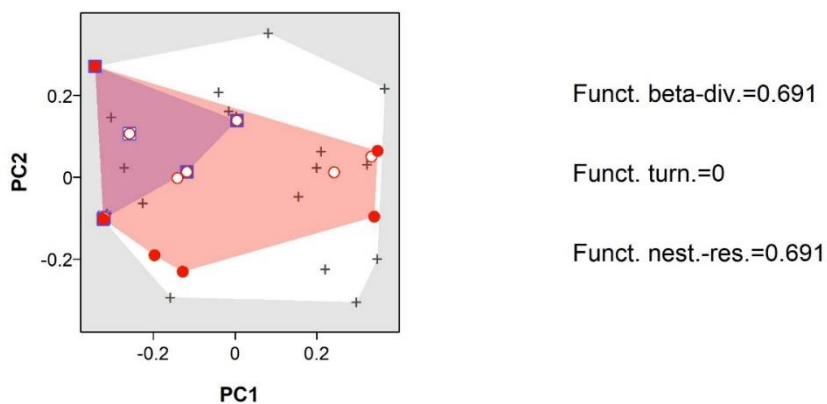


Figura 24. Diversidad beta en el transecto 1 de Cacaluta. Se comparó el somero (T1C-S, azul) con el mesofítico inferior (T1C-MI, rojo).

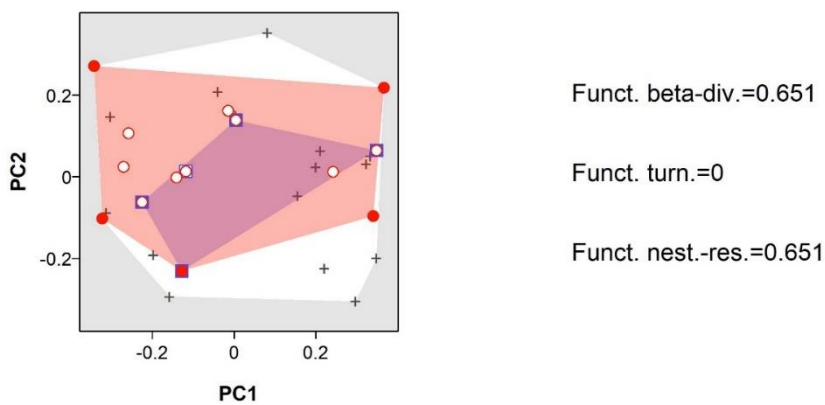
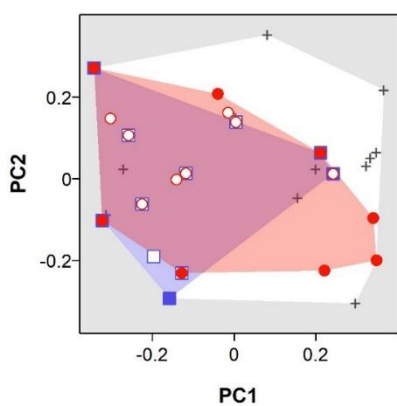


Figura 25. Diversidad beta en el transecto 1 de Violín. Se comparó el mesofítico superior (T1V-MS, azul) con el mesofítico inferior (T1V-MI, rojo).

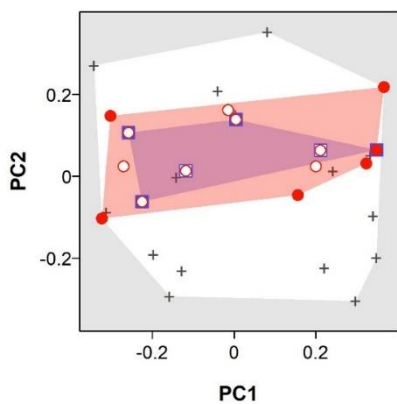


Funct. beta-div.=0.316

Funct. turn.=0.101

Funct. nest.-res.=0.215

Figura 26. Diversidad beta en el transecto 2 de Violín. Se comparó el mesofítico superior (T2V-MS, azul) con el mesofítico inferior (T2V-MI, rojo).

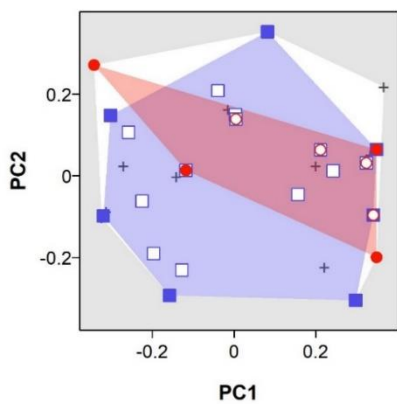


Funct. beta-div.=0.579

Funct. turn.=0

Funct. nest.-res.=0.579

Figura 27. Diversidad beta en el transecto 3 de Violín. Se comparó el mesofítico superior (T3V-MS, azul) con el mesofítico inferior (T3V-MI, rojo).

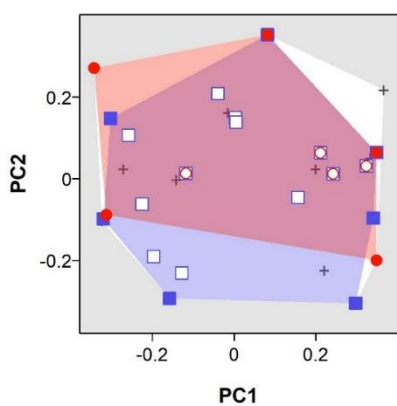


Funct. beta-div.=0.649

Funct. turn.=0.129

Funct. nest.-res.=0.519

Figura 28. Diversidad beta en el transecto 1 de Blanca. Se comparó el somero (T1B-S, azul) con el mesofítico inferior (T1B-MI, rojo).

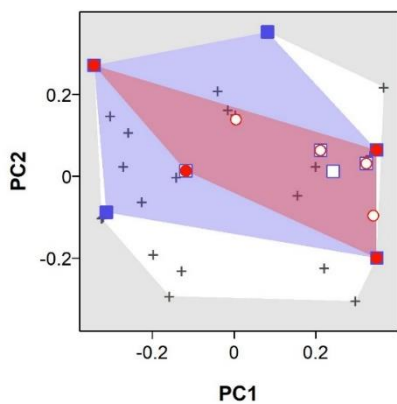


Funct. beta-div.=0.326

Funct. turn.=0.222

Funct. nest.-res.=0.104

Figura 29. Diversidad beta en el transecto 1 de Blanca. Se comparó el somero (T1B-S, azul) con el mesofótico superior (T1B-MS, rojo).

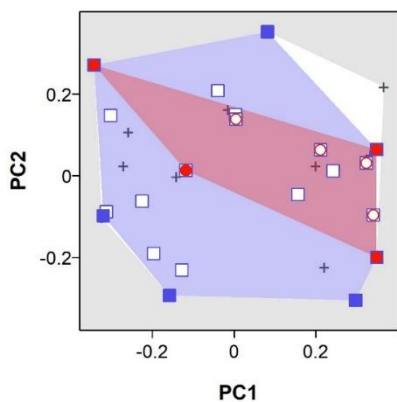


Funct. beta-div.=0.545

Funct. turn.=0

Funct. nest.-res.=0.545

Figura 30. Diversidad beta en el transecto 1 de Blanca. Se comparó el mesofótico superior (T1B-MS, azul), con el mesofótico inferior (T1B-MI).

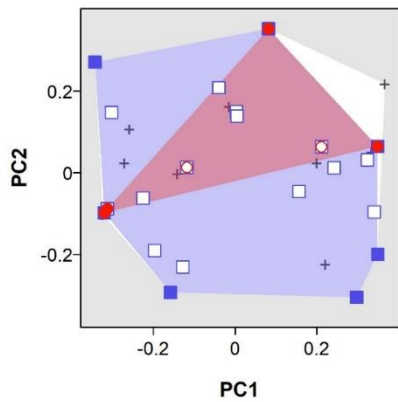


Funct. beta-div.=0.653

Funct. turn.=0

Funct. nest.-res.=0.653

Figura 31. Diversidad beta en el transecto 2 de Blanca. Se comparó el somero (T2B-S, azul) con el mesofótico inferior (T2B-MI, rojo).

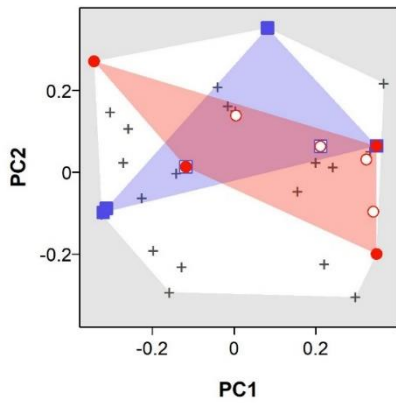


Funct. beta-div.=0.677

Funct. turn.=0

Funct. nest.-res.=0.677

Figura 32. Diversidad beta en el transecto 2 de Blanca. Se comparó el somero (T2B-S, azul) con el mesofótico superior (T2B-MS, rojo).



Funct. beta-div.=0.697

Funct. turn.=0.681

Funct. nest.-res.=0.015

Figura 33. Diversidad beta en el transecto 2 de Blanca. Se comparó el mesofótico superior (T2B-MS, azul), con el mesofótico inferior (T2B-MI).

Maguey y Gigante tuvieron que ser excluidos de este análisis porque no tuvieron suficientes entidades funcionales.

3.2.7 Contraste entre estratos

Métricas de diversidad funcional

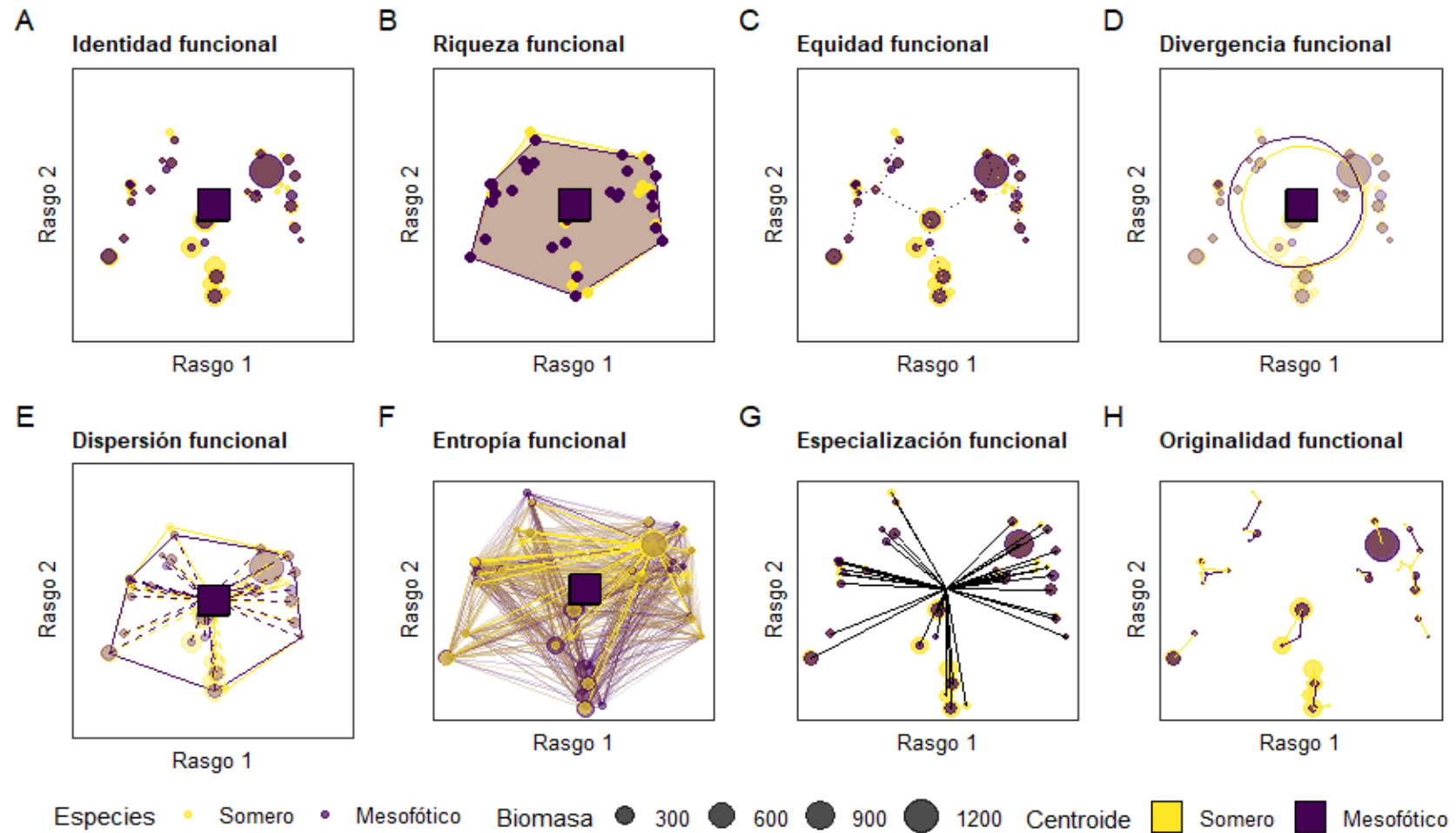


Figura 34. Métricas de diversidad funcional.

Tabla 21. Estatus de las especies con profundidad. Los valores representan el porcentaje (%) que contribuye cada especie al ensamblaje funcional de cada estrato. Los porcentajes (%) están redondeados para resaltar las entidades funcionales con mayor contribución al ensamblaje, por lo que los valores en 0% pueden estar subestimados.

Especie	Somero (%)	Mesofótico (%)	Estatus
<i>Amphimedon texotli</i>	0	0	extirpada
<i>Aplysina clathrata</i>	6	8	ganadora
<i>Axinella nayaritensis</i>	0	0	introducida
<i>Callyspongia californica</i>	0	0	extirpada
<i>Chondrilla montanusa</i>	0	0	perdedora
<i>Chondrosia tenochca</i>	0	0	introducida
<i>Ciocalypta</i> sp.	1	1	ganadora
<i>Haliclona caerulea</i>	2	1	perdedora
<i>Mycale cecilia</i>	1	0	perdedora
<i>Carijoa riisei</i>	1	0	extirpada
<i>Leptogorgia alba</i>	15	9	perdedora
<i>Macrorhynchia philippina</i>	1	1	perdedora
<i>Pocillopora capitata</i>	5	0	extirpada
<i>Pocillopora damicornis</i>	10	4	perdedora
<i>Pocillopora grandis</i>	11	0	extirpada
<i>Pocillopora verrucosa</i>	7	4	perdedora
<i>Porites panamensis</i>	0	0	extirpada
<i>Ptilosarcus undulatus</i>	0	0	introducida
<i>Tabastraea coccinea</i>	10	0	perdedora
<i>Conus purpurascens</i>	0	0	extirpada
<i>Leucozonia cerata</i>	0	0	extirpada
<i>Pinctada mazatlanica</i>	0	0	perdedora
<i>Mithraculus denticulatus</i>	0	3	introducida
<i>Acromegalomma</i> sp.	0	0	introducida
<i>Spirobranchus giganteus</i>	0	0	perdedora
<i>Asteropsis carinifera</i>	2	3	ganadora
<i>Astropyga pulvinata</i>	0	0	introducida
<i>Cucumaria flamma</i>	21	55	ganadora
<i>Diadema mexicanum</i>	0	0	ganadora
<i>Eucidaris thouarsii</i>	1	1	ganadora
<i>Isostichopus fuscus</i>	2	1	perdedora
<i>Ophiothela mirabilis</i>	0	1	ganadora
<i>Ophiothrix spiculata</i>	0	0	extirpada
<i>Pentaceraster cumingi</i>	3	4	ganadora
<i>Pharia pyramidata</i>	0	2	ganadora
<i>Toxopneustes roseus</i>	0	0	extirpada
<i>Tripneustes depressus</i>	0	0	extirpada
<i>Ascidia</i> sp.	0	0	perdedora
<i>Rhopalaea birkelandi</i>	1	2	ganadora
<i>Styela canopus</i>	0	0	extirpada

Hubo 12 especies extirpadas, es decir, que son 12 especies exclusivas de ambientes someros. Hubo 12 especies perdedoras con la profundidad, lo que significa que tienen mayor funcionalidad en el estrato “Somero” que en el “Mesofótico”. Hubo 10 especies ganadoras, lo que significa que tienen mayor funcionalidad en el estrato “Mesofótico” que en el “Somero”. Por último, se registraron seis especies introducidas, lo que significa que son seis especies exclusivas de ambientes mesofóticos.

Tabla 22. Delta de índices funcionales con profundidad.

Índice funcional	Somero	Mesofótico	Δ	Δ (%)
FRic	0.999	0.954	-0.045	-4.461
FEve	0.351	0.404	0.053	5.285
FDiv	0.645	0.669	0.025	2.457
FDis	0.280	0.273	-0.007	-0.746
FEnt	1.599	1.493	-0.106	-10.629
FSpe	0.546	0.574	0.028	2.802
FOri	0.483	0.588	0.105	10.481

Entre los cambios más conspicuos están la disminución de entropía funcional con el aumento de la profundidad (-10.6%) y el aumento de la originalidad funcional (10.5%). Los cambios en el resto de los índices son muy bajos, en especial la divergencia funcional (2.5%) y la especiación (2.8%). El desplazamiento de riqueza funcional fue de sólo 4.5%, lo cual es mínimo (ver Figura 34).

Los resultados del PERMANOVA sugieren que las diferencias en los índices de diversidad, en general, no están afectadas significativamente por el factor del estrato ($p = 0.064$). El factor de la localidad ($p = 0.045^*$) y la interacción de la localidad con el estrato ($p = 0.011^*$) sí mostraron significancia estadística, aunque la localidad es el factor que más contribuye a la variación del modelo ($SS = 3271.1$, ver Tabla 23).

El nMDS muestra una agrupación grande (74% de los datos totales) con gran sobreposición de los tres estratos (80% de similitud). Por otra parte, hay tres datos del mismo estrato (MS: mesofótico superior) muy alejados entre sí (40% de similitud). Esta evidencia confirma que la similitud no está explicada por el factor del estrato.

Tabla 23. Resultados del PERMANOVA utilizando índices de Pielou (J), riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y especialización funcional (FSpe), en función de la localidad, el estrato y su interacción.

Factor	gl	SS	M	Pseudo-F	<i>p</i>	Permutaciones
Localidad	4	3271.1*	817.7	2.169	0.045*	996
Estrato	2	1827.2	913.6	2.556	0.064	999
Loc × Est	5	1870*	373.9	4.573	0.011*	999
Residuales	7	572.4	81.7			
Total	18	7179.7				

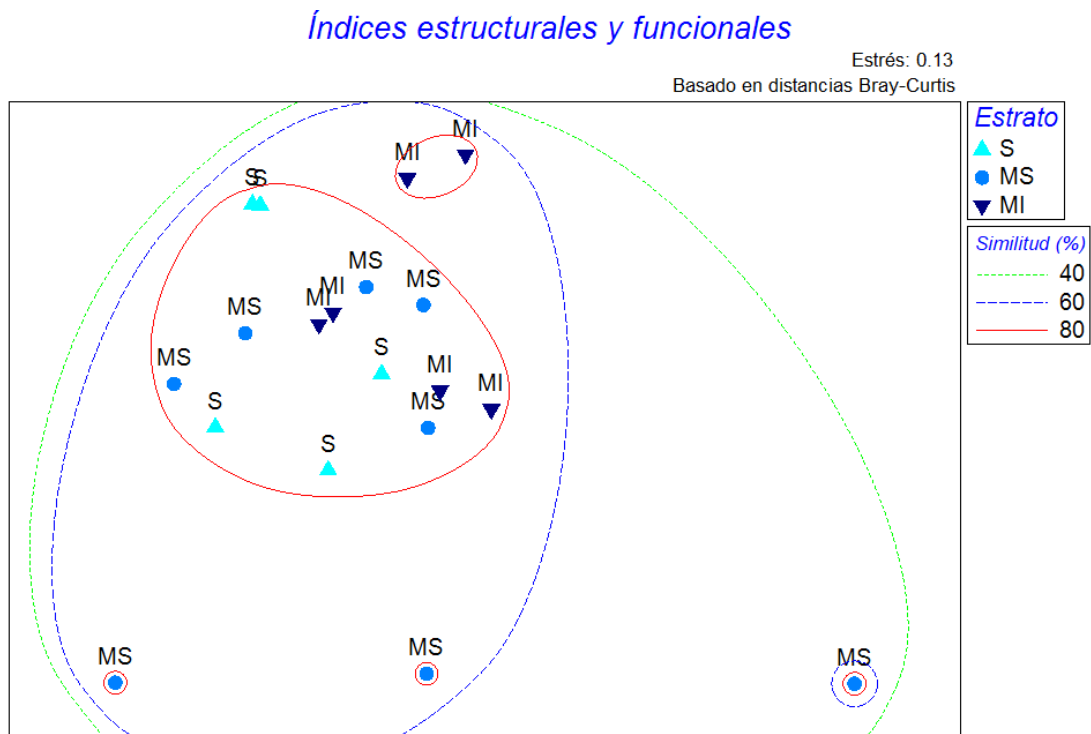


Figura 35. Ordenación escalada multidimensional no métrica (nMDS), basada en distancias Bray-Curtis, de índices de Pielou (J), riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y especialización funcional (FSpe) no transformados. Las etiquetas y los símbolos muestran a qué estrato de profundidad corresponden (S: somero - triángulo, MS: mesofótico superior - círculo y MI: mesofótico inferior - triángulo invertido). Se muestran 19 unidades de muestreo (N) en el sitio de estudio Bahías de Huatulco. Los datos corresponden a ocho transectos, pero no todos los transectos tenían los tres estratos, por lo que la N tiene un valor menor a 24. La línea continua roja agrupa datos con 80% de similitud. La línea discontinua azul agrupa datos con 60% de similitud, y la línea punteada verde agrupa datos con el 40% de similitud.

Los resultados del PERMANOVA sugieren que las diferencias en los índices de diversidad estructural no están afectadas significativamente por el factor del estrato ($p = 0.251$), ni por la interacción de la localidad con el estrato ($p = 0.704$). No obstante, sí están afectadas por el factor de la localidad ($p = 0.003^*$).

Tabla 24. Resultados del PERMANOVA utilizando riqueza de especies ($S/100m^2$) y equidad de Pielou (J) en función de la localidad, el estrato y su interacción.

Factor	gl	SS	M	Pseudo-F	p	Permutaciones
Localidad	4	10209*	2552.2	3.539	0.003*	997
Estrato	2	2089.5	1044.8	1.417	0.251	998
Loc \times Est	5	3587.7	717.54	0.674	0.704	999
Residuales	7	7451.1	1064.4			
Total	18	22865				

El nMDS muestra gran sobreposición de estratos dentro de sus agrupaciones (80% de similitud). Por otra parte, hay dos datos del mismo estrato (MS: mesofótico superior) muy alejados entre sí (<40% de similitud). Esta evidencia confirma que la similitud no está explicada por el factor del estrato.

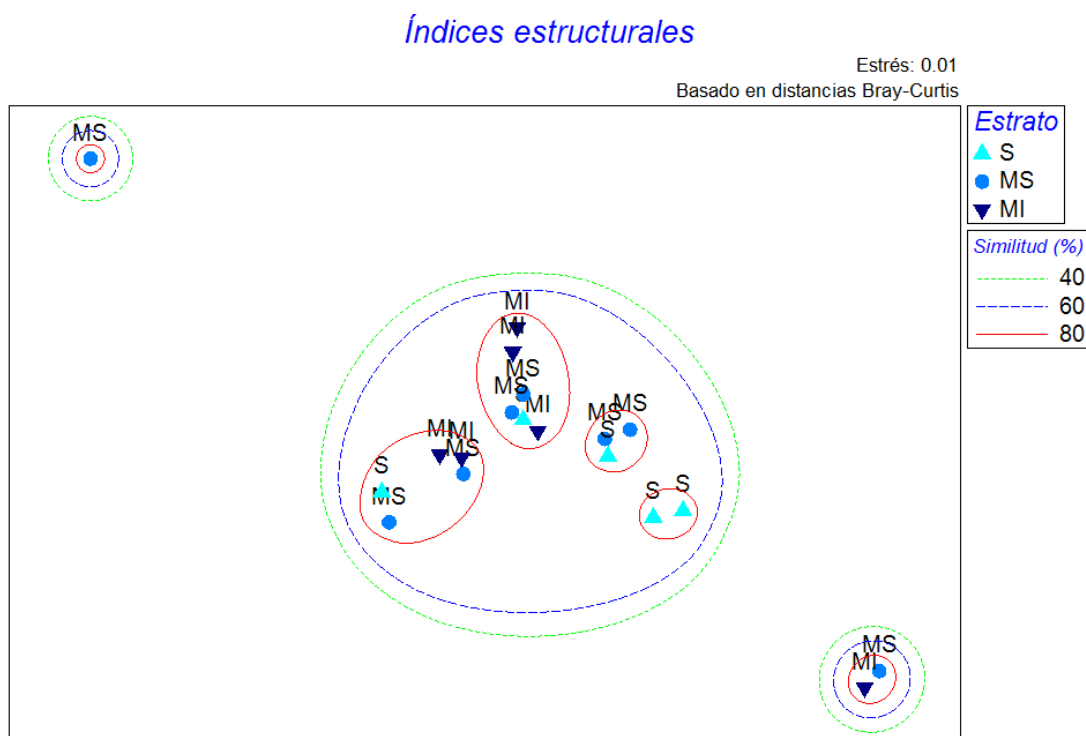


Figura 36. Ordenación escalada multidimensional no métrica (nMDS), basada en distancias Bray-Curtis, de riqueza de especies ($S/100m^2$) y equidad de Pielou (J) no transformados. Las etiquetas y los símbolos muestran a qué estrato de profundidad corresponden (S: somero - triángulo, MS: mesofótico superior - círculo y MI: mesofótico inferior - triángulo invertido). Se muestran 19 unidades de muestreo (N) en el sitio de estudio Bahías de Huatulco. Los datos corresponden a ocho transectos, pero no todos los transectos tenían los tres estratos, por lo que la N tiene un valor menor a 24. La línea continua roja agrupa datos con 80% de similitud. La línea discontinua azul agrupa datos con 60% de similitud, y la línea punteada verde agrupa datos con el 40% de similitud.

Los resultados del PERMANOVA muestran que el factor del estrato ($p = 0.063$) y de la localidad ($p = 0.091$) no tienen significancia estadística para las diferencias en los índices de diversidad funcional. No obstante,

la interacción de la localidad con el estrato sí fue estadísticamente significativa ($p = 0.002^*$), y, dada la variación que aporta la localidad al modelo, se consideró que este factor es más importante en la interacción. El nMDS muestra una agrupación grande (el 95% de los datos) con gran sobreposición de estratos (60% de similitud).

Tabla 25. Resultados del PERMANOVA utilizando índices de riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y especialización funcional (FSpe) en función de la localidad, el estrato y su interacción.

Factor	gl	SS	M	Pseudo-F	<i>p</i>	Permutaciones
Localidad	4	3505.6	876.4	2.415	0.091	997
Estrato	2	2657.4	1328.7	3.881	0.063	998
Loc × Est	5	1799.6*	359.9	7.115	0.002*	998
Residuales	7	354	50.5			
Total	18	7644.5				

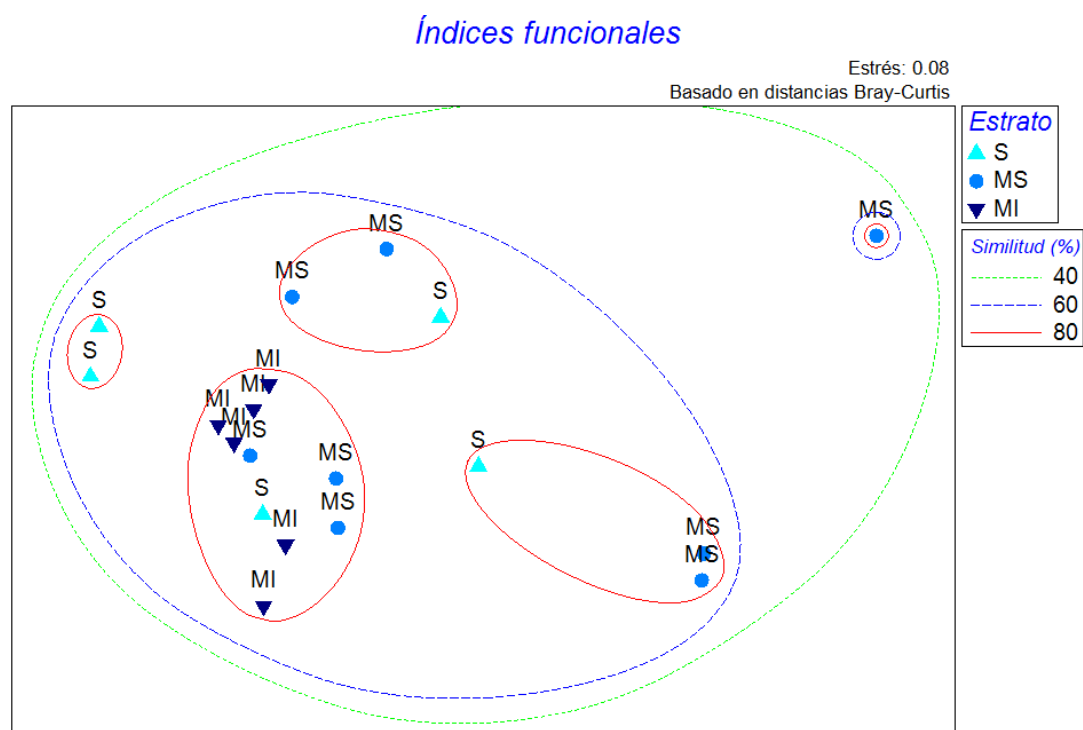


Figura 37. Ordenación escalada multidimensional no métrica (nMDS), basada en distancias Bray-Curtis, de índices de riqueza funcional (FRic), equidad funcional (FEve) y especialización funcional (FSpe) no transformados. Las etiquetas y los símbolos muestran a qué estrato de profundidad corresponden (S: somero - triángulo, MS: mesofótico superior - círculo y MI: mesofótico inferior - triángulo invertido). Se muestran 19 unidades de muestreo (N) en el sitio de estudio Bahías de Huatulco. Los datos corresponden a ocho transectos, pero no todos los transectos tenían los tres estratos, por lo que la N tiene un valor menor a 24. La línea continua roja agrupa datos con 80% de similitud. La línea discontinua azul agrupa datos con 60% de similitud, y la línea punteada verde agrupa datos con el 40% de similitud.

En general, los datos anteriores sugieren que la diversidad es similar entre estratos, y que las diferencias están determinadas por las localidades. Las distancias mayores fueron entre Cacaluta-Violín, Cacaluta-

Gigante y Gigante-Violín. Probablemente, porque Gigante tiene baja diversidad, tanto estructural, como funcional. Cacaluta tiene alta diversidad estructural, pero baja diversidad funcional, y Violín tiene alta diversidad, tanto estructural, como funcional. Estructuralmente, las distancias mayores estuvieron entre Blanca-Gigante, ya que Blanca es la localidad con mayor riqueza de especies (ver Tabla 13). Funcionalmente, las mayores distancias fueron entre Blanca-Cacaluta, ya que Blanca tiene altos valores de índices funcionales (ver Tabla 20).

3.2.8 Explicación de la varianza

Los datos se separaron en índices estructurales, índices funcionales, y factores ambientales. Los tres grupos mostraron diferente poder explicativo de la varianza en los datos de la estructura de las comunidades. Los resultados del ACP sugieren que los índices estructurales de diversidad tuvieron el mayor poder explicativo (98% de la varianza total explicada por el primer componente, ver Figura 38). El ACP de los índices funcionales explica el 93.4% (ver Figura 39) de la varianza total; y el ACP de factores ambientales, explica el 92.7% (ver Figura 40).

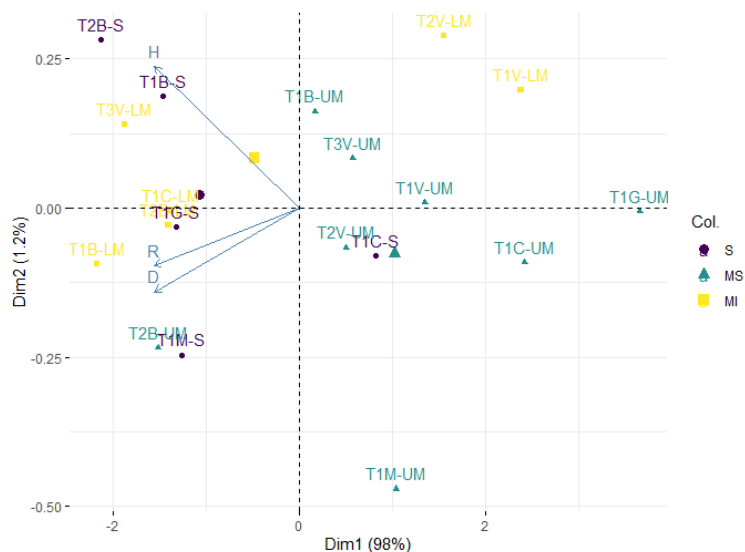


Figura 38. Análisis de componentes principales basado en índices de diversidad estructural.

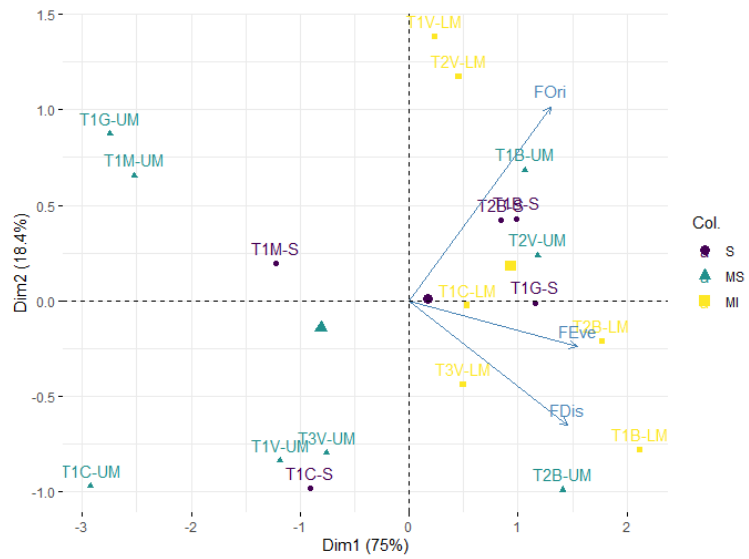


Figura 39. Análisis de componentes principales basado en índices de diversidad funcional.

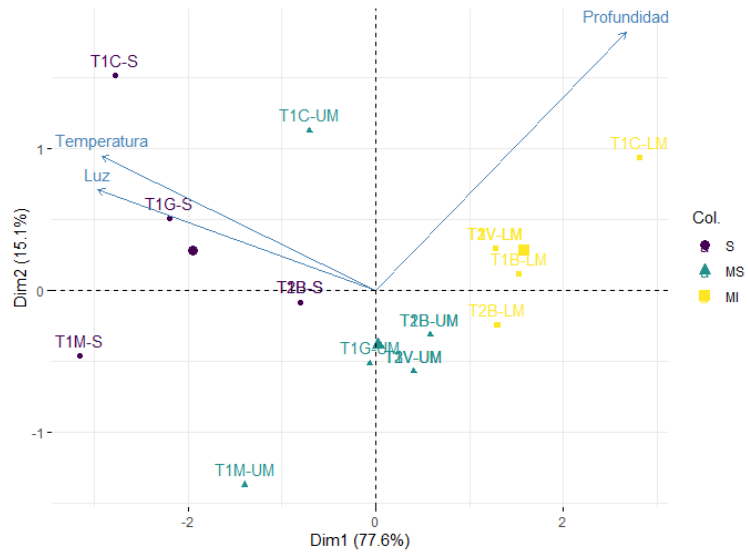


Figura 40. Análisis de componentes principales basado en factores ambientales.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Discusión general

4.1.1 Sobre la identidad taxonómica

Los resultados del análisis de Olmstead-Tukey son consistentes con la literatura, la cual predice que en algunos ensamblajes se pueden encontrar muchas especies raras (Magurran y Henderson, 2003). Aunque esto es más común en largas series de tiempo (e.g. bases de datos de varios años), frecuentemente las comunidades ecológicas se pueden separar en dos grupos: las especies núcleo, y las especies ocasionales. Las primeras son persistentes y abundantes, mientras que las segundas, son poco frecuentes y poco abundantes. En el estudio, el ensamblaje se dividió en cuatro componentes: dominantes, abundantes, frecuentes y raras, para hacer una distinción entre las especies que aportan más a la abundancia, las que aportan más a la biomasa, y las que aportan a ambas.

Entre las especies más relevantes para el sitio de estudio estuvieron el pepino de mar *Cucumaria flamma*, la gorgonia *Leptogorgia alba* y la ascidia *Rhopalaea birkelandi*. Aunque no se realizaron análisis de índices de valor biológico, estos son altamente recomendables para una caracterización más profunda del ecosistema (Roque et al., 2014). El gran aporte a la biomasa por parte de *C. flamma* es por su gran peso por individuo (hasta >300 g; Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 1999). Al ser un euribionte y perfectamente adaptado a los arrecifes de roca, también es una especie frecuente.

La gorgonia *Leptogorgia alba* y la ascidia *Rhopalaea birkelandi* también son euribiontes y eso les permite presentarse con alta frecuencia, independientemente de la profundidad o la localidad, a pesar de su talla corta y bajo peso individual (10 g y 1 g, respectivamente). Una ventaja de la gorgonia es que, al ser azooxantelada, su desarrollo es independiente de la luz (Abeytia et al., 2013). Las gorgonias son especies abundantes en ambientes mesofóticos, siendo probablemente fundamentales para las comunidades de esponjas profundas (Slattery y Lesser, 2021). La alta dominancia de la esponja *Aplysina clathrata*, el coral azooxantelado *Tubastraea coccinea* y los corales zooxantelados del género *Pocillopora* (*P. capitata*, *P. damicornis*, *P. grandis* y *P. verrucosa*), probablemente se deba a la capacidad que tienen de formar grandes colonias, lo cual permite cubrir grandes extensiones.

Entender la estructura de la comunidad es de gran importancia para tomar decisiones sobre la pérdida de biodiversidad. Debido a la alta redundancia funcional en el sitio de estudio, podría ser importante implementar la protección ambiental de ambientes mesofóticos.

Hay registros de que *Spirobranchus giganteus*, *Diadema mexicanum*, *Astropyga pulvinata*, y *Pharia pyramidata* no son especies raras (Bastida-Zavala et al., 2013; López-Pérez et al., 2014). En este estudio entraron bajo esa categoría dada su baja frecuencia. No obstante, eso puede estar relacionado con 1) la estacionalidad, la hora del día, la elección de los sitios, entre otros factores de la naturaleza del muestreo; 2) la visibilidad de las especies durante la grabación de los videotransectos (e.g. problemas con la accesibilidad del ROV a las fisuras de las rocas). *S. giganteus* y *Acromegalomma* sp., por ejemplo, retraen su cuerpo cuando se sienten en peligro, por lo que su frecuencia pudo ser subestimada.

El primer punto también puede explicar por qué no se encontraron las diferencias en cómo influyen la temperatura y la luz en las comunidades. Sin embargo, estudiar la variación temporal a mayor escala podría traer descubrimientos interesantes, debido a que la correlación tan clara entre temperatura y luz podría romperse (ver Figuras 41-42).

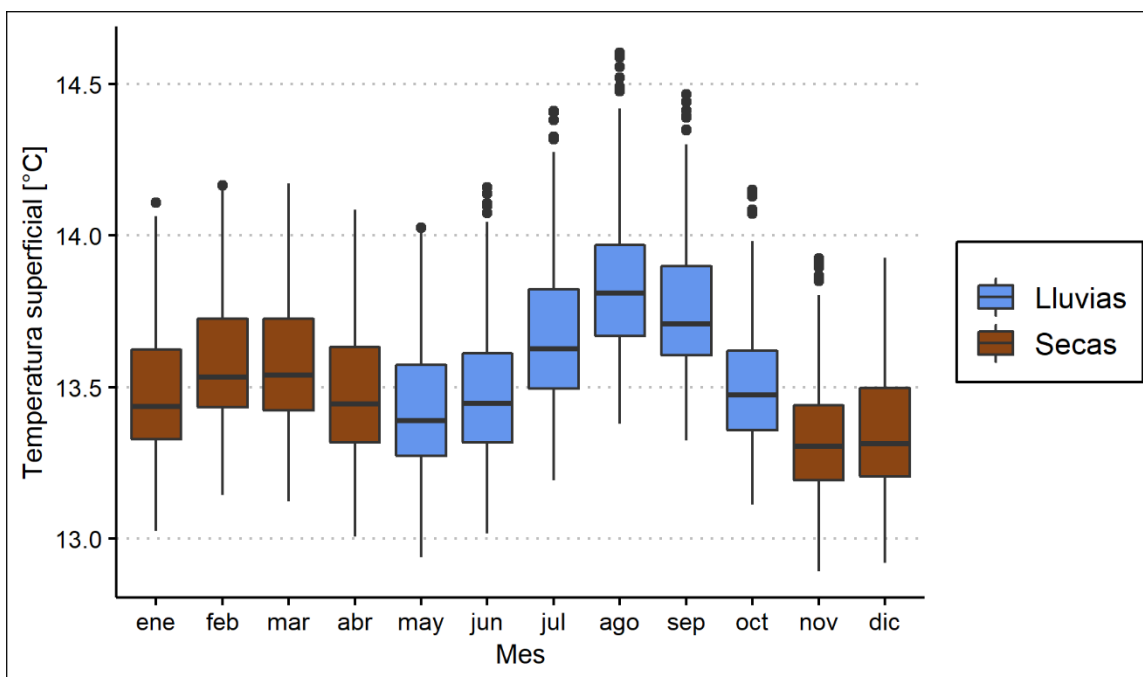


Figura 41. Variación estacional de la temperatura superficial en Bahías de Huatulco.

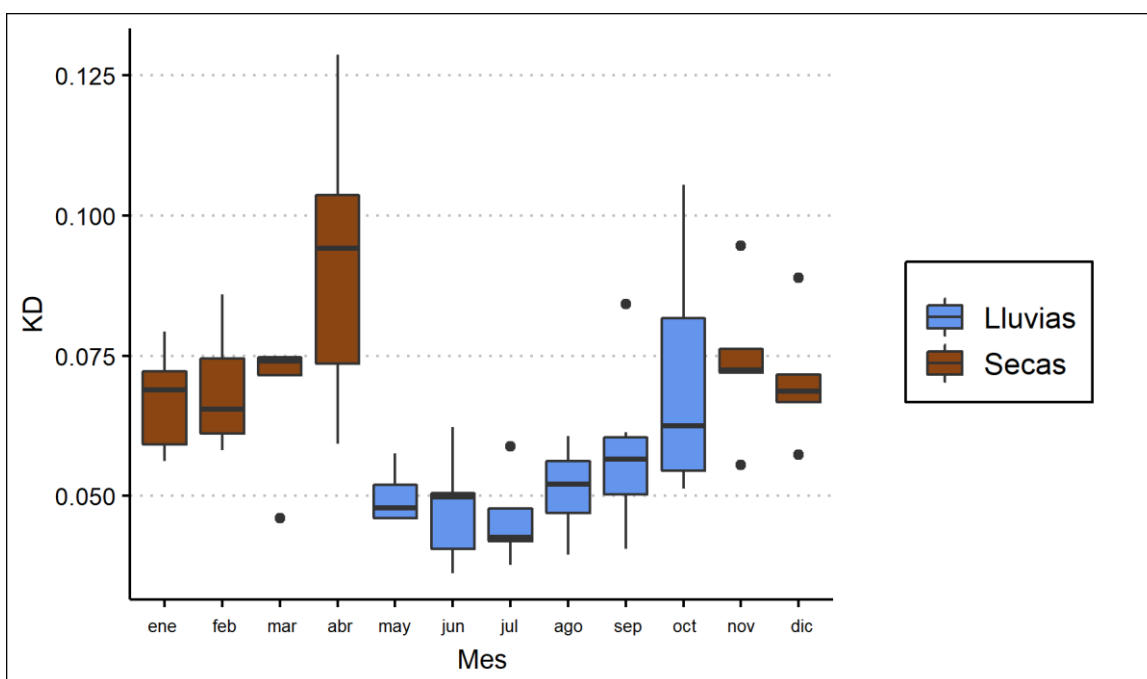


Figura 42. Variación estacional del coeficiente de atenuación de la luz (Kd490) en Bahías de Huatulco.

El segundo punto se comprueba debido a que no se documentaron ciertas especies que son bastante habituales en todo el sitio de estudio (e.g. cangrejos del género *Trapezia*; pulpos verdes (*Octopus hubbsorum*); y camarones arlequín (*Hymenocera picta*)). Esto es un sesgo común cuando se hacen video transectos (Cochran, 1963; Burnham y Chamberlain, 1968; Caughley, 1974; Krebs, 1980; Burnham y Anderson, 1984; Krebs, 1989). De cualquier manera, el 37.5% de las especies fueron raras, lo cual se puede explicar por monitoreos de baja resolución espacio-temporal (Magurran y Henderson, 2003). Esto también está sustentado por las curvas de relación área-riqueza de especies. La relación área-riqueza de especies sugiere que se necesitan $10^{3.975}$ (~9400) m² para tener una acumulación de tan solo 31 especies (ver Figura 6). Esto indica que, aún con un esfuerzo alto de muestreo, la riqueza de especies fue baja en el estudio (e.g. en estudios similares, se han encontrado >100 especies; Castañeda-Rivero, 2017).

La esponja *Ciocalypta* sp. (Bowerbank, 1862) que se encontró en este estudio tiene tonalidades amarillas y es una especie no reportada para el Pacífico mexicano. La presencia de esponjas del Pacífico Occidental es rara, pero es probable. En 2020, se encontró *Ciocalypta magnastyla* en el Pacífico Oriental Tropical, por primera vez, en las costas de Perú (Arroyo et al., 2020). Los mecanismos de adecuación por los que las especies exóticas no son necesariamente invasoras en Bahías de Huatulco, Oaxaca, aún no está resuelta (Tovar-Hernández, 2012; Bastida-Zavala et al., 2014; Palanisamy et al., 2018).

Generalmente, la estrategia de ocupación en los ecosistemas es que las especies de menor talla tienen alta abundancia, y las especies de mayor talla tienen baja abundancia, para compensar la biomasa (Roque et al., 2014). Sin embargo, en este estudio, no fue así. Es necesario considerar el sesgo del muestreo con vehículos operados remotamente (ROVs) para futuros estudios.

La relación entre distintos índices estructurales y de distinción taxonómica es esencial para evaluar, monitorear y conservar las áreas marinas. En este estudio, 1) los índices estructurales y de distinción taxonómica tuvieron relaciones distintas con la profundidad; 2) Los resultados de los índices estructurales sugieren que hay diferencias entre localidades. Sin embargo, no se encontró relación significativa con la profundidad; 3) los resultados de los índices de distinción taxonómica sugieren que no hay diferencias entre localidades, pero sí hay una relación con la profundidad.

Con lo anterior se concluye que, aunque hay localidades con mayor diversidad y mayor riqueza de especies por 100m² (e.g. la Blanca) que otras, todas las localidades tienen altos índices de distinción taxonómica. Esto significa que, aunque haya localidades con baja riqueza de especies, las especies que habitan ahí son muy distintas filogenéticamente unas de otras. Además, se encontró una alta redundancia funcional, lo que significa que las localidades con alta riqueza de especies son funcionalmente equivalentes a localidades con baja riqueza de especies.

Los datos impiden sacar conclusiones sobre cambios en grandes escalas espacio-temporales, dada la reducida resolución, por lo que se debe tomar en cuenta esto para interpretar los resultados. Sin embargo, se puede decir que, tanto los índices estructurales como los de distinción taxonómica responden inconsistentemente con la profundidad, y con la luz, y prueba de ello es que no hubo diferencias significativas entre estratos, mismos que representan tres regímenes de luz distintos. Los índices de distinción taxonómica, por ejemplo, parecen aumentar con la profundidad. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que cada localidad tuvo profundidades máximas distintas (e.g. Maguey 11 m vs Cacaluta 40 m), por lo que la relación con la profundidad puede ser, en realidad, un efecto de la localidad.

El estrés es alto en el nMDS que contempla ambos tipos de índices ecológicos (0.13) y podría reducirse transformando los datos con raíz cuadrada o raíz cuarta (Anderson, 2014). Sin embargo, no se transformaron para tener una perspectiva más realista del ensamblaje en el sitio de estudio. El estrés alto simplemente refleja que la composición estructural y funcional entre estratos es muy similar. Lo mismo ocurre para la composición funcional sola (estrés= 0.08) Dado el número de unidades de muestra ($N = 19$), no fue necesario maximizar ni minimizar las distancias entre los datos para observar cuáles datos están

agrupados, y cuáles están alejados. Transformando o no transformando los datos, se hubieran obtenido las mismas conclusiones.

Para el nMDS de índices estructurales tampoco se transformaron los datos, ya que el estrés fue bajo (0.01). El bajo estrés sugiere que la composición entre estratos es distinta, cuando se consideran los índices estructurales solos. Aunque pareciera que esto contradice las premisas anteriores, en realidad no lo hace. El nMDS detecta agrupaciones muy alejadas entre sí, pero esto significa que todos los datos sean distintos entre sí. En el nMDS para índices estructurales hay tres valores extremos, probablemente debido a diferencias entre localidades (ver Tabla 24).

La suma de cuadrados en los tres PERMANOVA realizados muestra que el mayor componente de la variación fue el factor de localidad. El estrato nunca fue estadísticamente significativo. En dos de los PERMANOVA, el estrato fue el menor componente de la variación del modelo. Esto sugiere que la diversidad general y la estructura taxonómica de la comunidad no cambian con la profundidad. En el PERMANOVA de índices funcionales, sin embargo, el factor del estrato estuvo cerca de ser significativo ($p = 0.063$) y fue el segundo componente más importante de variación ($SS = 2657.4$), después de la localidad ($SS = 3505.6$). Esto significa que podría haber cambios en la funcionalidad de la comunidad con la profundidad, aunque no tan importantes como los cambios entre localidades.

4.1.2 Sobre la identidad funcional

Los dendogramas sobreestiman las distancias. En este ejemplo, se observa que *Toxopneustes* y *Tripneustes* aparecen en distintos grupos, lo cual, por sentido común, no es viable (ver Figura 43). La ventaja de trabajar con PCoA es que este problema se evita. Los grupos funcionales fueron distintos a otros estudios que trabajan con las mismas especies (Calderón et al., 2021). Sin embargo, esto se debe a que se incluyeron factores ordenados para responder la pregunta particular.

Básicamente, se obtuvieron ocho grupos (ver Anexo B, Tabla 25): erizos longevos, macroinvertebrados móviles someros, macroinvertebrados móviles filtradores, macroinvertebrados móviles carnívoros, cnidarios azooxantelados, cnidarios zooxantelados, macroinvertebrados fijos con alta dispersión larval y macroinvertebrados fijos con baja dispersión larval.

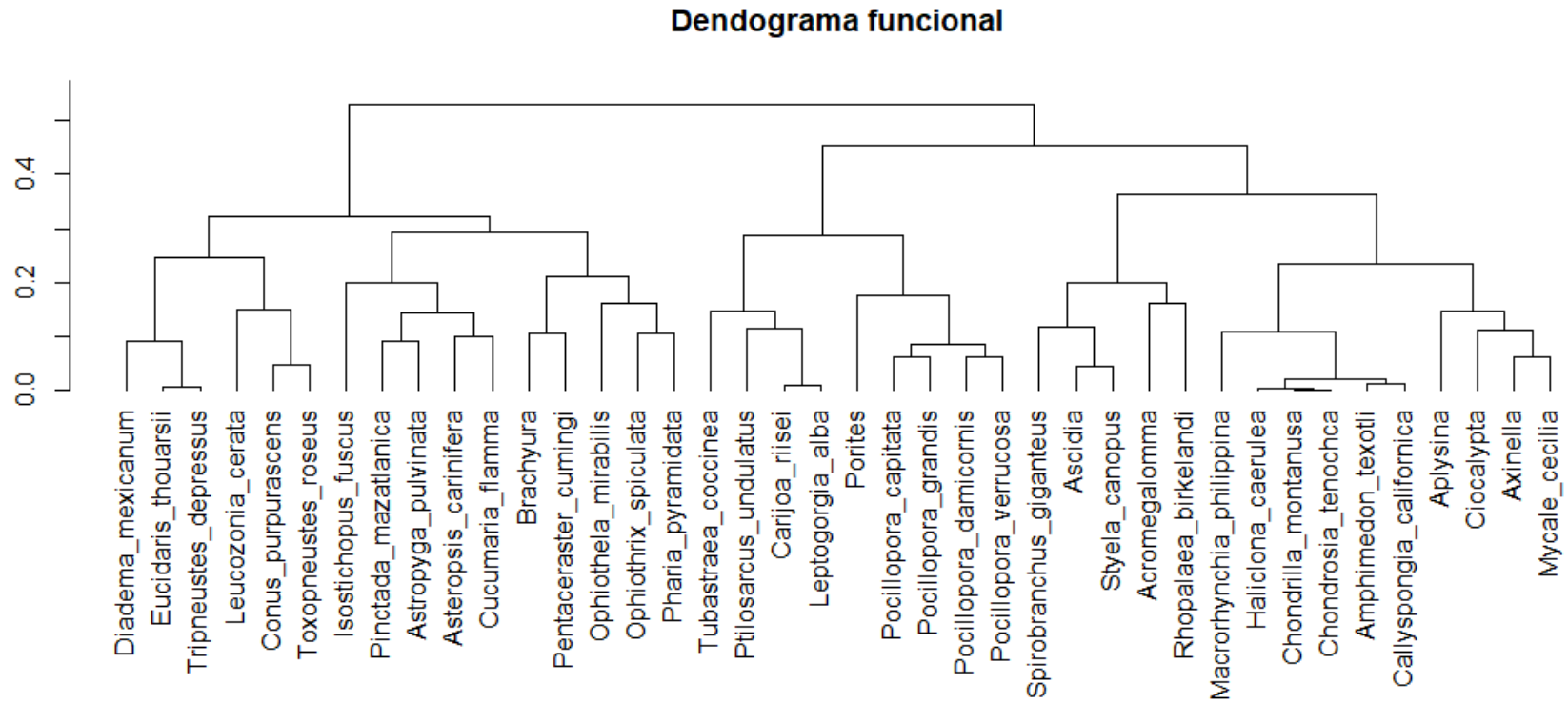


Figura 43. Dendrograma por entidades funcionales (especies con combinaciones únicas de rasgos funcionales).

Cada grupo tendría una probabilidad de supervivencia distinta dependiendo de las perturbaciones del sitio, pero las especies dentro de cada grupo responderían de una manera similar, dados sus rasgos. Los corales del género *Pocillopora*, por ejemplo, se verían beneficiados ante la fragmentación (Lizcano-Sandoval, 2018). Las ascidias, por otro lado, se ven beneficiadas por su alta dispersión larval (Meinertzhagen et al., 2004). Esto podría analizarse en un futuro, siguiendo las perturbaciones del sitio de estudio.

Analizando los resultados de este estudio, es evidente que la estructura funcional de comunidades ecológicas, con el análisis de los rasgos funcionales de cada una de sus especies, puede responder distintas preguntas científicas. El análisis del espacio funcional crea bases para detectar cambios en los ecosistemas que pueden ser independientes de la estructura taxonómica, distinción taxonómica, relaciones filogenéticas, entre otros. La evaluación de rasgos funcionales no sólo permite detectar respuestas a gradientes ambientales, sino cambios fisiológicos a nivel especie. Los resultados hallados en este estudio son muy importantes, ya que se demuestra que hay más cambios estructurales y taxonómicos que funcionales, entre estratos y entre localidades. Esto reitera que cada transecto, representando a un estrato y una localidad, tienen valor funcional similar.

4.1.3 Sobre la explicación de la varianza

Se cree que la varianza entre estratos de profundidad puede explicarse por índices de diversidad y factores ambientales, ya que pueden tener distinta sensibilidad a dichos parámetros (Velasco-Lozano et al., 2020). Con los análisis estadísticos anteriores se logró responder la pregunta y se llegó a la conclusión de que no hay diferencias en índices de diversidad entre estratos, y, por tanto, no hay diferencias significativas entre distintos regímenes de luz. Tampoco se encontró una relación de la diversidad con la profundidad.

Sin embargo, para el estudio, sólo se contemplaron datos de luz y temperatura *in situ*, en una resolución espacial y temporal corta (<500 m, 1 semana). Los factores ambientales sí forjan la composición de las especies, pero a escalas mayores (López-Pérez, 2017). El ACP sugiere que, de los factores ambientales, el que mejor explica la varianza es la temperatura. No obstante, de acuerdo a la evidencia (ver 4.2 Probando la hipótesis del refugio profundo y 4.3 Análisis de puntos de quiebre), es probable que tenga mayor influencia la luz. Esto ya que existe un patrón de pérdida de autotrofía con la profundidad, así como

pérdida de especies asociadas a organismos autótrofos, lo cual no estaría explicado por la temperatura (Laverick et al., 2018).

No obstante, con los datos es difícil probar este hecho con un modelo, porque la luz y la temperatura están altamente correlacionadas (Laverick et al., 2019). Por ello, uno de los retos a futuro es crear un modelo que pueda probar esta hipótesis. Si la temperatura tiene mayor influencia en los patrones de distribución de las especies, las comunidades de macroinvertebrados bénticos deben responder a variaciones como El Niño y La Niña (Wang et al., 2017). Si la luz tiene mayor influencia, entonces los cambios en la composición de las comunidades deben estar mayormente asociados a cambios en la productividad y las surgencias (Fiedler y Lavín, 2017).

4.2 Probando la hipótesis del refugio profundo

4.2.1 Descripción

El meta análisis permitió determinar si el efecto de la profundidad en la proporción de especies compartidas, entre dos estratos, era consistente entre localidades. La zona mesofótica en el sitio de estudio está entre 16.2 y 26.2 m, sin embargo, en algunas localidades comenzó tan somero como 10.2 m, o terminó tan profundo como 40 m. Para estimar las proporciones en cada transecto se consideraron las especies del estrato más somero presentes en el estrato más profundo (ver Ecuación 35). Dado que no todos tenían los tres estratos de profundidad, en algunos se consideró la proporción de especies del somero (S) presentes en el mesofótico inferior (MI), ver Ecuación 36. En otros, se estimó la razón de especies del somero (S) presentes en el mesofótico superior (MS), ver Ecuación 37, y en el resto, las especies del mesofótico superior (MS) presentes en el mesofótico inferior (MI), ver Ecuación 38.

$$\text{Proporción} = \frac{x_i}{n_i}, \quad (35)$$

donde:

x_i = especies de aguas someras compartidas

n_i = especies de aguas someras totales

$$\text{Proporción} = \frac{\text{especies } S \text{ compartidas con } MI}{\text{especies } S \text{ totales}}, \quad (36)$$

$$\text{Proporción} = \frac{\text{especies } S \text{ compartidas con } MS}{\text{especies } S \text{ totales}}, \quad (37)$$

$$\text{Proporción} = \frac{\text{especies } MS \text{ compartidas con } MI}{\text{especies } MS \text{ totales}}, \quad (38)$$

donde:

S = somero

MS = mesofótico superior

MI = mesofótico inferior

4.2.2 Síntesis de datos

La localidad más estudiada fue Violín con tres transectos, seguido de la Blanca, con dos. Para todo el sitio de estudio, la media de la proporción de especies compartidas fue de 0.58 ($k = 8, \pm 0.42$), lo que indica que más de la mitad del ensamble más somero está presente en estratos más profundos. Se realizó un modelo de efectos aleatorios dado que los análisis anteriores sugerían variabilidad entre localidades, y era deseable considerar este factor en el efecto ($I^2_{\text{efectos aleatorios}} = 79.12\%$, $\tau^2 = 2.55$ (SE = 1.91)). Una I^2 por encima de 70% se considera sustancial (Cochrane). Con la prueba de Q se detectó una heterogeneidad significativa entre transectos ($Q = 24.28$, $gl = 7$, $p = 0.001$), probablemente debido a diferencias entre localidades.

En la Figura 44 se visualiza un diagrama de árbol con la proporción de las especies del estrato más somero presentes en el estrato más profundo. La mayor superposición de comunidades estuvo en el transecto 1 de Cacaluta, y en los transectos 1 y 3 de Violín (100%). La menor superposición de comunidades estuvo en el transecto 1 de Maguey (16.7%). En el transecto 1 de Gigante, no hubo superposición de especies entre estratos.

La prueba de regresión para asimetría no muestra evidencia de sesgo significativo ($t = 1.38$, $gl = 6$, $p = 0.214$), y el número seguro de Rosenthal fue de [0] para ocho muestras incluidas en el meta análisis. Sin embargo, en el diagrama de embudo hay dos transectos que salen de los intervalos de confianza al 95%, y la función de relleno sugiere que podría haber un estudio más en el lado negativo para que el resultado

del meta análisis fuera distinto. Esto puede deberse a heterogeneidad verdadera (Sterne et al., 2011). El tamaño del efecto difiere entre localidades, probablemente debido a grandes diferencias en la n_i (e.g. n_i Blanca2 = 19, n_i Violín 1 = 5).

Meta análisis

El 58% de las especies de los estratos más someros se encuentran en los estratos más profundos. De acuerdo a la literatura, los ecosistemas someros y mesofóticos comparten más del 40% de las especies bénticas, sin embargo, estos estudios no se han realizado en el Pacífico mexicano (Kahng et al., 2014; Loya et al., 2016; Semmler et al., 2017) y han agrupado algas u otros taxones que no son objeto del estudio. Los resultados podrían ser más precisos, porque se redujo el efecto de diferencias entre taxones al estudiar únicamente macroinvertebrados bénticos.

La sobreposición de comunidades varía entre transectos, probablemente por diferencias en características ambientales de cada localidad, así como las diferencias en especies observadas. La mayor superposición de comunidades estuvo en el transecto 1 de Cacaluta, transecto 1 de Violín y en el transecto 3 de Violín (100%). La menor superposición de comunidades estuvo en el transecto 1 de Maguey (16.7%). En el transecto 1 de Gigante, no hubo superposición de especies entre estratos. Hay diversos factores que pudieron influir en estos resultados, pero hay dos que deben considerarse.

Rangos cortos de profundidad, como el estrato más profundo de Maguey y Gigante, implican menor área, lo que reduce la probabilidad de albergar especies más someras. El estrato más profundo en Maguey fue de 445 m², es decir, poco menos de la mitad del estrato más somero (924 m²). El estrato más profundo en Gigante fue de 577 m², es decir, casi una cuarta parte del estrato más somero (2180 m²). También fueron los transectos más someros, con profundidades máximas de 11 y 20 m, respectivamente. Para el resto de las localidades, hay otro aspecto a considerar. En los sitios con alta diversidad y riqueza de especies (S/100m²), como es el caso de la Blanca, puede haber mayor especialización. Esto lleva a menor sobreposición de especies en comparación con localidades menos diversas, como Cacaluta y Violín.

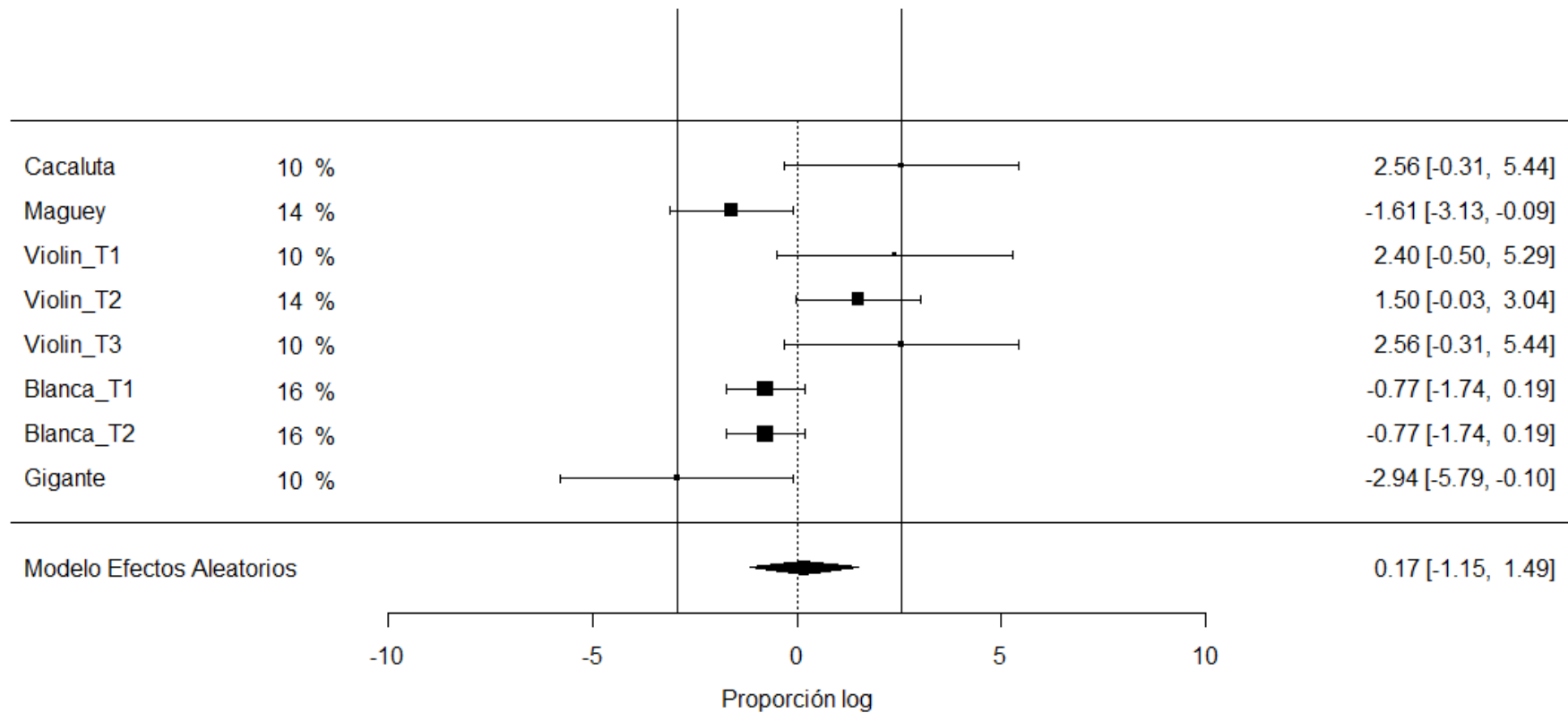


Figura 44. Diagrama de árbol. El tamaño del efecto de la profundidad con proporciones logarítmicas de las especies del estrato más somero presentes en el estrato más profundo, de los ocho transectos. Cada transecto está indicado con el nombre de la localidad y su número (T#). El porcentaje y el tamaño del cuadrado corresponden al tamaño del efecto, y están ponderados con el número de especies observadas en cada transecto (n_i). Las líneas horizontales se extienden del límite inferior al límite superior al 95% de confianza para la estimación de cada transecto. La línea punteada que pasa por el cero indica el tamaño del efecto de los transectos con 50% de sobreposición de comunidades. Las líneas continuas verticales señalan el tamaño del efecto del estudio mayor con 0% de sobreposición de especies (efecto negativo), y el de los dos estudios mayores con 100% de sobreposición de especies (efecto positivo). Los datos desplazados hacia la izquierda reflejan un efecto negativo de la profundidad, y tienden al 0% de especies compartidas. Los datos desplazados hacia la derecha reflejan un efecto positivo de la profundidad, y tienden al 100% de especies compartidas. La gráfica está en escala logarítmica, por lo que, si se convierte a proporciones, será asimétrica.

La sobreposición de especies puede estudiarse por phyla. El phylum con mayor porcentaje de especies compartidas fue Chordata con 0.72 (± 0.32), probablemente porque las ascidias son euribiontes capaces de sobrevivir desde el intermareal hasta el fondo marino, mientras haya sustrato duro para poder adherirse (Palanisamy et al., 2018). De hecho, dos de las especies de ascidias son exóticas (*Ascidia* sp. y *Styela canopus*; Tovar-Hernández, 2012), pero han logrado prosperar en el Pacífico mexicano (Moreno-Dávila, 2010, 2013).

Los phyla que siguen son Cnidaria y Echinodermata, ambos con 0.60 (± 0.44). Sorprendentemente, se encontraron cnidarios autótrofos en regímenes de luz menores al 10% (*P. damicornis* y *P. verrucosa*), aunque con menor frecuencia y en disposición semi-aplanada. La mayor aportación para Cnidaria fue la gorgonia *Leptogorgia alba*, cuyo rango de distribución está entre 2 y 2000 m de profundidad (OBIS, 2021), dada su independencia de la luz. En el caso de los equinodermos, su amplia presencia se puede atribuir a la flexibilidad en hábitos tróficos, ya que una misma especie puede ser herbívora, carnívora o carroñera (Wangensteen et al., 2011) dependiendo de las condiciones (e.g. fragmentación del sitio, disponibilidad de alimento; Cabanillas-Terán et al., 2016).

Porifera tuvo 0.46 (± 0.51), mientras que Mollusca, Arthropoda y Annelida no tuvieron ninguna especie más somera compartida con el estrato más profundo. Esto no significa que no estén presentes en alguno de los estratos, sino que hay una transición de especies en la comunidad. Con la profundidad, disminuyen las especies de aguas someras de estos phyla, y aumentan aquellas especialistas de profundidad. Este es un patrón conocido (Bongaerts et al., 2015). Las esponjas *Callyspongia californica*, *Haliclona caerulea*, *Mycale cecilia* y *Amphimedon texotli* están limitadas a sitios someros ya que frecuentemente están sobre otros organismos someros (e.g. corales del género *Pocillopora*; Cruz-Barraza y Carballo, 2008).

Lo mismo ocurre con los moluscos *Leucozonia cerata* y *Conus purpurascens*. Las esponjas como *Ciocalypta* no dependen de otros invertebrados, así como el bivalvo *Pinctada mazatlanica*. No se registró la presencia de artrópodos someros, pero la existencia del género *Trapezia*, un cangrejo que se alimenta de moco coralino, está muy bien documentada en Bahías de Huatulco (Maté et al., 2017). Estas especies pueden estar desplazadas por el cangrejo que se observó en profundidades mesofóticas, (*Mithraculus denticulatus*), el cual está asociado a escombro (Maté et al., 2017). Gracias a estos datos, pudimos construir una zonación del Pacífico mexicano (ver Figuras 45-46).

La heterogeneidad de 79.12% puede ser considerada sustancialmente inexplicada, pero estas referencias son con experimentos controlados. En ecología, los niveles de entropía suelen ser altos, y, por ende, también la heterogeneidad. Las diferencias entre localidades son por condiciones ambientales de las mismas, pero esto no es un problema porque las profundidades mesofóticas se definieron con base en mediciones ópticas. Para este estudio no se contemplaron las abundancias ni la biomasa, ya que se había determinado previamente que no había diferencia entre estratos.

Las aproximaciones de presencia/ausencia no contemplan la importancia de la biomasa en 100m², sin embargo, se puede inferir que, si la biomasa en 100m² es alta, aumenta la probabilidad de funcionar como refugio. Si es baja, puede proteger la diversidad genética y garantizar la existencia de la especie en las profundidades, aunque sea menos probable que pocos individuos provean reclutas a sitios más someros.

En general, la evidencia del meta análisis sugiere que los ecosistemas mesofóticos deberían ser considerados objeto de estudio y conservación para proteger ecosistemas marinos, debido a que sí podrían funcionar como refugio para especies de aguas someras (pero ver Anexo C, Figuras 52-53). Asimismo, podrían ser dignos de protección por sí solos, ya que albergan especies exclusivas de ambientes mesofóticos. Los estudios futuros deberían contemplar conectividad genética para dar mayor sustento a la hipótesis.

4.3 Análisis puntos de quiebre

Este análisis permitió determinar los cambios en la proporción de especies de aguas someras compartidas (xi), de todo el sitio de estudio, a través de un gradiente de profundidad. La regresión de todos los datos sugiere que no hay relación lineal significativa ($p = 0.8974$, $gl = 39$, $R^2 = 0.0004$), por lo que es probable que haya segmentos y es conveniente proceder con un análisis de regresión segmentada. La regresión segmentada provee una representación precisa del modelo ($R^2 = 0.8914$) con cuatro puntos de quiebre (12.9 m, 14.7 m, 24.6 m y 35 m).

Aunque sí hay especies de aguas someras compartidas hasta los 35 m, hay un declive significativo a partir de los 24.6 m. Desde la superficie hasta los 12.9 m se puede encontrar un 9.6% ($\pm 5.6\%$) de las especies de aguas someras compartidas, aunque hay puntos que llegan a 14.6%. Estas bajas proporciones sugieren que, en esta zona, hay más especies exclusivas de ecosistemas someros. La pendiente en este rango de profundidad no es significativa ($p = 0.5068$, $gl = 12$, $R^2 = 0.0375$), lo que indica que la proporción es estable.

De los 12.9 m hasta los 14.7 m se encontró un 26.8% de especies compartidas ($\pm 14.4\%$). Hubo una pendiente significativa ($p = 0.0204$, $gl = 1$, $R^2 = 0.9990$), lo que indica que las especies compartidas aumentan de manera abrupta en este rango de profundidad. Desde los 14.7 hasta los 24.6 m está un 41.7% de especies compartidas ($\pm 4.2\%$), aunque a 19 m hubo una proporción de 49.7%. No hay una pendiente significativa para este rango ($p = 0.1137$, $gl = 9$, $R^2 = 0.2543$), lo que sugiere que la alta proporción es estable en esta zona de profundidad. Dado que aquí se encontró la mayor proporción de todo el gradiente de profundidad, sin cambios abruptos en la comunidad, se puede considerar una zona potencial de refugio.

A partir de los 24.6 m hay un declive significativo en especies compartidas ($p = 0.0007$, $gl = 9$, $R^2 = 0.7377$). De 24.6 a 35 m se encontró 23.9% ($\pm 15.5\%$) de especies compartidas, pero a 35 m fue tan bajo como 0%. Esta evidencia indica que, a 24.6 m hay un cambio importante en la composición de la comunidad, en donde aumentan las especies exclusivas de ecosistemas mesofóticos.

De acuerdo a la definición por variables abióticas (intensidad lumínica), la profundidad mesofótica en el sitio de estudio está entre 16.2 y 26.2 m. Aunque no es exactamente el mismo rango, hay una coincidencia entre la zona mesofótica y la zona potencial de refugio, lo que sugiere que los ecosistemas mesofóticos en Bahías de Huatulco sí pueden servir como refugios para algunas especies de aguas someras.

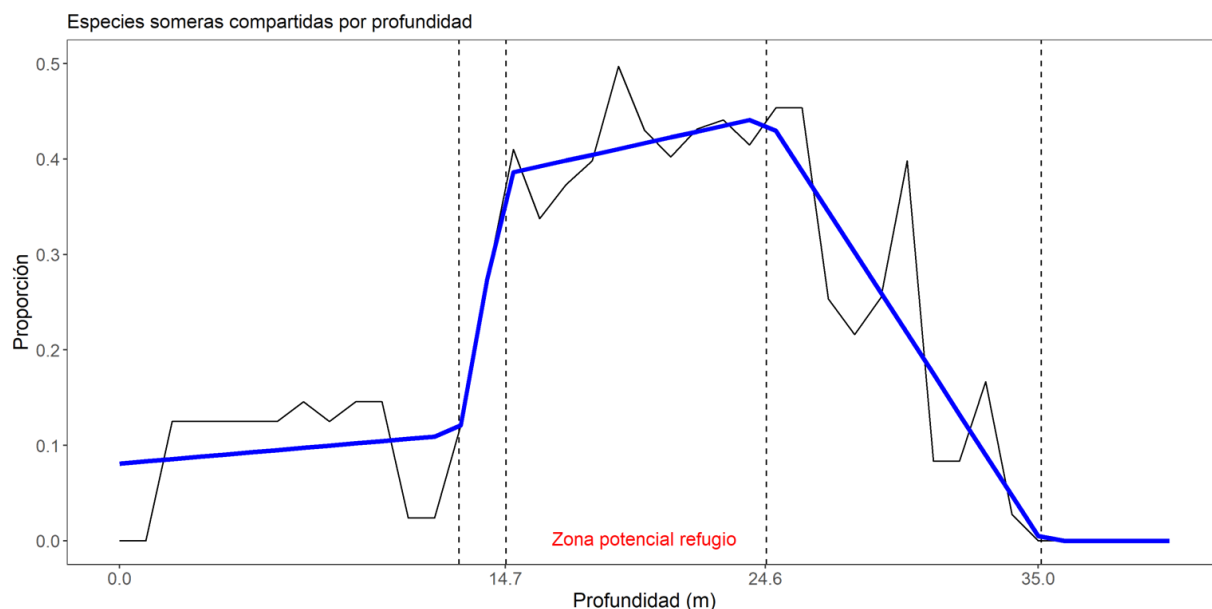


Figura 45. Análisis de regresión segmentada (puntos de quiebre).

La definición actual de la profundidad mesofótica a 30 m, con base en limitaciones de buceo, reduce la precisión de los estudios sobre patrones ecológicos en esta zona. Algunas localidades más someras de Bahías de Huatulco no se estudiaron dado que no eran parte de la pregunta, pero el muestreo continuo en estos sitios es necesario para permitir comparaciones entre localidades y profundidades. Para fines del estudio, se analizaron algunas comunidades exclusivamente mesofóticas, esto es importante para conocer su importancia ecológica específica. Las comparaciones entre localidades sirvieron, indirectamente, para determinar diferencias en profundidad en el sitio de estudio, ya que hubo grandes diferencias entre las localidades más someras y las localidades más profundas.

La ventaja de haber definido los estratos con base en intensidad lumínica es que hay mayor precisión al reportar patrones ecológicos, ya que es más probable que los hallazgos se deban a la interacción entre este factor abiótico y la biología de las especies. Es importante mencionar que los límites de los ecosistemas mesofóticos son variables, por ello es esencial medir la intensidad de la luz de alguna forma.

La variabilidad entre localidades depende, naturalmente, de la batimetría. Maguey y Gigante fueron las localidades más someras, con 11 y 20 m de profundidad máxima, respectivamente. Sin embargo, no es lo único que explica sus profundidades ópticas. El tamaño de la bahía, la productividad y la sedimentación también juegan un rol importante. Los transectos en Maguey, Violín y Gigante, por ejemplo, están cerca de la tierra, por lo que probablemente reciben mayor aporte terrestre que Cacaluta y la Blanca (ver Figura 1). Esto explicaría por qué Cacaluta y la Blanca tienen los rangos más profundos para la zona mesofótica (21 - 40 m y 20 - 30 m, respectivamente). Los transectos de Maguey y Violín se hicieron dentro de la Bahía del Órgano, donde se puede acumular mayor materia. Esto podría explicar por qué tienen rangos más someros para la zona mesofótica que Gigante. La dinámica del agua dentro de las bahías y la dinámica de sedimentos deben medirse para estudios futuros.

El análisis provee evidencia de un punto de quiebre importante a 24.6 m, en donde hay una gran pérdida de especies de aguas someras compartidas. Esto es inconsistente con la literatura, que predice esta pérdida a 60 m, pero esto es porque 1) la profundidad máxima en el sitio de estudio es de 40 m, y 2) los estudios publicados incluyen grupos taxonómicos distintos a los macroinvertebrados. Además, se sabe que 60 m es un límite global en donde probablemente funcionan variables ambientales a mayor escala. Los puntos de quiebre en una comunidad particular dependen de las condiciones de cada sitio de estudio (Lesser y Slattery, 2011; Lesser et al., 2019) y pueden variar entre regiones y grupos taxonómicos.

Hay muchos factores que pueden forjar a las comunidades mesofóticas (e.g. ondas internas, geomorfología). Sin embargo, la luz es un factor crucial, ya que se encontraron cambios ecológicos claros relacionados con la transición de autotrofia a heterotrofia. En la primera zona de transición, por ejemplo, se pierden los organismos autótrofos (corales del género *Pocillopora*) y las especies asociadas a ellos (esponjas y moluscos). Las especies que aumentan con profundidad son aquellas independientes de los corales escleractinios (ascidias, equinodermos y gorgonias), y con hábitos tróficos filtradores, suspensívoros o carroñeros. Este patrón es consistente con la mayoría de los estudios (Aponte y Ballantine, 2001; Bridge et al, 2011), por lo que es probable que los puntos de quiebre sean producidos por cambios de la intensidad lumínica con profundidad.

Es verdad que la temperatura influye en la composición de las comunidades de macroinvertebrados bénticos. Sin embargo, la evidencia sugiere que la temperatura influye 1) en la salud de los macroinvertebrados (e.g. estrés térmico en corales), 2) cambios en abundancia y rangos geográficos, más que influir en los rangos de profundidad. En este estudio no se pudo probar cuantitativamente esta hipótesis, debido a la reducida resolución espaciotemporal. Por ello, es conveniente realizar modelos que consideren la relación entre la composición de especies a lo largo de gradientes de profundidad, y la variación estacional e interanual de temperatura superficial y la disponibilidad de luz.

La luz en los centros de surgencia, es muy variable (Lesser et al., 2009, 2018, 2019). Se encontraron dos especies de *Pocillopora* en regímenes de luz menores al 10% (*P. damicornis* y *P. verrucosa*), lo que indica que los corales escleractinios tienen la habilidad de aclimatarse a baja intensidad lumínica (Baker et al., 2016). Aunque la talla de las colonias disminuye, una ventaja de estos corales es su alto éxito reproductivo por fragmentación (Lizcano-Sandoval., 2018).

Las transiciones en la composición de la comunidad de macroinvertebrados bénticos coinciden con cambios ecológicos. Muchos equinodermos pueden pasar de ser principalmente herbívoros a ser principalmente carnívoros con la atenuación de la luz, con el aumento de la profundidad (Lesser et al., 2010; Cabanillas-Terán et al., 2016). Los recursos para apoyar la herbivoría son principalmente macroalgas o microalgas, las cuales son más abundantes en la zona eufótica.

No se consideraron a las especies de aguas someras totales (ni), ya que su pérdida con profundidad es inherente. Tampoco se consideraron a las especies exclusivas de ecosistemas mesofóticos ya que no son parte de la prueba de hipótesis científica. Aunque sólo se consideraron datos de presencia/ausencia, los resultados sí son indicativos de cambios en la composición de la comunidad ya que previamente se habían

analizado cambios en abundancia con la profundidad (ver Resultados: diversidad alfa). Esto debe hacerse para que los resultados tengan mayor confiabilidad (Lesser et al., 2018; Lesser et al., 2019).

De todos los taxones, los grupos dominantes en la zona mesofótica son esponjas independientes de corales del género *Pocillopora*, ascidias y equinodermos. Los resultados no apoyan la “hipótesis del incremento de esponjas”, la cual predice un aumento de esponjas con la profundidad (Kahng et al., 2010; Lesser y Slattery, 2013; Morrow et al., 2016). Aunque sí hubo cambios en la composición de especies de esponjas, no hubo evidencia de aumento de biomasa o diversidad de esponjas con profundidad. Para futuros estudios, sería conveniente analizar otros sitios del Pacífico mexicano para detectar patrones a mayor escala geográfica. Así, es más fácil entender la dinámica de comunidades y los procesos ecológicos que las regulan (Scott y Pawlik, 2019).

La profundidad *per se* no moldea a los ecosistemas mesofóticos, por lo que es importante considerar otras variables como temperatura, la dinámica del océano, turbidez y el ensamblaje de especies. Dado que la geomorfología, el sustrato y la estacionalidad son muy variables entre sitios, las perturbaciones a profundidad difieren en tipo, magnitud y frecuencia. Estudiar estas diferencias permite entender mejor el funcionamiento de los ecosistemas mesofóticos, su vulnerabilidad y su potencial como refugio.

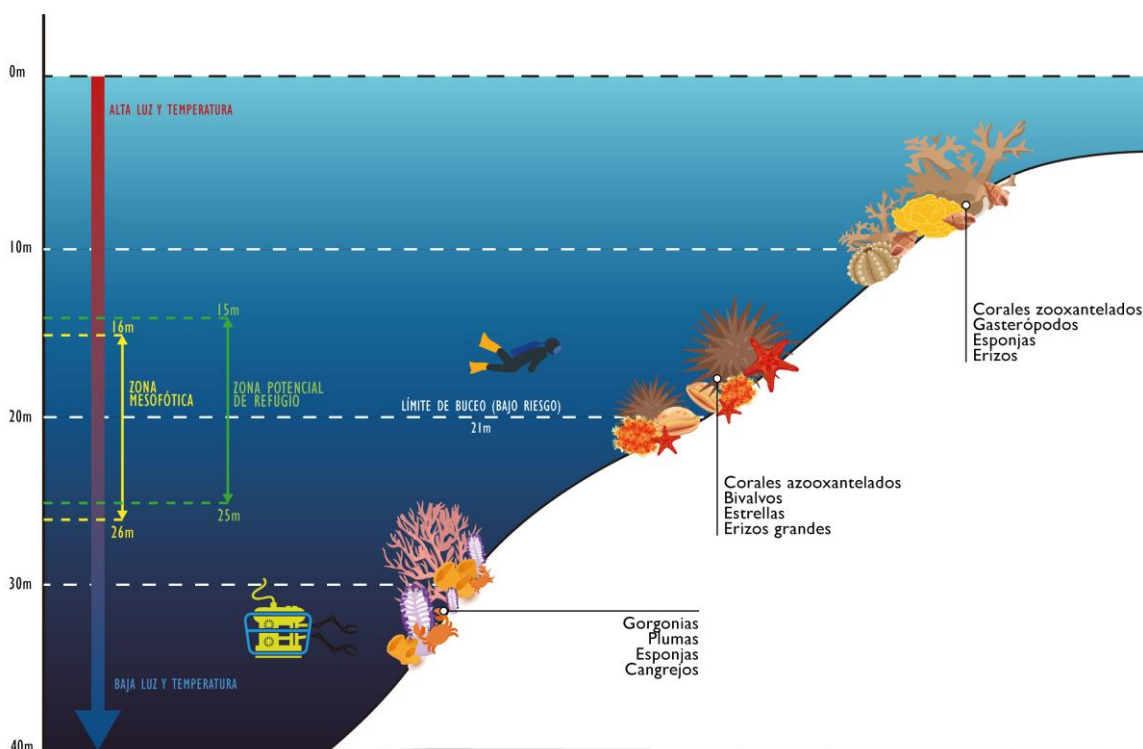


Figura 46. Zonación de ecosistemas mesofóticos en el Pacífico mexicano (ilustración propia).

Capítulo 5. Conclusiones

1. La zona mesofótica en el sitio de estudio está, en promedio, entre 16.2 y 26.2 m de profundidad. Esto apoya favorablemente a una de las hipótesis, en donde se había predicho que la zona mesofótica en Bahías de Huatulco está a menos de 30 m.
2. Seis vistas por video transecto son suficientes para detectar el 98% de las especies en ecosistemas con baja riqueza de especies por área.
3. Se registraron 40 especies de macroinvertebrados béticos distribuidas en 7 phyla, 12 clases, 25 órdenes y 34 familias. A pesar de ser pocas especies, hay alta distinción taxonómica, ya que la proporción especie:familia es 1:0.85.
4. Aún con un esfuerzo alto de muestreo, la riqueza de especies fue baja para los ecosistemas mesofóticos de estudio Bahías de Huatulco, al menos en la temporada de noviembre 2020.
5. Hubo 15 especies dominantes, las cuales representan el 92.6% de la biomasa y el 78.5% de la abundancia total del sitio.
6. Cnidaria fue el phylum que aportó más biomasa y abundancia a los ecosistemas mesofóticos de Bahías de Huatulco. Sus ocho especies dominantes solas aportaron 48.3% de la abundancia y el 41.7% de la biomasa total.
7. El análisis de Olmstead-Tukey reveló una dominancia y rareza equitativa (15 especies en cada categoría).
8. Hay especies que seguramente estaban ahí, pero no fueron documentadas debido a que no se pueden ver a simple vista (e.g. esponjas erosionadoras como *Cliona vermifera*), o muy probablemente se ocultaron cuando el ROV se aproximaba a ellos como cangrejos del género *Trapezia*; pulpos verdes (*Octopus hubbsorum*); y camarones arlequín (*Hymenocera picta*).
9. La localidad con mayor diversidad estructural fue la Blanca, con valores altos de índice de Shannon y riqueza de especies (S/100m²).
10. Aunque hubo diferencias en diversidad estructural entre localidades, hay gran redundancia funcional a lo largo de todo el sitio de estudio.
11. Los índices de diversidad estructural no están correlacionados con la profundidad, y no son significativamente distintos entre estratos de profundidad.

12. La diversidad beta fue mayor entre somero y mesofótico superior (S-MS), y fue menor entre somero y mesofótico inferior (S-MI). Sin embargo, los resultados sugieren que no hay una separación clara de los datos por estrato.
13. A pesar de las diferencias en el esfuerzo de muestreo entre localidades, la riqueza de especies es bastante representativa.
14. El estrato que albergó mayor biomasa fue el mesofótico superior (MS) con el 41% de la biomasa total del sitio de estudio, seguido del estrato somero (S) con 32% y el mesofótico inferior (MI) con el 27%.
15. Los índices de distinción taxonómica sí tienen una correlación con profundidad, pero la representatividad es baja ($R^2 < 0.5$) y no hay diferencias significativas entre estratos.
16. La diversidad funcional beta y el recambio funcional entre somero y mesofótico fue bajo, a excepción del transecto 2 de Blanca (diversidad funcional beta= 0.697, recambio funcional = 0.681).
17. Los resultados del contraste entre estratos sugieren que no hay diferencias estructurales ni funcionales entre estratos, contrario a lo que se pensaba inicialmente.
18. Más de la mitad de las especies y entidades funcionales someras están en los ecosistemas mesofóticos (58% y 55%, respectivamente), por lo que los ecosistemas mesofóticos sí podrían funcionar como refugio para los macroinvertebrados benthicos.
19. Aunque muchas especies desaparecen o disminuyen su abundancia con la profundidad, algunas se mantienen, y otras especies funcionalmente equivalentes aparecen. Las esponjas, moluscos, artrópodos y anélidos asociados a corales zooxantelados desaparecen, pero aparecen esponjas, moluscos, artrópodos y anélidos asociados a escombros.
20. Dada la naturaleza de los análisis empleados, no se logró probar qué factores ambientales forjan la composición de especies. Para análisis futuros sería conveniente ampliar la escala espacio-temporal del estudio y estudiar las diferencias entre la influencia de luz y la de la temperatura en las comunidades de macroinvertebrados benthicos.
21. Tampoco fue posible probar la influencia de los factores geomorfológicos. Sin embargo, la Blanca y Violín tuvieron valores altos de diversidad, y ambos corresponden a arrecifes rocosos con alta rugosidad y complejidad de sustrato.

22. El phylum con mayor porcentaje de especies compartidas fue Chordata con 72%, seguido de Cnidaria y Echinodermata, ambos con 60%. Mollusca, Arthropoda y Annelida no tuvieron ninguna especie más somera compartida con el estrato más profundo.
23. La zona de refugio en el sitio de estudio está entre 14.7 y 24.6 m de profundidad, porque es donde hay más especies de aguas someras compartidas con la zona mesofótica. Esto apoya favorablemente a una de las hipótesis, en donde estaba predicho que los puntos de quiebre en las comunidades de Bahías de Huatulco están a menos de 60 m.

Literatura citada

- Abeytia, R., Guzmán, H.M., Breedy, O. 2013. Species composition and bathymetric distribution of gorgonians (Anthozoa: Octocorallia) on the Southern Mexican Pacific coast. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1157-1166.
- Alexandridis, N., Bacher, C., Desroy, N., Jean, F. 2017. Building functional groups of marine benthic macroinvertebrates on the basis of general community assembly mechanisms. *Journal of Sea Research*, 121, 59-70.
- Álvarez Borrego, J., Chávez Sánchez, M. C. 2001. Detection of IHHN virus in shrimp tissue by digital color correlation. *Aquaculture*, 194(2), 1-9.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46.
- Anderson, M.J. 2014. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). Wiley statsref: statistics reference online, 1-15.
- Aponte, N.E., Ballantine, D.L. 2001. Depth distribution of algal species on the deep insular fore reef at Lee Stocking Island, Bahamas. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48(10), 2185-2194.
- Arroyo, Y., Hajdu, E., Willenz, P., Condor Lujan, B. 2020. First record of *Ciocalypta* Bowerbank, 1862 (Demospongiae, Suberitida, Halichondriidae) in the Eastern Pacific, with description of a new species from Peru. *Zootaxa*, 4853(3), 429-441.
- Baker, E.K., Puglise, K.A., Colin, P.L., Harris, P.T., Kahng, S.E., Rooney, J.J., Sherman, C., Slattery, M., Spalding, H. 2016. What are mesophotic coral ecosystems? En: Baker, E.K., Puglise, K.A., Harris, P.T. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems — A lifeboat for coral reefs?* The United Nations Environment Programme and GRID-Arendal, Nairobi and Arendal, pp. 11-19.
- Baselga, A., Orme, D., Villéger, S., de Bortoli, J., Leprieur, F., Logez, M., Henriques Silva, R. 2021. Betapart package for R.
- Bastida Zavala, J.R., de León González, J.A., Cenizo, J.L.C., Moreno Dávila, B. 2014. Invertebrados béticos exóticos: esponjas, poliquetos y ascidias. *Especies acuáticas invasoras en México*. CONABIO, México, 317-326.
- Bastida Zavala, J.R., del Socorro García Madrigal, M., Rosas Alquicira, F., López Pérez, A., Benítez Villalobos, F., Meraz Hernando, J.F., ..., Barrientos Luján, N.A. 2013. Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico [with erratum]. *Check List*, 9(2), 329-390.
- 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.
- Belanger, C.L., Jablonski, D., Roy, K., Berke, S.K., Krug, A. Z., Valentine, J.W. 2012. Global environmental predictors of benthic marine biogeographic structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 109, 14046-14051.
- Bloomberg, J., Holstein, D.M. 2021. Mesophotic coral refuges following multiple disturbances. *Coral Reefs*, 40(3), 821-834.
- Bongaerts, P., Frade, P.R., Hay, K.B., Englebert, N., Latijnhouwers, K.R., Bak, R.P., ..., Hoegh Guldberg, O. 2015. Deep down on a Caribbean reef: lower mesophotic depths harbor a specialized coral-endosymbiont community. *Scientific reports*, 5(1), 1-9.

- Bongaerts, P., Muir, P., Englebert, N., Bridge, T.C.L., Hoegh Guldberg, O. 2013. Cyclone damage at mesophotic depths on Myrmidon Reef (GBR). *Coral Reefs*, 32, 935-935.
- Bongaerts, P., Ridgway, T., Sampayo, E., Hoegh Guldberg, O. 2010. Assessing the 'Deep Reef Refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 29, 309-327.
- Bongaerts, P., Riginos, C., Brunner, R., Englebert, N., Smith, S.R., Hoegh Guldberg, O. 2017. Deep reefs are not universal refuges: reseeding potential varies among coral species. *Science Advances*, 3(2), e1602373.
- Bongaerts, P., Smith, T.B. 2019. Beyond the "Deep Reef Refuge" hypothesis: a conceptual framework to characterize persistence at depth. En: Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, New York, pp. 881-895.
- Bongers, F., Poorter, L., Hawthorne, W. D., Sheil, D. 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology letters*, 12(8), 798-805.
- 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.
- Boulay, J.N., Hellberg, M.E., Cortés, J., Baums, I.B. 2014. Unrecognized coral species diversity masks differences in functional ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20131580.
- Bremner, J., Rogers, S.I., Frid, C.L.J. 2006. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators*, 6(3), 609-622.
- Bridge, T.C., Done, T.J., Friedman, A., Beaman, R.J., Williams, S.B., Pizarro, O., Webster, J.M. 2011. Variability in mesophotic coral reef communities along the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 428, 63-75.
- Bridge, T.C., 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, 20152332.
- Bridge, T.C.L., Fabricius, K.E., Bongaerts, P., Wallace, C.C., Muir, P.R., Done, T.J., Webster, J.M. 2012. Diversity of Scleractinia and Octocorallia in the mesophotic zone of the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, 31(1), 179-189.
- Brock, V.E., Chamberlain, T.C. 1968. A geological and ecological reconnaissance off western Oahu, Hawaii, principally by means of the research submersible "Asherah." *Pacific Science*, 22(3), 373-394.
- Burnham, K., Anderson, D. 1984. The Need for Distance Data in Transect Counts. *The Journal of Wildlife Management*, 48(4), 1248-1254.
- Burnham, K., Anderson, D., Laake, J. 1980. Estimation of Density from Line Transect Sampling of Biological Populations. *Wildlife Monographs*, 72, 3-202.
- Burnham, K.P., Overton, W.S. 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, 65(3), 625-633.
- Burnham, K.P., Overton, W.S. 1979. Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology*, 60(5), 927-936.
- Cabanillas Terán, N., Llor Andrade, P., Rodríguez Barreras, R., Cortés, J. 2016. Trophic ecology of sea urchins in coral-rocky reef systems, Ecuador. *PeerJ*, 4, e1578.

- Cabral Tena, R.A., López Pérez, A., Alvarez Filip, L., González Barrios, F.J., Calderón Aguilera, L.E., Aparicio Cid, C. 2020. Functional potential of coral assemblages along a typical Eastern Tropical Pacific reef tract. *Ecological Indicators*, 119, 106795.
- Cabral Tena, R.A., López Pérez, A., Reyes Bonilla, H., Calderón Aguilera, L.E., Norzagaray López, C.O., Rodríguez Zaragoza, F.A., ..., Ayala Bocos, A. 2018. Calcification of coral assemblages in the eastern Pacific: Reshuffling calcification scenarios under climate change. *Ecological Indicators*, 95, 726-734.
- Calderón Aguilera, L.E., Reyes Bonilla, H., Olán González, M., Castañeda Rivero, F.R., Perusquía Ardón, J.C. 2021. Estimated flows and biomass in a no-take coral reef from the eastern tropical Pacific through network analysis. *Ecological Indicators*, 123, 107359.
- Carballo, J.L., Cruz Barraza, J.A., Vega, C., Nava, H., del Carmen Chávez Fuentes, M. 2019. Sponge diversity in Eastern Tropical Pacific coral reefs: an interoceanic comparison. *Scientific reports*, 9(1), 1-15.
- Carballo, J.L., Gómez, P., Cruz Barraza, J.A. 2014. Biodiversidad de Porifera en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 143-153.
- Carballo, J.L., Gómez, P., Cruz Barraza, J.A., Flores Sánchez, D.M. 2003. Sponges of the family Chondrillidae (Porifera: Demospongiae) from the Pacific coast of Mexico, with the description of three new species. *Proceedings of the biological Society of Washington*, 116(2), 515-527.
- Carballo, J.L., Hepburn, L., Nava, H.H., Cruz Barraza, J.A., Bautista Guerrero, E. 2007. Coral boring Aka species (Porifera: Phloeodictyidae) from Mexico with description of *Aka cryptica* sp. nov. *JMBA- Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87(6), 1477-1484.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., ..., Naeem, S. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401), 59-67.
- Carpenter, K.E., Abrar, M., Aeby, G., Aronson, R.B., Banks, S., Bruckner, A., ..., Wood, E. 2008. One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science*, 321, 560-563.
- Carriquiry, J.D., Reyes Bonilla, H. 1997. Estructura de la comunidad y distribución geográfica de los arrecifes coralinos de Nayarit. *Ciencias Marinas*, 23, 227-248.
- Castañeda Rivero, F.R. 2017. Ecología funcional de los ensambles de macroinvertebrados epibentónicos en el norte del Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. 206 pp.
- Castro Longoria, E., Álvarez Borrego, J., Pech-Pacheco, J. L. 2001. Identification of species of calanoid copepods using a new invariant correlation algorithm. *Crustaceana*, 1029-1039.
- Castro Valdez, A., Álvarez Borrego, J. 2018. Identification of phytoplankton species using Hermite transform. *Ukrainian journal of physical optics*, 19(2), 106-120.
- Caughley, G. 1974. Bias in aerial survey. *The Journal of Wildlife Management*, 38, 921-933.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of statistics*, 265-270.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 783-791.
- Clarke, K.R., Warwick, R. M. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of applied ecology*, 35(4), 523-531.

- Clarke, P.J., Kerrigan, R.A., Westphal, C.J. 2001. Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: Do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? *Journal of Ecology*, 89, 648-659.
- Cochran, W.G. 1963. *Sampling techniques*. (2nd ed). John Wiley, Sons, New York, N.Y. 413 pp.
- Colwell, R.K., Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 345(1311), 101-118.
- CONANP. 2002. Consultado el 13 de abril de 2021, de https://simec.conanp.gob.mx/pdf_pcym/134_DOF.pdf
- Costa, B., Kendall, M.S., Parrish, F.A., Rooney, J., Boland, R.C., Chow, M. 2015. Identifying suitable locations for mesophotic hard corals offshore of Maui, Hawaii. *PLoS ONE*, 10, 1-24.
- Costello, M.J., Claus, S., Dekeyser, S., Vandepitte, L., Tuama, E.O., Lear, D., Tyler Walters, H. 2015. Biological and ecological traits of marine species. *PeerJ*, 3, e1201.
- Costello, M.J., Tsai, P., Wong, P.S., Cheung, A.K.L., Basher, Z., Chaudhary, C. 2017. Marine biogeographic realms and species endemism. *Nature Communications*, 8, 1-10.
- Costello, M.J., Stocks, K., Zhang, Y., Grassle, J.F., Fautin, D.G. 2007. About the Ocean Biogeographic Information System. Consultado el 22 de mayo de 2021, de <http://hdl.handle.net/2292/236>.
- Cruz Barraza, J.A., Carballo, J.L. 2008. Taxonomy of sponges (Porifera) associated with corals from the Mexican Pacific Ocean. *Zoological Studies*, 47(6), 741-758.
- Domínguez Licona, J.M., Hernández Santiago, C., López Guevara, V.M. 2003. Caracterización física y biogeográfica de la Bahía, Isla y micro cuenca del Río Cacaluta, Santa María Huatulco, Oaxaca. Consultado el 25 de junio de 2021, de <http://observatoriogeograficoamericalatina.org.mx/egal9/Procesosambientales/Usoderecursos/05.pdf>.
- dos Santos, F.A.S., Johst, K., Grimm, V. 2011. Neutral communities may lead to decreasing diversity-disturbance relationships: insights from a generic simulation model. *Ecology letters*, 14(7), 653-660.
- Dustan, P., Lang, J.C. 2019. Disturbance in Mesophotic Coral Ecosystems. En: Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, New York, pp. 911-923.
- Edwards, K.F., Klausmeier, C.A., Litchman, E. 2011. Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton. *Ecology*, 92(11), 2085-2095.
- Eyal, G., Laverick, J.H., Bongaerts, P., Levy, O., Pandolfi, J.M. 2021. Mesophotic coral ecosystems of the Great Barrier Reef are understudied and underexplored. *Frontiers in Marine Science*, 8, 83.
- Eyal, G., Tamir, R., Kramer, N., Eyal Shaham, L., Loya, Y. 2019. The Red Sea: Israel. En: Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, New York, pp. 199-214.
- Fiedler, P.C., Lavín, M.F. 2017. Oceanographic Conditions of the Eastern Tropical Pacific. En: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific, Coral Reefs of the World 8*, Springer, Dordrecht, pp. 59-83.
- Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.F., ..., Turner, J.R.G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: A meta-analysis. *Journal of Biogeography*, 36, 132-147.

- Filonov, A., Tereshchenko, I., Ladah, L.B., Monzón, C., Montes Arrechiga, J., Velázquez Muñoz, F. 2021. Coastal response to the passage of tropical cyclone Juliette on the Central Pacific Coast of Mexico. *Geofísica Internacional*, 60(4), 357-366.
- Flynn, D.F., Gogol Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B.T., Lin, B.B., ..., DeClerck, F. 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1), 22-33.
- Frade, P.R., Bongaerts, P., Englebert, N., Rogers, A., González Rivero, M., Hoegh Guldberg, O. 2018. Deep reefs of the Great Barrier Reef offer limited thermal refuge during mass coral bleaching. *Nature Communications*, 9(1), 1-8.
- Giraldo Ospina, A., Kendrick, G.A., Hovey, R.K. 2020. Depth moderates loss of marine foundation species after an extreme marine heatwave: could deep temperate reefs act as a refuge? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287, 20200709.
- Glynn, P.W. 1996. Coral reef bleaching: facts, hypotheses and implications. *Global change biology*, 2(6), 495-509.
- Glynn, P.W. 2017. History of Eastern Tropical Pacific Coral Reef Research. En: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific, Coral Reefs of the World 8*, Springer, Dordrecht, pp. 1-32.
- Glynn, P.W., Alvarado, J.J., Banks, S., Cortés, J., Feingold, J.S., Jiménez, C., Maragos, J.E., Martínez, P., Maté, J.L., Moanga, D.A., Navarrete, S., Reyes Bonilla, H., Riegl, B., Rivera, F., Vargas Ángel, B., Wieters, E.A., Zapata, F.A. 2017. Eastern Pacific Coral Reef Provinces, Coral Community Structure and Composition: An Overview. En: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific, Coral Reefs of the World 8*, Springer, Dordrecht, pp. 107-176.
- Glynn, P.W., Mate, J.L., Baker, A.C., Calderon, M.O. 2001. Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation event. Spatial/temporal patterns and comparison with the 1982-1983 event. *Bulletin of Marine Science*, 69, 79-109.
- Glynn, P.W., Wellington, G.M., Riegl, B., Olson, D.B., Borneman, E., Wieters, E.A. 2007. Diversity and biogeography of the scleractinian coral fauna of Easter Island (Rapa Nui). *Pacific Science*, 61, 67-90.
- Gómez Rojo, V.R., Domínguez Licona, J.M., González Hernández, T.D. 2006. Análisis territorial de la microcuenca y bahía del río Cacaluta, Santa María Huatulco, Oaxaca. *Investigaciones geográficas*, (60), 22-45.
- González Barrios, F.J., Álvarez Filip, L. 2018. A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, 95, 877-886.
- González Pabón, M.A., Tortolero Langarica, J.A., Calderón Aguilera, L.E., Solana Arellano, E., Rodríguez Troncoso, A.P., Cupul Magaña, A.L., Cabral Tena, R.A. 2021. Low calcification rate, structural complexity, and calcium carbonate production of *Pocillopora* corals in a biosphere reserve of the central Mexican Pacific. *Marine Ecology*, e12678.
- Graham, N.A.J., Chabanet, P., Evans, R.D., Jennings, S., Letourneur, Y., MacNeil, M.A., ..., Wilson, S.K. 2011. Extinction vulnerability of coral reef fishes. *Ecology Letters*, 14, 341-348.
- Gress, E., Arroyo Gerez, M., Wright, G., Andradi Brown, D.A. 2016. Mesophotic coral ecosystems (MCEs) act as deep reef refuges for fish populations in Cozumel, Mexico. *Proceedings of the 69th Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 85-86.
- Grodsky, S.A., Carton, J.A., Bentamy, A. 2014. Salty anomalies forced by Tehuantepec and Papagayo gap winds: Aquarius observations. *Remote sensing letters*, 5(6), 568-574.

- Guo, Q., Kelt, D.A., Sun, Z., Liu, H., Hu, L., Ren, H., Wen, J. 2013. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, 3, 3007.
- Harte, J., Kinzig, A., Green, J. 1999. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science*, 284, 334-336.
- Harvey, B.P., Marshall, K.E., Harley, C.D., Russell, B. D. (2021). Predicting responses to marine heatwaves using functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*. doi.org/10.1016/j.tree.2021.09.003
- Hernández, L., Reyes Bonilla, H., Balart, E.F. 2010. Effect of coral bleaching induced by low temperature on reef-associated decapod crustaceans of the southwestern Gulf of California. *Revista mexicana de biodiversidad*, 81, 113-119.
- Hernández, S., Gallardo Escárte, C., Álvarez Borrego, J., González, M. T., Haye, P. A. 2010. A multidisciplinary approach to identify pelagic shark fins by molecular, morphometric and digital correlation data. *Hidrobiológica*, 20(1), 71-80.
- Herrero Pérezrul, M.D., Reyes Bonilla, H. 2008. Weight-Length relationship and relative condition of the holothurian *Isostichopus fuscus* at Espíritu Santo Island, Gulf of California, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 273-280.
- Hinderstein, L.M., Marr, J.C.A., Martínez, 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, 247-251.
- HMS Challenger Project. 2017. HMS Challenger. Natural History Museum, London. Consultado el 25 de junio de 2021, de <https://www.hmschallenger.net>.
- Holstein, D.M. 2013. Vertical connectivity in Mesophotic Coral Ecosystems. Dissertation for the degree of Doctor of Philosophy. University of Miami, Florida. 185 pp.
- Hosokawa, S., Momota, K., Chariton, A.A. 2021. The use of diversity indices for local assessment of marine sediment quality. *Scientific Reports*, 11, 14991.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., ..., Roughgarden, J. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301, 929-933.
- Hughes, T.P., Kerry, J.T., Álvarez Noriega, M., Álvarez Romero, J.G., Anderson, K.D., Baird, A.H., ..., Wilson, S.K. 2017. Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543, 373-377.
- Iglesias Prieto, R., Beltrán, V.H., LaJeunesse, T.C., Reyes Bonilla, H., Thomé, P.E. 2004. Different algal symbionts explain the vertical distribution of dominant reef corals in the eastern Pacific. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271, 1757-1763.
- Kahng, S.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: Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, New York, pp. 801-828.
- Kahng, S.E., Copus, J.M., Wagner, D. 2014. Recent advances in the ecology of mesophotic coral ecosystems (MCEs). *Current opinion in environmental sustainability*, 7, 72-81.
- Kahng, S.E., Copus, J.M., Wagner, D. 2017. Mesophotic coral reef ecosystems. En: S. Rossi, L. Bramanti, A. Gori, C. Orejas (Eds.), *Marine animal forests*. Springer, Cham, pp. 1-22.

- Kahng, S.E., Garcia Sais, J.R., Spalding, H.L., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., ..., Toonen, R.J. 2010. Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 29, 255-2.
- Keith, S.A., Baird, A.H., Hughes, T.P., Madin, J.S., Connolly, S.R. 2013. Faunal breaks and species composition of Indo-Pacific corals: The role of plate tectonics, environment and habitat distribution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20130818.
- Kirk, J.T. 1994. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge/New York.
- Kirk, J.T. 2011. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, New York.
- Knutson, T.R., Sirutis, J.J., Zhao, M., Tuleya, R.E., Bender, M., Vecchi, G.A., Villarini, G., Chavas, D. 2015. Global projections of intense tropical cyclone activity for the late twenty-first century from dynamical downscaling of CMIP5/RCP4.5 scenarios. *Journal of Climate*, 28, 7203-7224.
- Krebs, C.J. 1980. Estimation of Density from Line Transect Sampling of Biological Populations. *Wildlife Monographs*, (72), 3-202.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*, Harper, Row, New York, pp. 654.
- Ladah, L.B., Zertuche González, J.A. 2004. Giant kelp (*Macrocystis pyrifera*) survival in deep water (25-40 m) during El Niño of 1997-1998 in Baja California, Mexico. *Botanica Marina*, 47(5), 367-372.
- LaJeunesse, T.C., Smith, R., Walther, M., Pinzón, J., Pettay, D.T., McGinley, M., ..., Warner, M.E. 2010. Host-symbiont recombination versus natural selection in the response of coral-dinoflagellate symbioses to environmental disturbance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1696), 2925-2934.
- Laliberté, E., Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B. 2014. Package « FD » <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>
- Lang, J.C., Wicklund, R.I., Dill, R.F. 1988. Depth and habitat related bleaching of zooxanthellate reef organisms near Lee Stocking Island, Exuma Cays, Bahamas. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*, 3, 269-274.
- Laverick, J.H., Green, T.K., Burdett, H.L., Newton, J., Rogers, A.D. 2019. Depth alone is an inappropriate proxy for physiological change in the mesophotic coral *Agaricia lamarcki*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99(7), 1535-1546.
- Laverick, J.H., Piango, S., Andradi Brown, D.A., Exton, D.A., Bongaerts, P., Bridge, T.C., Lesser, M.P., Pyle, R.L., Slattery, M., Wagner, D., Rogers, A.D. 2018. To what extent do mesophotic coral ecosystems and shallow reefs share species of conservation interest? A systematic review. *Environmental Evidence*, 7, 1-13.
- Laverick, J.H., Tamir, R., Eyal, G., Loya, Y. 2020. A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 29(9), 1554-1564.
- Leprieur, F., Descombes, P., Gaboriau, T., Cowman, P. F., Parravicini, V., Kulbicki, M., ..., Pellissier, L. 2016. Plate tectonics drive tropical reef biodiversity dynamics. *Nature Communications*, 7, 11461.
- Lesser M.P., Slattery, M. 2013. Ecology of Caribbean sponges: are top-down or bottom-up processes more important? *PLoS One* 8:e79799.
- Lesser, M.P., Slattery, M., Laverick, J.H., Macartney, K.J., Bridge, T.C. 2019. Global community breaks at 60 m on mesophotic coral reefs. *Global Ecology and Biogeography*, 28(10), 1403-1416.

- Lesser, M.P., Slattery, M., Leichter, J.J. 2009. Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 375, 1-8.
- Lesser, M.P., Slattery, M., Mobley, C.D. 2018. Biodiversity and functional ecology of mesophotic coral reefs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49, 49-71.
- Li, J.Y.Q., Duce, S., Joyce, K.E., Xiang, W. 2021. SeeCucumbers: Using Deep Learning and Drone Imagery to Detect Sea Cucumbers on Coral Reef Flats. *Drones*, 5(2), 28.
- Lizcano Sandoval, L.D., Londoño Cruz, E., Zapata, F.A. 2018. Growth and survival of *Pocillopora damicornis* (Scleractinia: Pocilloporidae) coral fragments and their potential for coral reef restoration in the Tropical Eastern Pacific. *Marine Biology Research*, 1-11.
- López Pérez, A. 2017. Revisiting the Cenozoic History and the Origin of the Eastern Pacific Coral Fauna. En: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific, Coral Reefs of the World 8*, Springer, Dordrecht, pp. 39-57.
- López Pérez, A., Granja Fernández, R., Aparicio Cid, C., Zepeta Vilchis, R.C., Torres Huerta, A.M., Benítez Villalobos, F., ..., Valencia Méndez, O. 2014. Corales pétreos, equinodermos y peces asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco, Pacífico sur mexicano. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(4), 1145-1159.
- López Pérez, A., Guendulain García, S., Granja Fernández, R., Hernández Urraca, V., Galván Rowland, L., Zepeta Vilchis, R., López López, D. 2016. Reef community changes associated with the 2009-2010 El Niño in the Southern Mexican pacific. *Pacific Science*, 70(2), 175-190.
- López Pérez, A., Hernández Ballesteros, L.M. 2004. Coral community structure and dynamics in the Huatulco area, western Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 75, 453-472.
- López Pérez, A., Hernández Ballesteros, L.M., Herrera Escalante, T. 2002. Cambio en la dominancia de la comunidad arrecifal en Chachacual, Bahías de Huatulco, Oaxaca. *Ciencias Marinas*, 16, 33-38.
- Loya, Y., Eyal, G., Treibitz, T., Lesser, M.P., Appeldoorn, R. 2016. Theme section on mesophotic coral ecosystems: advances in knowledge and future perspectives. *Coral Reefs*, 35, 1-9.
- Magurran, A.E., Henderson, P.A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422(6933), 714-716.
- MarLIN, 2006. BIOTIC - Biological Traits Information Catalogue. Marine Life Information Network. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. Consultado el 18 de julio de 2021, de www.marlin.ac.uk/biotic.
- Mason, N.W., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.
- Maté, J.L., Brandt, M., Grassian, B., Chiriboga, A. 2017. Field Guide to Select Eastern Pacific Corals and Associated Coral Reef Biota. En: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific, Coral Reefs of the World 8*, Springer, Dordrecht, pp. 593-637.
- Maucieri, D., Starko, S., Baum, J.K. 2021. Impacts of local and global stressors on the structure and beta diversity of coral communities. 14th International Coral Reef Symposium; 19-23 de julio.
- Mayr, E. 1944. Wallace's Line in the light of recent zoogeographic studies. *The Quarterly Review of Biology*, 19, 1-14.
- McWilliam, M., Hoogenboom, M.O., Baird, A.H., Kuo, C.Y., Madin, J.S., Hughes, T.P. 2018. Biogeographical disparity in the functional diversity and redundancy of corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(12), 3084-3089.

- Medellín Maldonado, F., Cabral Tena, R.A., López Pérez, A., Calderón Aguilera, L.E., Norzagaray López, C.O., Chapa Balcorta, C., Zepeta Vilchis, R.C. 2016. Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. *Ciencias Marinas*, 42(3), 209-225.
- Meinertzhagen, I.A., Lemaire, P., Okamura, Y. 2004. The neurobiology of the ascidian tadpole larva: recent developments in an ancient chordate. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 453-485.
- Micheli, F., Halpern, B.S. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8(4), 391-400.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., ..., Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10, 315-331.
- Moreno Dávila, B.B. 2010. *Ascidias (Tunicata: Ascidiacea) de Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, México. 116 pp.
- Moreno Dávila, B.B. 2013. *Taxonomía y biogeografía de ascidias (Tunicata: Ascidiacea) asociadas a mantos de rodolitos y bosques de sargazo en el noroeste del Pacífico mexicano*. Tesis de Maestría en Ciencias Marinas con Orientación en Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Baja California Sur. 224 pp.
- Morrow, K.M., Fiore, C.L., Lesser, M.P. 2016. Environmental drivers of microbial community shifts in the giant barrel sponge, *Xestospongia muta*, over a shallow to mesophotic depth gradient. *Environmental Microbiology*, 18(6), 2025-2038.
- Mouchet, M.A., Villéger, S., Mason, N.W., Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867-876.
- Mouillot, D., Graham, N.A., Villéger, S., Mason, N.W., Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167-177.
- Muir, P.R., Wallace, C.C., Done, T., Aguirre, J.D. 2015. Limited scope for latitudinal extension of reef corals. *Science*, 348(6239), 1135-1138.
- Mulcrone, R.S. Asteroidea, Animal Diversity Web. Consultado el 18 de julio de 2021, de <https://animaldiversity.org>
- Naeem, S., Bunker, D.E. 2009. TraitNet: furthering biodiversity research through the curation, discovery, and sharing of species trait data. *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: An ecological and economic perspective*, 281-289.
- Naeem, S., Duffy, J.E., Zavaleta, E. 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science*, 336(6087), 1401-1406.
- NOAA (Administración Nacional Oceánica y Atmosférica). Consultado el 20 de marzo de 2021, de <https://oceanservice.noaa.gov/facts/pelagic.html>
- Norzagaray López, C.O., Hernández Ayón, J.M., Calderón Aguilera, L.E., Reyes Bonilla, H., Chapa Balcorta, C., Ayala Bocos, A. 2017. Aragonite saturation and pH variation in a fringing reef are strongly influenced by oceanic conditions. *Limnology and Oceanography*, 62, 2375-2388.
- OBIS (Sistema de Información Biogeográfica Oceánica). Consultado el 20 de marzo de 2021, de http://www.iobis.org/mapper/?taxon_id=698261.
- Oksanen, J. 2020. Vegan package for R.

- Pacheco Venegas, E.G., Israde Alcántara, I., Álvarez Borrego, J. 2020. Binary Masks of Concentric Rings as a Method to Approximate Identification of Diatoms Using Images. *IEEE Access*, 8, 141497-141510.
- PADI. 2021. Consultado el 25 de junio de 2021, de <https://www.padi.com/courses/open-water-diver>.
- Palanisamy, S.K., Thomas, O.P., P McCormack, G. 2018. Bio-invasive ascidians in Ireland: A threat for the shellfish industry but also a source of high added value products. *Bioengineered*, 9(1), 55-60.
- Pérez Castro, M.Á., Schubert, N., De Oca, G.A.M., Leyte Morales, G.E., Eyal, G., Hinojosa Arango, G. 2021. Mesophotic Coral Ecosystems in the eastern tropical pacific: The current state of knowledge and the spatial variability of their depth boundaries. *Science of The Total Environment*, 150576.
- Petchey, O.L., Gaston, K.J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9, 741-758.
- Pielou, E.C. 1975. *Ecological diversity*. John Wiley & Sons, New York, 165 p.
- Pimentel, C.R., Rocha, L.A., Shepherd, B., Phelps, T.A., Joyeux, J.C., Martins, A.S., Pinheiro, H.T. 2020. Mesophotic ecosystems at Fernando de Noronha Archipelago, Brazil (South-western Atlantic), reveal unique ichthyofauna and need for conservation. *Neotropical Ichthyology*, 18.
- Pyle, R.L., Boland, R., Bolick, H., Bowen, B.W., Bradley, C.J., Kane, C., ..., Spalding, H.L. 2016. A comprehensive investigation of mesophotic coral ecosystems in the Hawaiian Archipelago. *PeerJ*, 4, e2475.
- Pyle, R.L., Copus, J.M. 2019. Mesophotic Coral Ecosystems: Introduction and Overview. En: Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, New York, pp. 3-27.
- Ramírez Herrera, M.T., Corona, N., Cerny, J., Castillo Aja, R., Melgar, D., ..., Ruiz Fernández, A.C. 2020. Sand deposits reveal great earthquakes and tsunamis at Mexican Pacific Coast. *Scientific Reports*, 10(1), 1-10.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21, 24-43.
- Reyes Bonilla, H. 2001. Effects of the 1997-1998 El Niño-Southern Oscillation on coral communities of the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), 251-266.
- Reyes Bonilla, H. 2003. Coral reefs of the Pacific coast of México. En: Cortés, J. (Ed.), *Latin American coral reefs*. Elsevier, Amsterdam, pp. 331-349.
- Reyes Bonilla, H., Calderón Aguilera, L.E., Cruz Piñón, G., López Pérez, A., Medina Rosas, P. 2010. Evaluation of gamma diversity of reef corals (Scleractinia) in the Mexican Pacific. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 113-121.
- Reyes Bonilla, H., Calderón Aguilera, L.E., Cruz Piñón, G., Medina Rosas, P., López Pérez A., Herrero Pérezrul, M.D., Leyte Morales, G.E., Cupul Magaña, A.L., Carriquiry Beltrán, J.D. 2005. Atlas de corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, pp. 124.
- Reyes Bonilla, H., Carriquiry, J., Leyte Morales, G., Cupul Magaña, A. 2002. Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997-1999) on coral reefs of the western coast of México. *Coral Reefs*, 21(4), 368-372.
- Reyes Bonilla, H., López Pérez, A. 1998. Biogeography of the stony corals of the Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, 24, 211-224.
- Rodríguez Escobar, F.E., Calderón Aguilera, L.E. 2021. Mesophotic Reefs of the Mexican Pacific: a ray of hope for benthic macroinvertebrates? *Reef Encounter*, 36, 45-49.

- Rodríguez Villalobos, J.C., Work, T.M., Calderón Aguilera, L.E., Reyes Bonilla, H., Hernández, L. 2015. Explained and unexplained tissue loss in corals from the Tropical Eastern Pacific. *Diseases of Aquatic Organisms*, 116, 121-131.
- Roque, F.D.O., Guimarães, E.A., Ribeiro, M.C., Escarpinati, S.C., Suriano, M.T., Siqueira, T. 2014. The taxonomic distinctness of macroinvertebrate communities of Atlantic Forest streams cannot be predicted by landscape and climate variables, but traditional biodiversity indices can. *Brazilian Journal of Biology*, 74, 991-999.
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Santos Beltrán, C., Salazar Silva, P. 2011. Holoturoideos (Echinodermata: Holothuroidea) de playas rocosas, zona norte de Bahía de Banderas, Nayarit, México. *Ciencia y mar*, 45, 3-11.
- Scott, A.R., Pawlik, J.R. 2019. A review of the sponge increase hypothesis for Caribbean mesophotic reefs. *Marine Biodiversity*, 49, 1073-1083.
- Semmler, R.F., Hoot, W.C., Reaka, M.L. 2017. Are mesophotic coral ecosystems distinct communities and can they serve as refugia for shallow reefs? *Coral Reefs*, 36, 433-444.
- Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell system technical journal*, 27(3), 379-423.
- Sherman, C.E., Locker, S.D., Webster, J.M., Weinstein, D.K. 2019. Geology and Geomorphology. En: Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, New York, pp. 911-929.
- Shlesinger, T., Grinblat, M., Rapuano, H., Amit, T., Loya, Y. 2018. Can mesophotic reefs replenish shallow reefs? Reduced coral reproductive performance casts a doubt. *Ecology*, 99(2), 421-437.
- Slattery, M., Lesser, M. P. 2021. Gorgonians Are Foundation Species on Sponge-Dominated Mesophotic Coral Reefs in the Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, 8, 304.
- Smith, T.B., Gyory, J., Brandt, M.E., Miller, W.J., Jossart, J., Nemeth, R.S. 2016. Caribbean mesophotic coral ecosystems are unlikely climate change refugia. *Global Change Biology*, 22, 2756-2765.
- Smith, T.B., Holstein, D.M., Ennis, R.S. 2019. Disturbance in mesophotic coral ecosystems and linkages to conservation and management. En: Loya, Y., Puglise, K.A., Bridge, T.C.L. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, New York, pp. 911-929.
- Solano Mendoza, F.G. 2017. Estructura de las comunidades de peces y aves en un humedal costero: estudio base para la conservación de la biodiversidad de la costa de Yucatán. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 75 pp.
- Solís Marín, F.A., Laguarda Figueras, A. 1999. *Cucumaria flamma*, a new species of sea cucumber from the central eastern Pacific (Echinodermata: Holothuroidea). *Proceedings of the biological society of Washington*, 112(4), 778-786.
- Soria, G., Munguía Vega, A., Marinone, S.G., Moreno Báez, M., Martínez Tovar, I., Cudney Bueno, R. 2012. Linking bio-oceanography and population genetics to assess larval connectivity. *Marine Ecology Progress Series*, 463, 159-175.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., ..., Robertson, J. 2017. Marine ecoregions of the world: A bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience*, 57, 573-583.
- Stavn, R.H. 1988. Lambert-Beer law in ocean waters: optical properties of water and of dissolved/suspended material, optical energy budgets. *Applied Optics*, 27(2), 222.

- Steenburgh, W.J., Schultz, D.M., Colle, B.A. 1998. The structure and evolution of gap outflow over the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Monthly Weather Review*, 126, 2673-2691.
- Stefanoudis, P.V., Rivers, M., Smith, S.R., Schneider, C.W., Wagner, D., Ford, H., ..., Woodall, L.C. 2019. Low connectivity between shallow, mesophotic and rariphotic zone benthos. *Royal Society open science*, 6(9), 190958.
- Sterne, J.A., Sutton, A.J., Ioannidis, J.P., Terrin, N., Jones, D.R., Lau, J., ..., Higgins, J.P. 2011. Recommendations for examining and interpreting funnel plot asymmetry in meta-analyses of randomised controlled trials. *Bmj*, 343.
- Stöhr, S., O'Hara, T.D., Thuy, B. 2012. Global Diversity of Brittle Stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoS ONE*, 7(3), e31940.
- Svensson, J.R., Lindegarth, M., Pavia, H. 2009. Equal rates of disturbance cause different patterns of diversity. *Ecology*, 90(2), 496-505.
- Tamir, R. 2015. Spatial and seasonal dynamics of the light field in the Gulf of Aqaba (Eilat). Bar-Ilan University, 57 p.
- Tamir, R., Lerner, A., Haspel, C., Dubinsky, Z., Iluz, D. 2017. The spectral and spatial distribution of light pollution in the waters of the northern Gulf of Aqaba (Eilat). *Scientific Reports*, 7:42329.
- Tovar Hernández, M.A. 2012. Tunicata. En: Low Pfeng, A.M., Peters Recagno, E.M., (Eds.), *Invertebrados marinos exóticos en el Pacífico mexicano*. Geomare, A.C., INE-SEMARNAT., México, pp. 85-104.
- 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.
- Venn, S.E., Green, K., Pickering, C.M., Morgan, J.W. 2011. Using plant functional traits to explain community composition across a strong environmental filter in Australian alpine snowpatches. *Plant Ecology*, 212(9), 1491-1499.
- Villéger, S., Mason, N.W., Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F., Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications*, 20(6), 1512-1522.
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P.M., Mouillot, D. 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters*, 14(6), 561-568.
- 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.
- Wang, C., Deser, C., Yu, J., DiNezio, P., Clement, A. 2017. El Niño and Southern Oscillation (ENSO). En: Glynn, P.W., Manzello, D.P., Enochs, I.C. (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific, Coral Reefs of the World 8*, Springer, Dordrecht, pp. 1-32.
- Wangensteen, O.S., Turon, X., García Cisneros, A., Recasens, M., Romero, J., Palacín, C. 2011. A wolf in sheep's clothing: carnivory in dominant sea urchins in the Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 441, 117-128.
- Whalan, S., Johnson, M.S., Harvey, E., Battershill, C. 2005. Mode of reproduction, recruitment, and genetic subdivision in the brooding sponge *Haliclona* sp. *Marine Biology*, 146(3), 425-433.

- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T. 2021. Ggplot2 package for R.
- Wyatt, A.S., Leichter, J.J., Toth, L.T., Miyajima, T., Aronson, R.B., Nagata, T. 2020. Heat accumulation on coral reefs mitigated by internal waves. *Nature Geoscience*, 13(1), 28-34.
- Zahn, L.A., Claisse, J.T., Williams, J.P., Williams, C.M., Pondella, D.J. 2016. The biogeography and community structure of kelp forest macroinvertebrates. *Marine Ecology*, 37(4), 770-785.

Anexos

ANEXO A

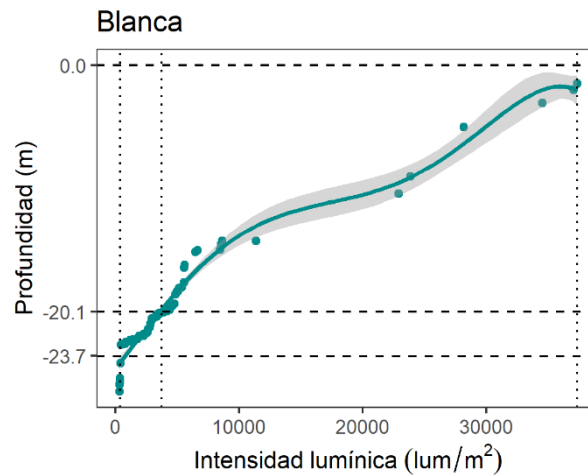


Figura 47. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en la Blanca, expresada por la ecuación:

$$Z = -24.2(\pm 2.2e - 01) + 1.1e - 03(\pm 5.6e - 05)I - 6.2e - 17(\pm 8.4e - 18)I^4 + 1.4e - 21(\pm 2.0e - 22)I^5.$$

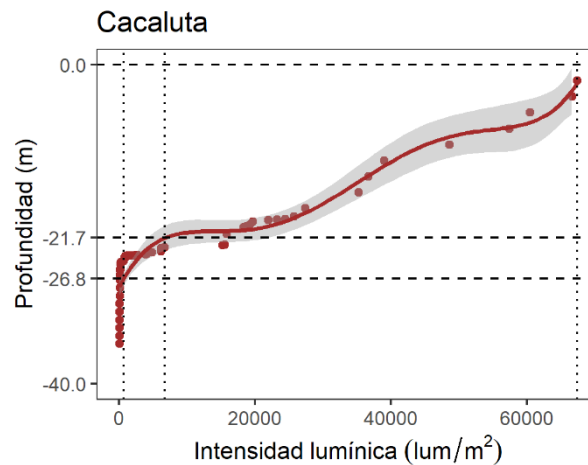


Figura 48. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en Cacaluta, expresada por la ecuación:

$$Z = -28(\pm 5.3e - 01) + 1.7e - 03(\pm 3.5e - 04)I - 1.5e - 07(\pm 3.9e - 08)I^2 + 5.9e - 12(\pm 1.7e - 12)I^3 - 9.8e - 17(\pm 2.9e - 17)I^4 + 5.6e - 22(\pm 1.9e - 22)I^5.$$

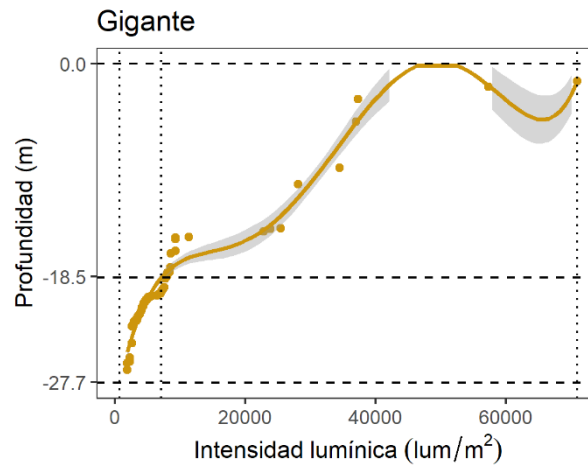


Figura 49. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en Gigante, expresada por la ecuación:

$$Z = -29.6 + 2.8e - 03(\pm 2.1e - 04)I - 2.3e - 07(\pm 2.4e - 08)I^2 + 8.6e - 12(\pm 1.2e - 12)I^3 - 1.4e - 16(\pm 1.7e - 17)I^4 + 7.6e - 22(\pm 1.0e - 22)I^5.$$

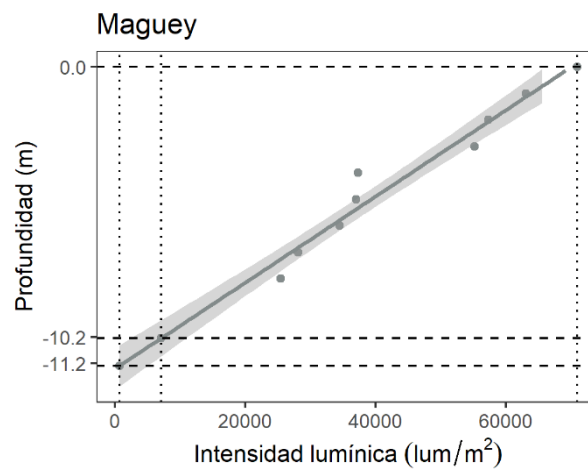


Figura 50. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m^2) con profundidad Z (m) en Maguey, expresada por la ecuación:

$$Z = -11(\pm 6.7e - 01) + 1.6e - 04(\pm 1.4e - 05)I.$$

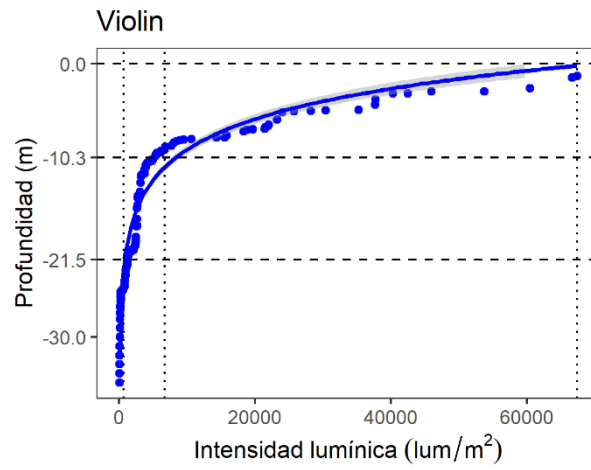


Figura 51. Atenuación de la intensidad lumínica I (lum/m²) con profundidad Z (m) en Violín, expresada por la ecuación:

$$Z = -53(\pm 0.83) + 4.8(\pm 0.10) \ln(I).$$

ANEXO B

Tabla 26. Rasgos funcionales y grupos funcionales. GF: Grupo funcional (8 grupos funcionales A-H). ERL: Erizos longevos, MOS: móviles someros, MOF: móviles filtradores, MOC: móviles carnívoros, CNA: cnidarios azooxantelados, CNZ: cnidarios zooxantelados, FAD: hijos con alta dispersión larval, FBD: hijos con baja dispersión larval.

GF	Grupo	Especie	Rasgos funcionales							GF	Grupo	Especie	Rasgos funcionales								
A		<i>Diadema mexicanum</i>	C	M	H	L	SEX	PLU	G	25	F		<i>Porites panamensis</i>	C	F	AU	L	SEX	PLA	G	60
	ERL	<i>Eucidaris thouarsii</i>	C	M	H	L	SEX	PLU	INT	20			<i>Pocillopora capitata</i>	C	F	AU	L	MD	PLA	S	80
		<i>Tripneustes depressus</i>	C	M	H	L	SEX	PLU	INT	15		CNZ	<i>Pocillopora grandis</i>	C	F	AU	L	MD	PLA	S	30
B		<i>Leucozonia cerata</i>	C	M	CA	I	SEX	TRO	S	7			<i>Pocillopora damicornis</i>	C	F	AU	L	MD	PLA	INT	100
	MOS	<i>Conus purpurascens</i>	C	M	H	I	SEX	TRO	S	6			<i>Pocillopora verrucosa</i>	C	F	AU	L	MD	PLA	INT	50
		<i>Toxopneustes roseus</i>	C	M	H	I	SEX	PLU	S	20	G		<i>Spirobranchus giganteus</i>	NC	F	FDS	PE	SEX	TRO	S	2
C		<i>Isostichopus fuscus</i>	C	M	FDS	PE	MD	AUR	INT	20			<i>Ascidia sp.</i>	NC	F	FDS	PE	SEX	REN	INT	5
		<i>Pinctada mazatlanica</i>	C	M	FDS	I	SEX	TRO	INT	23		FAD	<i>Styela canopus</i>	NC	F	FDS	PE	SEX	REN	S	3
	MOF	<i>Astropyga pulvinata</i>	C	M	FDS	I	SEX	PLU	PRO	38			<i>Acromegalomma sp.</i>	NC	F	FDS	PE	SEX	TRO	G	10
		<i>Asteropsis carinifera</i>	C	M	FDS	I	MD	BIP	G	36			<i>Rhopalaea birkelandi</i>	NC	F	FDS	I	SEX	REN	G	5
		<i>Cucumaria flamma</i>	C	M	FDS	I	SEX	AUR	G	15	H		<i>Macrorhynchia philippina</i>	NC	F	FDS	I	A	PLA	INT	9
D		<i>Mithraculus denticulatus</i>	C	M	CA	I	SEX	ZOE	G	5			<i>Haliclona caerulea</i>	NC	F	FDS	I	ME	PAR	S	10
		<i>Pentaceraster cumingi</i>	C	M	CA	I	MD	BIP	G	30			<i>Chondrilla montanusa</i>	NC	F	FDS	I	ME	PAR	S	7
	MOC	<i>Ophiothela mirabilis</i>	C	M	CA	PE	A	OPH	G	5			<i>Chondrosia tenochca</i>	NC	F	FDS	I	ME	PAR	S	6
		<i>Ophiothrix spiculata</i>	C	M	CA	PE	A	OPH	S	25		FBD	<i>Amphimedon textoti</i>	NC	F	FDS	I	ME	PAR	S	20
		<i>Pharia pyramidata</i>	C	M	CA	PE	MD	BIP	INT	30			<i>Callyspongia californica</i>	NC	F	FDS	I	ME	PAR	S	30
E		<i>Tubastraea coccinea</i>	C	F	FDS	L	A	PLA	G	18			<i>Aplysina clathrata</i>	NC	F	FDS	L	ME	PAR	G	100
	CNA	<i>Ptilosarcus undulatus</i>	C	F	FDS	L	SEX	PLA	PRO	22			<i>Ciocalypta sp.</i>	NC	F	FDS	L	ME	PAR	PRO	45
		<i>Carijoa riisei</i>	C	F	FDS	I	SEX	PLA	G	35			<i>Axinella nayaritensis</i>	NC	F	FDS	I	ME	PAR	PRO	15
		<i>Leptogorgia alba</i>	C	F	FDS	I	SEX	PLA	G	27			<i>Mycale cecilia</i>	NC	F	FDS	I	ME	PAR	G	32

ANEXO C

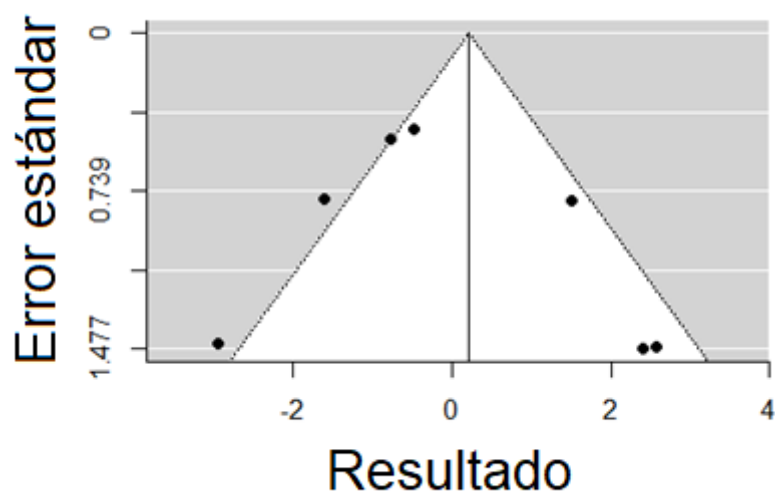


Figura 52. Gráfica de embudo. La región triangular blanca representa la zona donde se esperaría que estuviera el 95% de los estudios si no hubiera sesgos en el análisis, considerando un modelo de efectos fijos. Cada punto cerrado representa a un estudio. La línea continua vertical representa el efecto del meta análisis sin intervención.

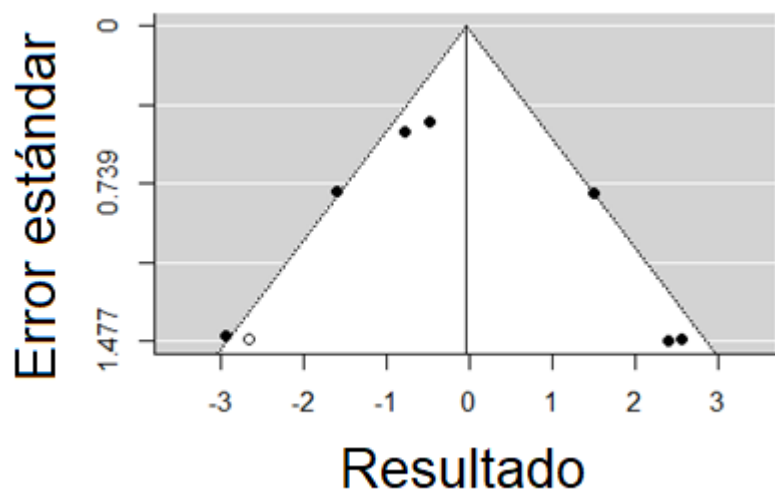


Figura 53. Gráfica de embudo. La región triangular blanca representa la zona donde se esperaría que estuviera el 95% de los estudios si no hubiera sesgos en el estudio, considerando un modelo de efectos fijos. Cada punto cerrado representa a un estudio. Cada punto abierto representa a un estudio hipotético que se necesitaría para que el análisis llegara al efecto nulo, en este caso, el tamaño del efecto de los transectos con 50% de superposición de comunidades.