

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONACYT (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de lo Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos Autor.

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



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Análisis de la resistencia de peces arrecifales en el
Archipiélago de Espíritu Santo, Baja California Sur, México**

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

Presenta:

Juan Carlos Perusquía Ardón

Ensenada, Baja California, México
2022

Tesis defendida por
Juan Carlos Perusquía Ardón

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

Miembros del comité

Dr. Omar Valencia Méndez

Dra. Fabiola Lafarga De la Cruz



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 **Juan Carlos Perusquía Ardón** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Análisis de la resistencia de peces arrecifales en el Archipiélago de Espíritu Santo, Baja California Sur, México.

Resumen aprobado por:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

La diversidad funcional utiliza atributos ecológicos de las especies que influyen sobre su desempeño ecológico, para el cálculo de métricas como índices que representan sus componentes básicos: riqueza (FRic), equidad (FEve) y divergencia (FDiv), así como la estimación de la resistencia ecológica de un ensamblaje a través de alteraciones en su estructura funcional. El presente trabajo busca evaluar la resistencia ecológica del ensamblaje de peces arrecifales del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNZMAES) ante un panorama de incremento en la temperatura superficial del mar (SST) y declive en la productividad primaria (*Chl-a*) del golfo de California (GC), hipotetizando que la estructura funcional dinámica del PNZMAES le conferirá resistencia ecológica ante dicho panorama climático. Para ello, se evaluó la tendencia temporal de la biomasa, tres índices funcionales (FRic, FEve y FDiv), y de los cambios en la estructura funcional del ensamblaje entre 2005 y 2020. Adicionalmente, a través de modelos lineales generalizados (GLMs) y modelos aditivos generalizados (GAMs) se exploró la relación de la resistencia ecológica, los índices funcionales y la biomasa anual, con cuatro variables ambientales (*Chl-a*, carbono inorgánico particulado (PIC), carbono orgánico particulado (POC) y SST) y dos índices climatológicos (MEI (El Niño/La Niña) y PDO (Oscilación Decadal del Pacífico)). Se detectó un incremento (no significativo) del 27.03% en la biomasa de peces, así como una tendencia negativa en los índices funcionales, implicando deterioro progresivo en su funcionalidad. Sin embargo, la tendencia temporal en los cambios de la estructura funcional denota que el ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES posee resistencia ecológica ante condiciones climáticas adversas y que responde rápidamente ante condiciones climáticas favorables a través del incremento en la biomasa. El GLM muestra influencia significativa de la SST y PDO sobre la resistencia ecológica del ensamblaje, implicando que éste es oportunista al aprovechar condiciones de años con baja SST, mientras que retorna a condiciones promedio durante años con SST elevada. El GAM demostró influencia significativa y no lineal del PDO sobre la resistencia ecológica del ensamblaje, implicando menor resistencia ecológica ante valores intermedios del índice y mayor resistencia con valores altos y bajos.

Palabras clave: diversidad funcional, centro de gravedad, área natural protegida, cambio climático, funcionalidad.

Abstract of the thesis presented by **Juan Carlos Perusquía Ardón** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Analysis of the resistance of reef fishes from Espiritu Santo Archipelago, Baja California Sur, Mexico

Abstract approved by:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Thesis Director

Functional diversity utilizes ecological traits (which have an impact on a species fitness) to estimate metrics such as indices, representing its three basic components: richness (FRic), evenness (FEve) and divergence (FDiv), and the ecological resistance of a given assemblage through changes in its functional structure. This work aims to analyze the ecological resistance of a reef fish assemblage from the Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNZMAES) in the face of an increase of sea surface temperature (SST) and a decrease of primary productivity (Chl-a) in the Gulf of California (GC), with the hypothesis that the dynamic functional structure of the fish assemblage of the PNZMAES will make it ecologically resistant to the aforementioned climatic conditions. This was accomplished by evaluating temporal trends in fish biomass, three functional indices (FRic, FEve and FDiv) and changes in the functional structure of the reef fish assemblage from 2005 to 2020. Additionally, generalized linear models (GLMs) and generalized additive models (GAMs) were used to explore the relationships between ecological resistance, functional indices and annual biomass with four environmental variables (Chl-a, particulate inorganic carbon (PIC), particulate organic carbon (POC) and SST) and two climatological indices (MEI (El Niño/La Niña) and PDO (Pacific Decadal Oscillation)). The results show a non-significant increase of 27.03% in fish biomass and a negative temporal trend for all three functional indices, implying a progressive degradation of the assemblage's functionality. However, the temporal trend of alterations in the functional structure of the reef fish assemblage denotes ecological resistance to adverse climatic conditions and that the assemblage responds quickly to favorable conditions through an increase in fish biomass. The GLM shows a significant influence of SST and PDO on ecological resistance, implying that fish assemblage is opportunistic, taking advantage of years with low SST, returning to average conditions in years with high SST. The GAM shows a clearer, non-linear and significant influence of the PDO on ecological resistance, implying lower resistance with intermediate values of the index and higher resistance with high and low values of the PDO index.

Keywords: functional diversity, center of gravity, marine protected area, climate change, functionality.

Dedicatoria

A mi familia:

Dulce María Ardón Martínez

Juan Manuel Perusquía y Castillo

Dulce María Perusquía Ardón

Pedro Pablo Zepeda Bermúdez

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE), por permitirme realizar mis estudios de posgrado en su institución y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por el apoyo brindado para el estudio del posgrado (CVU 1020022).

A mi director, el Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera. Leca, gracias por siempre brindarme apoyo académico y personal, por siempre presionarme a mejorar constantemente, por tu ayuda e interés por hacerme crecer académica y personalmente, por tu paciencia en cada reunión semanal que en ocasiones llegaba a extenderse por más de tres horas. Gracias por las oportunidades que me has brindado y por siempre confiar en mis capacidades y habilidades.

Al Dr. Omar Valencia Méndez. Omar, gracias por siempre estar dispuesto a escucharme y responderme dudas tanto académicas como personales. Gracias por siempre impulsarme a expandir mi conocimiento y complementar cada vez de mejor manera mis estudios y trabajo.

A la Dra. Fabiola Lafarga De la Cruz, por su gran conocimiento y perspectiva, esenciales para la mejora sustancial de mi proyecto y tesis de maestría.

Al Dr. Héctor Reyes Bonilla. Héctor, gracias por tu apoyo ininterrumpido desde mi tesis de licenciatura, por motivarme a buscar nuevas maneras de pensar y analizar, por ayudarme a definir y mejorar constantemente a través de múltiples oportunidades de crecimiento. Gracias por siempre estar dispuesto a escuchar aquello que nos preocupaba, afligía o atormentaba en aspectos académicos y personales y, sobre todo, gracias por siempre brindarnos tus opiniones y recomendaciones ante cada situación para hacernos aprender, crecer y salir siempre adelante.

A la Dra. Georgina Ramírez Ortiz. Gina, gracias por tanto apoyo y paciencia durante estos años. Sin tu enorme disposición y conocimiento, el cumplimiento de esta meta no hubiera sido posible. Gracias por siempre brindarme de tu tiempo para resolver dudas, recomendar artículos y hacerme correcciones a mi trabajo de tesis; gracias por escuchar mis traumas existenciales y ayudarme con recomendaciones para no perder la cordura durante este proceso.

PhD. Matthew McLean. Thank you for all your help. Your guidance and knowledge were paramount in the constant improvement of my work.

Al Dr. Rafael Andrés Cabral Tena. Rafa, gracias por durante todo este proceso ser un gran maestro, asesor, miembro extraoficial de comité, ejemplo, guía y gran amigo. Gracias por incluso hacerla de terapeuta para mí y

muchos, muchos más, ayudándonos a afrontar de cada vez mejor manera las situaciones que se van presentando en la vida. Gracias por tus comentarios y recomendaciones tanto académicas como personales. Sin ellos, tanto mi tesis como yo, habríamos tenido un desarrollo y resultado sumamente distinto.

A la chaviza: Andy, Ángel, Clau, Deira, Jasivi, Mario, Mau, Mich y Rebe (alfabético para que nadie se agüite). Gracias por tantas risas hasta el llanto, por tantos ratos de reflexión y por todas las experiencias juntos. Cada uno de ustedes fue un parteaguas en mi manera de vivir la maestría y mi estancia en Ensenada. Gracias por enseñarme a disfrutar este proceso.

A Nathalia. Fuiste una pieza crucial en que completara y aprendiera a disfrutar estos últimos dos años. Las veces que me ayudabas a ordenar mis ideas, las veces que escuchabas mis quejas y reproches académicos, las veces que me ayudabas a distraerme y descansar... Gracias por enseñarme diariamente a ver la vida de otra manera, a enfocarme en los aspectos positivos, a creer en las personas, a confiar en mis capacidades y en los procesos. Gracias por siempre estar y por siempre apoyarme en todo, tanto como amiga como novia. Gracias por tanto que me has dado de ti, por tanto amor, por tantas risas, por tanto aprendizaje y crecimiento juntos.

A Dulce y Pedro. GRACIAS por tanto apoyo y tanta ayuda que me han brindado siempre, y aún más durante estos dos años. Sin ustedes, sin su ayuda, sin su confianza y sin sus palabras de aliento y recomendaciones, nada de esto hubiera sido posible. GRACIAS por siempre creer en mí, gracias por siempre ayudarme a crecer.

A mi mamá. Ma, nunca tendré palabras o acciones suficientes para agradecerte todo lo que siempre has hecho por nosotros y tanto apoyo que siempre me has dado. Gracias por siempre creer en mí, por siempre estar dispuesta a escucharme, a darme tus puntos de vista, a verdaderamente buscar el que en momentos complicados me sintiera mejor. Gracias por tanto que has y sigues enseñando. Gracias por ser una increíble madre.

A mi papá. Pa, gracias por brindarme apoyo y ayudarme a ser mejor y seguir completando metas y retos, tanto académicos, como personales y profesionales. Tu ayuda y apoyo constante han sido piezas esenciales que me permitieron completar esta meta. Gracias por siempre ayudarme a crecer.

A Yaya, mi compañera perruna que me ha acompañado a lo largo de más de 8 años de mi vida, a lo largo de los cuales ha sido gran parte de mi motivación y motor de cada día. Su serenidad, su nobleza y su compañía me ayudaron en un incontable número de ocasiones a no perder la motivación, a salir de la cama en los días más difíciles y complicados, a no descuidarme a mí ni a ella. Gracias Yayis por ser mi compañera y darme una razón más para sonreír cada día.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas	xi
Capítulo 1. Introducción.....	13
1.1 Antecedentes	16
1.2 Justificación	21
1.3 Hipótesis.....	21
1.4 Objetivos	22
1.4.1 Objetivo general.....	22
1.4.2 Objetivos específicos.....	22
Capítulo 2. Materiales y métodos.....	23
2.1 Área de estudio	23
2.2 Trabajo de campo.....	25
2.3 Trabajo de gabinete	26
2.3.1 Estimación y análisis de biomasa por transecto	26
2.3.2 Diversidad funcional.....	27
2.3.3 Matriz de atributos.....	27
2.3.4 Índice de similitud	29
2.3.4.1 Índices funcionales	30
2.3.4.2 Resistencia ecológica.....	34
2.3.5 Variables ambientales	36
2.3.5.1 Extracción de variables ambientales.....	37
2.3.5.2 Estandarización de variables ambientales	38
2.3.5.3 Análisis de tendencias temporales.....	38
2.3.6 Resistencia ecológica y condiciones ambientales	38
Capítulo 3. Resultados	42
3.1 Análisis de biomasa	42
3.2 Diversidad funcional.....	45
3.2.1 Índices funcionales: resolución mensual.....	47
3.2.2 Índices funcionales: resolución anual	50
3.2.3 Resistencia ecológica.....	53
3.3 Variables ambientales y tendencias temporales	56
3.4 Relación entre condiciones oceanográficas y resistencia ecológica.....	58
3.4.1 Modelo lineal generalizado (GLM)	58
3.4.2 Modelos aditivos generalizados (GAMs).....	59
3.4.2.1 Resistencia ecológica (desplazamiento de los centros de gravedad)	59
3.4.2.2 Índices funcionales:.....	61
3.4.2.3 Biomasa total anual:.....	63
Capítulo 4. Discusión.....	64

4.1	Análisis de biomasa	64
4.2	Diversidad funcional.....	68
4.2.1	Índices funcionales: resolución mensual.....	71
4.2.2	Índices funcionales: resolución anual	72
4.2.3	Resistencia ecológica.....	75
4.3	Variables ambientales y tendencias temporales	79
4.4	Relación entre condiciones oceanográficas y resistencia ecológica	81
4.4.1	Modelo lineal generalizado (GLM)	81
4.4.2	Modelos aditivos generalizados (GAMs).....	83
4.4.2.1	Resistencia ecológica (desplazamiento de los centros de gravedad)	83
4.4.2.2	Índices funcionales	85
4.4.2.3	Biomasa total anual.....	86
4.4.2.4	Otros motores de cambio:	87
4.4.2.5	Comentarios finales:.....	87
Capítulo 5.	Conclusiones	89
	Literatura citada	90
	Anexos	106

Lista de figuras

Figura	Página
Figura 1. Sitios de monitoreo en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo según su nivel de protección. Polígono rectangular: límite del Parque Nacional. Polígonos amarillos áreas núcleo.	23
Figura 2. Representación esquemática para el cálculo de la distancia entre dos puntos en un espacio tridimensional (Ecuación 6). Esquema tomado de (Aluja-Banet et al., 2018).	35
Figura 3. Comportamiento gráfico de la biomasa total por transecto en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo a lo largo del periodo de estudio. Bigotes representan 1.5 veces el rango entre el primer y tercer cuartil. Cajas representan del cuartil 1 al 3. Línea horizontal representa el cuartil 2 (mediana). Puntos azules representan promedios.....	44
Figura 4. Regresión lineal del promedio anual de biomasa total por transecto para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Línea roja: recta de regresión lineal. Área gris: intervalo al 95% de confianza. Para valores detallados de promedios y desviaciones estándar anuales, ver Anexo 2.	45
Figura 5. Calidad del espacio funcional basado en la desviación absoluta promedio (Mean Abs. Dev.) para 2, 3 y 4 dimensiones en el análisis de coordenadas principales (PCoA).	46
Figura 6. Representación de las 95 especies pertenecientes al ensamblaje de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en cada par de ejes del espacio funcional tridimensional.	46
Figura 7. Representaciones gráficas en el espacio funcional (únicamente las primeras dos de tres dimensiones del PCoA) de los valores mínimos y máximos para cada índice funcional calculado para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en resolución temporal mensual. A: riqueza funcional representada mediante el volumen de la envolvente convexa. B: Equidad funcional representada mediante el árbol de expansión mínima que conecta las especies de cada ensamblaje, así como la biomasa relativa de cada una (tamaño del círculo proporcional a la biomasa relativa). C: Divergencia funcional representada mediante los centros de gravedad de cada ensamblaje y biomasa relativa de las especies presentes en cada uno (tamaño del círculo proporcional a la biomasa relativa).....	48
Figura 8. Tendencias temporales, ecuación de la recta, coeficiente de determinación y valor de p de los índices funcionales mensuales (valores estandarizados; 33 meses) para el ensamblaje de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: Riqueza funcional. FEve: Equidad funcional. FDiv: Divergencia funcional. Área gris: intervalo al 95% de confianza. Eje horizontal indica fecha en formato “mmm-yy”. Valores detallados de índices funcionales mensuales en Anexo 4.	49
Figura 9. Representaciones gráficas en el espacio funcional (únicamente las primeras dos de tres dimensiones del análisis de coordenadas principales) de los valores mínimos y máximos para cada índice funcional calculado para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en resolución temporal anual. A: riqueza funcional representada mediante el volumen de la envolvente convexa. B: Equidad funcional representada mediante el árbol de expansión mínima que conecta las especies de cada ensamblaje, así como las biomasa relativa de cada una (tamaño del círculo proporcional a la biomasa relativa). C: Divergencia funcional representada mediante los centros de gravedad de cada ensamblaje y biomasa relativa de las especies presentes en cada uno (tamaño del círculo proporcional a la biomasa relativa).....	51
Figura 10. Tendencias temporales, ecuación de la recta, coeficiente de determinación y valor de p de los índices funcionales anuales (valores estandarizados; 16 años) para el ensamblaje de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: Riqueza	

- funcional. FEve: Equidad funcional. FDiv: Divergencia funcional. Área gris: intervalo al 95% de confianza. Eje horizontal indica año de estudio. Valores de índices funcionales por año en Anexo 5..... 52
- Figura 11. Centros de gravedad de cada ensamblaje anual en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo en el espacio funcional tridimensional. A: representación bidimensional del espacio funcional y envolvente convexa del ensamblaje para todos los años. B: acercamiento y representación bidimensional (primera y segunda dimensión) de los centros de gravedad de los ensamblajes de peces óseos en cada año de estudio. C: acercamiento y representación bidimensional (primera y tercera dimensión) de los centros de gravedad de los ensamblajes de peces óseos en cada año de estudio. D: acercamiento y representación bidimensional (segunda y tercera dimensión) de los centros de gravedad de los ensamblajes de peces óseos en cada año de estudio. Polígono con línea continua: envolvente convexa. Cruces grises: especies presentes en la Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo. Puntos de colores: centros de gravedad de cada año de estudio. Cuadro blanco con borde negro: centro de gravedad global..... 54
- Figura 12. Tendencia temporal en la distancia de los centros de gravedad los ensamblajes de peces óseos de la Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo para cada año de estudio respecto al centro de gravedad global. Área gris: intervalo al 95% de confianza. Línea roja: recta de regresión. 55
- Figura 13. Tendencias temporales de valores estandarizados para las variables ambientales para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo. Azul: valores positivos. Rojo: valores negativos. Se consideran anomalías aquellos valores por arriba (línea punteada azul) o por debajo (línea punteada roja) de una desviación estándar. A: clorofila a (*Chl-a*). B: carbono inorgánico particulado (PIC). C: carbono orgánico particulado (POC). C: temperatura superficial (SST). Marcas en eje horizontal hacen referencia al primer mes de cada año. 57
- Figura 14. Representación gráfica de la influencia de cada variable predictora sobre la variable de respuesta considerada en el modelo lineal generalizado (GLM). A: relación entre SST y desplazamiento del CG. B: relación entre PDO y desplazamiento del CG. SST: temperatura superficial del mar (promedios anuales estandarizados). PDO: índice de la Oscilación Decadal del Pacífico. Desplazamiento del CG: desplazamiento del centro de gravedad de cada ensamblaje anual..... 59
- Figura 15. Efecto no lineal de los valores anuales estandarizados del índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) sobre la resistencia ecológica (desplazamiento del CG), modelado a través de un modelo aditivo generalizado (GAM). Área gris indica intervalo del 95% de confianza. 60
- Figura 16. Comportamiento gráfico del modelo aditivo generalizado (GAM) que considera la temperatura superficial (SST) como variable predictora y a la biomasa total anual como variable de respuesta. Grados de libertad efectivos = 2.41, $F = 3.20$, $p = 0.057$, devianza explicada = 46.7%. 117

Lista de tablas

Figura	Página
Tabla 1. Coordenadas para los polígonos empleados para la extracción de las variables ambientales (<i>Chl-a</i> , PIC, POC y SST) para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Coordenadas en unidades decimales.....	37
Tabla 2. Modelos Aditivos Generalizados, realizados. Cada variable hace referencia a los valores anuales a lo largo del periodo de estudio. Resistencia: distancia del centro de gravedad de cada ensamblaje anual respecto al centro de gravedad global. Variables ambientales consideradas con desfase de un año (Keller et al., 2012; Marin-Enriquez y Muhlia-Melo, 2018).	41
Tabla 3. Número de transectos realizados por año y sitios en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. ISL: Islotos. TIJ: Tijeretas. CAR: Cardonal. PAI: Pailebote. BAL: Ballena. PLO: Punta Lobos. GAL: Gallo. BON: Bonanza. SGA: San Gabriel. SWA: Swanny.....	42
Tabla 4. 16 especies representativas en cuanto a valores de biomasa (g/m^2) total registrada de 2005 – 2020 en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FR: Frecuencia relativa. FRA: Frecuencia relativa acumulada.	43
Tabla 5. Tabla de resultados del análisis de varianza permutacional (PERMANOVA), analizando diferencias de biomasa entre años (factor fijo) para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. df: grados de libertad. SS: sumatoria de cuadrados. MS: cuadrados medios.....	44
Tabla 6. Especies vértices de la envolvente convexa en el espacio funcional del ensamblaje de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Especies ordenadas de mayor a menor frecuencia de aparición. FA: frecuencia de aparición en los años de monitoreo. IP: importancia pesquera de la especie; 1 = especie pescada con fines comerciales; 0 = especie no pescada con fines comerciales (Niparajá, 2011; Ramírez-Rodríguez, 2013).	47
Tabla 7. Resultados de regresiones para cada índice funcional en resolución mensual para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: Riqueza funcional. FEve: Equidad funcional. FDiv: Divergencia funcional. df: grados de libertad. R^2 : coeficiente de determinación. Valor en negritas indica significancia estadística ($p < 0.05$).....	50
Tabla 8. Resultados de regresiones para cada índice funcional en resolución anual para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: Riqueza funcional. FEve: Equidad funcional. FDiv: Divergencia funcional. df: grados de libertad. R^2 : coeficiente de determinación. Valor en negritas indica significancia estadística ($p < 0.05$).....	53
Tabla 9. Distancia euclidiana en el espacio funcional tridimensional de los centros de gravedad de los ensamblajes de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo para cada año de estudio (2005 – 2020) respecto al centro de gravedad global.....	55
Tabla 10. Resultados de regresiones de las variables ambientales para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. <i>Chl-a</i> : clorofila a. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. SST: temperatura superficial del mar. df: grados de libertad. R^2 : coeficiente de determinación. Valores en negritas indican significancia estadística ($p < 0.05$)...	57
Tabla 11. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) considerando la resistencia ecológica (Res) como variable de respuesta y la temperatura superficial del mar (SST) y el índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) como variables predictoras. Coef.: valor estimado del coeficiente (pendiente) para cada variable predictora. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada. Valores en negritas indican significancia estadística ($p < 0.05$).	58
Tabla 12. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la resistencia ecológica (desplazamiento de los centros de gravedad anuales) como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Res: resistencia	

ecológica (desplazamiento de los centros de gravedad anuales). MEI: índice multivariado de El Niño. PDO: índice de la Oscilación Decadal del Pacífico. HDO: biomasa total anual de herbívoros, detritívoros y omnívoros. PIS: biomasa total anual de piscívoros. IN: biomasa total de invertívoros. Valores en negritas indican significancia estadística ($p < 0.05$).	60
Tabla 13. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la riqueza funcional anual del ensamblaje de peces del PNZMAES como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Chl-a: clorofila a superficial. SST: temperatura superficial. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. FRic: riqueza funcional.	61
Tabla 14. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la equidad funcional anual del ensamblaje de peces del PNZMAES como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Chl-a: clorofila a superficial. SST: temperatura superficial. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. FEve: equidad funcional. * indica incumplimiento de normalidad en los residuales.	62
Tabla 15. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la divergencia funcional anual del ensamblaje de peces del PNZMAES como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Chl-a: clorofila a superficial. SST: temperatura superficial. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. FDiv: divergencia funcional.	62
Tabla 16. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la biomasa total anual del ensamblaje de peces del PNZMAES como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Chl-a: clorofila a superficial. SST: temperatura superficial. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. Biom: biomasa total anual. * indica incumplimiento de normalidad en los residuales.....	63
Tabla 17. Matriz triangular con valores de p permutada para cada una de las pruebas pareadas, correspondientes al PERMANOVA de biomasa total por transecto para cada uno de los años de estudio. Valores en rojo indican valores de p permutada significativos (< 0.05). Celdas en gris indican años con mayores diferencias	106
Tabla 18. Promedios (\bar{X}) y desviaciones estándar (SD) de biomasa total (g/m ²) por transecto para el periodo de estudio (2005 – 2020) en la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo.	107
Tabla 19. Resumen de la distribución de las 95 especies del ensamblaje de la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en los 7 atributos empleados para su caracterización funcional. Longevidad: años. Longitud máxima: centímetros.	108
Tabla 20. Valores originales y estandarizados de índices funcionales basados en la mediana de biomasa por transecto para cada mes de monitoreo en la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Fecha en formato “mmm-yy”. FRic: riqueza funcional. FEve: equidad funcional. FDiv: divergencia funcional.....	109
Tabla 21. Valores originales y estandarizados de índices funcionales basados en la mediana de biomasa por transecto para cada año de monitoreo en la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: riqueza funcional. FEve: equidad funcional. FDiv: divergencia funcional.	110
Tabla 22. Valores originales y estandarizados por mes de las variables ambientales contempladas para el periodo temporal julio 2002 – junio 2021. Chl-a: clorofila a (mg/m ³). PIC: carbono inorgánico particulado (mol/m ³). POC: carbono orgánico particulado (mg/m ³). SST: temperatura superficial del mar (°C).....	111

Capítulo 1. Introducción

El estudio de la biodiversidad surge de manera natural como una respuesta ante la necesidad del conocimiento del ser humano acerca de los organismos que le rodean. El término “biodiversidad” cuenta con una amplia gama de definiciones según la perspectiva desde la cual se estudie (genética, poblacional, comunitaria, etc.) (Colwell, 2009). Ante esto, el concepto de especie, no exento de una amplia gama de definiciones (Bousquets y Aguirre, 2000; Hausdorf, 2011), adopta un papel crucial y, muchas veces central, en el estudio de la biodiversidad (Boero, 2010). En este sentido, la biodiversidad engloba el estudio de la variedad de la vida, en todos los niveles de organización, basándose tanto en criterios evolutivos (filogenéticos) como ecológicos (funcionales) (Colwell, 2009).

Uno de los principales enfoques en el estudio de la biodiversidad ha sido la evaluación de sus cambios a través del tiempo. Estos usualmente vienen potenciados por impactos antropogénicos como destrucción del hábitat, alteraciones a la zona costera, sobre pesca, contaminación, cambio climático y calentamiento global, entre otras (Lotze et al., 2006) e implican el riesgo de alterar la composición de los ensamblajes o comunidades, mermando la calidad y variedad de procesos y servicios ecosistémicos de importancia tanto ecológica como económica (Micheli y Halpern, 2005).

De manera habitual, el impacto de estos cambios en los ambientes y comunidades han sido abordados por medio de métricas ecológicas (riqueza, densidad y biomasa) e índices ecológicos tradicionales (diversidad, dominancia, equidad). Sin embargo, estos se basan en la identidad taxonómica de los organismos, sin considerar su identidad ecológica (Petchey et al., 2004; Villéger et al., 2010). Ante esto, la diversidad funcional surge como un enfoque complementario al estudio de las comunidades y ensamblajes bióticos. Como tal, el concepto de diversidad funcional se considera un tanto complejo y relativamente arbitrario, contando con una gran variedad de definiciones (Tilman, 2001; Petchey y Gaston, 2006). En términos generales, implica el entendimiento de comunidades y ecosistemas, basándose en aquello que los organismos hacen, más que en sus historias evolutivas. En otras palabras, la diversidad funcional se refiere a la variedad y número de especies que desarrollan distintos papeles (i.e. “roles”) ecológicos o funcionales en un sistema (Colwell, 2009).

Este enfoque se basa en el uso de atributos (i.e. características medibles a nivel individuo que influyen sobre el desempeño y aptitud de un organismo) (Violle et al., 2007) relacionados con procesos ecosistémicos (atributos de efecto) o estabilidad ecosistémica (atributos de respuesta). A través de estos

atributos, la diversidad funcional busca generar agrupaciones, basándose en la similitud o cercanía de las especies en un espacio n -dimensional (i.e. espacio funcional), donde n representa el número de atributos considerados para la agrupación (Villéger et al., 2008). Existe una gran, y cada vez mayor, variedad de técnicas e índices publicados que buscan explicar la diversidad funcional de un ensamblaje mediante diferentes enfoques; cada uno con sus propias ventajas y limitaciones (Villéger et al., 2008; Petchey y Gaston, 2006). Dentro de estos, el enfoque más comúnmente empleado implica la agrupación de las especies en grupos discretos por medio de técnicas de agrupamiento como dendrogramas y escalamientos multidimensionales no métricos (MDS) (Clarke y Warwick, 2001) los cuales tienen la ventaja de contemplar múltiples atributos, pero desaprovechan información al imponer una estructura discreta sobre un rango continuo de diferencias funcionales entre especies (Fonseca y Ganade, 2001). Otros índices se basan en la suma (Walker et al., 1999) o promedio (Botta-Dukát, 2005) de las distancias entre las especies en el espacio funcional (Mouillot et al., 2013), mientras que otros buscan desglosar la diversidad funcional en tres componentes básicos: riqueza, equidad y divergencia (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008).

Además de la delimitación de grupos o entidades funcionales discretas y de la estimación de índices funcionales continuos, otros autores han implementado un enfoque complementario. Este consiste en la evaluación de la resistencia ecológica a través del análisis de cambios o alteraciones en la estructura funcional de los ensamblajes, ya sea a lo largo del tiempo, o antes y después de perturbaciones ambientales (Mouillot et al., 2011; Bellwood et al., 2019; McLean et al., 2019). En este sentido, la estructura funcional o estructura de atributos de un ensamblaje hace referencia a la manera en la cual se distribuyen las abundancias (y/o biomásas) de los individuos a través de los distintos valores de cada atributo considerado para la clasificación y estudio del ensamblaje. En un enfoque de múltiples atributos, esta estructura funcional se representa a través del centro de gravedad (i.e. centroide ponderado por biomásas o abundancias; o *community weighted mean*) de un ensamblaje, de manera que alteraciones en la estructura funcional representará un proceso de adaptación del ensamblaje ante estímulos de su entorno (Mouillot et al., 2013; McLean et al., 2019; Magneville et al., 2022).

Una de las principales ventajas y aplicaciones de la diversidad funcional se basa en la información que otorga sobre la variedad de procesos y funciones de un ecosistema o comunidad, así como el grado de alteraciones que puedan registrarse en éstas tras perturbaciones ambientales o antropogénicas (Mouillot et al., 2013). A su vez, esto permite abordar los posibles efectos y consecuencias que la pérdida de especies podría tener sobre los procesos ecosistémicos (Naeem et al., 2009), sirviendo como un indicador indirecto de resiliencia y resistencia ecológica. En este sentido, la resistencia ecológica consiste en la capacidad de un sistema de experimentar y sobrepasar cambios, conservando sus mismas funciones y manteniendo una

estructura similar (Nyström y Folke, 2001; Folke et al., 2004; Hodgson et al., 2015). Se considera que tanto la resistencia (capacidad de un sistema para perdurar ante perturbaciones), como la resiliencia (capacidad de un sistema de retornar a su estado original o anterior tras una modificación o alteración en su estructura) (Connell y Sousa, 1983), están estrechamente ligadas a la redundancia ecológica. Esta implica a múltiples especies que jueguen un mismo papel ecológico, previniendo el colapso de funciones ecológicas y del mismo sistema ante una posible pérdida de especies por perturbaciones naturales o antropogénicas (O'Leary et al., 2017).

En los ecosistemas costeros, los peces arrecifales son uno de los grupos con principal importancia ecológica por su papel como reguladores de los flujos de nutrientes, tanto a lo largo de los distintos niveles tróficos del sistema, como a través del espacio por medio de migraciones (Holmlund y Hammer, 1999). En el caso de estos organismos, la diversidad funcional ha servido como herramienta útil para resaltar sitios de elevada biodiversidad (Stuart-Smith et al., 2013), evaluar la sensibilidad, resistencia y resiliencia de ensamblajes ante perturbaciones (Micheli y Halpern, 2005; Villéger et al., 2010; D'agata et al., 2014; Mouillot et al., 2014; Olivier et al., 2018) o bien, sus cambios tras la implementación de estrategias de conservación, como la protección ante la pesca, en el caso de las Áreas Marinas Protegidas (AMPs) (Rincón-Díaz et al., 2018).

Dentro de las principales perturbaciones que amenazan la estructura funcional de los ensamblajes de peces arrecifales se encuentra la sobrepesca (Myers y Worm, 2003; Heithaus et al., 2008), la contaminación y deterioro del hábitat (Villéger et al., 2010), además de perturbaciones ambientales como calentamiento global (Rogers et al., 2009; Genner et al., 2010; Pittman et al., 2014) y ciclones tropicales (Pittman et al., 2014) a través del deterioro y mortalidad de comunidades coralinas.

El Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNZMAES) es un Área Natural Protegida (ANP) desde el 10 de mayo del 2007, cuyo objetivo general es el de conservar y proteger el cuerpo de agua que rodea a la Isla Espíritu Santo (CONANP-SEMARNAT, 2014). Alberga a una gran cantidad de especies de peces arrecifales (121 especies) (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Reyes-Bonilla et al., 2007; Ramírez-Ortiz et al., 2020), así como arrecifes rocosos con parches coralinos de importancia tanto ecológica como económica para la región (CONANP-SEMARNAT, 2014). Tras poco más de 10 años de protección, se considera que el PNZMAES (como unidad) es redundante y funcionalmente dinámico. Sin embargo, aún no se ha registrado el beneficio esperado de un ANP, registrando únicamente un incremento en la biomasa de especies no comerciales, derivada de un incremento del 10% en la talla promedio del ensamblaje total, mas no de un incremento en la densidad, riqueza o abundancia de especies de peces

arrecifales (Ramírez-Ortiz et al., 2020). Aunado a esto, se ha registrado un declive en las concentraciones medias de clorofila a (*Chl-a*) y un incremento en la temperatura media superficial del mar (SST) en el golfo de California (GC) durante los últimos 6 años (Silveyra-Bustamante et al., 2020; Robinson et al., 2020; Ayala-Bocos et al., 2015), con las mayores afectaciones por anomalías climáticas (mayor frecuencia e intensidad) centrándose en la región sur del mismo (Escalante et al., 2013). Dichas condiciones de calentamiento prolongado y declive en la productividad del GC motivó la realización del taller “*Web Workshop Resilience of the Gulf of California: After 6 years of warming conditions and reduced productivity*” con el objetivo de integrar información de investigaciones orientadas al estudio de las condiciones actuales y futuras, así como la misma resiliencia del GC (<https://www.eventos.cicimar.ipn.mx/WRGC/>). Ante esta aparente estabilidad en el ensamblaje de peces óseos en el PNZMAES, así como ante el panorama del cambio climático y de una tendencia de incremento en la intensidad y duración de anomalías y perturbaciones climáticas como ciclones tropicales y El Niño Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés) en la región, el presente estudio pretende evaluar la resistencia ecológica del ensamblaje de peces del PNZMAES a través de los cambios en su estructura funcional y su relación con las condiciones ambientales derivadas del calentamiento prolongado del GC, a lo largo del periodo temporal del 2005 al 2020.

1.1 Antecedentes

El estudio de la diversidad funcional de las comunidades bióticas se ha incrementado en la última década, con el número de publicaciones incrementando exponencialmente. En 2005 se reportaban 238 artículos con el término “*functional diversity*” en su título, resumen o palabras clave (Petchey y Gaston, 2006), mientras que para junio del 2021 una búsqueda en Web of Science (www.webofscience.com) por el mismo término arrojó 55,913 publicaciones, principalmente concentradas en las áreas de ecología (10,570 publicaciones), biología molecular y bioquímica (5,837 publicaciones), ciencias ambientales (5,270 publicaciones), microbiología (5,105 publicaciones) y ciencias botánicas (4,873 publicaciones). La principal problemática se centra en que al ser un concepto y área de investigación un tanto abstracta y compleja, no cuenta con una nomenclatura ni técnicas estandarizadas; existe una gran diversidad de definiciones para el término de “diversidad funcional”, así como una cada vez mayor variedad de índices y metodologías para medirla (Petchey y Gaston, 2006; Villéger et al., 2010).

Ante la falta de una definición universal, los estudios usualmente se remiten a una definición más general o globalmente aceptada, como “el valor y rango de valores de las especies y sus atributos que influyen en

el funcionamiento del ecosistema” (Tilman, 2001), “el entendimiento de las comunidades y ecosistemas basándose en aquello que los organismos hacen, más que en sus historias evolutivas” (Petchey y Gaston, 2006) o “la diversidad de atributos (relacionados con procesos o estabilidad ecosistémica) presentes en una comunidad, ponderados por las abundancias de las especies” (Villéger et al., 2010). Independientemente de la variedad de las definiciones para el concepto, se reconoce a la diversidad funcional por su utilidad como indicador de: 1) procesos que gobiernan un ensamblaje (Cornwell et al., 2006; Petchey et al., 2009), 2) impacto de perturbaciones (cambio climático, sobrepesca, entre otros) y gradientes ambientales sobre la estructura comunitaria (Mouillot et al., 2007; Villéger et al., 2010) y 3) funciones y propiedades ecosistémicas como productividad, reciclaje de nutrientes, resistencia y resiliencia (Petchey et al., 2004; Villéger et al., 2008; Olivier et al., 2018).

Petchey y Gaston (2006) abordaron la arbitrariedad de aspectos como el número y tipo de atributos funcionales que deben considerarse para la clasificación ecológica de los organismos. Mencionan que si bien, no existe un número fijo, deben de considerarse todos aquellos atributos que sean de importancia como indicadores de la función de interés, sin considerar atributos poco informativos o altamente redundantes. Estos deben de contar con un sustento teórico o, idealmente práctico, sobre su utilidad como indicadores de procesos ecológicos (Naeem y Wright, 2003).

A escala global, Mouillot et al. (2014) realizaron una caracterización funcional de peces arrecifales de zonas tropicales basándose en seis atributos: talla, grado de movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición vertical en la columna de agua y dieta. De esta manera, agruparon a 6,316 especies en 646 grupos o entidades funcionales (i.e. cada combinación única de categorías o valores de sus atributos), encontrando que incluso en sistemas con elevada diversidad como los arrecifes coralinos, una gran cantidad de funciones ecológicas poseen un bajo nivel de redundancia funcional. Esto implica un elevado riesgo de pérdida de funciones ecológicas ante una pérdida de especies por presión pesquera, alteraciones del hábitat o perturbaciones climáticas.

Por otro lado, McLean et al. (2019) utilizaron información de monitoreos a largo plazo de los ensamblajes de peces en el canal inglés y las islas Seychelles y evaluaron la resistencia (i.e. sensibilidad al cambio) de los ensamblajes ante disturbios ambientales. Para ello, se basaron en siete atributos ecológicos (longitud de madurez, edad de madurez, fecundidad, tamaño de crías, cuidado parental, posición en la columna de agua y gremio trófico) para evaluar el grado de alteración en la estructura de los atributos (i.e. estructura funcional) de cada ensamblaje tras el paso de disturbios ambientales. Con esto, los autores demostraron que un incremento en la dominancia de especies con atributos vulnerables ante alteraciones climáticas

hizo más susceptibles a las comunidades ante un cambio ambiental, mientras que comunidades con mayor redundancia de atributos fueron más resistentes, demostrando el potencial y capacidad de amortiguamiento de la redundancia de atributos en ambientes naturales y diversos.

Otro estudio realizado por D'agata et al. (2014) evaluó el efecto de la densidad de los establecimiento humanos sobre la diversidad taxonómica, filogenética y funcional de peces de las familias Chaetodontidae y Labridae en 17 islas del Pacífico. Caracterizó a las especies a través de seis atributos (talla máxima, tipo de dieta, grado de residencia, periodo de actividad, comportamiento gregario y posición en la columna de agua) y basándose en el índice de entropía cuadrática como estimador de la diversidad funcional del ensamblaje. Encontraron que, tanto la diversidad funcional como filogenética, presentan una disminución drástica y no lineal ante la presencia de establecimientos humanos, mientras que la riqueza taxonómica disminuye de manera lineal. Con esto, destacaron la elevada susceptibilidad de los sistemas arrecifales ante la pérdida de especies con funciones de importancia ecológica, como resultado de establecimientos y actividades humanas en la cercanía de estos ecosistemas.

En el caso del Pacífico Oriental Tropical (POT), Ramírez-Ortiz et al. (2017) realizaron una caracterización funcional de 257 especies de peces e invertebrados en 18 sitios del POT. Obtuvieron un total de 27 grupos morfofuncionales a partir de diversos atributos funcionales basados en el nivel trófico, talla máxima, taxonomía y medidas morfométricas. Dentro de sus principales resultados destacan a la provincia mexicana como la de mayor diversidad funcional, así como de una elevada biomasa y riqueza de los grupos o entidades funcionales de las provincias de Cortés e islas oceánicas, y con tendencia negativa en la riqueza funcional hacia los trópicos.

Por su parte, Rincón-Díaz et al. (2018) documentaron la variabilidad espacio-temporal de las funciones tróficas de un ensamblaje de peces arrecifales en un Área Marina Protegida (*Buck Island Reef National Monument*) en las Islas Vírgenes de los Estados Unidos entre 2002 y 2010. Para ello, emplearon seis atributos (posición en la columna de agua, comportamiento gregario, periodo de actividad, áreas de alimentación, nivel trófico y amplitud de dieta) para la categorización de 95 especies de peces arrecifales, calculando la riqueza, dispersión y equidad funcional del ensamblaje. Sus principales hallazgos se centraron en un alto grado de singularidad funcional (i.e. *functional uniqueness*) en el ensamblaje, implicando un alto riesgo de pérdida de funciones ecológicas ante la pérdida de especies, como aquella registrada en su estudio derivado de un evento de blanqueamiento coralino masivo en la región. A su vez, destacaron que la organización trófica del ensamblaje no logró retornar a su estado original, previo al evento de blanqueamiento, aún después de 5 años de relativa estabilidad.

Por otra parte, en México destacan algunos estudios realizados como el de Villéger et al. (2010) en donde se evaluó el efecto de las perturbaciones antropogénicas sobre la estructura funcional de la comunidad íctica de la Laguna de Términos (Campeche, México) a través de 16 atributos morfofuncionales para el cálculo de riqueza, equidad y divergencia funcional, así como el grado de especialización ecológica de la comunidad. Con ello, detectaron que las perturbaciones ambientales a lo largo de 18 años generaron un incremento en la riqueza taxonómica, pero una disminución en la biomasa, riqueza, divergencia y especialización funcional del ensamblaje, resaltando la utilidad de la diversidad funcional como enfoque complementario para la evaluación del efecto de perturbaciones sobre comunidades y ensamblajes marinos.

Adicionalmente, Olán-González et al. (2020) realizaron una comparación de la diversidad de peces arrecifales entre cuatro localidades del Atlántico y del Pacífico mexicano (dos localidades en cada costa), empleando seis atributos (talla máxima, movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición en la columna de agua y dieta) para el cálculo de la riqueza, dispersión y originalidad funcional. Con ello, registraron que las localidades del Pacífico presentaron igual o mayor diversidad funcional que las localidades del Atlántico, a pesar de tener una menor riqueza taxonómica.

Para el caso específico del Pacífico mexicano, Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera (2016), evaluaron la redundancia y diversidad funcional en cuatro localidades. La delimitación de grupos funcionales se realizó a través de análisis morfométricos y ecomorfológicos en la forma corporal y dieta de 117 especies de peces arrecifales. Distinguieron seis grupos tróficos subdivididos en 19 grupos funcionales, encontrando una elevada redundancia ecológica y funcional para las localidades de estudio y una independencia entre la diversidad de especies y la cobertura coralina de la región. Finalmente, destacan que la combinación de atributos morfológicos y tróficos producen una clasificación más efectiva de grupos funcionales.

Dentro del GC, Olivier et al. (2018) analizaron la diversidad taxonómica y funcional de 28 de sus islas del desde una perspectiva biogeográfica. Emplearon seis atributos (longitud total, movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición vertical en la columna de agua y dieta) para la categorización de 293 especies y cálculo de la redundancia, sensibilidad y sobre-redundancia funcional (i.e. *functional over-redundancy*). Dentro de sus resultados principales, destacan la porción sur de la región central del GC como la de mayor riqueza taxonómica, diversidad funcional y abundancia de organismos, así como una divergencia funcional entre las porciones norte y sur del golfo, explicada por una heterogeneidad oceánica a lo largo del GC, con mayores fluctuaciones climáticas en la porción norte, mientras que en la porción sur dominan condiciones más estables y tropicales.

En lo que respecta al estudio de la diversidad funcional de peces en la porción sur del GC, destacan estudios como el de Reyes-Bonilla y Alvarez-Filip (2008), quienes realizaron una comparación de la estructura y diversidad funcional del arrecife de Cabo Pulmo entre 1987 y 2003. Basándose en 8 atributos (nivel trófico, tipo de huevo, longitud total, relación entre longitud de maxila y longitud de la cabeza, forma de la aleta caudal, relación entre longitud estándar y altura corporal, residencia y posición en la columna de agua) agruparon a 47 especies de peces en seis grupos funcionales. Dentro de sus resultados principales destacan que, a pesar de un cambio en la estructura comunitaria entre 1987 y 2003, la diversidad taxonómica y funcional permanecieron estables. A su vez, resaltan dicho hallazgo como evidencia de una elevada redundancia ecológica y funcional del arrecife, así como una elevada capacidad de persistencia y estabilidad.

En lo que respecta al estudio de la diversidad funcional de peces arrecifales en el PNZMAES, Ramírez-Ortiz et al. (2020) evaluaron la diversidad funcional de 101 especies de peces entre 2005 y 2017, categorizándolos a través de seis atributos (talla, movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición en la columna de agua y dieta) para el cálculo de la riqueza, dispersión y originalidad funcional. Dentro de sus resultados más importantes, destacan un incremento en la biomasa total de organismos, derivado de un incremento en la talla promedio de especies no comerciales, pero una disminución en la riqueza taxonómica y funcional, implicando el riesgo de pérdida de funciones ecológicas a través de la extinción local de especies. De igual manera, a través de la implementación de sus tres índices funcionales, los autores destacaron que el PNZMAES funciona como una unidad con una estructura funcional dinámica, implicando la ausencia de diferencias significativas entre las zonas con distintos niveles de protección (zonas núcleo y zonas de amortiguamiento).

Finalmente, Ramírez-Ortiz et al. (2022) evaluaron la riqueza, abundancia y diversidad funcional de peces arrecifales en tres Áreas Marinas Protegidas: una Reserva Marina (Cabo Pulmo) y dos Áreas Marinas Multiuso (Parque Nacional Bahía de Loreto y Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo) entre 2005 y 2017. Para ello, calcularon tres índices funcionales (riqueza, dispersión y originalidad) basándose en seis atributos (talla, movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición en la columna de agua y dieta). Ante esto, detectaron que la Reserva Marina de Cabo Pulmo) presentó mayor estabilidad en riqueza de especies, densidad y diversidad funcional que las Áreas Marinas Multiuso de Loreto y Espíritu Santo. Por su parte, éstas mostraron declives temporales en riqueza de especies (17 y 12 especies perdedoras, respectivamente) y riqueza funcional, así como un incremento en dispersión funcional. Tales declives en la densidad de organismos fueron atribuidos tanto a factores ambientales

(anomalías de temperatura y clorofila), como antropogénicos (pesca, turismo y densidad poblacional costera).

1.2 Justificación

La diversidad funcional es un enfoque complementario al estudio taxonómico de la biodiversidad. Este enfoque implica el entendimiento de ensamblajes, comunidades y ecosistemas basándose en la función ecológica de los organismos, en lugar de su taxonomía o historia evolutiva (Petchey y Gaston, 2006). Para ello, existen múltiples técnicas con las cuales se pretende conocer la función ecológica de los organismos, cada una de ellas con sus respectivas ventajas y limitantes. Ante el panorama de un incremento en las anomalías climáticas en la región (Robinson et al., 2020), así como la falta de beneficios evidentes a través de las métricas tradicionales y algunos índices funcionales ya implementados para el PNZMAES (Ramírez-Ortiz et al., 2020), resalta la importancia de analizar la resistencia ecológica del ensamblaje de peces en el PNZMAES a través de los cambios en su estructura funcional durante el periodo temporal de 2005 – 2020, así como su relación con las condiciones ambientales de la región.

1.3 Hipótesis

Dado que el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo se considera como una unidad funcionalmente dinámica (Ramírez-Ortiz et al., 2020), se espera que el ensamblaje de peces óseos sea ecológicamente resistente ante la tendencia detectada para el golfo de California de un aumento en la temperatura superficial del mar y una disminución en la productividad primaria. Por lo tanto, la tendencia temporal de cambio en la estructura de atributos a lo largo del periodo de estudio no será estadísticamente distinta de cero.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Evaluar la resistencia ecológica del ensamblaje de peces arrecifales de la Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo, analizando los cambios en su estructura funcional durante el periodo 2005 - 2020.

1.4.2 Objetivos específicos

- 1) Elaborar la matriz funcional para el ensamblaje con base en siete atributos: longevidad, longitud máxima, grado de movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición vertical en la columna de agua y gremio trófico.
- 2) Calcular los índices de riqueza, equidad y divergencia funcional a lo largo del periodo de estudio, con resolución temporal mensual y anual.
- 3) Cuantificar la resistencia ecológica del ensamblaje (cambios en la estructura de atributos o estructura funcional) a través del desplazamiento del centro de gravedad a lo largo del periodo de estudio.
- 4) Evaluar la relación entre la resistencia ecológica y las condiciones ambientales correspondientes al periodo de estudio, a través de modelos lineales generalizados y modelos aditivos generalizados.

Capítulo 2. Materiales y métodos

2.1 Área de estudio

El Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNZMAES) se encuentra localizado en la región suroeste del GC, frente a las costas de la ciudad de La Paz, Baja California Sur (entre los 24°43'00" y 24°22'44" N y los 110°26'58" y 110°17'11" W). La zona rodea al Complejo Insular de Espíritu Santo (CIES), el cual forma parte del Área de Protección de Flora y Fauna Islas del Golfo de California, y se integra por dos islas mayores (Espíritu Santo, con 83.08 km²; La Partida, con 18.13 km²), tres islotes mayores (La Ballena, con 0.396 km²; El Gallo, con 0.057 km²; La Gallina, con 0.046 km²) y tres islotes menores (sin nombramiento oficial, con 0.017 km²) (CONANP, 2000). El PNZMAES fue decretado Parque Nacional (Figura 1) el 10 de mayo de 2007 debido a su elevada importancia económica y ecológica para la región, con el objetivo de conservar los ecosistemas y preservar los servicios ecosistémicos del área, así como permitir el uso y aprovechamiento sustentable de los recursos naturales (CONANP-SEMARNAT, 2014). El área de protección abarca una superficie de 486.54 km², distribuidos en dos zonas poligonales: el Polígono General Espíritu Santo (que rodea a las islas Espíritu Santo y La Partida, con 477.49 km²) y el Polígono General El Bajo de Espíritu Santo (con 9.05 km²) (DOF, 2007). A su vez, el Polígono General Espíritu Santo alberga tres zonas núcleo (6.66 km²), y una zona de amortiguamiento (470.83 km²), la cual se subdivide en subzonas de aprovechamiento sustentable de los recursos naturales (449.14 km²), de uso tradicional (21.63 km²), y una de uso público (0.06 km²) (CONANP-SEMARNAT, 2014).

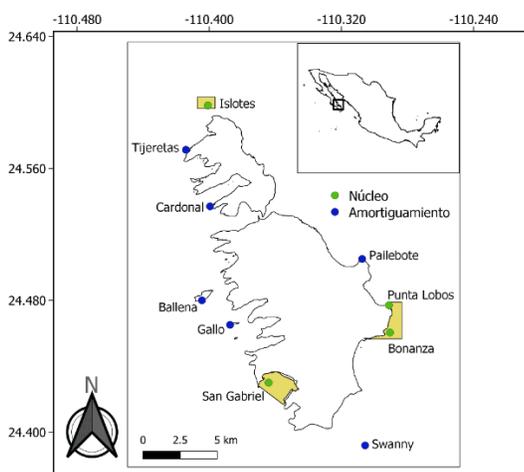


Figura 1. Sitios de monitoreo en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo según su nivel de protección. Polígono rectangular: límite del Parque Nacional. Polígonos amarillos áreas núcleo.

La importancia del PNZMAES radica en la gran heterogeneidad de hábitats (manglares, bahías, playas, fondos arenosos, arrecifes rocosos y mantos de rodolitos, entre otros) y la gran diversidad de especies marinas que alberga, con los peces arrecifales como uno de los grupos con mayor diversidad e importancia, registrando aproximadamente 121 especies en la zona (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Reyes-Bonilla et al., 2007; Ramírez-Ortiz et al., 2020). La diversidad del PNZMAES es tal que se considera un Área de Importancia Biológica (CONABIO, 2009), así como una de las regiones del GC con mayor diversidad de especies y funciones ecológicas (Olivier et al., 2018).

La región sur del GC se caracteriza por la confluencia de tres masas de agua: agua del GC, agua superficial ecuatorial y agua subsuperficial subtropical (Espinosa-Carreón y Valdez-Holguín, 2007), las cuales provocan condiciones oligotróficas: bajas concentraciones de nutrientes y oxígeno disuelto en la zona eufótica, baja salinidad, alta temperatura y baja productividad primaria (Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). A mayor detalle, el PNZMAES se caracteriza por la influencia de las masas de agua de la Bahía de La Paz al oeste y por las aguas del GC el este (CONANP, 2000). El rango de variación en la temperatura superficial del mar permite definir dos temporadas a lo largo del año (fría y cálida), con valores mínimos habituales de 20°C a finales de invierno (febrero) y valores máximos de 30°C a mediados de verano (agosto) (Reyes-Salinas et al., 2003). Los valores de salinidad varían en los primeros metros de profundidad, entre las 34.95 y 35.74 ppm (CICIMAR, 2000). La productividad primaria del PNZMAES oscila entre los 0.15 mg *Chl-a*/m³·d (marzo) y 0.4 mg *Chl-a*/m³·d (noviembre) (CONANP, 2000), siendo atribuida principalmente a la producción regenerada (aquella basada en el nitrógeno reciclado biológicamente dentro de la zona eufótica) (Escalante et al., 2013).

Debido a su ubicación geográfica el PNZMAES recibe la influencia de diversos fenómenos climatológicos, dentro de los cuales destacan El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) y ciclones tropicales de la región (CONANP-SEMARNAT, 2014). Durante su fase cálida el ENSO provoca un incremento en la temperatura superficial de la región (Lavín et al., 2003), intensificando las condiciones oligotróficas y estratificación de la columna de agua y disminuyendo la productividad primaria de la zona (González-López y Siqueiros-Beltrones, 1990; Espinosa-Carreón y Valdez-Holguín, 2007; Escalante et al., 2013). Por su parte, los ciclones tropicales son una de las perturbaciones más importantes que afectan la región, con Baja California Sur como uno de los estados más afectados por perturbaciones tropicales del Pacífico noroeste (Subgerencia de Pronóstico Meteorológico, <https://smn.conagua.gob.mx/>) existiendo precedentes de modificaciones a los perfiles de

playa, alteraciones a parches coralinos y acumulación de basura como resultado del paso de este tipo de perturbaciones (CONANP-SEMARNAT, 2014).

2.2 Trabajo de campo

La recolecta de información referente al ensamblaje de peces arrecifales se realizó como parte del programa de monitoreo para el PNZMAES, a cargo de la Sociedad de Historia Natural Niparajá, A. C. para los años 2005 – 2014 y 2017 – 2020 (FOO.DRPBCPN.IGCBS.PNZMAES.-245-17), así como a cargo de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) para los años 2015 (PROMOBI/IGCBCS/003/2015) y 2016 (CONANP/PROMANP/MB/DRPBCPN/02/2016). Para ello, se realizaron censos visuales submarinos (CVS) paralelos a la línea de costa en 10 sitios (Figura 1) durante la temporada fría y cálida, a una profundidad máxima de 20 m. En cada sitio se realizaron entre dos y 24 censos por año. Los censos fueron realizados a través de transectos de banda, de 30 m de longitud y 2 m de ancho (1 m a cada lado del transecto), resultando en un área de censado de 60 m². En cada transecto se registraron las especies, abundancias y tallas (clases de talla a intervalos de 5 cm) de los peces arrecifales dentro de las ventanas de observación. Los CVS son una de las técnicas más empleadas de manera rutinaria para el censado de especies altamente móviles o conspicuas. Sin embargo, estos tienen la desventaja de presentar un sesgo en la detección de especies que ya sea por sus tallas, morfología o comportamiento, son consideradas como crípticas, al ser difíciles de detectar e identificar, encontrándose usualmente escondidas u ocultas entre comisuras y huecos en el sustrato (Smith-Vaniz et al., 2006). Algunos autores han definido como especies crípticas aquellas cuyos adultos tienen tallas pequeñas (< 5 cm) y presentan algún tipo de cripsis (i.e. patrones o estructuras morfológicas que hagan al organismo poco conspicuo al ojo humano). De manera similar, algunas familias taxonómicas son consideradas como crípticas cuando más del 10% de sus especies tienen tallas promedio menores a los 5 cm de longitud total (LT) (Brandl et al., 2018). Sin embargo, es difícil generalizar, ya que existen especies con tallas menores a 5 cm con coloraciones conspicuas (caso de *Elacatinus puncticulatus*, *Lythrypnus dalli*, entre otros), o con tallas mayores, pero con hábitos crípticos (familias Muraenidae, Holocentridae, entre otras).

En este contexto, y con la intención de evitar sesgo, se excluyeron aquellos registros de especies pertenecientes a las familias Apogonidae, Chaenopsidae, Congridae, Gobiidae, Holocentridae, Muraenidae y Scorpaenidae y se conservaron aquellos de especies potencialmente crípticas, pero consideradas como conspicuas, pertenecientes a las familias Cirrhitidae, Diodontidae, Serranidae, Synodontidae, Tetraodontidae y Tripterygiidae.

Los nombres científicos de las especies fueron corroborados y corregidos (según fuera el caso) basándose en el Catálogo de Peces de Eschmeyer, disponible en su versión web: <https://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.

2.3 Trabajo de gabinete

2.3.1 Estimación y análisis de biomasa por transecto

La información fue sintetizada en una matriz de datos (Excel v.2013). Se estimó la biomasa del ensamblaje de peces por transecto a través de la relación longitud – peso, dada por la fórmula $W = aL^b$, donde W representa el peso del organismo (g), L la longitud del organismo (cm) y los parámetros a y b siendo los coeficientes de crecimiento de cada especie, tomados de FishBase (Froese y Pauly, 2021) para cada caso. Los datos fueron visualizados mediante la librería *ggplot2* (Wickham, 2016) dentro del programa RStudio v1.4.1106 (RStudio Team, 2021).

Se estimó la biomasa total de organismos por transecto con la finalidad de emplear un análisis de varianza permutacional (PERMANOVA) y determinar si existían diferencias significativas entre los años de estudio. Dicho análisis realiza una partición geométrica de la varianza de una nube de datos multivariados en respuesta a uno o más factores, mediante un diseño experimental de tipo análisis de varianza (ANOVA). Se basa en matrices de distancia (métricas y no métricas) de las variables de interés, realizando un análisis de permutaciones sobre éstas. Se considera una prueba semiparamétrica (no asume ninguna distribución de los datos) y se basa el valor calculado de una pseudo-F, así como en el valor de p permutado para la prueba de hipótesis (H_0 : no hay diferencias entre las posiciones de los centroides de los grupos) (Anderson, 2005; Anderson y Walsh, 2013).

El PERMANOVA fue realizado en el programa PRIMER (v6.1.16) y PERMANOVA+ (v1.0.6) y se basó en el índice de similitud de Bray-Curtis, analizando la biomasa total por transecto en respuesta al factor año (factor fijo), con una suma de cuadrados de tipo III (parcial), con método de permutación no restringida de datos brutos y empleando 999 permutaciones. Se empleó este mismo diseño para las pruebas pareadas entre los años, analizando por diferencias significativas para cada caso.

Posteriormente, la tendencia temporal en el promedio anual de biomásas totales por transecto fue analizada mediante un análisis de regresión simple empleando la función *lm()* en el programa RStudio v1.4.1106 (RStudio Team, 2021). Se inspeccionaron visualmente los residuales para el cumplimiento del supuesto de normalidad con la función *plotNormalDensity()* de la librería “*rcompanion*” (Mangiafico, 2020) así como con la prueba de Shapiro-Wilk (función *shapiro.test()*). Adicionalmente, se comprobó el cumplimiento del supuesto de homocedasticidad en éstos mediante la prueba de Breusch-Pagan con la función *pbtest()* de la librería “*lmtest*” (Hothorn et al., 2022).

2.3.2 Diversidad funcional

Los procedimientos y análisis elaborados en este apartado fueron realizados a través del programa RStudio v1.4.1106 (RStudio Team, 2021) implementando la librería *mFD* (Magneville et al., 2022), a menos de que se especifique el uso de una librería distinta.

2.3.3 Matriz de atributos

Dentro del estudio de la ecología funcional, se considera que uno de los pasos de mayor importancia es la elección del número, tipo y clasificación de los atributos con los cuales se caracterizarán las especies. Dichos atributos son características de la especie (morfológicas, fisiológicas, etológicas, etc.), medidas a nivel individuo (aunque usualmente generalizadas a nivel de especie) y que se consideran relacionadas directa o indirectamente con su aptitud y éxito de supervivencia (Violle et al., 2007). Para el presente estudio, se eligieron siete atributos por su relación con procesos ecológicos de importancia, de los cuales seis han sido implementados exitosamente en estudios previos (Olivier et al., 2018; Ramírez-Ortiz et al., 2020). Dichos atributos fueron: longevidad, longitud máxima, movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición vertical en la columna de agua y gremio trófico. La información de los atributos fue consultada en bases de datos digitales especializadas como *FishBase* (www.fishbase.org), y *Shorefishes of the tropical Eastern Pacific* (<https://biogeodb.stri.si.edu/sfstep/en/pages>). Cuando la información de los atributos para las especies no se encontraba disponible en dichas bases, esta fue consultada en literatura especializada, buscando información para la especie en cuestión o especies similares.

- **Longevidad:** variable cuantitativa continua. Los valores fueron obtenidos directamente de la herramienta de historia de vida disponible en *FishBase* (www.fishbase.org) para cada especie. Esta corresponde a la edad máxima teórica para una especie, estimada a través de su tasa de crecimiento individual (k) y longitud infinita (L_{∞}), parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy (Froese y Pauly, 2021). Este atributo provee información correspondiente a la historia de vida de cada especie, así como de su susceptibilidad y capacidad adaptativa como individuo y población ante cambios ambientales de distintas escalas temporales (Pecuchet et al., 2017).
- **Longitud máxima:** variable cuantitativa continua, obtenida directamente a través de los valores reportados para cada especie en *FishBase* (www.fishbase.org). Este atributo funge como indicador de los requerimientos energéticos de una especie, así como de las relaciones depredador – presa, ya que a mayor talla corporal los peces tenderán a poseer una mayor apertura bucal, permitiéndoles alimentarse de presas de mayores tallas (Ansell et al., 1998; Costa, 2009). Adicionalmente, las tasas de mortalidad tienden a ser mayores para especies pequeñas, así como la tolerancia a cambios térmicos es mayor en peces arrecifales de grandes tallas (Ospina y Mora, 2004; Mouillot et al., 2014).
- **Movilidad:** variable cualitativa ordinal, clasificada en dos categorías: especies con movilidad baja (territoriales o crípticas) y especies móviles con amplios rangos de desplazamiento. El atributo sirve como indicador de los requerimientos energéticos, con especies móviles requiriendo mayor energía por unidad de biomasa que especies con movilidad baja (Norman y Jones, 1984; Mouillot et al., 2014). Adicionalmente, este atributo indica el rango de alcance de los servicios ecológicos de una especie, así como el grado de vulnerabilidad ante cambios o afectaciones locales (Morales-de-Anda et al., 2020).
- **Periodo de actividad:** variable cualitativa nominal, definida como el periodo durante el cual desempeñan sus actividades alimenticias y clasificada en dos categorías: diurno y nocturno. Este atributo sirve como indicador de aspectos tróficos de la especie, como el tipo de presas a las cuales tiene acceso, así como interacciones depredador – presa (i.e. especies nocturnas evaden depredadores durante el día y viceversa) (R. J. Fox y Bellwood, 2011).
- **Comportamiento gregario:** variable cualitativa ordinal clasificada en tres categorías: organismos solitarios, viviendo en pares y viviendo en grupos (>3 individuos). Este atributo provee información referente al grado de defensa ante depredadores (organismos en grupos con menor probabilidad

de depredación que solitarios), así como de la escala de sus procesos ecológicos (organismos en grupos con mayor escala e influencia en procesos, como reciclaje de nutrientes) (Hoare et al., 2000; Stier et al., 2013).

- **Posición vertical en la columna de agua:** variable cualitativa ordinal clasificada en tres categorías: bentónicos, bentónicos-pelágicos y pelágicos. El atributo provee información de gran importancia sobre el nicho ecológico que utiliza cada especie, ya que determina el tipo de recursos alimenticios disponibles, así como el grado de participación en la transferencia de nutrientes a través de la columna de agua (Bellwood et al., 2006).
- **Gremio trófico:** variable cualitativa nominal basada en los principales integrantes de sus dietas, clasificada en tres categorías: consumidores primarios (herbívoros y omnívoros), invertívoros (zooplancton, macroinvertebrados sésiles y móviles) y piscívoros. El gremio trófico provee información complementaria sobre el nicho ecológico de las especies, interacciones tróficas con otros integrantes de la comunidad y nivel de impacto en el reciclaje de nutrientes (Bellwood et al., 2006; Mumby et al., 2006).

Esta información fue recopilada para cada una de las especies del ensamblaje, sintetizándola a manera de matriz de “especies x atributos”, donde las filas representan las especies y las columnas representan cada uno de los siete atributos considerados.

2.3.4 Índice de similitud

La representación del ensamblaje en el espacio funcional parte de la estimación de la distancia entre los pares de especies, con base en sus valores para cada uno de los atributos considerados. Debido a que estos se basaron en variables cualitativas (nominales y ordinales) y cuantitativas, se utilizó el índice de similitud de Gower (Gower, 1971; Podani y Schmera, 2006). Este índice presenta la ventaja de permitir el uso de variables de distinta naturaleza, ser insensible al cambio de escala y no considerar la ausencia de especies en dos muestras en su cálculo, evadiendo la problemática del doble cero (Ricotta y Podani, 2017). Esta última consiste en la consideración de la ausencia de una especie en dos muestras como un indicador de similitud entre éstas (Legendre y Legendre, 2012). Tal interpretación no solo es riesgosa, si no usualmente incorrecta, ya que la ausencia de cualquier especie en alguna muestra puede deberse a una multitud de razones, siendo correcto inferir que dos muestras son similares por no presentar alguna

especie (Clarke et al., 2006). La matriz de similitud fue obtenida en el programa RStudio, implementando la librería *Vegan* (Oksanen et al., 2013).

2.3.4.1 Índices funcionales

Se estimaron tres índices funcionales propuestos por Villéger et al. (2008), los cuales describen cada faceta de la diversidad funcional de un ensamblaje, distribuido en un espacio funcional multidimensional: riqueza, equidad y divergencia funcional.

- **Riqueza funcional (FRic):** representa el volumen del espacio funcional ocupado por el ensamblaje en un espacio n -dimensional. Este volumen se representa usualmente por medio de envolventes convexas (i.e. *convex hulls*) en planos bidimensionales, donde los vértices representan especies con valores extremos en el espacio funcional (Villéger et al., 2008).
- **Equidad funcional (FEve):** describe la equidad u homogeneidad en la distribución de las abundancias en el espacio funcional (Mason et al., 2005). Este índice oscila entre 0 y 1, tomando valores cercanos a 1 cuando las distancias entre los pares de especies más cercanas son idénticas y cuando las especies tienen las mismas biomásas (Villéger et al., 2008). Esta se calcula transformando la distribución de las especies en el espacio funcional n -dimensional a una distribución bidimensional, empleando el árbol de expansión mínimo (*minimum spanning tree*), el cual consiste en el árbol que une a todas las especies del ensamblaje con la longitud acumulada de ramas más baja (Mouillot et al., 2005).

Inicialmente, se calcula equidad ponderada para cada rama del árbol de expansión mínimo:

$$EW_l = \frac{dist(i,j)}{w_i+w_j} \quad (1)$$

Donde

EW_l : equidad ponderada de la rama l .

$dist(i, j)$: distancia euclidiana entre la especie i y la especie j .

w_i, w_j : biomasa relativa de la especie i o j .

Posteriormente, se obtiene la equidad ponderada parcial a través de la división de la equidad ponderada entre la sumatoria de esta para todas las ramas del árbol de expansión mínimo:

$$PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{S-1} EW_l} \quad (2)$$

Donde

PEW_l : equidad ponderada parcial.

Finalmente, la equidad funcional se obtiene de la forma:

$$FEve = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min\left(PEW_l, \frac{1}{S-1}\right)^{-\frac{1}{S-1}}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (3)$$

Donde

$FEve$: equidad funcional.

PEW_l : equidad ponderada parcial.

$\frac{1}{S-1}$: valor que tomarían las equidades ponderadas parciales si existiera una equidad perfecta en la distribución de las biomasa de las especies en el árbol de expansión mínimo.

- **Divergencia funcional (FDiv)**: representa de qué manera se distribuyen las biomasa en los ejes del espacio funcional, dentro del rango del espacio ocupado por el ensamblaje (Mason et al., 2005). La divergencia es baja o tiende a cero cuando las especies más abundantes se encuentran cercanas al centro de gravedad (CG) del espacio funcional. De manera contraria, la divergencia será alta y tenderá a uno cuando las especies más representativas (abundantes) se encuentren alejadas del CG (Villéger et al., 2008). En otras palabras, la divergencia funcional se relaciona con la manera en la que las abundancias (o biomasa) se encuentran distribuidas dentro del volumen del espacio funcional n -dimensional ocupado por el ensamblaje. Para que su cálculo sea independiente del volumen del espacio funcional ocupado, primero se calculan las coordenadas

del CG de las especies que representan los vértices de la envolvente convexa, después se calcula la distancia euclidiana de cada especie hacia el CG. Posteriormente, se calculan las sumatorias (en valores absolutos y relativos) de las desviaciones ponderadas por biomasa y finalmente se utilizan dichas variables obtenidas para el cálculo de la divergencia funcional (para el desglose completo de fórmulas consultar Villéger et al., 2008).

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}} \quad (4)$$

Donde

FDiv: divergencia funcional.

Δd : suma de las desviaciones ponderadas por abundancias (o biomasa).

$\Delta|d|$: valor absoluto de la suma de las desviaciones ponderadas por abundancias (o biomasa).

\overline{dG} : distancia media de las especies al CG.

La estimación de los índices se basa inicialmente en una reducción en la dimensionalidad del espacio funcional, que se lleva a cabo por medio de un análisis de coordenadas principales (PCoA). Dicho análisis transforma una matriz de distancia entre pares de especies (basada en una matriz de “especies x atributos”) a ejes sintéticos (eigenvalores) de un espacio multidimensional (De Bello et al., 2021). Esto permite la ubicación de elementos (i.e. especies) en el plano cartesiano con dimensionalidad reducida, pero conservando en la mayor medida posible las relaciones de distancia entre los elementos (Legendre y Legendre, 2012). Adicionalmente, los índices de equidad y divergencia funcional consideran las biomasa de las especies del ensamblaje a través de una matriz de “ensamblajes x especies”, para su representación en el espacio funcional.

Existen diversas métricas para la estimación del número de dimensiones requeridas para una adecuada representación del ensamblaje en el espacio funcional (Mouillot et al., 2021). Dentro de estas, destaca la métrica propuesta por Maire et al. (2015), la cual compara las desviaciones absolutas promedio (MAD, por sus siglas en inglés) entre las distancias pareadas originales y las distancias euclidianas finales en el espacio funcional. Con base en esto, la mejor dimensionalidad fue aquella que resultó en la mínima MAD entre las distancias originales y aquellas del espacio euclidiano del PCoA. La estimación de la calidad del espacio

funcional se realizó por medio de la función *quality.fspaces()*, representándolo de manera gráfica con la función *funct.space.plot()*, con ambas funciones contenidas dentro de la librería *mFD* (Magneville et al., 2022) en el programa RStudio. El número de dimensiones para la estimación de los índices funcionales se eligió basándose en cuatro variaciones de la métrica y desde dos y hasta nueve dimensiones (Maire et al., 2015; Magneville et al., 2022).

Los índices funcionales se estimaron por medio de la función *alpha.fd.multidim()* a dos niveles de resolución: 1) A nivel mensual (considerando la mediana de biomasa de las especies en los transectos de cada mes de monitoreo), para una evaluación nítida de las tendencias temporales. En el caso de monitoreos que abarcaron finales e inicios de dos meses consecutivos, estos fueron asignados al mes durante el cual se realizó el mayor número de monitoreos. 2) A nivel anual (considerando la mediana de biomasa de las especies en los transectos de cada año), para una evaluación general de las tendencias temporales, así como para la estimación de los CG (i.e. centroides ponderados por biomasa) de cada uno de los años de estudio.

El análisis de las tendencias temporales de los índices funcionales se realizó empleando la resolución mensual y anual para el PNZMAES. Dichos índices fueron calculados con base en la matriz de atributos de las especies, así como en las medianas de biomasa para las especies registradas en los transectos de cada uno de los meses y años de monitoreo a lo largo del periodo de estudio, respectivamente. Con la finalidad de detectar valores anómalos (por arriba o por debajo de una desviación estándar), los índices fueron estandarizados (media = 0 y desviación estándar = 1) mediante la fórmula:

$$Z = \frac{x_i - \mu}{\sigma} \quad (5)$$

Donde

Z: valor estandarizado

x_i : i-ésimo valor de la distribución de datos.

μ : media de la distribución de datos.

σ : desviación estándar de la distribución de datos.

Una vez estandarizados, se analizó la tendencia temporal de los índices mediante análisis de regresión lineal simple, empleando la función *lm()* en el programa RStudio v1.4.1106. Se inspeccionaron visualmente los residuales para el cumplimiento del supuesto de normalidad con la función *plotNormalDensity()* de la librería *rcompanion* (Mangiafico, 2022) así como con la prueba de Shapiro-Wilk (función *shapiro.test()*). Adicionalmente, se comprobó el cumplimiento del supuesto de homocedasticidad en éstos mediante la prueba de Breusch-Pagan con la función *pbtest()* de la librería *lmtest* (Hothorn et al., 2022).

2.3.4.2 Resistencia ecológica

Siguiendo el enfoque propuesto por McLean et al. (2019), se estimó la resistencia (i.e. sensibilidad) al cambio en el ensamblaje, de manera que grandes cambios en la estructura de atributos indican baja resistencia (alta sensibilidad), mientras que cambios pequeños indican elevada resistencia (baja sensibilidad). En este sentido, la estructura de atributos (i.e. composición funcional) se considera como el centroide ponderado por la biomasa (i.e. centro de gravedad) de las especies presentes en cada ensamblaje (i.e. año). En otras palabras, la estructura de atributos de un ensamblaje se ve representada por la posición del centro de gravedad (CG) de este, el cual se determina por las especies (y sus atributos) presentes, así como por la cantidad de biomasa de cada especie en dicho ensamblaje. A diferencia del enfoque de McLean et al. (2019), donde se consideran y comparan periodos previos y posteriores a un disturbio, el presente trabajo no segrega el periodo de estudio bajo dichas categorías. En lugar de ello, se considera la resistencia al cambio como el desplazamiento en el espacio funcional de un ensamblaje determinado (2005 – 2020) respecto a un promedio (CG global), bajo la premisa de que el área y periodo de estudio se encuentran bajo la influencia de estrés gradual, mediante el incremento en la temperatura superficial promedio y declive en la productividad primaria con tendencia clara de incremento en intensidad a través del tiempo (Ayala-Bocos et al., 2015; Robinson et al., 2020; Silveyra-Bustamante et al., 2020). En el caso del presente trabajo, la resistencia al cambio fue evaluada a través de la distribución del ensamblaje de peces del PNZMAES (resolución anual) en el espacio funcional, para cada uno de los años de estudio.

Primero, se estimaron los centros de gravedad para los ensamblajes de cada año dentro del periodo de estudio con la función *functcomp()* de la librería *FD* (Laliberté et al., 2014). Posteriormente, y con esta misma función, se estimó el CG global considerando el promedio de biomasa de las especies del PNZMAES a lo largo de todo el periodo de estudio, el cual representa la composición funcional promedio del PNZMAES. De esta manera, el desplazamiento de un ensamblaje (i.e. año) en el espacio funcional respecto

a la composición funcional promedio (i.e. CG global), puede ser usado para cuantificar cambios en la estructura de atributos (alteración en los atributos y especies representativas) a lo largo del tiempo.

Con base en lo anterior, se estimó la resistencia al cambio como la distancia euclidiana entre los centros de gravedad de cada año (2005 – 2020) respecto al global. Lo anterior cuantifica la distancia que cada comunidad se desplazó en el espacio funcional, de manera que años con gran desplazamiento respecto al promedio demuestran menor resistencia, mientras que años con menores movimientos respecto al promedio demuestran mayor resistencia. La distancia euclidiana entre los centros de gravedad de cada año (Figura 2) se estimó mediante la ecuación:

$$d_{(i,l)} = ((x_{i1} - x_{l1})^2 + (x_{i2} - x_{l2})^2 + (x_{i3} - x_{l3})^2)^{1/2} \quad (6)$$

Donde:

$d_{(i,l)}$: distancia entre punto i y punto l .

x : coordenada del punto i o l en cada una de las dimensiones consideradas.

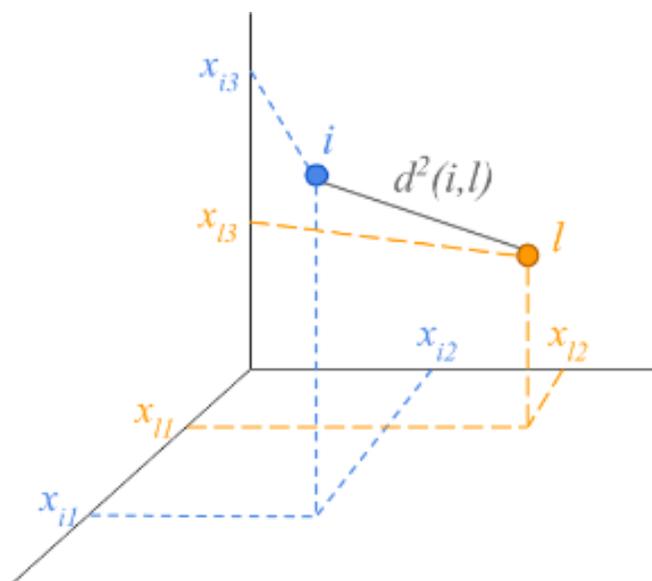


Figura 2. Representación esquemática para el cálculo de la distancia entre dos puntos en un espacio tridimensional (Ecuación 6). Esquema tomado de (Aluja-Banet et al., 2018).

Posteriormente, se evaluó la tendencia temporal de la distancia entre los centros de gravedad de cada año con respecto al CG global por medio de un análisis de regresión simple con la función $lm()$. Se

inspeccionaron visualmente los residuales para el cumplimiento del supuesto de normalidad con la función *plotNormalDensity()* de la librería *rcompanion* (Mangiafico, 2020) así como con la prueba de Shapiro-Wilk (función *shapiro.test()*). Adicionalmente, se comprobó el cumplimiento del supuesto de homocedasticidad en éstos mediante la prueba de Breusch-Pagan con la función *pbtest()* de la librería *lmtest* (Hothorn et al., 2022).

2.3.5 Variables ambientales

Con la finalidad de explorar la relación entre la resistencia ecológica y el ambiente, se eligieron variables ambientales que sirvieran como indicadores directos e indirectos del cambio ambiental en la región y que tuvieran un impacto sobre el ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES:

- **Clorofila *a* superficial (*Chl-a*; mg/m³):** funge como indicador de la disponibilidad de alimento y energía en la base de la red trófica. Determina la estructura comunitaria de un ensamblaje mediante el control trófico de abajo hacia arriba (i.e. *bottom-up*) y juega papel de importancia en el éxito larvario y de reclutamiento en peces (Capuzzo et al., 2018).
- **Carbono inorgánico particulado (PIC, por sus siglas en inglés; mol/m³):** indicador de la concentración de iones de carbono, la cual resulta en alta productividad de organismos calcificantes. Estos son responsables de la formación de estructuras tridimensionales que proveen heterogeneidad de hábitat (requerimiento de importancia para la ictiofauna) y propician el desarrollo de ecosistemas arrecifales (Ramírez-Ortiz et al., 2022).
- **Carbono orgánico particulado (POC, por sus siglas en inglés; mg/m³):** indicador de carbono biogénico, fuente alterna de energía para meso (0.2 – 20 mm) y macro (2 – 20 cm) zooplancton, que a su vez sirve como recurso alimenticio de importancia para peces (Ramírez-Ortiz et al., 2022).
- **Temperatura superficial del mar (SST, por sus siglas en inglés; °C):** seleccionada dado que se sabe que la temperatura puede impactar profundamente a las comunidades de peces marinos, los cuales son sumamente responsivos a cambios en esta variable ambiental, más aún en especies residentes o con bajo rango de desplazamiento (Simpson et al., 2011).

Con la finalidad de contemplar con variables ambientales que expresan el cambio en la temperatura superficial del mar en una mayor escala temporal, se extrajeron los valores mensuales de los índices:

- **Índice multivariado de El Niño (MEI, por sus siglas en inglés):** La Oscilación del Sur El Niño (ENSO) es un estado anómalo y recurrente del Pacífico tropical y sus condiciones atmosféricas. El valor del MEI contempla tanto variables oceánicas como atmosféricas y las agrupa en un solo índice, dando un indicio de la intensidad del ENSO que permite analizar la evolución de sus condiciones a lo largo del tiempo. Valores positivos indican periodos cálidos (El Niño), mientras que valores negativos indican periodos fríos (La Niña) (NOAA, 2018).
- **Oscilación Decadal del Pacífico (PDO, por sus siglas en inglés):** La Oscilación Decadal del Pacífico posee un patrón similar al ENSO, en una mayor escala temporal. También posee fase cálida y fría, donde la cálida se representa por valores positivos e implica SST elevada en la costa del Pacífico y baja en el interior del Pacífico norte. Por otro lado, la fase fría se representa por valores negativos e implica SST elevada en el interior del Pacífico norte y baja en la costa del Pacífico (Mantua, 1999).

2.3.5.1 Extracción de variables ambientales

Las variables ambientales seleccionadas (*Chl-a*, PIC, POC y SST) fueron extraídas de imágenes satelitales (MODIS-Aqua), directamente de la plataforma en línea GIOVANNI (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/>), con resolución temporal mensual y espacial de 4 km. Con el fin de observar con mayor claridad el comportamiento de las variables a lo largo del tiempo, se consideró el rango temporal julio 2002 – septiembre 2021 para todas las variables.

Dado que el PNZMAES rodea al CIES, y con la finalidad de evitar que la zona terrestre generara ruido en los valores de las variables ambientales, estas fueron extraídas empleando cuatro polígonos alrededor del CIES (Tabla 1). Para obtener un valor general de cada variable para el PNZMAES, se promediaron los valores de cada polígono.

Tabla 1. Coordenadas para los polígonos empleados para la extracción de las variables ambientales (*Chl-a*, PIC, POC y SST) para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Coordenadas en unidades decimales.

Polígono	Longitud	Latitud
Superior	-110.598, -110.194	24.612, 24.640
Derecho	-110.299, -110.104	24.402, 24.597

Izquierdo	-110.602, -110.407	24.409, 24.604
Inferior	-110.595, -110.114	24.368, 24.404

Por otro lado, los valores del MEI y PDO fueron consultados directamente en el portal web de la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA, por sus siglas en inglés), disponibles en <https://psl.noaa.gov/enso/mei/> (para el MEI) y <https://www.ncdc.noaa.gov/teleconnections/pdo/> (para el PDO). Los valores de ambos índices fueron posteriormente promediados de manera anual para su uso en los modelos matemáticos.

2.3.5.2 Estandarización de variables ambientales

Se estandarizaron las variables ambientales con la finalidad de analizar patrones y tendencias en sus valores, retirando la influencia de la climatología. Esto se logró empleando la ecuación (5) y considerando el promedio y desviación estándar de cada mes en cuestión (Lluch-Cota et al., 2001).

2.3.5.3 Análisis de tendencias temporales

Se analizaron las tendencias temporales de cada una de las variables ambientales a través de análisis de regresión simple empleando la función *lm()* en el programa RStudio v1.4.1106, considerando un rango temporal que abarca de julio 2002 a septiembre 2021. Las regresiones se basaron en los valores estandarizados mensuales de cada variable. Se inspeccionaron visualmente los residuales para el cumplimiento del supuesto de normalidad con la función *plotNormalDensity()* de la librería *rcompanion* (Mangiafico, 2020). Adicionalmente, se comprobó el cumplimiento del supuesto de homocedasticidad en éstos mediante la prueba de Breusch-Pagan con la función *pptest()* de la librería *lmtest* (Hothorn et al., 2022).

2.3.6 Resistencia ecológica y condiciones ambientales

Con la finalidad de conocer la relación entre las variables ambientales y las condiciones bióticas del ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES, se emplearon modelos lineales generalizados (GLM o GLMs,

por sus siglas en inglés) y modelos aditivos generalizados (GAM o GAMs, por sus siglas en inglés), siendo éstos una extensión de los primeros.

Los GLMs son, a su vez, una extensión de la regresión lineal, con la característica de admitir el uso de variables de respuesta cuya distribución sea distinta a la normal o Gaussiana, pero que pertenezca a la familia exponencial de distribuciones (Zuur et al., 2009). De esta forma, el GLM permite buscar relaciones no necesariamente lineales entre una variable de respuesta y una o múltiples variables predictoras a través de una función de enlace, compatible con la distribución de la variable de respuesta (Cayuela, 2009; Clark, 2019; Molnar, 2020). Se representa con la fórmula:

$$g(E[Y_i]) = \alpha + \beta_1 X_{i1} + \beta_2 X_{i2} + \dots + \beta_k X_{ik} \quad (7)$$

Donde:

$g(\cdot)$: función de enlace, correspondiente al tipo de distribución de la variable de respuesta.

$E[Y_i]$: valor esperado de la variable de respuesta.

α : Intercepto.

β : coeficiente (pendiente) de cada variable predictora.

X : cada una de las variables predictoras.

Se realizó un GLM (mediante la función $glm()$) para conocer la relación entre la resistencia al cambio (distancia euclidiana entre el CG de cada año y el CG de la composición funcional promedio del PNZMAES) y los valores estandarizados promedio de las variables ambientales ($Chl-a$, PIC, POC y SST). Se construyó el modelo considerando una distribución Gaussiana para la variable de respuesta (función de enlace identidad), empleando el método de regresión por pasos hacia adelante (*forward stepwise regression*; función $stepAIC()$), con el cual se inició con un modelo nulo y se fueron generando modelos conforme se añadía cada una de las variables (Dobson y Barnett, 2018).

El mejor modelo fue seleccionado considerando tanto el porcentaje de devianza (i.e. varianza) explicado, como el valor del criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés; función $AIC()$), de manera que conforme su valor sea menor, el ajuste del modelo será mejor (Wood, 2006; Cayuela, 2009).

Adicionalmente, se descartó colinealidad en el modelo final por medio del factor de inflación de la varianza (VIF, por sus siglas en inglés, función *vif()* de la librería *car*) (Fox y Weisberg, 2018), confirmando que cada una de las variables predictoras del modelo final contara con un valor < 5 (Montgomery et al., 2021). Finalmente, la robustez del modelo (normalidad y homocedasticidad) fue analizada visualmente (comportamiento gráfico de los residuales) y estadísticamente (Dobson y Barnett, 2018) mediante las pruebas de Shapiro-Wilk (función *shapiro.test()*) y Breusch-Pagan (función *bptest()*) dentro de la librería *lmtest*) (Dobson y Barnett, 2018), respectivamente.

Por otro lado, los GAMs son una extensión de los GLMs, con la diferencia de buscar relaciones lineales y no lineales entre la o las variables predictoras y la variable de respuesta, sin la necesidad de una función de enlace. Esto se lleva a cabo por medio de funciones suavizadoras para las variables o covariables no lineales de un modelo (Wood, 2006; Clark, 2019). Se expresa mediante la fórmula: $y = f(x) + e$, donde $f(x)$ es la función suavizadora (de una variable predictiva x), conformada por múltiples funciones base y e corresponde al error (Zuur et al., 2009). Si bien, es posible especificar el número de funciones base, también se pueden especificar el número de nodos o puntos de inflexión. Sin embargo, la elección de inflexiones es una decisión subjetiva y dependiente del contexto, siendo generalmente poco recomendado, a diferencia de la elección del número de funciones base (Clark, 2019). Así como en los GLMs, los GAMs requieren especificar el tipo de distribución del error o residuales de la variable de respuesta, así como el uso de variables predictoras que no tiendan a colinealidad o altas correlaciones entre ellas, con la finalidad de no incrementar el error (Zuur et al., 2009).

Se realizaron múltiples modelos exploratorios (función *gam()* de la librería *mgcv*) (Wood y Wood, 2015) con diversas variables de respuesta. De estos, se eligieron 16 modelos como finales (Tabla 2), los cuales buscaron conocer las relaciones entre diversas variables de respuesta y múltiples combinaciones de variables predictoras. Dichos modelos fueron generados excluyendo combinaciones de variables correlacionadas significativamente ($p < 0.05$) (Zuur et al., 2009) mediante el coeficiente de correlación de Pearson (función *pairsrp()* dentro de la librería *pgirmess*) (Giraudoux et al., 2018). Para todos ellos se especificó una distribución Gaussiana para la variable de respuesta (confirmada mediante la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk; función *shapiro.test()*) y el método REML (*Restricted Maximum Likelihood*) por ser el que provee estimaciones no sesgadas para la varianza de los componentes (Alves et al., 2022).

Finalmente, la elección de los modelos se realizó considerando un balance en el nivel de ajuste de la o las curvas suavizadoras y el porcentaje de devianza explicada, el valor del criterio de Akaike mediante la función *AIC()*, la concurvidad (i.e. grado en que una función suavizadora influye sobre las demás) mediante

la función *concurvity()*, así como número adecuado de funciones base mediante la función *gam.check()*; todas estas funciones dentro de la misma librería *mgcv* (Wood y Wood, 2015). Finalmente, la robustez del modelo (normalidad y homocedasticidad) fue analizada visualmente (comportamiento gráfico de los residuales) y estadísticamente (Dobson y Barnett, 2018) mediante las pruebas de Shapiro-Wilk (función *shapiro.test()*) y Breusch-Pagan (función *bptest()*) dentro de la librería *lmtest* (Hothorn et al., 2022), respectivamente.

Tabla 2. Modelos Aditivos Generalizados, realizados. Cada variable hace referencia a los valores anuales a lo largo del periodo de estudio. Resistencia: distancia del centro de gravedad de cada ensamblaje anual respecto al centro de gravedad global. Variables ambientales consideradas con desfase de un año (Keller et al., 2012; Marin-Enriquez y Muhlia-Melo, 2018).

Variable de respuesta	Variable(s) predictiva(s)
Resistencia	Promedios anuales del índice multivariado de El Niño (MEI)
Resistencia	Promedios anuales del índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO)
Resistencia	Biomasa anual de especies herbívoras/detrívoras/omnívoras (HDO) y piscívoras (PIS)
Resistencia	Sumatorias de biomasa anual de especies con dietas invertívoras (IN)
Riqueza funcional	Promedios anuales estandarizados de clorofila <i>a</i> superficial (<i>Chl-a</i>)
Riqueza funcional	Promedios anuales estandarizados de temperatura superficial (SST)
Riqueza funcional	Promedios anuales estandarizados de PIC y POC
Equidad funcional	Promedios anuales estandarizados de clorofila <i>a</i> superficial (<i>Chl-a</i>)
Equidad funcional	Promedios anuales estandarizados de temperatura superficial (SST)
Equidad funcional	Promedios anuales estandarizados de PIC y POC
Divergencia funcional	Promedios anuales estandarizados de clorofila <i>a</i> superficial (<i>Chl-a</i>)
Divergencia funcional	Promedios anuales estandarizados de temperatura superficial (SST)
Divergencia funcional	Promedios anuales estandarizados de PIC y POC
Biomasa total	Promedios anuales estandarizados de clorofila <i>a</i> superficial (<i>Chl-a</i>)
Biomasa total	Promedios anuales estandarizados de temperatura superficial (SST)
Biomasa total	Promedios anuales estandarizados de PIC y POC

Capítulo 3. Resultados

3.1 Análisis de biomasa

Entre 2005 y 2020 se realizaron un total de 1,757 transectos en 10 sitios de buceo del PNZMAES, censando un área total de 105,420 m². De estos, el año más censado fue 2009 (167 transectos; 9.50% del total) seguido por 2014 (142; 8.08%), mientras que 2020 (70; 3.98%) y 2005 (38; 2.16%) fueron los años con menor número de censos (Tabla 3). Debido a cuestiones logísticas, los censos fueron realizados a lo largo de distintas temporadas y fechas a lo largo de los años, englobando un total de 33 meses de censado intermitente, a lo largo del periodo de estudio.

Tabla 3. Número de transectos realizados por año y sitios en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo. ISL: Islotes. TIJ: Tijeretas. CAR: Cardonal. PAI: Pailebote. BAL: Ballena. PLO: Punta Lobos. GAL: Gallo. BON: Bonanza. SGA: San Gabriel. SWA: Swanny.

	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	Total
ISL	4	11	12	12	24	20	20	20	10	22	14	21	15	11	11	10	237
TIJ	2	5	6	6	2	10	10	10	5	10	10	9	5	6	6	5	107
CAR	4	11	10	12	14	10	10	10	5	10	9	10	10	6	6	5	142
PAI	4	11	12	8	23	20	20	20	10	20	20	20	10	11	11	10	230
BAL	4	11	12	12	24	20	20	20	15	19	20	20	10	11	11	10	239
PLO	4	11	12	8	24	20	20	20	15	21	20	20	10	11	11	10	237
GAL	4	11	12	12	14	10	10	10	11	10	9	10	10	5	5	5	148
BON	4	11	12	8	14	10	10	10	10	10	10	10	10	4	5	4	142
SGA	4	11	12	11	14	10	9	10	5	10	10	10	10	6	6	5	143
SWA	4	11	10	8	14	10	9	8	5	10	10	10	5	6	6	6	132
Total	38	104	110	97	167	140	138	138	91	142	132	140	95	77	78	70	1757
Total (%)	2.16	5.92	6.26	5.52	9.50	7.97	7.85	7.85	5.18	8.08	7.51	7.97	5.41	4.38	4.44	3.98	100

Tras el proceso de filtrado por especies crípticas, errores de identificación y registros anómalos, se registraron un total de 400,126 individuos a lo largo del periodo de estudio, pertenecientes a 33 familias y 95 especies. Los años con mayor riqueza específica fueron 2010 (73 especies; 81% del total) y 2011 (70; 78%), mientras que 2019 (56; 62%) y 2013 (55; 61%) registraron el menor número de especies.

En lo que respecta a los valores de biomasa, las 5 especies más representativas fueron *Prionurus laticlavus* (Valenciennes, 1846) con biomasa acumulada de 52,162.98 g/m², *Haemulon maculicauda* (Gill, 1862) con 43,191.58 g/m², *Paranthias colonus* (Valenciennes, 1846) con 29,361.87 g/m², *Mulloidichthys dentatus* (Gill, 1862) con 24,750.23 g/m² y *Mycteroperca rosacea* (Streets, 1877) con 21,803.47 g/m². En conjunto, estas 5 especies acumulan casi el 50% (49.64%) de la biomasa (g/m²) registrada durante el periodo de estudio, mientras que las 16 especies más representativas acumulan más del 80% (81.03%) del total de biomasa registrada (Tabla 4).

Tabla 4. 16 especies representativas en cuanto a valores de biomasa (g/m²) total registrada de 2005 – 2020 en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FR: Frecuencia relativa. FRA: Frecuencia relativa acumulada.

Especie	Biomasa total (g/m ²)	FR	FRA
<i>Prionurus laticlavus</i> (Valenciennes, 1846)	52,162.98	15.12%	15.12%
<i>Haemulon maculicauda</i> (Gill, 1862)	43,191.58	12.52%	27.63%
<i>Paranthias colonus</i> (Valenciennes, 1846)	29,361.87	8.51%	36.14%
<i>Mulloidichthys dentatus</i> (Gill, 1862)	24,750.23	7.17%	43.32%
<i>Mycteroperca rosacea</i> (Streets, 1877)	21,803.47	6.32%	49.64%
<i>Abudefduf troschelii</i> (Gill, 1862)	16,882.60	4.89%	54.53%
<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters, 1869)	16,563.56	4.80%	59.33%
<i>Scarus ghobban</i> Fabricius, 1775	14,151.21	4.10%	63.43%
<i>Holacanthus passer</i> Valenciennes, 1846	13,177.85	3.82%	67.25%
<i>Azurina atrilobata</i> (Gill, 1862)	12,191.50	3.53%	70.78%
<i>Haemulon sexfasciatum</i> Gill, 1862	8,872.88	2.57%	73.35%
<i>Bodianus diplotaenia</i> (Gill, 1862)	6,918.47	2.01%	75.36%
<i>Scarus compressus</i> (Osburn y Nichols 1916)	6,023.66	1.75%	77.10%
<i>Caranx</i> sp.	4,819.34	1.40%	78.50%
<i>Microspathodon dorsalis</i> (Gill, 1862)	4,468.77	1.30%	79.80%
<i>Balistes polylepis</i> Steindachner 1876	4,249.80	1.23%	81.03%

En cuanto al comportamiento de la biomasa a lo largo de los años, el PERMANOVA indicó diferencias altamente significativas entre los años con valor de Pseudo F = 3.42 y *p* permutada = 0.001 (Tabla 5). Las comparaciones pareadas destacaron a 2008, 2017 y 2018 como aquellos de mayores diferencias con respecto al resto de los años (Anexo 1).

Tabla 5. Tabla de resultados del análisis de varianza permutacional (PERMANOVA), analizando diferencias de biomasa entre años (factor fijo) para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo. df: grados de libertad. SS: sumatoria de cuadrados. MS: cuadrados medios.

	df	SS	MS	Pseudo F	<i>p</i> permutada
Año	15	88629	5908.60	3.42	0.001
Residual	1741	3.0073x10 ⁶	1727.30		
Total	1756	3.0959x10 ⁶			

Los años con los máximos valores promedio de biomasa total por transecto fueron 2008 con $300.16 \pm 458.22 \text{ g/m}^2$ (media \pm desviación estándar), seguido por 2020 ($266.90 \pm 518.36 \text{ g/m}^2$) y 2006 ($250.59 \pm 526.70 \text{ g/m}^2$). Por otro lado, los años con los menores promedios de biomasa total por transecto fueron 2005 ($128.64 \pm 166.85 \text{ g/m}^2$), 2009 ($135.06 \pm 164.78 \text{ g/m}^2$), y 2011 ($144.19 \pm 179.71 \text{ g/m}^2$; Figura 3).

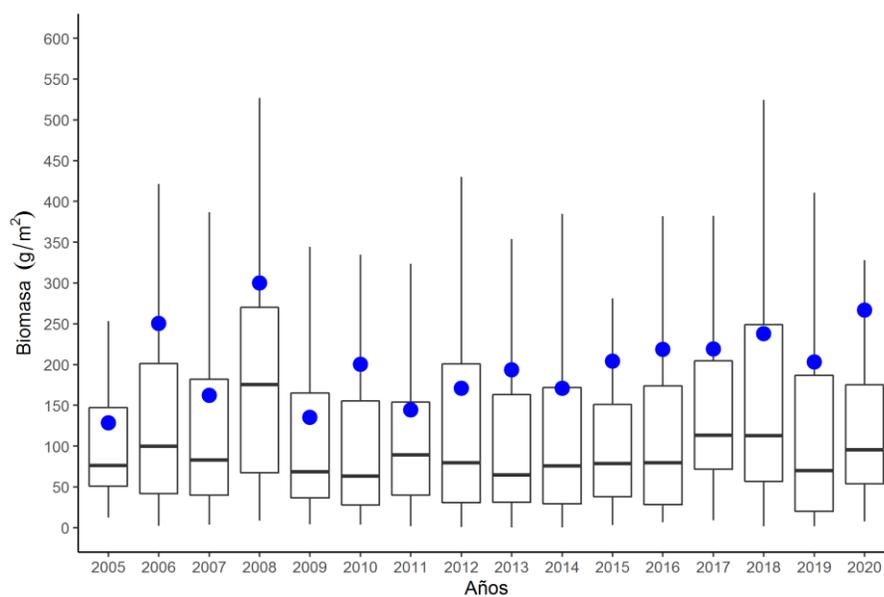


Figura 3. Comportamiento gráfico de la biomasa total por transecto en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo a lo largo del periodo de estudio. Bigotes representan 1.5 veces el rango entre el primer y tercer cuartil. Cajas representan del cuartil 1 al 3. Línea horizontal representa el cuartil 2 (mediana). Puntos azules representan promedios.

La regresión lineal simple aplicada a los promedios anuales de biomasa total por transecto indica una tendencia de incremento con el tiempo (Figura 4). Dicha recta de regresión indica un incremento del 27.03% en la biomasa del PNZMAES durante el periodo de estudio. Sin embargo, esta tendencia positiva en el comportamiento de la biomasa no es estadísticamente significativa ($F = 1.69$, $p = 0.21$), además de explicar tan sólo el 10% de la variabilidad de los datos ($R^2 = 0.10$).

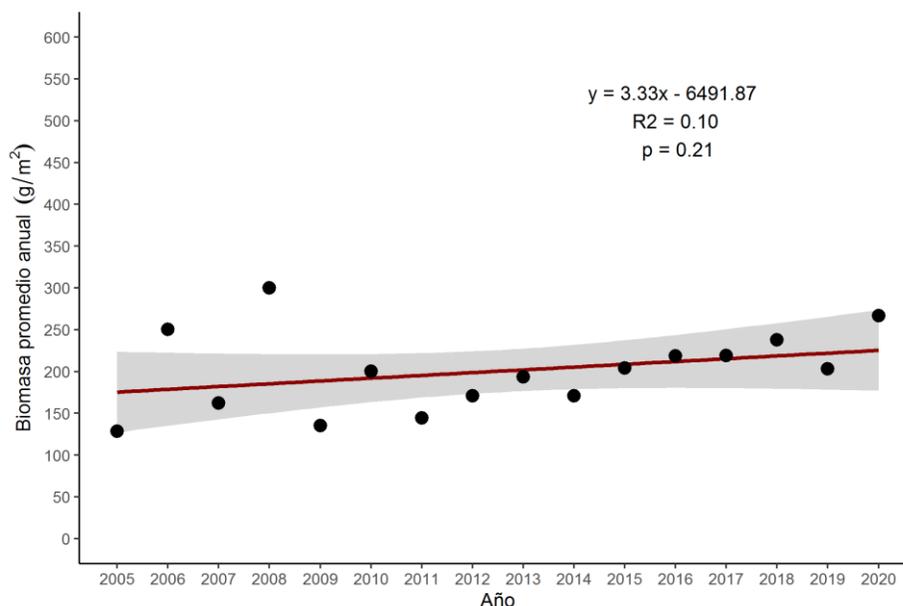


Figura 4. Regresión lineal del promedio anual de biomasa total por transecto para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Línea roja: recta de regresión lineal. Área gris: intervalo al 95% de confianza. Para valores detallados de promedios y desviaciones estándar anuales, ver Anexo 2.

3.2 Diversidad funcional

La estimación de los índices funcionales para el PNZMAES se realizó considerando 95 especies, categorizadas con siete atributos: longevidad, longitud máxima, movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición vertical en la columna de agua y gremio trófico. La longevidad mínima fue de 1.10 años, mientras que la máxima fue de 48.30 años. En cuanto a la longitud máxima, el valor mínimo fue de 6.40 cm, mientras que el máximo fue de 198 cm. La movilidad se conformó equitativamente, con el 50.52% de las especies presentando movilidad baja y el 49.47% con movilidad amplia. En lo que respecta al periodo de actividad, comportamiento gregario, posición vertical en la columna de agua y gremio trófico, dominaron las especies diurnas (73.68%), solitarias (63.15%), bentónicas (71.57%) e invertívoras (38.94%), respectivamente (valores detallados en Anexo 3).

En lo que respecta a la conformación del espacio funcional, el valor mínimo de la MAD entre la distancia basada en atributos (índice de similitud de Gower) y distancia euclidiana se obtuvo para una representación del espacio funcional en tres dimensiones (Figura 5), con los valores de la MAD siendo superiores para dos y cuatro dimensiones, indicando una representación inadecuada del ensamblaje en dicho número de dimensiones. Con base en lo anterior, el cálculo de los índices funcionales (resolución mensual y anual) y centros de gravedad de los ensamblajes anuales se realizó basándose en una representación tridimensional del espacio funcional.

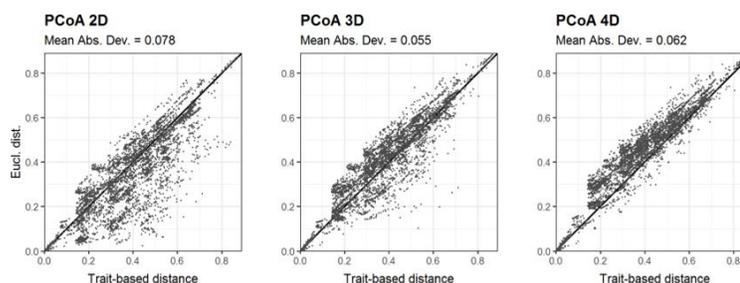


Figura 5. Calidad del espacio funcional basado en la desviación absoluta promedio (Mean Abs. Dev.) para 2, 3 y 4 dimensiones en el análisis de coordenadas principales (PCoA).

De las 95 especies de peces arrecifales presentes en el PNZMAES, el 17.89% (17 especies) fueron vértices, implicando que dichas especies presentan valores extremos en sus atributos, posicionándolos en los bordes del espacio funcional. Por otro lado, el 82.11% del ensamblaje (78 especies) se encontró contenido dentro de la envolvente convexa (i.e. *convex hull*; Figura 6).

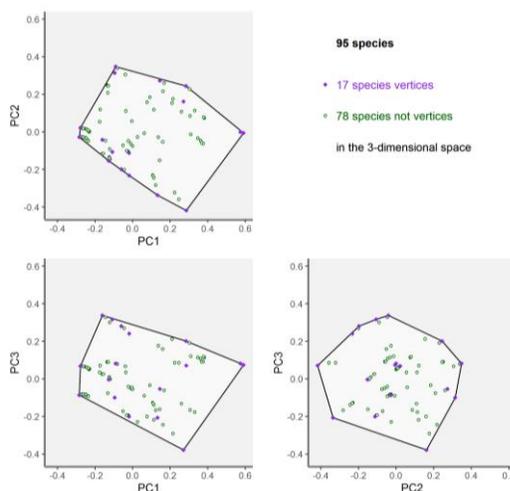


Figura 6. Representación de las 95 especies pertenecientes al ensamblaje de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en cada par de ejes del espacio funcional tridimensional.

De las 17 especies que fueron vértices en el espacio funcional, siete de ellas (41.17%) registraron la máxima frecuencia de aparición y fueron registradas durante los 16 años de estudio (2005 – 2020), mientras que tres especies (17.64%) fueron registradas únicamente en un año. Por otro lado, el 76.46% (13 especies) son consideradas como especies de importancia comercial para la región (Tabla 6).

Tabla 6. Especies vértices de la envolvente convexa en el espacio funcional del ensamblaje de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Especies ordenadas de mayor a menor frecuencia de aparición. FA: frecuencia de aparición en los años de monitoreo. IP: importancia pesquera de la especie; 1 = especie pescada con fines comerciales; 0 = especie no pescada con fines comerciales (Niparajá, 2011; Ramírez-Rodríguez, 2013).

Espece	FA	IP
<i>Canthigaster punctatissima</i> (Günther, 1870)	16	1
<i>Paranthias colonus</i> (Valenciennes, 1846)	16	1
<i>Azurina atrilobata</i> (Gill, 1862)	16	0
<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758	16	1
<i>Epinephelus labriformis</i> (Jenyns, 1840)	16	1
<i>Johnrandallia nigrirostris</i> (Gill, 1862)	16	0
<i>Scarus perrico</i> Jordan y Gilbert, 1882	16	1
<i>Crocodylichthys gracilis</i> Allen y Robertson, 1991	14	0
<i>Lutjanus novemfasciatus</i> Gill, 1862	14	1
<i>Haemulon steindachneri</i> (Jordan y Gilbert, 1882)	12	1
<i>Pareques</i> _sp.	10	1
<i>Synodus lacertinus</i> Gilbert, 1890	8	1
<i>Aulostomus chinensis</i> (Linnaeus, 1766)	6	0
<i>Chanos chanos</i> (Fabricius, 1775)	2	1
<i>Elops affinis</i> Regan, 1909	1	1
<i>Mycteroperca jordani</i> (Jenkins y Evermann, 1889)	1	1
<i>Sphyræna ensis</i> Jordan y Gilbert, 1882	1	1

3.2.1 Índices funcionales: resolución mensual

El monitoreo de peces arrecifales en el PNZMAES abarcó 33 meses, distribuidos en los 16 años de estudio. La riqueza funcional máxima y mínima fue registrada para enero del 2007 (0.78) y enero del 2008 (0.56), respectivamente (Figura 7A). Por su parte, la equidad funcional máxima se registró en junio del 2012 (0.59), mientras que el valor mínimo se presentó en junio del 2013 (0.34; Figura 7B). En lo que respecta a la divergencia funcional, el valor máximo se registró en noviembre del 2005 (0.97), mientras que octubre del 2009 presentó el valor mínimo (0.78; Figura 7C). Destaca que, tanto para la riqueza como para la equidad funcional, los valores máximos y mínimos se encontraron distanciados por un año entre ellos, presentándose en enero del 2007 y enero del 2008 en el caso de la riqueza funcional y en junio del 2012 y

junio del 2013 para la equidad funcional (valores originales y estandarizados por mes de monitoreo en Anexo 4).

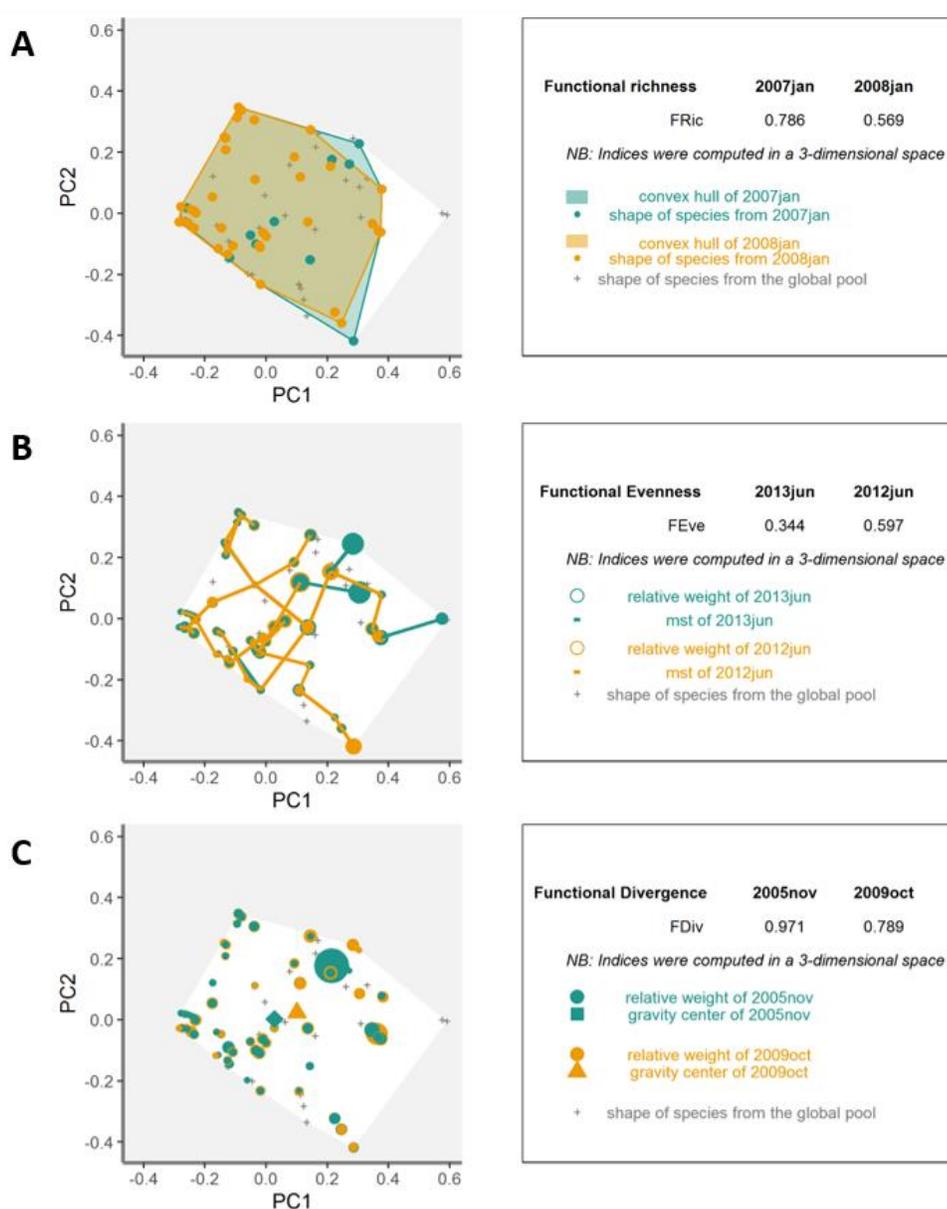


Figura 7. Representaciones gráficas en el espacio funcional (únicamente las primeras dos de tres dimensiones del PCoA) de los valores mínimos y máximos para cada índice funcional calculado para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en resolución temporal mensual. A: riqueza funcional representada mediante el volumen de la envolvente convexa. B: Equidad funcional representada mediante el árbol de expansión mínima que conecta las especies de cada ensamblaje, así como la biomasa relativa de cada una (tamaño del círculo proporcional a la biomasa relativa). C: Divergencia funcional representada mediante los centros de gravedad de cada ensamblaje y biomasa relativa de las especies presentes en cada uno (tamaño del círculo proporcional a la biomasa relativa).

Los tres índices funcionales en resolución mensual muestran una tendencia negativa a lo largo del tiempo (Figura 8). Estas tendencias en los índices funcionales indican en cada caso:

- Riqueza funcional: una pérdida o disminución en el volumen de la envolvente convexa (i.e. volumen funcional), implicando una disminución en la funcionalidad y servicios ecológicos de las especies.
- Equidad funcional: mayor heterogeneidad en la distribución de las biomasa entre las especies del ensamblaje, incrementando el contraste entre especies con elevada biomasa y especies con baja biomasa.
- Divergencia funcional: especies con mayor biomasa se encuentran cada vez más cercanas al CG del ensamblaje en el espacio funcional, implicando que las especies más cercanas al borde del espacio funcional presentan cada vez menor biomasa.

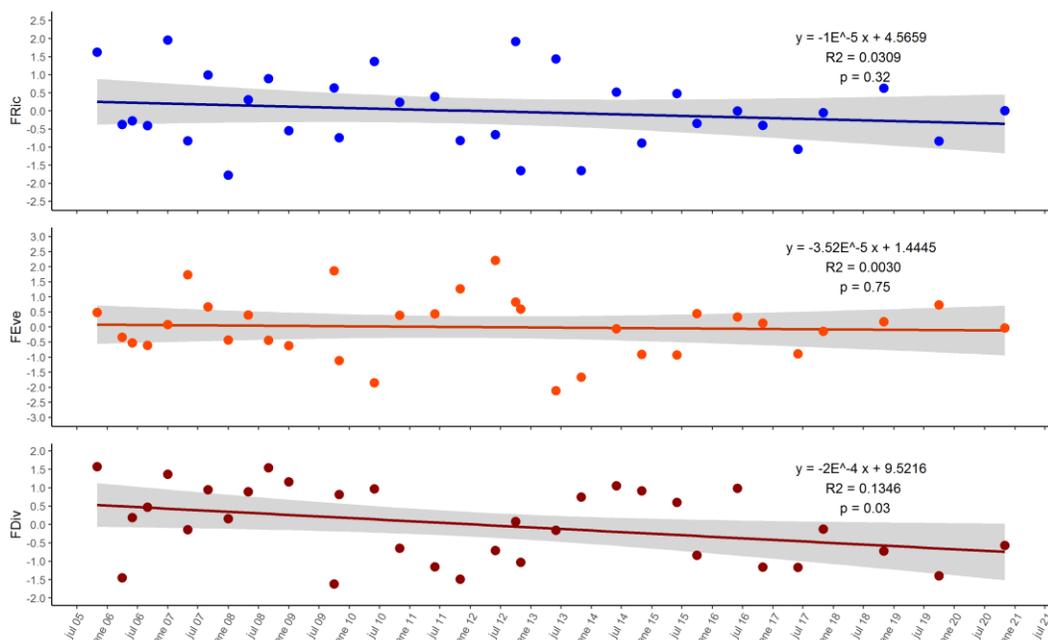


Figura 8. Tendencias temporales, ecuación de la recta, coeficiente de determinación y valor de p de los índices funcionales mensuales (valores estandarizados; 33 meses) para el ensamblaje de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: Riqueza funcional. FEve: Equidad funcional. FDiv: Divergencia funcional. Área gris: intervalo al 95% de confianza. Eje horizontal indica fecha en formato “mmm-yy”. Valores detallados de índices funcionales mensuales en Anexo 4.

Si bien, la tendencia negativa se presenta para los tres índices funcionales, el valor de la pendiente es estadísticamente significativa únicamente para el caso de la divergencia funcional ($p = 0.03$), siendo estadísticamente igual a cero para el caso de la riqueza y equidad funcional (Figura 8; Tabla 7).

Tabla 7. Resultados de regresiones para cada índice funcional en resolución mensual para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: Riqueza funcional. FEve: Equidad funcional. FDiv: Divergencia funcional. df: grados de libertad. R²: coeficiente de determinación. Valor en negritas indica significancia estadística ($p < 0.05$).

Índice	Ecuación de la recta	F	p	df	R ²
FRic	$Y = 4.5659 - 0.0001x$	0.9904	0.3273	31	0.0309
FEve	$Y = 1.4445 - 3.5284E-5x$	0.0963	0.7583	31	0.0030
FDiv	$Y = 9.5216 - 0.0002x$	4.82	0.0356	31	0.1346

3.2.2 Índices funcionales: resolución anual

El monitoreo del PNZMAES abarcó un total de 16 años de estudio (2005 – 2020). La riqueza funcional anual máxima se presentó en 2007 (0.80), mientras que el valor mínimo se presentó en 2019 (0.62; Figura 9A). Para la equidad funcional, el valor máximo se presentó en 2012 (0.53), mientras que el mínimo se registró un año después, en 2013 (0.32; Figura 9B). En lo que respecta a la divergencia funcional, el valor máximo se presentó en 2005 (0.97), mientras que el mínimo se registró para 2011 (0.79; Figura 9C). Valores originales y estandarizados de los índices funcionales en resolución anual en Anexo 5.

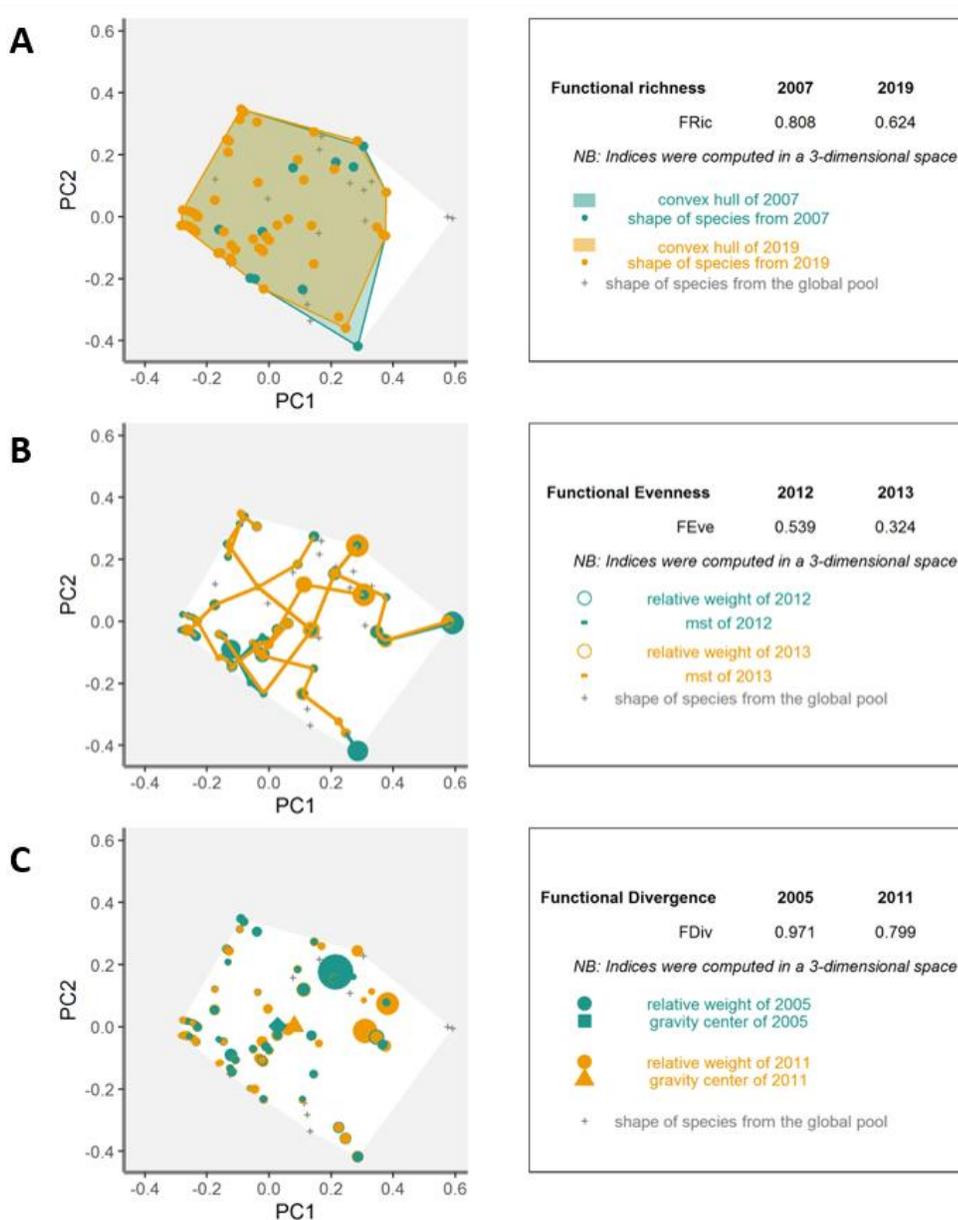


Figura 9. Representaciones gráficas en el espacio funcional (únicamente las primeras dos de tres dimensiones del análisis de coordenadas principales) de los valores mínimos y máximos para cada índice funcional calculado para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en resolución temporal anual. A: riqueza funcional representada mediante el volumen de la envolvente convexa. B: Equidad funcional representada mediante el árbol de expansión mínima que conecta las especies de cada ensamblaje, así como las biomases relativas de cada una (tamaño del círculo proporcional a la biomasa relativa). C: Divergencia funcional representada mediante los centros de gravedad de cada ensamblaje y biomases relativas de las especies presentes en cada uno (tamaño del círculo proporcional a la biomasa relativa).

Los índices de riqueza, equidad y divergencia funcional basados en las medianas de biomasa por transecto de cada año mostraron una tendencia congruente con aquella indicada por los valores mensuales de estos.

En otras palabras, los tres índices funcionales mostraron una tendencia negativa a lo largo del periodo de estudio para el PNZMAES (Figura 10), implicando en cada caso:

- Riqueza funcional: disminución en el volumen de la envolvente convexa (i.e. volumen funcional), implicando una disminución en la funcionalidad y servicios ecológicos de las especies.
- Equidad funcional: mayor heterogeneidad en la distribución de las biomazas entre las especies del ensamblaje.
- Divergencia funcional: especies con mayor biomasa se encuentran cada vez más cercanas al CG del ensamblaje en el espacio funcional, mientras que las especies más cercanas al borde del espacio funcional presentan menor biomasa.

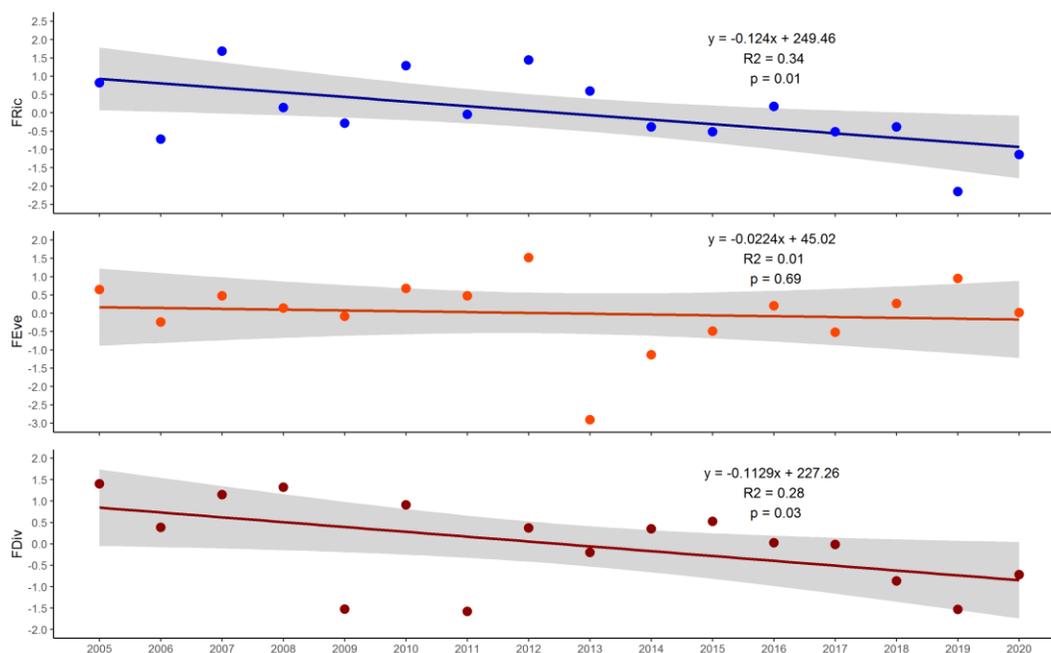


Figura 10. Tendencias temporales, ecuación de la recta, coeficiente de determinación y valor de p de los índices funcionales anuales (valores estandarizados; 16 años) para el ensamblaje de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo. FRic: Riqueza funcional. FEve: Equidad funcional. FDiv: Divergencia funcional. Área gris: intervalo al 95% de confianza. Eje horizontal indica año de estudio. Valores de índices funcionales por año en Anexo 5.

Si bien, la tendencia temporal de los índices funcionales fue la misma en escala mensual y anual, esta última mostró valores inferiores (en el rango negativo) para la pendiente de los tres índices,

incrementando la inclinación de la recta de regresión en todos los casos. Asimismo, este contraste en los valores de la pendiente se refleja en la significancia estadística de la misma, haciendo que la tendencia negativa sea estadísticamente significativa para la riqueza ($F = 7.48$, $p = 0.01$) y divergencia funcional ($F = 5.69$, $p = 0.03$), pero permaneciendo estadísticamente igual a cero en el caso de la equidad funcional (Figura 10; Tabla 8).

Tabla 8. Resultados de regresiones para cada índice funcional en resolución anual para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: Riqueza funcional. FEve: Equidad funcional. FDiv: Divergencia funcional. df: grados de libertad. R^2 : coeficiente de determinación. Valor en negritas indica significancia estadística ($p < 0.05$).

Índice	Ecuación de la recta	F	<i>p</i>	df	R^2
FRic	$Y = 249.4605 - 0.124x$	7.4813	0.0161	14	0.3482
FEve	$Y = 45.0265 - 0.0224x$	0.1606	0.6945	14	0.0113
FDiv	$Y = 227.2647 - 0.1129x$	5.6920	0.0317	14	0.2890

3.2.3 Resistencia ecológica

Los centros de gravedad (i.e. centroide ponderado por biomasa de las especies) de los ensamblajes de peces arrecifales del PNZMAES mostraron un desplazamiento en el espacio funcional tridimensional (ejes sintéticos del PCoA) a lo largo del periodo de estudio, implicando una modificación en la estructura de atributos de las especies, así como en la biomasa de las especies presentes en el ensamblaje de cada año (Figura 11). Este desplazamiento de los CG en el espacio funcional indica distintos grados o niveles de resistencia ecológica de los ensamblajes anuales, respecto al CG global (composición funcional promedio del PNZMAES a lo largo del periodo de estudio).

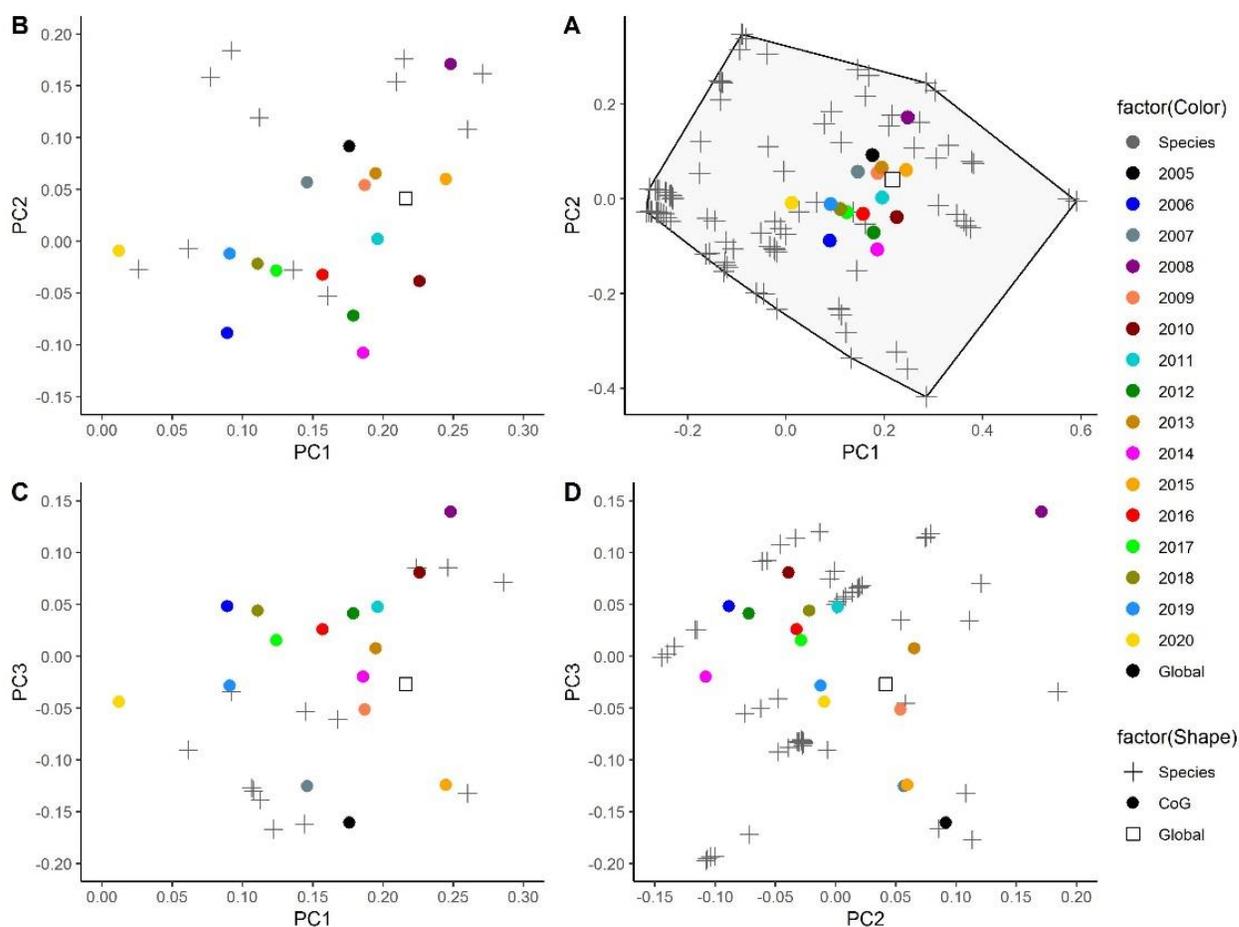


Figura 11. Centros de gravedad de cada ensamblaje anual en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en el espacio funcional tridimensional. A: representación bidimensional del espacio funcional y envolvente convexa del ensamblaje para todos los años. B: acercamiento y representación bidimensional (primera y segunda dimensión) de los centros de gravedad de los ensamblajes de peces óseos en cada año de estudio. C: acercamiento y representación bidimensional (primera y tercera dimensión) de los centros de gravedad de los ensamblajes de peces óseos en cada año de estudio. D: acercamiento y representación bidimensional (segunda y tercera dimensión) de los centros de gravedad de los ensamblajes de peces óseos en cada año de estudio. Polígono con línea continua: envolvente convexa. Cruces grises: especies presentes en la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Puntos de colores: centros de gravedad de cada año de estudio. Cuadro blanco con borde negro: centro de gravedad global.

El desplazamiento de los centros de gravedad de cada ensamblaje anual en el espacio funcional denota a 2009 como el año de menor desplazamiento (0.04; Tabla 9) y mayor resistencia ecológica respecto a la composición funcional promedio, implicando la alteración mínima de su estructura de atributos en el espacio funcional. Por otro lado, 2008 fue el año con mayor desplazamiento (0.21; Tabla 9) y menor resistencia ecológica respecto a la composición funcional promedio, implicando la máxima alteración registrada en la estructura de atributos en el espacio funcional.

Tabla 9. Distancia euclidiana en el espacio funcional tridimensional de los centros de gravedad de los ensamblajes de peces óseos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo para cada año de estudio (2005 – 2020) respecto al centro de gravedad global.

Años	Distancia
2005	0.1484
2006	0.1965
2007	0.1218
2008	0.2132
2009	0.0401
2010	0.1345
2011	0.0865
2012	0.1372
2013	0.0468
2014	0.1523
2015	0.1031
2016	0.1082
2017	0.1229
2018	0.1417
2019	0.1359
2020	0.2106

Si bien, todos los años mostraron un desplazamiento en su CG, este no presenta una tendencia clara a lo largo del periodo de estudio (Figura 12), con una pendiente negativa (-3.07×10^{-5}) pero estadísticamente igual a cero ($F = 0.00012$; $p = 0.99$). De esta manera, el modelo permite la identificación de una tendencia temporal nula en el desplazamiento del CG de los años respecto al CG global (i.e. resistencia ecológica) a lo largo del periodo de estudio.

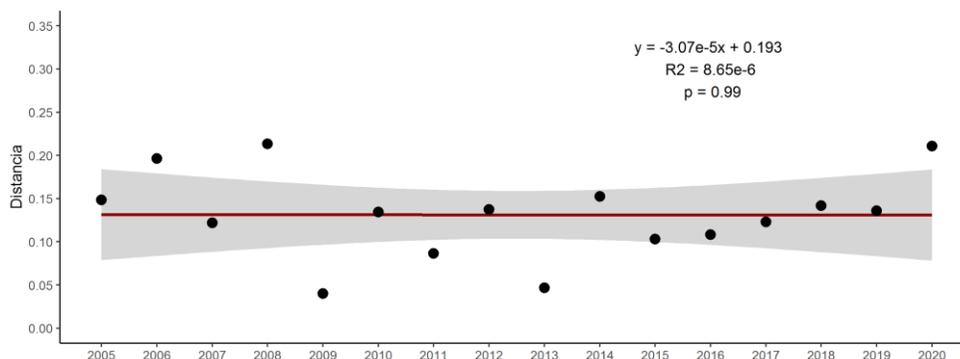


Figura 12. Tendencia temporal en la distancia de los centros de gravedad los ensamblajes de peces óseos de la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo para cada año de estudio respecto al centro de gravedad global. Área gris: intervalo al 95% de confianza. Línea roja: recta de regresión.

3.3 Variables ambientales y tendencias temporales

Con el objetivo de obtener un amplio panorama temporal y una identificación de las tendencias temporales clara, las variables ambientales (*Chl-a*, PIC, POC y SST) fueron analizadas durante el periodo de julio del 2002 – junio del 2021 (228 meses de datos por cada variable), considerando valores estandarizados del valor mensual para cada variable (valores originales y estandarizados por mes para cada variable en Anexo 6).

De los valores mensuales estandarizados de las variables ambientales, destacan visualmente periodos de alta *Chl-a* (Figura 13A) y POC (Figura 13C), así como baja SST (Figura 13D) para los meses correspondientes al periodo de 2007 – 2009. Por otro lado, destaca un periodo de baja *Chl-a* (Figura 13A) y POC (Figura 13C), así como elevado PIC (Figura 13B) y SST (Figura 13D) para los meses correspondientes al periodo de 2014 – 2016.

De manera general, las tendencias temporales de las variables ambientales para la zona de estudio muestran tendencias tanto negativas como positivas. Las tendencias negativas se presentan para la *Chl-a* (Figura 13A) y el POC (Figura 13C), con las pendientes de ambas variables siendo estadísticamente significativas ($F = 5.69$, $p = 0.01$; $F = 8.71$, $p = 0.003$, respectivamente). Por otro lado, las tendencias temporales positivas se presentan para las variables PIC (Figura 13B) y SST (Figura 13D), siendo estadísticamente significativa únicamente para el caso de SST ($F = 13.2$, $p = 0.0003$), mientras que el valor de la pendiente para el PIC permanece estadísticamente igual a cero ($F = 2.34$, $p = 0.12$; Tabla 10).

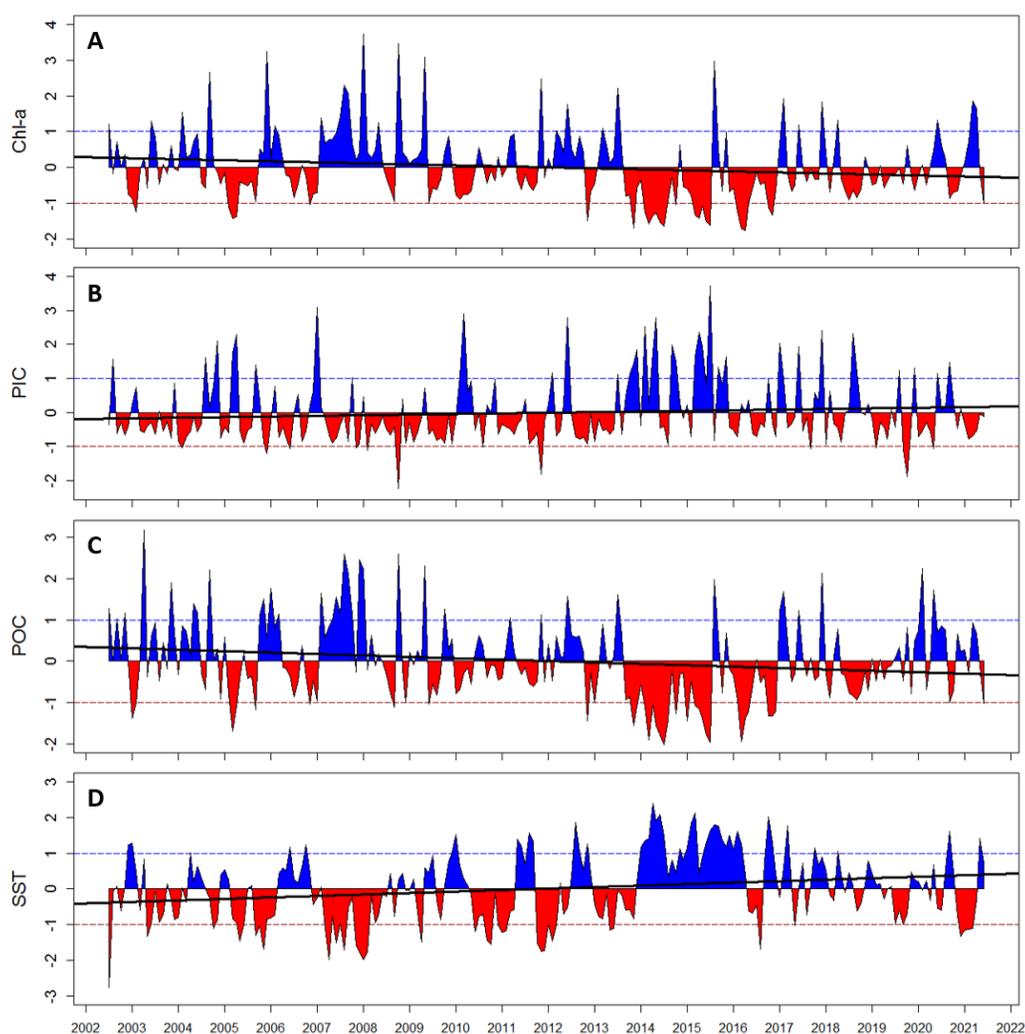


Figura 13. Tendencias temporales de valores estandarizados para las variables ambientales para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Azul: valores positivos. Rojo: valores negativos. Se consideran anomalías aquellos valores por arriba (línea punteada azul) o por debajo (línea punteada roja) de una desviación estándar. A: clorofila a (*Chl-a*). B: carbono inorgánico particulado (PIC). C: carbono orgánico particulado (POC). D: temperatura superficial (SST). Marcas en eje horizontal hacen referencia al primer mes de cada año.

Tabla 10. Resultados de regresiones de las variables ambientales para el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. *Chl-a*: clorofila a. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. SST: temperatura superficial del mar. df: grados de libertad. R^2 : coeficiente de determinación. Valores en negritas indican significancia estadística ($p < 0.05$).

Variable	Ecuación de la recta	F	p	df	R^2
<i>Chl-a</i>	$Y = -7.6167E^{-5}x + 3.1147$	5.69	0.0178	226	0.02
PIC	$Y = 4.9213E^{-5}x - 2.0125$	2.34	0.1272	226	0.01
POC	$Y = -9.3635E^{-5}x + 3.8291$	8.71	0.0034	226	0.03
SST	$Y = 1E^{-4}x - 4.67$	13.21	0.0003	226	0.05

3.4 Relación entre condiciones oceanográficas y resistencia ecológica

3.4.1 Modelo lineal generalizado (GLM)

Tras implementar la regresión por pasos hacia adelante (*forward stepwise regression*) y basándose tanto en el porcentaje de devianza explicado como en el valor de AIC, el mejor modelo fue aquel que considera la resistencia ecológica (i.e. desplazamiento del centro de gravedad) de cada año como variable de respuesta y las variables ambientales SST y PDO como variables predictoras. Dicho modelo indica que ambas variables ambientales influyen con significancia estadística ($p < 0.05$) sobre la resistencia ecológica del PNZMAES, explicando un 58.44% de la variabilidad de los datos (Tabla 11).

Tabla 11. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM) considerando la resistencia ecológica (Res) como variable de respuesta y la temperatura superficial del mar (SST) y el índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) como variables predictoras. Coef.: valor estimado del coeficiente (pendiente) para cada variable predictoras. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada. Valores en negritas indican significancia estadística ($p < 0.05$).

Fórmula	Variable	Coef.	Valor t	Valor p	Dev. Expl.
Res ~ SST + PDO	SST	-0.07	-3.96	0.001	58.44%
	PDO	0.05	3.76	0.002	

En su representación gráfica, el GLM muestra una influencia negativa de la SST sobre el desplazamiento del CG, de manera que valores elevados de SST generan un bajo desplazamiento de los CG (i.e. alta resistencia), mientras que valores bajos de SST generan un mayor desplazamiento en los CG de los ensamblajes anuales (Figura 14A). Por otro lado, y de forma aparentemente contraria, el GLM muestra una influencia positiva del PDO sobre el desplazamiento del CG, de manera que valores bajos del PDO implican bajo desplazamiento de los CG (i.e. mayor resistencia ecológica), mientras que valores elevados en el índice del PDO denotan mayores desplazamientos en los CG de los ensamblajes anuales (Figura 14B).

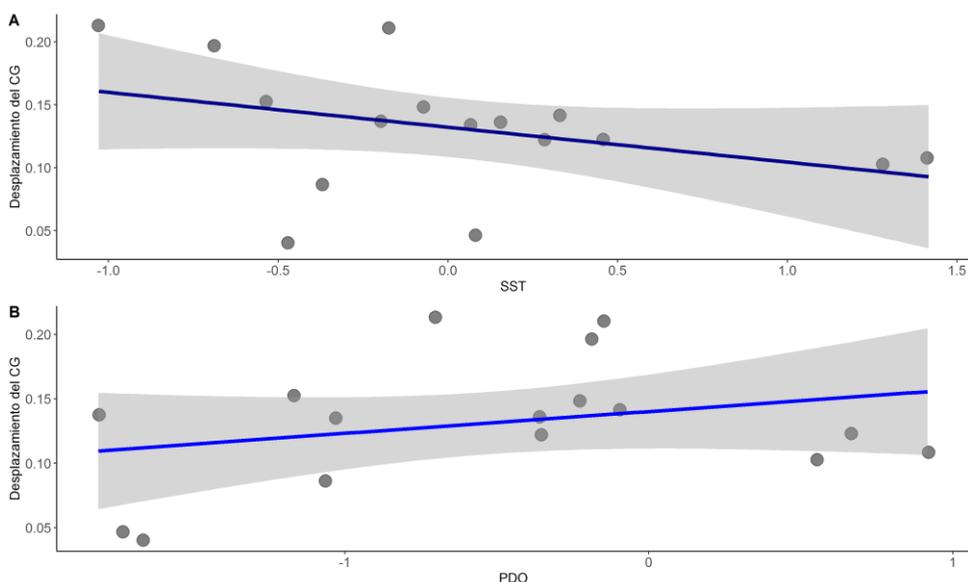


Figura 14. Representación gráfica de la influencia de cada variable predictora sobre la variable de respuesta considerada en el modelo lineal generalizado (GLM). A: relación entre SST y desplazamiento del CG. B: relación entre PDO y desplazamiento del CG. SST: temperatura superficial del mar (promedios anuales estandarizados). PDO: índice de la Oscilación Decadal del Pacífico. Desplazamiento del CG: desplazamiento del centro de gravedad de cada ensamblaje anual.

3.4.2 Modelos aditivos generalizados (GAMs)

Los GAMs permitieron explorar relaciones lineales y/o no lineales entre la o las variables predictivas y la correspondiente variable de respuesta. Se realizaron tres series de GAMs, considerando como variables de respuesta la resistencia ecológica (desplazamiento de los CG de los ensamblajes anuales), valores de los índices funcionales (FRic, FEve y FDiv) y biomasa total anual.

3.4.2.1 Resistencia ecológica (desplazamiento de los centros de gravedad)

Debido a los valores de correlación entre las variables predictivas, se realizaron cuatro GAMs considerando la resistencia ecológica como variable de respuesta. Los modelos consideraron las variables predictivas (Tabla 12): 1) MEI, 2) PDO, 3) biomasa total anual de herbívoros, detritívoros y omnívoros (HDO) y piscívoros (PIS) pertenecientes al ensamblaje de peces óseos del PNZMAES, y 4) biomasa total anual de invertívoros (IN) pertenecientes al ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES.

De estos modelos, únicamente aquel que consideraba la influencia del PDO sobre la resistencia ecológica mostró significancia estadística ($F = 4.77$; $p = 0.03$), explicando por sí sola un 42.8% la variabilidad de los

datos, mientras que los modelos restantes denotan que no existe una influencia con significancia estadística de las variables predictivas sobre la resistencia ecológica del PNZMAES a lo largo del periodo de estudio (Tabla 12). A pesar de la ausencia de significancia estadística, los modelos explican (devianza explicada) el comportamiento de la resistencia ecológica en un 23.3% (HDO y PIS), 5.03% (MEI) y 2.45% (IN; Tabla 12).

Tabla 12. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la resistencia ecológica (desplazamiento de los centros de gravedad anuales) como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Res: resistencia ecológica (desplazamiento de los centros de gravedad anuales). MEI: índice multivariado de El Niño. PDO: índice de la Oscilación Decadal del Pacífico. HDO: biomasa total anual de herbívoros, detritívoros y omnívoros. PIS: biomasa total anual de piscívoros. IN: biomasa total de invertívoros. Valores en negritas indican significancia estadística ($p < 0.05$).

Fórmula	Variable	Edf	Valor F	Valor p	Dev. Expl.
Res ~ s(MEI)	MEI	1.08	0.59	0.53	5.03%
Res ~ s(PDO)	PDO	1.87	4.77	0.03	42.8%
Res ~ s(HDO) + s(PIS)	HDO	1.52	0.91	0.54	23.3%
	PIS	1.76	0.64	0.54	
Res ~ s(IN)	IN	1.09	0.20	0.79	2.45%

La influencia no lineal con significancia estadística del valor del PDO sobre la resistencia ecológica indica que valores iguales o ligeramente inferiores al promedio (hasta 0.5 desviaciones estándar por debajo del promedio) generan un elevado desplazamiento de los CG, mientras que valores tanto bajos (más de 0.5 desviaciones estándar por debajo del promedio) como superiores al promedio, generan un menor desplazamiento de los CG, y por ende, denotan mayor resistencia ecológica del ensamblaje (Figura 15).

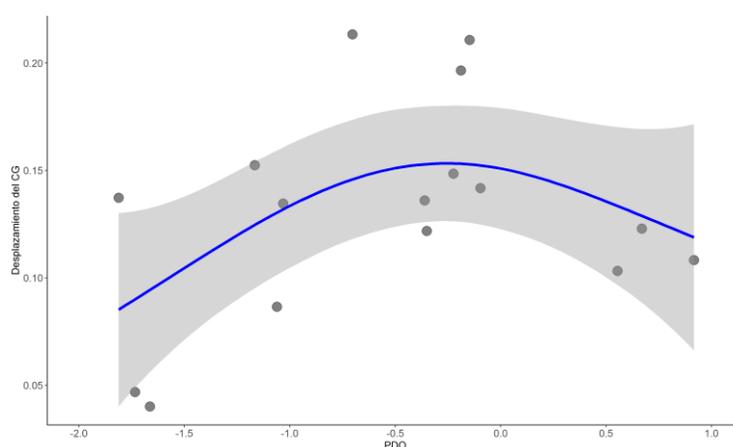


Figura 15. Efecto no lineal de los valores anuales estandarizados del índice de la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) sobre la resistencia ecológica (desplazamiento del CG), modelado a través de un modelo aditivo generalizado (GAM). Área gris indica intervalo del 95% de confianza.

3.4.2.2 Índices funcionales:

Modelos exploratorios denotaron que, para el caso de los GAMs empleados para los índices funcionales (FRic, FEve y FDiv) como variables de respuesta, las variables predictivas más adecuadas fueron las variables ambientales: *Chl-a*, PIC, POC y SST (considerando en todas ellas un año de desfase respecto a la variable de respuesta) (Keller et al., 2012; Marin-Enriquez y Muhlia-Melo, 2018). Debido a los valores de correlación en dichas variables predictivas y, con la finalidad de evitar sesgo por colinealidad y altos valores de concurvidad, se emplearon tres GAMs para cada uno de los índices funcionales como variables de respuesta.

- Riqueza funcional (FRic):

Los GAMs denotaron que no existe influencia con significancia estadística ($p > 0.05$) entre las variables ambientales y el comportamiento temporal de la FRic; en otras palabras, sobre los cambios presentados en la envolvente convexa a lo largo del periodo de estudio en el PNZMAES (Tabla 13). El modelo con el valor mínimo de probabilidad fue aquel que contempla la *Chl-a* como variable predictora ($p = 0.24$), explicando la variabilidad temporal del índice en un 9.64%. Por otro lado, el modelo con la máxima devianza explicada fue aquel que contempla las variables PIC y POC como variables predictoras (25.7%; Tabla 13).

Tabla 13. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la riqueza funcional anual del ensamblaje de peces del PNZMAES como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. *Chl-a*: clorofila a superficial. SST: temperatura superficial. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. FRic: riqueza funcional.

Fórmula	Variable	Edf	Valor F	Valor p	Dev. Expl.
FRic \sim s(<i>Chl-a</i>)	<i>Chl-a</i>	1	1.49	0.24	9.64%
FRic \sim s(SST)	SST	1	0.001	0.98	0.004%
FRic \sim s(PIC) + s(POC)	PIC	1.57	1.03	0.45	25.7%
	POC	1	1.42	0.25	

- Equidad funcional (FEve):

Los GAMs denotaron que no existe influencia con significancia estadística ($p > 0.05$) por parte de las variables ambientales sobre el comportamiento temporal de la FEve o, en otras palabras, sobre los cambios presentados en la distribución de las biomásas en las especies presentes en cada uno de los

ensamblajes anuales a lo largo del periodo de estudio en el PNZMAES (Tabla 14). Todos los modelos presentaron valores altos de probabilidad ($p > 0.70$) y valores bajos de devianza explicada (Dev. Expl. $< 10\%$), confirmando la nula influencia de las variables ambientales sobre dicho índice funcional. Adicionalmente, los modelos obtenidos no deben considerarse robustos ni útiles para inferencias sobre los datos, ya que no cumplieron con el supuesto de normalidad en los residuales.

Tabla 14. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la equidad funcional anual del ensamblaje de peces del PNZMAES como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Chl-a: clorofila a superficial. SST: temperatura superficial. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. FEve: equidad funcional. * indica incumplimiento de normalidad en los residuales.

Fórmula	Variable	Edf	Valor F	Valor p	Dev. Expl.
FEve $\sim s(\text{Chl-a})$ *	Chl-a	1	0.005	0.94	0.03
FEve $\sim s(\text{SST})$ *	SST	1	0.01	0.92	0.06
FEve $\sim s(\text{PIC}) + s(\text{POC})$ *	PIC	1.22	0.36	0.75	6.04
	POC	1	0.01	0.89	

- Divergencia funcional (FDiv):

Los GAMs denotaron que no existe influencia con significancia estadística ($p > 0.05$) por parte de las variables ambientales sobre el comportamiento temporal de la FDiv o, en otras palabras, sobre los cambios en la distribución de las biomásas de especies representativas respecto al CG del espacio funcional en cada uno de los ensamblajes anuales a lo largo del periodo de estudio en el PNZMAES (Tabla 15). Todos los modelos presentaron valores altos de probabilidad ($p > 0.50$) y valores bajos de devianza explicada (Dev. Expl. $< 15\%$), confirmando la nula influencia de las variables ambientales sobre dicho índice funcional.

Tabla 15. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la divergencia funcional anual del ensamblaje de peces del PNZMAES como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Chl-a: clorofila a superficial. SST: temperatura superficial. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. FDiv: divergencia funcional.

Fórmula	Variable	Edf	Valor F	Valor p	Dev. Expl.
FDiv $\sim s(\text{Chl-a})$	Chl-a	1	0.24	0.63	1.71%
FDiv $\sim s(\text{SST})$	SST	1	0	0.99	0.0009%
FDiv $\sim s(\text{PIC}) + s(\text{POC})$	PIC	1	0.07	0.79	14.7%
	POC	1.47	0.45	0.51	

3.4.2.3 Biomasa total anual:

Modelos exploratorios denotaron que las variables predictivas más adecuadas para los GAMs que consideran la biomasa total anual como variable de respuesta son las mismas a las empleadas en el caso de los índices funcionales (considerando en todas ellas un año de desfase respecto a la variable de respuesta) (Keller et al., 2012; Marin-Enriquez y Muhlia-Melo, 2018).

Los modelos denotan que no existe influencia con significancia estadística ($p > 0.05$) por parte de las variables ambientales sobre el comportamiento de la biomasa total de peces óseos en cada uno de los ensamblajes anuales a lo largo del periodo de estudio en el PNZMAES (Tabla 16). Sin embargo, es pertinente resaltar que la influencia de la SST sobre la biomasa total anual presenta un valor de probabilidad que se encuentra en el borde de la significancia estadística ($p = 0.057$; Tabla 16). Aunado a esto, dicho modelo cuenta con el mayor porcentaje de devianza explicada, con la SST explicando cerca de un 50% (46.7%) de la variabilidad de las biomásas totales anuales. Sin embargo, dicho modelo debe interpretarse con cautela, ya que el incumplimiento de normalidad en sus residuales impide considerarlo como un modelo robusto que permita inferencia sobre su comportamiento de los datos (comportamiento gráfico en Anexo 7).

Tabla 16. Modelos aditivos generalizados (GAMs) considerando la biomasa total anual del ensamblaje de peces del PNZMAES como variable de respuesta. Edf: grados de libertad efectivos. Dev. Expl.: porcentaje de devianza explicada por el modelo. Chl-a: clorofila a superficial. SST: temperatura superficial. PIC: carbono inorgánico particulado. POC: carbono orgánico particulado. Biom: biomasa total anual. * indica incumplimiento de normalidad en los residuales.

Fórmula	Variable	Edf	Valor F	Valor p	Dev. Expl.
Biom ~ s(Chl-a)	Chl-a	1.11	0.11	0.77	3.07%
Biom ~ s(SST) *	SST	2.41	3.20	0.057	46.7%
Biom ~ s(PIC) + s(POC) *	PIC	1.80	2.31	0.16	46.2%
	POC	2.16	0.47	0.54	

Capítulo 4. Discusión

4.1 Análisis de biomasa

El presente trabajo se basa en datos de monitoreo recopilados desde el 2005 y hasta el 2020. A lo largo de estos 16 años de estudio se registraron 95 especies de peces arrecifales conspicuos en el PNZMAES. Dicho número se alberga dentro de los límites inferior y superior del total de especies registradas para el PNZMAES a lo largo del tiempo por la literatura (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Rodríguez-Romero et al., 2005 ; Reyes-Bonilla et al., 2007; Ramírez-Ortiz et al., 2020), con 74 siendo el mínimo de especies registradas (Aburto-Oropeza y Balart, 2001), mientras que el máximo alcanza las 120 especies (Rodríguez-Romero et al., 2005).

Las diferencias en la composición específica pueden deberse a múltiples factores, como lo son principalmente el recambio de especies a lo largo del tiempo o entre temporadas (Barjau-González et al., 2016), efecto de buzos en comportamiento e identificación de especies (Edgar et al., 2004; Dickens et al., 2011) y esfuerzo de muestreo empleado (Legendre y Legendre, 2012), entre otros. Adicionalmente, en el caso del presente trabajo, se considera que las diferencias en la composición específica obedecen principalmente al proceso de filtrado de la información, ya que durante este proceso se retiraron registros anómalos, erróneos o de especies crípticas (especies cuyos adultos miden usualmente menos de 5 cm LT) (Goatley y Brandl, 2017) de la base de datos empleada. Lo anterior es altamente recomendado al trabajar con peces arrecifales, ya que las especies crípticas son componentes importantes de la diversidad local que por su talla o hábitos de vida suelen encontrarse ocultas entre recovecos o espacios del sustrato (Smith-Vaniz et al., 2006). Asimismo, la detección de dichas especies debe hacerse principalmente con técnicas extractivas (e.g. uso de clavo o rotenona) que permitan su posterior identificación mediante taxonomía o genética, de manera que su inclusión e identificación mediante censos visuales submarinos (CVS) implicaría un sesgo importante en el registro de especies y el cálculo de índices funcionales.

Con base en la biomasa estimada, las cinco especies más representativas (de mayor a menor biomasa) fueron *Prionurus laticlavus*, *Haemulon maculicauda*, *Paranthias colonus*, *Mulloidichthys dentatus* y *Mycteroperca rosacea*, todas estas siendo especies de importancia pesquera (Niparajá, 2011; Ramírez-Rodríguez, 2013). Estudios similares han resaltado como especies dominantes a *Abudefduf troschelii*, *Thalassoma lucasanum*, *Azurina atrilibata*, *Stegastes rectifraenum*, *Scarus ghobban*, *Paranthias colonus*,

Lutjanus argentiventris, *Kyphosus elegans*, *Holacanthus passer* y *Mulloidichthys dentatus* (Rodríguez-Romero et al., 2005; Villegas-Sánchez et al., 2009). A pesar de que los ensamblajes de peces arrecifales del GC, así como las especies dominantes en estos se consideran constantes (Castro-Aguirre et al., 1995; Villegas-Sánchez et al., 2009), destaca un contraste en las especies dominantes en el presente estudio, con aquellas reportadas en la literatura. Estos contrastes en la dominancia de especies se deben a que estudios previos para el área de estudio se enfocan principalmente en la abundancia y densidad de organismos como herramienta para discernir entre especies dominantes y poco abundantes. Sin embargo, el presente trabajo consideró la biomasa, y no la abundancia o densidad, debido a que esta se considera un mejor indicador de la cantidad de energía en un sistema, así como de perturbación o impacto en un ensamblaje o comunidad dada (Claudet et al., 2006; McClanahan et al., 2007). Debido a esto, las especies dominantes en el presente trabajo fueron aquellas que tienden a presentarse no sólo en grandes números, sino que además tienden a poseer tallas mayores a los 15 cm LT, así como a formar agregaciones con distintos propósitos (i.e. alimenticias, reproductivas, por protección, entre otras). Con base en lo anterior, se considera que la abundancia, junto con las agregaciones de dichas especies, son las que promueven un incremento sustancial en la biomasa, posicionándolas como dominantes para el ensamblaje de peces óseos del PNZMAES.

Por otro lado, el comportamiento de la biomasa total anual a lo largo del tiempo denotó diferencias altamente significativas a través del PERMANOVA (Tabla 5), donde las comparaciones pareadas marcaron a los años 2008, 2017 y 2018 como aquellos con mayores diferencias (Anexo 1). Adicionalmente, 2008 fue el año con el máximo promedio de biomasa total por transecto ($300.16 \pm 458.22 \text{ g/m}^2$). Existen escasos análisis temporales que aborden tendencias en la biomasa de peces arrecifales en la región. Sin embargo, estas tendencias temporales en la biomasa de peces han sido abordados por estudios con enfoque pesquero, como el de Keller et al. (2012), quienes analizaron las tendencias de biomasa de peces demersales, capturados mediante pesca de arrastre en el Pacífico nororiental. De manera interesante, estos autores mencionan a 2008 como el año en el cual registraron la menor biomasa de peces demersales. Este contraste puede deberse a diferencias tanto geográficas, como fisiológicas de las especies. En el caso del presente estudio, se considera que este valor elevado de biomasa promedio obedece principalmente a factores ambientales relacionados directamente con la fase fría del ENSO (La Niña) durante 2008. Tal fenómeno climático fue uno de los de mayor intensidad de las últimas décadas, abarcando desde 2007 y hasta inicios del 2009, caracterizándose por baja SST y elevada productividad primaria (*Chl-a*) y secundaria en la región del Pacífico oriental (McClatchie et al., 2018; Heras-Sánchez et al., 2018). Tal incremento en la productividad primaria y secundaria implica mayor disponibilidad de alimento y energía, dando paso a un aumento en la biomasa de organismos del fito- y zooplancton, así como de niveles tróficos superiores

(McClatchie et al., 2018). Si bien, las condiciones de La Niña no influyen de la misma manera en todos los niveles tróficos (especies con respuestas no lineales tanto a la disponibilidad de alimento, como a la temperatura), se considera que en peces arrecifales estas condiciones (baja SST y alta productividad primaria y secundaria) promueven mayor reclutamiento, incremento en la abundancia y, por lo tanto, incremento en la biomasa de las especies (Keller et al., 2012; McClatchie et al., 2018). Casos similares han sido reportados en islas del Pacífico mexicano, donde la biomasa y estructura anual de ensamblajes de peces arrecifales muestran diferencias entre años e islas, con dichos cambios siendo causados principalmente por la influencia de eventos ENSO, con la fase fría (La Niña) dando paso a un incremento en la disponibilidad de alimento para larvas de peces, viéndose reflejado a través de un incremento en riqueza y biomasa de peces en el año posterior (Pérez de-Silva et al., 2022).

Otros de los años cuya biomasa anual denotó diferencias significativas fueron 2017 y 2018. Esto se debe a que dichos años presentan menor cantidad de datos extremos, implicando una menor dispersión de los datos. Esto pudo generar las diferencias altamente significativas, ya que el PERMANOVA se basa en las distancias euclidianas de cada conjunto (i.e. nube) de datos respecto a su centroide correspondiente (Anderson, 2005). De esta manera, una menor dispersión en los datos implica que éstos estarán mejor agrupados alrededor de su centroide, incrementando las diferencias entre grupos (i.e. años). Esta menor heterogeneidad o dispersión en los valores de biomasa por transecto puede deberse ya sea a factores bióticos y ambientales o metodológicos. El principal factor metodológico que podría influir en una menor dispersión en las biomásas es un menor esfuerzo de muestreo durante los años implicados (Tabla 3), de manera que una menor cantidad de datos podría inducir a menor dispersión en éstos. Sin embargo, se considera que dicho factor no es el principal responsable del resultado mencionado ya que estos años no son los del mínimo esfuerzo de muestreo empleado, además de no haber una correlación alta ni significativa entre el número de transectos y el promedio de biomasa anual ($r = -0.03$; $p = 0.89$). Por otro lado, se considera que los factores bióticos y ambientales son los principales responsables de la distinción de estos años respecto a los demás, ya que 2017 y 2018 son años posteriores a uno de los eventos El Niño más intensos de las últimas décadas, con un incremento en la SST y disminución en productividad primaria y secundaria, como resultado de una disminución en frecuencia e intensidad de las surgencias costeras (Gómez-Ocampo et al., 2018; Sánchez-Cabeza et al., 2022). Considerando que la baja productividad primaria está asociada generalmente con declives en la abundancia de peces (Bainbridge et al., 2018), es probable que dichas condiciones limitaran la transferencia de energía en la red trófica y generaran una disminución en la biomasa, ya sea por una menor tasa de reclutamiento de organismos (Keller et al., 2012) o por un desplazamiento de especies en respuesta a condiciones ambientales (Trenkel y Cotter, 2009). Si bien, dichas condiciones climáticas se regularizaron a partir de finales de 2016, se considera que existe un

desfase entre las condiciones climáticas y el efecto resultante en la biomasa de peces (Keller et al., 2012; Pérez de-Silva et al., 2022), efecto y desfase que pudieron haber sido exacerbados ante la duración prolongada de El Niño 2014-2016 (Sanchez-Cabeza et al., 2022).

Por otro lado, 2005 fue el año con el promedio de biomasa mínimo. Se considera que esto puede deberse principalmente a dos factores: 1) 2005 fue el año con el mínimo esfuerzo de muestreo y el año que marcó el inicio del monitoreo de cuyos datos deriva el presente trabajo. El efecto acumulado de estos factores implica complicaciones logísticas (escasos monitoreos, posible sesgo en identificación de especies y tallas) que pudieran sesgar el valor promedio registrado. 2) 2005 y hasta 2007 corresponden al periodo previo al establecimiento del ANP, de manera que el bajo promedio anual de biomasa pudiera ser un reflejo de la presión pesquera a la que estaba sometido el PNZMAES previo a su protección (CONANP-SEMARNAT, 2014). Sin embargo, tal respuesta a la protección parcial ante la pesca sería sumamente rápida, ya que los efectos de la protección en la biomasa y abundancia de organismos suele verse reflejada hasta 10 años después de la protección de un área (Lester y Halpern, 2008).

El análisis temporal de la biomasa anual promedio denota una tendencia de incremento con el tiempo (Figura 4). Si bien, la tendencia no es estadísticamente significativa ($F = 1.69$; $p = 0.21$), su regresión lineal indica un incremento del 27.03% en la biomasa promedio del 2020 con respecto a aquella registrada en 2005. Este incremento de la biomasa en el tiempo concuerda con la literatura, reportándose una tendencia similar por Ramírez-Ortiz et al. (2020), quienes detectaron un incremento de un 43% en la biomasa de peces en el PNZMAES entre 2005 y 2017, designando al aumento en talla promedio de las especies sin importancia pesquera como las principales responsables de dicho incremento. Destaca el contraste entre el incremento reportado por Ramírez-Ortiz et al. (2020) y el detectado en el presente trabajo (43% y 27.03%, respectivamente), el cual se considera consecuencia de: 1) diferencias en la composición específica del ensamblaje en cada trabajo, registrando 101 especies por Ramírez-Ortiz et al. (2020) y 95 en el presente estudio, debido principalmente al filtrado de especies crípticas y registros anómalos. 2) diferencias en el periodo temporal considerado, abarcando 13 años en el caso de Ramírez-Ortiz et al. (2020) y 16 años en el presente estudio. 3) métrica empleada, con el incremento del 43% hallado por Ramírez-Ortiz et al. (2020) basándose en el logaritmo (base 10) de biomasa estandarizada en $g/100 m^2$, mientras que el presente estudio contempla el promedio anual de biomasa total por transecto, estandarizado en g/m^2 . El incremento en la biomasa de peces y otras especies marinas se considera un resultado esperado derivado de la protección de un área natural (ya sea refugio pesquero o ANP multi uso), derivado del cese o disminución de actividades y capturas pesqueras, así como un indicador de manejo y protección exitosos (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Chirico et al., 2017; Ramírez-Ortiz et al.,

2020). En este contexto, el PNZMAES se ha considerado por las autoridades como una ANP exitosa, siendo además incluida en 2018 dentro de la Lista Verde de Áreas Protegidas y Conservadas por parte de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), reconociendo la gestión efectiva del PNZMAES (Ramírez-Ortiz et al., 2020; UICN, 2021).

4.2 Diversidad funcional

La estimación de los índices funcionales y métricas basadas en el espacio funcional se realizó basándose en siete atributos: longevidad, longitud máxima, movilidad, periodo de actividad, comportamiento gregario, posición vertical en la columna de agua y gremio trófico. A excepción de longevidad, los seis atributos restantes ya han sido empleados previamente en la literatura (Olivier et al., 2018; Olán-González et al., 2020; Ramírez-Ortiz et al., 2020, 2022), ya que proveen información clave y sirven como indicadores (i.e. *proxies*) de la ecología y supervivencia de organismos y además se encuentran disponibles para un gran número de especies (Mouillot et al., 2013; Hemingson y Bellwood, 2018). Se decidió añadir el atributo de longevidad ya que, de manera complementaria a los ya mencionados, éste aporta información importante sobre la historia de vida, susceptibilidad y capacidad adaptativa como individuo y población ante cambios ambientales de distintas escalas temporales (Pecuchet et al., 2017).

De manera general, los atributos pueden ser considerados y medidos a manera de variables cualitativas o cuantitativas. A su vez, las variables cualitativas pueden ser de tipo nominal u ordinal, mientras que las variables cuantitativas pueden ser discretas o continuas (Petchey y Gaston, 2006; Violle et al., 2007). A excepción de las variables cuantitativas continuas, las restantes se consideran como clasificación “gruesa” o general (i.e. *coarse-scale*) de atributos, en los cuales, la información aportada dependerá directamente del número de categorías o clases dentro de cada atributo. Si bien, esta clasificación general no provee una representación precisa del papel ecológico de las especies, permite obtener información importante y complementaria al enfoque taxonómico tradicional, mientras que la mayor nitidez se alcanza con variables cuantitativas continuas (Mouillot et al., 2013; Olivier et al., 2018; De Bello et al., 2021). Lo anterior propició que en el presente estudio se trabajara con dos variables cuantitativas continuas (longevidad y longitud máxima), dos variables nominales (periodo de actividad y gremio trófico) y tres variables ordinales (movilidad, comportamiento gregario y posición en la columna de agua).

La información de estos atributos fue sintetizada en un espacio multidimensional sintético, por medio de un PCoA, en donde cada una de las nuevas dimensiones retuvo la información de una o más de las variables

iniciales (en este caso, atributos de las especies) (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). Sin embargo, uno de los pasos de mayor importancia radica en decidir el número de dimensiones a utilizar, ya que un espacio bidimensional provee información limitada, mientras que un elevado número de dimensiones implica mayor complejidad en el cálculo, interpretación y representación gráfica de métricas funcionales. Ante esto, se han propuesto técnicas para la elección del mejor número de dimensiones sintéticas.

En el presente estudio, la elección de tres dimensiones para la representación del espacio funcional y el cálculo de los índices funcionales se realizó basándose en la mínima desviación cuadrática promedio (i.e. desviación absoluta promedio; MAD), métrica empleada comúnmente en diversas técnicas estadísticas y que, en este caso, representa el grado en el cual las distancias entre cada par de puntos (i.e. especies) en el espacio funcional sintético mantienen congruencia con la matriz de similitud inicial (Mérigot et al., 2010; Maire et al., 2015). Una alternativa a la métrica mencionada es la estimación del área bajo la curva (AUC) (Mouillot et al., 2021). El AUC es una métrica basada en rangos de similitud entre especies con el mejor número de dimensiones siendo el punto de inflexión del AUC, que representa el punto o número de dimensiones por arriba del cual el beneficio se verá superado por el costo en el cálculo, interpretación y representación gráfica de métricas funcionales. De manera general, la MAD otorga usualmente cuatro dimensiones, mientras que el AUC indica usualmente entre tres y seis dimensiones para una adecuada representación del espacio funcional (Mouillot et al., 2021). En el caso del presente trabajo, se consideraron ambas métricas para evaluar el número adecuado de dimensiones en el espacio multidimensional del PCoA. Se optó por apegarse a la métrica propuesta por Maire et al. (2015), ya que la MAD no sólo ha sido implementada previamente en diversos estudios (Olivier et al., 2018; McLean et al., 2019, 2021; Olán-González et al., 2020; Ramírez-Ortiz et al., 2020, 2022; Magneville et al., 2022), sino que también logra una adecuada reducción en la dimensionalidad, indicando que tres dimensiones permiten la mejor representación de la similitud entre especies en el espacio funcional (Figura 5). Por otro lado, la métrica AUC sugería el uso de un mayor número de dimensiones (siete) para una adecuada representación, complicando el cálculo e interpretación del espacio funcional, además de implicar una nula reducción en la dimensionalidad de la información base (al conservar el mismo número de dimensiones que de atributos empleados). Es importante mencionar que estas técnicas son complementarias y que su uso óptimo puede depender del número de especies y atributos empleados (Mouillot et al., 2021).

La representación tridimensional del ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES denotó a 17 especies como vértices del espacio funcional (i.e. con valores extremos en los ejes sintéticos o espacio funcional). Dichos vértices o especies delimitan el espacio funcional ocupado por el ensamblaje, de manera que la

pérdida o ausencia de especies vértices, derivada de emigración o extinciones locales como respuesta a disturbios ambientales o antropogénicos, implica una disminución en la funcionalidad del ensamblaje en el ecosistema (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2014).

El número de vértices en un espacio multidimensional no debe considerarse como un indicador directo del estado o vulnerabilidad de un ensamblaje o ecosistema, ya que el número y ubicación de estas especies vértices en el espacio funcional depende de múltiples factores, como: 1) número de especies, teniendo una relación directa con el número de vértices y volumen del espacio funcional (i.e. riqueza funcional) (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). 2) número de atributos, de manera que un mayor número de atributos incrementa el volumen del espacio funcional, junto con el número y rango de vértices en el espacio funcional (Schleuter et al., 2010; Legras et al., 2020). 3) rango de valores en los atributos y número de categorías empleadas, de manera que, un menor rango de valores en cada atributo tenderá a posicionar especies en los bordes del espacio funcional, mientras que un mayor rango de valores por atributo permitirá la inclusión de un mayor número de especies dentro del espacio funcional ocupado por el ensamblaje (i.e. envolvente convexa) (Villéger et al., 2008). 4) número de dimensiones empleadas para la representación adecuada del espacio funcional, con un mayor número de dimensiones implicando un mayor número de vértices en el espacio funcional (Mouchet et al., 2010; Villéger et al., 2011). Es importante recalcar que el número e identidad de especies vértices en el espacio funcional es poco mencionado y ha sido pobremente abordado en la literatura, posiblemente debido a la influencia de los factores mencionados sobre el número e identidad de vértices, dificultando una interpretación ecológica y comparación directa entre estudios.

A pesar de ello, es importante resaltar que en el presente trabajo el 41.17% (siete especies) de las especies vértices se registraron en la totalidad de los años de estudio, así como que el 76.46% (13 especies) son consideradas como de importancia pesquera para la región (Niparajá, 2011; Ramírez-Rodríguez, 2013). Esto implica que, si bien estas especies vértices cuentan con una frecuencia de aparición relativamente elevada (con únicamente tres de ellas registradas en un solo año), la importancia pesquera que éstas poseen, aunado a la elevada y creciente actividad pesquera en la región del PNZMAES (Olmos-Martínez et al., 2018; Ramírez-Ortiz et al., 2020) resalta la importancia de un adecuado manejo pesquero en la región, ya que un incremento en las capturas podría afectar directamente la funcionalidad del ensamblaje de peces óseos en la región (Villéger et al., 2008; Mouchet et al., 2010; Olán-González et al., 2020), a través de pérdida de especies vértices derivado de sobreexplotación pesquera o disturbios a causa de actividades turísticas (Olmos-Martínez et al., 2018).

4.2.1 Índices funcionales: resolución mensual

Los índices funcionales describen dos aspectos generales de la diversidad funcional: qué tanto volumen o nicho funcional es utilizado por el ensamblaje (FRic) y de qué manera se utiliza dicho volumen (FEve y FDiv) (Schleuter et al., 2010). De manera general, el cálculo y análisis temporal de estos índices funcionales permiten detectar señales tempranas de alteraciones por disturbios en las comunidades o ensamblajes (Mouillot et al., 2013). Ante la creciente variedad de índices funcionales encaminados al estudio de comunidades y ensamblajes, resalta la necesidad de evaluar las ventajas, desventajas e información que provee cada opción. Derivado de dicha necesidad, Legras et al. (2020) evaluaron el comportamiento de nueve índices funcionales utilizados comúnmente para evaluar los tres componentes principales de la diversidad funcional (FRic, FEve y FDiv) (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). Los autores mencionan que, en la mayoría de los índices, el número de atributos considerados puede llegar a influir sustancialmente sobre el valor de cada índice. De manera predecible, el volumen funcional ocupado por el ensamblaje (FRic) es uno de los índices que presentan dicho sesgo. Sin embargo, FEve y FDiv cuentan con la ventaja de, además de ser independientes de la FRic, son independientes del número de atributos empleados para la caracterización funcional de un ensamblaje, siendo este una de las principales ventajas en el uso de dichas métricas.

Los índices funcionales en resolución mensual denotan “imágenes” ecológicas puntuales (i.e. *snapshots*). Si bien, estos valores puntuales serían de gran utilidad a lo largo de una serie de tiempo constante, la falta de periodicidad mensual en los monitoreos en los que se basa el presente trabajo implica el interpretar estos valores con extrema cautela. En otras palabras, los valores mensuales puntuales de los índices funcionales no deben considerarse como indicadores directos del estado del ensamblaje, ya que estos pueden ser artificios de condiciones esporádicas o poco representativas del PNZAMES. Por lo tanto, su interpretación debe basarse principalmente a manera de tendencia temporal, reforzando aquellas detectadas en resolución anual. Debido a esto, la influencia de factores bióticos y abióticos sobre los índices funcionales y su interpretación puntual será abordada a profundidad en el siguiente apartado, considerando el cálculo anual de dichos índices.

Por su parte, las tendencias temporales de los índices funcionales empleados (FRic, FEve y FDiv) en escala mensual denotan en la totalidad de los casos una tendencia negativa a lo largo del tiempo (Figura 8), sugiriendo un deterioro gradual en la funcionalidad del ensamblaje de peces arrecifales en el PNZMAES. La riqueza funcional (FRic) expresa el volumen o nicho funcional utilizado por un ensamblaje; este índice usualmente presenta una respuesta retardada, ya que una disminución en su valor requiere de la extinción

local de especies con valores extremos en sus atributos (Mouillot et al., 2013), reduciendo el volumen de la envolvente convexa que alberga al ensamblaje. La tendencia negativa registrada implica una disminución gradual en la funcionalidad y servicios ecológicos de las especies (i.e. nicho funcional) (Villéger et al., 2008; Olán-González et al., 2020). Por su parte, una tendencia negativa en la equidad funcional (i.e. homogeneidad en la distribución de biomasa en las especies presentes) sugiere un incremento progresivo con el tiempo en la heterogeneidad o irregularidad en la distribución de las biomasa en las especies presentes en los ensamblajes (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). Esto es, un mayor contraste en la distribución de biomasa en las especies en el espacio funcional, con aquellas dominantes teniendo cada vez mayor biomasa, mientras que las oportunistas poseen cada vez menor biomasa. Finalmente, una tendencia negativa en la divergencia funcional (i.e. proporción de biomasa albergado en especies con valores extremos en sus atributos) sugiere que las especies con mayor biomasa tienden a encontrarse cada vez más cercanas al centro de gravedad (i.e. centroide ponderado por biomasa) de cada ensamblaje. Si bien, los tres índices funcionales en resolución mensual denotan tendencias negativas a lo largo del periodo de estudio (33 meses de muestreo; Figura 8), sólo la divergencia funcional muestra una tendencia con significancia estadística ($p = 0.03$; Tabla 7), mientras que las tendencias temporales negativas en resolución mensual para la riqueza y equidad funcional carecen de significancia estadística.

4.2.2 Índices funcionales: resolución anual

A diferencia de las estimaciones mensuales para los índices funcionales, los valores anuales representan una imagen ecológica más representativa del estado del ensamblaje, abarcando entre uno y tres meses de muestreo a lo largo de cada año de estudio y permitiendo una interpretación ecológica tanto puntual como temporal.

En lo que respecta a los valores puntuales, la máxima FRic se registró en 2007 (Figura 9A), posiblemente como resultado de la fase fría del ENSO (La Niña 2007 – 2008). Esta implica una disminución en la temperatura superficial e incremento en la disponibilidad de alimento (*Chl-a*) y riqueza de especies (Pérez de-Silva et al., 2022), provocando un subsecuente incremento en la riqueza funcional, ante la relación casi directa entre estas (Schleuter et al., 2010). Esto concuerda con los resultados obtenidos, registrando un incremento en la riqueza de especies para 2007 (62 especies) respecto a 2005 y 2006 (57 y 60 especies, respectivamente). Por otro lado, el valor mínimo del índice se registró para 2019 (Figura 9A). Si bien, dicho valor no posee relación directa aparente con disponibilidad de alimento, esta disminución en el volumen del nicho funcional ocupado podría deberse a una saturación de funciones en el sistema, llevando a un

periodo de ajuste en el que se mantienen niveles de biomasa, pero esta se redistribuye en el ensamblaje. Estudios previos en el PNZMAES han determinado que la estructura del ensamblaje de peces óseos presente posee un elevado dinamismo, implicando recambio y variabilidad en la presencia de especies ante emigración o extinciones locales (Ramírez-Ortiz et al., 2020).

Por su parte, la máxima FEve se registró en 2012 (Figura 9B), posiblemente debido al efecto retardado de la fase fría del ENSO (La Niña 2010-2011) durante la cual se provocó un incremento en la productividad primaria (*Chl-a*) y disminución de la temperatura (SST), provocando un aumento en la biomasa de las especies presentes en el ensamblaje y, por ende, homogeneizando la distribución de las biomosas ante el aprovechamiento del exceso de alimento por especies oportunistas o bajo menor presión pesquera (Ramírez-Ortiz et al., 2020; Olin et al., 2022; Pérez de-Silva et al., 2022). El valor mínimo para este índice se registró en 2013 (Figura 9B), posiblemente debido a que, una vez que termina la fase fría del ENSO, el sistema entra en un periodo de ajuste a condiciones habituales, incrementando la heterogeneidad en la distribución de biomasa entre especies dominantes y oportunistas (Keller et al., 2012; Pérez de-Silva et al., 2022).

Por su parte, la máxima FDiv se registró en 2005 (Figura 9C). Esto indica que especies altamente representativas o dominantes en valores de biomasa se encontraban distantes al centro de gravedad de dicho ensamblaje anual, o bien, hacia los bordes del espacio funcional y envolvente convexa (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). Se considera que esta distribución heterogénea en las biomosas de las especies de peces arrecifales obedece principalmente a que 2005 es el primer año de estudio, marcando el inicio del periodo de monitoreo del PNZMAES. De igual manera, dicho año corresponde al periodo previo a la declaración del ANP (declarada en 2007) (DOF, 2007), por lo que denota el primer año con información sobre el estado ecológico en el cual se encontraba el área de estudio previo, a su protección. Con base en lo anterior, se considera que esta divergencia funcional máxima probablemente sea reflejo de la presión pesquera a la cual estaban sometidas numerosas especies en la región (CONANP-SEMARNAT, 2014; Olmos-Martínez et al., 2018; Ramírez-Ortiz et al., 2020). Por otro lado, la FDiv mínima se presentó en 2011 (Figura 9C). Destaca que dicho año forma parte de una fase fría intensa del ENSO (La Niña 2010-2011), implicando una disminución en la SST e incremento en la productividad primaria (*Chl-a*). Este incremento en la disponibilidad de alimento para niveles tróficos inferiores implica una mayor transferencia de energía hacia niveles superiores y, en consecuencia, un incremento en la biomasa de peces arrecifales y reorganización del ecosistema (Fiedler, 2002; Pérez de-Silva et al., 2022). Si bien, en el PNZMAES el año 2011 presentó un promedio de biomasa relativamente bajo (Figura 4; Anexo 2), este año mostró también un incremento en la riqueza de especies respecto a 2005 (70 y 57 especies, respectivamente), implicando

una redistribución en la biomasa del ensamblaje, ante el uso diferencial del alimento disponible. Es importante destacar que una alteración en el valor de la FDiv puede darse por diversas razones: 1) modificación del número de especies presentes en el ensamblaje. 2) incremento/disminución de biomasa de las especies en el borde del espacio funcional. 3) incremento/disminución de biomasa de especies cercanas al centro de gravedad del ensamblaje (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). De esta manera, la variación de la FDiv en un ensamblaje a lo largo del tiempo puede darse por una, una combinación, o la totalidad de las razones enumeradas. En el caso del PNZMAES, el contraste en la FDiv de 2005 y de 2011 se debe a la totalidad de las razones antes mencionadas. En otras palabras, la disminución en la FDiv en 2011 respecto a su valor máximo en 2005 obedece a: 1) incremento en la riqueza de especies registradas en el PNZMAES, pasando de 57 especies (2005) a 70 especies (2011), las cuales además presentaron valores medios en sus atributos, posicionándolas dentro (y no en el borde) del espacio funcional. 2) Disminución de biomasa de especies en borde del espacio funcional, como fue el caso de *Mugil curema* Valenciennes, 1836, especie cercana al borde del espacio funcional con elevada biomasa en 2005 y ausente del ensamblaje en 2011. 3) Presencia de especies como *Haemulon scudderii* Gill, 1862, *Haemulon maculicauda* (Gill, 1862), *Lutjanus argentiventris* (Peters, 1869), *Lutjanus guttatus* (Steindachner, 1869), *Pseudobalistes naufragium* (Jordan y Starks, 1895), *Parapsettus panamensis* Steindachner, 1876, *Calamus brachysomus* (Lockington, 1880), especies con presencia y biomasa considerable en 2011, pero ausentes en 2005. Cabe añadir que estas especies presentaron valores medios en sus atributos, por lo que se encuentran localizadas cerca del centro de gravedad del ensamblaje. Esta presencia de mayor número de especies con alta biomasa (resultado esperado y derivado de la protección de un área marina) (McClanahan et al., 2007; Aburto-Oropeza et al., 2011; Ramírez-Ortiz et al., 2022), aunado a que los valores medios en sus atributos las posicionaron cercanas al centro de gravedad del ensamblaje, ocasionó la disminución en la FDiv reportada, derivado de la redistribución de biomasa antes mencionada.

Por otro lado, las tendencias temporales de los índices funcionales empleados (FRic, FEve, FDiv) en escala temporal anual (Figura 10) replican la tendencia observada en escala temporal mensual (Figura 8), mostrando una tendencia negativa en todos los casos. Esta congruencia entre las tendencias mensuales y anuales denotan que si bien, la resolución mensual ofrece valores puntuales basados en una ventana de observación temporal estrecha, la tendencia temporal en éstos podría considerarse representativa. No obstante, a pesar de concordar en la tendencia temporal de los índices funcionales, es importante destacar que la escala anual (a diferencia de la mensual; Tabla 7) denota una tendencia con significancia estadística para dos índices funcionales: FRic y FDiv ($p = 0.01$ y $p = 0.03$, respectivamente; Tabla 8). Esta tendencia temporal negativa implica un deterioro gradual y progresivo en la funcionalidad del ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES.

De manera específica, y de la misma manera que en la resolución temporal mensual, un declive en la FRic indica una disminución en la riqueza funcional del ensamblaje y, por ende, en el nicho funcional del mismo (Mouillot et al., 2013; Olán-González et al., 2020). Una tendencia temporal negativa en FEve indica una creciente heterogeneidad en la distribución de las biomasa (especies dominantes con cada vez mayor biomasa, mientras que las poco representativas poseen cada vez menor biomasa). Por otro lado, una tendencia negativa en la FDiv indica que especies dominantes en niveles de biomasa tienden a presentarse cada vez más cercanas al centro de gravedad del ensamblaje, o bien, que las especies con valores extremos en sus atributos (i.e. posicionadas en el borde del espacio funcional) presentan cada vez menor biomasa. Esto implica el riesgo de pérdida de funciones y simplificación de procesos ecosistémicos de la zona ante la emigración o extinción local de dichas especies, proceso que dependerá de límites fisiológicos, abundancia y rango de distribución geográfica de cada una de las especies implicadas (Mouillot et al., 2014), así como del grado de presión por parte de factores ambientales y antropogénicos (Mouillot et al., 2007). De esta manera, la tendencia negativa en la FDiv anual a lo largo del periodo de estudio indica un deterioro gradual y simplificación en la funcionalidad del ensamblaje del PNZMAES (Mouillot et al., 2011).

Este panorama de declive gradual y progresivo a lo largo del tiempo en la FRic, FEve y FDiv del ensamblaje (tanto en escala mensual, como anual) deben considerarse indicadores de que éste se encuentra sometido a disturbios constantes y crecientes (Mouillot et al., 2013). Además, el panorama de declive en la funcionalidad del PNZMAES concuerda con estudios previos realizados en la zona, como el de Ramírez-Ortiz et al. (2020), quienes reportaron un declive (entre 2005 y 2017) en los valores de dos índices funcionales: riqueza y dispersión. Los autores destacan una estructura dinámica del ensamblaje; a pesar de una estabilidad general en la densidad de peces arrecifales, el PNZMAES está perdiendo funciones (pérdida de especies con valores extremos en sus atributos) (Ramírez-Ortiz et al., 2022), mientras que otras más están ganando mayor representación.

4.2.3 Resistencia ecológica

El presente estudio comprende un margen temporal de 16 años de monitoreo en el PNZMAES (2005 – 2020). A diferencia de estudios basados en temporalidad corta o años puntuales, este tipo de estudios con series temporales largas permiten evaluar de mejor manera la resistencia (i.e. la capacidad de un sistema de conservar funciones ecológicas y estructura estable a pesar de la presencia de disturbios) (Connell y Sousa, 1983; Tilman, 2001) de un ensamblaje (García, 2019; Ramírez-Ortiz et al., 2022). Habitualmente, el análisis de la resistencia ecológica de un ensamblaje o de ecosistemas suele darse a través del análisis de

índices que denotan distintas facetas de la diversidad funcional de la zona (FRic, FEve y FDiv) (Tilman, 2001; Villéger et al., 2008). Sin embargo, diversos autores han empleado otro enfoque complementario, al evaluar la resistencia de ensamblajes a través del estudio de cambios o alteraciones en la estructura funcional de éstos, ya que dicha estructura funcional se considera el principal motor e indicador de procesos ecológicos y funcionalidad ecosistémica (Mouillot et al., 2011; Bellwood et al., 2019). Empero, aún se considera complicado el proveer de una explicación mecanicista para la relación entre la estructura funcional y la funcionalidad ecosistémica (Mouillot et al., 2011).

El presente estudio se basó en el enfoque de McLean et al. (2019), quienes analizan la resistencia ecológica (i.e. sensibilidad al cambio) de ensamblajes de peces óseos a través de cambios en su estructura funcional en el espacio multidimensional (PcoA), definida como el centroide ponderado por las biomásas (i.e. centro de gravedad) de las especies presentes en cada ensamblaje. A su vez, y en el caso del presente estudio, esta estructura o composición funcional denotó la sensibilidad al cambio (relación inversa con resistencia ecológica) por medio de la distancia euclidiana entre el centro de gravedad de cada ensamblaje y el centro de gravedad (estructura funcional) promedio para el PNZMAES a lo largo del periodo de estudio (Figura 11).

El PNZMAES mostró un grado variable de resistencia ecológica a lo largo del periodo de estudio, respecto a su composición funcional promedio (Figura 11). El año con la máxima sensibilidad al cambio (i.e. baja resistencia) fue 2008, mientras que el año con la menor sensibilidad al cambio (i.e. mayor resistencia respecto a condiciones promedio) fue 2009 (Tabla 9). Considerando que la resistencia ecológica es la capacidad de conservar una composición funcional constante ante disturbios o fuentes de estrés ambiental o antropogénico, y que dichos factores de estrés ambiental son principalmente la tendencia a incremento en la SST (incrementando estrés fisiológico) (Simpson et al., 2011) y declive en *Chl-a* (menor disponibilidad de alimento, mermando el éxito de reclutamiento) (Capuzzo et al., 2018) registrados para el GC durante los últimos años (Heras-Sánchez et al., 2018), los resultados obtenidos en cuanto a la resistencia ecológica de los ensamblajes anuales fueron prácticamente opuestos a lo esperado. En otras palabras, se esperaba que los años con una menor resistencia ecológica (o mayor sensibilidad al cambio) fueran aquellos sometidos a un mayor nivel de estrés ambiental: años con valores elevados en temperatura y baja productividad primaria como 2014 – 2016, años correspondientes a un evento El Niño (Heras-Sánchez et al., 2018). Estos efectos de la fase cálida del ENSO han sido reportados tanto en la Corriente de California (Lavaniegos et al., 2002) como en el Pacífico Oriental Tropical (Franco-Gordo et al., 2004) y golfo de California (Escalante et al., 2013; Heras-Sánchez et al., 2018). Adicionalmente, El Niño no solo merma la biomasa del plancton, sino que además disminuye la biomasa de numerosas especies de

peces (e invertebrados) mediante estrés fisiológico por temperatura o cambios en corrientes, resultando habitualmente en una reorganización del ecosistema (Fiedler, 2002; Wolff et al., 2012). Adicionalmente, la literatura ha reportado mortandades coralinas masivas, así como cambios sustanciales en la taxonomía, biomasa y estructura de atributos en peces como resultado de condiciones ambientales derivadas de El Niño (Graham et al., 2015; Pérez de-Silva et al., 2022).

Sin embargo, y de manera contraria, el año con la menor resistencia ecológica y mayor desplazamiento del centro de gravedad (i.e. estructura funcional) respecto a condiciones promedio fue 2008 (Tabla 9). Dicho año se caracterizó por una baja SST y elevada *Chl-a*, correspondientes a un evento La Niña, considerado dentro de los de mayor intensidad durante las últimas décadas (McClatchie et al., 2018; Heras-Sánchez et al., 2018). Esta alteración en la estructura funcional del 2008 respecto a condiciones promedio en el PNZMAES se debe principalmente a las alteraciones en la biomasa del ensamblaje en respuesta a una mayor disponibilidad de alimento durante condiciones La Niña en 2007 y 2008, de manera que un incremento en la biomasa de fito- y zooplancton produce un efecto de abajo a arriba (i.e. *bottom-up*) en niveles tróficos superiores, generando un incremento en la biomasa de peces (Keller et al., 2012; Pérez de-Silva et al., 2022). Lo anterior guarda congruencia con los resultados obtenidos, con 2008 siendo también el año con el máximo promedio de biomasa total por transecto a lo largo de los 16 años de estudio (Figura 3; Figura 4). Este incremento en la biomasa de 2008 respecto a años previos responde al aumento en la biomasa de especies invertívoras y piscívoras, confirmando el efecto positivo derivado del incremento en la disponibilidad de alimento en años previos. Por otro lado, 2009 fue el año con la máxima resistencia ecológica (Tabla 9). Esto se debió a que el final de la fase fría del ENSO marcó un retorno a condiciones climáticas “habituales”; la disminución en la disponibilidad de alimento respecto a años previos (La Niña 2007-2008) provocó que la biomasa promedio (Figura 3; Figura 4) y estructura funcional (Figura 11) retornaran a condiciones promedio. Este efecto en la biomasa de peces óseos (y en consiguiente, en la estructura funcional de un ensamblaje) en respuesta a la disponibilidad de alimento ha sido reportado previamente para la Corriente de California (Keller et al., 2012; McClatchie et al., 2018), Galápagos (Wolff et al., 2012) y el Pacífico Mexicano (Pérez de-Silva et al., 2022). Los resultados de resistencia ecológica reportados indican que, contrario a lo esperado, la estructura funcional del ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES no se altera en gran medida ante condiciones de estrés ambiental (años con baja productividad y elevada SST), si no que conserva una estructura funcional similar a sus valores promedio (caso de años cálidos como 2014-2016; Tabla 9). Por otro lado, la estructura funcional del ensamblaje presenta grandes alteraciones ante años “favorables” en los que se cuenta con mayor disponibilidad de alimento y menor estrés fisiológico producto de elevadas temperaturas. En otras palabras, la estructura funcional del ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES expresa resistencia

ecológica ante condiciones climáticas adversas, mientras que responde rápidamente (a través de incremento en la biomasa) ante condiciones climáticas favorables.

La resistencia ecológica del ensamblaje de peces arrecifales aquí mencionada es además congruente con la tendencia temporal en la alteración de su estructura funcional. Si bien todos los años presentaron un desplazamiento en su centro de gravedad y, por lo tanto, una alteración en su estructura funcional, el grado de alteración en ésta no mostró una tendencia a lo largo del periodo de estudio, cuya regresión mostró una pendiente (-3.07×10^{-5}) estadísticamente igual a cero ($p = 0.99$). Se considera que esta tendencia temporal nula en la magnitud del desplazamiento del centro de gravedad del ensamblaje respecto a condiciones promedio denota resistencia ecológica del mismo ante el incremento gradual en SST y declive en *Chl-a* (Escalante et al., 2013; Heras-Sánchez et al., 2018), de manera que el ensamblaje presenta alteraciones graduales a lo largo de cada año de estudio, pero conservando la alteración en su estructura funcional dentro de un intervalo relativamente constante. Sin embargo, es importante destacar una aparente contradicción entre la resistencia ecológica aquí mencionada y las tendencias temporales en sus índices funcionales (FRic, FEve y FDiv) en escala temporal mensual y anual, los cuales presentaron tendencias negativas en todos sus casos (Figura 8 y Figura 10, respectivamente). Este contraste entre las tendencias temporales de los índices funcionales y la tendencia temporal en la alteración de la estructura funcional del ensamblaje (Figura 12) obedece al que estos son indicadores complementarios para el estudio de la diversidad funcional (Mouillot et al., 2011; Bellwood et al., 2019). En otras palabras, los resultados de los índices funcionales y de la resistencia ecológica deben considerarse complementarios entre ellos: la tendencia negativa en los tres índices funcionales (FRic, FEve y FDiv) en ambas escalas temporales denota un deterioro gradual y progresivo en la diversidad funcional del ensamblaje a lo largo del periodo de estudio. Sin embargo, la tendencia nula en la alteración de su estructura funcional denota que este deterioro marcado a través de los índices funcionales no alcanza aún un punto de inflexión (o “punto de quiebre”) sobre la funcionalidad del ecosistema. Es decir, a pesar de un deterioro y declive temporal en la diversidad funcional del ensamblaje del PNZMAES, se considera que las funciones y estructura funcional del mismo muestran resistencia ecológica ante estresores, conservando una estructura funcional constante (tendencia temporal nula) a lo largo del tiempo (Connell y Sousa, 1983; Tilman, 2001). A su vez, esto guarda congruencia con lo previamente establecido para PNZMAES, cuya estructura funcional se ha considerado dinámica al reflejar la variabilidad en la distribución de biomasa entre las especies (Bates et al., 2014; Ramírez-Ortiz et al., 2020).

Sin embargo, es importante considerar otra vertiente, en la cual la resistencia ecológica aquí registrada (Figura 12) pueda ser un artificio de la temporalidad. Si bien, este estudio contempla 16 años de datos,

existe la posibilidad de que los patrones de alteración en la estructura funcional del PNZMAES opere a escalas temporales mayores. Esto explicaría el por qué se registran tendencias temporales claras en los índices funcionales (Figura 8 y Figura 10), pero no en la tendencia temporal de la estructura funcional (Figura 12). Sin embargo, se considera que esta vertiente no es el caso para el PNZMAES, ya que si bien hay estudios que han analizado alteraciones en ensamblajes de peces con rangos temporales de 20 (Bates et al., 2014) o hasta más de 40 años (Hadj-Hammou et al., 2021) en los cuales destacan patrones decadales taxonómicos y funcionales, también existen otros estudios donde los autores mencionan la utilidad de periodos temporales de 10 o más años (Barrett et al., 2007), incluso para el mismo PNZMAES (Ramírez-Ortiz et al., 2020, 2022), para el análisis de la diversidad taxonómica y funcional de un ensamblaje. Con base en esto, se reitera que el uso complementario de métricas funcionales (índices y alteración en la composición funcional del ensamblaje) permitieron detectar un deterioro en la riqueza, equidad y divergencia funcional a lo largo del tiempo, así como el que dicho deterioro se encuentra aún dentro de un umbral de resistencia ecológica, de manera que el ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES se ha mostrado resistente ante condiciones ambientales adversas (elevada SST y baja *Chl-a*) pero ha mostrado alta sensibilidad ante condiciones favorables (baja SST y alta *Chl-a*) a través de un incremento en la biomasa de peces durante el periodo de dichas condiciones favorables, retornando a condiciones promedio posteriormente.

4.3 Variables ambientales y tendencias temporales

Los valores estandarizados de los 228 meses de información (julio 2002 – junio 2021) para cada una de las cuatro variables ambientales (*Chl-a*, PIC, POC y SST) mostraron no sólo las anomalías en sus valores, si no también periodos de condiciones ambientales de mayor intensidad (Figura 13). Destacan periodos de alta *Chl-a* (Figura 13A) y POC (Figura 13C), y baja SST (Figura 13D) para los años 2007 – 2009. Esto es congruente con la literatura, ya que se ha reportado que los años 2007 y hasta 2009 se caracterizaron por condiciones oceanográficas correspondientes a La Niña (una de las más intensas de las últimas décadas), con baja SST y elevada productividad primaria (McClatchie et al., 2018). Adicionalmente, a través de un análisis espacio-temporal de las tendencias y cambios en la SST del GC de 1998 a 2015, Heras-Sánchez et al. (2018) confirmaron periodos fríos significativos con picos durante la primavera-invierno de 2008 y el invierno de 2011, correspondientes a eventos La Niña del 2007-2008 y 2010-2011. En el presente estudio la señal de la fase fría del ENSO durante 2011 fue registrada para la SST, y en mucha menor medida para las variables ambientales restantes.

Por otro lado, destaca un periodo de baja *Chl-a* (Figura 13A) y POC (Figura 13C), y elevados valores de PIC (Figura 13B) y SST (Figura 13D) para los años 2014 – 2016. De nuevo, tal comportamiento de las variables ambientales es congruente con lo reportado en la literatura, ya que desde 2013-2014 se registró una onda cálida marina que precedió y prolongó a uno de los eventos El Niño (2014-2016) de mayor intensidad en las últimas décadas (Kogan y Guo, 2017; Heras-Sánchez et al., 2018), incrementando la SST del GC en hasta 7°C durante el invierno de dicho periodo (Sanchez-Cabeza et al., 2022). A su vez, el incremento en la SST conlleva un empobrecimiento en la productividad (*Chl-a*), mermando la biomasa planctónica y disponibilidad de alimento para la red trófica (Franco-Gordo et al., 2004; Wolff et al., 2012).

Por su parte, las regresiones temporales denotaron tendencias negativas para *Chl-a* (Figura 13A) y POC (Figura 13C), así como tendencias positivas para PIC (Figura 13B) y SST (Figura 13D). De manera complementaria, las tendencias temporales tuvieron significancia estadística en el caso de la *Chl-a* ($p = 0.01$), el POC ($p = 0.003$) y la SST ($p = 0.0003$; Tabla 10). Lo anterior implica el que los valores mensuales de estas variables no se han mantenido dentro de un rango constante a lo largo del periodo de estudio, si no que sus valores han ido presentando un incremento (caso de la SST) o un declive (caso de la *Chl-a* y el POC) con respecto a sus valores iniciales. Esta tendencia temporal en las variables ambientales reafirma el panorama de calentamiento del agua superficial y disminución en la productividad, al menos en la porción sur del GC. Adicionalmente, estos resultados y tendencias ambientales son congruentes con lo mencionado en la literatura, donde se ha reportado una tendencia temporal de incremento en la SST y declive en productividad primaria del GC (Heras-Sánchez et al., 2018; Gómez-Ocampo et al., 2018). Heras-Sánchez et al. (2018) reportaron un incremento en la SST de 0.72°C anual, de 1998 a 2015. Estos autores reportan que la transición a verano ($SST \geq 25^\circ\text{C}$) sucedió 15.5 días más temprano entre 2007 y 2015 que durante el periodo 1998 y 2006. Aunado a esto, la transición a invierno ($SST < 25^\circ\text{C}$) se dio 3.9 días después durante 2007 y 2015 que durante 1998 y 2006. Lo anterior resultó en un extra de 20 días de verano ($SST > 25^\circ\text{C}$) durante 2007 y 2015 que durante 1998 y 2006. Estos cambios en la temperatura y desplazamiento de las transiciones estacionales podrían impactar el desarrollo, distribución y abundancia de diversas especies de peces e invertebrados en el GC (De Anda-Montañez et al., 2010), más aún en la porción sur del GC (región donde se encuentra el PNZMAES), donde los efectos de los eventos ENSO son de mayor afectación e intensidad (Heras-Sánchez et al., 2018).

4.4 Relación entre condiciones oceanográficas y resistencia ecológica

El cambio climático es uno de los principales motores de cambio en ecosistemas marinos, afectando su resiliencia, funcionalidad y servicios ecosistémicos (Smale et al., 2019). Sin embargo, el cambio climático no es el único que actúa sobre los ecosistemas, comunidades y ensamblajes marinos. En este sentido, otro conjunto de motores de cambio con gran importancia son los impactos humanos, los cuales afectan el funcionamiento de un ecosistema, tanto de manera directa, como indirecta (Tomas et al., 2015). Estos impactos o efectos de los estresores (i.e. motores de cambio) sobre la biodiversidad marina pueden ser lineales o (principalmente) no lineales, dependiendo de la intensidad de los estresores, así como de mecanismos de retroalimentación directos e indirectos (Fu et al., 2018). Sin embargo, es importante enfatizar que los efectos combinados de estresores climáticos y antropogénicos son dependientes del contexto y presentan variación dentro y entre ecosistemas, por lo que es crucial el entender los efectos que los estresores naturales y antropogénicos tienen sobre cada ecosistema o sitio de estudio para un mejor manejo de los recursos (Gissi et al., 2021). Sin embargo, antes de estudiar los efectos acumulados (naturales + antropogénicos), es imperativo analizar los efectos aislados de múltiples estresores en escalas locales y regionales, implementando también la dimensión temporal (Gissi et al., 2021).

Considerando que la estructura funcional de un ensamblaje se considera el principal motor e indicador de procesos ecológicos y funcionalidad ecosistémica (Mouillot et al., 2011; Bellwood et al., 2019), y que la modificación de la estructura funcional de los ensamblajes tiene un gran impacto en los procesos ecosistémicos (Mouillot et al., 2011), se consideró de vital importancia el identificar las variables con principal influencia sobre dicho indicador. Sin embargo, es importante aclarar que la cuestión no es el identificar cuáles motores de cambio influyen sobre la composición funcional y cuáles no, si no cuál de los múltiples factores con influencia poseen el mayor peso sobre las modificaciones en la estructura funcional del ensamblaje del PNZMAES, dentro de la escala espacio-temporal aquí empleada (Mouillot et al., 2007).

4.4.1 Modelo lineal generalizado (GLM)

Tras implementar la regresión por pasos hacia delante (*forward stepwise regression*), el mejor modelo denotó que la resistencia ecológica (i.e. desplazamiento de los centros de gravedad) recibe influencia con significancia estadística ($p < 0.05$) por parte de la SST ($p = 0.001$) y la PDO ($p = 0.002$), explicando un 58.44% de la variabilidad de los datos (Tabla 11).

Las representaciones gráficas de la influencia de dichas variables ambientales sobre la resistencia ecológica del ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES indican que valores elevados de SST dieron paso a mayor resistencia ecológica, es decir, a un menor desplazamiento de la estructura funcional de dicho año respecto a la estructura funcional promedio del ensamblaje. Por otro lado, valores bajos en SST dieron lugar a un elevado desplazamiento del centro de gravedad, implicando baja resistencia ecológica, ante un mayor desplazamiento de la estructura funcional de dichos años respecto a las condiciones promedio (Figura 14A). Este comportamiento concuerda con los resultados ya mencionados del presente estudio, donde periodos de elevada SST y *Chl-a* (2014 – 2016; Figura 13) se encontraron asociados con bajos desplazamientos del centro de gravedad (i.e. alta resistencia ecológica; Figura 12). Asimismo, el máximo desplazamiento del centro de gravedad en 2008 (Figura 12) estuvo asociado con periodos de baja temperatura y elevada productividad de 2007 a 2009 (Figura 13). Este comportamiento de menor desplazamiento del centro de gravedad ante condiciones adversas, pero mayor alteración en el mismo ante condiciones favorables contrasta con lo esperado: una mayor alteración en la estructura funcional en años con elevada SST y baja *Chl-a*, ante una disminución en la biomasa de peces como resultado de un declive en la productividad primaria. Trabajos previos soportan tal premisa, donde un incremento en la SST y declive en *Chl-a* se encuentran asociados con una disminución en la abundancia y biomasa de peces (Bainbridge et al., 2018), viéndose reflejado incluso en la distribución y captura pesquera de numerosas especies de importancia comercial (Cheung y Frölicher, 2020). Sin embargo, la influencia significativa de la SST sobre el desplazamiento del centro de gravedad denota que el ensamblaje de peces del PNZMAES es oportunista y aprovecha de manera eficiente el aumento en la disponibilidad de alimento durante años “favorables” (baja SST y elevada *Chl-a*), mientras que su resistencia ecológica le permite retornar a una composición funcional promedio en años normales, e incluso durante años “desfavorables” (caso de fase cálida del ENSO 2014 – 2016; Figura 13), en los cuales se registra elevada SST y baja *Chl-a*.

Por otro lado, el comportamiento gráfico del efecto de la PDO sobre el desplazamiento del centro de gravedad (i.e. resistencia ecológica) indica que valores bajos en la PDO darán lugar a un menor desplazamiento del centro de gravedad, mientras que valores elevados en la PDO provocarán un mayor desplazamiento (i.e. menor resistencia; Figura 14B). Si bien, no hay estudios que exploren la relación entre la composición funcional de un ensamblaje con índices climáticos de escala interanual (ENSO) o decadal (oscilaciones decadales del Pacífico o Atlántico), existen trabajos que exploran la relación entre la PDO y la biomasa de peces. Estos establecen que periodos fríos en la PDO generan mayor productividad primaria. Sin embargo, la fase cálida de la PDO guarda una relación directa con mayores capturas pesqueras e incremento en la riqueza de especies (Keller et al., 2012). Tal relación entre la fase cálida de la PDO con la biomasa y riqueza de especies sugiere que ante valores positivos en el índice (fase cálida de la PDO), el

incremento en biomasa y riqueza de especies genere alteraciones en la composición funcional de un ensamblaje, implicando un mayor desplazamiento del centro de gravedad en el espacio funcional (i.e. menor resistencia ecológica; Figura 14B).

Ya ha habido más casos en donde patrones climáticos interanuales o decadales influyen sobre la estructura poblacional de diversas especies. Ejemplo de ello son las relaciones entre la producción de salmón (Mantua et al., 1997), captura de sardina (Smith y Moser, 2003; Norton et al., 2009) y merluza (Benson et al., 2002) en la corriente de California con la PDO, así como la correlación de la abundancia y éxito de reclutamiento en peces del género *Sebastes* (i.e. rocotes) con eventos oceanográficos interanuales (ENSO) y decadales (PDO) (Laidig et al., 2007).

4.4.2 Modelos aditivos generalizados (GAMs)

Es importante enfatizar que el efecto de los diversos estresores (i.e. motores de cambio) sobre la biodiversidad marina pueden ser lineales o (principalmente) no lineales y trabajar en escalas interanuales o decadales, dependiendo de la intensidad de los estresores, así como de mecanismos de retroalimentación directos e indirectos (Bates et al., 2014; Fu et al., 2018). Ante esto, destaca la importancia de considerar dichas relaciones e interacciones no lineales entre estresores e indicadores bióticos a través de GAMs.

4.4.2.1 Resistencia ecológica (desplazamiento de los centros de gravedad)

De los GAMs realizados para explorar la relación entre la resistencia ecológica y los índices MEI, PDO, así como las biomazas totales anuales de HDO, PIS e IN, únicamente se registró influencia con significancia estadística por parte del índice de la PDO ($F = 4.77$; $p = 0.03$), explicando en un 42.8% la variabilidad de los datos (Tabla 12).

Por su parte, la falta de influencia significativa del MEI demuestra que dicho índice no guarda una relación lineal o no lineal con la estructura funcional del ensamblaje de peces del PNZMAES. Esto contrasta en parte con lo esperado, pues estudios previos han destacado que el ENSO (con sus fases representadas a través del MEI) puede llegar a afectar e influir drásticamente sobre la variabilidad climática interanual y decadal del GC, así como en la estructura comunitaria de sus comunidades y ensamblajes (Sanchez-Cabeza et al.,

2022). Sin embargo, es posible que dicha influencia del ENSO no se vea reflejada con la misma intensidad en la estructura funcional que en la estructura comunitaria, o que su influencia opere en escalas espaciales o temporales distintas a las que se abarcan en el presente trabajo.

El PDO tuvo influencia significativa sobre la resistencia ecológica del ensamblaje de peces del PNZMAES. Esto demuestra que la influencia climática sobre la estructura funcional del ensamblaje opera en distintas escalas espaciales y temporales. Además, demuestra que la influencia del PDO opera de manera no lineal, explicando por sí sólo un 42.8% de la variabilidad de los datos (Tabla 12), frente a un 58.44% de la variabilidad explicada por una relación lineal entre SST y PDO (Tabla 11). En su comportamiento gráfico, la relación no lineal entre la PDO y la resistencia ecológica indica un mayor desplazamiento del centro de gravedad (menor resistencia ecológica) ante valores intermedios del índice, mientras que valores extremos (tanto bajos como altos) implican una mayor resistencia ecológica por parte del ensamblaje de peces del PNZMAES (Figura 15). Si bien, y como ya se ha mencionado, aún no hay trabajos que exploren la influencia de índices interanuales y decadales sobre la estructura o composición funcional de un ensamblaje, hay aquellos que exploran la influencia de dichos índices sobre la biomasa de peces. Estos han confirmado la influencia de la PDO sobre la variabilidad climática interanual y decadal del GC, así como sobre la estructura comunitaria de sus comunidades y ensamblajes (Sanchez-Cabeza et al., 2022). La influencia de este índice puede darse a través de alteraciones en tasas de crecimiento (menor en fase positiva del PDO) (Stenseth et al., 2003), disponibilidad de alimento (menor con valores elevados del índice) (Snover, 2008) y temporadas reproductivas (Mariano et al., 2018). Sin embargo, la respuesta en la abundancia y biomasa no se da de manera sincrónica en todas las especies (Puerta et al., 2019).

Por otro lado, los modelos que contemplan las biomásas totales anuales de los distintos grupos tróficos no mostraron influencia significativa de dichas variables sobre la resistencia ecológica. La falta de significancia estadística de los grupos tróficos sobre la resistencia ecológica del ensamblaje contrasta con lo esperado, donde los peces herbívoros, detritívoros e invertívoros son los primeros en incrementar su biomasa ante un incremento en productividad primaria (Gaymer et al., 2010; Rogers et al., 2018), posibilitando una mayor transferencia de energía hacia niveles tróficos superiores (Schmitz, 2008) y desencadenando modificaciones en la biomasa de las especies en la red trófica que se esperaba verlas reflejadas en la composición funcional del ensamblaje. Sin embargo, esto demuestra que, en el caso del PNZMAES la resistencia ecológica del ensamblaje de peces no se basa o depende directamente de algún grupo trófico en particular, sino que ésta es una propiedad del sistema, producto de la sinergia entre numerosas especies que desempeñen funciones ecológicas diversas y de manera redundante (O'Leary et al., 2017), dando paso a ciclos de retroalimentación e interacciones complejas entre organismos ante

una diversidad de respuesta (respuestas diferentes ante un mismo estresor por organismos ecológicamente equivalentes) (Elmqvist et al., 2003).

4.4.2.2 Índices funcionales

Los GAMs denotaron que no existe influencia significativa por parte de las variables ambientales (*Chl-a*, PIC, POC y SST) sobre los tres componentes básicos de la diversidad funcional de un ensamblaje (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013): FRic (Tabla 13), FEve (Tabla 14) y FDiv (Tabla 15). La ausencia de influencia de las variables ambientales sobre los índices funcionales contrasta con lo encontrado por otros autores, quienes han mencionado que en escalas espaciales amplias (nivel de isla, como en el presente estudio), la productividad primaria (*Chl-a*) y variables geomorfológicas como batimetría y pendiente son los predictores más adecuados de la diversidad funcional, mientras que en escala local (sitio) variables como complejidad bentónica, profundidad y cobertura coralina son los mejores predictores (Yeager et al., 2017). Otras variables, como la salinidad, han mostrado correlación positiva con la diversidad funcional de peces en lagunas costeras (Mouillot et al., 2007). En cuanto a escalas geográficas amplias (abarcando rangos latitudinales), se ha visto que los gradientes en productividad primaria son uno de los mejores predictores para riqueza de especies, así como para riqueza y redundancia funcional (Yeager et al., 2017).

Dentro de las variables ambientales empleadas, destaca el que la SST no fue un adecuado predictor de ningún componente de la diversidad funcional. Si bien, esto coincide con lo hallado por Yeager et al. (2017), quienes no encontraron relación entre la SST y la riqueza ni equidad funcional, contrasta con los patrones y relaciones habitualmente mencionadas entre la SST y la riqueza de especies y diversidad funcional (McGill et al., 2006). Por su parte, Mao et al. (2021) destacaron la utilidad de la SST, *Chl-a*, calidad del agua y profundidad como buenos predictores de la dispersión funcional en el lago Hulun (China). Sin embargo, estos mismos autores destacan que la influencia de estas variables ambientales sobre la diversidad funcional es dependiente del contexto local, ya que en otro de sus sitios de estudio (lago Taihu) fueron las actividades humanas (principalmente la pesca), y no las variables ambientales, las que influyeron en mayor medida sobre alteraciones en la diversidad funcional.

En lo que respecta a los índices funcionales, Yeager et al. (2017) mencionan que, en escalas geográficas amplias, la riqueza y redundancia funcional pueden ser predichas adecuadamente a través de gradientes en productividad primaria. En escalas espaciales más pequeñas, Plass-Johnson et al. (2016) hallaron a través de GAMs una relación directa e inversa entre la variabilidad de la FRic y la rugosidad del arrecife

(i.e. a mayor rugosidad, menor variabilidad en valores de FRic), así como con la distancia del arrecife a la costa (i.e. mayor variabilidad ante mayor cercanía a la costa). De manera similar, Shah-Esmaeili et al. (2022) hallaron a través de GAMs la influencia negativa de la urbanización sobre la riqueza funcional y número de especies en un arrecife. De manera interesante, la influencia de variables naturales o antropogénicas sobre el comportamiento de la FDiv ha sido poco explorado. La influencia de variables (naturales o antropogénicas) sobre los índices que describen las diversas facetas de la diversidad funcional (i.e. riqueza, equidad, divergencia, dispersión, redundancia y originalidad funcional, entre otros) (Mouillot et al., 2013) es altamente dependiente del contexto local y regional (Mao et al., 2021; Shah-Esmaeili et al., 2022). Además, estresores humanos en sistemas arrecifales pueden llegar a acrecentar los efectos negativos en la diversidad funcional de estresores ambientales, como un incremento en la SST (Yeager et al., 2017), destacando la importancia de analizar la influencia particular de diversas variables sobre los índices empleados en cada localidad, evitando el tomar influencias de escala local como patrones de escala global.

4.4.2.3 Biomasa total anual

Los GAMs denotaron la ausencia de influencia significativa por parte de las variables ambientales (*Chl-a*, SST, PIC y POC) sobre el comportamiento de la biomasa total anual del ensamblaje de peces arrecifales del PNZMAES (Tabla 16). Sin embargo, la SST presentó un valor de probabilidad que se encuentran en el borde de la significancia estadística ($p = 0.057$; Tabla 16), explicando el 46.7% de la variabilidad de la biomasa total anual. Dicho modelo debe interpretarse con suma cautela, ya que no cumplió con normalidad en sus residuales (imposibilitando el considerarlo como un modelo robusto), además de encontrarse en el borde de la significancia estadística (Zuur et al., 2009). Sin embargo, la influencia de la SST sobre el comportamiento de la biomasa total anual de peces concordaría con lo esperado, así como con lo reportado en la literatura. De esta manera, se ha demostrado que la SST influye a nivel de individuo en tasas de crecimiento (Stenseth et al., 2003), temporadas de desove, viabilidad de huevos y juveniles y disponibilidad de alimento (Snover, 2008). Sin embargo, la respuesta de la biomasa de peces ante alteraciones en la SST se incrementa en desfase con respecto a las condiciones climáticas (i.e. las condiciones ambientales favorables reflejarán el incremento en la biomasa en año(s) posterior(es)) (Pérez de-Silva et al., 2022). Aunado a esto, la respuesta de las especies ante una alteración en la SST no será la misma para todas, dando paso a diversidad de respuesta entre especies (Puerta et al., 2019; Reum et al., 2020). A pesar de ello, sus efectos comúnmente se ven reflejados a nivel de ensamblaje, propagando sus efectos a través de la red trófica y creando alteraciones en la estructura comunitaria (Reum et al., 2020;

Sanchez-Cabeza et al., 2022). Duffy et al. (2016) mostraron que, de 25 variables ambientales a nivel global, la temperatura, biodiversidad e influencia humana fueron las de mayor impacto sobre la biomasa de peces, explicando en conjunto un 47% su variación a lo largo de distintos sitios.

En el caso del PNZMAES, estudios previos hallaron que, pese a un incremento general en la biomasa, los declives en la densidad de 12 especies de peces en la isla se encontraron relacionados con anomalías de SST y *Chl-a*, así como con variables antropogénicas como la pesca y densidad poblacional costera (Ramírez-Ortiz et al., 2022), resaltando los efectos diferenciales de variables ambientales sobre distintas especies.

4.4.2.4 Otros motores de cambio:

A pesar de que el presente trabajo no contempló el posible efecto de variables antropogénicas sobre el ensamblaje de peces del PNZMAES, es importante destacar aquellas que han sido consideradas por diversos autores. Una de las variables antropogénicas de mayor efecto es la densidad poblacional humana alrededor o cerca de ensamblajes de peces arrecifales, de manera que altas densidades poblacionales se han encontrado relacionadas con declives en riqueza funcional, biomasa (Mora et al., 2011; Micheli et al., 2014; Duffy et al., 2016), riqueza específica y densidad poblacional de especies comunes (Ramírez-Ortiz et al., 2022). Por otro lado, el esfuerzo pesquero es uno de los estresores humanos más estudiados (Gissi et al., 2021), el cual se ha visto asociado con declives en densidad poblacional (Kotta et al., 2009; Ramírez-Ortiz et al., 2022) y biomasa de peces (Duffy et al., 2016).

4.4.2.5 Comentarios finales:

El presente trabajo permitió detectar que, a pesar de una resistencia ecológica en la estructura funcional, el PNZMAES registra señales tempranas de deterioro en la funcionalidad del ensamblaje de peces arrecifales (tendencias negativas en la riqueza, equidad y divergencia funcional en escalas temporales mensual y anual). Los resultados aquí obtenidos suman a estudios previos en el ANP, los cuales han determinado que, a pesar de un incremento en la biomasa (debido a un incremento en tallas), estabilidad en densidad y originalidad funcional, e incluso a pesar de la inclusión del ANP en la lista verde de áreas naturales protegidas de la UICN, los objetivos de conservación del PNZMAES no han sido del todo logrados. Esto se debe a que se han registrado importantes declives en riqueza de especies, riqueza funcional y densidad de algunas especies (Ramírez-Ortiz et al., 2022). Ante esto, los autores han recomendado

medidas de mitigación como el mejorar las regulaciones pesqueras y vigilancia en zonas de no pesca (Ramírez-Ortiz et al., 2020), así como programas de restauración, límite en número de visitantes, expansión de las áreas de no pesca (las cuales actualmente abarcan únicamente el 1.36% del ANP) (CONANP-SEMARNAT, 2014) e incluso una reevaluación de la estrategia de manejo (Ramírez-Ortiz et al., 2022).

Ante esto, y basándose en los resultados y señales de deterioro en la funcionalidad (Figura 8; Figura 10) a pesar de una estabilidad en la resistencia ecológica del ensamblaje de peces del PNZMAES (Figura 12), el presente trabajo busca sumar a las recomendaciones previamente mencionadas. Particularmente, se recomienda el incremento de las áreas de no pesca como medida reparadora de las condiciones actuales, así como preventiva y mitigadora ante las condiciones climáticas esperadas de un mayor calentamiento en la SST y declive en la productividad primaria. Esto se debe a que, si estas tendencias persisten, se esperan efectos profundos en ecosistemas costeros (Sanchez-Cabeza et al., 2022), ocasionando modificaciones sustanciales en procesos y servicios ecosistémicos en la región. Además, es importante considerar la influencia de estresores antropogénicos que influyen sobre los ecosistemas de las zonas costeras, los cuales incrementan la vulnerabilidad de estos sistemas ante el cambio climático (Sanchez-Cabeza et al., 2022).

Debido a que el incremento de áreas de no pesca en una ANP requiere de sinergia entre comunidades y autoridades, usualmente se recurre a medidas de protección parcial como la reducción en capturas pesqueras. Sin embargo, esta medida suele ser insuficiente para prevenir declives en biomasa, además de reducir la resiliencia de poblaciones ícticas explotadas que afrontan un panorama de creciente deterioro climático (Keller et al., 2012). Por otro lado, la expansión de zonas de no pesca en ANPs ha dado lugar a incrementos en la abundancia y riqueza de especies de peces (Lester et al., 2009), promoviendo la resistencia ecológica ante estresores ambientales (Bates et al., 2014). No obstante, la protección total ante la pesca es una medida de manejo aún más efectiva que la protección parcial para el mantenimiento y conservación de la diversidad funcional de comunidades de peces, promoviendo la resiliencia y resistencia ecológica de ecosistemas arrecifales en el GC (caso del Parque Nacional Cabo Pulmo) (Ramírez-Ortiz et al., 2022).

Finalmente, es importante considerar que el ensamblaje de peces del PNZMAES cuenta con alta diversidad de respuesta ante condiciones ambientales que, aunada a un incremento en la protección ante la pesca, promovería una mayor resiliencia y resistencia del sistema, permitiendo un aseguramiento de los procesos ecosistémicos y servicios ecológicos que provee a la región (Ramírez-Ortiz et al., 2022).

Capítulo 5. Conclusiones

Se registraron 95 especies de peces arrecifales para el PNZMAES entre 2005 y 2020. De estas, las cinco especies con mayor biomasa fueron *Prionurus laticlavus*, *Haemulon maculicauda*, *Paranthias colonus*, *Mulloidichthys dentatus* y *Mycteroperca rosácea*, acumulando casi el 50% de la biomasa total del ensamblaje.

La tendencia en el promedio anual de biomasa total por transecto indicó un incremento (no significativo; $p = 0.21$) del 27.03% en la biomasa durante el periodo de estudio, con el máximo valor promedio de biomasa (300.16 g/m²) siendo registrado en el año 2008. A pesar de esta tendencia a incremento en la biomasa, el PNZMAES registra señales de deterioro gradual y progresivo en la funcionalidad de su ensamblaje de peces óseos, ante la tendencia temporal negativa en los índices de riqueza, equidad y divergencia funcional tanto en escala mensual como anual.

El máximo desplazamiento del centro de gravedad y menor resistencia ecológica respecto a condiciones promedio se registró para 2008, probablemente debido al incremento en biomasa de especies invertívoras y piscívoras, como consecuencia del aprovechamiento de mayor disponibilidad de alimento derivado de La Niña 2007 – 2008. Por su parte, la tendencia temporal en la alteración de la estructura funcional del ensamblaje de peces del PNZMAES denota resistencia ecológica ante condiciones climáticas adversas, mientras que responde rápidamente (a través de incremento en la biomasa) ante condiciones climáticas favorables.

Se registraron tendencias temporales significativas de incremento en la SST y declive en *Chl-a* y POC para la región del PNZMAES a lo largo del periodo de estudio. El GLM denotó influencia significativa por parte de la SST y PDO sobre la resistencia ecológica del ensamblaje de peces del PNZMAES. La influencia significativa de la SST sobre el desplazamiento del centro de gravedad denota que el ensamblaje de peces del PNZMAES es oportunista y aprovecha de manera eficiente las condiciones de años “favorables” (baja SST), mientras que su resistencia ecológica le permite retornar a una composición funcional promedio en años normales, e incluso durante años “desfavorables” (elevada SST). Por su parte, el GAM demostró que la influencia del PDO sobre la resistencia ecológica del PNZMAES opera de manera no lineal, implicando menor resistencia ante valores intermedios del índice, mientras que valores extremos (altos y bajos) implican mayor resistencia ecológica.

Literatura citada

- Aburto-Oropeza, O. y Balart, E. F. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of rocky reef in gulf of California. *Marine Ecology*, 22(4), pp. 283–305. doi: 10.1046/j.1439-0485.2001.t01-1-01747.x
- Aburto-Oropeza, O., Erisman, B., Galland, G. R., Mascareñas-Osorio, I., Sala, E., y Ezcurra, E. 2011. Large recovery of fish biomass in a no-take marine reserve. *PLoS ONE*, 6(8). doi: 10.1371/journal.pone.0023601
- Aguilar-Medrano, R. y Calderon-Aguilera, L. E. 2016. Redundancy and diversity of functional reef fish groups of the Mexican Eastern Pacific. *Marine Ecology*, 37(1), pp. 119–133. doi: 10.1111/maec.12253
- Aluja-Banet, T., Morineau, A., y Sanchez, G. 2018. Principal Component Analysis for Data Science. Recuperado el 2 de marzo de 2022, de <https://pca4ds.github.io>
- Álvarez-Borrego, S. y Lara-Lara, J. R. 1991. The Physical Environment and Primary Productivity of the Gulf of California. En B. Simoneit & J. Dauphin (Eds.), *The Gulf and Peninsular Province of the Californias* (Número January). American Association of Petroleum Geologists. doi: 10.1306/m47542c26
- Alves, C., Valdivia, A., Aronson, R. B., Bood, N., Castillo, K. D., Cox, C., Fieseler, C., Locklear, Z., McField, M., Mudge, L., Umbanhowar, J., y Bruno, J. F. 2022. Twenty years of change in benthic communities across the Belizean Barrier Reef. *PLoS ONE*, 17(1 January), pp. 1–23. doi: 10.1371/journal.pone.0249155
- Anderson, M. J. 2005. PERMANOVA: permutational analysis of variance a computer program. Department of Statistics University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M. J. y Walsh, D. C. I. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83(4), pp. 557–574. doi: 10.1890/12-2010.1
- Ansell, A. D., Gibson, R. N., Barnes, M., y Press, U. C. L. 1998. The ecological implications of small body size among coral-reef fishes. *Oceanography and marine biology: an annual review*, 36, pp. 373–411.
- Ayala-Bocos, A., Reyes-Bonilla, H., Calderón-Aguilera, L. E., Herrero-Perezrul, M. D., y González-Espinosa, P. C. 2015. Proyección de cambios en la temperatura superficial del mar del Golfo de California y efectos sobre la abundancia y distribución de especies arrecifales. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 8(1). doi: 10.15359/revmar.8-1.2
- Bainbridge, Z., Lewis, S., Bartley, R., Fabricius, K., Collier, C., Waterhouse, J., Garzon-Garcia, A., Robson, B., Burton, J., Wenger, A., y Brodie, J. 2018. Fine sediment and particulate organic matter: A review and case study on ridge-to-reef transport, transformations, fates, and impacts on marine ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*. Elsevier, 135(July), pp. 1205–1220. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.08.002
- Barjau-González, E., Rodríguez-Romero, J., Galván-Magaña, F., y Maldonado-García, M. 2016. Variación estacional de la diversidad taxonómica de los peces de arrecifes rocosos en el suroeste del Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 51(1), pp. 11–19. doi: 10.4067/S0718-19572016000100002

- Barrett, N. S., Edgar, G. J., Buxton, C. D., y Haddon, M. 2007. Changes in fish assemblages following 10 years of protection in Tasmanian marine protected areas. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 345(2), pp. 141–157. doi: 10.1016/j.jembe.2007.02.007
- Bates, A. E., Barrett, N. S., Stuart-Smith, R. D., Holbrook, N. J., Thompson, P. A., y Edgar, G. J. 2014. Resilience and signatures of tropicalization in protected reef fish communities. *Nature Climate Change*. Nature Publishing Group, 4(1), pp. 62–67. doi: <https://doi.org/10.1038/nclimate2062>
- Bellwood, D. R., Streit, R. P., Brandl, S. J., y Tebbett, S. B. 2019. The meaning of the term ‘function’ in ecology: A coral reef perspective. *Functional Ecology*. Wiley Online Library, 33(6), pp. 948–961. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13265>
- Bellwood, D. R., Wainwright, P. C., Fulton, C. J., y Hoey, A. S. 2006. Functional versatility supports coral reef biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. The Royal Society London, 273(1582), pp. 101–107. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3276>
- Benson, A. J., McFarlane, G. A., Allen, S. E., y Dower, J. F. 2002. Changes in Pacific hake (*Merluccius productus*) migration patterns and juvenile growth related to the 1989 regime shift. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. NRC Research Press Ottawa, Canada, 59(12), pp. 1969–1979. doi: <https://doi.org/10.1139/f02-156>
- Boero, F. 2010. The study of species in the era of biodiversity: a tale of stupidity. *Diversity*. Molecular Diversity Preservation International, 2(1), pp. 115–126. doi: <https://doi.org/10.3390/d2010115>
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao’s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of vegetation science*. Wiley Online Library, 16(5), pp. 533–540. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>
- Bousquets, J. L. y Aguirre, L. M. 2000. El concepto de especie y sus implicaciones para el desarrollo de inventarios y estimaciones en biodiversidad. En Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomología Sistemática: PRIBES 2000: trabajos del 1er taller iberoamericano de entomología sistemática. Sociedad Entomológica Aragonesa, SEA, pp. 87–96.
- Brandl, S. J., Goatley, C. H. R., Bellwood, D. R., y Tornabene, L. 2018. The hidden half: ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs. *Biological Reviews*. Wiley Online Library, 93(4), pp. 1846–1873. doi: <https://doi.org/10.1111/brv.12423>
- Capuzzo, E., Lynam, C. P., Barry, J., Stephens, D., Forster, R. M., Greenwood, N., McQuatters-Gollop, A., Silva, T., van Leeuwen, S. M., y Engelhard, G. H. 2018. A decline in primary production in the North Sea over 25 years, associated with reductions in zooplankton abundance and fish stock recruitment. *Global change biology*. Wiley Online Library, 24(1), pp. e352–e364. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.13916>
- Castro-Aguirre, J. L., Balart, E. F., y Arvizu-Martínez, J. 1995. Contribución al conocimiento del origen y distribución de la ictiofauna del Golfo de California, México. *Hidrobiol.* doi: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57850205>
- Cayuela, L. 2009. Modelos lineales generalizados (GLM). Materiales de un curso del R del IREC. https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/33538949/3-Modelos_lineales_generalizados-with-cover-page-v2.pdf?Expires=1660600594&Signature=CvMebSIIF8UjbXDx5ReHbYFLuXPIEovE6ietgqHGT4qH4BF8

vdLQtCgoZrR1c57ryuHef03ookMXNqaiZdHVy-COSJ1tRHILdZDhF~cwS-
 FNfyAkLkdIYU~9B8meeREI1tDKJhwRHtymQEAUB6u4O4F7TcRezNsK3cNDX4jsXUKkb-7BQ-
 HJ4Ee1cn7DBWgmRiRFWszo6OpXteqouCLQhhRwld~3bae6tT1WD5md9qPEChk~QQz10uZvbFy32O
 DT4zKqtowfzV7iMNZ~YiIlBmk9uzREnfaSYrH6aUuSOxIEqDYMuwXj5Hsz5bOIWUWaK-
 CCR~z~3z6270ey9u~Rg__&Key-Pair-Id=APKAJLOHF5GGSLRBV4ZA

- Cheung, W. W. L. y Frölicher, T. L. 2020. Marine heatwaves exacerbate climate change impacts for fisheries in the northeast Pacific. *Scientific reports*. Nature Publishing Group, 10(1), pp. 1–10. doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63650-z>
- Chirico, A. A. D., McClanahan, T. R., y Eklöf, J. S. 2017. Community-and government-managed marine protected areas increase fish size, biomass and potential value. *PLoS One*. Public Library of Science San Francisco, CA USA, 12(8), pp. e0182342. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182342>
- CICIMAR (Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN). 2000. Estudio justificativo previo: Propuesta de declaración Área Marina Protegida, Complejo Insular de Espíritu Santo. <https://issuu.com/niparajaac/docs/estudiojustificativopnes>
- Clark, M. 2019. Generalized Additive Models. Recuperado el 5 de mayo de 2022, de <https://m-clark.github.io/generalized-additive-models/>
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J., y Chapman, M. G. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray–Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of experimental marine biology and ecology*. Elsevier, 330(1), pp. 55–80. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.017>
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 2001. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E Ltd (ed.); 1st editio, Vol. 2. PRIMER-E Ltd Plymouth, Plymouth.
- Claudet, J., Pelletier, D., Jouvenel, J.-Y., Bachet, F., y Galzin, R. 2006. Assessing the effects of marine protected area (MPA) on a reef fish assemblage in a northwestern Mediterranean marine reserve: Identifying community-based indicators. *Biological conservation*. Elsevier, 130(3), pp. 349–369. doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.030>
- Colwell, R. K. 2009. Biodiversity: concepts, patterns, and measurement. *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press Princeton, 663, pp. 257–263. doi: <https://doi.org/10.1515/9781400833023>
- CONABIO. 2009. Manglares de México: Extensión y distribución. En M. T. Rodríguez-Zúñiga, C. Troche, A. D. Vázquez-Lule, & J. D. Márquez-Mendoza (Eds.), *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México. https://www.researchgate.net/publication/272293455_Manglares_de_Mexico_Extension_distribucion_y_monitoreo
- CONANP-SEMARNAT. 2014. Programa de Manejo Parque Nacional exclusivamente a zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Primera ed. México. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/141_libro_pm.pdf
- CONANP. 2000. Programa de Manejo Complejo Insular Espíritu Santo. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca La Paz, B.C.S.

https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/espíritu_santo_ok.pdf

- Connell, J. H. y Sousa, W. P. 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. *The American Naturalist*. University of Chicago Press, 121(6), pp. 789–824.
- Cornwell, W. K., Schwikl, D. W., y Ackerly, D. D. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*. Wiley Online Library, 87(6), pp. 1465–1471. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- Costa, G. C. 2009. Predator size, prey size, and dietary niche breadth relationships in marine predators. *Ecology*. Wiley Online Library, 90(7), pp. 2014–2019. doi: <https://doi.org/10.1890/08-1150.1>
- D’agata, S., Mouillot, D., Kulbicki, M., Andréfouët, S., Bellwood, D. R., Cinner, J. E., Cowman, P. F., Kronen, M., Pinca, S., y Vigliola, L. 2014. Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current Biology*. Elsevier, 24(5), pp. 555–560. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.01.049>
- De Anda-Montañez, J. A., Ramos-Rodríguez, A., y Martínez-Aguilar, S. 2010. Effects of environmental variability on recruitment and bioeconomic modelling in the Pacific sardine (*Sardinops sagax caerulea*) fishery from Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico. *Scientia Marina*. Institut de Ciències del Mar de Barcelona, 74(1), pp. 25–35. doi: [10.3989/scimar.2010.74n1025](https://doi.org/10.3989/scimar.2010.74n1025)
- De Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T. C., Götzenberger, L., Moretti, M., y Berg, M. P. 2021. *Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools*. Cambridge University Press (ed.). Cambridge University Press.
- Diario Oficial de la Federación (DOF). 2007. Decreto por el que se declara Área Natural Protegida, con la categoría de Parque Nacional, exclusivamente la zona marina que circunda al complejo insular conocido como Archipiélago de Espíritu Santo, ubicada en el Golfo de California, frente a las costas. Recuperado el 18 de junio de 2021, de https://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4987303&fecha=10/05/2007#gsc.tab=0
- Dickens, L. C., Goatley, C. H. R., Tanner, J. K., y Bellwood, D. R. 2011. Quantifying relative diver effects in underwater visual censuses. *PloS one*. Public Library of Science San Francisco, USA, 6(4), pp. e18965. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018965>
- Dobson, A. J. y Barnett, A. G. 2018. *An introduction to generalized linear models*. 4th editio. Chapman and Hall/CRC, New York. doi: <https://doi.org/10.1201/9781315182780>
- Duffy, J. E., Lefcheck, J. S., Stuart-Smith, R. D., Navarrete, S. A., y Edgar, G. J. 2016. Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. National Acad Sciences, 113(22), pp. 6230–6235. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1524465113>
- Edgar, G. J., Barrett, N. S., y Morton, A. J. 2004. Biases associated with the use of underwater visual census techniques to quantify the density and size-structure of fish populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Elsevier, 308(2), pp. 269–290. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.03.004>
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., y Norberg, J. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*. Wiley Online Library, 1(9), pp. 488–494. doi: <https://doi.org/10.1890/1540->

9295(2003)001[0488:RDECAR]2.0.CO;2

- Escalante, F., Valdez-Holguín, J. E., Álvarez-Borrego, S., y Lara-Lara, J. R. 2013. Temporal and spatial variation of sea surface temperature, chlorophyll a, and primary productivity in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 39(2), pp. 203–215. doi: <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v39i2.2233>
- Espinosa-Carreón, T. L. y Valdez-Holguín, E. 2007. Variabilidad interanual de clorofila en el Golfo de California. *Ecología aplicada*. Universidad Nacional Agraria La Molina, 6(1–2), pp. 83–92. http://www.scielo.org.pe/scielo.php?pid=S1726-22162007000100010&script=sci_arttext&tlng=en
- Fiedler, P. C. 2002. Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*, 244, pp. 265–283. doi: 10.3354/meps244265
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., y Holling, C. S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. *Annual Reviews*, 35, pp. 557–581. <https://www.jstor.org/stable/30034127%0A>
- Fonseca, C. R. y Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*. British Ecological Society, 89(1), pp. 118–125. <https://www.jstor.org/stable/3072124%0A>
- Fox, J. y Weisberg, S. 2018. *An R companion to applied regression*. SAGE Publications (ed.). SAGE Publications. https://toc.library.ethz.ch/objects/pdf03/z01_978-1-5443-3647-3_01.pdf
- Fox, R. J. y Bellwood, D. R. 2011. Unconstrained by the clock? Plasticity of diel activity rhythm in a tropical reef fish, *Siganus lineatus*. *Functional Ecology*. Wiley Online Library, 25(5), pp. 1096–1105. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01874.x>
- Franco-Gordo, C., Godínez-Domínguez, E., Filonov, A. E., Tereshchenko, I. E., y Freire, J. 2004. Plankton biomass and larval fish abundance prior to and during the El Niño period of 1997–1998 along the central Pacific coast of México. *Progress in Oceanography*. Elsevier, 63(3), pp. 99–123. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.10.001>
- Froese, R. y Pauly, D. 2021. FishBase. www.fishbase.org
- Fu, C., Travers-Trolet, M., Velez, L., Grüss, A., Bundy, A., Shannon, L. J., Fulton, E. A., Akoglu, E., Houle, J. E., y Coll, M. 2018. Risky business: the combined effects of fishing and changes in primary productivity on fish communities. *Ecological Modelling*. Elsevier, 368, pp. 265–276. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.12.003>
- García, C. 2019. From ecological indicators to ecological functioning: Integrative approaches to seize on ecological, climatic and socio-economic databases. *Ecological Indicators*. Elsevier, 107, pp. 105612. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105612>
- Gaymer, C. F., Palma, A. T., Vega, J. M. A., Monaco, C. J., y Henríquez, L. A. 2010. Effects of La Nina on recruitment and abundance of juveniles and adults of benthic community-structuring species in northern Chile. *Marine and freshwater research*. CSIRO Publishing, 61(10), pp. 1185–1196. doi: <https://doi.org/10.1071/MF09268>
- Genner, M. J., Sims, D. W., Southward, A. J., Budd, G. C., Masterson, P., Mchugh, M., Rendle, P., Southall, E. J., Wearmouth, V. J., y Hawkins, S. J. 2010. Body size-dependent responses of a marine fish

- assemblage to climate change and fishing over a century-long scale. *Global Change Biology*. Wiley Online Library, 16(2), pp. 517–527. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02027.x>
- Giraudoux, P., Giraudoux, M. P., y MASS, S. 2018. Package ‘pgirmess’. *Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists*. <https://mran.revolutionanalytics.com/snapshot/2020-02-09/web/packages/pgirmess/pgirmess.pdf>
- Gissi, E., Manea, E., Mazaris, A. D., Frascchetti, S., Almpnidou, V., Bevilacqua, S., Coll, M., Guarnieri, G., Lloret-Lloret, E., y Pascual, M. 2021. A review of the combined effects of climate change and other local human stressors on the marine environment. *Science of the Total Environment*. Elsevier, 755, pp. 142564. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142564>
- Goatley, C. H. R. y Brandl, S. J. 2017. Cryptobenthic reef fishes. *Current Biology Magazine*. Elsevier, 27(11), pp. R452–R454. [https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822\(17\)30350-0.pdf](https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822(17)30350-0.pdf)
- Gómez-Ocampo, E., Gaxiola-Castro, G., Durazo, R., y Beier, E. 2018. Effects of the 2013-2016 warm anomalies on the California Current phytoplankton. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. Elsevier, 151, pp. 64–76. doi: <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.01.005>
- González-López, I. y Siqueiros-Beltrones, D. A. 1990. Estructura de las asociaciones microfitoplanctónicas de la región sur del Golfo de California, México, en la primavera y verano de 1984. *Ciencias Marinas*, 16(4), pp. 157–188.
- Gower, J. C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*. JSTOR, 27(4), pp. 857–871. doi: <https://doi.org/10.2307/2528823>
- Graham, N. A. J., Jennings, S., MacNeil, M. A., Mouillot, D., y Wilson, S. K. 2015. Predicting climate-driven regime shifts versus rebound potential in coral reefs. *Nature*. Nature Publishing Group, 518(7537), pp. 94–97. doi: <https://doi.org/10.1038/nature14140>
- Hadj-Hammou, J., McClanahan, T. R., y Graham, N. A. J. 2021. Decadal shifts in traits of reef fish communities in marine reserves. *Scientific reports*. Nature Publishing Group, 11(1), pp. 1–12. doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-03038-9>
- Hausdorf, B. 2011. Progress toward a general species concept. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*. Wiley Online Library, 65(4), pp. 923–931. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01231.x>
- Heithaus, M. R., Frid, A., Wirsing, A. J., y Worm, B. 2008. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in ecology & evolution*. Elsevier, 23(4), pp. 202–210. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.003>
- Hemingson, C. R. y Bellwood, D. R. 2018. Biogeographic patterns in major marine realms: function not taxonomy unites fish assemblages in reef, seagrass and mangrove systems. *Ecography*. Wiley Online Library, 41(1), pp. 174–182. doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.03010>
- Heras-Sánchez, M. del C., Valdez-Holguín, J. E., y Hazas-Izquierdo, R. G. 2018. Sea-surface temperature spatiotemporal analysis for the gulf of California, 1998–2015: Regime change simulation. En *International Conference on Supercomputing in Mexico*. Springer, pp. 167–181. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-030-10448-1_16

- Hoare, D. J., Krause, J., Peuhkuri, N., y Godin, J. 2000. Body size and shoaling in fish. *Journal of Fish Biology*. Wiley Online Library, 57(6), pp. 1351–1366. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02217.x>
- Hodgson, D., McDonald, J. L., y Hosken, D. J. 2015. What do you mean, 'resilient'? *Trends in ecology & evolution*. Elsevier, 30(9), pp. 503–506. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.010>
- Holmlund, C. M. y Hammer, M. 1999. Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological economics*. Elsevier, 29(2), pp. 253–268. doi: [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00015-4)
- Hothorn, T., Zeileis, A., Millo, G., y Mitchell, D. 2022. *R package lmtest: Testing Linear Regression Models*. pp. 47. <http://mirrors.nics.utk.edu/cran/web/packages/lmtest/lmtest.pdf>
- Keller, A. A., Wallace, J. R., Horness, B. H., Hamel, O. S., y Stewart, I. J. 2012. Variations in eastern North Pacific demersal fish biomass based on the US west coast groundfish bottom trawl survey (2003–2010). *Fishery Bulletin*, 110(2), pp. 205–222.
- Kogan, F. y Guo, W. 2017. Strong 2015–2016 El Niño and implication to global ecosystems from space data. *International Journal of Remote Sensing*. Taylor & Francis, 38(1), pp. 161–178. doi: <https://doi.org/10.1080/01431161.2016.1259679>
- Kotta, J., Kotta, I., Simm, M., y Põllupüü, M. 2009. Separate and interactive effects of eutrophication and climate variables on the ecosystem elements of the Gulf of Riga. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Elsevier, 84(4), pp. 509–518. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.07.014>
- Laidig, T. E., Chess, J. R., y Howard, D. F. 2007. Relationship between abundance of juvenile rockfishes (*Sebastes* spp.) and environmental variables documented off northern California and potential mechanisms for the covariation. *Fishery Bulletin*. National Marine Fisheries Service, 105(1), pp. 39–49.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., y Laliberté, M. E. 2014. Package 'FD'. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. Citeseer, pp. 0–1.
- Lavaniegos, B. E., Jiménez-Pérez, L. C., y Gaxiola-Castro, G. 2002. Plankton response to El Niño 1997–1998 and La Niña 1999 in the southern region of the California Current. *Progress in Oceanography*. Elsevier, 54(1–4), pp. 33–58. doi: [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00042-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00042-3)
- Lavín, M. F., Palacios-Hernández, E., y Cabrera, C. 2003. Sea surface temperature anomalies in the Gulf of California. *Geofísica internacional*, 42(3), pp. 363–375.
- Legendre, P. y Legendre, L. 2012. Numerical ecology. *Developments in Environmental Modelling* (ed.); 3rd editio. Elsevier, Amsterdam.
- Legras, G., Loiseau, N., Gaertner, J.-C., Poggiale, J.-C., y Gaertner-Mazouni, N. 2020. Assessing functional diversity: the influence of the number of the functional traits. *Theoretical Ecology*. Springer, 13(1), pp. 117–126. doi: <https://doi.org/10.1007/s12080-019-00433-x>
- Lester, S. E. y Halpern, B. S. 2008. Biological responses in marine no-take reserves versus partially protected areas. *Marine Ecology Progress Series*, 367, pp. 49–56. doi: <https://doi.org/10.3354/meps07599>
- Lester, S. E., Halpern, B. S., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B. I., Gaines, S. D., Aíramé, S., y Warner, R. R. 2009. Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine*

Ecology Progress Series, 384, pp. 33–46. doi: <https://doi.org/10.3354/meps08029>

- Lluch-Cota, D. B., Wooster, W. S., y Hare, S. R. 2001. Sea surface temperature variability in coastal areas of the northeastern Pacific related to the El Niño-Southern Oscillation and the Pacific Decadal Oscillation. *Geophysical Research Letters*. Wiley Online Library, 28(10), pp. 2029–2032. doi: <https://doi.org/10.1029/2000GL012429>
- Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., Kidwell, S. M., Kirby, M. X., Peterson, C. H., y Jackson, J. B. C. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*. American Association for the Advancement of Science, 312(5781), pp. 1806–1809. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1128035>
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Leprieur, F., Maire, E., Mouillot, D., y Villéger, S. 2022. mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*. Wiley Online Library, 2022(1). doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., y Villéger, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*. Wiley Online Library, 24(6), pp. 728–740. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12299>
- Mangiafico, S. 2020. rcompanion: functions to support extension education program evaluation. R package version 2.3. 25. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Mantua, N. J. 1999. The Pacific Decadal Oscillation. A brief overview for non-specialists. Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Oceans (ed.). *Encyclopedia of Environmental Change*, Seattle.
- Mantua, N. J., Hare, S. R., Zhang, Y., Wallace, J. M., y Francis, R. C. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bulletin of the American Meteorological Society*. American Meteorological Society, 78(6), pp. 1069–1080.
- Mao, Z., Gu, X., Cao, Y., Luo, J., Zeng, Q., Chen, H., y Jeppesen, E. 2021. How does fish functional diversity respond to environmental changes in two large shallow lakes? *Science of the Total Environment*. Elsevier, 753, pp. 142158. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142158>
- Mariano, E., Carolina, V., y Miranda Leandro, A. 2018. Influences of ENSO and PDO phenomena on the local climate variability can drive extreme temperature and depth conditions in a Pampean shallow lake affecting fish communities. *Environmental Biology of Fishes*. Springer, 101(4), pp. 653–666. doi: <https://doi.org/10.1007/s10641-018-0726-2>
- Marin-Enriquez, E. y Muhlia-Melo, A. 2018. Environmental and spatial preferences of dolphinfish (*Coryphaena* spp.) in the eastern Pacific Ocean off the coast of Mexico. *Fishery Bulletin*, 116(1).
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., y Wilson, J. B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*. Wiley Online Library, 111(1), pp. 112–118. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- McClanahan, T. R., Graham, N. A. J., Calnan, J. M., y MacNeil, M. A. 2007. Toward pristine biomass: reef fish recovery in coral reef marine protected areas in Kenya. *Ecological Applications*. Wiley Online Library, 17(4), pp. 1055–1067. doi: <https://doi.org/10.1890/06-1450>

- McClatchie, S., Gao, J., Drenkard, E. J., Thompson, A. R., Watson, W., Ciannelli, L., Bograd, S. J., y Thorson, J. T. 2018. Interannual and secular variability of larvae of mesopelagic and forage fishes in the Southern California current system. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. Wiley Online Library, 123(9), pp. 6277–6295. doi: <https://doi.org/10.1029/2018JC014011>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*. Elsevier, 21(4), pp. 178–185. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- McLean, M., Auber, A., Graham, N. A. J., Houk, P., Villéger, S., Violle, C., Thuiller, W., Wilson, S. K., y Mouillot, D. 2019. Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. *Global change biology*. Wiley Online Library, 25(10), pp. 3424–3437. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.14662>
- McLean, M., Stuart-Smith, R. D., Villéger, S., Auber, A., Edgar, G. J., MacNeil, M. A., Loiseau, N., Leprieur, F., y Mouillot, D. 2021. Trait similarity in reef fish faunas across the world's oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. National Acad Sciences, 118(12), pp. e2012318118. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.2012318118>
- Mérigot, B., Durbec, J.-P., y Gaertner, J.-C. 2010. On goodness-of-fit measure for dendrogram-based analyses. *Ecology*. Wiley Online Library, 91(6), pp. 1850–1859. doi: <https://doi.org/10.1890/09-1387.1>
- Micheli, F. y Halpern, B. S. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*. Wiley Online Library, 8(4), pp. 391–400. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x>
- Micheli, F., Mumby, P. J., Brumbaugh, D. R., Broad, K., Dahlgren, C. P., Harborne, A. R., Holmes, K. E., Kappel, C. V., Litvin, S. Y., y Sanchirico, J. N. 2014. High vulnerability of ecosystem function and services to diversity loss in Caribbean coral reefs. *Biological Conservation*. Elsevier, 171, pp. 186–194. doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.029>
- Molnar, C. 2020. *Interpretable machine learning: A guide for making black box models explainable*. Lulu.com (ed.). Leanpub.
- Montgomery, D. C., Peck, E. A., y Vining, G. G. 2021. *Introduction to linear regression analysis*. J. W. & Sons (ed.); 6th editio. John Wiley & Sons, Pondicherry.
- Mora, C., Aburto-Oropeza, O., Ayala Bocos, A., Ayotte, P. M., Banks, S., Bauman, A. G., Beger, M., Bessudo, S., Booth, D. J., y Brokovich, E. 2011. Global human footprint on the linkage between biodiversity and ecosystem functioning in reef fishes. *PLoS biology*. Public Library of Science San Francisco, USA, 9(4), pp. e1000606. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000606>
- Morales-de-Anda, D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Aguilar-Betancourt, C., González-Sansón, G., y Rodríguez-Troncoso, A. P. 2020. Reef fish functional composition and metrics reveal spatial differences in three protected islands in the Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 635, pp. 139–150. doi: <https://doi.org/10.3354/meps13186>
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., y Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*. Wiley Online Library, 24(4), pp. 867–876. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365->

2435.2010.01695.x

- Mouillot, D., Dumay, O., y Tomasini, J. A. 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Elsevier, 71(3–4), pp. 443–456. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.08.022>
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., y Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*. Elsevier, 28(3), pp. 167–177. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Mouillot, D., Loiseau, N., Grenié, M., Algar, A. C., Allegra, M., Cadotte, M. W., Casajus, N., Denelle, P., Guéguen, M., y Maire, A. 2021. The dimensionality and structure of species trait spaces. *Ecology Letters*. Wiley Online Library, 24(9), pp. 1988–2009. doi: <https://doi.org/10.1111/ele.13778>
- Mouillot, D., Mason, W. H., Dumay, O., y Wilson, J. B. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*. Springer, 142(3), pp. 353–359. doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1744-7>
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S. R., Friedlander, A., y Vigliola, L. 2014. Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. National Acad Sciences, 111(38), pp. 13757–13762. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>
- Mouillot, D., Villéger, S., Scherer-Lorenzen, M., y Mason, N. W. H. 2011. Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PloS one*. Public Library of Science San Francisco, USA, 6(3), pp. e17476. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017476>
- Mumby, P. J., Dahlgren, C. P., Harborne, A. R., Kappel, C. V., Micheli, F., Brumbaugh, D. R., Holmes, K. E., Mendes, J. M., Broad, K., y Sanchirico, J. N. 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *science*. American Association for the Advancement of Science, 311(5757), pp. 98–101. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1121129>
- Myers, R. A. y Worm, B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*. Nature Publishing Group, 423(6937), pp. 280–283. doi: <https://doi.org/10.1038/nature01610>
- Naeem, S., Bunker, D. E., Hector, A., Loreau, M., y Perrings, C. 2009. Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: an ecological and economic perspective. O. Oxford (ed.). Oxford University Press, New York.
- Naeem, S. y Wright, J. P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology letters*. Wiley Online Library, 6(6), pp. 567–579. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00471.x>
- Niparajá, A. C. 2011. Guía de identificación de pesquerías comerciales ribereñas. Baja California Sur, México. La Paz, BCS: Niparajá AC. <https://www.niparaja.org/file/2015/06/GUIA-DE-IDENTIFICACION-DE-PESQUERIAS-COMERCIALES-RIBERENAS.pdf>
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 2018. Multivariate ENSO Index Version 2 (MEI.v2). Recuperado el 12 de abril de 2022, de <https://psl.noaa.gov/enso/mei/>
- Norman, M. D. y Jones, G. P. 1984. Determinants of territory size in the pomacentrid reef fish, *Parma*

- victoriae. *Oecologia*. Springer, 61(1), pp. 60–69.
- Norton, J. G., Herrick, S. F., y Mason, J. E. 2009. Fisheries abundance cycles in ecosystem and economic management of California fish and invertebrate resources. En *The Future of Fisheries Science in North America*. Springer. doi: https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9210-7_13
- Nyström, M. y Folke, C. 2001. Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*. Springer, 4(5), pp. 406–417. doi: <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0019-y>
- O’Leary, J. K., Micheli, F., Airoidi, L., Boch, C., De Leo, G., Elahi, R., Ferretti, F., Graham, N. A. J., Litvin, S. Y., y Low, N. H. 2017. The resilience of marine ecosystems to climatic disturbances. *BioScience*. Oxford University Press, 67(3), pp. 208–220. doi: <https://doi.org/10.1093/biosci/biw161>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., y Wagner, H. 2013. Community ecology package. R package version, 2(0), pp. 321–326. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/>
- Olán-González, M., Reyes-Bonilla, H., Álvarez-Filip, L., Pérez-España, H., y Olivier, D. 2020. Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environmental Biology of Fishes*. Springer, 103(11), pp. 1323–1341. doi: <https://doi.org/10.1007/s10641-020-01026-y>
- Olin, A. B., Olsson, J., Eklöf, J. S., Eriksson, B. K., Kaljuste, O., Briekmane, L., y Bergström, U. 2022. Increases of opportunistic species in response to ecosystem change: the case of the Baltic Sea three-spined stickleback. *ICES Journal of Marine Science*. doi: <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac073>
- Olivier, D., Loiseau, N., Petatán-Ramírez, D., Millán, O. T., Suárez-Castillo, A. N., Torre, J., Munguia-Vega, A., y Reyes-Bonilla, H. 2018. Functional-biogeography of the reef fishes of the islands of the Gulf of California: integrating functional divergence into marine conservation. *Global Ecology and Conservation*. Elsevier, 16, pp. e00506. doi: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00506>
- Olmos-Martínez, E., Arizpe Covarrubias, O. A., Maldonado-Alcudia, C. M., y Roldán-Clarà, B. 2018. Conservation of Biodiversity vs Tourism and Fishing at the Archipelago Espiritu Santo in the Gulf of California. En A. Ortega-Rubio (Ed.), *Mexican Natural Resources Management and Biodiversity Conservation*. Springer. doi: https://doi.org/10.1007/978-3-319-90584-6_22
- Ospina, A. F. y Mora, C. 2004. Effect of body size on reef fish tolerance to extreme low and high temperatures. *Environmental Biology of Fishes*. Springer, 70(4), pp. 339–343. doi: <https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000035429.39129.34>
- Pecuchet, L., Lindegren, M., Hidalgo, M., Delgado, M., Esteban, A., Fock, H. O., Gil de Sola, L., Punzón, A., Sólmundsson, J., y Payne, M. R. 2017. From traits to life-history strategies: Deconstructing fish community composition across European seas. *Global Ecology and Biogeography*. Wiley Online Library, 26(7), pp. 812–822. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12587>
- Pérez de-Silva, C. V., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Troncoso, A. P., y Rodríguez-Zaragoza, F. A. 2022. Reef Fish Assemblage in Two Insular Zones within the Mexican Central Pacific. En *Oceans*. MDPI, 3(2), pp. 204–217. doi: <https://doi.org/10.3390/oceans3020015>
- Petchey, O. L. y Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*. Wiley Online Library, 9(6), pp. 741–758. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>

- Petchey, O. L., Hector, A., y Gaston, K. J. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*. Wiley Online Library, 85(3), pp. 847–857. doi: <https://doi.org/10.1890/03-0226>
- Petchey, O. L., O’Gorman, E. J., y Flynn, D. F. B. 2009. A functional guide to functional diversity measures. *Biodiversity, Ecosystem Functioning, & Human Wellbeing* Naeem S, Bunker DE, Hector A, Loreau M, Perrings C, eds. Oxford University Press, Oxford, pp. 49–59.
- Pittman, S., Bauer, L. J., Hile, S., Jeffrey, C. F., Davenport, E. D., y Caldwell, C. 2014. Marine protected areas of the US Virgin Islands: ecological performance report. <https://repository.library.noaa.gov/view/noaa/880>
- Plass-Johnson, J. G., Taylor, M. H., Husain, A. A. A., Teichberg, M. C., y Ferse, S. C. A. 2016. Non-random variability in functional composition of coral reef fish communities along an environmental gradient. *PLoS One*. Public Library of Science San Francisco, CA USA, 11(4), pp. e0154014. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154014>
- Podani, J. y Schmera, D. 2006. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*. Wiley Online Library, 115(1), pp. 179–185. doi: <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15048.x>
- Puerta, P., Ciannelli, L., Rykaczewski, R. R., Opiekun, M., y Litzow, M. A. 2019. Do Gulf of Alaska fish and crustacean populations show synchronous non-stationary responses to climate? *Progress in oceanography*. Elsevier, 175, pp. 161–170. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.04.002>
- Ramírez-Ortiz, G., Balart, E. F., Reyes-Bonilla, H., Huato-Soberanis, L., Cortés-Fuentes, C., y Micheli, F. 2022. Greater resilience of reef fish assemblages in a no-take reserve compared to multi-use areas of the Gulf of California. *Progress in Oceanography*. Elsevier, 204, pp. 102794. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102794>
- Ramírez-Ortiz, G., Reyes-Bonilla, H., Balart, E. F., Olivier, D., Huato-Soberanis, L., Micheli, F., y Edgar, G. J. 2020. Reduced fish diversity despite increased fish biomass in a Gulf of California Marine Protected Area. *PeerJ*. PeerJ Inc., 8, pp. e8885. doi: <https://doi.org/10.7717/peerj.8885>
- Ramírez-Rodríguez, M. 2013. Especies de interés pesquero en el Pacífico mexicano: nombres y claves para su registro. La Paz, Baja California Sur, Mexico: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politecnico Nacional. SAGARPA. CONAPESCA, 87, pp. 2013. https://catalogo.cicimar.ipn.mx/documento_tecnico.pdf
- Ramírez-Ortiz, G., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Hernández, L., Fernández Rivera-Melo, F., López-Pérez, A., y Dominici-Arosamena, A. 2017. Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology*. Wiley Online Library, 38(4), pp. e12447. doi: <https://doi.org/10.1111/maec.12447>
- Reum, J. C. P., Blanchard, J. L., Holsman, K. K., Aydin, K., Hollowed, A. B., Hermann, A. J., Cheng, W., Faig, A., Haynie, A. C., y Punt, A. E. 2020. Ensemble projections of future climate change impacts on the Eastern Bering Sea food web using a multispecies size spectrum model. *Frontiers in Marine Science*. Frontiers Media SA, 7, pp. 124. doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00124>
- Reyes-Bonilla, H. y Alvarez-Filip, L. 2008. Long-term changes in taxonomic distinctness and trophic structure of reef fishes at Cabo Pulmo reef, Gulf of California. En *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*. Nova Southeastern University, pp. 790–794.

- Reyes-Bonilla, H., Herrero-Pérezrul, D., Sánchez-Alcántara, I., y Weaver, A. 2007. Línea base de información biofísica de Espíritu Santo. En Sociedad de Historia Natural Niparajá A.C. (Ed.), Pescando información en Espíritu Santo: generación de información socioeconómica, de gobernabilidad y biofísica. México. https://issuu.com/niparajaac/docs/resumen_linea_base_pnaes
- Reyes-Salinas, A., Cervantes-Duarte, R., Morales-Pérez, R. A., y Valdez-Holguín, J. E. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, BCS. *Hidrobiológica*. UAM, Unidad Iztapalapa, 13(2), pp. 103–110. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972003000200002
- Ricotta, C. y Podani, J. 2017. On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning. *Ecological Complexity*. Elsevier, 31, pp. 201–205. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.07.003>
- Rincón-Díaz, M. P., Pittman, S. J., Arismendi, I., y Heppell, S. S. 2018. Functional diversity metrics detect spatio-temporal changes in the fish communities of a Caribbean marine protected area. *Ecosphere*. Wiley Online Library, 9(10), pp. e02433. doi: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2433>
- Robinson, C. J., Hernández-Trujillo, S., y Gómez-Gutiérrez, J. 2020. Workshop Resilience of the Gulf of California: after 6 years of warming conditions and reduced productivity. Abstract book, pp. 90. <https://www.eventos.cicimar.ipn.mx/WRGC/>
- Rodríguez-Romero, J., Muhlia-Melo, A. F., Galván-Magaña, F., Gutiérrez-Sánchez, F. J., y Gracia-Lopez, V. 2005. Fish assemblages around Espíritu Santo island and Espíritu Santo seamount in the lower Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*. University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, 77(1), pp. 33–50.
- Rogers, A., Blanchard, J. L., y Mumby, P. J. 2018. Fisheries productivity under progressive coral reef degradation. *Journal of applied ecology*. Wiley Online Library, 55(3), pp. 1041–1049. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13051>
- Rogers, C. S., Muller, E., Spitzack, T., y Miller, J. 2009. Extensive coral mortality in the US Virgin Islands in 2005/2006: A review of the evidence for synergy among thermal stress, coral bleaching and disease. *Caribbean Journal of Science*. BioOne, 45(2–3), pp. 204–214. doi: <https://doi.org/10.18475/cjos.v45i2.a8>
- RStudio Team. 2021. RStudio: integrated development environment for R [internet]. Boston, MA: RStudio, Inc.; 2016.
- Sanchez-Cabeza, J.-A., Herrera-Becerril, C. A., Carballo, J. L., Yáñez, B., Álvarez-Sánchez, L. F., Cardoso-Mohedano, J.-G., y Ruiz-Fernández, A. C. 2022. Rapid surface water warming and impact of the recent (2013–2016) temperature anomaly in shallow coastal waters at the eastern entrance of the Gulf of California. *Progress in Oceanography*. Elsevier, 202, pp. 102746. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102746>
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., y Argillier, C. 2010. A user's guide to functional diversity indices. *Ecological monographs*. Wiley Online Library, 80(3), pp. 469–484. doi: <https://doi.org/10.1890/08-2225.1>
- Schmitz, O. J. 2008. Herbivory from individuals to ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. JSTOR, pp. 133–152. <https://www.jstor.org/stable/30245157%0A>

- Shah-Esmaili, Y., Corte, G. N., Checon, H. H., Bilatto, C. G., Lefcheck, J. S., Zacagnini Amaral, A. C., y Turra, A. 2022. Revealing the drivers of taxonomic and functional diversity of nearshore fish assemblages: Implications for conservation priorities. *Diversity and Distributions*. Wiley Online Library, 28(8), pp. 1597–1609. doi: <https://doi.org/10.1111/ddi.13453>
- Silveyra-Bustamante, A. A., Gómez-Gutiérrez, J., González-Rodríguez, E., Sánchez, C., Schiariti, A., y Mendoza-Becerril, M. A. 2020. Seasonal variability of gelatinous zooplankton during an anomalously warm year at Cabo Pulmo National Park, Mexico. *Latin american journal of aquatic research*. SciELO Chile, 48(5), pp. 779–793. doi: <http://dx.doi.org/10.3856/vol48-issue5-fulltext-2441>
- Simpson, S. D., Jennings, S., Johnson, M. P., Blanchard, J. L., Schön, P.-J., Sims, D. W., y Genner, M. J. 2011. Continental shelf-wide response of a fish assemblage to rapid warming of the sea. *Current Biology*. Elsevier, 21(18), pp. 1565–1570. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.016>
- Smale, D. A., Wernberg, T., Oliver, E. C. J., Thomsen, M., Harvey, B. P., Straub, S. C., Burrows, M. T., Alexander, L. V., Benthuisen, J. A., y Donat, M. G. 2019. Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change*. Nature Publishing Group, 9(4), pp. 306–312. doi: <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0412-1>
- Smith-Vaniz, W. F., Jelks, H. L., y Rocha, L. A. 2006. Relevance of cryptic fishes in biodiversity assessments: a case study at Buck Island Reef National Monument, St. Croix. *Bulletin of Marine Science*. University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, 79(1), pp. 17–48. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2006/00000079/00000001/art00002>
- Smith, P. E. y Moser, H. G. 2003. Long-term trends and variability in the larvae of Pacific sardine and associated fish species of the California Current region. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. Elsevier, 50(14–16), pp. 2519–2536. doi: [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(03\)00133-4](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(03)00133-4)
- Snover, M. L. 2008. Ontogenetic habitat shifts in marine organisms: influencing factors and the impact of climate variability. *Bulletin of Marine Science*. University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, 83(1), pp. 53–67. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2008/00000083/00000001/art00004>
- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K., Yoccoz, N. G., y Ådlandsvik, B. 2003. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. The Royal Society, 270(1529), pp. 2087–2096. doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2415>
- Stier, A. C., Geange, S. W., y Bolker, B. M. 2013. Predator density and competition modify the benefits of group formation in a shoaling reef fish. *Oikos*. Wiley Online Library, 122(2), pp. 171–178. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20726.x>
- Stuart-Smith, R. D., Bates, A. E., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E., Baker, S. C., Thomson, R. J., Stuart-Smith, J. F., Hill, N. A., Kininmonth, S. J., y Airoldi, L. 2013. Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*. Nature Publishing Group, 501(7468), pp. 539–542. doi: <https://doi.org/10.1038/nature12529>
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3(1), pp. 109–120. doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00061-7>

- Tomas, F., Martínez-Crego, B., Hernán, G., y Santos, R. 2015. Responses of seagrass to anthropogenic and natural disturbances do not equally translate to its consumers. *Global Change Biology*. Wiley Online Library, 21(11), pp. 4021–4030. doi: <https://doi.org/10.1111/gcb.13024>
- Trenkel, V. M. y Cotter, J. 2009. Choosing survey time series for populations as part of an ecosystem approach to fishery management. *Aquatic Living Resources*. EDP Sciences, 22(2), pp. 121–126. doi: <https://doi.org/10.1051/alr/2008057>
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). 2021. Lista Verde de Áreas Protegidas, Intercambio de experiencias y lecciones aprendidas. Recuperado el 15 de julio de 2021, de <https://www.iucn.org/es/news/areas-protegidas/202108/lista-verde-de-areas-protegidas-intercambio-de-experiencias-y-lecciones-aprendidas>
- Villegas-Sánchez, C. A., Abitia-Cárdenas, L. A., Gutiérrez-Sánchez, F. J., y Galván-Magaña, F. 2009. Rocky-reef fish assemblages at San José Island, Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM, 80(1), pp. 169–179. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S1870-34532009000100019&script=sci_arttext
- Villéger, S., Mason, N. W. H., y Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. Wiley Online Library, 89(8), pp. 2290–2301. doi: <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., y Mouillot, D. 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological applications*. Wiley Online Library, 20(6), pp. 1512–1522. doi: <https://doi.org/10.1890/09-1310.1>
- Villéger, S., Novack-Gottshall, P. M., y Mouillot, D. 2011. The multidimensionality of the niche reveals functional diversity changes in benthic marine biotas across geological time. *Ecology Letters*. Wiley Online Library, 14(6), pp. 561–568. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01618.x>
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. Wiley Online Library, 116(5), pp. 882–892. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Walker, B., Kinzig, A., y Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*. Springer, 2(2), pp. 95–113. doi: <https://doi.org/10.1007/s100219900062>
- Wickham, H. 2016. Package ‘ggplot2’: elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag New York. doi, 10, pp. 970–978. <https://github.com/hadley/ggplot2>
- Wolff, M., Ruiz, D. J., y Taylor, M. 2012. El Niño induced changes to the Bolivar Channel ecosystem (Galapagos): comparing model simulations with historical biomass time series. *Marine Ecology Progress Series*, 448, pp. 7–22. doi: <https://doi.org/10.3354/meps09542>
- Wood, S. N. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. Chapman and Hall/CRC. doi: <https://doi.org/10.1201/9781420010404>
- Wood, S. y Wood, M. S. 2015. Package ‘mgcv’. R package version, 1(29), pp. 729. doi: <https://doi.org/10.1201/9781315370279>

- Yeager, L. A., Deith, M. C. M., McPherson, J. M., Williams, I. D., y Baum, J. K. 2017. Scale dependence of environmental controls on the functional diversity of coral reef fish communities. *Global Ecology and Biogeography*, 26(10), pp. 1177–1189. doi: 10.1111/geb.12628
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., y Smith, G. M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Vol. 574. Springer. doi: <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

Anexos

Anexo 1.

Tabla 17. Matriz triangular con valores de p permutada para cada una de las pruebas pareadas, correspondientes al PERMANOVA de biomasa total por transecto para cada uno de los años de estudio. Valores en rojo indican valores de p permutada significativos (< 0.05). Celdas en gris indican años con mayores diferencias

	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019
2005															
2006	0.088														
2007	0.464	0.293													
2008	0.001	0.013	0.002												
2009	0.623	0.026	0.406	0.001											
2010	0.196	0.026	0.058	0.001	0.287										
2011	0.776	0.096	0.794	0.001	0.431	0.034									
2012	0.116	0.328	0.163	0.001	0.11	0.22	0.056								
2013	0.142	0.186	0.207	0.001	0.199	0.508	0.077	0.719							
2014	0.284	0.084	0.328	0.001	0.528	0.696	0.185	0.45	0.72						
2015	0.832	0.08	0.802	0.001	0.608	0.056	0.951	0.068	0.134	0.256					
2016	0.159	0.327	0.326	0.001	0.167	0.276	0.084	0.608	0.711	0.697	0.136				
2017	0.016	0.147	0.01	0.117	0.001	0.001	0.007	0.004	0.001	0.001	0.003	0.003			
2018	0.01	0.341	0.036	0.287	0.001	0.001	0.006	0.016	0.019	0.003	0.007	0.021	0.608		
2019	0.034	0.045	0.02	0.001	0.021	0.301	0.007	0.42	0.431	0.194	0.009	0.227	0.001	0.003	
2020	0.076	0.835	0.235	0.025	0.02	0.01	0.104	0.116	0.057	0.04	0.09	0.132	0.533	0.546	0.013

Anexo 2.**Tabla 18.** Promedios (\bar{X}) y desviaciones estándar (SD) de biomasa total (g/m²) por transecto para el periodo de estudio (2005 – 2020) en la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo.

Año	\bar{X}	SD
2005	128.64	166.85
2006	250.59	526.70
2007	162.27	193.17
2008	300.16	458.22
2009	135.06	164.78
2010	200.26	543.24
2011	144.19	179.71
2012	171.02	241.15
2013	193.51	317.00
2014	170.95	325.49
2015	204.01	602.33
2016	218.56	404.61
2017	219.08	258.30
2018	237.62	263.08
2019	203.06	430.36
2020	266.90	518.36

Anexo 3.**Tabla 19.** Resumen de la distribución de las 95 especies del ensamblaje de la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo en los 7 atributos empleados para su caracterización funcional. Longevidad: años. Longitud máxima: centímetros.

Longevidad	Longitud máxima	Movilidad	Periodo de actividad	Comportamiento gregario	Posición vertical en la columna de agua	Gremio trófico
Min: 1.10	Min: 6.40	Baja: 48	Diurno: 70	Solitarios: 60	Bénticos: 68	Herbívoros, detritívoros y omnívoros: 26
1°Q: 5.30	1°Q: 25	Amplia: 47	Nocturno: 25	Pares: 1	Bentopelágicos: 24	Invertívoros: 37
Mediana: 8.80	Mediana: 38			Grupos: 34	Pelágicos: 3	Piscívoros: 32
Media: 11.83	Media: 51.94					
3°Q: 14.20	3°Q: 71					
Max: 48.30	Max: 198					

Anexo 4.

Tabla 20. Valores originales y estandarizados de índices funcionales basados en la mediana de biomasa por transecto para cada mes de monitoreo en la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. Fecha en formato “mmm-yy”. FRic: riqueza funcional. FEve: equidad funcional. FDiv: divergencia funcional.

Fecha	Valores originales			Valores estandarizados		
	FRic	FEve	FDiv	FRic_std	FEve_std	FDiv_std
nov-05	0.766977	0.496181	0.970725	1.618708	0.48097	1.573982
abr-06	0.65078	0.448168	0.798427	-0.38001	-0.3375	-1.44942
jun-06	0.656615	0.437118	0.891427	-0.27964	-0.52586	0.182504
sep-06	0.649209	0.432298	0.907707	-0.40704	-0.60803	0.468182
ene-07	0.786493	0.472559	0.958583	1.954408	0.078292	1.360917
may-07	0.624787	0.569322	0.872827	-0.82713	1.727787	-0.14388
sep-07	0.730294	0.506875	0.934752	0.987727	0.663268	0.942744
ene-08	0.569304	0.442695	0.889677	-1.7815	-0.43079	0.151787
may-08	0.690503	0.490989	0.931844	0.303265	0.392464	0.891721
sep-08	0.724696	0.441926	0.96874	0.891426	-0.4439	1.539164
ene-09	0.641116	0.431349	0.946864	-0.54625	-0.6242	1.15529
oct-09	0.709735	0.577086	0.788652	0.634088	1.860137	-1.62094
nov-09	0.629579	0.40234	0.927307	-0.7447	-1.11871	0.812109
jun-10	0.752316	0.359071	0.936148	1.366522	-1.85631	0.967243
nov-10	0.686828	0.490819	0.844203	0.240054	0.389566	-0.64617
jun-11	0.695849	0.49359	0.815033	0.395231	0.436802	-1.15802
nov-11	0.624981	0.542026	0.795905	-0.82379	1.262479	-1.49368
jun-12	0.634555	0.597292	0.840456	-0.65911	2.204584	-0.71191
oct-12	0.784394	0.51646	0.885655	1.918298	0.826661	0.08121
nov-12	0.57658	0.502673	0.822307	-1.65635	0.591638	-1.03038
jun-13	0.756178	0.34373	0.871924	1.43295	-2.11782	-0.15973
nov-13	0.576559	0.370425	0.923238	-1.65671	-1.66276	0.740705
jun-14	0.702722	0.464232	0.941054	0.513452	-0.06366	1.053333
nov-14	0.620925	0.414375	0.93319	-0.89355	-0.91356	0.915348
jun-15	0.700494	0.413471	0.915161	0.475116	-0.92897	0.598969
oct-15	0.652732	0.4939	0.833095	-0.34644	0.442087	-0.84108
jun-16	0.672652	0.487221	0.93678	-0.00379	0.328232	0.978331
nov-16	0.649381	0.475089	0.81477	-0.40408	0.12142	-1.16264
jun-17	0.611289	0.41541	0.814394	-1.0593	-0.89591	-1.16924
nov-17	0.669785	0.459233	0.873789	-0.05311	-0.14887	-0.127
nov-18	0.70907	0.477974	0.839751	0.622638	0.1706	-0.72429
oct-19	0.62433	0.511028	0.80113	-0.83499	0.734063	-1.40199
nov-20	0.673084	0.46596	0.848364	0.003632	-0.0342	-0.57316

Anexo 5.

Tabla 21. Valores originales y estandarizados de índices funcionales basados en la mediana de biomasa por transecto para cada año de monitoreo en la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo. FRic: riqueza funcional. FEve: equidad funcional. FDiv: divergencia funcional.

Año	Valores originales			Valores estandarizados		
	FRic	FEve	FDiv	FRic_std	FEve_std	FDiv_std
2005	0.766977	0.496181	0.970725	0.820872	0.644319	1.400917
2006	0.693044	0.453405	0.911869	-0.72076	-0.23926	0.382277
2007	0.808155	0.487923	0.956285	1.679518	0.473741	1.151008
2008	0.734387	0.471755	0.965939	0.141323	0.139774	1.318097
2009	0.714029	0.460987	0.801876	-0.28318	-0.08265	-1.52139
2010	0.789387	0.497961	0.942463	1.288158	0.681087	0.911784
2011	0.72537	0.488061	0.798664	-0.04671	0.476592	-1.57699
2012	0.796747	0.538587	0.911305	1.441643	1.52026	0.37253
2013	0.756178	0.324228	0.878032	0.595691	-2.90755	-0.20334
2014	0.709101	0.40989	0.909909	-0.38593	-1.13811	0.348369
2015	0.702903	0.441238	0.920137	-0.51517	-0.49059	0.525382
2016	0.736091	0.474698	0.891309	0.176846	0.200565	0.026456
2017	0.702903	0.439936	0.888736	-0.51517	-0.51748	-0.01809
2018	0.70907	0.477974	0.839751	-0.38659	0.268234	-0.86588
2019	0.62433	0.511028	0.80113	-2.15356	0.951	-1.53431
2020	0.673084	0.46596	0.848364	-1.13697	0.020073	-0.71682

Anexo 6.

Tabla 22. Valores originales y estandarizados por mes de las variables ambientales contempladas para el periodo temporal julio 2002 – junio 2021. *Chl-a*: clorofila *a* (mg/m³). PIC: carbono inorgánico particulado (mol/m³). POC: carbono orgánico particulado (mg/m³). SST: temperatura superficial del mar (°C).

Mes	Año	Fecha	Chl-a	PIC	POC	SST	Chl-a_std	PIC_std	POC_std	SST_std
jul	2002	jul-02	0.900406	0.000134	156.0239	25.2371	1.199666	-0.35409	1.283888	-2.75594
ago	2002	ago-02	0.361175	0.000605	90.51313	29.04004	-0.16949	1.560273	0.008516	-0.08495
sep	2002	sep-02	0.411633	0.000222	98.72116	28.72228	0.728732	-0.62362	1.029923	0.080737
oct	2002	oct-02	0.279071	0.000537	79.16296	26.15315	0.008922	-0.29453	0.070678	-0.6119
nov	2002	nov-02	0.488899	0.000335	153.7362	22.9963	0.36079	-0.66571	1.17156	0.089347
dic	2002	dic-02	0.76357	0.000238	283.4944	21.70945	-0.74341	-0.4117	0.005986	1.235688
ene	2003	ene-03	0.766829	0.000245	176.6402	21.53276	-0.87027	0.222169	-1.38356	1.270764
feb	2003	feb-03	0.687006	0.000303	159.8124	21.25507	-1.2368	0.732965	-1.01865	0.482946
mar	2003	mar-03	0.958309	0.000121	208.2772	21.68481	-0.05152	-0.52142	0.094842	-0.58631
abr	2003	abr-03	0.793695	0.000116	321.645	24.06375	0.269533	-0.58265	3.180267	0.842808
may	2003	may-03	0.558714	0.000156	126.56	23.12675	-0.57789	-0.40055	-0.37252	-1.34063
jun	2003	jun-03	1.376242	0.00015	174.7877	25.4032	1.301325	-0.28741	0.598511	-0.96273
jul	2003	jul-03	0.816211	8.9E-05	146.2324	28.26473	0.85872	-0.64424	0.944002	-0.08338
ago	2003	ago-03	0.292003	0.000307	79.0456	28.55905	-0.45375	0.04623	-0.47976	-0.92394
sep	2003	sep-03	0.333796	0.00024	89.21066	28.34138	0.082793	-0.5556	0.447773	-0.73031
oct	2003	oct-03	0.265899	0.00054	75.95826	26.56957	-0.17687	-0.27457	-0.17945	0.149134
nov	2003	nov-03	0.511635	0.000318	173.6173	22.59953	0.59842	-0.75048	1.900577	-0.28467
dic	2003	dic-03	1.001581	0.0004	343.9884	19.82229	-0.04014	0.864611	0.686744	-0.86332
ene	2004	ene-04	1.367863	0.000108	318.2283	19.27543	-0.07663	-0.85451	-0.32377	-0.78908
feb	2004	feb-04	2.3271	8.59E-05	376.2104	20.80344	1.553649	-1.03653	0.860982	0.032496
mar	2004	mar-04	1.060988	9.47E-05	237.5528	21.82432	0.292398	-0.70984	0.728324	-0.37819
abr	2004	abr-04	0.808663	0.000117	161.2761	24.14522	0.332617	-0.5801	0.124239	1.019276
may	2004	may-04	1.002161	0.000186	186.0097	24.90743	0.720785	-0.11999	1.399486	0.200671
jun	2004	jun-04	1.244251	0.000126	196.2517	27.48579	0.94415	-0.56424	1.169623	0.634546
jul	2004	jul-04	0.493682	0.000138	110.8471	28.70883	-0.44737	-0.32871	-0.2843	0.308638
ago	2004	ago-04	0.263165	0.000614	74.20977	29.09657	-0.57226	1.606059	-0.68566	0.013647
sep	2004	sep-04	0.644911	0.000427	118.0932	28.56171	2.664611	0.155651	2.215713	-0.26116
oct	2004	oct-04	0.283029	0.000715	78.7075	25.88172	0.06474	0.775131	0.03513	-1.10794
nov	2004	nov-04	0.44243	0.000867	129.659	21.97501	-0.12489	2.108618	0.288679	-0.87338
dic	2004	dic-04	0.861234	0.000194	201.2891	20.94904	-0.45483	-0.76045	-0.9191	0.389912
ene	2005	ene-05	1.313691	0.000163	439.093	20.72766	-0.14816	-0.42695	0.580907	0.536098
feb	2005	feb-05	0.766449	0.000141	184.8005	21.03033	-1.10164	-0.58497	-0.8016	0.258787
mar	2005	mar-05	0.551528	0.000443	125.9637	21.51614	-1.41399	1.747972	-1.68631	-0.83794
abr	2005	abr-05	0.400308	0.001032	98.83945	23.23207	-1.38852	2.280606	-1.06557	-0.95882
may	2005	may-05	0.617207	0.000141	125.2461	22.97534	-0.40658	-0.53366	-0.41169	-1.47169
jun	2005	jun-05	0.72203	9.8E-05	160.0924	25.33311	-0.46901	-0.89777	0.207497	-1.01648
jul	2005	jul-05	0.481265	0.000109	107.1428	28.37081	-0.49766	-0.51955	-0.41289	0.010264
ago	2005	ago-05	0.311774	0.000216	81.9498	29.14125	-0.3725	-0.41806	-0.3561	0.091592

sep	2005	sep-05	0.208073	0.000754	62.69574	28.06682	-0.96053	1.404014	-1.17524	-1.31492
oct	2005	oct-05	0.314533	0.000643	92.47045	25.91839	0.509098	0.340062	1.109332	-1.04093
nov	2005	nov-05	0.491961	0.000292	163.3766	21.12314	0.392797	-0.88694	1.525064	-1.6764
dic	2005	dic-05	2.113055	0.000137	333.0655	19.84876	3.244007	-1.20646	0.563826	-0.83388
ene	2006	ene-06	1.618824	0.000182	596.6671	19.24313	0.254758	-0.27494	1.760352	-0.81856
feb	2006	feb-06	2.09495	0.000308	371.9979	20.05195	1.158671	0.770103	0.824392	-0.71704
mar	2006	mar-06	1.240616	9.18E-05	257.2374	22.37168	0.894048	-0.72978	1.154272	0.438383
abr	2006	abr-06	0.777275	0.000166	146.9528	23.9429	0.200322	-0.42874	-0.14871	0.581018
may	2006	may-06	0.678142	0.00012	133.8153	25.24682	-0.22813	-0.72991	-0.15627	0.494433
jun	2006	jun-06	0.797938	8.45E-05	138.7136	28.17827	-0.2636	-1.05636	-0.36135	1.16565
jul	2006	jul-06	0.393138	0.00019	94.05914	28.67571	-0.85453	0.002716	-0.86705	0.279406
ago	2006	ago-06	0.290143	0.000403	78.54601	29.1837	-0.4614	0.532831	-0.50103	0.165636
sep	2006	sep-06	0.332675	0.000164	87.95155	28.96732	0.073493	-0.84622	0.370701	0.602502
oct	2006	oct-06	0.261168	0.000496	73.59296	27.162	-0.24359	-0.53501	-0.36406	1.231821
nov	2006	nov-06	0.353551	0.000502	93.42288	23.38181	-1.0538	0.208426	-1.04005	0.452746
dic	2006	dic-06	0.770131	0.000369	240.4883	20.19989	-0.72402	0.617023	-0.47798	-0.44333
ene	2007	ene-07	0.887896	0.000611	234.3491	19.84897	-0.71041	3.091517	-0.9516	-0.26572
feb	2007	feb-07	2.231159	0.000232	468.2505	20.82054	1.390416	0.147809	1.660442	0.049548
mar	2007	mar-07	1.176516	0.000172	230.4363	21.34936	0.679349	-0.16525	0.574333	-1.08675
abr	2007	abr-07	0.914546	8.8E-05	199.6024	22.75771	0.778895	-0.67114	0.854594	-1.9864
may	2007	may-07	1.025978	0.000102	172.2638	23.79088	0.790533	-0.89791	0.989762	-0.76578
jun	2007	jun-07	1.249864	0.00011	211.1001	24.69807	0.959337	-0.75513	1.564707	-1.50353
jul	2007	jul-07	0.958478	0.000134	151.9976	27.2502	1.434831	-0.35493	1.144124	-0.97893
ago	2007	ago-07	0.961935	0.000288	151.5003	28.10891	2.299318	-0.04792	2.605267	-1.70909
sep	2007	sep-07	0.570554	0.000165	116.6109	28.43188	2.047553	-0.84273	2.12498	-0.5376
oct	2007	oct-07	0.32552	0.000757	93.03901	26.35386	0.66405	1.026587	1.153709	-0.24508
nov	2007	nov-07	0.474163	0.000263	114.8561	21.23855	0.206781	-1.03639	-0.25413	-1.56761
dic	2007	dic-07	1.162068	0.000174	502.3248	19.02558	0.434059	-0.91807	2.468556	-1.74946
ene	2008	ene-08	4.259178	0.000276	658.475	17.96598	3.741251	0.459526	2.222985	-1.98398
feb	2008	feb-08	1.671347	7.62E-05	252.9108	18.9994	0.437953	-1.11505	-0.21	-1.76684
mar	2008	mar-08	1.05831	0.000148	232.613	21.94471	0.283428	-0.33139	0.621433	-0.19858
abr	2008	abr-08	0.84124	0.000104	149.3872	23.23255	0.469924	-0.61969	-0.10232	-0.95779
may	2008	may-08	1.185998	0.000154	145.4464	23.82519	1.259166	-0.41926	0.190419	-0.73608
jun	2008	jun-08	0.930481	0.000164	151.9523	26.54163	0.095071	-0.12696	-0.00909	-0.08959
jul	2008	jul-08	0.52837	0.00011	108.9804	28.12027	-0.3069	-0.50824	-0.3491	-0.2109
ago	2008	ago-08	0.252918	0.000167	71.7124	29.34125	-0.61437	-0.66731	-0.79199	0.440444
sep	2008	sep-08	0.208334	0.00027	63.59345	28.32691	-0.95837	-0.44107	-1.12029	-0.76112
oct	2008	oct-08	0.523843	0.000212	111.4551	26.62913	3.461289	-2.23892	2.591093	0.257981
nov	2008	nov-08	0.494517	0.000536	116.7012	23.35306	0.419507	0.382909	-0.18647	0.425646
dic	2008	dic-08	1.118928	0.000176	194.3497	20.56139	0.306591	-0.90153	-0.99719	-0.04125
ene	2009	ene-09	1.516797	0.000177	390.6601	20.10607	0.120035	-0.31269	0.218386	-0.03112
feb	2009	feb-09	1.551606	0.000107	265.8275	21.05119	0.234227	-0.86835	-0.0978	0.279599
mar	2009	mar-09	1.052003	0.000116	215.6187	21.6309	0.262303	-0.56058	0.253701	-0.66674
abr	2009	abr-09	0.847353	0.000253	155.0274	22.98484	0.49569	-0.15413	0.005162	-1.49439
may	2009	may-09	1.810056	0.000275	216.734	25.34629	3.086768	0.711305	2.315283	0.580539

jun	2009	jun-09	0.533276	0.000119	113.189	27.25855	-0.97979	-0.65121	-1.0405	0.460263
jul	2009	jul-09	0.464613	0.000112	103.2098	29.42795	-0.56509	-0.49506	-0.54941	0.943428
ago	2009	ago-09	0.249368	0.000135	70.93744	28.90572	-0.62896	-0.82779	-0.82499	-0.31925
sep	2009	sep-09	0.285075	0.000192	77.22845	28.27698	-0.32152	-0.7393	-0.28567	-0.86743
oct	2009	oct-09	0.310053	0.000435	94.56425	26.54321	0.445907	-0.90319	1.272754	0.100957
nov	2009	nov-09	0.538698	0.000445	129.3241	23.72634	0.881268	-0.09278	0.276399	0.777516
dic	2009	dic-09	1.044904	0.000174	330.9744	21.51053	0.087867	-0.92083	0.540295	1.014435
ene	2010	ene-10	0.83559	0.0002	257.0022	21.81529	-0.77947	-0.13455	-0.78205	1.528572
feb	2010	feb-10	0.895697	0.000345	198.2237	21.39918	-0.88174	1.067662	-0.68501	0.626684
mar	2010	mar-10	0.750876	0.000606	191.3029	22.26767	-0.7463	2.901566	-0.27246	0.283214
abr	2010	abr-10	0.54969	0.000498	146.3899	23.72369	-0.7589	0.610899	-0.15944	0.10615
may	2010	may-10	0.530533	0.000298	120.7518	24.50132	-0.66042	0.924963	-0.54565	-0.15085
jun	2010	jun-10	0.863396	0.000129	160.0118	25.0995	-0.08647	-0.53155	0.205354	-1.19565
jul	2010	jul-10	0.742577	0.000184	137.3167	27.48455	0.560535	-0.03819	0.634517	-0.77206
ago	2010	ago-10	0.41877	9.84E-05	99.27941	28.67943	0.067196	-1.01493	0.381772	-0.71395
sep	2010	sep-10	0.271281	0.000447	75.40803	28.00459	-0.436	0.233194	-0.3971	-1.44742
oct	2010	oct-10	0.271798	0.000586	77.01585	25.63385	-0.09365	0.000821	-0.0969	-1.56095
nov	2010	nov-10	0.418015	0.000652	118.6212	22.78005	-0.38006	0.987085	-0.11606	-0.1145
dic	2010	dic-10	1.116072	0.00021	241.7258	19.70688	0.298151	-0.63231	-0.46405	-0.99168
ene	2011	ene-11	1.227397	0.000173	308.5643	18.79736	-0.26211	-0.34163	-0.3961	-1.22533
feb	2011	feb-11	1.405729	0.00016	315.0776	19.58674	-0.01397	-0.43753	0.329983	-1.18103
mar	2011	mar-11	1.22715	0.000127	252.184	21.64381	0.848945	-0.47933	1.044923	-0.64747
abr	2011	abr-11	0.9511	0.000101	166.61	23.40706	0.932962	-0.62981	0.225883	-0.57975
may	2011	may-11	0.65117	0.000159	137.5334	26.28152	-0.30712	-0.36674	-0.04544	1.39004
jun	2011	jun-11	0.663507	0.000158	140.4601	28.23412	-0.62738	-0.19466	-0.31488	1.208483
jul	2011	jul-11	0.554471	0.000253	115.0588	29.12132	-0.2012	0.401025	-0.1381	0.672758
ago	2011	ago-11	0.2776	0.000117	77.74465	29.99109	-0.51294	-0.92011	-0.53515	1.573948
sep	2011	sep-11	0.247206	0.00018	71.77993	29.30936	-0.63578	-0.78634	-0.61918	1.330788
oct	2011	oct-11	0.248823	0.000489	71.98889	25.66609	-0.4177	-0.58189	-0.48926	-1.50203
nov	2011	nov-11	0.692251	0.000113	152.348	21.04393	2.486128	-1.82241	1.120659	-1.75107
dic	2011	dic-11	0.916263	0.000258	238.4251	19.03908	-0.29224	-0.25931	-0.50119	-1.73444
ene	2012	ene-12	1.623318	0.000248	416.0918	19.05483	0.260692	0.243099	0.408743	-0.99038
feb	2012	feb-12	1.372319	0.000356	222.7952	19.3102	-0.07081	1.163872	-0.47158	-1.45685
mar	2012	mar-12	1.28091	9.72E-05	232.349	21.39797	1.029007	-0.69219	0.615722	-1.01423
abr	2012	abr-12	0.915073	0.000135	161.9745	23.75381	0.781115	-0.52547	0.137548	0.171401
may	2012	may-12	0.89285	0.000225	141.8779	23.86775	0.400658	0.245749	0.084054	-0.69925
jun	2012	jun-12	1.550406	0.000413	211.3826	25.96586	1.772622	2.788599	1.572226	-0.53118
jul	2012	jul-12	0.730324	0.000182	137.2023	28.74796	0.510917	-0.05107	0.630547	0.343186
ago	2012	ago-12	0.461768	0.00016	104.2514	30.15552	0.243894	-0.70198	0.593474	1.860758
sep	2012	sep-12	0.430321	0.000184	91.78271	29.17385	0.883817	-0.77078	0.605212	1.042244
oct	2012	oct-12	0.307247	0.000462	81.03399	26.78354	0.406322	-0.74155	0.216713	0.540167
nov	2012	nov-12	0.312547	0.000284	82.32686	24.23261	-1.48236	-0.9296	-1.44693	1.25476
dic	2012	dic-12	0.787341	0.000282	257.2227	20.99653	-0.67317	-0.06508	-0.28966	0.442731
ene	2013	ene-13	1.067165	0.000107	228.1492	19.67068	-0.47369	-0.86048	-0.99801	-0.42842
feb	2013	feb-13	1.536069	0.000188	258.2601	19.98775	0.207791	-0.20654	-0.16353	-0.78107

mar	2013	mar-13	1.302753	0.00012	245.6032	21.51769	1.10217	-0.53397	0.902525	-0.83562
abr	2013	abr-13	0.875878	0.000144	156.3849	23.60688	0.615917	-0.49703	0.03103	-0.14688
may	2013	may-13	0.794451	0.00013	132.7644	23.34414	0.112489	-0.64052	-0.18759	-1.15247
jun	2013	jun-13	1.006959	0.000132	157.1782	25.20911	0.302023	-0.49945	0.129957	-1.11158
jul	2013	jul-13	1.153327	0.000363	165.2656	28.32182	2.22388	1.107101	1.604687	-0.03298
ago	2013	ago-13	0.514385	0.000171	104.8957	28.99319	0.460123	-0.64552	0.620906	-0.16668
sep	2013	sep-13	0.226301	0.000512	66.52195	28.4007	-0.80926	0.481082	-0.94103	-0.60399
oct	2013	oct-13	0.224034	0.000773	67.15219	26.178	-0.76734	1.118371	-0.86677	-0.56648
nov	2013	nov-13	0.29177	0.000739	79.45164	22.01553	-1.6995	1.438471	-1.55236	-0.83518
dic	2013	dic-13	0.825703	0.000525	185.0648	20.7701	-0.55982	1.852562	-1.10168	0.190891
ene	2014	ene-14	1.160478	0.000169	286.0208	21.4109	-0.35047	-0.37748	-0.56484	1.159567
feb	2014	feb-14	0.676412	0.000525	151.8796	22.12757	-1.25483	2.531137	-1.08756	1.35317
mar	2014	mar-14	0.503897	0.000235	115.9804	23.03273	-1.57353	0.281296	-1.90233	1.424561
abr	2014	abr-14	0.406037	0.000866	99.05086	24.78335	-1.36437	1.761552	-1.06154	2.401629
may	2014	may-14	0.326323	0.000498	86.85667	26.88103	-1.25846	2.773854	-1.55596	1.908959
jun	2014	jun-14	0.326968	0.000136	84.7078	29.37898	-1.53807	-0.44883	-1.79833	2.086554
jul	2014	jul-14	0.197947	0.000125	60.7328	30.04203	-1.64496	-0.41393	-2.02389	1.485486
ago	2014	ago-14	0.179812	0.000114	57.07595	29.27503	-0.9148	-0.93376	-1.41519	0.324928
sep	2014	sep-14	0.290468	0.000905	78.26267	29.06258	-0.27677	1.979883	-0.22237	0.805331
oct	2014	oct-14	0.204619	0.000834	61.98495	26.73817	-1.04117	1.485579	-1.27007	0.457263
nov	2014	nov-14	0.515115	0.000515	113.2822	24.08451	0.634793	0.273532	-0.31184	1.115146
dic	2014	dic-14	0.838183	0.000267	257.173	21.35382	-0.52295	-0.18155	-0.29022	0.840134
ene	2015	ene-15	0.973204	0.000246	169.1368	21.40456	-0.59776	0.230006	-1.43972	1.153783
feb	2015	feb-15	0.961984	0.000127	219.6658	22.60797	-0.76896	-0.7011	-0.49876	1.832324
mar	2015	mar-15	0.571993	0.000426	154.6436	23.50745	-1.34545	1.630259	-1.06572	2.132753
abr	2015	abr-15	0.390272	0.001056	93.91799	23.87062	-1.43082	2.355652	-1.15935	0.424441
may	2015	may-15	0.38668	0.000407	92.88967	25.70795	-1.0817	1.932552	-1.37613	0.893579
jun	2015	jun-15	0.332677	0.000241	84.7783	28.36282	-1.52262	0.781821	-1.79645	1.307192
jul	2015	jul-15	0.202701	0.000774	62.19873	30.22526	-1.62571	3.727839	-1.973	1.647235
ago	2015	ago-15	1.123594	0.000136	136.6408	30.11717	2.963651	-0.82568	1.972569	1.793851
sep	2015	sep-15	0.387537	0.000733	92.13403	29.51332	0.528767	1.322644	0.626716	1.76508
oct	2015	oct-15	0.231207	0.000723	68.43942	27.23594	-0.66617	0.823022	-0.7663	1.366957
nov	2015	nov-15	0.549672	0.000775	140.3099	24.15982	0.995964	1.62598	0.679233	1.186142
dic	2015	dic-15	0.783375	0.000237	266.6425	21.9429	-0.68489	-0.42484	-0.18365	1.495334
ene	2016	ene-16	0.995589	0.00015	315.7791	21.35202	-0.5682	-0.52312	-0.3421	1.105838
feb	2016	feb-16	0.698363	0.000125	170.874	22.38451	-1.21748	-0.71698	-0.92257	1.609445
mar	2016	mar-16	0.465269	0.000229	114.0607	22.9286	-1.70291	0.240548	-1.94387	1.269206
abr	2016	abr-16	0.311522	0.00031	82.35153	23.85972	-1.76274	0.024103	-1.37977	0.400812
may	2016	may-16	0.415877	0.000238	98.67434	23.95537	-0.9962	0.367812	-1.20371	-0.6234
jun	2016	jun-16	0.679377	0.000122	130.3365	25.77885	-0.58443	-0.61486	-0.58425	-0.67461
jul	2016	jul-16	0.566385	7.82E-05	120.4839	27.82606	-0.15296	-0.71344	0.050211	-0.4706
ago	2016	ago-16	0.285174	0.000235	78.38737	28.12003	-0.48181	-0.32238	-0.50778	-1.68969
sep	2016	sep-16	0.275665	0.000271	76.42902	29.04356	-0.39961	-0.43911	-0.33461	0.764828
oct	2016	oct-16	0.200052	0.00075	61.19462	27.59205	-1.1056	0.982651	-1.33176	2.017767
nov	2016	nov-16	0.327571	0.000401	85.45649	24.26503	-1.32534	-0.32197	-1.33217	1.285318

dic	2016	dic-16	0.798907	0.000201	175.1698	20.98439	-0.639	-0.70438	-1.21303	0.429231
ene	2017	ene-17	1.913181	0.000476	524.5982	19.87016	0.643445	2.033902	1.220915	-0.24639
feb	2017	feb-17	2.538676	0.000332	470.7969	21.36294	1.913624	0.966408	1.682561	0.590537
mar	2017	mar-17	0.920111	0.000132	225.6375	23.26744	-0.17946	-0.44789	0.470494	1.774706
abr	2017	abr-17	0.57102	0.000193	128.4487	23.69366	-0.669	-0.34333	-0.50133	0.041101
may	2017	may-17	0.58151	0.000186	128.6312	23.49925	-0.51113	-0.11956	-0.31079	-1.01821
jun	2017	jun-17	1.331224	0.000341	198.266	26.71302	1.179504	1.944263	1.223218	0.04186
jul	2017	jul-17	0.59867	0.000105	122.2495	29.18317	-0.02222	-0.54011	0.111499	0.727352
ago	2017	ago-17	0.306418	0.000269	82.09501	28.66694	-0.39451	-0.14452	-0.34992	-0.73574
sep	2017	sep-17	0.318854	0.000108	83.30891	28.73808	-0.04121	-1.05887	0.08652	0.114383
oct	2017	oct-17	0.254398	0.000681	72.39032	27.11792	-0.33908	0.56758	-0.45793	1.151274
nov	2017	nov-17	0.421946	0.000527	112.2116	23.60444	-0.33897	0.334298	-0.3511	0.662612
dic	2017	dic-17	1.63336	0.000595	473.5636	21.40503	1.82662	2.403692	2.144898	0.897094
ene	2018	ene-18	1.7184	9.55E-05	319.9767	20.71982	0.386244	-0.95275	-0.31068	0.528939
feb	2018	feb-18	1.008401	0.000291	175.5597	20.60418	-0.68998	0.634039	-0.88187	-0.16625
mar	2018	mar-18	1.034753	0.000147	209.4504	21.85229	0.204527	-0.33818	0.120228	-0.33646
abr	2018	abr-18	1.045343	0.00016	195.5843	24.16055	1.330179	-0.44714	0.778025	1.052501
may	2018	may-18	0.651006	0.000105	129.7177	25.15027	-0.3076	-0.87305	-0.27841	0.410863
jun	2018	jun-18	0.660724	0.000173	139.0886	26.53822	-0.63491	-0.01913	-0.35137	-0.09221
jul	2018	jul-18	0.377817	0.000201	97.17411	28.86862	-0.91657	0.072504	-0.75892	0.449691
ago	2018	ago-18	0.244289	0.000753	70.72619	29.15096	-0.64983	2.313066	-0.83399	0.108525
sep	2018	sep-18	0.223449	0.00069	66.41781	28.39528	-0.83293	1.159933	-0.94741	-0.61554
oct	2018	oct-18	0.233771	0.00059	68.95045	26.26142	-0.63001	0.024775	-0.72641	-0.41404
nov	2018	nov-18	0.482503	0.000449	114.92	23.03859	0.29394	-0.07196	-0.25178	0.129208
dic	2018	dic-18	1.018531	0.000321	219.9207	21.30138	0.009942	0.243715	-0.70943	0.781804
ene	2019	ene-19	1.058758	0.000194	370.4599	20.61498	-0.48479	-0.17688	0.067188	0.433273
feb	2019	feb-19	1.15413	8.64E-05	221.2849	20.89003	-0.44204	-1.03235	-0.4847	0.118861
mar	2019	mar-19	0.989821	0.000153	205.6763	22.16874	0.054032	-0.29541	0.038562	0.135634
abr	2019	abr-19	0.593718	0.000166	131.9021	23.54245	-0.57334	-0.42632	-0.43552	-0.28647
may	2019	may-19	0.628199	0.000116	133.8446	24.65344	-0.37439	-0.7713	-0.15539	-0.01918
jun	2019	jun-19	0.829468	0.000183	148.457	26.75192	-0.17828	0.097236	-0.1021	0.071698
jul	2019	jul-19	0.56379	0.000123	121.6786	27.26167	-0.16347	-0.42624	0.091684	-0.96881
ago	2019	ago-19	0.391907	0.000543	98.43313	28.7466	-0.0432	1.24491	0.345738	-0.59678
sep	2019	sep-19	0.267774	1E-04	74.15781	28.21898	-0.4651	-1.09017	-0.47363	-0.99092
oct	2019	oct-19	0.321121	0.000271	88.69638	26.11194	0.602016	-1.88305	0.814765	-0.68721
nov	2019	nov-19	0.434125	0.000404	100.4114	23.40157	-0.21168	-0.30461	-0.78379	0.471375
dic	2019	dic-19	0.795006	0.000456	326.2719	20.83691	-0.65052	1.305762	0.487375	0.265195
ene	2020	ene-20	1.262256	0.000126	459.7016	20.37286	-0.21608	-0.71157	0.735163	0.21234
feb	2020	feb-20	1.454485	0.000147	535.9202	20.74216	0.068985	-0.5405	2.248222	-0.02863
mar	2020	mar-20	0.826462	0.000153	171.8427	22.23053	-0.49312	-0.3002	-0.69355	0.227812
abr	2020	abr-20	0.747673	0.00012	154.8865	23.52478	0.075556	-0.57238	0.002477	-0.32474
may	2020	may-20	0.918409	8.46E-05	197.3116	25.45877	0.475509	-1.05953	1.736359	0.677897
jun	2020	jun-20	1.385429	0.000273	178.4983	25.94617	1.326185	1.151684	0.69724	-0.54629
jul	2020	jul-20	0.754816	0.000202	143.856	27.68645	0.610099	0.076629	0.861512	-0.59384
ago	2020	ago-20	0.459759	0.000331	108.0055	29.41366	0.235637	0.166591	0.753318	0.566741

sep	2020	sep-20	0.218658	0.000768	65.70553	29.44731	-0.87269	1.457404	-0.99101	1.62453
oct	2020	oct-20	0.230145	0.000637	69.09319	26.74144	-0.68115	0.308139	-0.71527	0.463231
nov	2020	nov-20	0.391823	0.000371	139.9084	22.10907	-0.6538	-0.47648	0.664511	-0.74701
dic	2020	dic-20	0.939954	0.000303	305.1326	19.40712	-0.22224	0.099151	0.249487	-1.32509
ene	2021	ene-21	1.525563	0.000175	398.5958	18.87968	0.13161	-0.33267	0.277785	-1.15021
feb	2021	feb-21	1.832965	0.000118	244.5139	19.63121	0.712929	-0.77409	-0.28293	-1.13668
mar	2021	mar-21	1.527834	9.66E-05	247.5609	21.34182	1.85606	-0.69621	0.944886	-1.09799
abr	2021	abr-21	1.124778	0.000125	190.1422	23.53348	1.664983	-0.55487	0.674318	-0.3059
may	2021	may-21	0.709501	0.000196	135.173	26.31679	-0.13629	-0.02426	-0.1158	1.420568
jun	2021	jun-21	0.527409	0.000165	114.3348	27.6332	-0.99567	-0.11606	-1.01002	0.747601

Anexo 7.

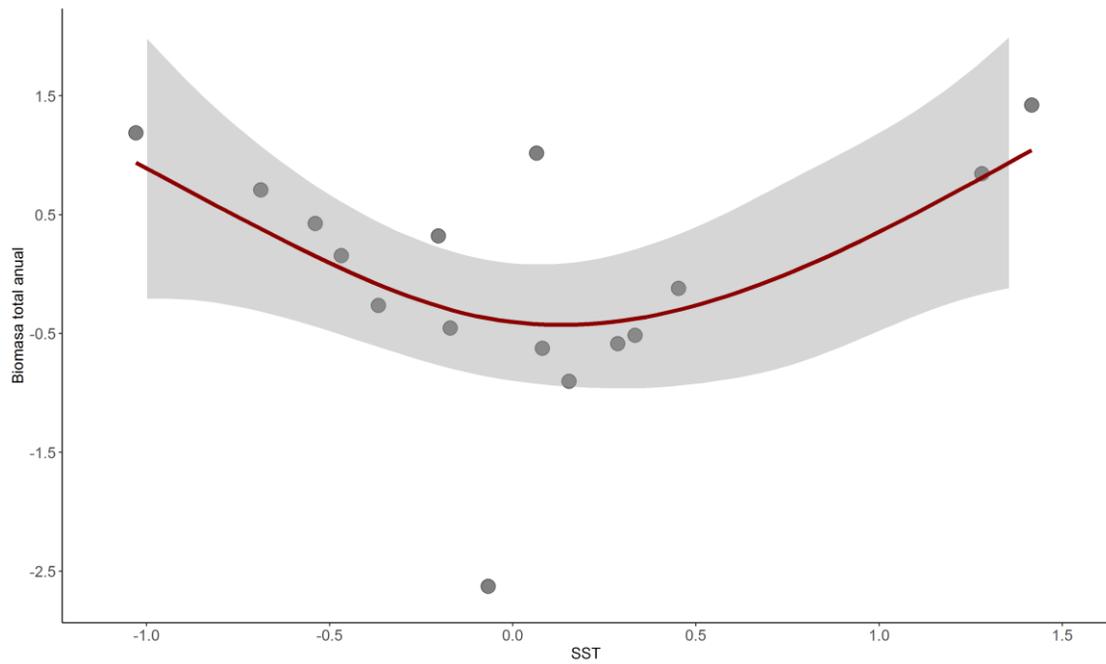


Figura 16. Comportamiento gráfico del modelo aditivo generalizado (GAM) que considera la temperatura superficial (SST) como variable predictora y a la biomasa total anual como variable de respuesta. Grados de libertad efectivos = 2.41, $F = 3.20$, $p = 0.057$, devianza explicada = 46.7%.