

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 los 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**

**Diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de
macroinvertebrados epibénticos en Bahía de La Paz, B.C.S.**

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

Presenta:

Rogelio Daniel Villar Beltrán

Ensenada, Baja California, México
2023

Tesis defendida por
Rogelio Daniel Villar Beltrán

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Lydia Betty Ladah

Directora de tesis

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dr. Enric Pallas Sanz



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena

Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Ana Denise Re Araujo

Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Rogelio Daniel Villar Beltrán** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos en Bahía de La Paz, B.C.S.

Resumen aprobado por:

Dra. Lydia Betty Ladah
Directora de tesis

Bahía de La Paz (BLP) es un área de transición entre dos grandes provincias zoogeográficas marinas, reflejando una gran diversidad biológica en el Golfo de California. El objetivo del presente estudio fue evaluar la estructura comunitaria y ecología funcional de las especies de macroinvertebrados epibénticos en arrecifes de BLP, ya que forman ensambles con roles importantes en la resiliencia y funcionalidad del entorno. El conteo de organismos se realizó a partir de 190 transectos de banda (2 x 25 m), en seis sitios alrededor de la bahía, mediante cinco muestreos durante el periodo de noviembre de 2017 a enero de 2019. Se comparó entre sitios y muestreos la diversidad taxonómica con los índices de riqueza (S), Simpson (λ), Shannon (H'), equitatividad (J') y la diversidad funcional utilizando los atributos funcionales de cada especie para calcular indicadores como la riqueza funcional (FRic), uniformidad (FEve), divergencia (FDiv) y entropía de Rao (FD_Q). Se hallaron 3731 individuos de 64 especies, representados por los phyla Echinodermata (22 sp., 2594 ind.), Mollusca (18 sp., 635 ind.), Arthropoda (15 sp., 273 ind.), Cnidaria (6 sp., 54 ind.) y Annelida (3 sp., 175 ind.), los cuales formaron un total de 21 grupos funcionales. En general, comparando los seis sitios alrededor de la bahía, dos sitios mantuvieron patrones ecológicos contrastantes (ANOVA, $p < 0.001$), con el sitio Swanny con significativamente mayor diversidad ($S = 8$ sp., $H' = 1.70$, $\lambda = 0.75$, $J' = 0.86$) y funcionalidad (FRic= 10.5, FEve= 0.77, FDiv= 0.71, FD_Q= 16.35) y el sitio Calerita con menor diversidad, tanto taxonómica ($S = 3$ sp., $H' = 0.73$, $\lambda = 0.42$, $J' = 0.84$) como funcional (FRic= 2.53, FEve= 0.82, FDiv= 0.73, FD_Q= 9.89). Se destacaron diez especies que conformaron el 80% de la abundancia relativa: *Eucidaris thouarsii* (679 ind.), *Phataria unifascialis* (620 ind.), *Toxopneustes roseus* (339 ind.), *Pharia pyramidata* (307 ind.) y *Pinctada mazatlanica* (304 ind.). Con este estudio, se entienden mejor los patrones de escalas espaciales pequeños (dentro de la misma bahía) y provee mayor conocimiento sobre la funcionalidad y manejo de estas especies en BLP, la cual es una zona de interés turístico y pesquero.

Palabras clave: Golfo de California, estructura comunitaria, ecología funcional, atributos funcionales.

Abstract of the thesis presented by **Rogelio Daniel Villar Beltrán** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Taxonomic and functional diversity of the epibenthic macroinvertebrate community in La Paz Bay, B.C.S.

Abstract approved by:

Dra. Lydia Betty Ladah
Thesis Director

La Paz Bay (BLP) is a transitional area between two marine zoogeographic provinces with high biodiversity in the Gulf of California. The aim of this study was to determine the community structure and functional ecology of epibenthic macroinvertebrate species in BLP, as they form assemblages that play important roles in the resilience and functionality of the ecosystem. Organisms were evaluated in 190 band transects (2 x 25 m), at six sites over five survey periods, from November 2017 to January 2019. Site and seasonal comparisons of taxonomic diversity indices such as richness (S), Simpson (λ), Shannon (H'), and evenness (J') ; and of functional diversity using the functional traits of each species to calculate indicators such as functional richness (FRic), evenness (FEve), divergence (FDiv), and Rao's entropy (FD_α), were conducted. A total of 3731 individuals of 64 species were found, represented by the phyla Echinodermata (22 sp., 2594 ind.), Mollusca (18 sp., 635 ind.), Arthropoda (15 sp., 273 ind.), Cnidaria (6 sp., 54 ind.), and Annelida (3 sp., 175 ind.), which formed 21 functional groups. Two sites showed consistent contrasting ecological patterns (ANOVA, $p < 0.001$). The Swanny site showed significantly higher taxonomic diversity (S=8 sp., H'=1.70, $\lambda=0.75$, J'=0.86) and functionality (FRic=10.5, FEve=0.77, FDiv=0.71, FD_α=16.35), while the Calerita site showed lower taxonomic (S=3 sp., H'=0.73, $\lambda=0.42$, J'=0.84) and functional diversity (FRic=2.53, FEve=0.82, FDiv=0.73, FD_α=9.89). Ten species represented 80% of the relative abundance: *Eucidaris thouarsii* (679 ind.), *Phataria unifascialis* (620 ind.), *Toxopneustes roseus* (339 ind.), *Pharia pyramidata* (307 ind.), and *Pinctada mazatlanica* (304 ind.). The exploration of these small-scale spatial patterns provides a better understanding of the functionality and management of these species in BLP, which is an important area for tourism and fishing.

Keywords: Gulf of California, community structure, functional ecology, functional traits.

Dedicatoria

A mi familia que siempre me ha apoyado:

Dora Alicia Beltrán Cruz

Rogelio Villar Ramírez

Ariadna del Pilar Villar Beltrán

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) y al posgrado en Ecología Marina, por otorgarme la valiosa oportunidad de cursar mis estudios de maestría, así como al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico para poder sostenerme durante mis estudios de posgrado (CVU: 1057275).

Al proyecto UC MEXUS CRIW, Coral Reef Internal Wave Expeditions liderado por la Dra. Lydia Ladah y a la M. C. Fernanda Urrutia quien trabajó como técnico en el proyecto, así como a los demás investigadores: Dr. James Leichter, Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera y Dr. Héctor Reyes Bonilla, junto con los participantes voluntarios y buzos que colectaron los datos del presente trabajo.

A mi directora, la Dra. Lydia Betty Ladah por haberme aceptado y por tenerme mucha paciencia durante todo el desarrollo de la tesis. Así mismo, también a los miembros de mi comité, el Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera y el Dr. Enric Pallas Sanz, muchas gracias por sus consejos y enseñanzas, así como el tiempo brindado para poder despejar dudas y enriquecer este trabajo.

A mis compañeros del posgrado Abigail, Carlos (el Charly), Alberto, el técnico Daniel, Mildred, y Yael, por apoyarme en mi llegada a Ensenada y hacer más amena la estancia en el laboratorio. A mi compadre Edgardo, por su amistad y por darme ánimos para echarle muchas ganas.

Al buen Mariosky Mendoza, fue un gran maestro y amigo, gracias por haberme guiado no sólo durante los senderos, sino también en la vida en general, por sus sabios consejos y por alentarme a no desertar y seguir siempre adelante pese a las adversidades.

También a todos los miembros del grupo pelícanos viajeros, Marina, Arturo, Liz, Magda, Enid, Ana, los tres Migueles, Carolina, Missael, Yuritz, Mauricio, Euclides, Elvia (y los demás), por sus enseñanzas, apoyo y divertidos momentos en aquellas aventuras por los cerros y montañas, por hacer de algo increíble mi estancia en Baja California.

Y finalmente, quiero agradecerles mucho a mis fieles compañeros mezcalito y posh, por siempre estar ahí para mí y haberme acompañado durante los momentos más difíciles y complicados de esta aventura llamada posgrado, sin ustedes dos creo que jamás lo hubiera conseguido.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	3
1.2 Justificación	5
1.3 Hipótesis.....	6
1.4 Objetivos	6
1.4.1 Objetivo general	6
1.4.2 Objetivos específicos.....	7
Capítulo 2. Metodología.....	8
2.1 Área de estudio	8
2.2 Trabajo de campo.....	9
2.3 Estimación de la riqueza esperada.....	10
2.4 Categorización de las especies (Olmstead–Tukey)	11
2.5 Índice de valor biológico (IVB).....	12
2.6 Índices de distinción taxonómica	13
2.7 Índices de estructura comunitaria	14
2.8 Asignación de los atributos funcionales.....	15

2.9	Generación de los grupos funcionales	17
2.10	Índices de diversidad funcional.....	18
2.11	Comparación de la ecología de la comunidad entre diferentes sitios	21
Capítulo 3. Resultados		22
3.1	Cobertura béntica	22
3.2	Inventario taxonómico de las especies de macroinvertebrados	23
3.3	Esfuerzo de muestreo y estimación de la riqueza esperada.....	24
3.4	Índice de valor biológico (IVB).....	25
3.5	Categorización de las especies por Olmstead–Tukey	26
3.6	Índices de distinción taxonómica	28
3.7	Índices de estructura comunitaria	29
3.8	Grupos funcionales.....	32
3.9	Índices de diversidad funcional.....	35
Capítulo 4. Discusión.....		38
Capítulo 5. Conclusiones		47
Literatura citada		48
Anexos		57

Lista de figuras

Figura	Página
1. Modelo conceptual que muestra la influencia la estructura comunitaria de un ecosistema marino. A la izquierda se presenta la diversidad taxonómica basada en el número de especies e individuos, mientras que en la derecha se encuentra la diversidad funcional, determinada con base en los atributos funcionales.....	2
2. Área de estudio. 2A) Área de la Bahía de La Paz (BLP) dentro del Golfo de California (GC) y 2B) los puntos verdes indican los sitios considerados para el estudio en el área.....	8
3. Esquematación del diagrama de Olmstead–Tukey, cada uno de los cuatro cuadrantes representa una clasificación de las especies encontradas en los monitoreos.....	12
4. Pasos principales para la formación e identificación de los grupos funcionales. 1) elaboración de una matriz de atributos funcionales de las especies (SxT); 2) generación de una matriz de distancias (especie)x(especie); 3) construcción de un dendrograma. Imagen tomada de Wiedmann et al. (2014).....	18
5. Porcentajes de los elementos del fondo registrados en general en los sitios de muestreo de BLP.....	22
6. Porcentaje de cobertura de los elementos del fondo para cada sitio de muestreo de BLP....	23
7. Abundancia de individuos (izquierda) y total de especies (derecha) por phylum.....	24
8. Riqueza y abundancia de especies en cada uno de los seis sitios de muestreo de BLP. A) número total de individuos por sitio; B) riqueza total de especies de macroinvertebrados por sitio siendo Calerita (Cal), Corralito (Cor), Isla Gaviota (IG), Punta Diablo (PD), San Gabriel (SG) y Swanny (SW).	24
9. Curva de acumulación de especies con valores de la riqueza observada, intervalos de confianza (S est 95%) y la riqueza esperada de los estimadores no paramétricos (Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2).	25
10. Índice de valor biológico (IVB) para las especies de macroinvertebrados de BLP.....	26
11. Diagrama Olmstead–Tukey (OT) para los diferentes grupos de macroinvertebrados, las líneas rojas perpendiculares representan la mediana para la densidad (eje Y) y la frecuencia (eje X). Clasificación en especies ocasionales (1er cuadrante), dominantes (2do cuadrante), raras (3er cuadrante) y frecuentes (4to cuadrante).	28
12. Gráficas de Funnel para la distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) y de la variación de la distinción taxonómica ($\Lambda+$) a nivel de sitio en BLP. Calerita (Cal), Corralito (Cor), Isla Gaviota (IG), Punta Diablo (PD), San Gabriel (SG) y Swanny (BS). Donde los límites inferiores y superiores indican los intervalos de confianza (95%) y la línea intermedia representa el valor de la media de la distinción taxonómica.....	29

13. Índices de estructura comunitaria de los macroinvertebrados en los seis sitios de BLP: Calerita (CAL), Corralito (COR), Isla Gaviota (IG), Punta Diablo (PD), San Gabriel (SG) y Swanny (SW). A) Riqueza de especies promedio; B) diversidad de Shannon; C) dominancia de Simpson; D) Equitatividad de Pielou. Las líneas superiores e inferiores representan la variabilidad de los datos (mínimos y máximos) y los puntos son valores más extremos o atípicos (outliers). 31
14. Dendrograma sintetizado con los 21 grupos morfo–funcionales para los sitios de muestreo de BLP. Para conocer más a detalle el arreglo de estos grupos, ver el dendrograma del anexo E. 34
15. Índices de diversidad funcional de los macroinvertebrados en los seis sitios de BLP: Calerita (CAL), Corralito (COR), Isla Gaviota (IG), Punta Diablo (PD), San Gabriel (SG) y Swanny (SW). A) Riqueza funcional; B) Uniformidad funcional; C) Divergencia funcional; D) Entropía cuadrática de Rao. Las líneas superior e inferior representan la variabilidad de los datos (mínimos y máximos) y los puntos son valores más extremos o atípicos (outliers). 35
16. Comparación entre los niveles de riqueza de especies (S) y la riqueza funcional (FRic) de los seis sitios de BLP. Se encontraron diferencias significativas (ANOVA, $p < 0.05$) entre Calerita y Swanny. 37
17. Gráficas rango–abundancia de las especies de macroinvertebrados epibénticos de los cinco phylum reportados para BLP. 64
18. Dendrograma que muestra la configuración de 21 grupos funcionales de las especies de macroinvertebrados de BLP. Se presenta un corte al 60% de similaridad, mientras que las líneas rojas punteadas representan las ramificaciones formadas por los resultados de la prueba SIMPROF 69

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Ejemplo de la información taxonómica en la matriz de agregación de especies.	14
2. Atributos funcionales de macroinvertebrados usados para estimar la diversidad funcional. Categorías tomadas de Bremner et al. (2003); Pacheco et al., (2011); Jiménez et al., (2015); Castañeda–Rivero (2017).	16
3. Ejemplo de la base de datos SxT utilizada para asignar los atributos funcionales de los macroinvertebrados.	17
4. Valores obtenidos de los cuatro estimadores no paramétricos considerados en riqueza esperada, porcentaje (%) de representatividad, valores de sesgo y exactitud.	25
5. Índices de estructura comunitaria (diversidad taxonómica) en los sitios de muestreo en BLP. Se resaltan en azul los valores más altos para cada índice.	30
6. Resultados del ANOVA de dos vías (seis sitios y dos profundidades) en los índices de estructura comunitaria. Se resaltan los factores con diferencias significativas en rojo ($p < 0.05$). GL= grados de libertad, SC= suma de cuadrados, MC= media cuadrática, F== estadístico de prueba, P= valor de significancia.	30
7. Grupos funcionales (GF) de macroinvertebrados epibénticos en arrecifes rocosos de BLP. Atributos de morfología: VER (vermiforme), PN (plano deprimido), PC (plano comprimido), GB (globular), CL (cilíndrico), CN (cónico), ELP (elíptico). Grupo trófico: HERB (herbívoro), CAR (carnívoro), OMN (omnívoro), FLS (filtrador–suspensívoro), CSUP (consumidor superficial), PLCT (planctívoro), CRLV (coralívoro), DTTV (detritívoro). Movimiento: SSL (sésil), NDR (nadador), RPT (reptante), EXC (excavador), ART (arrastre). Gregarismo: SOL (solitario), GREG (gregario), CLNL (colonial), SCOR (en simbiosis con coral).	32
8. Índices de diversidad funcional para los sitios de BLP. Se resaltan en azul los valores más altos.	36
9. Resultados del ANOVA de dos vías (seis sitios y dos profundidades) en los índices de diversidad funcional. Se resaltan los factores con diferencias significativas en rojo ($p < 0.05$). GL= grados de libertad, SC= suma de cuadrados, MC= media cuadrática, F= estadístico de prueba, P= valor de significancia.	36
10. Atributos funcionales de cada una de las especies de macroinvertebrados reportados en los seis sitios de BLP. Atributos morfológicos: PDP (plano–deprimido), PCM (plano–comprimido), VERM (vermiforme), GLOB (globular), CLD (cilíndrico), CON (cónico), ELP (elíptico) y RAM (ramificado). Tipo de movimiento: SSL (sésil), NDR (nadador), REP (reptante), EXC (excavador) y ARR (arrastre). Gregarismo: SOL (solitario), GRE (gregario), COL (colonial) y SCOR (en simbiosis con coral). Grupo trófico: HB (herbívoro), CR (carnívoro), OM (omnívoro), FS (filtrador–suspensívoro), CS (consumidor superficial), PL (planctívoro), CLV (coralívoro) y DT (detritívoro). La información de las características funcionales para cada especie se obtuvo a partir de la literatura citada en la tabla.	57

11. Inventario de las 64 especies de registradas durante el 2017–2019. El arreglo de los niveles taxonómicos se realizó con base en la información de la metabase de datos WoRMS: <http://www.marinespecies.org/>. Se tienen también el código para la identificación en otros gráficos. 65
12. Valores obtenidos del índice de valor biológico (IVB) para las especies dominantes de BLP. El valor de Imp corresponde al puntaje de importancia, IVB% es el valor relativo para IVB. Las especies que se encuentran en negritas*, representan el 80% de la abundancia relativa acumulada. 68

Capítulo 1. Introducción

Los arrecifes rocosos son ecosistemas que cuentan con una compleja estructura trófica, forman ensamblajes de diferentes grupos taxonómicos (García–Hernández et al., 2014), participan en el flujo de biomasa y a su vez se relacionan estrechamente con las variaciones de las condiciones ambientales (McWilliam et al., 2018). A pesar de que estos ecosistemas de fondo duro no presentan una riqueza de especies tan alta como sucede en los arrecifes de los trópicos (aquellos conformados por corales escleractinios), la diversidad biológica de estos hábitats rocosos les ha permitido contribuir con procesos importantes como la producción primaria y el reciclaje de nutrientes (Madin et al., 2016).

Una de las maneras para medir esta biodiversidad es a través de la diversidad taxonómica, la cual se caracteriza por comparar la estructura de los ensamblajes a distintas escalas espaciotemporales (Herrera–Valdivia et al., 2016). Este tipo de ensamblajes se basan en la presencia y ausencia de individuos, donde se establece que un ecosistema se encuentra definido por su abundancia relativa independientemente de su peso, tamaño y esfuerzo de muestreo (Córdova–Tapia y Zambrano, 2015). Sin embargo, estos indicadores no siempre son adecuados para determinar un nicho trófico, dado que especies raras o poco abundantes pueden influir significativamente en el funcionamiento del ecosistema (Hooper et al., 2005). Por ello se sugiere complementar con la información de las funciones de los organismos.

La diversidad funcional se define como el conjunto de roles que desempeñan las especies en un ecosistema determinado, influyendo en la dinámica y funcionamiento del mismo (Schumm et al., 2019). Por medio de la diversidad funcional, se puede comprender a mayor profundidad en cómo está configurado el ensamblaje de una comunidad y la manera en que las condiciones ambientales pueden intervenir en el funcionamiento de cada una de las especies que lo habitan (Orlandi et al., 2015). Estas funciones dan lugar a procesos fundamentales como la regulación de la energía y biomasa en la red trófica (Orlandi et al., 2015), proporcionando importantes bienes y servicios ecosistémicos, tales como disponibilidad de recursos pesqueros, protección a la costa frente a disturbios ambientales, así como áreas destinadas a la recreación e investigación (Elise et al., 2019).

La diversidad funcional se mide por medio de atributos funcionales, que se definen como la propiedad de un sistema biológico (individuo), los cuales le permiten ejercer un papel en una comunidad perteneciente a un ecosistema mediante el intercambio de energía y biomasa (Orlandi et al., 2015; Kearney et al., 2021). Los atributos funcionales también se consideran como las características que determinan la historia de

vida de las especies, por ejemplo: la adaptabilidad, supervivencia, crecimiento (incremento de biomasa), desarrollo y reproducción (Beauchard et al., 2017; Kearney et al., 2021). En los estudios comunitarios suelen tomarse en cuenta los siguientes atributos funcionales: tamaño y forma de la especie (morfología), tipo de grupo trófico (carnívoro, herbívoro, detritívoro, etc.), tipo de comportamiento (solitario o gregario), posición en el sustrato (sésil, móvil), así como los patrones de actividad diaria (hábitos diurnos o nocturnos) (Bellwood et al., 2019).

Estos atributos biológicos también pueden ser utilizados para comprender cómo y por qué los organismos de diferentes orígenes taxonómicos se encuentran presentes en hábitats semejantes. También pueden ser útiles para explorar cómo se han logrado adaptar a las fluctuaciones de las condiciones cambiantes del entorno (figura 1) (Beauchard et al., 2017). Incluso para un nivel de comprensión todavía mayor, los atributos funcionales también pueden utilizarse para dar a conocer información sobre la filogenia de las especies de la comunidad, debido a las necesidades de adaptación a un entorno en constante cambio (Madin et al., 2016).

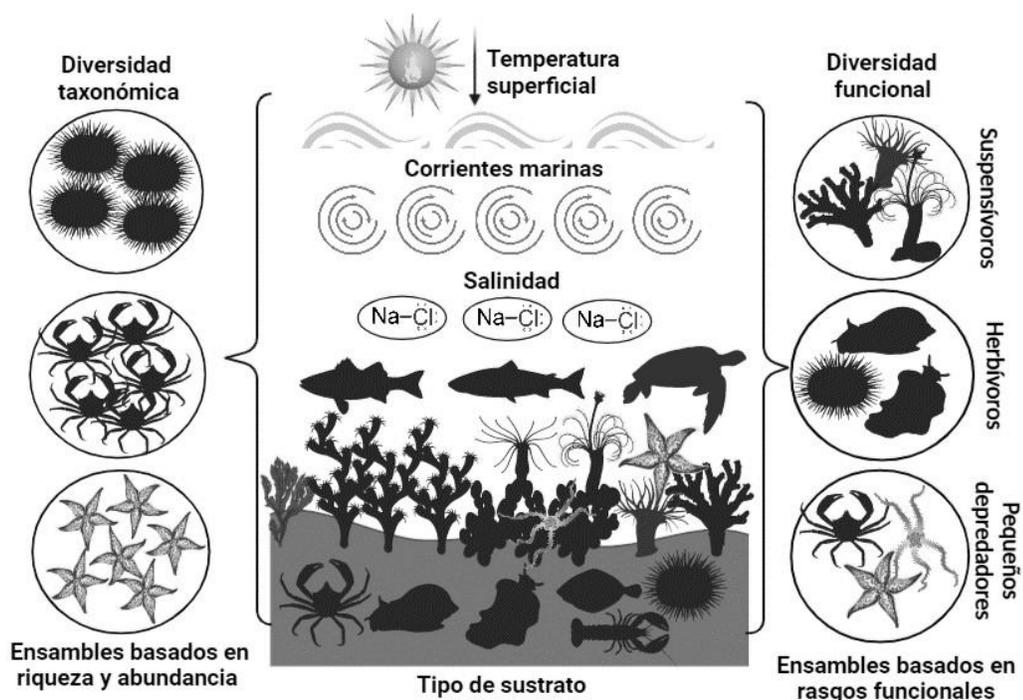


Figura 1. Modelo conceptual que muestra la influencia la estructura comunitaria de un ecosistema marino. A la izquierda se presenta la diversidad taxonómica basada en el número de especies e individuos, mientras que en la derecha se encuentra la diversidad funcional, determinada con base en los atributos funcionales.

El tener especies con diferentes características y funciones que responden de manera distinta a las variaciones ambientales, es benéfico para la resiliencia del ecosistema (Córdova–Tapia y Zambrano, 2015).

De acuerdo a los atributos funcionales de los organismos y en respuesta a las condiciones (parámetros ambientales, tipo de sustrato, geografía del lugar), se generan distintos ensambles de diferentes especies con funciones y efectos similares sobre algún proceso ecológico del ecosistema, a estos se les denomina como grupos funcionales (Hooper et al., 2005).

Cuando un grupo funcional presenta varias especies con los mismos roles, se da lugar a la redundancia funcional, esto quiere decir que, si una de estas especies desaparece o su población se encuentra amenazada, otra tomará su lugar y la reemplazará sustancialmente compensando así estas pérdidas (Córdova–Tapia y Zambrano, 2015; McWilliam et al., 2020). Por ejemplo, en los arrecifes coralinos la redundancia funcional sucede a menudo con la herbivoría que es llevada a cabo por peces, pero cuando se presentan perturbaciones (sobrepesca o invasiones biológicas), otras especies redundantes como los erizos son quienes los sustituyen de manera gradual (Bellwood et al., 2019).

No obstante, sucede que hoy en día, muchos ecosistemas han llegado a perder especies únicas sin redundancia ecológica y altamente importantes para el mantenimiento de las funciones, por lo que se han desencadenado un colapso en la dinámica trófica y estructura del entorno (McWilliam et al., 2020). A pesar de los esfuerzos por indagar más a fondo su papel en la naturaleza, se han presentado grandes pérdidas de hábitats por el impacto antropogénico, por lo que a su vez se da lugar a la pérdida de la diversidad funcional ocasionando cambios cruciales en la comunidad y retos para su manejo (Darling et al., 2012; Bellwood et al., 2019). Por tanto, el propósito del presente trabajo es mostrar un panorama sobre la dinámica y ecología de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos, mediante la evaluación de ambos enfoques ecológicos en diferentes sitios de Bahía de La Paz (BLP), un sitio de gran importancia para el turismo y la pesca, para ser tomado en cuenta durante sus futuros planes de manejo.

1.1 Antecedentes

Cuando se realizan estudios ecológicos se suelen utilizar los clásicos índices de diversidad alfa: riqueza de especies (S), abundancia (N), diversidad de Shannon (H'), dominancia de Simpson (λ) y equitatividad de Pielou (J') (Moreno, 2001). Estos índices de diversidad taxonómica fueron introducidos al campo de la ecología por Warwick y Clarke (1995) con la finalidad de identificar cambios en la estructura comunitaria de peces. Sin embargo, para la diversidad funcional, la mayoría de estudios se han enfocado principalmente en peces arrecifales o corales escleractinios en contraste con los macroinvertebrados, de los cuales hay un hueco de información acerca de su papel en la funcionalidad de los ecosistemas

(Bellwood et al., 2004; Ulate et al., 2016; Ramírez–Ortiz et al., 2017; Palacios–Salgado et al., 2019; Bellwood et al., 2019; Hernández–Villasana et al., 2020).

Tanto en ecosistemas de fondo duro del Golfo de California (GC) como en otras regiones, la mayoría de los estudios ecológicos orientados a invertebrados macrobénticos se han realizado en un punto de vista taxonómico, desde inventarios faunísticos, hasta análisis de estructura comunitaria mediante los índices tradicionales mencionados arriba. En el Pacífico Tropical Oriental (PTO) varios trabajos de diversidad taxonómica se han centrado en grupos como equinodermos (Holguín–Quiñones et al., 2000; Reyes–Bonilla et al., 2005; Zamorano y Leyte, 2005), moluscos (Herrero–Pérezrul, 2008; Tripp–Quezada et al., 2018), crustáceos (Hendrickx et al., 2002) y poliquetos (Tovar–Hernández et al., 2019). Algunos investigadores también han evaluado la comunidad macrobéntica incorporando diferentes phyla para algunas zonas particulares (González–Medina et al., 2006; Holguín–Quiñones et al., 2008; García–Hernández et al., 2014; Ángeles–González et al., 2021).

Entre los primeros pioneros en implementar la diversidad funcional en invertebrados marinos se encuentran Bremner et al. (2003), quienes evaluaron la dinámica de ecosistemas marinos bénticos, mediante un análisis taxonómico de los grupos tróficos, complementado con atributos funcionales en arrecifes del Mar del Norte. Después relacionaron cómo la variabilidad ambiental estacional modula el funcionamiento del ecosistema, con base en la adaptación de los atributos biológicos de especies bénticas con las condiciones cambiantes (Bremner et al., 2006a). Posteriormente, aplicaron técnicas para examinar el funcionamiento ecológico de los ensamblajes de macroinvertebrados bénticos por medio del método de análisis de características biológicas (BTA), con base en la distribución de las especies y sus atributos funcionales (Bremner et al., 2006b).

A lo largo de la península de Baja California, se han hecho investigaciones que analizan la composición del ensamblaje y la funcionalidad de especies a partir de modelos con diferentes softwares (siendo Ecopath el más utilizado), con base en la estructura trófica. En algunos sitios de la zona del Pacífico de la península se han realizado estos modelos en sitios como el sistema lagunar Bahía Magdalena (Cruz–Escalona et al., 2013; Cruz–Escalona et al., 2016), el Golfo de Ulloa (Del Monte–Luna et al., 2007), Bahía Tortugas (Morales–Zárate et al., 2011; Vilalta–Navas et al., 2018) y Bahía de Todos Santos (Gómez–Gómez, 2015).

Para el GC los trabajos con este enfoque se han realizados en la zona del Alto Golfo (Morales–Zárate et al., 2004), el sistema lagunar Huizache–Caimanero, Sinaloa (Zetina–Rejón et al., 2003), las costas del litoral de Sonora (Arreguín–Sánchez et al., 2002), Bahía de Loreto (Luna–Salguero y Reyes–Bonilla, 2010), BLP

(Arreguín–Sánchez et al., 2007) y Cabo Pulmo (Calderón–Aguilera et al., 2021). También se han hecho este tipo de investigaciones en diferentes localidades a lo largo del PTO (Ramírez–Ortiz et al., 2017; Hermosillo–Núñez et al., 2018; Fourrière et al., 2019; Rojas–Montiel et al., 2020), así como el Golfo de México y Caribe (Crales–Hernández et al., 2006; González–Barrios, 2019). Sin embargo, hasta la fecha hay poco enfoque en la comunidad de macroinvertebrados epibénticos para comparar ambos enfoques ecológicos a escalas espaciales pequeñas en diferentes sitios de BLP, una bahía con variabilidad fisicoquímica de escalas pequeñas (Lavín et al., 2014).

1.2 Justificación

La diversidad taxonómica en conjunto con la diversidad funcional ayudan a comprender cómo el aumento o reducción de especies (y sus respectivas funciones), se relaciona con los procesos ecosistémicos y factores abióticos en diferentes escenarios. No obstante, a pesar de que en los últimos años se ha adoptado la diversidad funcional como un enfoque más completo para estudiar ecosistemas, en el ambiente marino una mínima parte de los estudios en macroinvertebrados están orientados a ciertos grupos por separado (principalmente gasterópodos, equinodermos y crustáceos decápodos), ignorando a los demás grupos taxonómicos. Aunado a ello, en el GC son relativamente limitadas las investigaciones donde se emplea la diversidad funcional como herramienta para evaluar la estructura del ensamble de la comunidad y la participación de las especies de invertebrados que la conforman, especialmente a escalas pequeñas, a pesar de que esta aproximación puede iluminar la resiliencia del ecosistema.

En estudios donde se busca evaluar la funcionalidad de la estructura comunitaria de algún determinado lugar, los atributos funcionales son útiles para determinar la influencia de variables ambientales, sobre todo en zonas de transición biogeográficas entre latitudes tropicales y subtropicales como sucede con el GC (Madin et al., 2016). Cabe mencionar que las comunidades de invertebrados al tener una movilidad menor a otros grupos y una longevidad más corta también funcionan como buenos bioindicadores de acuerdo a la respuesta que tengan frente a las perturbaciones del entorno, así como a los cambios estacionales y de procesos oceanográficos de corto plazo espaciotemporal (Gusmao et al., 2016; Beauchard et al., 2017). Por ejemplo, hay evidencias en arrecifes coralinos que condiciones fisicoquímicas (luz, temperatura, oleaje, ondas internas, etc.) pueden cambiar a escalas físicas de nivel de bahías y raramente son tomados en cuenta para variabilidad espacial (Stokes et al., 2011; Leichter et al., 2012; Edmunds y Leichter, 2016; Galland et al., 2019).

El GC presenta áreas extensas de estos ecosistemas rocosos, las cuales están sujetas a variaciones estacionales de parámetros como la temperatura superficial y la circulación oceánica inducida por los vientos provenientes del PTO (Lavín et al., 2014). Aunque no posee una alta riqueza y cobertura de corales zooxantelados como otras regiones del PTO o el Caribe, sí presenta una amplia variedad de hábitats gracias a la alta productividad primaria, que es atribuida a los afloramientos y surgencias (Peiro–Alcantar et al., 2013; Herrera–Valdivia et al., 2016). Además, el GC cuenta con una gran biodiversidad de peces e invertebrados, siendo una zona con gran capacidad de resiliencia, albergando cerca de 6000 especies, de las cuales 4852 corresponden a invertebrados marinos (Brusca et al., 2005; Ulate et al., 2016).

Cabe destacar que BLP constituye una zona con actividades económicas importantes como pesca, ecoturismo y acuicultura, por lo que el análisis de las comunidades de macroinvertebrados también contribuiría para la elaboración de futuras estrategias de gestión y manejo de estos recursos naturales. Esta bahía tiene una gran relevancia para la conservación biológica, debido a que funciona como una zona de resguardo para una considerable biodiversidad de flora y fauna, estando catalogada como una de las áreas marinas de extrema importancia dentro de los 21 sitios prioritarios costeros y de margen continental (González–Acosta et al., 2018), aunado a que forma parte de la región marina prioritaria del complejo insular de Baja California Sur (Tovar–Hernández et al., 2019).

1.3 Hipótesis

Los índices de diversidad taxonómica y funcional de los sitios alrededor de la BLP mostrarán diferencias significativas en escalas espaciales pequeñas (de pocos kilómetros) debido a la variabilidad ambiental de estas escalas en la región.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Caracterizar y comparar la diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos en seis sitios de arrecifes en Bahía de la Paz (B.C.S.).

1.4.2 Objetivos específicos

- 1) Identificar qué especies conforman la comunidad de macroinvertebrados epibénticos en BLP.
- 2) Evaluar la estructura comunitaria (ecología taxonómica), con base en su riqueza, diversidad de Shannon, equitatividad y dominancia.
- 3) Identificar los grupos funcionales de esta comunidad a partir de sus atributos funcionales.
- 4) Estimar la diversidad funcional mediante índices especializados como la riqueza funcional, uniformidad funcional, divergencia funcional y entropía de Rao.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

Bahía de La Paz (figura 2A) se localiza en el sur del GC ($24^{\circ}13'25.7''\text{N}$ y $110^{\circ}24'17.5''\text{W}$), por encima del trópico de Cáncer y conectándose con las aberturas de Boca Grande en el noreste y el canal de San Lorenzo en el sur (Guzmán–Méndez, 2009; Durán–Campos et al., 2019). Esta singular región constituye una zona de transición entre dos grandes provincias zoogeográficas marinas: la Californiana y la Panámica, lo cual ha permitido albergar gran variedad de especies (González–Medina et al., 2006).

El límite litoral abarca desde Punta Mechudo (norte) hasta Punta las Pilitas (sureste) y está rodeada por las islas Partidas, San Francisquito y Espíritu Santo (Tovar–Hernández et al., 2019). Se caracteriza por ser el ecosistema costero más grande del occidente del GC, cuya cuenca tiene cerca de 1200 km^2 de superficie, con una longitud de 80 km (González–Acosta et al., 2018). La batimetría de BLP tiene una profundidad máxima de 420 m, además de presentar un remolino de mesoescala ciclónico, que genera un afloramiento que suministra nutrientes y redistribuye el plancton (Durán–Campos et al., 2019).

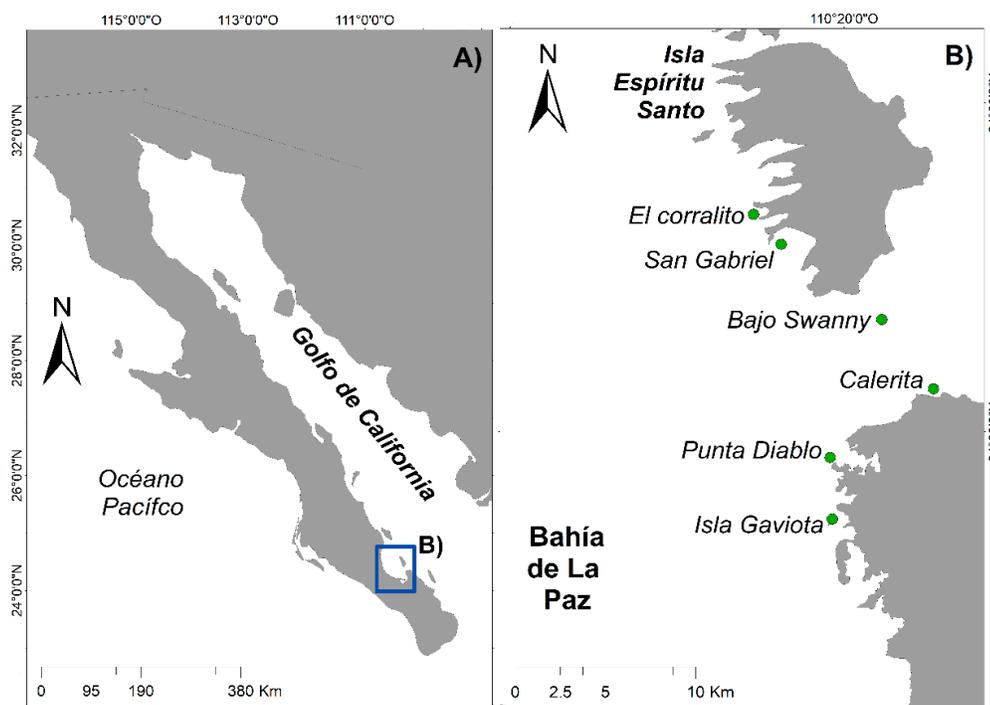


Figura 2. Área de estudio. 2A) Área de la Bahía de La Paz (BLP) dentro del Golfo de California (GC) y 2B) los puntos verdes indican los sitios considerados para el estudio en el área.

En este estudio se tomaron en cuenta seis sitios de muestreo: Corralito, San Gabriel y Swanny, los cuales se mantienen adyacentes a la parte sur de la isla Espíritu Santo, mientras que Calerita, Isla Gaviota y Punta Diablo se localizan en el otro extremo continental de la bahía (figura 2B). La estructura del fondo de estos sitios se encuentra representada con diferentes sustratos como cobertura coralina, macroalgas o rocas, permitiendo generar hábitats idóneos para establecer variadas comunidades de especies.

La temperatura superficial suele encontrarse en una media anual de 25°C con valores mínimos de 20°C entre los meses de enero y febrero (invierno), la cual muestra un aumento considerable entre mayo y julio, siendo en agosto la máxima con 30°C (Silva–Montoya, 2021). En cuanto a la temperatura del fondo, el sitio Swanny muestra mayor variabilidad y temperaturas bálticas más frías frente a los demás sitios debido a su constante exposición a las corrientes del canal de San Lorenzo, en contraste con otros sitios como Corralito y San Gabriel donde se ha reportado aguas más cálidas y con mayor incremento en las diferentes temporadas del año (Martínez–Sarabia, 2022; Hernández–Rodríguez, 2022).

2.2 Trabajo de campo

Se llevaron a cabo cinco monitoreos en cada uno de los seis sitios mencionados, dentro de zonas arrecifales coralinas–rocosas entre el periodo de 2017 a 2019, esto como parte del proyecto CRIW "Coral Reef Internal Waves" de UC–MEXUS. Los datos se recopilaron por medio de inmersiones de buceo SCUBA, en las que se realizaron muestreos de la cobertura del fondo, así como el conteo de aquellas especies de macroinvertebrados epibénticos tanto sésiles como móviles en dos niveles de la columna de agua; somero (< 3m) y profundo (> 3m). Para estos censos biológicos, se colocó un mínimo de cinco transectos de banda en cada una de las temporadas de monitoreos, con una longitud de 25 m por 2 m de ancho.

Para la toma de datos de cobertura se utilizaron valores porcentuales con base en el protocolo de monitoreo de "Punto de Contacto Uniforme (UPC: Uniform Point Contact)", cuya función es caracterizar la estructura del sustrato y el arrecife, el cual se basa en el conteo de organismos que se encuentran en determinados puntos establecidos en el área cubierta por el transecto (Freiwald et al., 2021). Se usaron un total de 100 puntos para cada transecto y se consideraron diferentes elementos del sustrato, como corales, macroalgas, arena, rocas y coral muerto. Se midió la temperatura del fondo in situ con termistores HOBO Onset V2, en los que se registró la temperatura de cada metro sobre el fondo (MAB) de la columna de agua hasta llegar al sustrato, esto cada 5 minutos durante 2 años continuos (2018 y 2019).

2.3 Estimación de la riqueza esperada

Con base en el número de individuos y especies registrados en los transectos, se calculó la riqueza esperada y el esfuerzo de muestreo por medio de estimadores no paramétricos. Para llevar a cabo dicha evaluación se utilizó el software ecológico Estimates Win 910, en el que se tomó en cuenta los valores proporcionados con base en los estimadores Chao 1, Chao 2, Jacknife 1 y Jacknife 2.

Chao 1: Determina la riqueza esperada con base en la abundancia y la cantidad de especies registradas en una comunidad, cuyo valor esperado se fundamenta en el número de especies raras o poco frecuentes en las muestras, contrastándolas con especies altamente abundantes (Chao, 1987; Moreno, 2000).

$$Chao\ 1 = S_{obs} + \frac{(F_1)^2}{2 F_2}$$

- F_1 = Número de especies representadas por un único individuo.
- F_2 = Número de especies representadas por dos individuos.
- S_{obs} = Número de especies observadas.

Chao 2: Se basa en la ocurrencia de las especies en las muestras. Toma en cuenta los valores de ausencia y presencia de los individuos, apoyándose en cuántas veces se encuentra en las muestras a partir de la determinación de especies únicas y especies duplicadas (Chao, 1987).

$$Chao\ 2 = S_{obs} + \frac{(Q_1)^2}{2 Q_2}$$

- Q_1 = Número de especies presentes en una sola muestra.
- Q_2 = Número de especies presentes en dos muestras.

Jacknife 1: Define la cantidad de especies que se pueden encontrar en una sola muestra con base en sus valores de abundancia (Burnham y Overton, 1978).

$$Jacknife\ 1 = S_{obs} + Q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right)$$

- m = Número de muestras.

Jacknife 2: También se apoya en valores de abundancia, aunque en este caso se considera el número de especies que solo están presentes en una muestra o que suele aparecer únicamente en dos muestras (Burnham y Overton, 1978).

$$\text{Jacknife 2} = S_{obs} + \left(\frac{Q_1(2m - 3)}{m} - \frac{Q_2(m - 2)^2}{m(m - 1)} \right)$$

A partir de los valores de riqueza esperada de estos estimadores, se determinó el esfuerzo de muestreo calculando el porcentaje de la representatividad, el sesgo y la exactitud (De la Cruz–Francisco et al., 2016; De la Cruz–Francisco y Bandala–Pérez, 2016), para determinar si existe una subestimación de especies y si se requieren más muestreos para registrar el posible número de especies faltantes en la zona de estudio:

Representatividad (%): Corresponde al porcentaje de las especies que se obtuvieron con los estimadores, para contrastarlos con el valor absoluto (100% que vendría a ser la riqueza total registrada).

$$\% \text{ de representatividad} = \frac{(\text{Riqueza total registrada}) (100)}{\text{Riqueza esperada por el estimador}}$$

Sesgo: Corresponde al margen o cierto grado de error que pueden llegar a tener los estimadores.

$$\text{Sesgo} = \frac{(\text{Riqueza esperada}) - (\text{Riqueza total})}{\text{Riqueza total}}$$

Exactitud: Este valor señala qué tan cercano puede llegar a ser el valor calculado de los estimadores con el número “real” de especies en un rango de 0 a 1, en este caso el valor de cero indicaría un muestreo con la mayor exactitud de especies.

$$\text{Exactitud} = \left(\frac{(\text{Riqueza esperada}) - (\text{Riqueza total})}{\text{Riqueza total}} \right)^2$$

2.4 Categorización de las especies (Olmstead–Tukey)

Se generó un diagrama de Omlstead–Tukey con el fin de clasificar de manera jerárquica las especies mediante su abundancia relativa. Esta técnica consistió en catalogar a las especies que se encontraron en

los sitios de estudio, separándolas en cuatro secciones o cuadrantes, cuyas categorías las separaron como especies dominantes, abundantes, raras o comunes (figura 3), donde eje X está representado por la frecuencia de aparición de las especies, el eje Y por el logaritmo de la abundancia ($\ln(x+1)$), mientras que los cuadrantes se forman mediante el cruce de las medianas de cada eje (Castañeda–Rivero, 2017; Silva–Montoya, 2021), para realizarlo se usó el software Rstudio. Estas categorías son:

- **Dominantes:** Especies más abundantes y frecuentes, en términos superiores a la mediana.
- **Abundante/ocasional/opportunista:** Aunque también son especies numerosas, estos valores se encuentran por debajo de la mediana.
- **Frecuentes/comunes/típicas:** La abundancia es inferior y la frecuencia superior a la mediana.
- **Raras:** Tanto la abundancia como frecuencia son inferiores a la mediana.

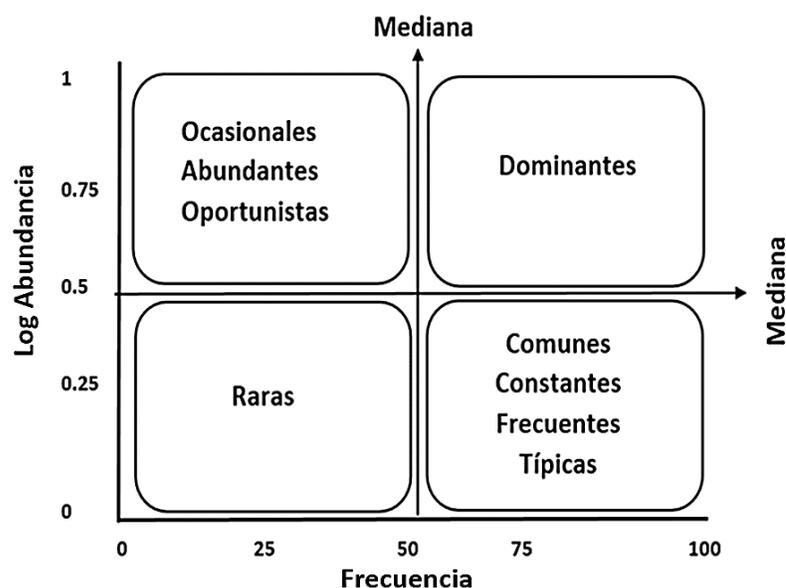


Figura 3. Esquemización del diagrama de Olmstead–Tukey, cada uno de los cuatro cuadrantes representa una clasificación de las especies encontradas en los monitoreos.

2.5 Índice de valor biológico (IVB)

El IVB consiste en la jerarquización de las especies con los valores de abundancia más altos hacia aquellos de menor abundancia, con el fin de identificar cuáles son las especies más representativas que integran a

la comunidad (Loya–Salinas y Escofet, 1990). Se consideraron únicamente a aquellas especies cuyo número de individuos se encuentre dentro del 80% de la abundancia relativa acumulada. El IVB se calculó mediante la paquetería “RBVI” del software Rstudio. El IVB suma los puntajes obtenidos por la especie con respecto al grupo de muestras estudiadas y se fundamenta bajo la siguiente fórmula:

$$IVB_i = \sum_{j=i}^{NM} pun_{i,j}$$

- **Pun** _{i,j}= Puntajes obtenidos por cada especie *i*.
- **NM** / **j=i** = Grupo de muestras estudiadas.

2.6 Índices de distinción taxonómica

Una forma de evaluar la diversidad de especies es mediante los índices de distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) y la variación de la diferenciación taxonómica promedio ($\Lambda+$), que fueron propuestos por Warwick y Clarke (1995). Estos índices tienen la ventaja de que no únicamente se limitan a la abundancia, sino que se complementan con la información taxonómica. Este tipo de índices presenta cuatro características principales (Clarke y Warwick, 1999; Pérez–Hernández, 2019):

- 1) Se basan en la jerarquía taxonómica de Linneo.
- 2) Son independientes del tamaño de muestra (utiliza la presencia/ausencia de las especies).
- 3) Los niveles taxonómicos pueden ponderarse estadísticamente.
- 4) También se puede hacer evaluaciones de los componentes alfa y beta de la diversidad, para identificar patrones espaciales y/o temporales de las comunidades.

Índice de distinción taxonómica promedio ($\Delta+$): Se define como la sumatoria de las distancias taxonómicas entre dos especies que sean elegidas al azar, es decir que mide la relación taxonómica neta de dos especies de un ensamble (Clarke y Warwick, 1998; Pérez–Hernández, 2019).

Índice de variación de la diferenciación taxonómica promedio (Λ^+): Consiste en la varianza del promedio de las distancias taxonómicas de Δ^+ , que conectan a cada par de especies en una jerarquía taxonómica correspondiente, lo cual permite mostrar la equitatividad taxonómica de los ensambles (Clarke y Warwick, 1998; Pérez–Hernández, 2019).

Para su cálculo se utilizó el software PRIMER 7.0 en el cual se requirieron dos bases de datos, una matriz con la abundancia de las especies para cada transecto y una matriz con la información taxonómica de cada especie. La matriz de agregación se construyó con base en los seis niveles taxonómicos principales (tabla 1). Posteriormente, se aplicaron los pesos taxonómicos (ω) de acuerdo a lo establecido por Warwick y Clarke (1995): phylum (100), clase (83.33), orden (66.67), familia (50), género (33.33) y especie (16.67). La información taxonómica se obtuvo por medio de la metabase de datos World Register of Marine Species (WoRMS): <http://www.marinespecies.org/>.

Tabla 1. Ejemplo de la información taxonómica en la matriz de agregación de especies.

Phylum	Clase	Orden	Familia	Género	Especie
Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Parasabella</i>	<i>P. rugosa</i>
Mollusca	Bivalvia	Ostreida	Margaritidae	<i>Pinctada</i>	<i>P. mazatlanica</i>
Echinodermata	Echinoidea	Cidaroida	Cidaridae	<i>Hesperocidaris</i>	<i>H. asteriscus</i>

2.7 Índices de estructura comunitaria

Para complementar la evaluación de la diversidad taxonómica se utilizaron los índices tradicionales para analizar la estructura del ensamble en cada uno de los periodos y zonas de muestreo. Estos índices se basan en el conteo del número de especímenes, así como la abundancia proporcional de cada especie (Moreno, 2001). A continuación, se presentan los índices que se emplearon para este análisis, por medio del software Past 3.0.

Riqueza de especies (S): Número de especies en las muestras, es el índice más sencillo para medir la diversidad debido a que no considera ninguna característica distintiva de la especie.

Diversidad de Shannon (H’): Corresponde a la homogeneidad de los valores de importancia relativa de la cantidad de especies por cada muestra. Se basa en el principio de equidad, donde los individuos se escogen al azar y que todas las especies están representadas en proporciones similares en la muestra.

$$H' = \sum P_i (\ln P_i)$$

- P_i = Abundancia de la especie / abundancia total de la muestra
- \ln = Logaritmo natural

Dominancia Simpson (λ): Indica si en una muestra existe alguna especie sobresaliente cuya abundancia sea notablemente mayor a las demás. Puede expresar también la probabilidad de que de que dos ejemplares tomados al azar de una muestra sean de la misma especie (Moreno, 2001).

$$\lambda = \sum (P_i)^2$$

- λ = Índice de dominancia Simpson
- P_i = Abundancia de la especie / abundancia total de la muestra

Equitatividad de Pielou (J'): Similar a Shannon, representa la uniformidad de las especies de la muestra. Este índice maneja un rango de valores del 0 al 1, mientras el valor de equidad resultante sea igual o muy cercano a 1, las especies de la muestra serán equivalentes en relación a su abundancia.

$$J' = \frac{H'}{H'_{\text{máx}}}$$

- H' = Diversidad de Shannon
- $H'_{\text{máx}} = \ln(S)$

2.8 Asignación de los atributos funcionales

Los atributos funcionales se han utilizado para describir y analizar el nicho ecológico de las especies. Estos atributos biológicos también pueden ser utilizados para comprender cómo y por qué diferentes especies están presentes en hábitats semejantes y se han logrado adaptar a las fluctuaciones de las condiciones físicas del entorno (Beauchard et al., 2017). Para este estudio se emplearon atributos basados en características fundamentales en la ecología de los invertebrados, tales como la morfología, grupo trófico, tipo de movilidad y gregarismo (tabla 2).

Tabla 2. Atributos funcionales de macroinvertebrados usados para estimar la diversidad funcional. Categorías tomadas de Bremner et al. (2003); Pacheco et al. (2011); Jiménez et al. (2015); Castañeda–Rivero (2017).

Atributo funcional	Categoría	Descripción
Morfología	Plano–deprimido	Comprimido dorsoventralmente
	Plano–comprimido	Comprimido lateralmente
	Vermiforme	Con forma de gusano o alargado
	Globular	Con forma esférica
	Cilíndrico	Con forma cilíndrica o tubular
	Cónico	Con forma cónica
	Elíptico / ovalado Ramificado	Con forma oval o elipse Con una estructura modular o arborescente
Grupo trófico	Herbívoro	Se alimenta de macroalgas y pastos marinos
	Carnívoro	Se alimenta de otros invertebrados o peces
	Omnívoro	Se alimenta tanto de algas como de animales
	Filtrador–suspensívoro	Se alimenta de partículas en suspensión
	Consumidor superficial	Se alimenta de material orgánico adherido sobre alguna superficie
	Planctívoro	Se alimenta de plancton
	Coralívoro Detritívoro	Se alimenta de pólipos de coral zooxantelado Se alimenta de materia orgánica en descomposición
Movimiento	Sésil	Está fijo en el sustrato
	Nadador	De movimiento activo
	Reptante	Desplazamiento con apoyo en el sustrato
	Excavador	Que se entierra en el fondo con remoción de sedimento
	Arrastre	Movimiento de rozamiento sobre alguna superficie
Gregarismo	Solitario	Se encuentra aislado
	Gregario	Forma agrupaciones con otros miembros de su misma especie
	Colonial	Organismos modulares que se encuentran unidos físicamente en grupos
	En simbiosis con coral	Organismos que mantienen una relación mutualista con colonias de corales zooxantelados

La información de estos atributos se obtuvo a partir de una amplia revisión de literatura especializada para cada especie (anexos A y F). En caso de no encontrar información sobre en una especie en particular, se procedió a investigar sobre otra especie del mismo género y que mantuviera las mismas áreas de distribución geográfica.

2.9 Generación de los grupos funcionales

Para determinar qué grupos funcionales forman los ensamblajes de la comunidad, se generó un dendrograma construido con el software PRIMER 7.0. Se elaboró una matriz de datos (SxT) en Excel, en la que se posicionaron en filas las especies (S) y en columnas los atributos funcionales (T) anteriormente mencionados en la tabla 2. Debido a que en este caso se usaron datos cualitativos (atributos funcionales), las celdas se rellenaron en forma de lenguaje binario (0 y 1), como se muestra en la tabla 3.

Tabla 3. Ejemplo de la base de datos SxT utilizada para asignar los atributos funcionales de los macroinvertebrados.

Especies	Herbívoro	Coralívoro	Detritívoro	Filtrador–Suspensívoro
<i>Acanthaster planci</i>	0	1	0	0
<i>Holothuria fuscocinerea</i>	0	0	1	0
<i>Echinometra vanbrunti</i>	1	0	0	0
<i>Atrina maura</i>	0	0	0	1

Posteriormente, en el software PRIMER se introdujo la matriz SxT y se generó una matriz de semejanza (similitud) de (especies)x(especie). Después, se ejecutó un análisis clúster para la creación del dendrograma, donde se consideró el uso de la prueba SIMPROF, la cual sirve para evaluar la similitud entre grupos o comunidades biológicas e identificar patrones de asociación mediante una prueba de permutaciones a cada nodo del dendrograma (Corgos et al., 2014). Se eligió utilizar el índice de Jaccard como medida de similitud entre grupos (debido a que se usaron datos de presencia/ausencia) y se calculó un coeficiente de correlación cofenético, donde este último tiene la función de medir entre las distancias iniciales y finales, para evaluar la calidad de la agrupación obtenida a partir de un algoritmo de agrupamiento del análisis clúster, donde el valor más cercano a 1 es el más confiable.

Una vez formado el dendrograma, se efectuó una prueba ANOSIM para la validación de los grupos funcionales, este es un análisis de dos vías que determina si existen diferencias significativas entre los distintos grupos, del cual se obtiene un valor R, donde si $R=1$ significa que hay una alta diferencia entre grupos, o si $R<1$ es que sí hay una similitud entre grupos (Castañeda–Rivero, 2017). Los pasos de la explicación anterior se resumen en la figura 4.

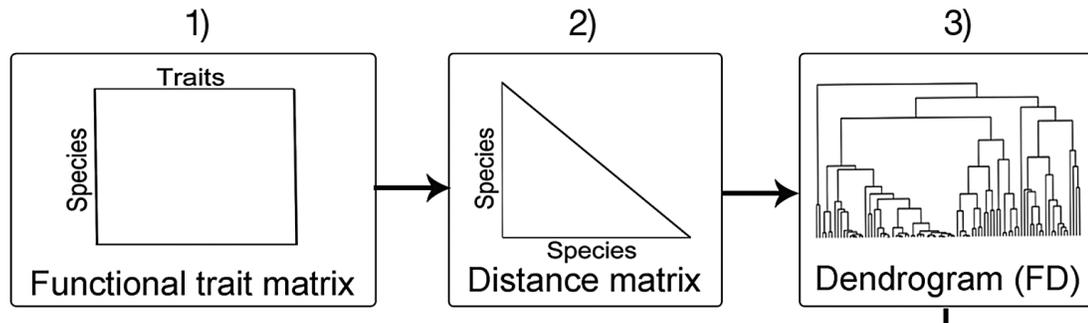


Figura 4. Pasos principales para la formación e identificación de los grupos funcionales. 1) elaboración de una matriz de atributos funcionales de las especies (SxT); 2) generación de una matriz de distancias (especie)x(especie); 3) construcción de un dendrograma. Imagen tomada de Wiedmann et al. (2014).

2.10 Índices de diversidad funcional

Se utilizaron valores de biomasa en lugar de abundancia, debido a que se encuentra relacionada con la transferencia y flujo de energía en los ecosistemas y esto a su vez, mantiene una estrecha relación con los cuatro atributos tomados en cuenta (Bellwood et al., 2019). Para obtener la biomasa, se investigó sobre los pesos en masa promedio (kg) publicados para estas especies (Castañeda–Rivero, 2017). Después se multiplicaron los valores de abundancia por los kg de la especie a lo largo de los periodos de muestreo, luego se transformaron con la operación “ $\ln(x+1)$ ” con el propósito de cumplir con los supuestos de normalidad (Silva–Montoya, 2021). Sin embargo, cabe recalcar que esta biomasa corresponde al valor en bruto y se utilizó para comprender de manera general qué especies y/o grupos funcionales podrían ser más representativos en el flujo de biomasa en los arrecifes de BLP.

De manera análoga a la diversidad taxonómica, para evaluar la estructura funcional del ensamble se utilizaron índices independientes, debido a que la funcionalidad de los organismos no se puede determinar únicamente por un solo componente. Por lo tanto, se requirieron de cuatro tipos de índices: riqueza funcional (FRic), uniformidad funcional (FEve), divergencia funcional (FDiv) y la entropía cuadrática de Rao (FD_Q). Se emplearon en conjunto dos bases de datos: la matriz de datos SxT de atributos funcionales y la

segunda matriz de biomasa. Se utilizó la paquetería “FD” del software Rstudio, apoyándose a su vez de manuales especializados como los de Laliberté et al. (2014) y Götzenberger et al. (2021).

Riqueza funcional (FRic): Corresponde a la distribución de la biomasa de cada especie en un espacio funcional determinado a través del nicho (Mason et al., 2005). Una baja riqueza funcional puede expresar que hay recursos potenciales disponibles (no son explotados) en el ecosistema (Córdova–Tapia y Zambrano, 2015). Por otra parte, el espacio funcional consiste en una “zona multidimensional” en la que los ejes representan los principales atributos funcionales donde se encuentran aquellas especies (entidades funcionales) de la comunidad (Mouillot et al., 2013). Este espacio puede ser utilizado para comparar la riqueza funcional entre sitios de un ecosistema o bien, para mostrar de una manera gráfica cambios en la estructura de la comunidad frente a alguna perturbación ambiental.

$$RF_{ci} = \frac{SF_{ci}}{R_c}$$

- **FR_{ci}**= La riqueza funcional del carácter funcional.
- **SF_{ci}**= El espacio de nicho que ocupan las especies dentro de la comunidad.
- **R_c**= El rango absoluto.

Uniformidad funcional (FEve): Es el grado de homogeneidad de las especies, en el que la biomasa de una comunidad se distribuye a lo largo del nicho para usar de manera efectiva los recursos que se tienen a disposición (Mason et al., 2005). Niveles bajos indican que ciertas partes del nicho están siendo utilizadas, como consecuencia con la posible reducción en la productividad o bien que ha ocurrido una fuerte perturbación en el entorno, lo cual hace que la uniformidad funcional tenga una disminución continua (Mouillot et al., 2013; Córdova–Tapia y Zambrano, 2015). De manera similar a la equitatividad de Pielou, este índice maneja un rango entre 0 y 1, siendo el valor de 0 una representación de una comunidad con especies similares funcionalmente y 1 que las especies son distintas en cuanto a sus atributos.

$$EW_b = \frac{d_{ij}}{W_i + W_j}$$

- **EW_b** = Valor ponderado de la uniformidad funcional.
- **W_i y W_j** = Abundancias o biomasa relativa entre las especies (i y j).

- d_{ij} = Distancia euclidiana entre las especies.

Divergencia funcional (FDiv): Es una forma de medir la similitud funcional entre las especies dominantes en una comunidad, con base en la proporción de la biomasa en aquellas especies con atributos funcionales más extremos de una comunidad (Mouillot et al., 2013). Este valor disminuye conforme la biomasa se acerca más al centro de gravedad (centroide) del espacio funcional del ecosistema, lo cual suele ocurrir tras una perturbación ambiental (Córdova–Tapia y Zambrano, 2015). Este índice define qué tan diferenciado es un nicho en cuanto a su competencia de recursos, a mayor divergencia funcional se indicia un uso más eficiente de los recursos (Mason et al., 2005).

$$FD_{var} = \frac{2}{\pi} \left(5 x \sum_{i=1}^N [(\ln Ci - \ln x)^2 x Ai] \right)$$

- FD_{var} = La divergencia funcional.
- Ci = El valor de carácter para la i -ésima categoría de carácter funcional.
- Ai = La abundancia proporcional de la i -ésima categoría de carácter funcional.
- x = Los valores de los atributos de la categoría.

Entropía cuadrática de Rao (FD_Q): Describe la probabilidad de que al tomar dos individuos al azar, estos sean distintos en cuanto a su funcionalidad (Ricotta y Szeidl, 2009; Rojas–Montiel et al., 2020). La entropía de Rao se obtiene mediante el cálculo de la distancia promedio por pares de especies y el grado de similitud ecológica entre las mismas con base en su abundancia relativa (Botta–Dukát, 2005). Otra particularidad, es que una riqueza de especies (S) muy alta no se relaciona con un alto valor de Rao, ya que las especies consideradas en cada sitio pueden compartir las mismas funciones (Botta–Dukát, 2005; Castañeda–Rivero, 2017). Rao (1982) estableció la entropía cuadrática en la siguiente ecuación:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S dij p_i p_j$$

- S = Número de especies.
- $p_i p_j$ = Es la probabilidad de abundancia (o biomasa) relativa del par de especies.

- d_{ij} = Es la diferencia entre las especies i -ésima y j -ésima ($d_{ij} = d_{ji}$ y $d_{ii} = 0$), considerando uno o más atributos funcionales de las especies.

2.11 Comparación de la ecología de la comunidad entre diferentes sitios

Para explorar los patrones ecológicos de la diversidad de macroinvertebrados entre los sitios, se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías con cada uno de los índices ecológicos mencionados en el apartado anterior. El cálculo de los ANOVAs se llevó a cabo mediante Rstudio con las paqueterías: “pastecs” que es usado para datos ecológicos espaciotemporales, “multcomp” para comparar dos o más factores con sus respectivas categorías, “compute.es” y “effectsize” que sirven para el cálculo de valores p , así como comprobar los efectos del tamaño de muestra y “car” que se emplea para realizar los análisis de residuales. Finalmente, por medio del paquete “ggplot2” se representaron de manera gráfica los conjuntos de datos para hacer más ilustrativas las diferencias significativas.

Se tomó en cuenta como variables independientes a los factores de sitio y profundidad. Se aplicaron pruebas para comprobar los supuestos de normalidad y homocedasticidad de varianzas con las pruebas de Levene y Shapiro–Wilks. De no cumplirse con estos supuestos, se transformaron los datos de los índices ecológicos a logaritmo natural (LN) o raíz cuadrada (según sea el caso). Para conocer la robustez de los datos, a los modelos generados para los ANOVAs, también se les hicieron análisis de residuales para un mayor ajuste. Si se mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$), se empleó la prueba *post hoc* de Tukey para identificar qué subconjuntos entre variables fueron los que generaron las diferencias significativas en cada situación.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Cobertura béntica

De manera general, las coberturas de los seis sitios estuvieron compuestas principalmente por los corales del género *Pocillopora*, el cual cubrió hasta un 57% de la superficie del fondo (figura 5). En otros elementos predominantes se encontraron los tapetes de algas verdes (clorófitas) que cubrieron un 18.4%, seguido de otros componentes abióticos como la arena (7.4%) y rocas (5.7%). En la categoría de “otros” se encontraron trozos de conchas o materia orgánica (6.2%). El 5.3% restante, fue constituido por pequeños parches de algas coralinas rojas (rodófitas) y por estructuras de coral muerto.

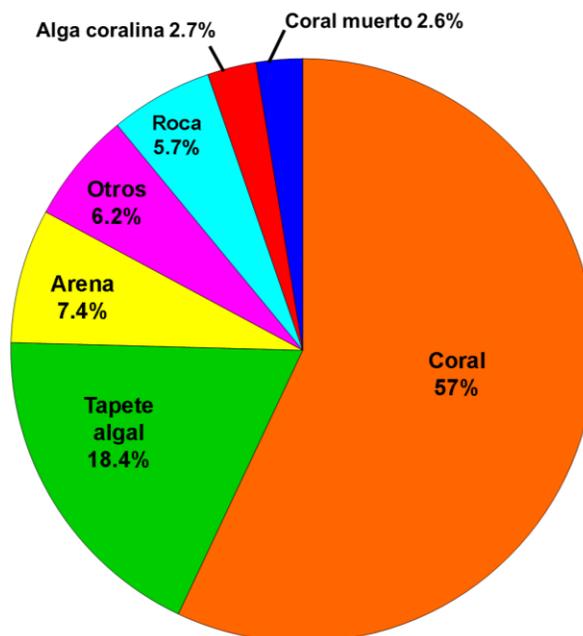


Figura 5. Porcentajes de los elementos del fondo registrados en general en los sitios de muestreo de BLP.

La superficie que cubrieron uno de estos elementos del fondo variaron sustancialmente de un sitio a otro (figura 6). En todas las localidades, la cobertura coralina fue el componente dominante en el fondo, principalmente para sitios con mayores áreas someras como San Gabriel (81.19%), Calerita (74.13%) e Isla Gaviota (66%), mientras que en otras este valor decrece como en Corralito (40%) o Punta Diablo (42.75%). Posteriormente, el tapete algal constituyó otro elemento importante en algunos sitios como Swanny (23.87%) y Punta Diablo (39.06%), mientras que en los demás sitios, esta cobertura de algas fue menor al

15%. Por otra parte, aquellos componentes abióticos presentaron coberturas muy bajas, salvo en algunos lugares como Calerita y Corralito donde los sustratos de arena, roca y otros cubrieron un aproximado del 10–12% de la superficie.

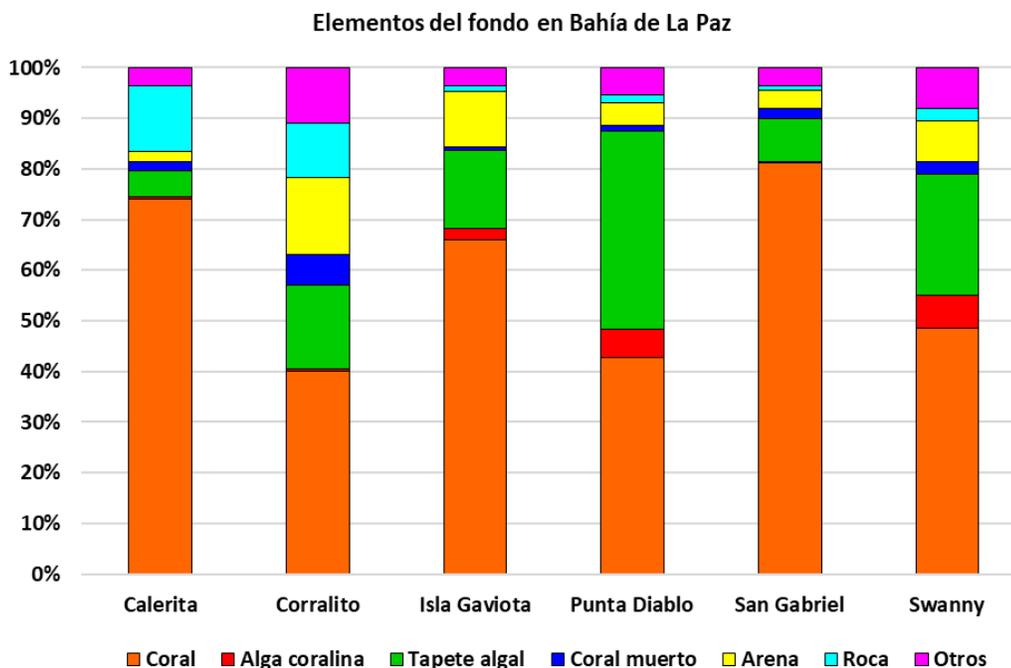


Figura 6. Porcentaje de cobertura de los elementos del fondo para cada sitio de muestreo de BLP.

3.2 Inventario taxonómico de las especies de macroinvertebrados

Se contabilizó un total de 3731 macroinvertebrados asociados a los arrecifes rocosos de BLP (figura 7, anexo B). Estas comunidades epibénticas se encontraron representadas por 5 phyla, 11 clases, 25 órdenes, 44 familias y 64 especies (anexo C). Echinodermata fue el phyla con mayor número de taxa e individuos (22 especies, 2594 ind.), seguido del phyla Mollusca (18 especies, 635 ind.), Arthropoda (15 especies, 273 ind.), Cnidaria (6 especies, 54 ind.) y Annelida (3 especies, 175 ind.).

En términos de abundancia total, se encontró que el 69.5% de la comunidad estaba conformada por equinodermos como asteroideos, equinoideos y holotúridos, el segundo grupo más notorio fueron los moluscos (17%) mientras que el porcentaje de artrópodos (7.3%), cnidarios (4.7%) y anélidos (1.5%) fue mucho menor. Swanny y Punta Diablo fueron los sitios con mayor cantidad de especies e individuos representando poco más de la mitad de los organismos reportados, mientras que la abundancia y especies de los demás sitios fue considerablemente menor (figura 8).

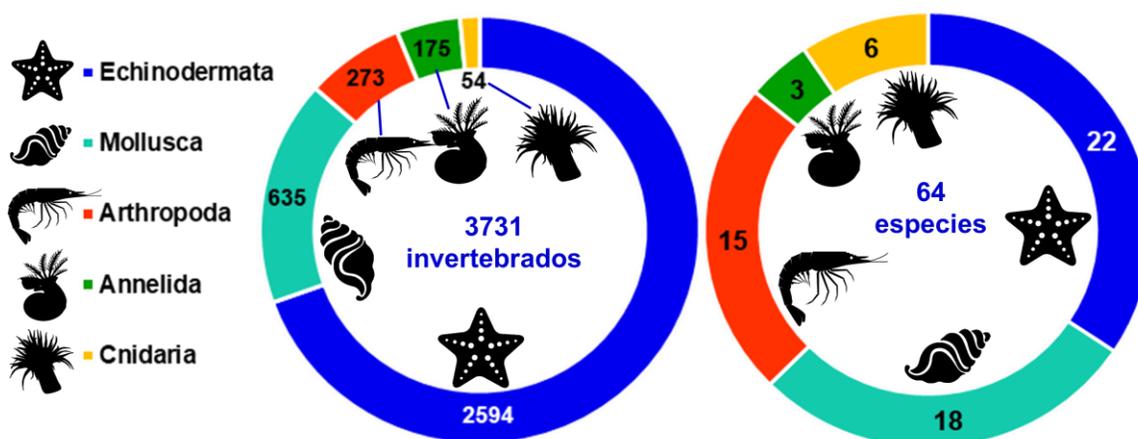


Figura 7. Abundancia de individuos (izquierda) y total de especies (derecha) por phylum.

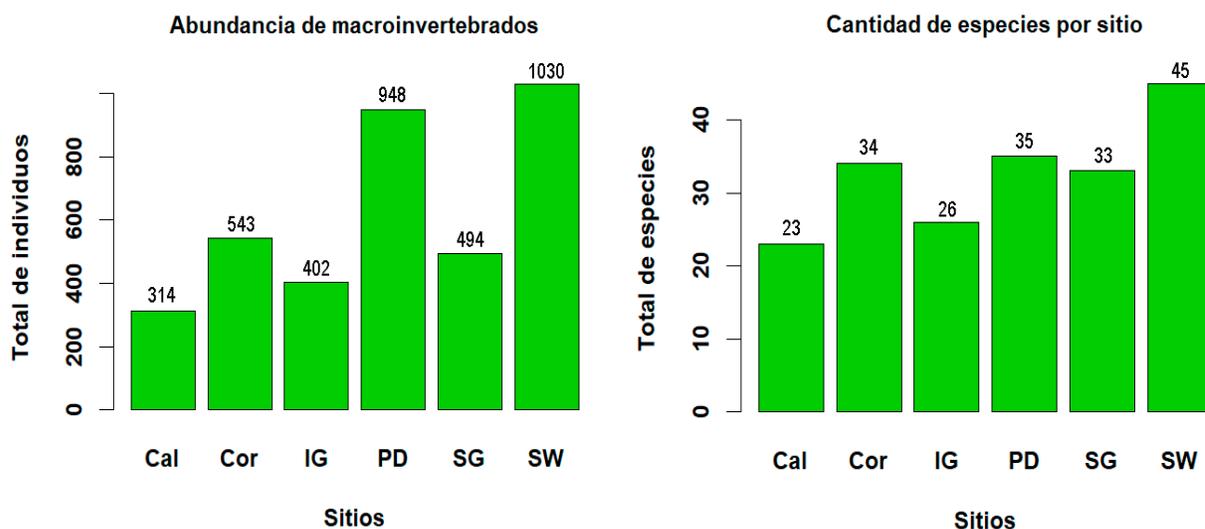


Figura 8. Riqueza y abundancia de especies en cada uno de los seis sitios de muestreo de BLP. A) número total de individuos por sitio; B) riqueza total de especies de macroinvertebrados por sitio siendo Calerita (Cal), Corralito (Cor), Isla Gaviota (IG), Punta Diablo (PD), San Gabriel (SG) y Swanny (SW).

3.3 Esfuerzo de muestreo y estimación de la riqueza esperada

Dentro de los 190 transectos en banda se permitió registrar una comunidad de 64 especies. Con base en los estimadores no paramétricos, eso está por debajo de la riqueza esperada (83 especies en promedio). Chao 1 corresponde al estimador más cercano de los cuatro índices considerados, cuya riqueza esperada es de 75 especies, con un 85.3% de representatividad (tabla 4, figura 9).

Tabla 4. Valores obtenidos de los cuatro estimadores no paramétricos considerados en riqueza esperada, porcentaje (%) de representatividad, valores de sesgo y exactitud.

Estimadores	Riqueza total/esperada	% de representatividad	sesgo	exactitud
Riqueza observada	64	—	—	—
Chao 1	75	85.33	0.17	0.03
Chao 2	83.33	76.80	0.30	0.09
Jackknife 1	80.91	79.10	0.26	0.07
Jackknife 2	91.83	69.69	0.43	0.19

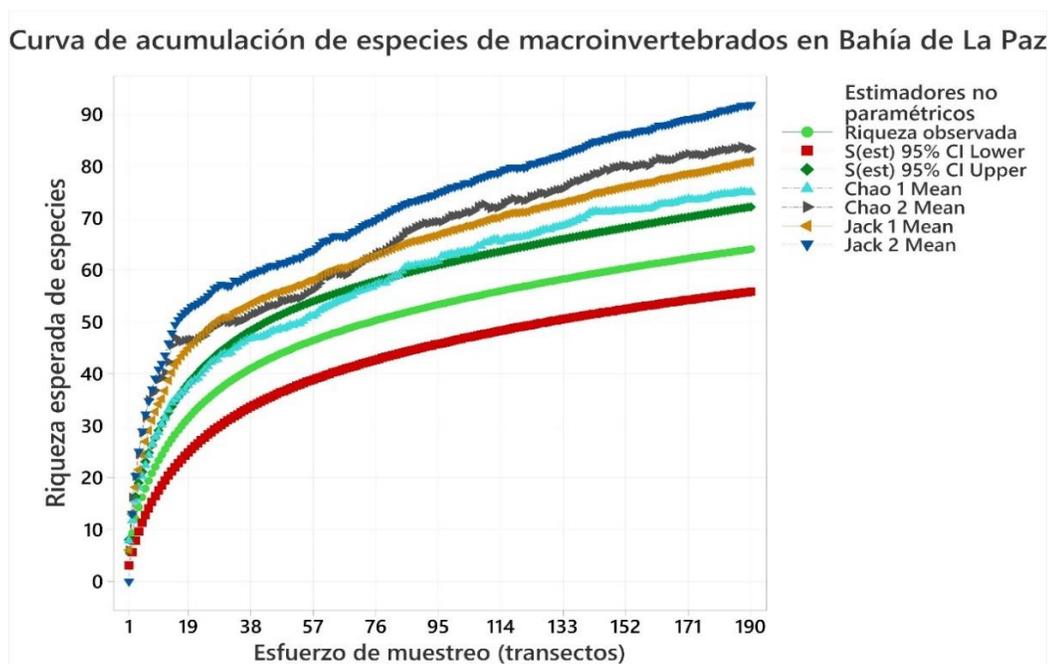


Figura 9. Curva de acumulación de especies con valores de la riqueza observada, intervalos de confianza (S est 95%) y la riqueza esperada de los estimadores no paramétricos (Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2).

3.4 Índice de valor biológico (IVB)

Se reportaron tres especies con los valores de IVB considerablemente más altos, las cuales fueron *P. unifascialis*, *E. thouarsii* y *P. mazatlanica* (figura 10). Posteriormente, se encontraron *P. pyramidata* y *T. roseus*, que también exhibieron valores altos tanto de IVB como IVB relativo (anexo D). Con base en el IVB, se determinó que 10 especies representaron el 80% de la abundancia relativa acumulada. Estas especies correspondieron a los invertebrados dominantes observados más adelante en los diagramas OT (figura 11), en los que se incluyeron 7 equinodermos, 2 moluscos y un poliqueto.

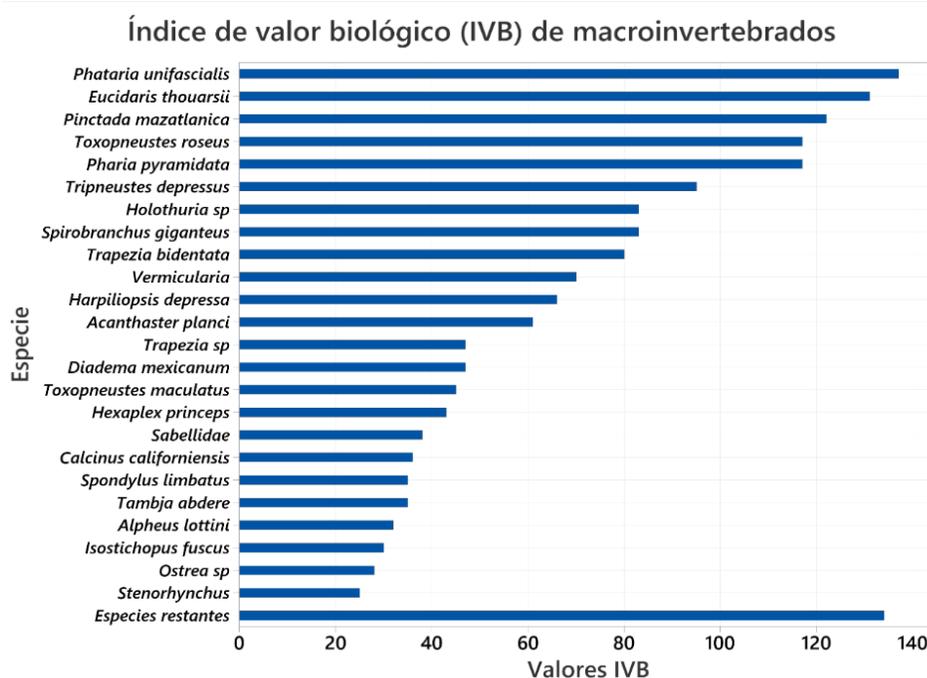


Figura 10. Índice de valor biológico (IVB) para las especies de macroinvertebrados de BLP.

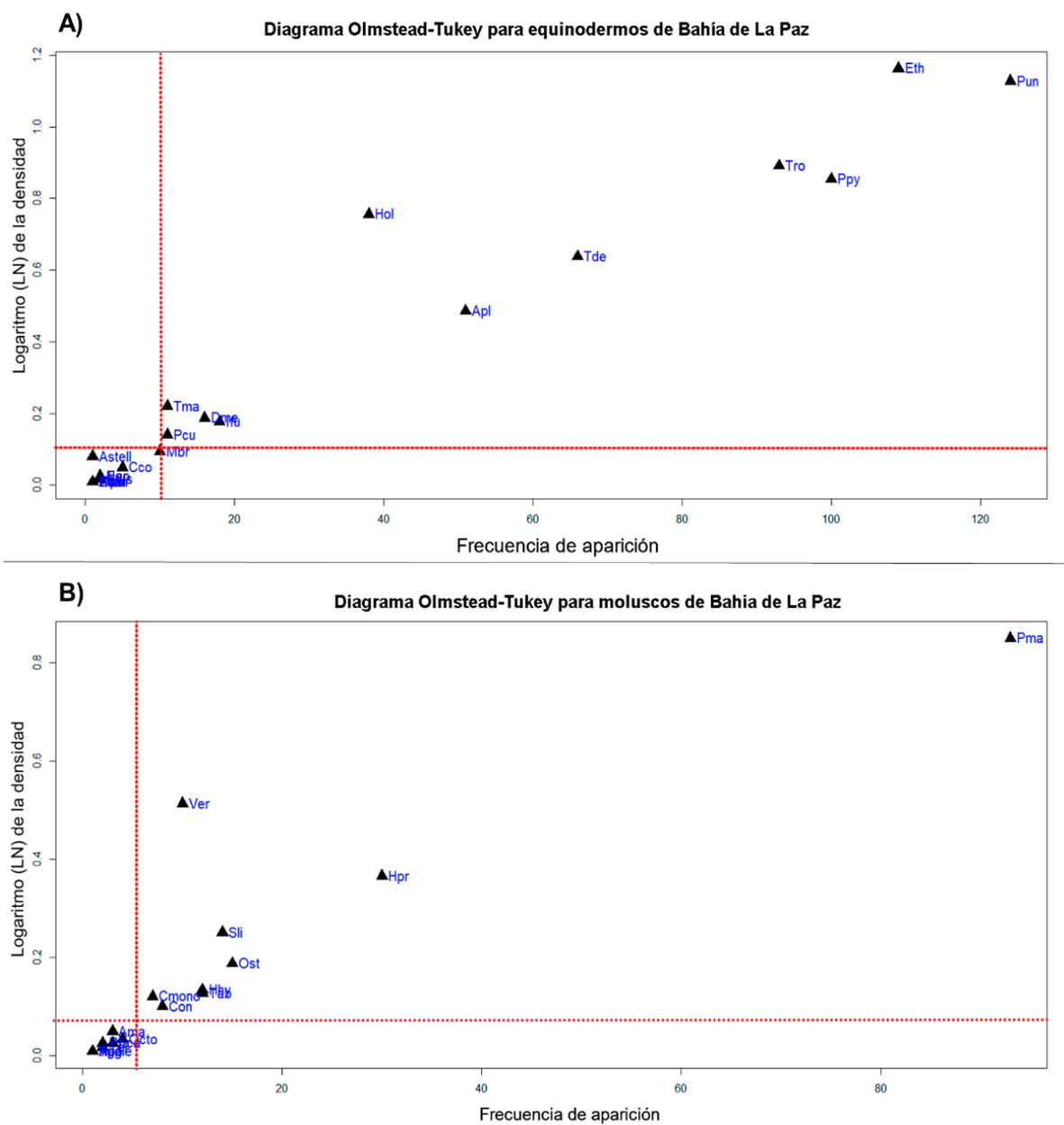
3.5 Categorización de las especies por Olmstead–Tukey

El ordenamiento de especies mediante los diagramas Olmstead–Tukey (OT) mostró que de las 64 especies reportadas en BLP hay un total de 31 especies dominantes, 1 especie ocasional y las 32 especies restantes como raras (figura 11).

Phylum Echinodermata. Se registraron 10 especies dominantes y 12 especies raras (figura 11A). Entre las especies dominantes destacaron cuatro especies con densidades y frecuencias de aparición muy altas: la estrella *Phataria unifascialis* (Pun) y *Pharia pyramidata* (Ppy), junto con los erizos *Eucidaris thouarsii* (Eth) y *Toxopneustes roseus* (Tro). Otras especies destacables fueron: el erizo *Toxopneustes depressus* (Tde), la estrella corona de espinas *Acanthaster planci* (Apl) y el pepino de mar *Holothuria sp* (Hol).

Phylum Mollusca. Entre las 18 especies de moluscos, se obtuvieron 9 especies dominantes y 9 especies raras. Sin embargo, la que más destacó sobre todas las demás fue la ostra de perla *Pinctada mazatlanica* (Pma), cuya frecuencia y densidad superó enormemente a las demás especies dominantes (figura 11B). Posteriormente se encontraron los gasterópodos *Hexaplex princeps* (Hpr) y *Vermicularia* (Ver).

Phylum Cnidaria, Annelida y Arthropoda. De las 24 especies que conformaron este grupo, 12 especies fueron dominantes, 1 ocasional y 11 raras (figura 11C). El poliqueto “arbolito de navidad” *Spirobranchus giganteus* (Sgi) fue la especie dominante con mayor frecuencia y densidad, seguido por el cangrejo *Trapezia bidentata* (Tbi). Algunas otras especies dominantes, aunque menos frecuentes fueron los crustáceos *Trapezia* sp. (Trap), *Harpiliopsis depressa* (Hde) y *Calcinus californiensis* (Cca); poliquetos de la familia Sabellidae (Sab) y la anémona *Actinostella californica* (Acali). En cuanto a especies ocasionales, se tuvo al gusano tubícola *Parasabella rugosa* (Prugo) como la única especie de esta categoría.



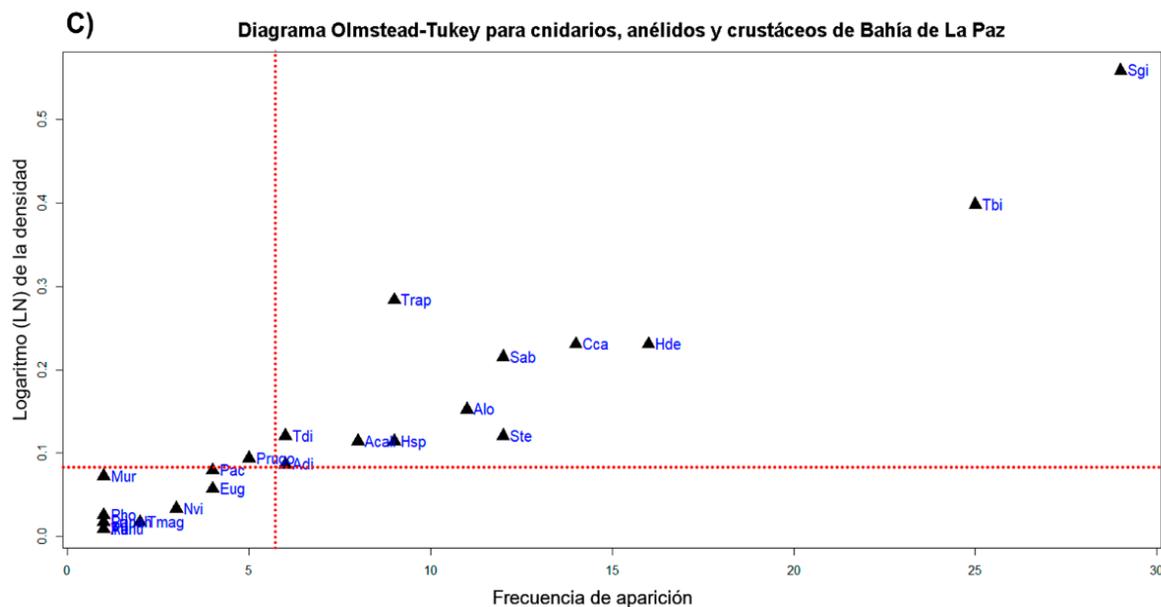


Figura 11. Diagrama Olmstead–Tukey (OT) para los diferentes grupos de macroinvertebrados, las líneas rojas perpendiculares representan la mediana para la densidad (eje Y) y la frecuencia (eje X). Clasificación en especies ocasionales (1er cuadrante), dominantes (2do cuadrante), raras (3er cuadrante) y frecuentes (4to cuadrante).

3.6 Índices de distinción taxonómica

Índice de distinción taxonómica promedio ($\Delta+$). El valor más bajo de la $\Delta+$ correspondió a San Gabriel (90.63) y el más alto al Corralito (92.28). En el sitio Swanny, aunque tuvo el mayor número de especies, fueron de entidades taxonómicas similares (mismo género, familia u orden), mientras que para el sitio Corralito a pesar de que la riqueza era menor, la $\Delta+$ era más alta debido a que las distancias taxonómicas entre las especies fueron mayores. La media de la distinción taxonómica ($\Delta+$) se acercó al 91 (figura 12A), y en todos los sitios la $\Delta+$ fue dentro de los límites del intervalo de confianza (IC 95%), a excepción del Corralito, mostrando que dentro de la comunidad existe una buena representación taxonómica.

Variación de la diferenciación taxonómica promedio ($\Lambda+$). El rango de valores de $\Lambda+$ se encontró entre 225.54 a 352.31. En contraste a la distinción taxonómica promedio ($\Delta+$), el valor más bajo correspondió a Corralito (225.54), mientras que el valor más alto fue el de Isla Gaviota (352.31). Los sitios con los valores más altos de la $\Lambda+$, presentaron valores más bajos en la $\Delta+$. Se mostró que la línea de $\Lambda+$ estuvo en una cifra cercana a 300 (figura 12B), donde Corralito se mantuvo por debajo de la media, mientras que los demás sitios se encontraron en el plano superior. De manera similar a la $\Delta+$, se puede notar que todos los sitios se mantuvieron dentro del margen de los intervalos de confianza.

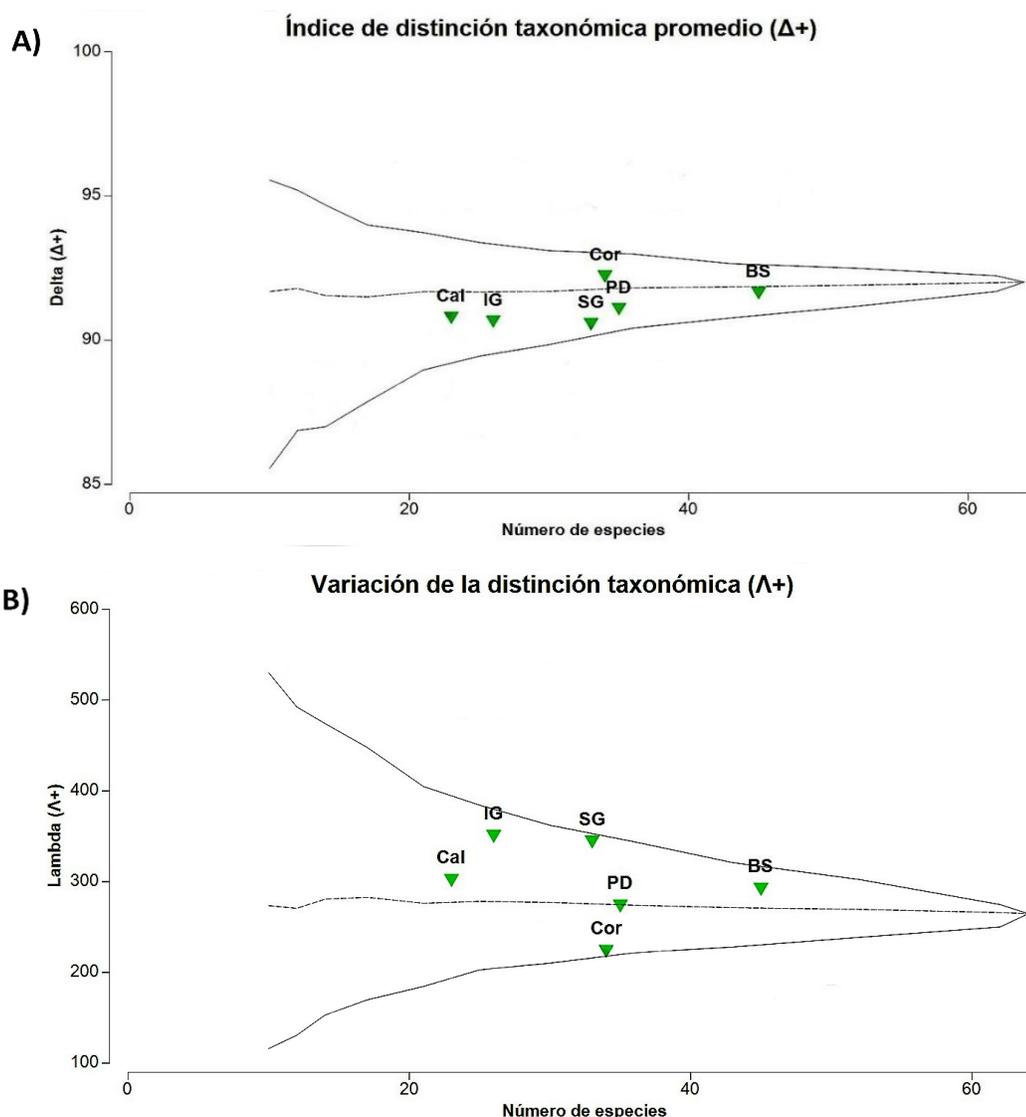


Figura 12. Gráficas de Funnel para la distinción taxonómica promedio ($\Delta+$) y de la variación de la distinción taxonómica ($\Lambda+$) a nivel de sitio en BLP. Calerita (Cal), Corralito (Cor), Isla Gaviota (IG), Punta Diablo (PD), San Gabriel (SG) y Swanny (BS). Donde los límites inferiores y superiores indican los intervalos de confianza (95%) y la línea intermedia representa el valor de la media de la distinción taxonómica.

3.7 Índices de estructura comunitaria

Los valores de los índices entre los distintos sitios de BLP se mostraron una considerable variación espacial (tabla 5, figura 13). Swanny correspondió al lugar con mayor riqueza de especies promedio ($S= 8$ especies), mientras que Calerita fue el sitio con menor riqueza ($S= 3$ especies). La diversidad de Shannon (H') se encontró entre 0.73–1.70. Se presentó una variación muy marcada entre sitios, cuyo patrón se muestra de manera similar a la riqueza. Calerita fue el sitio con menores niveles de diversidad ($H'= 0.73$), seguido de San Gabriel ($H'= 0.97$), mientras que el Swanny fue el sitio de mayor diversidad ($H'= 1.70$).

Tabla 5. Índices de estructura comunitaria (diversidad taxonómica) en los sitios de muestreo en BLP. Se resaltan en azul los valores más altos para cada índice.

	Riqueza (S)	Shannon (H')	Simpson (λ)	Equitatividad (J')
Calerita	2.79	0.73	0.42	0.84
Corralito	5.17	1.33	0.66	0.89
Isla Gaviota	5.50	1.36	0.66	0.84
Punta Diablo	7.19	1.57	0.73	0.82
San Gabriel	4.86	0.97	0.46	0.66
Swanny	8.05	1.70	0.75	0.86

La dominancia de Simpson (λ) variaba entre 0.42–0.75, Calerita ($\lambda= 0.42$) y San Gabriel ($\lambda= 0.46$) fueron los sitios con menor dominancia, contrariamente a Swanny ($\lambda= 0.75$) y Punta Diablo ($\lambda= 0.73$), que fueron la mayor. En sitios con mayor dominancia, algunas especies representaron un alto número de individuos, como *E. thouarsii*, *P. unifascialis*, *T. roseus* y *P. pyramidata*. Por otra parte, en casi todos los sitios los valores del índice de equitatividad de Pielou (J') estaban por encima de 0.80. San Gabriel fue el sitio con menor equitatividad (J'= 0.66), mientras que Corralito obtuvo el mayor (J'= 0.89).

Tabla 6. Resultados del ANOVA de dos vías (seis sitios y dos profundidades) en los índices de estructura comunitaria. Se resaltan los factores con diferencias significativas en rojo ($p<0.05$). GL= grados de libertad, SC= suma de cuadrados, MC= media cuadrática, F= estadístico de prueba, p = valor de significancia.

ANOVAs entre sitios					
Índice ecológico	GL	SC	MC	F	p
Riqueza (S)	5	634.70	126.94	19.34	<0.001
Simpson (λ)	5	3.27	0.65	18.94	<0.001
Shannon (H')	5	23.57	4.71	21.15	<0.001
Equitatividad (J')	5	0.84	0.17	9.48	<0.001
ANOVAs entre profundidades					
Riqueza (S)	1	1.1	1.13	0.17	0.68
Simpson (λ)	1	0.18	0.18	5.27	0.02
Shannon (H')	1	0.51	0.52	2.31	0.13
Equitatividad (J')	1	0.01	<0.001	0.014	0.91

Se encontraron diferencias significativas entre los sitios de muestro en BLP por todos los índices de estructura comunitaria (ANOVA, $p < 0.001$) a pesar de que corresponden a puntos geográficos relativamente cercanos (tabla 6). No se encontraron diferencias significativas (ANOVA, $p > 0.05$) entre profundidades (áreas someras vs. profundas), a excepción por la dominancia de Simpson ($p = 0.02$). Para los índices de riqueza y diversidad de Shannon, las pruebas a posteriori muestran que los sitios que marcaron las diferencias fueron Calerita y Swanny (ANOVA, $p < 0.001$), cuyos valores son muy contrastantes entre sí (figura 13A–B).

Se encontró diferencias significativas entre sitios (ANOVA, $p < 0.001$) y profundidades (ANOVA, $p = 0.02$), en la dominancia de Simpson (figura 13C), siendo particularmente diferente las áreas profundas de Calerita y las áreas someras de San Gabriel. También se presentan diferencias significativas entre sitios (ANOVA, $p < 0.001$) con la equitatividad, donde San Gabriel tuvo los más bajos niveles en este índice (figura 13D).

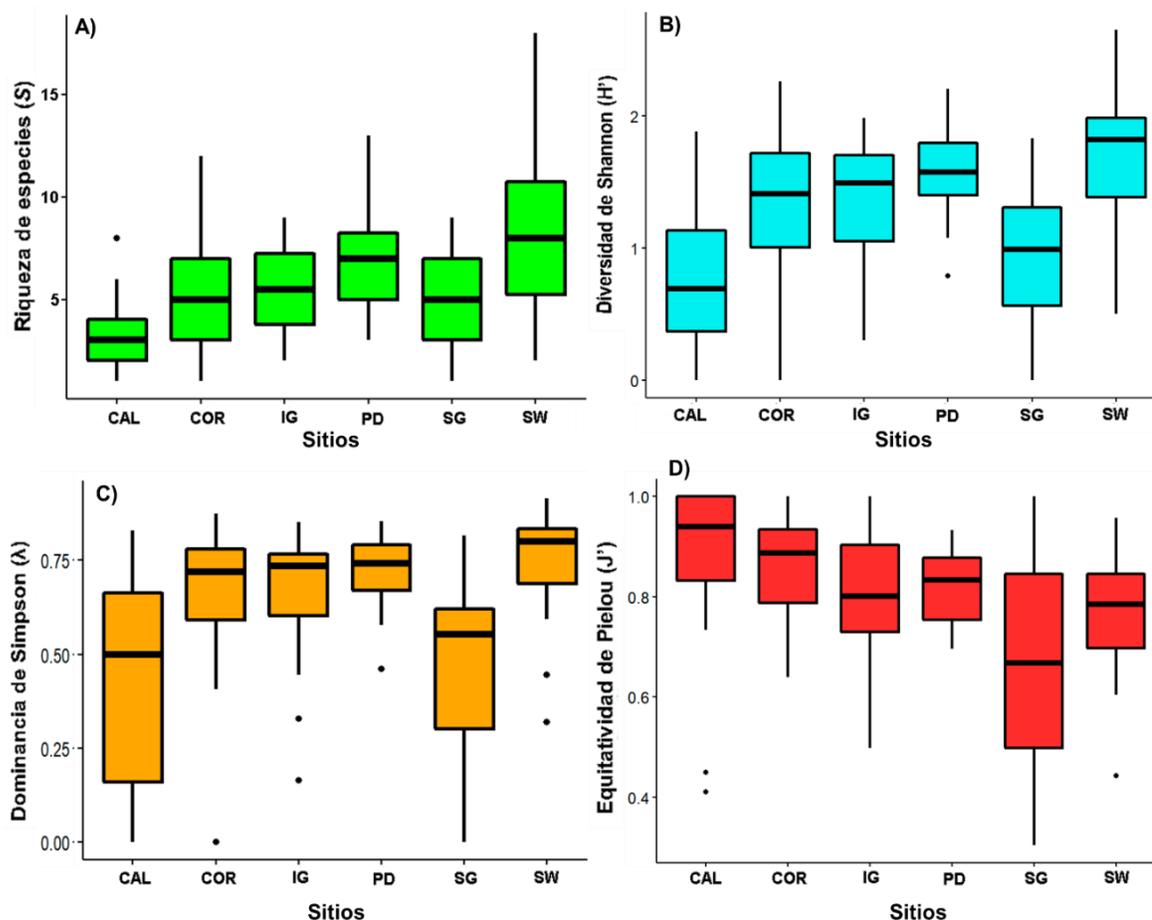


Figura 13. Índices de estructura comunitaria de los macroinvertebrados en los seis sitios de BLP: Calerita (CAL), Corralito (COR), Isla Gaviota (IG), Punta Diablo (PD), San Gabriel (SG) y Swanny (SW). A) Riqueza de especies promedio; B) diversidad de Shannon; C) dominancia de Simpson; D) Equitatividad de Pielou. Las líneas superiores e inferiores representan la variabilidad de los datos (mínimos y máximos) y los puntos son valores más extremos o atípicos (outliers).

3.8 Grupos funcionales

Por medio del análisis SIMPROF, se generó un dendrograma que ilustró los diferentes grupos funcionales (GF) que conformaron el ensamble de las especies de macroinvertebrados (figura 14, anexo E). Se obtuvo un coeficiente de correlación cofenética de 0.87, además de que se realizó un “corte” de similaridad del 60% el cual resultó en la formación de 21 grupos funcionales (GF). Estos grupos coincidieron al comparar las especies con sus respectivas características, por lo que a pesar de tener GF con especies taxonómicamente distintas éstas tuvieron las funciones similares.

A través del análisis de ANOSIM se comprobó la validación de los 21 GF, se utilizó la semejanza resultante del índice de Jaccard. Se obtuvo un estadístico de $R = 0.98$ (ANOSIM), lo cual indicó que los GF fueron correctos y parecidos entre sí. Algunos GF se conformaron por una sola especie (grupos B, D, F, G, I, Q), mientras que en el resto de GF se constituyeron de dos especies en adelante. En la tabla 7 se muestran a detalle los atributos funcionales y las especies que caracterizan a cada GF.

Tabla 7. Grupos funcionales (GF) de macroinvertebrados epibénticos en arrecifes rocosos de BLP. Atributos de morfología: VER (vermiforme), PN (plano deprimido), PC (plano comprimido), GB (globular), CL (cilíndrico), CN (cónico), ELP (elíptico). Grupo trófico: HERB (herbívoro), CAR (carnívoro), OMN (omnívoro), FLS (filtrador–suspensívoro), CSUP (consumidor superficial), PLCT (planctívoro), CRLV (coralívoro), DTTV (detrítívoro). Movimiento: SSL (sésil), NDR (nadador), RPT (reptante), EXC (excavador), ART (arrastre). Gregarismo: SOL (solitario), GREG (gregario), CLNL (colonial), SCOR (en simbiosis con coral).

GF	No. taxa	Especies	Tipo de invertebrado	Atributos funcionales
A	3	<i>Parasabella rugosa</i> <i>Spirobranchus giganteus</i> <i>Sabellidae</i> sp.	Gusanos tubícolas	VER, FLS, SSL, EXC, CLNL
B	1	<i>Actinostella californica</i>	Anémona	CL, CAR, PLCT, SSL, SOL
C	5	<i>Muricea</i> sp. <i>Eugorgia</i> sp. <i>Aglaophenia diegensis</i> <i>Leptogorgia rigida</i> <i>Pacifigorgia</i> sp.	Gorgonias y/o octocorales	PC, CL, PLCT, SSL, CLNL
D	1	<i>Aplysia californica</i>	Liebre de mar	VER, GB, HERB, ART, SOL, GREG
E	2	<i>Conus</i> sp. <i>Coralliophila monodonta</i>	Caracoles cono y de roca	CN, CAR, CRLV, ART, SOL
F	1	<i>Navanax polyalphos</i>	Babosas marinas	PN, VER, CAR, ART, SOL
G	1	<i>Octopus</i> sp.	Pulpos	GB, CAR, NDR, RPT, SOL
H	5	<i>Felimare californiensis</i> <i>Felimare agassizii</i> <i>Tambja eliora</i> <i>Tambja abdere</i>	Nudibranquios y caracol chino	VER, GB, CAR, ART, SOL, GREG

<i>Hexaplex princeps</i>				
I	1	<i>Panulirus</i> sp.	Langostas	PC, CL, CAR, NDR, RPT, SOL
J	3	<i>Harpiliopsis spinigera</i> <i>Harpiliopsis depressa</i> <i>Palaemonella holmesi</i>	Camarones y gambas	PC, CL, FLS, CSUP, DTTV, NDR RPT, SOL, SCOR
K	2	<i>Neaxius vivesi</i> <i>Alpheus lottini</i>	Camarón fantasma y pistola	PC, CL, FLS, CSUP, DTTV, NDR, EXC, RPT, SOL
L	4	<i>Holothuria</i> sp. <i>Holothuria fuscocinerea</i> <i>Isostichopus fuscus</i> <i>Euapta godeffroyi</i>	Pepinos de mar	VER, CL, OMN, CSUP, DTTV, ART, RPT, SOL
M	6	<i>Paguristes anahuacus</i> <i>Aniculus elegans</i> <i>Trizopagurus magnificus</i> <i>Calcinus californiensis</i> <i>Ophiocoma</i> sp. <i>Vermicularia</i> sp.	Cangrejos ermitaños, ofiuras y caracoles turritelidos	PD, VER, OMN, FLS, CSUP, DTTV, RPT, ART, SOL, GREG
N	4	<i>Trapezia</i> sp. <i>Trapezia tigrina</i> <i>Trapezia digitalis</i> <i>Trapezia bidentata</i>	Cangrejos guardianes	PD, ELP, CSUP, RPT, GREG, SCOR
Ñ	2	<i>Hytissa hyotis</i> <i>Ostrea</i> sp.	Ostras	PD, GB, ELP, FLS, SSL, EXC, GREG
O	4	<i>Spondylus limbatus</i> <i>Pinctada mazatlanica</i> <i>Pinna rugosa</i> <i>Atrina maura</i>	Almejas y mejillones	PD, GB, ELP, FLS, CSUP, SSL, EXC, SOL, GREG
P	9	<i>Echinaster tenuispina</i> <i>Acanthaster planci</i> <i>Phataria unifascialis</i> <i>Amphiaster insignis</i> <i>Nidorellia armata</i> <i>Pharia pyramidata</i> <i>Mithrodia bradleyi</i> <i>Pentaceraster cumingi</i> <i>Stenorhynchus</i> sp.	Estrellas de mar y cangrejos arañas	PD, HERB, CAR, OMN, CRLV, DTTV, RPT, SOL, GRE
Q	1	<i>Titanostrombus galeatus</i>	Caracol gigante	CN, HERB, DTTV, RPT, ART, GREG
R	2	<i>Hesperocidaris asteriscus</i> <i>Eucidaris thouarsii</i>	Erizos de mar carnívoros	GB, CAR, OMN, CRLV, SSL, RPT, SOL
S	4	<i>Echinometra vanbrunti</i> <i>Toxopneustes maculatus</i> <i>Tripneustes depressus</i> <i>Toxopneustes roseus</i>	Erizos de mar herbívoros	GB, HERB, SSL, RPT, GREG
T	3	<i>Arbacia stellata</i> <i>Diadema mexicanum</i> <i>Centrostephanus coronatus</i>	Erizos de mar omnívoros	GB, OMN, SSL, RPT, GREG

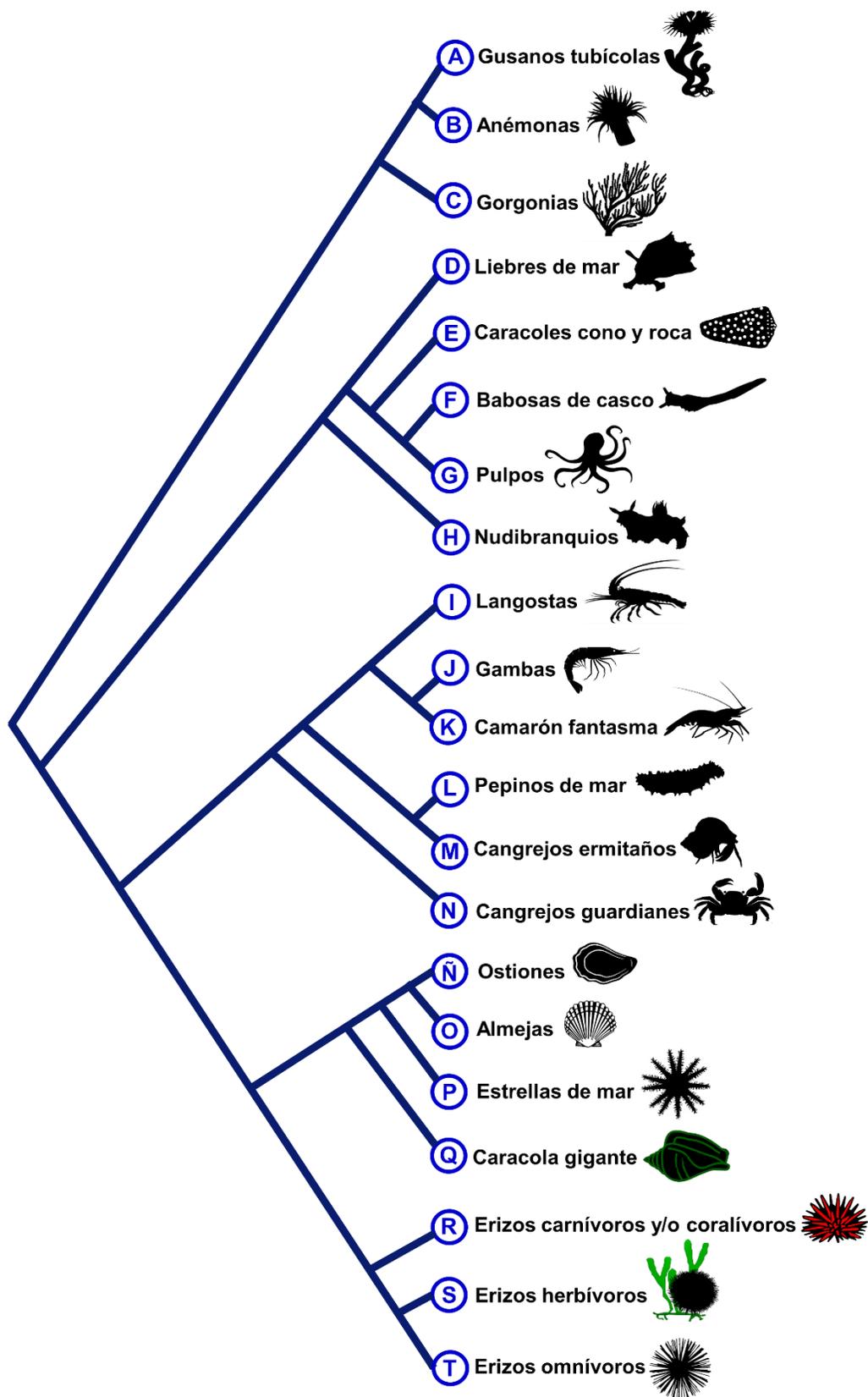


Figura 14. Dendrograma sintetizado con los 21 grupos morfo–funcionales para los sitios de muestreo de BLP. Para conocer más a detalle el arreglo de estos grupos, ver el dendrograma del anexo E.

3.9 Índices de diversidad funcional

Calerita fue el sitio con menor riqueza funcional ($FRic = 2.53$) y Swanny el sitio que obtuvo el nivel más alto ($FRic = 10.50$) (tabla 8, figura 15A). El índice de uniformidad funcional presentó valores similares entre sitios (figura 15B), en los cuales Punta Diablo fue el menor ($FEve = 0.70$), mientras que Calerita ($FEve = 0.82$) y Corralito ($FEve = 0.80$) los mayores. El rango de valores de la divergencia funcional fue pequeño (figura 15C) donde San Gabriel tuvo el nivel más bajo ($FDiv = 0.69$), mientras que Isla Gaviota tuvo el más alto ($FDiv = 0.75$). En los demás sitios se encontraron valores muy cercanos entre sí: Corralito ($FDiv = 0.70$), Swanny ($FDiv = 0.71$), Punta Diablo ($FDiv = 0.72$) y Calerita ($FDiv = 0.73$). En cuanto a la entropía cuadrática de Rao, Swanny se destacó por tener el valor más alto ($FDQ = 16.35$), en contraste con Calerita ($FDQ = 9.89$) que tuvo el valor más bajo.

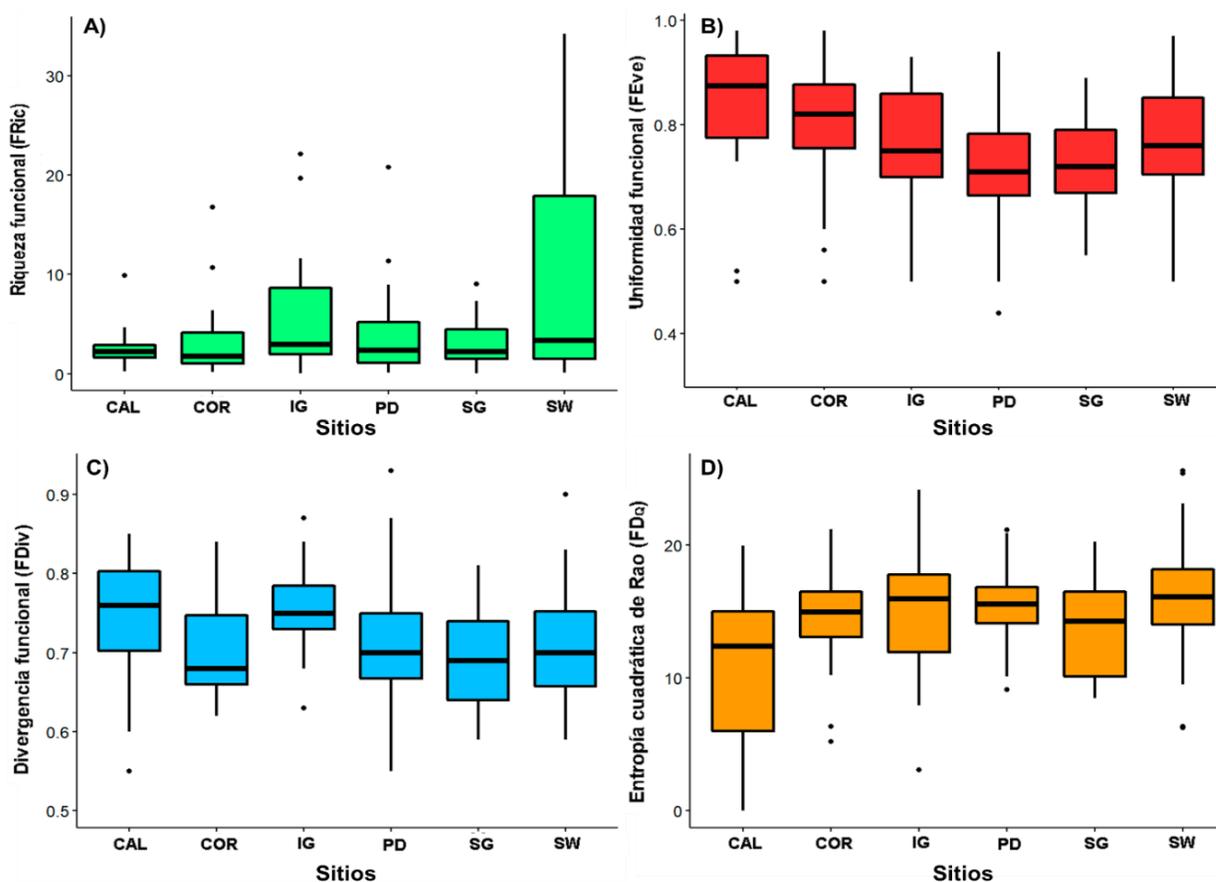


Figura 15. Índices de diversidad funcional de los macroinvertebrados en los seis sitios de BLP: Calerita (CAL), Corralito (COR), Isla Gaviota (IG), Punta Diablo (PD), San Gabriel (SG) y Swanny (SW). A) Riqueza funcional; B) Uniformidad funcional; C) Divergencia funcional; D) Entropía cuadrática de Rao. Las líneas superior e inferior representan la variabilidad de los datos (mínimos y máximos) y los puntos son valores más extremos o atípicos (outliers).

Tabla 8. Índices de diversidad funcional para los sitios de BLP. Se resaltan en azul los valores más altos.

	Riqueza funcional (FRic)	Uniformidad funcional (FEve)	Divergencia funcional (FDiv)	Entropía de Rao (FD _Q)
Calerita	2.53	0.82	0.73	9.89
Corralito	3.90	0.80	0.70	13.81
Isla Gaviota	6.43	0.76	0.75	14.18
Punta Diablo	4.87	0.70	0.72	15.31
San Gabriel	3.46	0.73	0.69	12.84
Swanny	10.50	0.77	0.71	16.35

Se presentaron diferencias significativas (ANOVA, $p < 0.001$) entre sitios de todos los índices de diversidad funcional excepto por FDiv (tabla 9) con ningún efecto en el factor de profundidad (ANOVA, $p > 0.05$). Las diferencias en la riqueza funcional (ANOVA, $p = 0.002$) mostraron un gran contraste entre los sitios de Swanny y Calerita (figura 15A). En la uniformidad funcional se encontraron diferencias (ANOVA, $p = 0.004$), donde Punta Diablo contrasta con Calerita y Corralito (figura 15B), mientras que en la divergencia funcional (figura 15C), no presentó diferencias en ningún sitio (ANOVA, $p > 0.05$). La entropía cuadrática de Rao mostró diferencias (ANOVA, $p < 0.001$) con el sitio de Calerita con muy bajos niveles (figura 15D).

Tabla 9. Resultados del ANOVA de dos vías (seis sitios y dos profundidades) en los índices de diversidad funcional. Se resaltan los factores con diferencias significativas en rojo ($p < 0.05$). GL= grados de libertad, SC= suma de cuadrados, MC= media cuadrática, F= estadístico de prueba, p = valor de significancia.

Índice ecológico	ANOVAs entre sitios				
	GL	SC	MC	F	p
Riqueza funcional (FRic)	5	1222	244.47	4.09	0.002
Uniformidad funcional (FEve)	5	0.27	0.05	3.63	0.004
Divergencia funcional (FDiv)	5	0.04	0.009	1.76	0.12
Entropía de Rao (FD _Q)	5	937	187.42	6.93	<0.001
	ANOVAs entre profundidades				
Riqueza funcional (FRic)	1	3	3.23	0.06	0.82
Uniformidad funcional (FEve)	1	<0.001	<0.001	0.009	0.92
Divergencia funcional (FDiv)	1	0.01	0.012	2.27	0.13
Entropía de Rao (FD _Q)	1	41	40.91	1.51	0.22

Cabe mencionar que los seis sitios fueron muy heterogéneos entre sí, dado a que en las pruebas ANOVAS se hallaron diferencias altamente significativas entre estos. Principalmente, se encontró un gran contraste entre Calerita y Swanny tanto para la riqueza de especies como la funcional (figura 16), donde este último fue el sitio no sólo con mayor riqueza de especies, sino también el lugar con mayor abundancia, diversidad taxonómica y funcional, mientras que los demás muestran patrones intermedios.

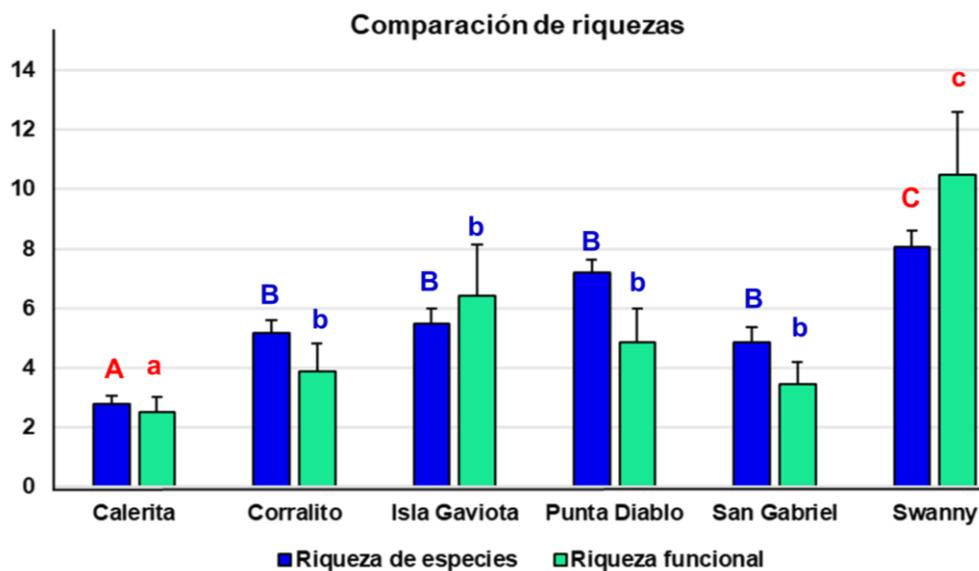


Figura 16. Comparación entre los niveles de riqueza de especies (S) y la riqueza funcional (FRic) de los seis sitios de BLP. Se encontraron diferencias significativas (ANOVA, $p < 0.05$) entre Calerita y Swanny.

Capítulo 4. Discusión

BLP es conocida por su alta biodiversidad marina, sustentando una gran variedad de invertebrados en un entorno único gracias a su posición geográfica, heterogeneidad de hábitats y procesos oceanográficos locales, permitiéndole poseer ecosistemas con una alta funcionalidad (González–Medina et al., 2006; Galland et al., 2019). En el presente estudio, se exploraron aquellos patrones ecológicos de diversidad taxonómica y funcional de los macroinvertebrados epibénticos de seis sitios dentro de la BLP.

Dos sitios muy cercanos (Calerita y Swanny) mostraron diferencias significativas muy contrastantes entre sí, tanto en su diversidad taxonómica como funcional. Este resultado apoya la hipótesis inicial de que se encontraría una variabilidad espacial en la diversidad ecológica y sugiere que la estructura comunitaria como su ecología funcional puede ser modulada por factores ambientales extremos entre estos dos sitios, tales como la heterogeneidad del hábitat y las condiciones oceanográficas. Al mismo tiempo, se sugiere un alto grado de resiliencia ecológica, ya que en los demás sitios no se encontraron diferencias significativas aunado a que cuentan con una amplia variedad de GF redundantes.

Se conoce que la heterogeneidad del fondo como la temperatura pueden modular tanto la diversidad taxonómica como funcional y que la configuración de las comunidades bénticas está determinada de manera multifactorial con elementos que componen el sustrato y los procesos oceanográficos (Marinone, 2012; Przeslawski et al., 2008). Este conjunto de variables influye en la estructura del ensamble de los organismos a través de su respuesta fisiológica a estas condiciones, en combinación con las interacciones ecológicas. Elementos del sustrato como la cobertura de corales, algas, rocas y arena proporcionan una heterogeneidad del hábitat, en donde se llevan a cabo distintas interacciones ecológicas en las que se relacionan no sólo especies bénticas, sino también demersales, pelágicas y planctónicas (González–Medina et al., 2006; Floyd et al., 2020; Olán–González et al., 2020), modulando en sus distribuciones y abundancias de organismos y la formación de diferentes ensamblajes.

Por ejemplo, de manera general, los arrecifes del PTO y del GC se mantienen constituidos por los corales del género *Pocillopora* y en mucho menor proporción por *Porites panamensis*, *Psammocora stellata* y *Pavona gigantea*, cuya cobertura no llega a superar el 30% (Hernández–Morales et al., 2021). Esta misma estructura típica se mantuvo presente en los seis sitios de BLP de esta tesis, en los que también se contemplaron otros componentes bióticos como tapetes de macroalgas verdes y parches de algas rojas coralinas. En aquellos arrecifes situados dentro del Canal de San Lorenzo (como el sitio de Swanny), se han

encontrado hasta 117 especies de algas bénticas (43% de lo registrado en BLP), debido a las corrientes con alta energía que atraviesan estos lugares (Piñón–Gimate et al., 2020). Algunas de estas especies, tanto de algas como de corales, modulan interacciones ecológicas y son considerados especies ingenieras, aquellas que en su conjunto tienen la capacidad de formar hábitats biogénicos capaces que sostener a un ecosistema, albergando gran variedad de especies, proporcionando sitios de refugio, alimentación, reproducción y aumentando la disponibilidad de recursos (Stokes et al., 2011; Nelson et al., 2016).

Sin embargo, la relación no siempre es directa y puede llegar a dominancias de especies o ensamblajes que pueden aprovechar de ciertos hábitats. Por ejemplo, los tipos de heterogeneidad de hábitat combinado con las condiciones físicas del entorno, pueden modular los índices ecológicos en formas complejas. En la comunidad de BLP, estas 64 especies de macroinvertebrados presentaron hábitos alimenticios y adaptaciones sobrepuestas con la variabilidad del sustrato entre los diferentes sitios. En los sitios con grandes coberturas de coral como San Gabriel (81.19%) y Calerita (74.13%), se encontraron los niveles más bajos de los índices de diversidad taxonómica y funcional, con respecto a los demás sitios que tuvieron una proporción más equilibrada con otros elementos del sustrato. Este patrón también se ha encontrado en estudios funcionales de peces (Richardson et al., 2017; Olán–González et al., 2020), donde tampoco se encuentra una relación directa con las colonias de *Pocillopora*. Otro ejemplo de esto se aprecia en el estudio de Nelson et al. (2016), quienes encontraron que sólo algunas especies de invertebrados realmente tuvieron preferencia por hábitats creados a partir de estructuras coralinas.

En general, la distribución de la riqueza y abundancia de los macroinvertebrados también puede variar con base en las adaptaciones propias de cada grupo taxonómico, esto en función a las condiciones ambientales locales y la estructura del entorno. Por ejemplo, los equinodermos son dependientes de la disponibilidad y el tipo de recursos alimenticios que emplean, mientras que organismos sésiles como los cnidarios (anémonas y gorgonias) son directamente dependientes de la hidrodinámica del lugar (Ulate et al., 2016). Inicialmente, se estipuló que debido a las condiciones hidrodinámicas de BLP por la presencia de corrientes fuertes, una gran parte de la comunidad macrobéntica estaría compuesta por organismos sésiles, anclados al fondo y con una alimentación basada en la filtración o captura de partículas en suspensión. No obstante, a pesar de que sí se registraron especies con estas características, la mayor parte de la riqueza registrada correspondió a especies móviles y de otros grupos tróficos distintos.

Se ha reportado que *Leptogorgia* y *Pacifigorgia* son de los cnidarios sésiles (sin contar a los corales zooxantelados) que dominan la región sur del GC debido a que el tamaño de los pólipos suele ser más pequeño que en otros géneros con morfología similar (*Muricea*, *Heterogorgia* y *Psammogorgia*), esto

atribuido a la menor disponibilidad de alimento en la columna de agua, en comparación de las especies que se encuentran en el centro y norte del GC (Ulate et al., 2016). Sin embargo, en el presente trabajo se registraron muy pocos cnidarios (54 de un total de 3731 macroinvertebrados), siendo una anémona (*A. californica*) y cinco gorgonias, de las cuales *Aglaophenia diegensis* (11 ind.) y *Pacifigorgia* (10 ind.) fueron las más abundantes. Algunas otras especies sésiles y filtradoras/suspensívoras notables fueron los poliquetos *S. giganteus* y *Parasabella rugosa*, así como los bivalvos *P. mazatlanica*, *Spondylus limbatus* y *Ostrea*, donde estos últimos fueron los más abundantes en su tipo, pero aun así siendo superados por la gran cantidad de equinodermos.

Comparado a otros estudios, la abundancia de los equinodermos mostró un patrón similar a diferentes ecosistemas rocosos a lo largo del GC como del PTO, donde mencionan que las comunidades macrobénticas están dominadas por los asteroideos *P. unifascialis*, *P. pyramidata* y *Pentacaster cumingi* (Holguín–Quiñones et al., 2000; Reyes–Bonilla et al., 2005; Holguín–Quiñones et al., 2008; Luna–Salguero y Reyes–Bonilla, 2010; Riesgo–Ruiz, 2017; Rojas–Montiel et al., 2020). A pesar de que en estos registros muestran a los asteroideos como grupo principal, en este caso el erizo punta de lápiz *E. thouarsii* fue la especie con mayor presencia, sobre todo en sitios como Punta Diablo, Swanny y San Gabriel, principalmente en este último ya que es un sitio con una considerable cobertura coralina.

Se ha reportado que *E. thouarsii* es la segunda especie dominante en la isla Espíritu Santo, donde se le ha visto depredando activamente a la superficie de coral (González–Medina et al., 2006; Lozano–Cortés et al., 2011). Herrero–Pérezrul et al. (2015) mencionan que *E. thouarsii* tiene un comportamiento solitario y que se encuentra de manera aleatoria, lo cual contrasta con lo reportado aquí, debido a que al menos para la mayoría de los sitios muestreados fue una especie dominante y altamente frecuente, esto muy probablemente atribuido a las amplias coberturas de coral presentes.

Se esperaría que en BLP al ser un área semicerrada, se tendría una composición taxonómica similar entre especies, pero se encontró que el parentesco taxonómico era muy variable entre los sitios a pesar de sus distancias cercanas. Además, se encontró una variabilidad espacial significativa en la riqueza promedio de especies y la diversidad de Shannon entre los sitios de Calerita y Swanny, los cuales están en una posición espacial muy cercana. A pesar de la proximidad geográfica entre estos sitios, estas diferencias significativas sugirieron otra vez que factores locales como las características del hábitat y las condiciones ambientales, pudieron jugar un papel importante en la composición y diversidad del macrobentos. Cabe mencionar que la falta de diferencias significativas en el factor de profundidad sugiere que las diferencias nos son debido a cambios en la columna de agua por profundidad, ya que aparentemente por lo menos en este estudio,

esta variable no modulaba la configuración de la estructura comunitaria de los macroinvertebrados, sino algo más que varía espacialmente entre sitios, como puede ser temperatura o corrientes.

Se encontraron 21 GF entre los seis sitios contemplados, donde las especies de macroinvertebrados contribuyeron a un variado número de funciones imprescindibles, mismas que llegan a presentarse en procesos ecológicos importantes como el reciclaje de nutrientes, la transferencia de energía y la provisión de hábitats (Gusmao et al., 2016). A pesar de que se emplearon cuatro atributos (morfología, grupo trófico, locomoción y la forma de agregación) representados en 25 categorías, el número de GF fue similar al de otros trabajos con enfoque y metodologías similares.

Entre los más representativos está el de Alexandridis et al. (2017), quienes utilizaron datos biológicos de 240 especies de macroinvertebrados bénticos del estuario del Rance (Bretaña, Francia) hallando 20 GF funcionales (con 14 atributos). Ramírez–Ortiz et al. (2017), quienes evaluaron la diversidad funcional de peces e invertebrados a lo largo de diferentes ecosistemas rocosos del PTO, reportando siete GF con 55 especies de macroinvertebrados usando cuatro atributos. Dentro del GC, el estudio más destacado es el de Castañeda–Rivero (2017), quien evaluó la diversidad funcional de macroinvertebrados en Bahía de los Ángeles, registrando 24 GF con 123 especies mediante ocho atributos funcionales en 37 categorías.

En este trabajo, se obtuvieron seis grupos de una sola especie, representados por: *Actinostella californica*, *Aplysia californica*, *Navanax polyalphos*, *Octopus*, *Panulirus* y *Titanostrombus galeatus*. No obstante, lo anterior no quiere decir que sean organismos únicos en su tipo, sino más bien que cada GF individual contó con características distintivas que los excluyeron con otras especies con roles similares. Por ejemplo, *Actinostella californica* se diferenció del GF de las gorgonias por su morfología cilíndrica y posición solitaria, mientras que estas últimas poseen estructuras ramificadas y son coloniales. Otra situación similar es con *Panulirus*, la cual se distinguió de los demás crustáceos por sus hábitos depredadores (cuando los otros son consumidores de materia orgánica), mientras que a su vez se diferenció morfológicamente de otros carnívoros (como los GF que se conformaron por asteroideos y nudibranquios).

El número de atributos funcionales únicos dentro de una comunidad de especies (la riqueza funcional, FRic) de este estudio mostró el mismo patrón entre sitios como en otros índices, con Swanny teniendo el nivel más alto, lo que se atribuye a que en este sitio al tener un mayor número de especies, también se presentó una mayor proporción de las entidades funcionales en comparación con los demás sitios. En contraste, Calerita mostró la menor FRic, lo que sugirió una menor variedad de especies y funciones ecológicas. Valores altos de este índice indican una comunidad con una amplia gama de funciones,

mientras que niveles bajos dan a conocer que recursos disponibles no están siendo aprovechados debido a la falta de especies que hacen uso de los mismos (Mason et al., 2005; Mouillot et al., 2013).

Las diferencias constantes entre los dos sitios cercanos de las variables en este estudio pueden explicarse por las diferencias oceanográficas entre ellos. Una buena parte del transporte de agua a BLP ocurre gracias a las corrientes de marea que provienen de latitudes superiores del GC, las cuales se bifurcan e ingresan por un sitio conocido como Boca Grande, mientras que otra buena parte pasa a grandes velocidades por el Canal de San Lorenzo, cuyas corrientes tienen una profundidad de hasta 18 m (Lavaniegos y Navarro, 1999; Salinas–González et al., 2003; González–Medina et al., 2006; Vázquez et al., 2011). Es justo en este canal, donde estos dos sitios se mantuvieron expuestos y sujetos a las condiciones altamente hidrodinámicas dando lugar a dos puntos que, aunque geográficamente son cercanos entre sí, al mismo tiempo son lugares muy diferentes estructuralmente tanto en diversidad biológica como en funcional.

Por un lado, Calerita presentó en la mayor parte del fondo una cobertura rocosa–coralina, además de que fue el sitio menos profundo de los seis estudiados (2–3.5 m), cuya hidrodinámica del Canal de San Lorenzo se deriva en corrientes de mareas semidiurnas (Bautista–García et al., 2020). Swanny por su parte, estuvo mayormente expuesto a las fuertes corrientes que atraviesan el canal de San Lorenzo, lo que le permitió tener un flujo constante de nutrientes y aguas claras que le proporcionaron mayor entrada de luz tanto a corales como a algas (Martínez–Sarabia, 2022). Además, Swanny fue el sitio más profundo (8.3 m) y con la menor temperatura béntica dándole así una posición más aislada de la población humana, por lo que se podría considerar como un lugar de bajo impacto humano (ya que es un sitio de interés para el buceo), en contraste con otros sitios donde hubo mayor presión por la presencia de otras actividades humanas.

Las interacciones entre especies con atributos funcionales compartidos y el uso de los mismos recursos, son procesos que también reflejan el funcionamiento de una comunidad (Richardson et al., 2017). Aquí es donde entró el índice de entropía cuadrática de Rao (FD_Q), que se basa en el número y la distribución de atributos funcionales entre organismos de una comunidad (Ricotta y Szeidl, 2009). En los valores de FD_Q se encontró un patrón muy similar a la $FRic$, cuyas diferencias significativas también radican entre Swanny y Calerita, donde nuevamente Swanny tuvo valores de FD_Q significativamente más altos.

Esto pudo atribuirse a que la mayoría de las especies en Calerita compartieron varios de sus atributos funcionales, aquí las especies más abundantes fueron equinodermos con hábitos herbívoros, además de múltiples especies consumidoras de detritos y materia orgánica como holoturoideos y crustáceos decápodos, lo cual redujo la probabilidad de encontrar dos especies con funciones diferentes.

Contrariamente, en Swanny esta posibilidad de hallar una mayor variedad de funciones entre las especies no sólo se debe a su mayor riqueza, sino a que en esta comunidad además de poseer un alto número de especies, las mismas desempeñaron diferentes roles y una amplia gama de adaptaciones al entorno. Esta variedad de funciones se explica en que el sitio de Swanny presentó una buena variedad de sustratos tales como coberturas de coral, algas, arena y rocas en proporciones semejantes, además de la gran productividad primaria gracias a su cercanía con el canal de San Lorenzo.

Por otra parte, la uniformidad funcional (FEve) trató de explicar cómo se distribuye la biomasa con respecto a las funciones en una comunidad a través del nicho (Mason et al., 2005; Mouillot et al., 2013). Todos los sitios exhibieron una FEve con valores altos (>0.70), lo cual quiere decir que la disponibilidad de recursos fue homogénea entre los sitios, además de que la biomasa de las especies pudo ser similar a pesar de las diferencias entre la riqueza y abundancia. Esos niveles relativamente elevados de FEve pudieron indicar un ecosistema más estable y resistente, ya que múltiples especies fueron capaces de realizar funciones similares.

Sin embargo, se observaron algunas diferencias debido a que Punta Diablo obtuvo el valor de FEve más bajo, lo que sugiere que las especies de este sitio tuvieron una distribución desigual en su biomasa con respecto a sus funciones, mientras que Calerita y Corralito tuvieron los valores más altos. De manera similar a Calerita, el sitio de Corralito se caracterizó por presentar extensas agrupaciones de *Pocillopora*, además de que es un lugar muy somero cuya profundidad no supera los seis metros. En cuanto a Punta Diablo, este sitio tiene una forma de bahía que le ha permitido estar de cierta forma protegido contra los fuertes vientos y el oleaje. A pesar de ello, cuenta con la cercana influencia del ser humano debido a la presencia de puertos y granjas acuícolas de camarón, moluscos y peces (Vázquez et al., 2011; Martínez-Sarabia, 2022), por lo que esta serie de factores pudo afectar esta homogeneidad.

Se obtuvo también a la divergencia funcional (FDiv), donde este índice es una medida que indica el grado en que las especies tienen funciones especializadas o diversificadas para determinar la diferenciación de un nicho ecológico (Mason et al., 2005; Alexandridis et al., 2017). En los sitios de BLP, la FDiv también fue relativamente alta (>0.69) y no se obtuvieron diferencias entre los mismos, lo cual puede reflejar una baja competencia por los recursos o bien que estos se usan de manera eficiente.

Estos patrones de FDiv se explican con las estrellas *P. pyramidata* y *P. unifascialis*, quienes presentaron hábitos totalmente herbívoros y esto les ha convertido en un pilar fundamental en el equilibrio de los ecosistemas de BLP al mantener regulada la biomasa de algas, cuya cobertura de estas últimas compite

por espacio con los reclutas del coral. Aunque ambas especies utilizaron un mismo recurso, se ha reportado que no suelen competir entre estas (Rojas–Montiel et al., 2020; Sánchez–Villalobos, 2021). Así mismo, los erizos *Tripneustes depressus* y *Toxopneustes roseus* también demostraron una buena proporción de los herbívoros, sobre todo en Swanny y Punta Diablo. A pesar de que esta función trófica está conformada por ocho especies, se muestra también que estas cuatro especies de estrellas y erizos figuran entre las 10 especies más representativas de la bahía según el IVB calculado.

Se puede especular que la ecología de macroinvertebrados de BLP también estuvo determinada por la disposición de hábitats y los diferentes tipos de sustratos derivados (Solís–Marín et al., 1997), los cuales fueron aprovechados por los GF con distintos hábitos y características funcionales. Como sucedió con el caso de la herbivoría, puesto que en BLP durante a principios y a mitad de cada año las biomásas de tapetes de algas verdes se incrementan, por lo que de manera estacional también tienden a aumentar en biomasa y abundancia las especies herbívoras (Sánchez–Villalobos, 2021).

Es importante señalar también que la actividad pesquera está muy presente en los alrededores de la bahía, como sucede en Punta Diablo, cuyo efecto se encuentra reflejado en los bajos valores de FEve. Pese a que este sitio presentó una buena variedad de hábitats, también está cerca del puerto de Pichilingue, lugar en donde llegan grandes embarcaciones turísticas y comerciales (Hernández–Morales et al., 2021). Aunado a ello, se suelen explotar ciertas especies de interés comercial como peces y langostas, donde estas últimas también fungen como depredadores que controlan poblaciones de pequeños invertebrados. Lo anterior se puede explicar por qué únicamente se encontró un solo ejemplar de la langosta *Panulirus*, además de la considerable abundancia de equinoideos y asteroideos en el sitio. Otro invertebrado con valor comercial fue *Isostichopus fuscus*, cuya pesquería ha estado presente desde 1980 y del que sólo se registraron aquí 25 ejemplares (Solís–Marín et al., 2014).

Pese a la presencia del ser humano sobre estos arrecifes, los registros de especies y resultados obtenidos en los índices de diversidad funcional mostraron que esta comunidad de macroinvertebrados se ha logrado mantener muy resiliente gracias a la amplia variedad de GF, donde muchas especies tuvieron funciones similares, pero al mismo tiempo haciendo un uso adecuado de los recursos del entorno sin llegar a fuertes competencias. Esto ha dado lugar a una bahía con un considerable grado de redundancia funcional, permitiéndole aminorar ciertos daños o perturbaciones que le han ocurrido al entorno en general o a ciertas especies clave, tal como se ha reflejado con los valores presentados de FEve y FDiv, cuyas cifras medianamente altas indicaron un ecosistema resiliente.

Por ejemplo, hace algunas décadas entre los años 1970, dentro de la comunidad macrobéntica reinaba la estrella del sol *Heliaster kubiniji* como el principal depredador hacia otros invertebrados, pero de repente llegó una enfermedad que terminó reduciendo su población drásticamente convirtiéndola en una especie muy rara (Reyes–Bonilla et al., 2005). A pesar de ello, hoy en día BLP mantiene una comunidad estable con otras especies depredadoras que fueron ocupando de manera progresiva el papel y funciones de *H. kubiniji*, por lo que la comunidad de especies de este lugar ha demostrado tener una buena resiliencia ecológica frente a grandes cambios como el caso anteriormente relatado.

Otra de las principales razones de la alta biodiversidad marina y funcionalidad de BLP son sus condiciones ambientales únicas, esto se debe a su posición entre las provincias zoogeográficas Californiana y Panámica, lo cual le ha permitido albergar una elevada riqueza de especies (Solís–Marín et al., 1997; González–Medina et al., 2006). BLP es un lugar que está parcialmente aislado de los procesos hidrodinámicos del GC, ya que dentro de la misma ocurren eventos a escala local como giros y surgencias que transportan material particulado y disuelto a diferentes sitios de la bahía (Salinas–González et al., 2003).

Este importante proceso hidrodinámico de BLP consiste en un remolino ciclónico de mesoescala, el cual se mantiene permanentemente en la bahía por la acción de vientos locales y sirve como un medio de transporte para el fitoplancton, además que contribuye a la distribución de nutrientes los cuales extrae desde el fondo por medio del bombeo de Ekman, lo cual deriva en afloramiento con una alta productividad primaria (Coria–Monter et al., 2017; Coria–Monter et al., 2019). Este aporte de nutrientes tiene una relación directa con la disponibilidad de recursos, cuyo efecto se ha observado en distintos ecosistemas arrecifales. Por ejemplo, está el caso de Stuhldreier et al. (2015), quienes describieron los cambios en la comunidad béntica de herbívoros en arrecifes de Costa Rica frente a los afloramientos del sitio, concluyendo que las poblaciones de algas están controladas por la disposición de nutrientes, modulando de manera indirecta esta población de herbívoros.

La temperatura es otro parámetro que se emplea a menudo ya que puede guardar relación directa con la ecología de las comunidades (Stokes et al., 2011; Galland et al., 2019). No obstante, también se ha mencionado que muchas especies de macroinvertebrados en el GC son euritérmicas, cuya fisiología hace que estén adaptadas a grandes rangos de temperatura y cambios estacionales (Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortés, 1998). A pesar de ello, la configuración de la comunidad sí puede alterarse frente a grandes disturbios ambientales, donde si la biomasa de las especies se ve reducida, el número de funciones también se ve mermado, ya que estas bajas suelen afectar a otros componentes del ecosistema, aunado

a la estrecha relación que guardan con respecto a la temperatura, los nutrientes y la productividad (Ladah et al., 2012; Edmund y Leichter, 2016).

Muchas investigaciones se han realizado en el campo de la ecología funcional para ecosistemas marinos, pero la gran mayoría van orientadas hacia las comunidades ícticas y sin exploración de variabilidad compleja de escalas espaciales pequeñas, por lo que los estudios funcionales de invertebrados marinos (especialmente a la escala de esta tesis) aún están en vías de desarrollo.

Comprender la diversidad funcional de estos organismos puede proporcionar información útil sobre la resiliencia del ecosistema y su capacidad en responder a ciertas perturbaciones. Esto será muy importante de tomar en cuenta para el posterior manejo y planeación. Se recomienda que en futuros estudios se incluyan parámetros tanto fisicoquímicos como oceanográficos, ya que influyen sobre la composición de especies, tal como ocurrió en un lugar altamente dinámico como fue BLP.

Capítulo 5. Conclusiones

La comunidad de macroinvertebrados (3731 individuos en 64 especies) estuvo principalmente compuesta por equinodermos en los que se destacaron ciertas especies clave de asteroideos y equinoideos. Se esperaba encontrar una mayor abundancia y riqueza de especies sésiles y filtradoras como algunos cnidarios y bivalvos debido a la alta hidrodinámica reportada en BLP, pero esto únicamente aplicó para *P. mazatlanica* que se encuentra entre las 10 especies que conforman el 80% de la abundancia relativa. Se concluye que los ensamblajes en BLP se conforman de una variedad de organismos bénticos móviles aún en ambientes con mucho flujo.

A pesar de que los seis sitios contemplados se encuentran delimitados por el área de la bahía, dos muy cercanos presentaron diferencias significativas contrastantes entre sí, tanto a nivel de diversidad taxonómica como funcional, confirmándose la hipótesis inicial de que hubo variabilidad espacial. Con lo anterior, se concluye que en estos ecosistemas la estructura comunitaria es modulada por condiciones ambientales de escalas espaciales pequeñas, como la heterogeneidad del hábitat y condiciones oceanográficas contrastantes. Además, se infiere que la presencia de ciertas actividades humanas puede influir en algunos aspectos de la funcionalidad de ciertos sitios.

Se concluye también que BLP corresponde a una zona con una muy buena resiliencia ecológica, ya que los GF obtenidos denotaron una amplia variedad en sus conjuntos de especies, las cuales pueden cumplir funciones similares y llegar a suplir a otras especies abundantes si la población de éstas llegase a reducirse. Lo anterior también se sostiene con lo obtenido en los índices funcionales, que mostraron una distribución homogénea y equilibrada de los atributos funcionales entre las especies y en cómo estas aprovechan los recursos, dando a conocer también una baja competencia de los mismos.

Literatura citada

- Alexandridis, N., Bacher, C., Desroy, N., & Jean, F. (2017). Building functional groups of marine benthic macroinvertebrates on the basis of general community assembly mechanisms. *Journal of Sea Research*, 121, 59–70.
- Ángeles–González, L. E., Solana–Arellano, E., Díaz–Castañeda, V., Flores–Uzeta, O., & Necochea–Zamora, M. (2021). Soft–bottom macrofauna along the coast of Bahía de Los Ángeles, Gulf of California, during the summer and winter. *Ciencias Marinas*, 47(1), 49–59.
- Arreguín–Sánchez, F., Arcos, E., & Chávez, E. A. (2002). Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the Gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling*, 156, 167–183.
- Arreguín–Sánchez, F., Del Monte–Luna, P., Díaz–Uribe, J. G., Gorostieta, M., Chávez, E. A., & Ronzón–Rodríguez, R. (2007). Trophic model for the ecosystem of La Paz bay, southern Baja California peninsula, Mexico. En W. J. F. Le Quesne, F. Arreguín–Sánchez & S. J. J. Heymans (Eds.), *INCOFISH Ecosystem Models: Transiting from Ecopath to Ecospace* (pp. 134–160). Fisheries Centre of University of British Columbia.
- Bautista–García, A., Valdespino–Castillo, P. M., Pi–Puig, T., Favoretto, F., Merino–Ibarra, M., Holman, H. Y. & Blanco–Jarvio, A. (2020). Caracterización mineralógica de los carbonatos de algas coralinas de la Bahía de La Paz, BCS. En J. M. Hernández, M. Rojo, M. Fuentes & M. Bolaños (Eds.), *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México: síntesis a 2020* (pp. 292–297). Programa Mexicano del Carbono en colaboración con la Universidad Autónoma Metropolitana–Xochimilco.
- Beauchard, O., Veríssimo, H., Queirós, A. M., & Herman, P. M. J. (2017). The use of multiple biological traits in marine community ecology and its potential in ecological indicator development. *Ecological Indicators*, 76, 81–96.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., & Nystrom, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429, 827–833. <https://doi.org/10.1038/nature02691>
- Bellwood, D. R., Streit, R. P., Brandl, S. J., & Tebbett, S. B. (2019). The meaning of the term ‘function’ in ecology: a coral reef perspective. *Functional Ecology*, 33(6), 948–961.
- Botta–Dukát, Z. (2005). Rao’s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533–540.
- Bremner, J., Rogers, S. I., & Frid, C. L. J. (2003). Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine ecology progress series*, 254, 11–25.
- Bremner, J., Rogers, S. I., & Frid, C. L. J. (2006a). Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 60, 302–331.
- Bremner, J., Rogers, S. I., & Frid, C. L. J. (2006b). Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators*, 6(3), 609–622.
- Brusca, R. C., Findley, L. T., Hastings, P. A., Hendrickx, M. E., Torre–Cosio, J., & Van–Der–Heiden, A. (2005). Macrofauna diversity in the Gulf of California. En J. L. Cartron, G. Ceballos & R. S. Felder (Eds.),

Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico (pp. 179–203). Oxford University Press.

- Burnham, K. P., & Overton, W. S. (1978). Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, 65, 623–633.
- Calderón–Aguilera, L. E., Reyes–Bonilla, H., Olan–González, M., Castañeda–Rivero, F. R., & Perusquía–Ardón, J. C. (2021). Estimated flows and biomass in a no–take coral reef from the eastern tropical Pacific through network analysis. *Ecological Indicators*, 123, 1–13.
- Castañeda Rivero, F. R. (2017). *Ecología funcional de los ensamblajes de macroinvertebrados epibentónicos en el norte del Golfo de California [Tesis de maestría en Ciencias]*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C.
- Chao, A. (1987). Estimating the population size for capture–recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43(4), 783–791.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35, 523–531.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (1999). The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine ecology progress series*, 184, 21–29.
- Córdova–Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3), 78–87.
- Corgos, A., Godínez–Domínguez, E., Flores–Ortega, J. R., & Rojo–Vázquez, J. A. (2014). Comunidades de fondos blandos submareales de la bahía de Navidad (Jalisco, México): patrones espaciales y temporales. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(4), 1171–1183.
- Coria–Monter, E., Monreal–Gómez, M. A., De León, D. A. S., & Durán–Campos, E. (2019). Bio–optical characterization of the waters of the Bay of La Paz, southern Gulf of California, during late spring 2004. *Revista de Biología marina y Oceanografía*, 54(3), 343–349.
- Coria–Monter, E., Monreal–Gómez, M. A., De León, D. A. S., Durán–Campos, E., & Merino–Ibarra, M. (2017). Wind driven nutrient and subsurface chlorophyll–a enhancement in the Bay of La Paz, Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 196, 290–300.
- Correa–Sandoval, F. & Rodríguez–Cortés, D. E. (1998). Análisis de la distribución geográfica de los anomuros (Crustacea: Decapoda) del Golfo de California, México. *Journal of Biogeography*, 25(6), 1133–1144.
- Criales–Hernández, M. I., García, C. B., & Wolff, M. (2006). Flujos de biomasa y estructura de un ecosistema de surgencia tropical en La Guajira, Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 54(4), 1257–1282.
- Cruz–Escalona, V. H., Morales–Zárate, M. V., Navia, A. F., Rodríguez–Baron, J. M., & Del Monte–Luna, P. (2013). Análisis funcional de la red trófica de Bahía Magdalena Baja California Sur, México. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(3), 519–544.
- Cruz–Escalona, V. H., Navia, A. F., Mejía–Falla, P. A., Morales–Zárate, M. V., & Salinas–Zavala, C. A. (2016). Topological and biomass balance approaches to analyzing food webs of Bahía Magdalena, Baja

California Sur, Mexico. *Community Ecology*, 17(2), 125–136.
<https://doi.org/10.1556/168.2016.17.2.1>

- Darling, E. S., Álvarez-Filip, L., Oliver, T. A., McClanahan, T. R., & Cote, I. M. (2012). Evaluating life–history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, 15, 1378–1386.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x>
- De la Cruz–Francisco, V., & Bandala–Pérez, A. E. (2016). Esponjas y cnidarios (Hydrozoa y Anthozoa) del arrecife Oro Verde; cobertura bentónica y afinidad faunística con sistemas arrecifales de Veracruz, México. *CICIMAR Oceanides*, 31(2), 45–64.
- De la Cruz–Francisco, V., Morales–Quijano, I., González–González, M., & Orduña–Medrano, R. E. (2016). Diversidad y cobertura de la comunidad bentónica del arrecife Enmedio, Sistema Arrecifal Lobos–Tuxpan, México. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 8(2), 47–65.
- Del Monte–Luna, P., Arreguín–Sánchez, F., & Lluch–Belda, D. (2007). Marine ecosystem analyses in the Gulf of Ulloa, Mexico: BAC meets Ecopath. En W. J. F. Le Quesne, F. Arreguín–Sánchez & S. J. J. Heymans (Eds.), *INCOFISH Ecosystem Models: transiting from Ecopath to Ecospace* (pp. 114–133). Fisheries Centre of University of British Columbia.
- Durán–Campos, E., Monreal–Gómez, M. A., De León, D. A. S., & Coria–Monter, E. (2019). Chlorophyll–a vertical distribution patterns during summer in the Bay of La Paz, Gulf of California, Mexico. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 45, 109–115.
- Edmunds, P. J., & Leichter, J. J. (2016). Spatial scale-dependent vertical zonation of coral reef community structure in French Polynesia. *Ecosphere*, 7(5), 1–14.
- Elise, S., Urbina–Barreto, I., Pinel, R., Mahamadaly, V., Bureau, S., Penin, L., Adjeroud, M., Kulbicki, M., & Bruggemann, J. H. (2019). Assessing key ecosystem functions through soundscapes: a new perspective from coral reefs. *Ecological Indicators*, 107, 1–11.
- Floyd, M., Mizuyama, M., Obuchi, M., Sommer, B., Miller, M. G., Kawamura, I., Kise, H., Reimer, J. D., & Beger, M. (2020). Functional diversity of reef molluscs along a tropical–to–temperate gradient. *Coral Reefs*, 39, 1361–1376. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01970-2>
- Fourrière, M., Alvarado, J. J., Cortés, J., Taylor, M. H., Ayala–Bocos, A., Azofeifa–Solano, J. C., Arauz, R., Heidemeyer, M., López–Garro, A., Zanella, I., & Wolf, M. (2019). Energy flow structure and role of keystone groups in shallow water environments in Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Ecological Modelling*, 396, 74–85.
- Freiwald, J., McMillan, S. M., & Abbott, D. (2021). Reef check California instruction manual: a guide to monitoring California’s kelp forests (10^a ed.). Reef Check Foundation.
- Galland, G. R., Hastings, P. A., & Leichter, J. J. (2019). Fluctuating thermal environments of shallow–water rocky reefs in the Gulf of California, Mexico. *Scientific reports*, 9(1), 1–10.
- García–Hernández, V. C., Reyes–Bonilla, H., Balart, E. F., Ríos–Jara, E., Lluch–Cota, S. E., & Serviere–Zaragoza, E. (2014). Comparison of ecological diversity and species composition of macroalgae, benthic macroinvertebrates, and fish assemblages between two tropical rocky reefs. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49, 477–491.

- Gómez Gómez, A. (2015). Condiciones físicas y comunidades bénticas en los bosques de *Macrocystis pyrifera* y los arrecifes rocosos en el norte de Baja California, México [Tesis de Maestría en Ciencias]. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C.
- González Barrios, F. J. (2019). Cambios en la estructura de los ensamblajes coralinos y su efecto en la funcionalidad de los arrecifes del Caribe Mexicano [Tesis de Maestría en Ciencias]. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C.
- González–Acosta, A. F., Balart, E. F., Ruiz–Campos, G., Espinosa–Pérez, H., Cruz–Escalona, V. H., & Hernández–López, A. (2018). Diversidad y conservación de los peces de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 705–740.
- González–Medina, F. J., Holguín–Quiñones, O. E., & De la Cruz–Agüero, G. (2006). Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias marinas*, 32(1A), 33–44.
- Götzenberger, L., De Bello, F., Dias, A. T. C., Moretti, M., Berg, M. P., & Carmona, C. P. (2021). *Trait-based ecology tools in R*. Cambridge University Press.
- Gusmao, J. B., Brauko, K. M., Eriksson, B. K., & Lana, P. C. (2016). Functional diversity of macrobenthic assemblages decreases in response to sewage discharges. *Ecological Indicators*, 66, 65–75.
- Guzmán Méndez, I. A. (2009). Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del archipiélago Espíritu Santo, Baja California sur, México [Tesis de Maestría en Ciencias]. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN, B.C.S.
- Hendrickx, M. E., Brusca, R. C., & Ramírez–Reséndiz, G. (2002). Biodiversity of macrocrustaceans in the Gulf of California, Mexico. En M. E. Hendrickx (Ed.), *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans* (pp. 349–367). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hermosillo–Núñez, B. B., Ortiz, M., Rodríguez–Zaragoza, F. A., & Cupul–Magaña, A. L. (2018). Trophic network properties of coral ecosystems in three marine protected areas along the Mexican Pacific Coast: assessment of systemic structure and health. *Ecological Complexity*, 36, 73–85. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2018.06.005>
- Hernández Rodríguez, C. E. (2022). Relación de *Acanthaster* spp. y *Pocillopora* spp. en su límite norte de distribución del Pacífico mexicano (La Paz, BCS) y su modulación con patrones térmicos [Tesis de maestría en Ciencias]. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C.
- Hernández–Morales, A., Herrero–Pérezrul, M. D., & Vázquez–Arce, D. I. (2021). Variabilidad en el tamaño y alimentación de *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea) en el sur del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical*, 69(S1), 185–201. DOI 10.15517/rbt.v69iSuppl.1.46352
- Hernández–Villasana, C. S., Barjau–González, E., López–Vivas, J. M., Armenta–Quintana, J. A., & Suárez–Villavicencio, J. (2020). Functional diversity of the fish community associated to soft–bottoms in the lagoon of La Paz B.C.S., Mexico. *Open Journal of Marine Science*, 10, 233–244.

- Herrera-Valdivia, E., López-Martínez, J., Vargasmachuca, S. C., & García-Juárez, A. S. (2016). Diversidad taxonómica y funcional en la comunidad de peces de la pesca de arrastre de camarón en el norte del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical*, 64(2), 587–602.
- Herrero-Pérezrul, M. D. (2008). Diversity and abundance of reef macroinvertebrates (Mollusca; Echinodermata) in the southern Gulf of California, México. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, 26, 1343–1347. [Http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i3.15852](http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i3.15852)
- Herrero-Pérezrul, M. D., Ramírez-Ortiz, G., Rosales-Estrada, M., & Reyes-Bonilla, H. (2015). Densidad poblacional y distribución espacial de erizos de mar (Echinodermata: Echinoidea) en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Revista de Biología Tropical*, 63, 221–232.
- Holguín-Quiñones, O. E., González-Medina, F. J., Solís-Marín, F., & Félix-Pico, E. F. (2008). Variación espacio-temporal de Scleractinia, Gorgonacea, Gastropoda, Bivalvia, Cephalopoda, Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea, de fondos someros de la isla San José, Golfo de California. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 1189–1199.
- Holguín-Quiñones, O., Wright-López, H., & Solís-Marín, F. (2000). Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 48(4), 749–757.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Héctor, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J., & Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35. [Https://doi.org/10.1890/04-0922](https://doi.org/10.1890/04-0922)
- Jiménez, H., Dumas, P., Mouillot, D., Bigot, L. & Ferraris, J. (2015). Harvesting effects on functional structure and composition of tropical invertebrate assemblages. *Journal of Marine Science*, 73, 420–428. [Https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv179](https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv179)
- Kearney, M. R., Jusup, M., McGeoch, M. A., Kooijman, S. A. L., & Chown, S. L. (2021). Where do functional traits come from? The role of theory and models. *Functional Ecology*, 1, 1–12.
- Ladah, L. B., Filonov, A., Lavín, M. F., Leichter, J. J., Zertuche-González, J. A., & Pérez-Mayorga, D. M. (2012). Cross-shelf transport of sub-thermocline nitrate by the internal tide and rapid (3–6h) incorporation by an inshore macroalga. *Continental Shelf Research*, 42, 10–19. [Https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.03.010](https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.03.010)
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2022, October 12). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology, R package version 4.1.1. Recuperado el 26 de octubre de 2022, de <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>
- Lavaniegos, B. E., & Navarro, E. G. (1999). Cambios en la comunidad de copépodos durante el ENSO 1992–93 en el canal de San Lorenzo, Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 25 (2), 239–265.
- Lavín, M. F., Castro, R., Beier, E., Cabrera, C., Godínez, V. M., & Amador-Buenrostro, A. (2014). Surface circulation in the Gulf of California in summer from surface drifters and satellite images (2004–2006). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119, 4278–4290. [Https://doi.org/10.1002/2013JC009345](https://doi.org/10.1002/2013JC009345)

- Leichter, J. J., Stokes, M. D., Hensch, J. L., Witting, J., & Washburn, L. (2012). The island-scale internal wave climate of Moorea, French Polynesia. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C6), 1–16.
- Loya–Salinas, D. H., & Escofet, A. (1990). Aportaciones al cálculo del índice de valor biológico (Sanders, 1960). *Ciencias Marinas*, 16(2), 97–115.
- Lozano–Cortés, D. F., Londoño–Cruz, E., & Zapata, F. A. (2011). Bioerosión de sustrato rocoso por erizos en Bahía Málaga (Colombia), Pacífico tropical. *Revista de Ciencias*, 15, 9–22.
- Luna–Salguero, B. M., & Reyes–Bonilla, H. (2010). Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) en arrecifes rocosos de Loreto, Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 20(2), 127–134.
- Madin, J. S., Hoogenboom, M. O., Connolly, S. R., Darling, E. S., Falster, D. S., Huang, D., Keith, S. A., Mizerek, T., Pandolfi, J. M., Putnam, H. M., & Baird, A. H. (2016). A trait–based approach to advance coral reef science. *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 1–10.
- Marinone, S. G. (2012). Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 100, 133–141.
- Martínez Sarabia, P. (2022). Evaluación de técnicas de restauración coralina y su influencia en la estructura y función de la ictiofauna asociada [Tesis doctoral en Ciencias]. Universidad Autónoma De Baja California Sur, B.C.S.
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118.
- McWilliam, M., Hoogenboom, M. O., Baird, A. H., Kuo, C. Y., Madin, J. S., & Hughes, T. P. (2018). Biogeographical disparity in the functional diversity and redundancy of corals. *PNAS*, 115(12), 3084–3089.
- McWilliam, M., Pratchett, M. S., Hoogenboom, M. O., & Hughes, T. P. (2020). Deficits in functional trait diversity following recovery on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B*, 287, 1–9. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.2628>
- Morales–Zárate, M. V., Arreguín–Sánchez, F., López–Martínez, J., & Lluch–Cota, S. E. (2004). Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. *Ecological Modelling*, 174, 331–345.
- Morales–Zárate, M. V., Lluch–Cota, S. E., Serviere–Zaragoza, E., & Del Prío, S. G. (2011). Modeling an exploited rocky coastal ecosystem: Bahía Tortugas, Mexico. *Ecological Modelling*, 222, 1185–1191.
- Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA.
- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 167–177.
- Nelson, H. R., Kuempel, C. D., & Altieri, A. H. (2016). The resilience of reef invertebrate biodiversity to coral mortality. *Ecosphere*, 7(7), 1–14.

- Olán-González, M., Reyes-Bonilla, H., Álvarez-Filip, L., Pérez-España, H., & Olivier, D. (2020). Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 103, 1323–1341.
- Orlandi, L. M. A., Vinicius, C. M., & Menezes, S. D. S. (2015). Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza y Conservação*, 13, 112–116.
- Pacheco, A. S., González, M. T., Bremner, J., Oliva, M., Heilmayer, O., Laudien, J. & Riascos, J. M. (2011). Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research*, 65(3), 413–424.
- Palacios-Salgado, D. S., Campos-Dávila, L., Granados-Amores, J., Cruz-Escalona, V. H., Peterson, M. S., Moreno-Sánchez, X. G., Aguilar-Medrano, R., Flores-Ortega, J. R., & Abitia-Cárdenas, R. A. (2019). Functional diversity in fish assemblages of the Tropical Eastern Pacific Ocean: a review of two decades of progress in the functional diversity approach. *Hidrobiológica*, 29(1), 17–40.
- Peiro-Alcantar, M. T., Funes-Rodríguez, R., González-Armas, R., Palomares-García, R., Nevárez-Martínez M. O., & Shirasago-Germán, B. (2013). Influence of hydrographic conditions on larval fish assemblage structure in the northern Gulf of California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48(3), 535–551.
- Pérez-Hernández, C. X. (2019). Distintividad taxonómica: evaluación de la diversidad en la estructura taxonómica en los ensambles. En C. E. Moreno (Ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio* (pp. 285–306). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Libermex.
- Piñón-Gimate, A., Chávez-Sánchez, T., Mazariegos-Villarreal, A., Balart, E. F., & Serviere-Zaragoza, E. (2020). Riqueza de especies y composición de los ensambles de macroalgas de un arrecife de coral impactado en el Golfo de California, México. *Acta Botánica Mexicana*, 127, 1–15. <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1653>
- Przeslawski, R., Phylong, S., Byrne, M., Worheide, G., & Hutchings, P. (2008). Beyond corals and fish: the effects of climate change on noncoral benthic invertebrates of tropical reefs. *Global Change Biology*, 14, 2773– 2795.
- Ramírez-Ortiz, G., Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Hernández, L., Rivera-Melo, F. F., López-Pérez, A., & Dominici-Arosamena, A. (2017). Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology*, 38(4), 1–9. <https://doi.org/10.1111/maec.12447>
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21(1), 24–43.
- Reyes-Bonilla, H., Azcárraga, A. G., & Sierra, A. R. (2005). Estructura de las asociaciones de las estrellas de mar (Asteroidea) en arrecifes rocosos del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical*, 53(3), 233–244.
- Richardson, L. E., Graham, N. A., Pratchett, M. S., & Hoey, A. S. (2017). Structural complexity mediates functional structure of reef fish assemblages among coral habitats. *Environmental Biology of Fishes*, 100, 193–207.

- Ricotta, C., & Szeidl, L. (2009). Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. *Theoretical Population Biology*, 76, 299–302.
- Riesgo Ruiz, A. P. (2017). Estructura de la comunidad de estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) de arrecifes rocosos del Golfo de California, México [Tesis de maestría en Ciencias]. Universidad Autónoma de Baja California Sur, B.C.S.
- Rojas–Montiel, B., Reyes–Bonilla, H., Calderón–Aguilera, L. E., Ramírez–Ortiz, G., López–Pérez, A., Hernández, L., & Rivera–Melo, F. F. (2020). Echinoderm functional diversity does not correlate with the protection level of marine protected areas in the Mexican Pacific. *Biodiversity and Conservation*, 29, 1871–1896.
- Salinas–González, F., Zaytsev, O., & Makarov, V. (2003). Formation of the thermohaline structure of water in the Bahía de La Paz from summer to autumn. *Ciencias marinas*, 29(1), 51–65.
- Sánchez Villalobos, E. E. (2021). Dinámica poblacional y ciclo reproductivo de *Pharia pyramidatus* (Gray, 1840) (Echinodermata: Asteroidea) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México [Tesis de maestría en Ciencias]. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, B.C.S.
- Schumm, M., Edie, S. M., Collins, K. S., Gómez–Bahamón, V., Supriya, K., White, A. E., Price, T. D., & Jablonski, D. (2019). Common latitudinal gradients in functional richness and functional evenness across marine and terrestrial systems. *Proceedings of the Royal Society B*, 286, 1–9. [Http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.0745](http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.0745)
- Silva Montoya, P. (2021). Ecología funcional de la ictiofauna en sustratos rocosos mesofóticos de la isla Espíritu Santo, Golfo de California, México [Tesis de Maestría en Ciencias]. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C.
- Solís–Marín, F. A., Laguarda–Figueras, A., & Honey–Escandón, M. (2014). Biodiversidad de equinodermos (Echinodermata) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 441–449.
- Solís–Marín, F. A., Reyes–Bonilla, H., Herrero–Pérezrul, M. D., Arizpe–Covarrubias, O., & Laguarda–Figueras, A. (1997). Sistemática y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. *Ciencias Marinas*, 23 (26), 249– 263.
- Stokes, M. D., Leichter, J. J., Wing, S., & Frew, R. (2011). Temperature variability and algal isotopic heterogeneity on a Floridian coral reef. *Marine Ecology*, 32(3), 364–379.
- Stuhldreier, I., Sánchez–Noguera, C., Roth, F., Jiménez, C., Rixen, T., Cortés, J., & Wild, C. (2015). Dynamics in benthic community composition and influencing factors in an upwelling–exposed coral reef on the Pacific coast of Costa Rica. *PeerJ*, 3, 1–19. [Https://doi.org/10.7717/peerj.1434](https://doi.org/10.7717/peerj.1434)
- Tovar–Hernández, M. A., Salazar–Silva, P., & De León–González, J. A. (2019). Lista faunística comentada de gusanos poliquetos en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México (Annelida: Polychaeta) y nuevos registros. *Revista mexicana de biodiversidad*, 90, 1–25. [Https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2764](https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2764)
- Tripp–Quezada, A., Tripp–Valdez, A., Tripp–Valdez, M. A., Capetillo–Piñar, N., & Villalejo–Fuerte, M. (2018). Composición y estructura de la comunidad de moluscos de fondos blandos de la isla Santa Cruz, Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 28(1), 51–59. [Https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcb/hidro/2018v28n1/Tripp](https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcb/hidro/2018v28n1/Tripp)

- Ulate, K., Sánchez, C., Sánchez-Rodríguez, A., Alonso, D., Aburto-Oropeza, O., & Huato-Soberanis, L. (2016). Latitudinal regionalization of epibenthic macroinvertebrate communities on rocky reefs in the Gulf of California. *Marine Biology Research*, 12(4), 389–401.
- Vázquez, M., Sánchez-Brito, I., & Ortega-Rubio, A. (2011). Maricultura en la Bahía de La Paz, BCS, México: impacto socioeconómico de los cultivos de atún y camarón. *Estudios sociales*, 19(37), 175–193.
- Vilalta-Navas, A., Beas-Luna, R., Calderón-Aguilera, L. E., Ladah, L., Micheli, F., Christensen, V., & Torre, J. (2018). A mass-balanced food web model for a kelp forest ecosystem near its southern distributional limit in the northern hemisphere. *Food Webs*, 16, 1–11.
- Warwick, R. M., & Clarke, K. R. (1995). New “biodiversity” measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine ecology progress series*, 129, 301–305.
- Wiedmann, M. A., Aschan, M., Certain, G., Dolgov, A., Greenacre, M., Johannesen, E., Planque, B., & Primicerio, R. (2014). Functional diversity of the barents sea fish community. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 205–218. <https://doi.org/10.3354/meps10558>
- WoRMS Editorial Board. (2022, March 15). World Register of Marine Species. Recuperado el 14 de abril de 2022, de <https://www.marinespecies.org/>
- Zamorano, P., & Leyte-Morales, G. E. (2005). Cambios en la diversidad de equinodermos asociados al arrecife coralino en La Entrega, Oaxaca, México. *Ciencia y Mar*, 9(27), 19–28.
- Zetina-Rejón, M. J., Arreguín-Sánchez, F., & Chávez, E. A. (2003). Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57, 803–815.

Anexos

Anexo A

Tabla 10. Atributos funcionales de cada una de las especies de macroinvertebrados reportados en los seis sitios de BLP. Atributos morfológicos: PDP (plano–deprimido), PCM (plano–comprimido), VERM (vermiforme), GLOB (globular), CLD (cilíndrico), CON (cónico), ELP (elíptico) y RAM (ramificado). Tipo de movimiento: SSL (sésil), NDR (nadador), REP (reptante), EXC (excavador) y ARR (arrastre). Gregarismo: SOL (solitario), GRE (gregario), COL (colonial) y SCOR (en simbiosis con coral). Grupo trófico: HB (herbívoro), CR (carnívoro), OM (omnívoro), FS (filtrador–suspensívoro), CS (consumidor superficial), PL (planctívoro), CLV (coralívoro) y DT (detritívoro). La información de las características funcionales para cada especie se obtuvo a partir de la literatura citada en la tabla.

Nombre científico	Código	Morfología	Movimiento	Gregarismo	Dieta	Información bibliográfica
<i>Aplysia californica</i>	Aca	VERM	NDR	GRE	HB	Camacho–García et al. (2005) Moroz (2011) Kehl et al. (2019)
<i>Actinostella californica</i>	Acali	CLD	SSL	SOL	PL	Aguilar–Martínez (2017) Herrera–Bojórquez et al. (2020)
<i>Aglaophenia diegensis</i>	Adi	RAM	SSL	COL	PL	Calder (1997) Bouillon et al. (2006)
<i>Aniculus elegans</i>	Ael	PDP	REP	GRE	CS	Poupin y Juncker (2010) Bastida–Izaguirre et al. (2013)
<i>Amphiaster insignis</i>	Ains	PDP	REP	SOL	CR	Morales–Montesinos (2011) Alvarado y Solís–Marín (2013)
<i>Alpheus lottini</i>	Alo	CLD	REP	SCOR	CS	Hernández et al. (2010) Alvarado y Vargas–Castillo (2012)
<i>Atrina maura</i>	Ama	ELP	EXC	GRE	FS	Gómez–Valdez (2019) Lapiente (2021)

<i>Acanthaster planci</i>	Apl	PDP	REP	GRE	CLV	Luna–Salguero y Reyes–Bonilla (2010) Lawrence (2013) Padilla–Pérez et al. (2017) Hernández–Morales et al. (2021)
<i>Arbacia stellata</i>	Astell	GLOB	REP	GRE	OM	Díaz–Martínez et al. (2019) Lawrence (2020)
<i>Calcinus californiensis</i>	Cca	PDP	REP	GRE	CS	Bastida–Izaguirre et al. (2013) Alcaraz y Arce (2017)
<i>Centrostephanus coronatus</i>	Cco	GLOB	REP	GRE	OM	Lawrence (2006) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Coralliophila monodonta</i>	Cmono	CON	ARR	SOL	CLV	Oliverio (2009) Guzmán (1988) Del Mónaco et al. (2008)
<i>Conus</i> sp.	Con	CON	ARR	SOL	CR	Díaz et al. (2005) Paredes et al. (2010) Michel–Morfín et al. (2019)
<i>Diadema mexicanum</i>	Dme	GLOB	REP	GRE	OM	Lawrence (2006) Herrero–Pérezrul et al. (2015) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Euapta godeffroyi</i>	Ego	VERM	ARR	SOL	DT	Granja–Fernández et al. (2013) Londoño–Cruz (2020)
<i>Echinaster tenuispina</i>	Eten	PDP	REP	SOL	CR	Luna–Salguero y Reyes–Bonilla (2010) Lawrence (2013)
<i>Eucidaris thouarsii</i>	Eth	GLOB	REP	SOL	CLV	Herrero–Pérezrul et al. (2015) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Eugorgia</i> sp.	Eug	RAM	SSL	COL	PL	Breedy et al. (2009) Breedy y Guzmán (2013) Gamero–Huayhua (2017)

<i>Echinometra vanbrunti</i>	Evan	GLOB	REP	GRE	HB	Lawrence (2006) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Felimare agassizii</i>	Fag	VERM	ARR	SOL	CR	Belmonte et al. (2015) Goodheart et al. (2016) Hoover et al. (2017)
<i>Felimare californiensis</i>	Fca	VERM	ARR	SOL	CR	Belmonte et al. (2015) Goodheart et al. (2016) Hoover et al. (2017)
<i>Hesperocidaris asteriscus</i>	Hast	GLOB	REP	SOL	CLV	Caso (1979) Salazar–Vallejo y López–Muraira (1983)
<i>Harpiliopsis depressa</i>	Hde	CLD	REP	SCOR	CS	Hernández et al. (2010) Alvarado y Vargas–Castillo (2012)
<i>Holothuria fuscocinerea</i>	Hfus	VERM	ARR	SOL	DT	Solís–Marín et al. (2009) Benítez–Villalobos et al. (2013) Maya–Alvarado et al. (2021)
<i>Hytissa hyotis</i>	Hhy	ELP	SSL	GRE	FS	Duprat–Bertazzi y García–Domínguez (2005) Stella et al. (2010)
<i>Holothuria sp.</i>	Hol	VERM	REP	SOL	DT	Solís–Marín et al. (2009) Benítez–Villalobos et al. (2013) Padilla–Pérez et al. (2017) Maya–Alvarado et al. (2021)
<i>Hexaplex princeps</i>	Hpr	CON	ARR	GRE	CR	García–Cubas y Reguero (2004) Saito–Quezada et al. (2018) Güler y Lök (2018)
<i>Harpiliopsis spinigera</i>	Hsp	CLD	REP	SCOR	CS	Hernández et al. (2010) Alvarado y Vargas–Castillo (2012)

<i>Isostichopus fuscus</i>	Ifu	VERM	REP	SOL	DT	Solís–Marín et al. (2009) Glockner–Fagetti (2014) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Leptogorgia rigida</i>	Lri	RAM	SSL	COL	PL	Abeytia et al. (2013) Gamero–Huayhua (2017) Squiers y Strychar (2021)
<i>Mithrodia bradleyi</i>	Mbr	PDP	REP	SOL	OM	Luna–Salguero y Reyes–Bonilla (2010) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Muricea</i> sp.	Mur	RAM	SSL	COL	PL	Abeytia et al. (2013) Breedy y Guzmán (2016) Gamero–Huayhua (2017)
<i>Nidorellia armata</i>	Nar	PDP	REP	SOL	OM	Luna–Salguero y Reyes–Bonilla (2010) Morales–Montesinos (2011) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Navanax polyalphos</i>	Npo	VERM	ARR	SOL	CR	Camacho–García et al. (2005) Goodheart et al. (2016)
<i>Neaxius vivesi</i>	Nvi	CLD	EXC	SOL	CS	Leija–Tristán (1994) Fischer et al. (1995) Kneer et al. (2008)
<i>Octopus</i> sp.	Octo	GLOB	NDR	SOL	CR	Ambrose (1984) Alejo–Plata et al. (2012) Tuske (2021)
<i>Ophiocoma</i> sp.	Oph	PDP	REP	GRE	OM	Laguarda–Figueras et al. (2009) Granja–Fernández et al. (2014)
<i>Ostrea</i> sp.	Ost	ELP	SSL	COL	FS	Gosling (2015) Gray y Langdon (2018)

<i>Pacifigorgia</i> sp.	Pac	RAM	SSL	COL	PL	Williams y Breedy (2004) Gamero–Huayhua (2017) Abeytia et al. (2013)
<i>Paguristes anahuacus</i>	Panah	PDP	REP	GRE	CS	Hendrickx et al. (2006) Bastida–Izaguirre et al. (2013)
<i>Panulirus</i> sp.	Panu	PCM	REP	SOL	CR	Fischer et al. (1995) Lozano–Álvarez y Aramoni–Serrano (1997) Castañeda–Fernández et al. (2005)
<i>Pentaceraster cumingi</i>	Pcu	PDP	REP	GRE	CR	Galván–Villa y Solís–Marín (2021) Morales–Montesinos (2011) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Palaemonella holmesi</i>	Pho	PCM	NDR	SOL	CS	Müller (1993) Dobson et al. (2014)
<i>Pinctada mazatlanica</i>	Pma	ELP	SSL	GRE	FS	Solano et al. (1997) Saucedo et al. (2004) Meléndez–Contreras (2015)
<i>Pharia pyramidata</i>	Ppy	PDP	REP	SOL	HB	Luna–Salguero y Reyes–Bonilla (2010) Morales–Montesinos (2011) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Pinna rugosa</i>	Pru	ELP	EXC	GRE	FS	Gómez–Valdez (2019) Lapuente (2021)
<i>Parasabella rugosa</i>	Prugo	VERM	EXC	COL	FS	Keppel et al. (2020) Yáñez–Rivera et al. (2020)
<i>Phataria unifascialis</i>	Pun	PDP	REP	SOL	HB	Herrera–Escalante (2005) Luna–Salguero y Reyes–Bonilla (2010) Morales–Montesinos (2011) Padilla–Pérez et al. (2017)

<i>Sabellidae</i> sp.	Sab	VERM	EXC	COL	FS	De León–González et al. (2021) Capa et al. (2021) Musco et al. (2021)
<i>Spirobranchus giganteus</i>	Sgi	VERM	EXC	COL	FS	Strathmann et al. (1984) Rowley (2008) Skinner et al. (2012)
<i>Spondylus limbatus</i>	Sli	ELP	EXC	GRE	FS	Loor et al. (2016) Márquez et al. (2019)
<i>Stenorhynchus</i> sp.	Ste	PDP	REP	SOL	OM	Schriever (1978) Varila–Vargas (2004) Monteforte–Sánchez et al. (2017)
<i>Tambja abdere</i>	Tab	VERM	ARR	GRE	CR	Karuso (1987) Camacho–García et al. (2005) Pola et al. (2006) Hermosillo (2007)
<i>Trapezia bidentata</i>	Tbi	PDP	REP	SCOR	CS	Castro et al. (2004) Hernández et al. (2010) Canizales–Flores et al. (2020)
<i>Tripneustes depressus</i>	Tde	GLOB	REP	GRE	HB	Lawrence (2006) Herrero–Pérezrul et al. (2015) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Trapezia digitalis</i>	Tdi	PDP	REP	SCOR	CS	Castro (1996) Castro et al. (2004) Hernández et al. (2010) Canizales–Flores et al. (2020)
<i>Tambja eliora</i>	Tel	VERM	ARR	GRE	CR	Karuso (1987) Camacho–García et al. (2005) Bertsch y Hermosillo (2007)

<i>Titanostrombus galeatus</i>	Tgale	CON	ARR	SOL	HB	Vega y Pérez (2003) García–Cubas y Reguero (2004) Cipriani et al. (2008)
<i>Toxopneustes maculatus</i>	Tma	GLOB	REP	GRE	HB	Benítez–Villalobos y Abadia–Chanona (2015) Molina–Rodríguez (2016) Padilla–Pérez et al. (2017)
<i>Trizopagurus magnificus</i>	Tmag	PDP	REP	SOL	CS	Alvarado y Vargas–Castillo (2012) Bastida–Izaguirre et al. (2013)
<i>Trapezia</i> sp.	Trap	PDP	REP	SCOR	CS	Castro (1996) Castro et al. (2004) Hernández et al. (2010) Canizales–Flores et al. (2020)
<i>Toxopneustes roseus</i>	Tro	GLOB	REP	GRE	HB	Benítez–Villalobos y Abadia–Chanona (2015) Padilla–Pérez et al. (2017) Molina–Rodríguez (2016)
<i>Trapezia tigrina</i>	Tti	PDP	REP	SCOR	CS	Castro et al. (2004) Hernández et al. (2010) Canizales–Flores et al. (2020)
<i>Vermicularia</i> sp.	Ver	CLD	ARR	GRE	FLS	García–Cubas y Reguero (2004) Bieler (2015)

Anexo B

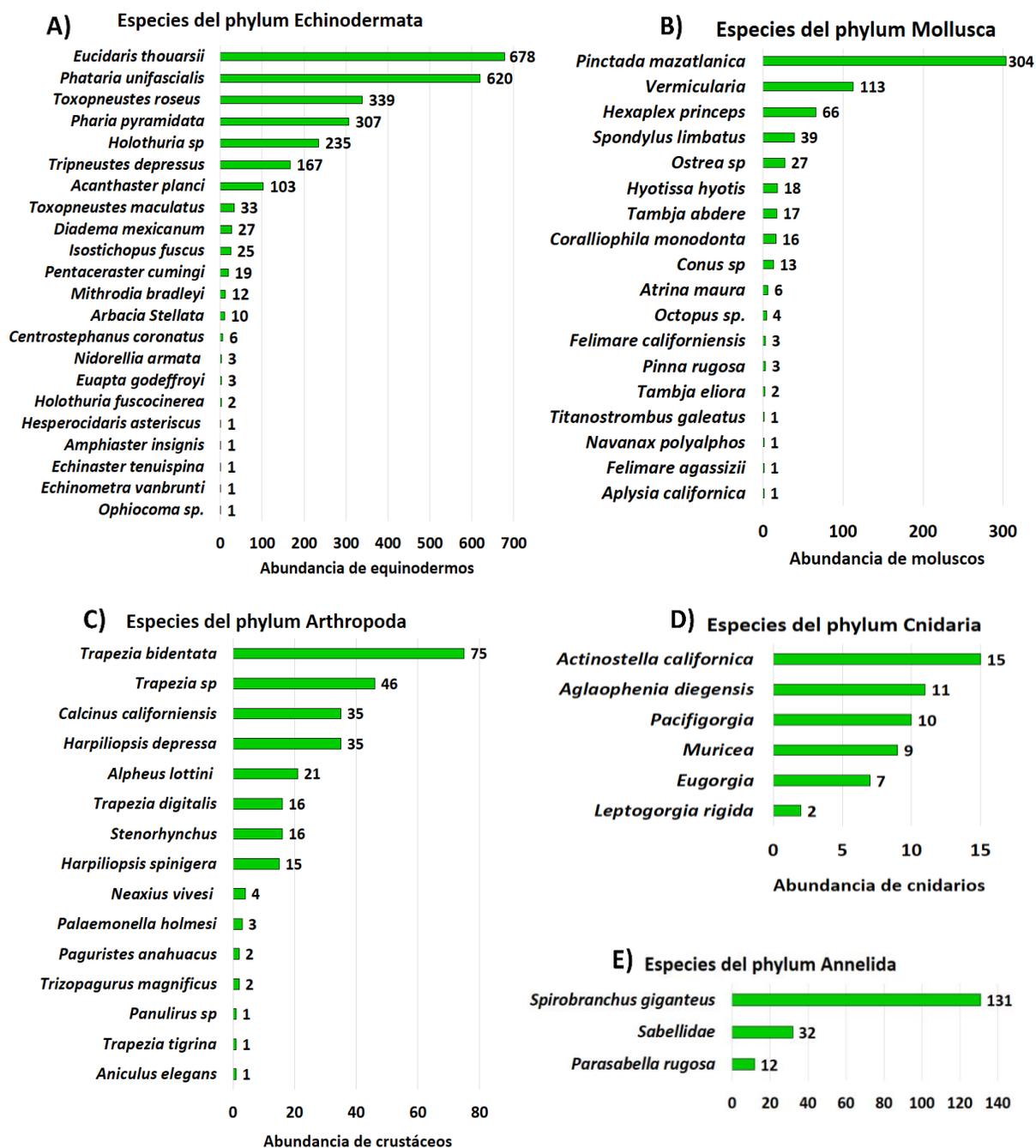


Figura 17. Gráficas rango–abundancia de las especies de macroinvertebrados epibénticos de los cinco phylum reportados para BLP.

Anexo C

Tabla 11. Inventario de las 64 especies de registradas durante el 2017–2019. El arreglo de los niveles taxonómicos se realizó con base en la información de la metabase de datos WoRMS: <http://www.marinespecies.org/>. Se tienen también el código para la identificación en otros gráficos.

Phylum Cnidaria						
Clase	Orden	Familia	Especie	Autoridad	Código	BP (gr)
Hydrozoa	Leptothecata	Aglaopheniidae	<i>Aglaophenia diegensis</i>	Torrey (1904)	Adi	0.06
	Actiniaria	Actiniidae	<i>Actinostella californica</i>	McMurrich (1893)	Acali	0.16
		Plexauridae	<i>Muricea</i> sp.	Lamouroux (1821)	Mur	1.18
Anthozoa	Alcyonacea	Gorgoniidae	<i>Leptogorgia rigida</i>	Verrill (1864)	Lri	0.77
			<i>Pacifigorgia</i> sp.	Bayer (1951)	Pac	4.75
			<i>Eugorgia</i> sp.	Verrill (1868)	Eug	0.74
Phylum Annelida						
Clase	Orden	Familia	Especie	Autoridad	Código	BP (gr)
Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Parasabella rugosa</i>	Moore (1904)	Prugo	0.06
			<i>Sabellidae</i> sp.	Latreille (1825)	Sab	0.17
		Serpulidae	<i>Spirobranchus giganteus</i>	Pallas (1766)	Sgi	1.05
Phylum Arthropoda						
Clase	Orden	Familia	Especie	Autoridad	Código	BP (gr)
Malacostraca	Decapoda	Trapeziidae	<i>Trapezia bidentata</i>	Forskål (1775)	Tbi	1.14
			<i>Trapezia digitalis</i>	Latreille (1828)	Tdi	0.24
			<i>Trapezia tigrina</i>	Eydoux y Souleyet (1842)	Tti	0.02
		Palaemonidae	<i>Trapezia</i> sp.	Latreille (1828)	Trap	0.73
			<i>Harpiliopsis depressa</i>	Stimpson (1860)	Hde	0.18
			<i>Harpiliopsis spinigera</i>	Ortmann (1890)	Hsp	0.08
		<i>Palaemonella holmesi</i>	Nobili (1907)	Pho	0.02	

		<i>Calcinus californiensis</i>	Bouvier (1898)	Cca	0.18
	Calcinidae	<i>Aniculus elegans</i>	Stimpson (1858)	Ael	0.03
		<i>Trizopagurus magnificus</i>	Bouvier (1898)	Tmag	0.08
	Alpheidae	<i>Alpheus lottini</i>	Guérin (1830)	Alo	0.06
	Inachoididae	<i>Stenorhynchus</i> sp.	Lamarck (1818)	Ste	0.07
	Strahlaxiidae	<i>Neaxius vivesi</i>	Bouvier (1895)	Nvi	0.36
	Palinuridae	<i>Panulirus</i> sp.	White (1847)	Panu	1.58
	Diogenidae	<i>Paguristes anahuacus</i>	Glassell (1938)	Panah	0.05

Phylum Mollusca						
Clase	Orden	Familia	Especie	Autoridad	Código	BP (gr)
		Pinnidae	<i>Pinna rugosa</i>	Sowerby (1835)	Pru	0.32
			<i>Atrina maura</i>	Sowerby (1835)	Ama	1.22
Bivalvia	Ostreida	Margaritidae	<i>Pinctada mazatlanica</i>	Hanley (1856)	Pma	89.01
		Ostreidae	<i>Ostrea</i> sp.	Linnaeus (1758)	Ost	15.53
		Gryphaeidae	<i>Hyotissa hyotis</i>	Linnaeus (1758)	Hhy	3.79
	Pectinida	Spondylidae	<i>Spondylus limbatus</i>	Sowerby (1847)	Sli	34.06
	Aplysiida	Aplysiidae	<i>Aplysia californica</i>	Cooper (1863)	Aca	0.31
	Neogastropoda	Muricidae	<i>Coralliophila monodonta</i>	Blainville (1832)	Cmono	0.08
			<i>Hexaplex princeps</i>	Broderip (1833)	Hpr	3.87
		Conidae	<i>Conus</i> sp.	Linnaeus (1758)	Con	2.01
		Polyceridae	<i>Tambja abdere</i>	Farmer (1978)	Tab	0.21
Gastropoda	Nudibranchia		<i>Tambja eliora</i>	Marcus y Marcus (1967)	Tel	0.01
		Chromodorididae	<i>Felimare agassizii</i>	Bergh (1894)	Fag	0.01
			<i>Felimare californiensis</i>	Bergh (1879)	Fca	0.02
	Cephalaspidea	Aglajidae	<i>Navanax polyalphos</i>	Gosliner y Williams (1972)	Npo	0.15
	Caenogastropoda	Turritellidae	<i>Vermicularia</i> sp.	Lamarck (1799)	Ver	0.59
	Littorinimorpha	Strombidae	<i>Titanostrombus galeatus</i>	Swainson (1823)	Tgale	1.27
Cephalopoda	Octopoda	Octopodidae	<i>Octopus</i> sp.	Cuvier (1798)	Octo	8.08

Phylum Echinodermata						
Clase	Orden	Familia	Especie	Autoridad	Código	BP (gr)
Asteroidea	Valvatida	Ophidiasteridae	<i>Phataria unifascialis</i>	Gray (1840)	Pun	122.53
			<i>Pharia pyramidata</i>	Gray (1840)	Ppy	79.43
		Acanthasteridae	<i>Acanthaster planci</i>	Linnaeus (1758)	Apl	49.33
		Mithrodiidae	<i>Mithrodia bradleyi</i>	Verrill (1867)	Mbr	2.70
		Oreasteridae	<i>Pentaceraster cumingi</i>	Gray (1840)	Pcu	42.67
			<i>Nidorellia armata</i>	Gray (1840)	Nar	4.88
		Asterodiscididae	<i>Amphiaster insignis</i>	Verrill (1868)	Ains	1.49
	Spinulosida	Echinasteridae	<i>Echinaster tenuispina</i>	Verrill (1871)	Eten	0.06
	Cidaroida	Cidaridae	<i>Eucidaris thouarsii</i>	Agassiz y Desor (1846)	Eth	169.54
			<i>Tripneustes depressus</i>	Agassiz (1863)	Tde	93.72
Echinoidea	Camarodonta	Toxopneustidae	<i>Toxopneustes maculatus</i>	Lamarck (1816)	Tma	22.58
			<i>Toxopneustes roseus</i>	Agassiz (1863)	Tro	252.91
		Echinometridae	<i>Echinometra vanbrunti</i>	Agassiz (1863)	Evan	0.22
	Diadematoidea	Diadematidae	<i>Centrostephanus coronatus</i>	Verrill (1867)	Cco	1.77
			<i>Diadema mexicanum</i>	Agassiz (1863)	Dme	7.13
	Arbacioida	Arbaciidae	<i>Arbacia stellata</i>	Blainville (1825)	Astell	0.21
Holothuroidea	Cidaroida	Cidaridae	<i>Hesperocidaris asteriscus</i>	Clark (1948)	Hast	1.72
			<i>Holothuria</i> sp.	Linnaeus (1767)	Hol	460.85
	Holothuriida	Holothuriidae	<i>Holothuria fuscocinerea</i>	Jaeger (1833)	Hfus	0.95
	Synallactida	Stichopodidae	<i>Isostichopus fuscus</i>	Ludwig (1875)	Ifu	49.34
	Apodida	Synaptidae	<i>Euapta godeffroyi</i>	Semper (1868)	Ego	0.16
Ophiuroidea	Ophiacanthida	Ophiocomidae	<i>Ophiocoma</i> sp.	Agassiz (1836)	Oph	0.02

Anexo D

Tabla 12. Valores obtenidos del índice de valor biológico (IVB) para las especies dominantes de BLP. El valor de Imp corresponde al puntaje de importancia, IVB% es el valor relativo para IVB. Las especies que se encuentran en negritas*, representan el 80% de la abundancia relativa acumulada.

Especie	Clave	Imp	IVB	IVB %
<i>Phataria unifascialis</i>*	Pun	2	137	7.89
<i>Eucidaris thoursii</i>*	Eth	1	131	7.54
<i>Pinctada mazatlanica</i>*	Pma	5	122	7.02
<i>Toxopneustes roseus</i>*	Tro	3	117	6.74
<i>Pharia pyramidata</i>*	Ppy	4	117	6.74
<i>Tripneustes depressus</i>*	Tde	7	95	5.47
<i>Holothuria sp.</i>*	Hol	6	83	4.78
<i>Spirobranchus giganteus</i>*	Sgi	8	83	4.78
<i>Vermicularia</i>*	Ver	9	70	4.03
<i>Acanthaster planci</i>*	Apl	10	80	4.61
<i>Trapezia bidentata</i>	Tbi	11	61	3.51
<i>Harpiliopsis depressa</i>	Hde	15	66	3.80
<i>Trapezia sp.</i>	Trap	13	47	2.71
<i>Diadema mexicanum</i>	Dme	20	47	2.71
<i>Toxopneustes maculatus</i>	Tma	17	45	2.59
<i>Hexaplex princeps</i>	Hpr	12	43	2.48
<i>Sabellidae sp.</i>	Sab	18	38	2.19
<i>Calcinus californiensis</i>	Cca	16	36	2.07
<i>Spondylus limbatus</i>	Sli	14	35	2.01
<i>Tambja abdere</i>	Tab	25	35	2.01
<i>Alpheus lottini</i>	Alo	22	32	1.84
<i>Isostichopus fuscus</i>	Ifu	21	30	1.73
<i>Ostrea sp.</i>	Ost	19	28	1.61
<i>Stenorhynchus</i>	Ste	26	25	1.44
Especies restantes	–	25.1	134	7.71

Anexo E

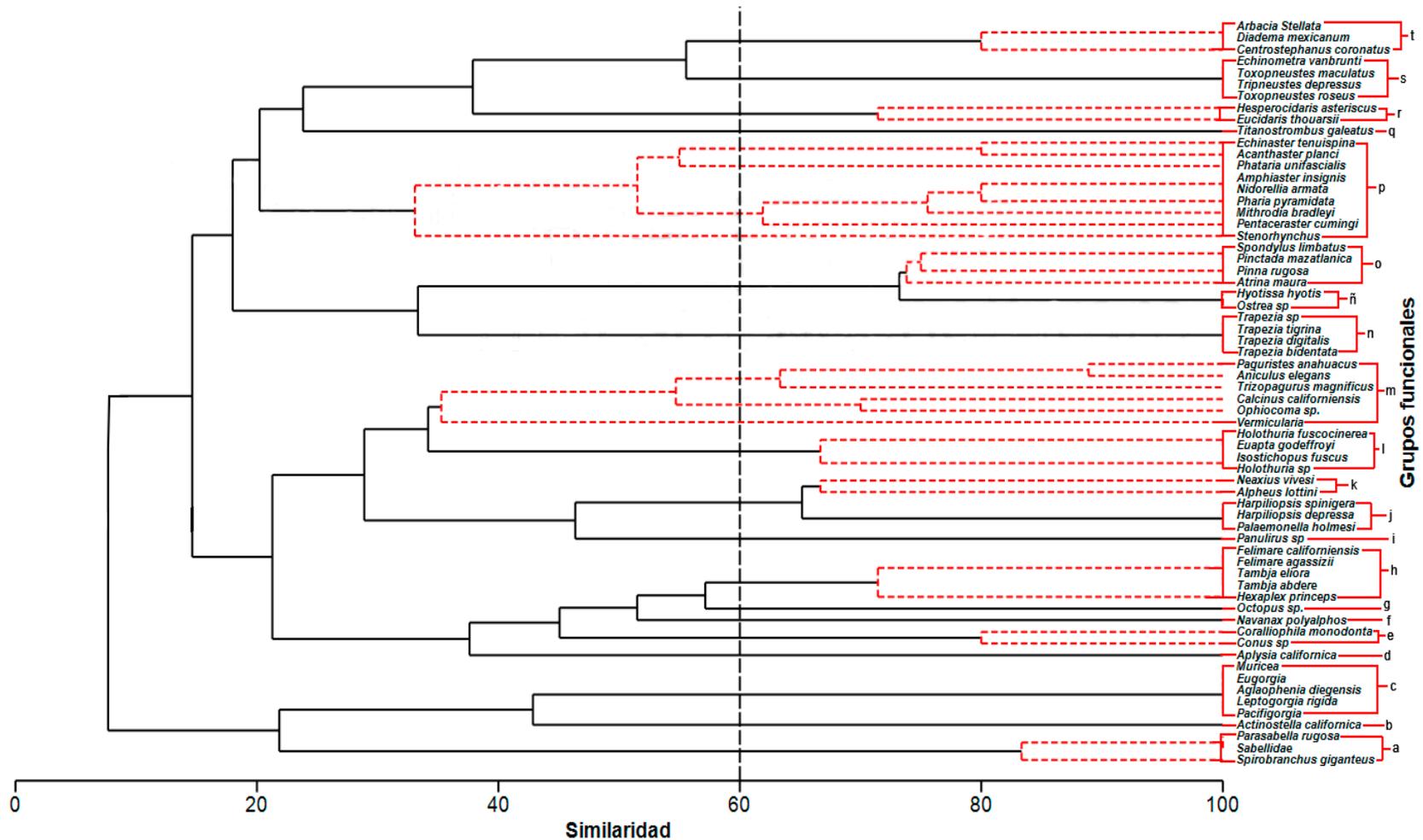


Figura 18. Dendrograma que muestra la configuración de 21 grupos funcionales de las especies de macroinvertebrados de BLP. Se presenta un corte al 60% de similitud, mientras que las líneas rojas punteadas representan las ramificaciones formadas por los resultados de la prueba SIMPROF

Anexo F

Literatura consultada para la asignación de los atributos funcionales (citas del anexo A)

- Abeytia, R., Guzmán, H. M., & Breedy, O. (2013). Species composition and bathymetric distribution of gorgonians (Anthozoa: Octocorallia) on the Southern Mexican Pacific coast. *Revista de Biología Tropical*, 61(3), 1157–1166.
- Aguilar Martínez, H. (2017). Estudio de la actividad fotoprotectora y antioxidante del coral *Pseudodiploria clivosa* (Ellis y Solander, 1786) y de la anémona *Actinostella flosculifera* (Le Sueur, 1817) pertenecientes al SAV [Tesis de licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Alcaraz, G., & Arce, E. (2017). Predator discrimination in the hermit crab *Calcinus californiensis*: tight for shell breakers, loose for shell peelers. *Oikos*, 126, 1299–1307.
- Alejo-Plata, C., García-Guillén, R., & Herrera-Galindo, J. (2012). Paralarvas y juveniles de *Octopus bimaculatus* (Cephalopoda: Octopodidae) en el Pacífico sur de México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47(2), 359–365.
- Alvarado, J. J., & Solís-Marín, F. A. (2013). *Echinoderm Research and Diversity in Latin America*. Springer.
- Alvarado, J. J., & Vargas-Castillo, R. (2012). Invertebrados asociados al coral constructor de arrecifes *Pocillopora damicornis* en Playa Blanca, Bahía Culebra, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(2), 77–92.
- Ambrose, R. F. (1984). Food preferences, prey availability, and the diet of *Octopus bimaculatus* Verrill. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 77(2), 29–44.
- Bastida-Izaguirre, D., Ayón-Parente, M., Salgado-Barragán, J., Galván-Villa, C. M., & Ríos-Jara, E. (2013). Nuevos registros de cangrejos ermitaños (Crustacea: Decapoda: Paguroidea) del Santuario Islas de Bahía Chamela, Jalisco, México: con comentarios sobre el uso de conchas vacías como hábitat. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 782–791.
- Belmonte, T., Alvim, T., Padula, V., & Muricy, G. (2015). Spongivory by nudibranchs on the coast of Rio de Janeiro state, southeastern Brazil. *Spixiana*, 38(2), 187–195.
- Benítez-Villalobos, F., Ávila-Poveda, O., & Gutiérrez-Méndez, I. S. (2013). Reproductive biology of *Holothuria fuscocinerea* (Echinodermata: Holothuroidea) from Oaxaca, Mexico. *Sexuality and early development in aquatic organisms*, 1, 13–24.
- Benítez-Villalobos, F., & Abadia-Chanona, Q. Y. (2015). Densidad poblacional, distribución espacial y mortalidad natural del erizo de mar *Toxopneustes roseus* (Camarodonta: Toxopneustidae) en tres sitios de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 63(2), 121–133.
- Bertsch, H., & Hermosillo, A. (2007). Biogeografía alimenticia de los Opisthobranchios del Pacífico Noreste. En E. Ríos-Jara, M. C. Esqueda-González & C. M. Galván-Villa (Eds.), *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México* (pp. 73–75). Universidad de Guadalajara.
- Bieler, R. (2022, march 06). *Vermicularia pellucida eburnea*. Recuperado el 02 de julio de 2022, de <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=575712>

- Bouillon, J., Gravilli, C., Pages, F., Gili, J. M., & Boero, F. (2006). An Introduction to Hydrozoa. Publication Scientifiques du Museum (París).
- Breedy, O., Guzmán, H. M., & Vargas, S. (2009). A revision of the genus *Eugorgia* Verrill, 1868 (Coelenterata: Octocorallia: Gorgoniidae). *Zootaxa*, 2151, 1–46.
- Breedy, O., & Guzmán, H. M. (2013). A new species of the genus *Eugorgia* (Cnidaria: Octocorallia: Gorgoniidae) from mesophotic reefs in the eastern pacific. *Bulletin of marine science*, 89(3), 735–743.
- Breedy, O., & Guzmán, H. M. (2016). A new *Muricea* species (Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia) from the eastern tropical Pacific. *ZooKeys*, 629, 1–10.
- Calder, D. R. (1997). Shallow–water hydroids of Bermuda: superfamily Plumularioidea. *Life Science Contributions: Royal Ontario Museum*, 161, 1–85.
- Camacho–García, Y., Gosliner, T. M., & Valdés, A. (2005). Guía de Campo de las Babosas Marinas del Pacífico Este Tropical. California Academy of Sciences.
- Canizales–Flores, H. M., Rodríguez–Troncoso, A. P., Bautista–Guerrero, E., & Cupul–Magaña, A. L. (2020). Molecular Phylogenetics of *Trapezia* Crabs in the Central Mexican Pacific. *Oceans*, 1(3), 156–164.
- Capa, M., Kupriyanova, E., Nogueira, J. M., Bick, A., & Tovar–Hernández, M. A. (2021). Fanworms: Yesterday, Today and Tomorrow. *Diversity*, 13, 1–73.
- Caso, M. E. (1979). Los equinoideos del Pacífico de México. Parte Primera – Ordenes Cidaroida y Aulodonta. Publicaciones especiales Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 1, 1–103.
- Castañeda–Fernández, V. L., Serviere–Zaragoza, E., & Hernández–Vázquez, S. (2005). Feeding ecology of juvenile spiny lobster, *Panulirus interruptus*, on the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39, 425–435.
- Castro, P. (1996). Eastern pacific species of *Trapezia* (Crustacea, Brachyura: Trapeziidae), sibling species symbiotic with reef corals. *Bulletin of marine science*, 58(2), 531–554.
- Castro, P., Ng, P. K., & Ahyong, S. T. (2004). Phylogeny and systematics of the Trapeziidae Miers, 1886 (Crustacea: Brachyura), with the description of a new family. *Zootaxa*, 643(1), 1–70. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.643.1.1>
- Cipriani, R., Guzmán, H. M., Vega, A. J., & López, M. (2008). Population assessment of the conch *Strombus galeatus* (Gastropoda, Strombidae) in Pacific Panama. *Journal of Shellfish Research*, 27(4), 889–896.
- De León–González, J. A., Bastida–Zavala, J. R., Carrera–Parra, L. F., García–Garza, M. E., Sergio–Ignacio, S. V., Solís–Weiss, V., & Tovar–Hernández, M. A. (2021). Anélidos marinos de México y América tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Del Mónaco, C., Villamizar, E., & Narciso, S. (2008). Distribución batimétrica y composición de presas de gasterópodos coralívoros (*Coralliophila* spp.) en arrecifes coralinos del parque nacional Morrocoy, Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad de Zulia*, 42(2), 205–228.

- Díaz, M. J. M., Gracia, C. A. M., & Cantera, K. J. R. (2005). Checklist of the Cone Shells (Mollusca: Gastropoda: Neogastropoda: Conidae) of Colombia. *Biota Colombiana*, 6(1), 73–86.
- Díaz–Martínez, J. P., Carpizo–Ituarte, E. D. J., & Benítez–Villalobos, F. (2019). Reproductive patterns of the black starry sea urchin *Arbacia stellata* in Punta Banda, Baja California, Mexico. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 99, 1379–1397.
- Dobson, N. C., De Grave, S., & Johnson, M. L. (2014). Linking eye design with host symbiont relationships in pontonine shrimps (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Plos One*, 9(6), 1–12.
- Duprat–Bertazzi, G., & García–Domínguez, F. (2005). Reproductive cycle of the rock oyster *Hyotissa hyotis* (Linne, 1758) (Gripaeidae) at the La Ballena Island, Gulf of California, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, 24(4), 987–993.
- Fischer, W., Krupp, F., Schneider, W., Sommer, C., Carpenter, K. E., & Niem, V. H. (1995). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico centro–oriental Volumen I: plantas e invertebrados. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO).
- Galván–Villa, C. M. & Solís–Marín, F. A. (2021). Population size structure and abnormalities in the number of rays of the Sea Star *Pentaceraster cumingi* (Valvatida: Oreasteridae) in Bahía Chamela, Mexican Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 69(1), 262–273.
- Gamero Huayhua, D.A. (2017). Estructura de la Comunidad de abanicos de mar (Cnidaria: Octocorallia) del Golfo de California [Tesis de maestría en Ciencias]. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- García–Cubas, A., & Reguero, M. (2004). Catálogo ilustrado de moluscos gasterópodos del Golfo de México y Mar caribe. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- Glockner Fagetti, A. (2014). Ecología poblacional y pesquería del pepino de mar *Isostichopus fuscus* en Bahía de los Ángeles, Baja California, México [Tesis de maestría en Ciencias]. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, B.C.
- Gómez Valdez, M. M. (2019). Características de la biología reproductiva de dos especies de callos de hacha de importancia comercial en Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur: *Atrina maura* y *Pinna rugosa* [Tesis doctoral en Ciencias]. Centro de investigaciones biológicas del noroeste.
- Goodheart, J. A., Ellingson, R. A., Vital, X. G., Galvão–Filho, H. C., McCarthy, J. B., Medrano, S. M., Bhave, V. J., García–Méndez, K., Jiménez, L. M., López, G., Hoover, C. A., Awbrey, J. D., De Jesús, J. M., Gowacki, W., Krug, P. J., & Valdés, Á. (2016). Identification guide to the heterobranch sea slugs (Mollusca: Gastropoda) from Bocas del Toro, Panama. *Marine Biodiversity Records*, 9, 56, 1–31.
- Gosling, E. (2015). *Marine Bivalve Molluscs* (2nd ed.). Wiley–Blackwell.
- Granja–Fernández, R., Antonio–Pérez, V., & López–Pérez, R. A. (2013). *Euapta godeffroyi* (Holothuroidea: Synaptidae): filling the distribution gap between Mexico and Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. *Hidrobiológica*, 23(1), 130–132.
- Granja–Fernández, R., Herrero–Pérezrul, M. D., López–Pérez, R. A., Hernández, L., Rodríguez–Zaragoza, F. A., Wallace–Jones, R., & Pineda–López, R. (2014). Ophiuroidea (Echinodermata) from coral reefs in the Mexican Pacific. *ZooKeys*, 406, 101–145.

- Gray, M. W., & Langdon, C. J. (2018). Ecophysiology of the Olympia oyster, *Ostrea lurida*, and Pacific Oyster, *Crassostrea gigas*. *Estuaries and Coasts*, 41, 521–535.
- Güler, M., & Lök, A. (2018). Foraging behaviors of a predatory snail (*Hexaplex trunculus*) in group-attacking. *Turkish Journal of Fish and Aquatic Sciences*, 19(5), 391–398.
- Guzmán, H. M. (1988). Feeding activity of the corallivorous gastropod *Quoyula monodonta* (Blainville). *Revista de Biología Tropical*, 36(2A), 209–212.
- Hendrickx, M. E., Jaime, V. L., & Parente, M. A. (2006). Distribution and ecology of *Pagurus gladius* (Benedict, 1892), *Pagurus smithi* (Benedict, 1892) and *Paguristes bakeri* Holmes, 1900 (Decapoda: Anomura: Paguridae and Diogenidae) off the coast of western Mexico. *Crustacean Research*, 6, 33–43.
- Hermosillo, A. (2007). Historia natural y ecología de *Tambja Abdere* Farmer 1978 (Mollusca: Opisthobranchia) de Bahía de Banderas. En E. Ríos-Jara, M. C. Esqueda-González & C. M. Galván-Villa (Eds.), *Estudios sobre la Malacología y Conquiliología en México* (pp. 179–180). Universidad de Guadalajara.
- Hernández, L., Reyes-Bonilla, H., & Balart, E. F. (2010). Efecto del blanqueamiento del coral por baja temperatura en los crustáceos decápodos asociados a arrecifes del suroeste del Golfo de California. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 113–119.
- Hernández-Morales, A., Herrero-Pérezrul, M. D., & Vázquez-Arce, D. I. (2021). Variabilidad en el tamaño y alimentación de *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea) en el sur del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical*, 69(1), 185–201.
- Herrera Escalante, T. (2005). Dinámica poblacional y reproducción de la estrella de mar *Phataria unifascialis* (gray 1840) (Echinodermata: Asteroidea) en Pichilingue, Bahía de La Paz, Baja California Sur, México [Tesis de maestría en Ciencias]. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas IPN, B.C.S.
- Herrera-Bojórquez, L. G., González-Muñoz, R., León-Deniz L. V., Arjona-Torres, G., & Sima-Álvarez, R. (2020). Sea anemones (Anthozoa: Actiniaria) from the coast of Yucatan, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, 1–19.
- Herrero-Pérezrul, M. D., Ramírez-Ortiz, G., Rosales-Estrada, M., & Reyes-Bonilla, H. (2015). Densidad poblacional y distribución espacial de erizos de mar (Echinodermata: Echinoidea) en la Isla Socorro, Archipiélago de Revillagigedo, México. *Revista de Biología Tropical*, 63(2), 221–232.
- Hoover, C. A., Padula, V., Schrödl, M., Hooker, Y., & Valdés, Á. (2017). Integrative taxonomy of the *Felimare californiensis* and *F. ghiselini* species complex (Nudibranchia: Chromodorididae), with description of a new species from Peru. *Journal of Molluscan Studies*, 83, 461–475.
- Karuso, P. (1987). Chemical ecology of the nudibranchs. En P. Scheuer (Ed.), *Bioorganic marine chemistry* (pp. 31–60). Springer.
- Kehl, C. E., Wu, J., Lu, S., Neustadter, D. M., Drushel, R. F., Smoldt, R. K., & Chiel, H. J. (2019). Soft-surface grasping: radular opening in *Aplysia californica*. *Journal of experimental Biology*, 222(16), 1–14.

- Keppel, E., Ruiz, G. M., & Tovar–Hernández, M. A. (2020). Re–description of *Parasabella fullo* (Grube, 1878) (Polychaeta: Sabellidae) and diagnostic characteristics for detection in California. *The European Zoological Journal*, 8(1), 105–115.
- Kneer, D., Asmus, H., & Vonk, J. A. (2008). Seagrass as the main food source of *Neaxius acanthus* (Thalassinidea: Strahlaxiidae), its burrow associates, and of *Corallianassa coutierei* (Thalassinidea: Callianassidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79, 620–630.
- Laguarda–Figueras, A., Hernández–Herrejón, L. A., Solís–Marín, F. A., & Durán–González, A. (2009). Ofiuroideos del Caribe mexicano y Golfo de México. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lapuente L. J. C. (2021). Manual de Transferencia Tecnológica: cultivo de almeja *Atrina maura*. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura.
- Lawrence, J. M. (2006). *Edible sea urchins: biology and ecology*. Elsevier.
- Lawrence, J. M. (2013). *Starfish: biology and ecology of the Asteroidea*. The Johns Hopkins University Press.
- Lawrence, J. M. (2020). *Sea Urchins: biology and ecology* (4th ed.). Elsevier.
- Leija–Tristán, A. (1994). Tamaño y densidad de *Neaxius vivesi* (Thalassinidea: Axüdae), en Bahía de Los Angeles, Baja California, México. *Revista de Biología Tropical*, 42(3), 719–721.
- Londoño–Cruz, E. (2020). Primer registro del pepino de mar garra de león *Euapta godeffroyi* Semper, 1868 (Holothuroidea: Apodida: Synaptidae) en la isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 49, 229–236.
- Loor, A., Ortega, D., Lodeiros, C., & Sonnenholzner, S. (2016). Early life cycle and effects of microalgal diets on larval development of the spiny rock–scallop, *Spondylus limbatus* (Sowerby II, 1847). *Aquaculture*, 450, 328–334.
- Lozano–Álvarez, E., & Aramoni–Serrano, G. (1997). Alimentación y estado nutricional de las langostas *Panulirus inflatus* y *Panulirus gracilis* (Decapoda: Palinuridae) en Guerrero, México. *Revista de Biología Tropical*, 44(3), 453–461.
- Luna–Salguero, B. M., & Reyes–Bonilla, H. (2010). Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) en arrecifes rocosos de Loreto, Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 20(2), 127–134.
- Márquez, A., Lodeiros, C., Loor, A., Revilla, J., Da Costa, F., & Sonnenholzner, S. (2019). Microalgae diet for juveniles of *Spondylus limbatus*. *Aquaculture International*, 27(1), 323–335.
- Maya–Alvarado, B., Calva–Benítez, L. G., Granja–Fernández, R., Pérez–López, J., & López–Pérez, A. (2021). Feeding habits of *Holothuria (Stauropora) fuscocinerea* (Echinodermata: Holothuroidea) in a Mexican Pacific reef. *Revista de Biología Tropical*, 69(S1), 66–79.
- Meléndez Contreras, M. E. (2015). Ciclo reproductivo de la madreperla *Pinctada mazatlanica* (hanley, 1856) en zonas del litoral rocoso adyacentes a Puerto Ángel, Oaxaca, México [Tesis de Licenciatura]. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Michel–Morfín, J. E., Medina–Vargas, G. A., Landa–Jaime, V., Arciniega–Flores, J., Aguilar, M. B., & De la Cotera, E. P. H. (2019). Ecological and population characteristics of the sea shell *Conus princeps* on the Pacific coast of central Mexico. *Ciencias Marinas*, 45(2), 77–89.
- Molina Rodríguez, C. A. (2016). Densidad y comportamiento de cobertura del erizo *Toxopneustes roseus* asociado a cambios medioambientales y depredadores en Islas Marietas, Nayarit [Tesis de maestría en Ciencias]. Universidad Autónoma de Baja California.
- Monteforte–Sánchez, M., Monsalvo–Spencer, P., Robles–Villegas, G., & Reynoso–Granados, T. (2017). Profile analysis on the ornamental marine yellow–arrow spider crab *Stenorhynchus debilis* (Smith 1871) into experimental studies for live management and cultivation in laboratory. *International Journal of Marine Sciences*, 34(1), 113–129.
- Morales Montesinos, M. I. (2011). Revisión taxonómica de los asteroideos del mar peruano [Tesis de licenciatura]. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.
- Moroz, L. L. (2011). *Aplysia*. *Current Biology*, 21(2), 60–61. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.11.028>
- Müller, H. G. (1993). Catalogue of Indo–West Pacific pontoniine shrimps. Wissenschaftlicher Verlag.
- Musco, L., Licciano, M., & Giangrande, A. (2021). Diversity and distribution of Sabellida (Annelida) under protection regimes. *Water*, 13, 1–11.
- Oliverio, M. (2009). Diversity of Coralliophilinae (Mollusca, Neogastropoda, Muricidae) at austral islands (south Pacific). *Zoosystema*, 31(4), 759–789.
- Padilla–Pérez, M. S., Rodríguez–Troncoso, A. P., Sotelo–Casas, R. C., & Cupul–Magaña, A. L. (2017). Equinodermos del Parque Nacional Islas Marietas: generalidades, importancia e identificación visual como herramienta para su protección. *Áreas Naturales Protegidas Scripta*, 3(2), 51–92. <https://doi.org/10.18242/anpscripta.2017.03.03.02.0003>
- Paredes, C., Cardoso, F., Altamirano, K., Baltazar, P., & Romero, L. (2010). La familia Conidae en el mar peruano. *Revista Peruana de Biología*, 17(1), 065–073.
- Pola, M., Vallès, Y., Cervera, J. L., Medina, M., & Gosliner, T. M. (2006). Taxonomic status of *Tambja abdere* and *Tambja fusca* based on morphological and molecular evidence, with comments on the phylogeny of the subfamily Nembrothinae (Nudibranchia, Polyceridae). *Annales Zoologici Fennici*, 43, 52–64.
- Poupin, J., & Juncker, M. (2010). Guide des crustacés décapodes du Pacifique Sud Nouméa. Secrétariat général de la Communauté du Pacifique.
- Rowley, S. J. (2008). Morphological diversity and abundance in the tube–dwelling polychaete *Spirobranchus giganteus* (Pallas, 1766) in the Indo–Pacific: adaptations to its coral host. University of Plymouth.
- Saito–Quezada, V. M., Uría–Galicia, E., Gómez–Márquez, J. L., Villaseñor–Martínez, A. B., Jiménez–Badillo, M. L., & Salgado–Ugarte, I. H. (2018). Reproductive cycle of *Hexaplex princeps* (Broderip, 1833) from one artisanal fishery at the southern coast of Mexico. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 46(1), 91–103.

- Salazar–Vallejo, S. I., & López–Muraira, I. G. (1983). Estudio preliminar sobre la epifauna de *Hesperocidaris asteriscus* (Echinodermata_ Echinoidea). *Ciencias Marinas*, 9(2), 109–119.
- Saucedo, P. E., Ocampo, L., Monteforte, M., & Bervera, H. (2004). Effect of temperature on oxygen consumption and ammonia excretion in the calafia mother of pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856). *Aquaculture*, 229(4), 377–387.
- Schriever, G. (1978). In situ observations on the behaviour and biology of the tropical spider crab *Stenorhynchus seticornis* Herbst (Crustacea, Decapoda, Brachyura). En D. S. McLusky & A. J. Berry (Eds.), *Physiology and Behaviour of Marine Organisms* (pp. 297–302). University of Stirling.
- Skinner, L. F., Tenório, A. A., Penha, F. L., & Soares, D. C. (2012). First record of *Spirobranchus giganteus* (Pallas, 1766) (Polychaeta, Serpulidae) on southeastern Brazilian coast: new biofouler and free to live without corals?. *Pan–American Journal of Aquatic Sciences*, 7(3), 117–124.
- Solano, L. Y., Cabrera, P. J., Cruza, R. A., & Palacios, J. A. (1997). Estructura de la población y crecimiento de *Pinctada mazatlanica* (Pterioida: Pteriidae), Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 45(3), 1055–1060.
- Solís–Marín, F. A., Arriaga–Ochoa, J. A., Laguarda–Figueras, A., Frontana–Uribe, S. C., & Durán–González, A. (2009). Holoturoideos (Echinodermata: Holothuroidea) del Golfo de California. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México.
- Squiers, A., & Strychar, K. B. (2021). The role of sea–whip coral (*Leptogorgia* sp.) as habitat of temperate near–shore fish of Gulf of Mexico jetties. *International Journal of Biology*, 13(2), 17–36.
- Stella, C., Murugan, A., & Vijayalakshmi, S. (2010). New distributional records of *Hyotissa hyotis* (Linnaeus, 1758) family: Gryphaeidae from Mandapam area–south east coast of India. *World Journal of Fish and Marine Sciences*, 2(1), 42–43.
- Strathmann, R. R., Cameron, R. A., & Strathmann, M. F. (1984). *Spirobranchus giganteus* (Pallas) breaks a rule for suspension feeders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 79(3), 245–249.
- Tuske, P. M. (2021). The diet of *Octopus bimaculoides* in Mission Bay, California (Mollusca: Cephalopoda). *Environmental Science*, 53(2), 85–100.
- Varila Vargas, D. A. (2004). Diversidad y distribución de los crustáceos decápodos del infraorden Brachyura de la plataforma continental y salud superior de la parte norte del Pacífico Colombiano [Tesis de licenciatura]. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia.
- Vega, A., & Pérez, F. (2003). Crecimiento del cambute, *Strombus galeatus* (gastropoda: strombidae) en el parque nacional Coiba, Pacífico panameño. *Tecnociencia*, 5(1), 77–89.
- Williams, G. C., & Breedy, O. (2004). The panamic gorgonian genus *Pacifigorgia* (Octocorallia: Gorgoniidae) in the Galápagos archipelago, with descriptions of three new species. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 55(3), 55–88.
- Yáñez–Rivera, B., Tovar–Hernández, M. A., Galván–Villa, C. M., & Ríos–Jara, E. (2020). Tubicolous polychaete worms (Annelida) from Bahía de Chamela Islands Sanctuary, Mexico, with the description of a new bamboo worm. *Biodiversity Data Journal*, 8, 1–43.