

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 CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

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 de Autor.

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



---

**Maestría en Ciencias  
en Ecología Marina**

---

**Evaluación del potencial de arrecifes profundos como refugios  
para la ictiofauna en el Parque Nacional Espíritu Santo**

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

Presenta:

**Manuel Francisco Velasco Lozano**

Ensenada, Baja California, México  
2023

Tesis defendida por  
**Manuel Francisco Velasco Lozano**

y aprobada por el siguiente Comité

---

**Dra. Georgina Ramírez Ortiz**  
Codirectora de tesis

---

**Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera**  
Codirector de tesis

Miembros del comité  
**Dr. Omar Valencia Méndez**

**Dra. Paula Pérez Brunius**



---

**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 **Manuel Francisco Velasco Lozano** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

**Evaluación del potencial de arrecifes profundos como refugios para la ictiofauna en el Parque Nacional Espíritu Santo**

Resumen aprobado por:

---

**Dra. Georgina Ramírez Ortiz**  
Codirectora de tesis

---

**Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera**  
Codirector de tesis

La hipótesis del refugio profundo postula que las perturbaciones disminuyen a mayor profundidad, por lo que arrecifes de la zona mesofótica (ubicados entre el 10 y 0.1% de la luz en superficie) pueden fungir como refugio para las comunidades que habitan arrecifes someros. Sin embargo, estudios realizados en regiones oligotróficas han mostrado resultados contrastantes. Por ello, el objetivo del presente trabajo fue comparar la variabilidad ambiental y la similitud en la diversidad taxonómica y funcional de peces en arrecifes someros y mesofóticos del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNZMAES), una región de alta productividad primaria. Para esto, se analizaron video-transectos (cinco minutos de duración) tomados mediante vehículos de operación remota en arrecifes mesofóticos (2018-2022) y hábitats someros (2021-2022), donde se obtuvo la riqueza y abundancia de peces. Posteriormente se compiló la información de seis atributos por especie (talla máxima, movilidad, posición vertical, grado de agregación, dieta y periodo de actividad) para calcular cuatro índices funcionales: número de entidades, riqueza, originalidad y divergencia. Estos índices fueron las variables de respuesta en modelos lineales generalizados, mientras que las variables explicativas fueron la profundidad, irradiancia, concentración de oxígeno disuelto y temperatura del agua. La zona mesofótica del PNZMAES se ubicó entre 22 y 70 m en condiciones óptimas (alta estratificación y baja producción primaria), lo cual es más somero que en regiones oligotróficas. Cambios temporales (2018-2022) en la diversidad de peces indicaron un aumento en la riqueza taxonómica y funcional asociado al incremento de la temperatura del mar (2019) durante un periodo de enfriamiento, sin embargo, las funciones clave del ensamblaje de peces se mantuvieron. En cuanto a la comparación entre zonas, se determinó que los arrecifes mesofóticos pueden fungir como refugio parcial porque existe traslape en los ensamblajes de peces, sugiriendo conectividad entre estratos asociada a la similitud de sus hábitats y recursos. Finalmente, los modelos indicaron un efecto positivo de la irradiancia y concentración de oxígeno disuelto, y negativo de temperatura del mar sobre algunos indicadores ecológicos, pero otros factores pueden estar controlando la diversidad de peces en zonas someras y profundas del golfo de California.

**Palabras clave:** hipótesis del refugio profundo, Áreas Marinas Protegidas, arrecifes mesofóticos, composición íctica, diversidad taxonómica y funcional

Abstract of the thesis presented by **Manuel Francisco Velasco Lozano** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

**Assessment of deep reefs' potential as a refuge for ichthyofauna in Espiritu Santo National Park**

Abstract approved by:

---

**Dra. Georgina Ramírez Ortiz**  
Thesis Codirector

---

**Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera**  
Thesis Codirector

The Deep Reef Refugia Hypothesis posits that disturbances diminish with increasing depth, as a result, reefs in the mesophotic zone (located between 10 to 0.1% of surface light) can serve as refuges for communities inhabiting shallow reefs. However, studies conducted in oligotrophic regions have reported contrasting results. Therefore, the objective of this study was to compare environmental variability, as well as taxonomic and functional diversity similarities among fish in shallow and mesophotic reefs of Espiritu Santo's Archipelago National Park (PNZMAES), a region known for its high primary productivity. To achieve this goal, video-transects were analyzed (each lasting five minutes) using a remotely operated vehicle in mesophotic reefs (2018-2022) and in shallow habitats (2021-2022). During these surveys, fish richness and abundance were recorded. Subsequently, six traits per species were compiled (maximum length, mobility, vertical position, gregariousness, diet, and activity period) to estimate four functional indices: number of entities, richness, originality, and divergence. These indices were used as response variables in generalized linear models, while depth, irradiance, dissolved oxygen concentration, and sea temperature were considered as explanatory variables. In the PNZMAES, the mesophotic zone was found to range between 22 and 70 m during optimal conditions (high stratification and low primary production), which is shallower than in oligotrophic regions. Temporal changes (2018-2022) in fish diversity revealed an increase in species and functional richness associated with an increase of sea temperature (2019) during a cooling period. Nevertheless, key functions of fish assemblages persisted. Regarding to the comparison between zones, it was determined that mesophotic reefs can act as partial refuges, as there is overlap between fish assemblages, suggesting connectivity between reefs associated with similar habitats and resources. Finally, models indicated a positive effect of irradiance and dissolved oxygen concentration, and a negative effect of sea temperature on few ecological indicators. However, other factors may also be controlling fish diversity in shallow and deeper zones of the Gulf of California.

**Keywords: deep reef refugia hypothesis, Marine Protected Areas, mesophotic reefs, fish composition, taxonomic and functional diversity**

## Dedicatoria

A mi familia y a Valeria.

*Atra esterní ono thelduin. Mor'ranr lífa unin hjarta onr. Un du evarínya ono varda.*

## Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT) por la beca que me brindó para realizar mis estudios de Maestría (CVU 1137572), así como al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) por aceptarme y permitirme desarrollar esta investigación en el Laboratorio de Esclerocronología, Ecología y Pesquerías de la Zona Costera.

A la Dra. Georgina Ramírez Ortiz, porque después de cinco años podemos culminar con la tesis que faltó en licenciatura y oficialmente ser tu primer hijo académico. Sin ese primer encuentro con #MediLab, probablemente este trabajo colaborativo no existiría. Gracias por siempre incentivar me a ser un mejor profesional, y brindarme tu apoyo, tus enseñanzas y regaños a lo largo de los años. Aprecio infinitamente nuestra amistad.

Al Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera, por recibirme como parte de su familia académica y personal. Gracias por hacer esa primera llamada para involucrarme en el proyecto de arrecifes mesofóticos y pilotar los ROVs, así como por la confianza y responsabilidad que conllevaron las expediciones. Admiro tu entusiasmo y vocación por formar jóvenes investigadores, así como mantener siempre un enfoque en la ecología y no sólo en los números.

Al Dr. Omar Valencia Méndez, por ofrecermé tu ayuda y orientación cuando la necesitaba. A pesar de habernos conocido durante la pandemia y por videollamada, fue un gusto conocerte como profesor y colega. Definitivamente no olvidaremos la salida a Puerto Peñasco.

A la Dra. Paula Pérez Brunius, por las oportunas sugerencias y comentarios durante los avances de tesis, así como por el tiempo que me ofreció para el análisis de variables oceanográficas en este trabajo. Su guía y experiencia mejoraron este trabajo notablemente.

A la Dra. Jordan Hollarsmith y Dr. Héctor Reyes Bonilla, porque fueron una parte clave en mi ingreso al CICESE. Esta investigación se consolidó gracias a su colaboración en campo y con los datos, al igual que sus enseñanzas durante el tiempo en el que hemos interactuado.

A los viejos y nuevos compas que han estado conmigo en campo, en los salones o compartiendo historias: Antonio Hernández, Santiago Riquelme, Rosendo Meneses, Alexis Martínez, Alejandro Hiales, Juan Luis Villavicencio, Patricia Silva, Erick Morales, Benjamín Martínez, Rodrigo Chiriboga, María Elena Velázquez, Luis Jáquez, Rebeca Navarrete y Mario Montalvo. Les agradezco infinitamente

su amistad y las aventuras que hemos compartido, sé que no es fácil sacarme de la comodidad de la casa.

A Erick Morales, Benjamín Martínez, Patricia Silva y Giulia Morello por su ayuda en la identificación de especies y el procesamiento de los videos. No hubiera terminado a tiempo sin su aportación.

Al Laboratorio de Ecología Funcional y Conservación Marina, porque apenas comienzan con las bases de lo que será un gran laboratorio. Tomen las oportunidades que les ofrezcan y hagan lo que les apasiona.

Esta etapa de mi vida no habría sido posible sin el apoyo de mi familia. Les agradezco sus palabras alentadoras, los recordatorios para que descansara, los consejos para ser una persona juiciosa y, sobre todo, su confianza por permitirme abrir mis alas para estudiar fuera de casa. No sería la persona que soy ahora sin sus enseñanzas ni lo que he aprendido a lo largo de este largo viaje.

Hemos pasado por un sinfín de aventuras y escenarios que pocos tienen la fortuna de vivir, pero que nos han hecho crecer en muchos aspectos. Sin ti esta etapa habría sido más abrumadora de lo que fue, pero siempre mantuviste tus brazos abiertos cuando no podía más. Gracias Vale por los momentos de risa, felicidad, enojo e incomodidad. Te amo.

Al esfuerzo colaborativo con la Universidad Autónoma Metropolitana, Universidad Autónoma de Baja California, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Universidad de Guadalajara y Universidad del Mar, así como a los investigadores que participaron en este proyecto y al equipo en las salidas de campo en La Paz como Arturo Bocos, Christian Cortés y Axel Martínez.

Este trabajo derivó del proyecto de ciencia de frontera Challenging the Deep refugia hypothesis and its implications under a climate change scenario (Objetando la hipótesis del refugio profundo y sus implicaciones ante un escenario de cambio climático; CONACYT-CF2019-39210), donde los muestreos fueron llevados a cabo con la debida carta de no objeción de la Dirección del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo.

## Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria .....	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas .....	xi
<b>Capítulo 1. Introducción.....</b>	<b>1</b>
1.1 Antecedentes .....	5
1.2 Justificación .....	8
1.3 Hipótesis.....	9
1.4 Objetivos .....	9
1.4.1 Objetivo general .....	9
1.4.2 Objetivos específicos.....	9
<b>Capítulo 2. Metodología.....</b>	<b>11</b>
2.1 Área de estudio .....	11
2.2 Análisis de las variables ambientales .....	13
2.2.1 Estructura fisicoquímica de la columna de agua en el PNZMAES .....	13
2.2.2 Profundidad mesofótica en el PNZMAES .....	14
2.3 Análisis de la ictiofauna.....	15
2.3.1 Toma de videos y análisis de imágenes.....	15
2.3.2 Riqueza y abundancia de peces .....	17
2.3.3 Diversidad funcional de los ensamblajes de peces .....	17

2.3.4	Variabilidad temporal en la diversidad de peces de arrecifes mesofóticos.....	21
2.3.5	Comparación de la diversidad de peces entre la zona somera y mesofótica .....	22
<b>Capítulo 3.</b>	<b>Resultados .....</b>	<b>25</b>
3.1	Análisis de las variables ambientales .....	25
3.1.1	Estructura fisicoquímica de la columna de agua en el PNZMAES .....	25
3.1.2	Profundidad mesofótica en el PNZMAES .....	28
3.2	Análisis de la ictiofauna.....	30
3.2.1	Variabilidad temporal en la diversidad de peces de arrecifes mesofóticos.....	31
3.2.2	Comparación de la diversidad de peces entre la zona somera y mesofótica .....	34
3.2.2.1	Efecto de las variables ambientales .....	38
<b>Capítulo 4.</b>	<b>Discusión.....</b>	<b>40</b>
4.1	Análisis de las variables ambientales .....	40
4.1.1	Estructura fisicoquímica de la columna de agua en el PNZMAES .....	40
4.1.2	Profundidad mesofótica en el PNZMAES .....	41
4.2	Análisis de la ictiofauna.....	43
4.2.1	Variabilidad temporal en la diversidad de peces de arrecifes mesofóticos.....	44
4.2.2	Comparación de la diversidad de peces entre la zona somera y mesofótica .....	46
4.2.2.1	Efecto de las variables ambientales .....	48
<b>Capítulo 5.</b>	<b>Conclusiones .....</b>	<b>51</b>
	<b>Literatura citada .....</b>	<b>53</b>
	<b>Anexos.....</b>	<b>68</b>

## Lista de figuras

Figura	Página
Figura 1. Tipos de refugio en función de la comparación de la diversidad taxonómica y funcional de peces en arrecifes someros y mesofóticos: A) no es refugio, B) refugio parcial caracterizado por menor diversidad taxonómica y funcional en arrecifes mesofóticos, así como especies y rasgos exclusivos de cada arrecife, C) refugio parcial caracterizado por una diversidad taxonómica y funcional similar, al igual que especies y rasgos exclusivos de cada arrecife, D) refugio funcional representado por diferencias taxonómicas y similitudes funcionales, E) refugio completo indica que se presentan las mismas especies y funciones, y F) refugio enriquecido indica que se presentan las mismas especies y funciones, así como especies y rasgos exclusivos de arrecifes mesofóticos. Modificado de Loiseau et al. (2022).....	4
Figura 2. Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo señalando: a) localización del ANP en el golfo de California y b) polígono de protección del ANP, nombres de las principales islas e islotes, así como la ubicación de los sitios de muestreo (marcadores negros). .....	13
Figura 3. Perfil vertical de la temperatura del agua registrada <i>in situ</i> durante la temporada fría 2021 y 2022 en los tres sitios muestreados en el PNZMAES. EBES= El Bajo de Espíritu Santo. ....	25
Figura 4. Perfil vertical de la temperatura del agua registrada <i>in situ</i> durante la temporada cálida 2021 y 2022 en los tres sitios muestreados en el PNZMAES. EBES= El Bajo de Espíritu Santo. ....	26
Figura 5. Perfil vertical de la concentración de oxígeno registrada <i>in situ</i> durante la temporada fría 2021 y 2022 en los tres sitios muestreados en el PNZMAES. EBES= El Bajo de Espíritu Santo. ....	27
Figura 6. Perfil vertical de la concentración de oxígeno registrada <i>in situ</i> durante la temporada cálida 2021 y 2022 en los tres sitios muestreados en el PNZMAES. EBES= El Bajo de Espíritu Santo. ....	28
Figura 7. Variación interanual del coeficiente de atenuación de la luz a 490 nm ( $K_{d490}$ ; línea azul) y de la radiación fotosintéticamente activa ( $K_{dPAR}$ ; línea naranja) durante el periodo de 1997 a 2023 en el PNZMAES. Los valores registrados mediante sensores remotos corresponden al primer día del mes de cada año. ....	29
Figura 8. Indicadores funcionales de la ictiofauna de arrecifes mesofóticos en el PNZMAES durante el periodo 2018-2022. En la primera fila se presentan histogramas de la riqueza de especies (No. spp.), número de entidades funcionales (No. FE) y porcentaje del espacio funcional ocupado (Vol.; valor absoluto desplegado en la parte superior de cada barra). Las siguientes dos filas representan la distribución de las FEs en los ejes 1 y 2 y ejes 3 y 4 del espacio funcional construido a partir del PcoA. El volumen funcional total en el periodo de muestreo está enmarcado en color negro, mientras que el volumen funcional por año se presenta con fondo gris.....	31
Figura 9. Gráfico de cajas y bigotes para A) la riqueza de especies (S) y B) el logaritmo de la abundancia ( $\ln(N + 1)$ ) de peces registrados por video-transecto en los arrecifes mesofóticos del PNZMAES durante el periodo 2018-2022. El rectángulo (caja) representa el intervalo intercuartil, las líneas verticales (bigotes) se extienden hasta los valores máximos y mínimos, la línea horizontal dentro de la caja representa la mediana y los puntos extremos sólidos y pequeños representan los valores atípicos. El diamante representa la media para los índices a los que se realizó un ANOVA. ....	32
Figura 10. Gráfico de cajas y bigotes para A) riqueza funcional (FRic), B) originalidad funcional (FOri) y C) divergencia funcional (FDiv) registrada por video-transecto en los arrecifes mesofóticos del PNZMAES durante el periodo 2018-2022. El rectángulo (caja) representa el intervalo intercuartil, las líneas verticales (bigotes) se extienden hasta los valores máximos y mínimos, la línea horizontal	

- dentro de la caja representa la mediana y los puntos extremos sólidos y pequeños representan los valores atípicos. El diamante representa la media para los índices a los que se realizó un ANOVA. .... 33
- Figura 11. Gráfico del escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) que representa la ubicación de los video-transectos realizados en el PNZMAES con base en la composición de sus ensamblajes de peces en un espacio de dos dimensiones. El Bajo= El Bajo de Espíritu Santo. .... 35
- Figura 12. Indicadores funcionales de la ictiofauna de arrecifes mesofóticos en el PNZMAES entre arrecifes someros y mesofóticos. En la primera fila se presentan histogramas de la riqueza de especies (No. spp.), número de entidades funcionales (No. FE) y porcentaje del espacio funcional ocupado (Vol.; valor absoluto desplegado en la parte superior de cada barra). Las siguientes dos filas representan la distribución de las FEs en los ejes 1 y 2 y ejes 3 y 4 del espacio funcional construido a partir del PcoA. El volumen funcional total en el periodo de muestreo está enmarcado en color negro, mientras que el volumen funcional por zona se presenta con fondo gris. .... 36
- Figura 13. Gráfico de cajas y bigotes para A) riqueza funcional (FRic), B) originalidad funcional (FOri) y C) divergencia funcional (FDiv) de la ictiofauna registrada por video-transectos en arrecifes someros (rojo) y mesofóticos (azul) del PNZMAES durante el periodo 2018-2022. El rectángulo (caja) representa el intervalo intercuartil, las líneas verticales (bigotes) se extienden hasta los valores máximos y mínimos, la línea horizontal dentro de la caja representa la mediana y los puntos extremos sólidos y pequeños representan los valores atípicos. El diamante representa la media para el índice al que se realizó un ANOVA. El Bajo= El Bajo de Espíritu Santo ..... 37
- Figura 14. Perfil vertical de la temperatura durante la temporada fría 2021 (puntos rojos) y 2022 (puntos azules) registrada en los sitios de muestreo de PNZMAES y la zona circundante. .... 68
- Figura 15. Perfil vertical de la temperatura durante la temporada cálida 2021 y 2022 registrada en los sitios de muestreo en PNZMAES y la zona circundante. Los puntos rojos corresponden al 2021 y los azules al 2022. .... 69
- Figura 16. Estructura de la saturación de oxígeno en la columna de agua durante la temporada fría 2021 y 2022 registrada en los sitios de muestreo en el PNZMAES y la zona circundante. .... 70
- Figura 17. Estructura de la saturación de oxígeno en la columna de agua durante la temporada cálida 2021 y 2022 registrada en los sitios muestreados en el PNZMAES y la zona circundante. .... 71
- Figura 18. Distribución de las entidades funcionales (FEs), ponderada por su abundancia (tamaño del círculo), de la ictiofauna de arrecifes someros (rojo) y mesofóticos (amarillo) en los ejes 1 y 2 del espacio funcional construido a partir del PCoA. El volumen funcional total en el periodo de muestreo se presenta con fondo gris y las líneas indican el centro del espacio funcional para cada arrecife. .... 75
- Figura 19. Anomalías en la temperatura superficial del mar observada en el Océano Pacífico generada por la onda cálida *Blob* durante el 19 de septiembre de 2019. Modificada de National Oceanic & Atmospheric Administration (2021). .... 76

## Lista de tablas

Tabla	Página
Tabla 1. Atributos que se emplearon como proxies de funciones para las especies de peces registradas en el PNZMAES. Talla máxima, movilidad, grado de agregación y posición vertical se representaron con caracteres numéricos, mientras que periodo de actividad y dieta con caracteres alfabéticos. ....	19
Tabla 2. Muestreos realizados en arrecifes profundos del PNZMAES mediante ROVs, en donde se muestran los autores y años de muestreo, sitios visitados y número de video-transectos procesados para el análisis de cambios temporales en la diversidad de peces. ....	21
Tabla 3. Estimaciones de los límites superior e inferior de la zona mesofótica en el PNZMAES, con base en el coeficiente de atenuación de la radiación fotosintéticamente activa ( $K_{dPAR}$ ) registrado durante el periodo 2018-2022 mediante sensores remotos. Filas en negritas indican los meses de mayor y menor absorción de la luz en la región de estudio. ....	30
Tabla 4. Resultados del PERMANOVA tomando como factores el sitio (factor fijo), año, temporada y zona (factores anidados). g. l.= grados de libertad, SS= suma de cuadrados y MS= cuadrados medios. ....	34
Tabla 5. Resultados de los GLMs tomando como variable de respuesta los indicadores ecológicos y como variable predictiva las variables ambientales. Los nombres de las variables y valores de p en negritas indican significancia estadística ( $p < 0.05$ ). Dev. Expl.: Porcentaje de devianza explicada. ....	38
Tabla 6. Elenco sistemático de los ensamblajes de peces en la zona somera y mesofótica con base en el orden filogenético de Nelson (2016) y nombres científicos actualizados usando el catálogo de peces de Eschmeyer (Fricke et al., 2023). Se indica su presencia (1) o ausencia (0) en cada zona. ....	72

## Capítulo 1. Introducción

---

De manera general, los hábitats que promueven la resistencia de las comunidades biológicas ante perturbaciones se denominan refugios (Sedell et al., 1990) y operan por periodos desde minutos hasta décadas (*refuge* por el inglés) o miles de años (*refugium* por el inglés; Keppel et al., 2011). Dichas perturbaciones constituyen eventos que ocasionan un cambio en las comunidades biológicas, así como en la disponibilidad de recursos, y varían en extensión, frecuencia e intensidad (White y Pickett, 1985).

Con respecto a la capacidad de los ecosistemas para fungir como refugios ante perturbaciones, unos de los más estudiados han sido los ecosistemas de arrecifes coralinos, en donde se planteó la hipótesis del refugio profundo. En esta hipótesis se postuló que los impactos por perturbaciones naturales (v. g. huracanes, tsunamis, aumento en la temperatura y eventos de blanqueamiento) o antropogénicas (v. g. contaminación y sobrepesca) disminuyen a mayor profundidad (Bongaerts et al., 2010; Bongaerts y Smith, 2019; Glynn, 1996). Por ello, ecosistemas profundos (bajo condiciones estables) pueden fungir como refugio temporal (corto o largo plazo) y espacial (local o regional) para las comunidades que habitan arrecifes someros. Así mismo, los arrecifes profundos que fungen como refugio presentan la capacidad de recuperar las poblaciones de ecosistemas someros que han sido afectados, debido a su conectividad con estratos superiores (Bongaerts et al., 2010; Hinderstein et al., 2010).

Esta conectividad a lo largo del gradiente de profundidad es mayor entre estratos próximos y con características ambientales similares, por ello se considera que los arrecifes mesofóticos, ubicados en la zona que presenta entre el 10% y el 0.1% de la luz incidente en superficie, presentan un alto potencial para fungir como refugio ante futuros impactos en la zona somera (Loya et al., 2016; Laverick et al., 2020; Pyle y Copus, 2019). Sin embargo, existe discusión sobre la ubicación de la zona mesofótica ya que, en regiones tropicales y subtropicales, se ha delimitado entre los 30 y 40 m de profundidad y se considera que puede extenderse hasta los 150 m o más (Kahng et al., 2010; Lesser et al., 2009; Puglise et al., 2009). En este caso, es necesario destacar que el límite superior de la zona mesofótica (30-40 m) puede ser arbitrario ya que coincide con la profundidad máxima que se puede alcanzar mediante el buceo autónomo deportivo (Wagner et al., 2014). Con base en lo anterior, trabajos recientes han propuesto que su extensión batimétrica debe determinarse para cada región de estudio ya que varía de acuerdo con factores abióticos como la penetración de la luz, calidad y temperatura del agua, tipo de sustrato, aporte de sedimentos y fuerza de la corriente (Andradi-Brown et al., 2016a; Kahng et al., 2010), así como factores bióticos como

la eutrofización de las aguas y la cantidad de fitoplancton (Kahng et al., 2019; Tamir et al., 2019; Zarubin et al., 2017).

Así como varía la extensión batimétrica de la zona mesofótica, se ha observado que la conectividad biológica presenta variaciones que dependen del estrato de profundidad, de la región y del grupo taxonómico estudiado (Andradi-Brown et al., 2016a; Laverick et al., 2018; Lesser et al., 2009). Sin embargo, estudios en regiones oligotróficas como el mar Caribe han registrado un mayor grado de conectividad biológica en los primeros 60 m de profundidad (Bejarano et al., 2014; Nemeth, 2009), asociado a movimientos ontogenéticos (que se realizan en distintas etapas de la historia de vida de las especies), así como a migraciones para reproducción y alimentación, lo que se conoce como efecto de masa (Semmler et al., 2017; Slattery et al., 2011). Estos movimientos y su efecto en la conectividad entre estratos se han descrito principalmente para cuatro grupos: corales (en etapas larvarias; Holstein et al., 2015; Thomas et al., 2015; Van Oppen et al., 2011), crustáceos (Nemeth, 2009; Slattery et al., 2011), gasterópodos (Slattery et al., 2011) y peces (Asher et al., 2017b; Lindfield et al., 2016; Nagelkerken y van der Velde, 2003).

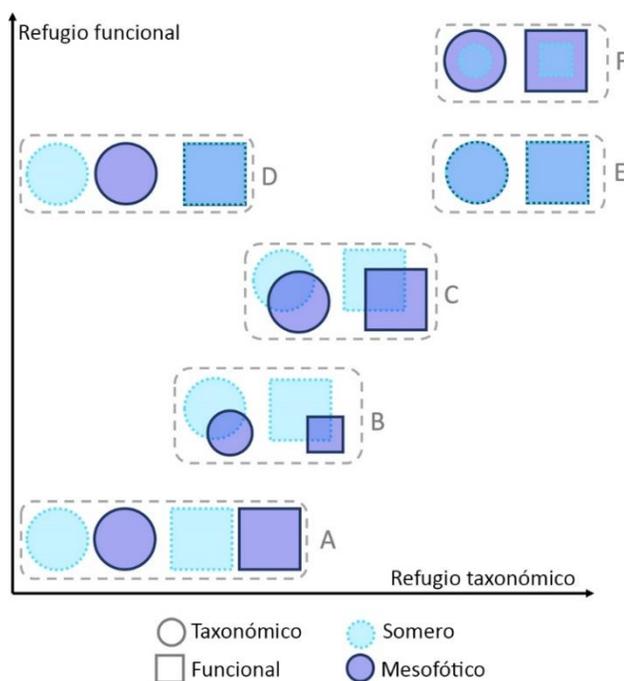
Los peces han sido un grupo ampliamente estudiado debido a su importancia ecológica en el transporte de materia y energía entre estratos someros y mesofóticos (Helfman et al., 2009; Papastamatiou et al., 2015), así como por su relevancia económica como recursos pesqueros (Ajemian et al., 2015; Lindfield et al., 2016; Streich et al., 2017). La mayoría de los estudios de la ictiofauna en arrecifes de la zona mesofótica han resultado en la descripción de nuevas especies (Andradi-Brown et al., 2016a; Kahng et al., 2014; Semmler et al., 2017), en el registro de la extensión del intervalo de profundidad de especies comunes en las regiones de estudio (Hollarsmith et al., 2020), así como en la publicación de listados faunísticos (Sánchez-Jiménez et al., 2018). En menor medida, se han realizado comparaciones de la diversidad de especies (Andradi-Brown et al., 2016a; Andradi-Brown et al., 2016b; Kahng et al., 2010;) y la diversidad de grupos funcionales entre estratos de profundidad (Asher et al., 2017b; Loiseau et al., 2023).

Así mismo, los peces han sido objeto de estudio para comprobar algunos aspectos de la hipótesis del refugio profundo en distintos trabajos en donde se ha registrado un aumento de la biomasa de especies comerciales en relación con la profundidad, lo que la sustenta parcialmente (Asher et al., 2017b; Lindfield et al., 2016). En contraste, otros análisis han reportado cambios en la composición de especies de peces entre la zona somera y mesofótica, y una tendencia a la disminución de la riqueza de especies conforme aumenta la profundidad, asociada a efectos de tormentas y huracanes (Rocha et al., 2018). Aunado a ello, se han observado signos de uso de artes de pesca y otro tipo de contaminación antropogénica (v. g. fragmentación del hábitat y descarga de desechos), además de presencia de blanqueamiento coralino y

especies invasoras (Menza et al., 2007; Rocha et al., 2018; Smith et al., 2016). En conjunto, estas evidencias contradicen algunos de los fundamentos de la hipótesis del refugio profundo como la alta conectividad entre estratos y el reducido efecto de perturbaciones en arrecifes profundos y su fauna asociada.

Sin embargo, un estudio reciente ha propuesto que existen diferentes tipos de refugio considerando la diversidad taxonómica y funcional de peces (Loiseau et al., 2023): 1) la diversidad taxonómica y funcional de los arrecifes someros y mesofóticos difiere completamente (no es refugio; Figura 1A); 2) los arrecifes someros presentan una diversidad taxonómica y funcional igual o mayor que en los mesofóticos, al igual que ambos presentan especies y rasgos exclusivos (parcial; Figura 1B y Figura 1C); 3) la diversidad taxonómica entre arrecifes es diferente, pero la diversidad funcional es similar (funcional; Figura 1D); 4) se registra la misma diversidad taxonómica y funcional entre arrecifes, al igual que sus abundancias (completo; Figura 1E), y 5) los arrecifes mesofóticos presentan la misma diversidad taxonómica y funcional que los someros, así como especies y rasgos exclusivos (enriquecido; Figura 1F). Mediante el estudio de caso realizado en el Océano Índico, se determinó un descenso significativo en la riqueza de especies y biomasa de peces conforme aumentó la profundidad, mientras que la riqueza funcional se mantuvo a lo largo del gradiente batimétrico. De esta forma, concluyeron que los arrecifes mesofóticos de la zona de estudio fungen como refugio funcional.

Estudios recientes que buscan comprobar la hipótesis del refugio profundo se han llevado a cabo mediante vehículos sumergibles operados de forma remota (ROVs por Remotely Operated Vehicles), los cuales consisten en dispositivos no tripulados con motores de propulsión que se conducen desde la superficie mediante un cable umbilical y una videocámara (Armstrong et al., 2019; Kahng et al., 2010; Turner et al., 2017). Una cualidad importante es la versatilidad de instrumentos que se pueden acoplar a los ROVs (v. g. cámaras, ecosondas, sensores ambientales), los cuales complementan la información de videos para realizar monitoreos integrales de los ecosistemas profundos en tiempo real (Armstrong et al., 2019; Locker et al., 2010; Turner et al., 2017). Es por ello que, el uso de ROVs ha permitido obtener información en nuevas zonas de exploración, caracterizar el relieve batimétrico, así como tomar muestras, videos y fotografías de los hábitats profundos y su fauna asociada (Armstrong et al., 2019; Locker et al., 2010; Turner et al., 2017). Sin embargo, la mayoría de las investigaciones con ROVs están restringidas a regiones como el mar Caribe y el golfo de México (Laverick et al., 2018; Turner et al., 2017) debido a la claridad de sus aguas, derivada de una alta estratificación, poca disponibilidad de nutrientes y una tasa promedio de productividad primaria baja de  $249.31 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Garrison, 2009; Karleskint et al., 2010; Robinson, 2010) que permite el desarrollo de organismos fotosintéticos a grandes profundidades.



**Figura 1.** Tipos de refugio en función de la comparación de la diversidad taxonómica y funcional de peces en arrecifes someros y mesofóticos: A) no es refugio, B) refugio parcial caracterizado por menor diversidad taxonómica y funcional en arrecifes mesofóticos, así como especies y rasgos exclusivos de cada arrecife, C) refugio parcial caracterizado por una diversidad taxonómica y funcional similar, al igual que especies y rasgos exclusivos de cada arrecife, D) refugio funcional representado por diferencias taxonómicas y similitudes funcionales, E) refugio completo indica que se presentan las mismas especies y funciones, y F) refugio enriquecido indica que se presentan las mismas especies y funciones, así como especies y rasgos exclusivos de arrecifes mesofóticos. Modificado de Loiseau et al. (2023).

En contraste, en el Océano Pacífico el mayor número de investigaciones con ROVs se han realizado en regiones oligotróficas como las islas de Hawái y la Gran Barrera de Coral (Asher et al., 2017b; Turner et al., 2017), mientras que la zona mesofótica del Pacífico Oriental Tropical es de las regiones menos estudiadas, debido a la poca claridad de sus aguas asociada a una alta tasa de productividad primaria ( $376 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; Pennington et al., 2006), así como a condiciones climáticas variables con vientos, oleaje y corriente fuertes en distintas épocas del año (Fiedler y Lavín, 2017), las cuales dificultan la manipulación y navegación de ROVs. Sin embargo, se cuenta con algunos trabajos en la región del golfo de California y el Archipiélago de Revillagigedo en los que se ha evaluado la relación ambiente-comunidad biológica, así como la riqueza taxonómica y funcional de peces en arrecifes mesofóticos (Hollarsmith et al., 2020; Silva-Montoya et al., en prensa; Velasco-Lozano et al., 2020).

Bajo este contexto, el objetivo del presente trabajo fue evaluar el potencial de los arrecifes profundos como refugio para la ictiofauna del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo

(PNZMAES), a través de la comparación de variables ambientales, así como de la diversidad taxonómica y funcional de peces a nivel temporal y espacial, con el fin de determinar similitudes ecológicas entre arrecifes someros y mesofóticos. Es importante mencionar que el presente estudio forma parte del proyecto "Challenging the Deep Reef Refugia Hypothesis and its implications under a climate change scenario" (Ref. PRONACES-FORDECYT 39210).

## 1.1 Antecedentes

A nivel general en la región del Pacífico, los estudios de arrecifes mesofóticos realizados con ROVs se enfocaron en describir la complejidad topográfica (Sherman et al., 2010), reportar el cambio en la fauna bentónica en relación con la profundidad (Bare et al., 2010; Kahng y Kelley, 2007), publicar listados faunísticos de peces (Sánchez-Jiménez et al., 2018) y evaluar la diversidad de peces en plataformas petroleras (Ajemian et al., 2015; Andaloro et al., 2013).

Así mismo, algunos estudios en distintas regiones del Pacífico han comparado la diversidad de peces entre estratos de profundidad, encontrando resultados contrastantes. Por ejemplo, en las principales islas de Hawái se reportó que el 46% de las especies se comparten entre profundidades de  $< 30$  m y  $> 60$  m (Andradi-Brown et al., 2016a). Así mismo, en esta región se registró que  $\leq 43\%$  de las especies observadas son exclusivas de profundidades  $> 30$  m y que 35% de las especies son exclusivas de estratos someros ( $\leq 30$  m; Asher et al. 2017b; Pyle et al. 2016). En conjunto, estos estudios hacen evidente que los arrecifes mesofóticos del Océano Pacífico presentan cierto grado de conectividad con los arrecifes someros, ya que se comparte un porcentaje de las especies entre ambos estratos.

De manera complementaria, se ha observado que, aunque la composición de especies entre estratos de profundidad es similar (considerando únicamente el número de familias presentes), las especies difieren en abundancia (Andradi-Brown et al., 2016a; Asher et al., 2017b). Por ejemplo, peces invertívoros y piscívoros resultan más abundantes en estratos profundos, lo que se atribuye a una alta biomasa planctónica que favorece altas abundancias de sus consumidores (Asher et al., 2017b; Kahng et al., 2010; Thresher y Colin, 1986). Por el contrario, se ha reportado que la abundancia de peces herbívoros disminuye con respecto a la profundidad como efecto de la reducción de la productividad primaria asociada a una menor intensidad de luz (Andradi-Brown et al., 2016a; Asher et al., 2017b; Fukunaga et al., 2016). Con base en estos resultados, se ha establecido que el nivel trófico aumenta con respecto a la profundidad y que los grupos tróficos más representativos de las zonas profundas son los zooplantívoros, invertívoros y

piscívoros (Fitzpatrick et al., 2012; Bridge et al., 2016; Muñoz et al., 2017). Así mismo, se ha reportado que en estos ecosistemas profundos se mantiene la relación entre la complejidad del hábitat y la diversidad de peces que se ha observado en arrecifes someros, y en la cual arrecifes complejos estructuralmente (con mayor número de grietas, oquedades y cuevas) presentan una mayor variedad de recursos alimenticios, así como hábitats que favorecen la protección y reproducción de distintas especies, desde peces crípticos hasta grandes depredadores (García-Sais, 2010; Asher et al., 2017a; Muñoz et al., 2017).

De manera particular, en el Pacífico Oriental Tropical se han realizado diversos estudios de la estructura comunitaria de peces a lo largo del gradiente batimétrico, tales como el de Aburto-Oropeza et al. (2010) en cinco montes submarinos entre la Bahía de La Paz y Loreto, por medio de buceo autónomo y un sumergible tripulado. En esta exploración, los autores destacan que en la región de estudio entre los 40 y 80 m de profundidad se observó la picnoclina (capa en el océano caracterizada por un cambio rápido en la densidad del agua conforme aumenta la profundidad) y una alta densidad de fitoplancton, ambos fenómenos asociados a las surgencias generadas por el choque de corrientes en los montes submarinos, lo cual favorece el transporte de nutrientes de estratos profundos a someros. Con respecto a la diversidad de peces, los autores destacan que estratos someros (0-50 m) y profundos (50-200 m) presentan similitudes a nivel de familia o género, pero difieren a nivel especie, y que el monte submarino El Bajo en PNZMAES presentó la mayor diversidad de ictiofauna en su estudio.

Con respecto al uso de vehículos no tripulados, el primer estudio en el golfo de California consistió en un análisis comparativo de censos de peces entre un ROV y un buzo, con el fin de hacer una calibración de esta herramienta. El estudio fue realizado en el PNZMAES y la Isla San José a 4, 7 y 12 m de profundidad, y se concluyó que el buzo subestima las abundancias, mientras que el ROV subestima la riqueza de especies de peces, por lo que el uso de ambas metodologías es complementario para caracterizar los ecosistemas arrecifales (Rabadán-Sotelo, 2018).

En segundo lugar, se encuentra el estudio realizado por Hollarsmith et al. (2020) en donde se caracterizó la diversidad de peces entre 12 y 94 m de profundidad en Bahía de La Paz y el Parque Nacional Revillagigedo. Los autores determinaron que el hábitat, la temperatura del agua, y la profundidad son factores determinantes en la composición de especies en ambas zonas. Además, señalan que más del 60% de las especies observadas en arrecifes mesofóticos han sido registradas en los arrecifes someros de las regiones de estudio.

En tercer lugar, se realizó la comparación de la riqueza taxonómica y funcional de peces en hábitats mesofóticos rocosos y arenosos de conjuntos insulares continentales (PNZMAES e Isla Cerralvo) y oceánicos (Parque Nacional Revillagigedo). Mediante este análisis, se reportaron diferencias en todos los indicadores ecológicos al comparar hábitats rocosos y arenosos, mientras que, entre conjuntos insulares, sólo se presentaron diferencias en la riqueza funcional entre hábitats del conjunto oceánico, las cuales fueron asociadas a la presencia de elasmobranchios y especies transpacíficas que contribuyeron a una mayor heterogeneidad entre los ensamblajes. Debido a ello, los autores concluyen que el efecto de la complejidad estructural de la diversidad de peces en hábitats mesofóticos es mayor en comparación con las condiciones ambientales y perturbaciones antropogénicas (Velasco-Lozano et al. 2020).

Finalmente, el estudio de Silva-Montoya et al. (en prensa) describió aspectos funcionales y tróficos de los ensamblajes de peces en la zona somera (< 30 m) y mesofótica (> 30 m) del PNZMAES. En su análisis, encontró que hay similitud a nivel funcional, pero a nivel de especies hay recambio entre estratos. Aunado a ello, se reportó una disminución en la densidad y biomasa de la ictiofauna con respecto a la profundidad, asociada a la disminución de la temperatura, la intensidad de luz y de la presencia de peces herbívoros-detritivoros. Con respecto a los grupos tróficos, se encontró que especies herbívoras y planctívoras predominan en arrecifes someros, mientras que especies piscívoras e invertívoras son características de arrecifes mesofóticos. Debido a lo anterior los autores concluyen que los arrecifes de la zona mesofótica tienen el potencial de fungir como refugio, particularmente para especies comerciales.

En contraste con la escasez de información para los arrecifes mesofóticos del Pacífico Oriental Tropical, hay una gran variedad de estudios sobre la estructura comunitaria (Aldana-Moreno, 2012), trófica (Fernández-Rivera Melo et al., 2018) y funcional de peces (Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera, 2015; Ramírez-Ortiz et al., 2017; Olivier et al., 2018) en arrecifes someros (< 30 m). A nivel regional, dichos estudios han reportado que el golfo de California presenta altos valores de riqueza de especies, número de grupos funcionales, redundancia funcional y biomasa de peces, lo que asocian a las condiciones oceanográficas como la presencia de corrientes frías que facilitan la disponibilidad de alimento y oxígeno (factores que influyen en el crecimiento de los organismos), así como a una menor presión pesquera derivada de la protección mediante Áreas Naturales Protegidas (Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera, 2015; Fernández-Rivera Melo et al., 2018; Ramírez-Ortiz et al. 2017). Aunado a ello, se ha establecido que el PNZMAES forma parte de un corredor de alta riqueza de especies, abundancia y diversidad funcional, por lo que es necesario aumentar los esfuerzos de conservación en esta región (Olivier et al., 2018).

A nivel local en el PNZMAES, Aburto-Oropeza y Balart (2001) destacaron que la estructura de peces arrecifales está determinada por factores ambientales como la temperatura, estacionalidad, exposición al oleaje, complejidad topográfica y efecto de masas de agua. Estudios posteriores, señalan que durante los periodos de surgencia (primavera) hay un mayor número de especies, mientras que durante el verano se presentaron altas abundancias asociadas a eventos reproductivos (Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002). Además, se ha reportado que los planctívoros de talla intermedia (15-30 cm longitud) y distribución amplia son el grupo dominante en la región, lo que se asocia a la topografía y el efecto de fuertes corrientes y vientos (Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera, 2015).

En cuanto a la diversidad funcional de peces en el PNZMAES, se cuenta con al menos dos estudios realizados por Perusquía-Ardón (2022) y Ramírez-Ortiz et al. (2020). Estos estudios evaluaron los cambios temporales de la riqueza, originalidad, dispersión y divergencia funcional con base en la información de monitoreos a partir del 2005. A pesar de reportar un incremento en la biomasa de peces, sólo la originalidad funcional se mantuvo estable a través del tiempo. Estos resultados sugieren pérdida de funciones en los ensamblajes de peces asociados a cambios en las condiciones ambientales (anomalías de temperatura superficial y productividad primaria), así como por efecto de la pesca y la cercanía de centros urbanos.

## **1.2 Justificación**

La evaluación de la hipótesis del refugio profundo se ha limitado a regiones como el Indo-Pacífico y el mar Caribe caracterizadas por la claridad de sus aguas, en comparación con regiones como el Pacífico Oriental Tropical que presentan mayor turbidez. Es por ello que, en la región existe poca información sobre el potencial de los arrecifes mesofóticos como refugio para grupos taxonómicos arrecifales someros, como los peces, para los que se han reportado descensos en la diversidad asociados a perturbaciones ambientales y antropogénicas que cada vez son más frecuentes e intensas. Con base en lo anterior, es necesario realizar análisis que evalúen la capacidad de los arrecifes profundos para albergar especies y funciones que se presentan en los arrecifes someros, así como el efecto de factores ambientales sobre la diversidad biológica en estos ecosistemas y sus cambios a corto plazo. La información del presente estudio tiene como finalidad comparar la variabilidad ambiental y la diversidad de peces en la zona somera y profunda del PNZMAES, para determinar si los arrecifes mesofóticos representan un refugio para la ictiofauna somera, así como el tipo de refugio (v. g. parcial, funcional o completo) que constituyen ante la variabilidad ambiental de la región.

## 1.3 Hipótesis

**Temporal:** Estudios temporales han reportado una tendencia negativa en la diversidad taxonómica y funcional de peces en arrecifes someros del PNZMAES asociada a perturbaciones naturales y antropogénicas. De acuerdo con la hipótesis del refugio profundo, los impactos de estas perturbaciones disminuyen con respecto a la profundidad, es por ello que se espera que la diversidad taxonómica y funcional de peces en arrecifes mesofóticos se mantenga a través del tiempo.

**Espacial:** Dado que el PNZMAES se encuentra en una región de alta productividad primaria, se espera que el límite superior de la zona mesofótica sea más somero en comparación con zonas oligotróficas en donde hay una mayor penetración de la luz hacia estratos profundos. En consecuencia, se observará una gran similitud (> 50%) en la diversidad taxonómica y funcional de la ictiofauna de la zona somera y mesofótica.

**Ambiental:** Debido a la cercanía de la zona somera y mesofótica en la región del PNZMAES, se presenta un alto grado de conectividad biológica entre estratos, por lo que las variables profundidad, irradiancia, concentración de oxígeno disuelto y temperatura del mar no presentarán un efecto sobre la diversidad taxonómica y funcional de la ictiofauna.

## 1.4 Objetivos

### 1.4.1 Objetivo general

Evaluar el potencial de los arrecifes profundos como refugio para la ictiofauna del PNZMAES a través de la comparación de la variabilidad ambiental y la similitud en la diversidad taxonómica y funcional (temporal y espacial) de los ensamblajes de peces arrecifales.

### 1.4.2 Objetivos específicos

Caracterizar la estructura fisicoquímica de la columna de agua del PNZMAES empleando una sonda multiparámetros y sensores remotos.

Definir la profundidad de la zona mesofótica del PNZMAES con base en la intensidad de luz al 10, 1 y 0.1% obtenida mediante el análisis de datos de sensores remotos.

Identificar las especies de peces registradas mediante video-transectos de ROVs realizados en arrecifes someros y mesofóticos del PNZMAES.

Calcular indicadores ecológicos (riqueza de especies y abundancia) y funcionales (número de entidades, volumen, divergencia y originalidad) para cada unidad de muestreo (video-transectos).

Evaluar las variaciones temporales (2018-2022) en la diversidad taxonómica y funcional de peces en arrecifes mesofóticos del PNZMAES.

Comparar la diversidad taxonómica y funcional de peces entre arrecifes someros y mesofóticos del PNZMAES, y determinar si hay una relación de sus valores con la variabilidad ambiental (profundidad, irradiancia, concentración de oxígeno disuelto, y temperatura del mar) entre estratos de profundidad.

## Capítulo 2. Metodología

---

### 2.1 Área de estudio

El Archipiélago de Espíritu Santo es un Área Natural Protegida (ANP) tanto en su porción terrestre —denominada como Complejo Insular de Espíritu Santo— como marina (CONANP, 2014). Es parte de la bahía de La Paz y fue declarado Patrimonio Mundial Natural por la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura en 2005 (UNESCO; CONANP, 2014).

La porción terrestre del ANP tiene una extensión de 101.7515 km<sup>2</sup> y está separada de la península de Baja California por aproximadamente 8 km. Se compone por dos islas mayores (La Partida y Espíritu Santo), tres islotes frente al litoral occidental de la Isla Espíritu Santo (La Ballena, El Gallo y La Gallina) y cuatro promontorios rocosos (Los Islotes y otros tres sin nombre oficial; CONANP, 2000; CONANP, 2014). Esta zona está dominada por el sistema de monzón norteamericano, el cual se caracteriza por vientos débiles del sureste durante el verano ( $5 \text{ m s}^{-1}$ ) y vientos intensos del noroeste durante el invierno ( $8\text{-}12 \text{ m s}^{-1}$ ) derivado de los cambios en la radiación solar recibida. Presenta condiciones semidesérticas, por lo que la nubosidad, precipitación y aporte terrígeno está asociado con la presencia de tormentas tropicales (Monreal-Gómez et al., 2001; Reyes-Salinas et al., 2003).

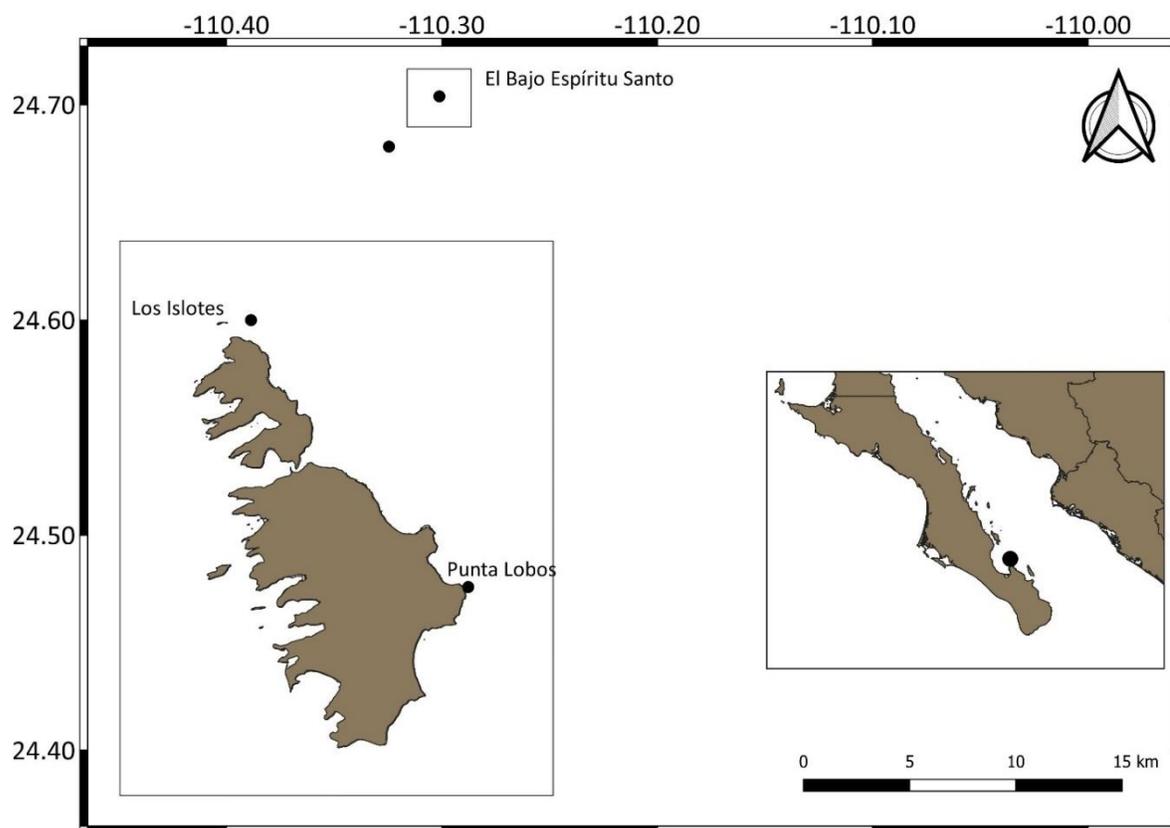
En cuanto a las condiciones oceanográficas presentes, en el PNZMAES se presentan dos masas de agua superficiales (Agua Tropical Superficial y Agua del golfo de California) y otra más profunda ubicada entre 150 y 500 m de profundidad (Agua Subtropical Subsuperficial; Castro et al., 2006), la cual transporta nutrientes del océano Pacífico a esta región del golfo que son desplazados a la superficie mediante remolinos (Álvarez-Borrego, 2012; Lavín y Marinone, 2003; Obeso-Nieblas et al., 2014). Debido a la confluencia de estas masas de agua, el ANP se encuentra en una zona de transición, lo que implica que es una región de intensa mezcla que presenta variabilidad ambiental (Portela et al., 2016). Por ejemplo, durante la temporada cálida se registra elevada temperatura superficial del mar ( $\sim 30^\circ\text{C}$ ), marcada estratificación de la columna de agua y termoclina, baja concentración de nutrientes y una delgada capa de mezcla (zona homogénea de la columna de agua, cuyas condiciones uniformes se asocian a procesos turbulentos y de temperatura; Guevara-Guillen, 2011; Obeso-Nieblas et al., 2007). En contraste, durante la temporada fría la temperatura superficial es baja ( $\sim 20^\circ\text{C}$ ), hay menor estratificación, hundimiento de la termoclina, alta concentración de nutrientes y una marcada capa de mezcla (Guevara-Guillen, 2011;

Obeso-Nieblas et al., 2007; Villaseñor-Casales, 1979). Resulta necesario destacar que el área de estudio presenta efectos por el fenómeno de El Niño Oscilación del Sur, caracterizado por cambios en la dirección del viento, aumento en la temperatura superficial del mar, intensa estratificación de la columna de agua (menor mezcla), así como baja productividad biológica (Herrera-Cervantes et al., 2020; Herrera-Cervantes et al., 2023).

La zona marina fue decretada como Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo (PNZMAES) en el 2007 con el fin de proteger y restaurar las condiciones ambientales para gestionar holísticamente el aprovechamiento de los recursos (CONANP, 2014). Aunado a ello, en el 2018 este Parque Nacional fue incluido en la Lista Verde de Áreas Protegidas y Conservadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por *International Union for Conservation of Nature*), lo cual derivó de la colaboración entre pescadores ribereños, académicos, organizaciones civiles y autoridades federales (IUCN, 2023).

El PNZMAES presenta una superficie total de 486.54 km<sup>2</sup> (CONANP, 2000; CONANP, 2014; Figura 2) que incluye zonas núcleo (6.66 km<sup>2</sup>) en donde se realizan actividades de preservación y se prohíbe la pesca (los sitios de estudio Punta Lobos y Los Islotes se encuentran bajo este régimen de protección), y zonas de amortiguamiento (479.88 km<sup>2</sup>) en las cuales se permite la pesca ribereña (anzuelo y línea) y deportiva (CONANP, 2014), además de otras actividades que se establecen con base a categorías de uso el aprovechamiento sustentable (el sitio de estudio El Bajo de Espíritu Santo se encuentra en esta categoría), el uso tradicional y el uso público (CONANP, 2014).

El presente estudio se realizó en tres sitios del PNZMAES: Punta Lobos, Los Islotes y El Bajo de Espíritu Santo (Figura 2). En cuanto a las características de los sitios, Punta Lobos y El Bajo de Espíritu Santo se ubican en la costa oriental del archipiélago, en donde la pendiente es más pronunciada en comparación con la costa occidental (CONANP, 2014), mientras que Los Islotes se encuentran al norte del archipiélago. Los sitios de estudio presentan en su mayoría hábitats formados por parches de grandes rocas y paredes verticales (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Richert et al., 2017; Silva-Montoya et al., en prensa). Para el caso de Los Islotes y Punta Lobos, se ha reportado que son sitios con ecosistemas rocosos y parches arenosos que son utilizados para reproducción y refugio por diversas especies de vertebrados e invertebrados (CONANP, 2014). Por su parte, el monte submarino El Bajo de Espíritu Santo, se ubica a 16 km al noreste de Los Islotes y destaca por presentar una gran diversidad de peces por su alta productividad primaria, asociada a las surgencias que se presentan cerca de los picos del monte submarino (~ 20 m; Amador-Buenrostro et al., 2003; CONANP, 2014; Trasviña-Castro et al., 2003).



**Figura 2.** Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo señalando: a) localización del ANP en el golfo de California y b) polígono de protección del ANP, nombres de las principales islas e islotes, así como la ubicación de los sitios de muestreo (marcadores negros).

## 2.2 Análisis de las variables ambientales

### 2.2.1 Estructura fisicoquímica de la columna de agua en el PNZMAES

Para caracterizar la estructura fisicoquímica de la columna de agua (< 100 m) del PNZMAES se empleó una sonda multiparámetros (marca YSI, modelo EXO2), mediante la cual se registraron los datos de temperatura (°C), salinidad (psu), concentración de oxígeno ( $\text{mg L}^{-1}$ ), saturación de oxígeno (%) y profundidad (m) en intervalos de 5 y 10 segundos. Los perfiles se realizaron en cada uno de los sitios de muestreo, así como entre sitios, dando un total de 16 lanzamientos en los muestreos de 2021 y 2022. El procesamiento de datos y las gráficas por sitio y temporada de muestreo se realizaron mediante el programa Ocean Data View (ODV; Schlitzer, 2021), considerando solamente los datos a partir del descenso de la sonda.

## 2.2.2 Profundidad mesofótica en el PNZMAES

Para definir la profundidad de la zona mesofótica del PNZMAES, se estimó el coeficiente de atenuación de la luz ( $K_{dPAR}$ ), el cual es una medida que caracteriza la transparencia ya que indica la tasa de descomposición de la radiación fotosintéticamente activa en la columna de agua, por lo cual un alto valor indica alta descomposición/absorción de la luz y rápida disminución de su intensidad. Medir este coeficiente requiere de equipo especializado y costoso, por lo que se han empleado productos satelitales para estimar el  $K_{dPAR}$ . Es importante mencionar que, debido a que este coeficiente se compone por diferentes longitudes de onda del espectro visible, para su estimación es necesario tomar en cuenta las longitudes de onda del color azul a verde (490 nm) que penetran a mayor profundidad (Valiela, 2015).

Con base en lo anterior, se obtuvieron los datos de turbidez del agua ( $K_{d490}$ ) del Servicio de Vigilancia Marina Copernicus a una resolución temporal mensual y espacial de 4 km. El producto forma parte del nivel 4 (L4), en donde se aplicó una interpolación mensual para rellenar información no disponible. Adicionalmente, cuenta con una serie de tiempo (MY) basada en diferentes sensores, tales como MODIS-Aqua, VIIRS-SNPP, VIRS-JPSS1, OLCI-S3A y OLCI-S3B, que permite analizar la variabilidad interanual (Servicio de Vigilancia Marina Copernicus, s.f.). Para el presente trabajo, se tomaron las coordenadas del golfo de California (24.73 °N, 24.39 °S, -115 °W, -109 °E) y toda la serie de tiempo disponible (1997-2023), y posteriormente, se extrajeron los valores correspondientes al polígono del PNZMAES usando el mapa del Centro Mundial de Vigilancia de la Conservación (UNEP-WCMC y IUCN, 2023).

El intervalo batimétrico de la zona mesofótica del PNZMAES, se estimó con base en la profundidad óptica al 10, 1 y 0.1% de la luz incidente en superficie por medio de la conversión de  $K_{d490}$  al  $K_{dPAR}$ . Para ello, se empleó la ecuación 1 propuesta por Morel et al. (2007), la cual resulta adecuada para el cálculo de este indicador en regiones en donde  $K_{d490}$  promedio es  $< 0.2 \text{ m}^{-1}$  (en el presente estudio se obtuvo un promedio interanual de  $0.09 \pm 0.02$ ):

$$K_{dPAR} = 0.0864 + 0.0884 K_{D490} - 0.00137 [K_{D490}]^{-1} \quad (1)$$

Posteriormente, el límite superior ( $z_{10\%-Z_{1\%}}$ ) e inferior ( $z_{1\%+1-Z_{0.1\%}}$ ) de la zona mesofótica se determinó con base en los valores promedio mensuales de  $K_{dPAR}$  para el periodo de estudio (2018-2022) y las ecuaciones 2, 3 y 4 para estimar la profundidad al 10, 1 y 0.1% de la luz en superficie (Pérez-Castro et al., 2021):

$$z_{10\%} = \frac{2.3}{Kd2} \quad (2)$$

En donde Kd2 representa el valor máximo de  $K_{dPAR}$  mensual calculado.

$$z_{1\%} = \frac{4.6}{(Kd1 + Kd2)/2} \quad (3)$$

En donde Kd1 representa el valor mínimo de  $K_{dPAR}$  mensual calculado.

$$z_{0.1\%} = \frac{6.9}{Kd1} \quad (4)$$

Las profundidades ópticas al 10 y 1% de la luz incidente se consideraron el punto medio y el fondo de la zona eufótica, respectivamente (Kirk, 2011; Read et al., 2015), mientras que al 0.1% se consideró el límite inferior de la zona mesofótica, en donde previos estudios indican que el porcentaje de luz incidente coincide con los registros más profundos de corales zooxantelados (Laverick et al., 2020; Pérez-Castro et al., 2021). El análisis de  $K_{dPAR}$  y la estimación de la profundidad mesofótica, se llevó a cabo mediante el lenguaje de programación R versión 4.1.2 (R Core Team, 2021) y los paquetes ncd4 versión 1.21 (Pierce, 2023), raster versión 3.6-20 (Hijmans et al., 2023), ggplot2 versión 3.4.2 (Wickham et al., 2023a), sf versión 1.0.12 (Pebesma et al., 2023), lubridate versión 1.9.2 (Spinu et al., 2023) y dplyr versión 1.1.0 (Wickham et al., 2023b).

## 2.3 Análisis de la ictiofauna

### 2.3.1 Toma de videos y análisis de imágenes

Para realizar la exploración de los arrecifes del PNZMAES y registrar las especies de peces, se emplearon dos ROVs. En primer lugar, durante junio (temporada fría) y octubre (temporada cálida) de 2021 se utilizó VideoRay Pro4 con la capacidad de sumergirse hasta 300 m de profundidad y está equipado con un sensor

de profundidad (m) y temperatura (°C), compás electrónico de navegación, dos luces LED de 3,600 lúmenes, tres motores de propulsión (dos horizontales y uno vertical), 150 m de cable umbilical, así como una cámara principal frontal con inclinación de  $\pm 160^\circ$  y una cámara secundaria instalada en dirección al fondo marino (GoPro, Inc., modelo HERO 3; especificaciones del vehículo tomadas de Rabadán-Sotelo, 2018 y VideoRay, 2010). Este vehículo se conectó a una fuente eléctrica (marca Yamaha, modelo SINEPOWER PRO) de 2,000 watts para llevar a cabo los muestreos.

En segundo lugar, para abril (temporada fría) y octubre (temporada cálida) de 2022 se utilizó un BlueRov2 que es capaz de sumergirse hasta 100 m de profundidad y cuenta con un sensor de profundidad (m) y temperatura (°C; Blue Robotics Bar30), brújula, seis motores de propulsión (cuatro horizontales y dos verticales), cuatro luces LED de 1,500 lúmenes, 150 m de cable, así como una cámara integrada con dirección al frente con inclinación de  $\pm 180^\circ$  (Raspberry Pi v2 de 8MP, con una resolución de 1080p) y otra instalada en dirección al fondo marino de (GoPro, Inc., modelo HERO 3 y HERO 4). Este vehículo opera con baterías de litio de 14.8 V y su duración depende del esfuerzo al que se someta, sin embargo, en modo “Manual” a una velocidad del 25% (aproximadamente 1.58 km/h) permitió dos horas de inmersión. Las especificaciones del vehículo se tomaron de Blue Robotics (2023).

La duración de las inmersiones en ambos vehículos varió entre 20 y 60 minutos, lo que se debió a que las corrientes acarrearán al vehículo fuera del sitio de muestreo, por lo que era necesario subirlo a la embarcación y regresar al sitio para continuar con las grabaciones. De tal forma que, en cada sitio se realizaron varias inmersiones de diferente duración, pero el tiempo de muestreo total fue de aproximadamente 60 minutos. Posteriormente, las grabaciones de ambas cámaras (ROV y GoPro), fueron sincronizadas y cortadas cada cinco minutos a partir de que el vehículo alcanzó el fondo. Cada sección de cinco minutos se tomó como una réplica de cada sitio y entre cada una se mantuvo un minuto de separación para asegurar que fueran independientes de las anteriores y así evitar la pseudo replicación (Hurlbert, 1984).

Cada unidad de muestreo (i. e. video-transecto de cinco minutos) recibió una clave de acuerdo con el acrónimo del sitio, tipo de cámara, fecha y número de réplica. Durante el trabajo de campo, se obtuvo un total de 94 video-transectos correspondientes a  $\sim 7.83$  horas de video para 2021, y 95 videos ( $\sim 7.92$  horas) para el muestreo de 2022, los cuales fueron analizados en el reproductor universal de música y video CyberLink Power DVD 17 debido a las herramientas disponibles en cada fotograma. Cabe destacar que, en algunos de los sitios sólo se contó con las grabaciones de una de las dos cámaras, por lo que se procesaron únicamente esos videos para evitar eliminar unidades de muestreo.

### 2.3.2 Riqueza y abundancia de peces

En cada uno de los 189 video-transectos obtenidos se identificaron los peces observados dentro del campo visual de las cámaras de video al mínimo taxón posible usando la guía de identificación de Robertson y Allen (2015) para las especies del Pacífico Oriental Tropical. El elenco sistemático se construyó a partir del orden filogenético de Nelson (2016) y, posteriormente, se revisó la validez de los nombres científicos y sus respectivos autores en el catálogo de peces de Eschmeyer (Fricke et al., 2023). Es importante mencionar que no se registraron las especies ni sus abundancias cuando el vehículo fue arrastrado por la corriente, o cuando los organismos se observaron de manera paralela al vehículo y ya se tenía el registro de dichas especies. Con base en los datos obtenidos, se calcularon los indicadores de riqueza de especies (S) y abundancia (N) por video-transecto.

La riqueza de especies (S) se refiere al número de especies presentes en una muestra (Moreno, 2001; Whittaker, 1972). Este es uno de los indicadores ecológicos más utilizados para evaluar la diversidad alfa, ya que sólo se basa en la presencia de las especies (Halffter y Moreno, 2005; Moreno, 2001). En cuanto a la abundancia, este indicador se refiere al número de individuos presentes en una muestra (Magurran y McGill, 2011).

### 2.3.3 Diversidad funcional de los ensamblajes de peces

Para calcular los indicadores funcionales, se compiló la información de seis atributos considerados proxies de los papeles ecológicos de cada especie y que se encuentran disponibles en bases de datos (Fishbase; Froese y Pauly, 2022) y publicaciones de la región de estudio (Olivier et al., 2018; Ramírez-Ortiz et al., 2020; (Silva-Montoya et al., en prensa). A continuación, se presentan los atributos biológicos considerados junto con las posibles funciones asociadas:

- a) La talla máxima es utilizada para determinar la cantidad de energía que requieren las especies (relaciones presa-depredador), su capacidad de desplazamiento, así como su tolerancia térmica (Mouillot et al., 2014; Papastamatiou et al., 2015; Luiz et al., 2013). Por ejemplo, se ha documentado que los peces tienden a ser más grandes conforme aumenta la profundidad, lo que se asocia a mayor resistencia contra corrientes (Myers et al., 2019).

- b) La movilidad de las especies está relacionada con los requerimientos energéticos de cada una, por lo que, la cantidad de energía que requiere una especie sedentaria no será la misma a la que demanda una especie altamente móvil (Mouillot et al., 2014). La información de este atributo también permite hacer inferencias sobre el desempeño del nado (tipo de aleta caudal), así como la capacidad de desplazamiento vertical (arrecifes someros y mesofóticos) y horizontal (hábitats disponibles) de las especies (Bridge et al., 2016; Villéger et al., 2017). De esta forma, se esperaría que especies con alta movilidad presenten amplia distribución horizontal y vertical, así como una aleta caudal de tipo lunada que eficiente el nado.
- c) La posición en la columna de agua puede determinar el papel de la especie en la transferencia de nutrientes entre estratos de profundidad (Mouillot et al., 2014; Villéger et al., 2017). En este caso, se considera que especies bentopelágicas y pelágicas en la columna de agua presentan mayor participación en la transferencia de energía entre la zona somera y mesofótica, en comparación con especies bentónicas (Papastamatiou et al., 2015; Villéger et al., 2017).
- d) El grado de agregación de las especies presenta un efecto en el aprovechamiento los recursos alimenticios (ciclo de nutrientes) y en las estrategias contra la depredación (Mouillot et al., 2014; Villéger et al., 2017). Con relación a la disponibilidad de alimento, se ha observado que la formación de grandes grupos sirve tanto para defender como para aprovechar recursos (Foster, 1985; Holland et al., 2021). En cuanto a las estrategias de protección contra la depredación, una de las más comunes es la formación de cardúmenes para prevenir el ataque de un depredador (Helfman et al., 2009). Aunque no se ha reportado un patrón particular en arrecifes mesofóticos, se han asociado agregaciones de peces sobre estructuras complejas (arrecifes naturales y artificiales) que proveen alimento y sitios de reproducción (Holland et al., 2021; Sala et al., 2003; Streich et al., 2017)
- e) La dieta indica con qué componentes de la red trófica interactúa una especie y cuál es su participación en el ciclo de los nutrientes (v. g. remineralización; Mouillot et al., 2014; Villéger et al., 2017). Por ejemplo, la mayoría de los estudios han reportado la disminución de especies herbívoras conforme aumenta la profundidad asociada a la disminución de organismos fotosintéticos como efecto de la atenuación de la luz, mientras que especies planctívoras son más comunes en arrecifes mesofóticos atribuido a la alta abundancia de plancton (Bridge et al., 2016; Thresher y Colin, 1986).

- f) El periodo de actividad juega un papel importante en el control energético y la relación de las especies en la cadena alimentaria, así como de la disponibilidad de alimento (Mouillot et al., 2014; Villéger et al., 2017). Tal es el caso de los peces herbívoros que son exclusivamente diurnos, mientras que la mayoría de las especies carnívoras se consideran nocturnas (Helfman et al., 2009). Bajo este contexto, se presume que la presencia de especies con hábitos nocturnos aumenta a mayor profundidad debido a la reducida disponibilidad de luz y depredación (Bridge et al., 2016).

**Tabla 1.** Atributos que se emplearon como proxies de funciones para las especies de peces registradas en el PNZMAES. Talla máxima, movilidad, grado de agregación y posición vertical se representaron con caracteres numéricos, mientras que periodo de actividad y dieta con caracteres alfabéticos.

Atributo	Categoría	Clave alfanumérica
<b>Talla máxima</b>	0 – 7	1
	7.1 – 15	2
	15.1 – 30	3
	30.1 – 50	4
	50.1 -80	5
	80 cm <	6
<b>Movilidad</b>	Sedentaria/movilidad baja	1
	Especie móvil dentro de un arrecife	2
	Especie errante entre arrecifes	3
	Especie ampliamente móvil	4
<b>Periodo de actividad</b>	Diurno	D
	Nocturno	N
<b>Grado de agregación</b>	Solitario	1
	Pareja	2
	Cardumen pequeño	3
	Cardumen grande	4
<b>Posición vertical</b>	Bentónico	1
	Bentopelágico	2
	Pelágico	3
<b>Dieta</b>	Herbívoro/detrívoro	HD
	Invertívoro de organismos sésiles	IS
	Invertívoro de organismos móviles	IM
	Planctívoro	Pk
	Piscívoro	FC
	Omnívoro	OM

Los atributos se registraron con número en el caso de aquellos cuya categoría tiene relación con otra (talla, movilidad, grado de agregación y posición vertical) o con letras en el caso de los atributos independientes (dieta y periodo de actividad; Tabla 1). Al conjuntar la información de atributos se generó una clave alfanumérica (v. g. 32D42Pk) que se define como entidad funcional (FE por *functional entity*) y que se integra por una o varias especies (Mouillot et al., 2013; Mouillot et al., 2014). Con base en esta información

se calculó el número de FEs por video-transecto, que corresponde al total de combinaciones únicas de atributos presentes en cada unidad de muestreo (Mouillot et al., 2014).

Para la estimación de los índices funcionales, sólo se consideraron aquellos video-transectos cuyo número de especies fue mayor al número de los atributos empleados ( $S > 6$ ), de lo contrario, los índices de riqueza y divergencia funcional no pueden ser calculados (Laliberté y Legendre, 2010; Villéger et al., 2008). Así, la matriz de atributos (nominales y ordinales) por especie se transformó en una matriz de similitud cuantitativa por medio del coeficiente de distancia de Gower, que permite comparar variables numéricas y categóricas y les da igual peso (Gower, 1971; Palacio et al., 2020). Dicha matriz se obtuvo mediante la función *funct.dist()* del paquete mFD versión 1.0.3 (Magneville et al., 2022).

Posteriormente, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA por *Principal Coordinate Analysis*) para transformar las distancias obtenidas del coeficiente de Gower en coordenadas (manteniendo la variabilidad de los datos originales; Legendre y Legendre, 2012). Las coordenadas por FE se utilizaron para construir el espacio funcional de acuerdo con el modelo de Cornwell et al. (2006) denominado marco convexo, en donde los vértices más externos (que representan los atributos más atípicos) definen el perímetro del espacio funcional (Mouchet et al., 2010; Villéger et al., 2008). El número de coordenadas empleadas para una buena representación del espacio original fue seleccionado con base en los criterios de Mouillot et al. (2021), el cual resultó en cinco dimensiones. Sin embargo, se emplearon cuatro dimensiones porque no hubo un gran cambio en el porcentaje de varianza explicada entre cuatro (75-78%) y cinco dimensiones (83-85%; Magneville et al., 2022). Con base en la selección de estas cuatro coordenadas, se calcularon los siguientes índices funcionales:

Riqueza funcional (FRic): indica el espacio ocupado por las especies presentes dentro de un ensamblaje en proporción al volumen total. Mediante este índice se describe la distribución de las FEs en el espacio funcional considerando solamente la presencia de las especies (Mouchet et al., 2010; Schleuter et al., 2019; Villéger et al., 2008).

Originalidad funcional (FOri): representa el aislamiento de las especies en el espacio funcional ponderado por su abundancia, es decir, indica qué tan diferente es cada FE con respecto a su FE más cercana, por lo que permite cuantificar el efecto de los cambios en la presencia y abundancia de las FEs sobre la redundancia funcional del ensamblaje (De Bello et al., 2021; Mouillot et al., 2013).

Divergencia funcional (FDiv): describe la distancia promedio de cada FE con respecto al centro del espacio funcional ponderado por la abundancia. Mediante su cálculo (que presenta valores de 0 a 1), es posible detectar el efecto de los cambios en la distribución de la abundancia entre las FEs presentes, así como sobre la representación de los atributos atípicos o comunes en un ensamblaje (Mouillot et al., 2013; Villéger et al., 2008).

#### 2.3.4 Variabilidad temporal en la diversidad de peces de arrecifes mesofóticos

Para evaluar las variaciones temporales en la diversidad taxonómica y funcional de peces en arrecifes profundos del PNZMAES, se analizaron los registros de las especies y su abundancia en los video-transectos realizados a profundidades > 22 m (límite entre la zona somera y mesofótica bajo condiciones óptimas calculado en el presente estudio) de cuatro muestreos con ROVs: el trabajo publicado por Hollarsmith et al. (2020) en el que realizaron muestreos en octubre 2018, Silva-Montoya et al. (en prensa) cuyo trabajo de campo se desarrolló en octubre de 2019, así como 71 video-transectos del 2021 (n= 94) y 35 video-transectos del 2022 (n= 95), realizados en el presente estudio (Tabla 2).

**Tabla 2.** Muestreos realizados en arrecifes profundos del PNZMAES mediante ROVs, en donde se muestran los autores y años de muestreo, sitios visitados y número de video-transectos procesados para el análisis de cambios temporales en la diversidad de peces.

Estudio	Punta Lobos	Los Islotes	El Bajo de Espíritu Santo
Hollarsmith et al. (2020)	12	5	4
Silva-Montoya et al. (en prensa)	2	0	4
Presente estudio 2021	23	25	22
Presente estudio 2022	19	5	11

A partir de los registros de la abundancia por especie y la información de atributos biológicos, se calcularon los indicadores ecológicos (S, N, FRic, FOr y FDiv) por video-transecto. Posteriormente, se realizaron las pruebas de Shapiro-Wilk y de Bartlett para probar la normalidad y homocedasticidad, tomando como

factor el año. Es importante mencionar que la abundancia se transformó a escala logarítmica ( $\ln(N + 1)$ ) para estabilizar la varianza (homocedasticidad) y lograr una distribución simétrica (Borcard et al., 2011; Zar, 2010). Cabe resaltar que, para la estimación de los índices funcionales, se eliminaron 60 video-transectos porque el número de especies registrado fue menor al número de los atributos empleados ( $S < 6$ ).

En los casos en donde ambos supuestos se cumplieron, se realizaron análisis de varianza (ANOVA por *Analysis of Variance*). Para aquellos índices en donde se presentaron diferencias significativas entre años al 95% de confianza ( $\alpha = 0.05$ ) se realizó la prueba *post hoc* de Tukey para tamaños de muestra desbalanceados (Zar, 2010). Estos análisis se llevaron a cabo mediante la función *avov* (integrada en el lenguaje básico de R) y *HSD.test* del paquete *agricolae* 1.3.5 (De Mendiburu, 2021). Si los supuestos de normalidad y homocedasticidad no se cumplieron, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis y la prueba *post hoc* de Dunn, con las correcciones de Bonferroni para tamaños de muestra diferentes (Zar, 2010). Dichos análisis se llevaron a cabo con la función *kruskal.test* (integrada en el lenguaje básico de R) y *kwAllPairsDunnTest* del paquete *PMCMRplus* versión 1.9.6 (Pohlert, 2022).

Los resultados obtenidos se representaron en gráficos de cajas y bigotes usando el paquete *ggplot2*. Además, con el fin de visualizar las diferencias temporales, se construyeron gráficos de histogramas con los indicadores de riqueza de especies (No. spp.), número de FEs (No. FE) y el volumen funcional (%; Vol.) por año. Adicionalmente, se construyeron gráficos del volumen funcional anual en comparación con el volumen global (interanual) en las primeras cuatro dimensiones (Cornwell et al., 2006; Villéger et al., 2008).

### 2.3.5 Comparación de la diversidad de peces entre la zona somera y mesofótica

Para determinar si se presentaron diferencias en la composición íctica entre la zona somera y mesofótica durante el periodo 2021 a 2022, se realizó un análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA por *Permutational Multivariate Analysis of Variance*) a partir de la abundancia por especie en cada video-transecto. Este análisis se basa en la fragmentación geométrica de una medida de disimilitud aplicada a los datos mediante un diseño tipo ANOVA con distribución libre y permutaciones (Anderson, 2017). A través de esta prueba, se estima el valor de pseudo-F y p para probar la hipótesis planteada (Anderson, 2017). En el presente estudio, el PERMANOVA se realizó con los datos de abundancia (transformada a raíz cuarta) por especie en cada video-transecto, a partir de los cuales se realizó una

matriz de disimilitud utilizando el coeficiente de distancia de Bray-Curtis. En este caso, se aplicaron 9,999 permutaciones para probar diferencias entre la variable de interés (zona somera < 22 m y zona mesofótica > 22 m), así como se tomaron en cuenta otras fuentes de variación de los datos como sitio (Punta Lobos, Los Islotes y El Bajo de Espíritu Santo), temporada (cálida y fría) y año (2021 y 2022), al igual que la interacción entre factores. Dicho procedimiento se realizó mediante el programa PRIMER (v6.1.16) y PERMANOVA+ (v1.0.6). Para visualizar estas diferencias, se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS por *Nonmetric multidimensional scaling*) mediante la función *metaMDS* del paquete *vegan* versión 2.6.4 (Oksanen et al., 2022), en donde mayores distancias entre objetos (i. e. video-transectos) representan mayor disimilitud en la composición (presencia de especies y abundancia transformada a raíz cuarta) de sus ensamblajes de peces (Legendre y Legendre, 2012).

Así mismo, se calcularon indicadores ecológicos ( $S$ ,  $\ln(N + 1)$ ,  $FRic$ ,  $FOri$ , y  $FDiv$ ) por video-transecto, a partir de los cuales se realizaron las pruebas de Shapiro-Wilk y F para probar la normalidad y homocedasticidad, tomando como factor la zona. En los casos en los que ambos supuestos se cumplieron, se compararon los grupos mediante una prueba t de Student, mientras que para los indicadores que no cumplieron los supuestos, se realizó la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Zar, 2010). Así mismo, para la estimación de los índices funcionales, se eliminaron 52 video-transectos porque el número de especies registrado fue menor al número de los atributos empleados ( $S < 6$ ). Estos análisis se realizaron mediante las funciones *t.test* y *wilcox.test*, las cuales están integradas en el lenguaje básico de R (R Core Team, 2021), mientras que los resultados obtenidos fueron presentados en gráficos de cajas y bigotes elaborados en el paquete *ggplot2*.

Para determinar si la variabilidad ambiental entre estratos de profundidad presentó un efecto en la diversidad de peces, se realizaron modelos lineales generalizados (GLMs por *Generalized Linear Models*), los cuales permiten analizar diferentes escalas espaciales o temporales, así como datos anidados de distintos tipos (v. g. conteo, binarios; Beckerman et al. 2017; Crawley 2013). Para cada indicador ecológico, se realizó un modelo en donde se tomó como variable de respuesta (excepto para  $Fdiv$  debido a que no se presentaron diferencias estadísticas entre zonas), mientras que como variables explicativas se analizaron factores ambientales como la profundidad (m; obtenida mediante datos del ROV en cada video-transecto), la temperatura (°C) y la concentración de oxígeno disuelto ( $mg\ L^{-1}$ ) que se obtuvieron con la sonda multiparámetros, así como la irradiancia (%) que se estimó con base en los valores calculados de  $K_{dPAR}$  y la ley de Beer (ecuación 5; Valiela, 2015):

$$I_z = I_0 e^{-kz} \quad (5)$$

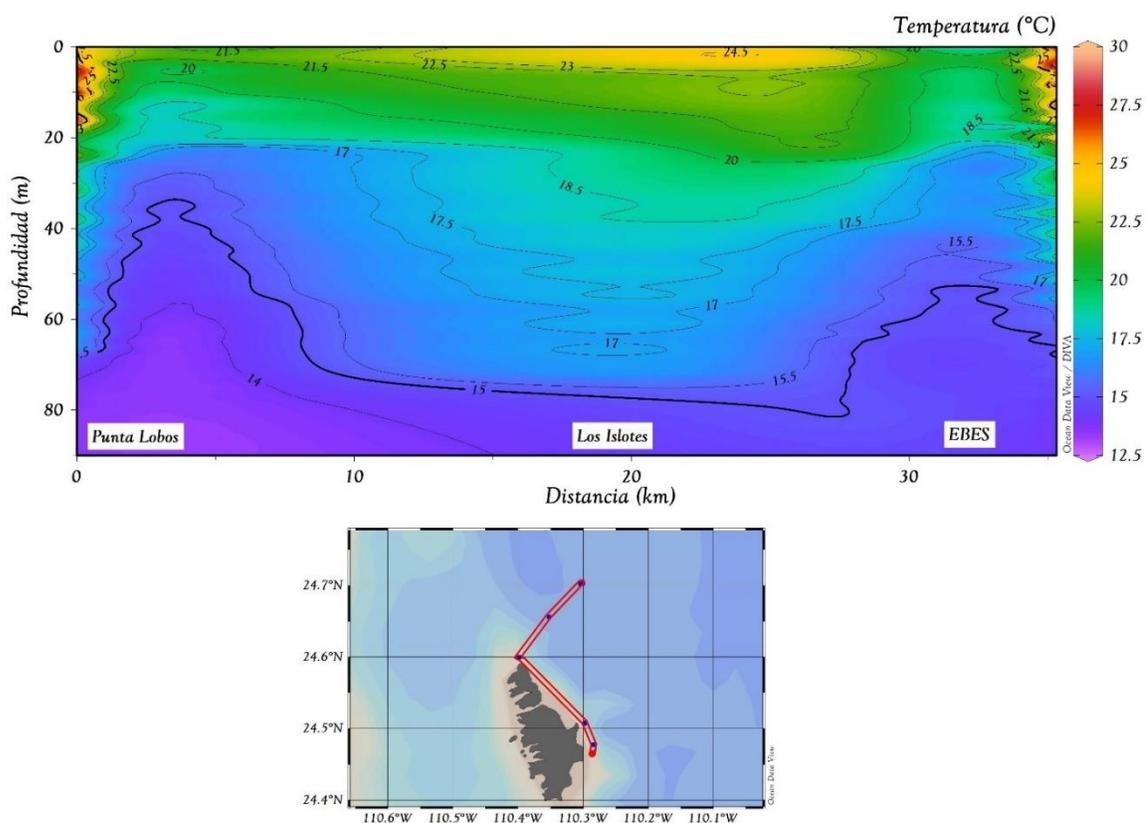
En donde  $I_z$  es la irradiancia a la profundidad  $z$ , determinado como la profundidad media del video-transecto,  $I_0$  es la irradiancia en superficie (100 %) y  $k$  es  $K_{dPAR}$ .

Los GLMs se construyeron usando la función *glm* integrada en el lenguaje básico de R (R Core Team, 2021). Para ello, se consideró una distribución Gaussiana y la robustez de cada uno fue analizada visualmente usando la función *autoplot* del paquete *ggfortify* versión 0.4.16 (Horikoshi et al., 2023). Los resultados se obtuvieron mediante la función *summary* integrada en el lenguaje básico de R (R Core Team, 2021).

## Capítulo 3. Resultados

### 3.1 Análisis de las variables ambientales

#### 3.1.1 Estructura fisicoquímica de la columna de agua en el PNZMAES

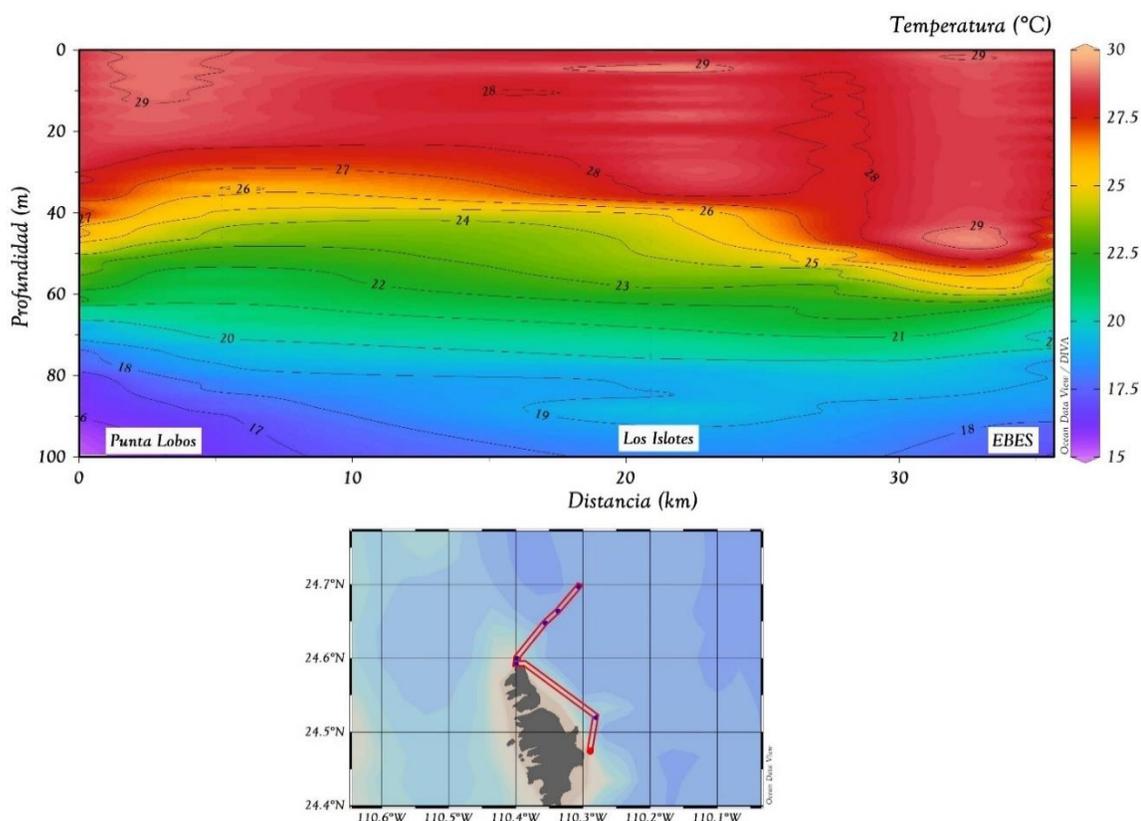


**Figura 3.** Perfil vertical de la temperatura del agua registrada *in situ* durante la temporada fría 2021 y 2022 en los tres sitios muestreados en el PNZMAES. EBES= El Bajo de Espiritu Santo.

En el PNZMAES se registró un intervalo de temperatura entre 28 y 13°C entre los 0 y 100 m de profundidad durante la temporada fría, así como entre 29 y 15°C durante la cálida. Durante la temporada fría, es decir junio de 2021 y abril de 2022, la columna de agua presentó los valores más altos de temperatura en los primeros 25 m de profundidad seguidos de una marcada disminución entre 30 y 50 m de profundidad, principalmente en Punta Lobos y El Bajo de Espiritu Santo, mientras que en Los Islotes la disminución de la temperatura fue paulatina, con valores intermedios (15-20°C) entre 20 y 60 m de profundidad (Figura

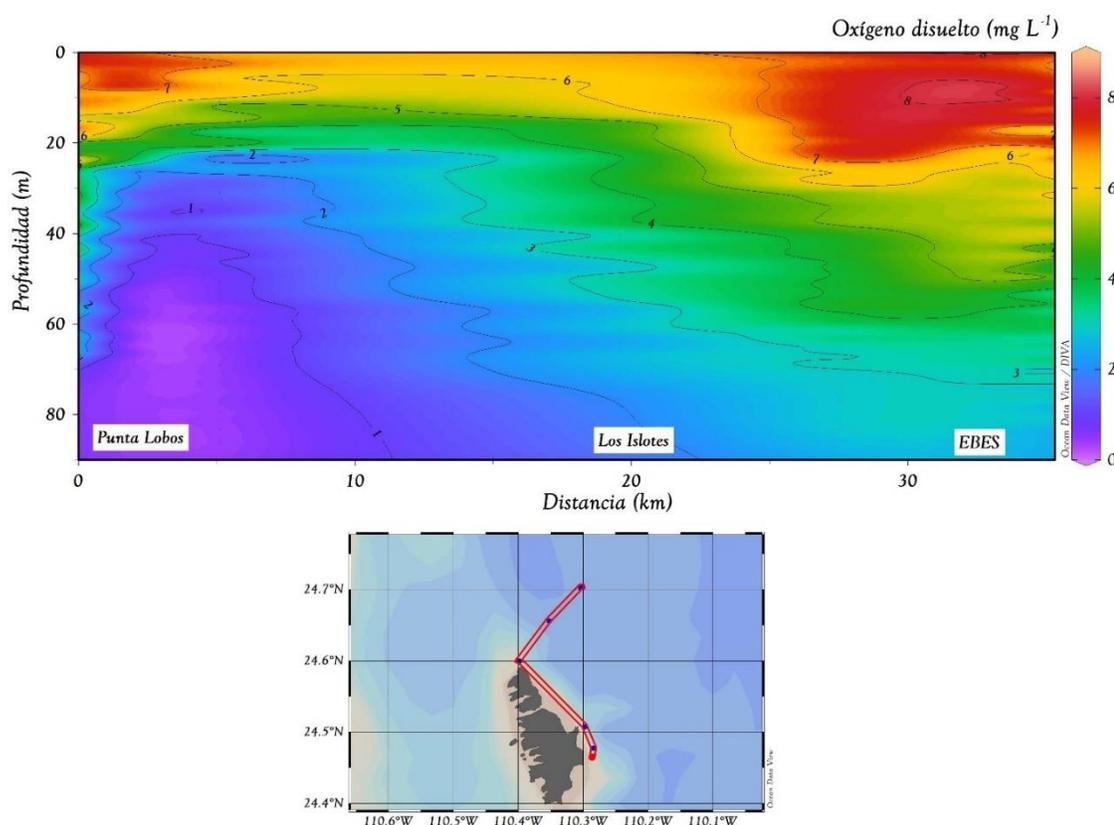
3). Debido a que la disminución más grande de la temperatura con la profundidad se presentó entre los 20 y 60 m, la termoclina se presentó entre estas profundidades (Figura 3; Anexo A).

Así mismo, durante la temporada cálida (mes de octubre de 2021 y 2022; Figura 4) se observó una profunda capa de mezcla, en donde los valores más altos de temperatura se registraron en Punta Lobos y Los Islotes, que presentaron altas temperaturas (29-25°C) desde la superficie hasta los 40 m de profundidad. Debajo se encuentra una marcada termoclina con una disminución drástica de temperatura (24-17°C) entre los 40 y 80 m de profundidad. Por su parte, en el Bajo de Espíritu Santo se registró una capa mezclada cálida más profunda, con altos valores entre la superficie y los 50 m de profundidad (29-22°C), y una marcada termoclina indicada por una disminución de temperatura (22-19°C) entre los 50 m y 100 m. De manera general, los perfiles verticales de la temporada cálida sugieren que la termoclina se encuentra entre los 40 y 70 m de profundidad (Anexo B).



Con respecto a la concentración de oxígeno, en la columna de agua del PNZMAES durante la temporada

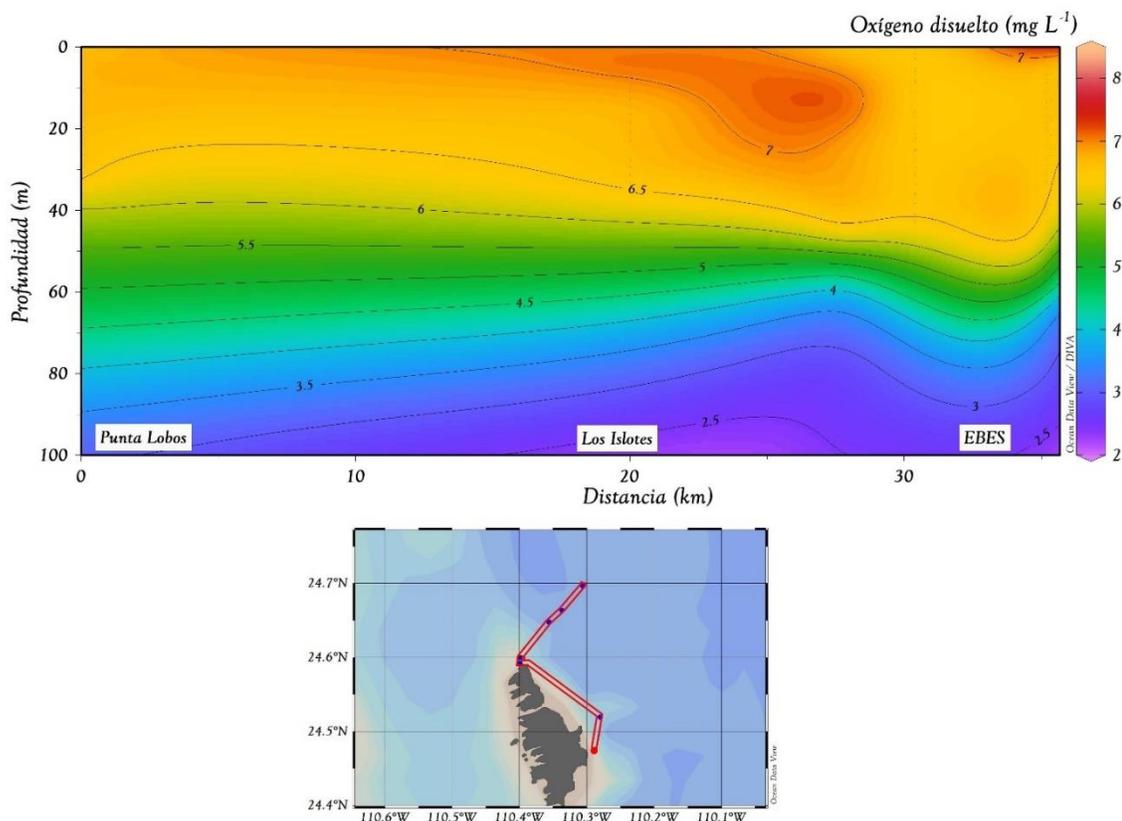
fría se presentaron valores  $> 8 \text{ mg L}^{-1}$  (100%) y cerca de  $0 \text{ mg L}^{-1}$  ( $< 10\%$ ; Figura 5 y Anexo C). El perfil vertical de esta variable mostró un patrón similar al de la temperatura, en donde los valores más altos se encontraron por arriba de los 20 m y, a partir de esta profundidad, la concentración de oxígeno disminuyó lentamente hasta los 80 m en donde se registraron los valores mínimos. De manera puntual, el cambio en la concentración de oxígeno fue más marcado en el sitio de Punta Lobos, en comparación con Los Islotes y El Bajo de Espíritu Santo que presentaron concentraciones de oxígeno altas en los primeros 20 m, seguidos por valores intermedios ( $7\text{-}3 \text{ mg L}^{-1}$ ; 100-40%) entre los 20 y 60 m de profundidad (Figura 5 y Anexo C). Este patrón sugiere que el cambio en la concentración de oxígeno (i. e. oxiclina) es menos marcado en los sitios norteños del PNZMAES, en comparación con Punta Lobos que se ubica en el centro del archipiélago.



**Figura 5.** Perfil vertical de la concentración de oxígeno registrada *in situ* durante la temporada fría 2021 y 2022 en los tres sitios muestreados en el PNZMAES. EBES= El Bajo de Espíritu Santo.

La concentración de oxígeno durante la temporada cálida presentó una estructura similar al de la temperatura y el intervalo de valores fue entre  $8$  y  $2 \text{ mg L}^{-1}$  (Figura 6). Los valores más altos se ubicaron por arriba de los 40 m de profundidad ( $7\text{-}6 \text{ mg L}^{-1}$ ), los valores intermedios se presentaron entre los 40 m

y 70 m aproximadamente ( $6-4 \text{ mg L}^{-1}$ ), mientras que los valores mínimos se presentaron entre los 70 m y 100 m ( $< 4 \text{ mg L}^{-1}$ ). Es importante resaltar que se observaron dos núcleos subsuperficiales de alta concentración de oxígeno ( $> 7 \text{ mg L}^{-1}$ ) ubicados entre Los Islotes y El Bajo de Espíritu Santo (profundidad  $\sim 10-20 \text{ m}$ ), así como sobre el monte submarino Bajo de Espíritu Santo (profundidad  $\sim 30-40 \text{ m}$ ; Anexo D). A nivel general, los perfiles de concentración de oxígeno en la columna de agua del PNZMAES sugieren que la oxiclina se encuentra entre los 40 y 70 m.

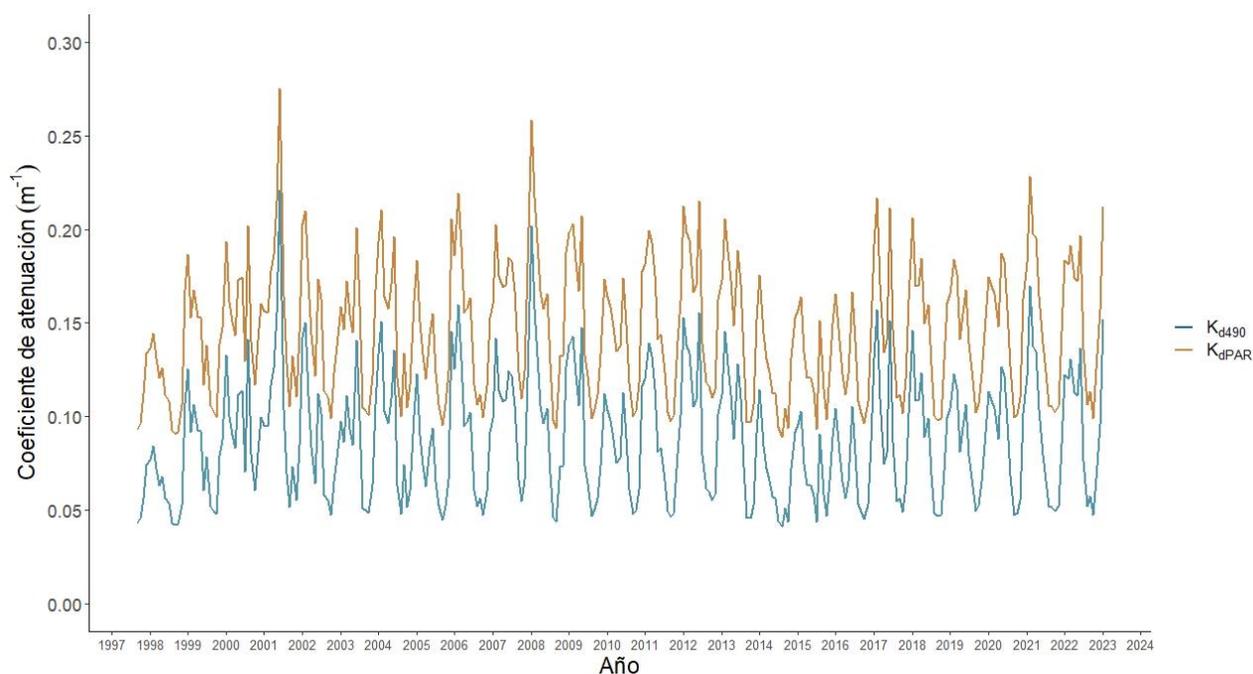


### 3.1.2 Profundidad mesofótica en el PNZMAES

Durante el periodo de 1997 a 2023, el coeficiente  $K_{d490}$  (i. e. turbidez del agua) en el PNZMAES presentó un promedio de  $0.09 \pm 0.02 \text{ m}^{-1}$  (promedio  $\pm$  desviación estándar), mientras que  $K_{dPAR}$  (i. e. tasa de absorción de la luz) presentó una media de  $0.15 \pm 0.08 \text{ m}^{-1}$ . Debido a que altos valores representan la fracción de luz que se pierde por metro en el gradiente de profundidad, los resultados sugieren que para el caso de  $K_{d490}$ , el espectro visible que corresponde a la luz azul y verde en la columna de agua se absorbe de manera exponencial a una tasa de 9% por metro. De manera similar, el valor promedio de  $K_{dPAR}$  sugiere

que, por cada metro, la penetración de la radiación fotosintéticamente activa se descompone 15%. En ambos casos se observó un comportamiento estacional, en donde los valores más altos de ambos coeficientes se presentaron en la temporada fría, principalmente los meses de enero a marzo, mientras que los valores más bajos se registraron durante la temporada cálida, particularmente en los meses de agosto a octubre (Figura 7).

En cuanto a la profundidad óptica, en la Tabla 2Tabla 3 se muestra el intervalo de  $K_{dPAR}$  (calculado a partir del producto de los sensores remotos) empleado para determinar la profundidad al 10, 1 y 0.1% de la radiación incidente en superficie, así como el intervalo de profundidad del límite superior e inferior de la zona mesofótica para cada uno de los meses durante el periodo de muestreo (2018-2022) en la región del PNZMAES. Estos resultados indican que los límites de la zona mesofótica varían a lo largo del año debido a las diferencias en la penetración de la luz, resultando en intervalos de 10-12 m hasta 42 m en la temporada fría, así como 18-22 m hasta 70 m en la temporada cálida.



**Figura 7.** Variación interanual del coeficiente de atenuación de la luz a 490 nm ( $K_{d490}$ ; línea azul) y de la radiación fotosintéticamente activa ( $K_{dPAR}$ ; línea naranja) durante el periodo de 1997 a 2023 en el PNZMAES. Los valores registrados mediante sensores remotos corresponden al primer día del mes de cada año.

**Tabla 3.** Estimaciones de los límites superior e inferior de la zona mesofótica en el PNZMAES, con base en el coeficiente de atenuación de la radiación fotosintéticamente activa ( $K_{dPAR}$ ) registrado durante el periodo 2018-2022 mediante sensores remotos. Filas en negritas indican los meses de mayor y menor absorción de la luz en la región de estudio.

Mes	Intervalo $K_{dPAR}$ ( $m^{-1}$ )	Límite superior $Z_{10\%-Z_{1\%}}$ (m)	Límite inferior $Z_{1\%} + 1-Z_{0.1\%}$ (m)
<b>Enero</b>	<b>0.17-0.21</b>	<b>11-25</b>	<b>26-42</b>
<b>Febrero</b>	<b>0.17-0.23</b>	<b>10-23</b>	<b>24-41</b>
<b>Marzo</b>	<b>0.17-0.20</b>	<b>12-25</b>	<b>26-42</b>
Abril	0.14-0.20	12-28	29-51
Mayo	0.14-0.19	12-28	29-49
Junio	0.14-0.21	11-26	27-50
Julio	0.12-0.16	15-33	34-57
<b>Agosto</b>	<b>0.10-0.13</b>	<b>18-40</b>	<b>41-68</b>
<b>Septiembre</b>	<b>0.10-0.11</b>	<b>20-44</b>	<b>45-70</b>
<b>Octubre</b>	<b>0.10-0.11</b>	<b>22-45</b>	<b>46-70</b>
Noviembre	0.11-0.13	18-39	40-65
Diciembre	0.15-0.16	14-30	31-47

### 3.2 Análisis de la ictiofauna

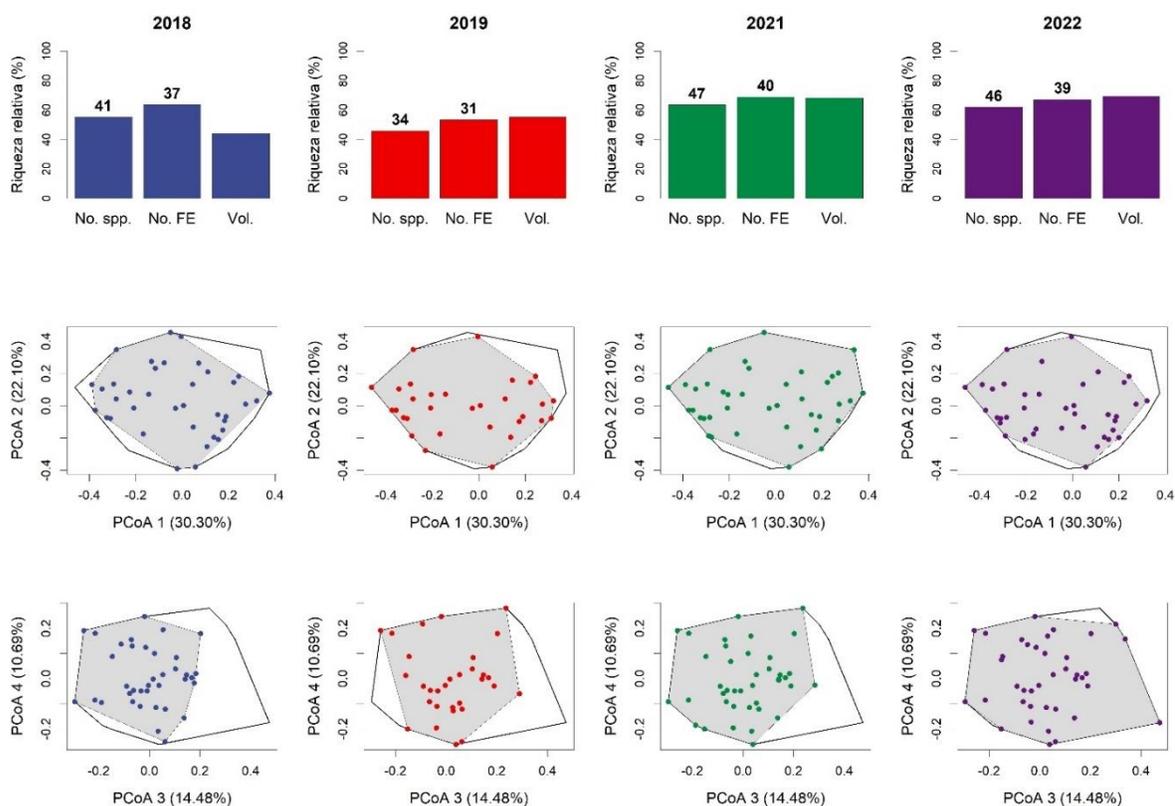
A partir de los 216 video-transectos realizados en la zona somera y mesofótica del PNZMAES durante el periodo 2018-2022, se registraron 103 especies correspondientes a 68 géneros y 38 familias de las clases de Chondrichthyes (peces cartilagosos; diez especies) y Osteichthyes (peces óseos; 93 especies). De estas 103 especies, 57 especies (62.64%) se comparten entre zonas, mientras que 24 especies son exclusivas de la zona somera y 22 especies sólo se presentaron en la zona mesofótica. En los arrecifes de la zona somera se identificaron tres especies de la clase Chondrichthyes (una de ellas sólo a nivel de género), mientras que de los peces óseos se identificaron 81 especies (diez sólo hasta nivel de género), pertenecientes a 28 familias y 15 órdenes. En cuanto a los arrecifes de la zona mesofótica, se identificaron nueve especies de peces cartilagosos (una sólo hasta nivel de género), pertenecientes a seis familias y cinco órdenes, mientras que de la clase Osteichthyes se identificaron 79 especies (nueve sólo hasta nivel de género), que corresponden a 28 familias y 14 órdenes (Anexo E).

Con respecto a los atributos biológicos, las especies presentes en los arrecifes someros se agruparon en 62 FEs. En este estrato, las especies presentaron en su mayoría categorías de talla mediana a grande (> 15 cm), alta movilidad (dentro y entre arrecifes), actividad diurna, solitarias, posición bentónica, y dietas invertívora de especies móviles y piscívora (v. g. *Mycteroperca rosacea* y *Balistes polylepis*; Anexo E). De manera similar, en los arrecifes mesofóticos se registraron 58 FEs caracterizadas por presentar

principalmente tallas medianas a grandes (> 7.1 cm), alta movilidad (dentro y entre arrecifes), actividad diurna, solitarias, posición bentónica, y dieta piscívora (v. g. *Paralabrax maculatofasciatus* y *Haemulon sexfasciatum*).

### 3.2.1 Variabilidad temporal en la diversidad de peces de arrecifes mesofóticos

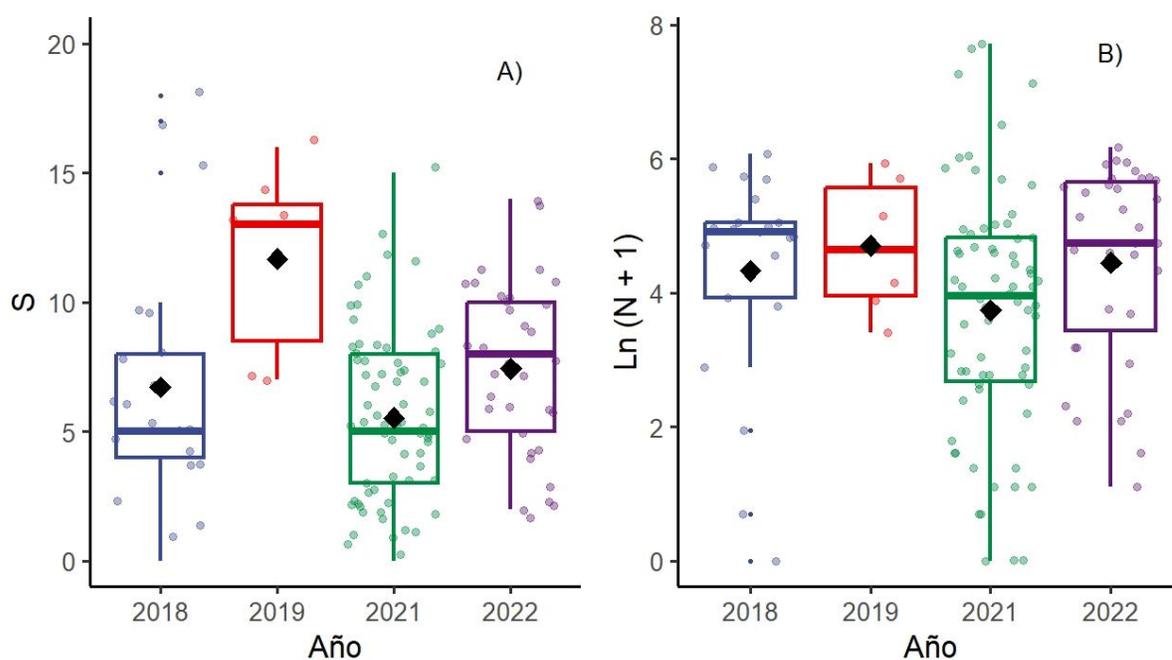
Con respecto a la variabilidad temporal de la riqueza total de especies (No. spp.), número de FEs (No. FE) y volumen funcional (Vol.; Figura 8), se observaron cambios en No. spp. entre años, con valores mínimos de 34 especies en el 2019 y máximos de 47 especies en el 2021. Derivado de estos cambios, el No. FE y el Vol. también aumentó con respecto al tiempo, aunque este incremento no fue proporcional debido a que, el hecho de registrar más especies y FEs no implica que éstas presenten atributos extremos que den como consecuencia el aumento de Vol., el cual se mantuvo > 40%.



**Figura 8.** Indicadores funcionales de la ictiofauna de arrecifes mesofóticos en el PNZMAES durante el periodo 2018-2022. En la primera fila se presentan histogramas de la riqueza de especies (No. spp.), número de entidades funcionales (No. FE) y porcentaje del espacio funcional ocupado (Vol.; valor absoluto desplegado en la parte superior de cada barra). Las siguientes dos filas representan la distribución de las FEs en los ejes 1 y 2 y ejes 3 y 4 del espacio funcional construido a partir del PCoA. El volumen funcional total en el periodo de muestreo está enmarcado en color negro, mientras que el volumen funcional por año se presenta con fondo gris.

La riqueza de especies ( $S$ ) promedio fue de  $6.50 \pm 3.91$  especies por video-transecto (Figura 9A). Mediante la prueba ANOVA se registraron diferencias significativas entre años ( $F_{3, 128} = 6.28$ ,  $p < 0.001$ ), debido a la presencia de dos grupos identificados mediante la prueba Tukey: el primer grupo integrado únicamente por 2019 con altos valores de riqueza de especies ( $11.70 \pm 3.78$  especies/video-transecto), mientras que el otro grupo estuvo compuesto por el 2018, 2021 y 2022 con bajos valores ( $< 8$  especies/video-transecto).

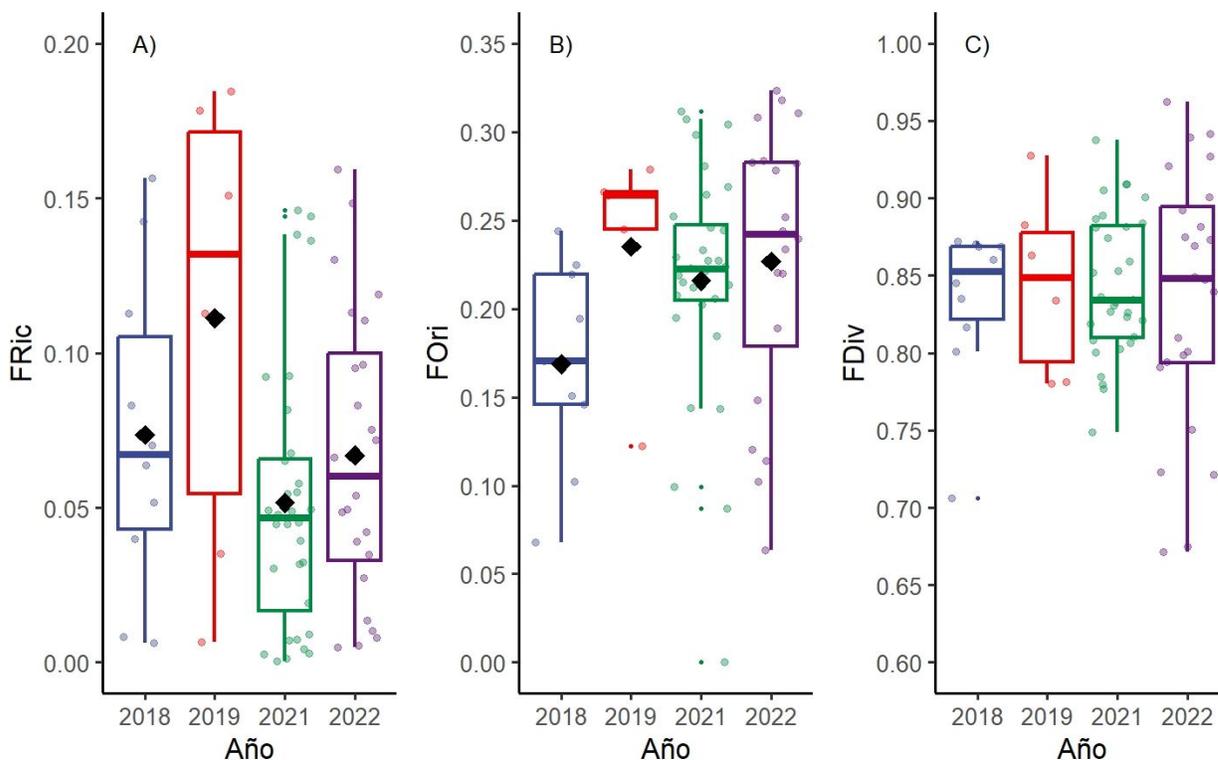
En cuanto a la abundancia de peces ( $\ln(N + 1)$ ), se observó un promedio de  $4.06 \pm 1.69$  individuos/video-transecto, y mediante la prueba estadística se determinó que no hubo diferencias significativas entre años ( $F_{3, 128} = 1.98$ ,  $p > 0.05$ ). Cabe mencionar que los valores presentados en la Figura 9B corresponden a valores transformados, por lo que en la escala original los valores promedio son de  $75.94 \pm 5.15$  individuos/video-transecto para el 2018,  $109.95 \pm 2.83$  individuos/video-transecto para el 2019,  $42.10 \pm 6.17$  individuos/video-transecto para el 2021, y  $85.63 \pm 4.31$  individuos/video-transecto para el 2022.



**Figura 9.** Gráfico de cajas y bigotes para A) la riqueza de especies ( $S$ ) y B) el logaritmo de la abundancia ( $\ln(N + 1)$ ) de peces registrados por video-transecto en los arrecifes mesofóticos del PNZMAES durante el periodo 2018-2022. El rectángulo (caja) representa el intervalo intercuartil, las líneas verticales (bigotes) se extienden hasta los valores máximos y mínimos, la línea horizontal dentro de la caja representa la mediana y los puntos extremos sólidos y pequeños representan los valores atípicos. El diamante representa la media para los índices que se realizó un ANOVA.

Con respecto a la diversidad funcional (Figura 10), la riqueza funcional ( $FRic$ ) presentó valores promedio de  $0.06 \pm 0.05$ , con diferencias estadísticas entre años ( $F_{3, 68} = 2.77$ ,  $p = 0.04$ ; Figura 10A). La prueba *post*

*hoc* determinó tres agrupaciones: la primera compuesta por el 2019 con altos valores ( $0.11 \pm 0.08$ ), la segunda compuesta por el 2018 y 2022 con valores intermedios ( $0.07 \pm 0.05$ ) y la tercera constituida por el 2021 con bajos valores ( $0.05 \pm 0.04$ ). Dado que este indicador señala el espacio funcional delimitado por las FEs con atributos extremos, cambios significativos a través de los años implican ganancia o pérdida de FEs con características distintas al resto del ensamblaje.



**Figura 10.** Gráfico de cajas y bigotes para A) riqueza funcional (FRic), B) originalidad funcional (FOri) y C) divergencia funcional (FDiv) registrada por video-transecto en los arrecifes mesofóticos del PNZMAES durante el periodo 2018-2022. El rectángulo (caja) representa el intervalo intercuartil, las líneas verticales (bigotes) se extienden hasta los valores máximos y mínimos, la línea horizontal dentro de la caja representa la mediana y los puntos extremos sólidos y pequeños representan los valores atípicos. El diamante representa la media para los índices que se realizó un ANOVA.

En cuanto a la originalidad funcional (FOri; Figura 10B), se aceptó la hipótesis nula ( $F_{3, 68} = 2.07, p > 0.05$ ), es decir, no se presentaron diferencias significativas entre los cuatro años de muestreo. Estos resultados sugieren que las abundancias de cada FE y la distancia con respecto a la FE más cercana son similares entre años, por lo que la redundancia funcional se mantiene a través del tiempo. Los valores promedio más altos se registraron durante el 2019 ( $0.26 \pm 0.08$ ), seguido por el 2022 ( $0.25 \pm 0.09$ ), el 2021 ( $0.22 \pm 0.07$ ) y el 2018 ( $0.19 \pm 0.08$ ).

De manera similar a F<sub>Ori</sub>, mediante la prueba de Kruskal-Wallis se determinó que la divergencia funcional (F<sub>Div</sub>; Figura 10C) no presentó diferencias significativas entre los cuatro años ( $H= 0.10$ ,  $p> 0.05$ , g. l.= 3), ya que de 2018 a 2022 se registraron valores promedio de 0.8. Este hecho indica que la distribución de la abundancia entre las distintas FEs se mantuvo durante el periodo de estudio. Con base en la similitud observada para la mayoría de los indicadores ecológicos calculados entre años, se acepta la hipótesis temporal planteada en el presente estudio.

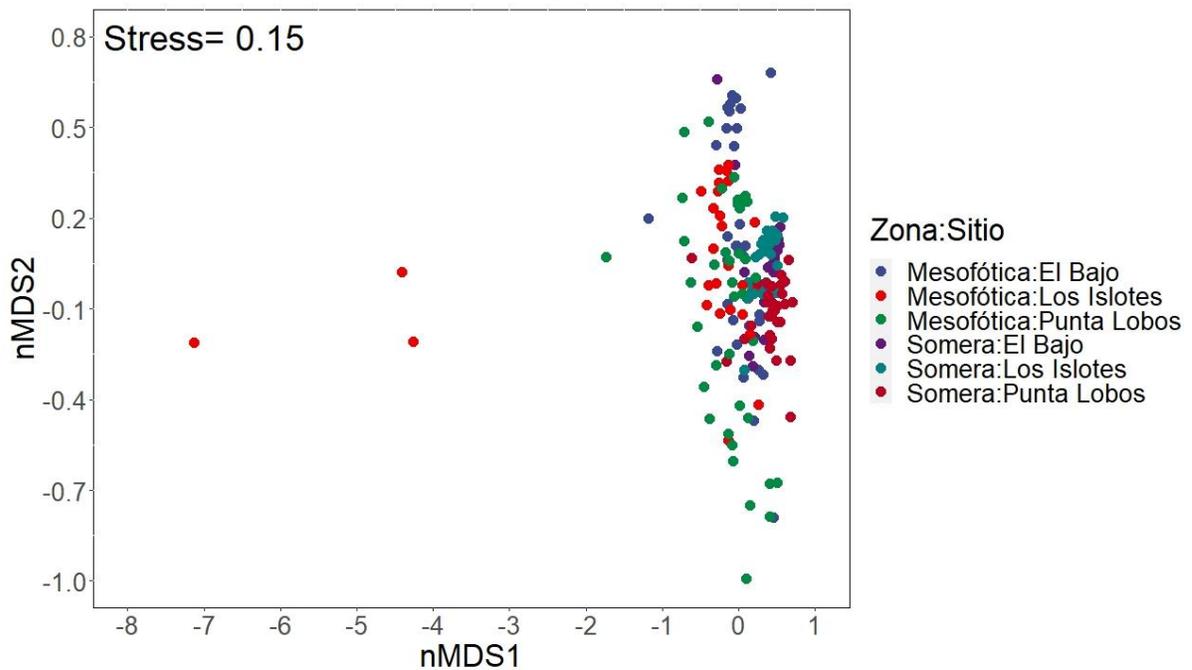
### 3.2.2 Comparación de la diversidad de peces entre la zona somera y mesofótica

De acuerdo con los resultados del PERMANOVA, no se presentaron diferencias significativas en la composición del ensamblaje de peces del PNZMAES de acuerdo con los factores analizados (Tabla 4). Los factores que presentaron valores bajos de Pseudo-F fueron el año (2021 y 2022), temporada (cálida y fría) y zona (somera y mesofótica). En contraste, los factores de sitio, la interacción entre año y temporada, así como la interacción entre todos los factores presentaron valores altos de Pseudo-F. Estos resultados implican que la composición de peces es similar a través del tiempo y espacio (horizontal y verticalmente).

**Tabla 4.** Resultados del PERMANOVA tomando como factores el sitio (factor fijo), año, temporada y zona (factores anidados). g. l.= grados de libertad, SS= suma de cuadrados y MS= cuadrados medios.

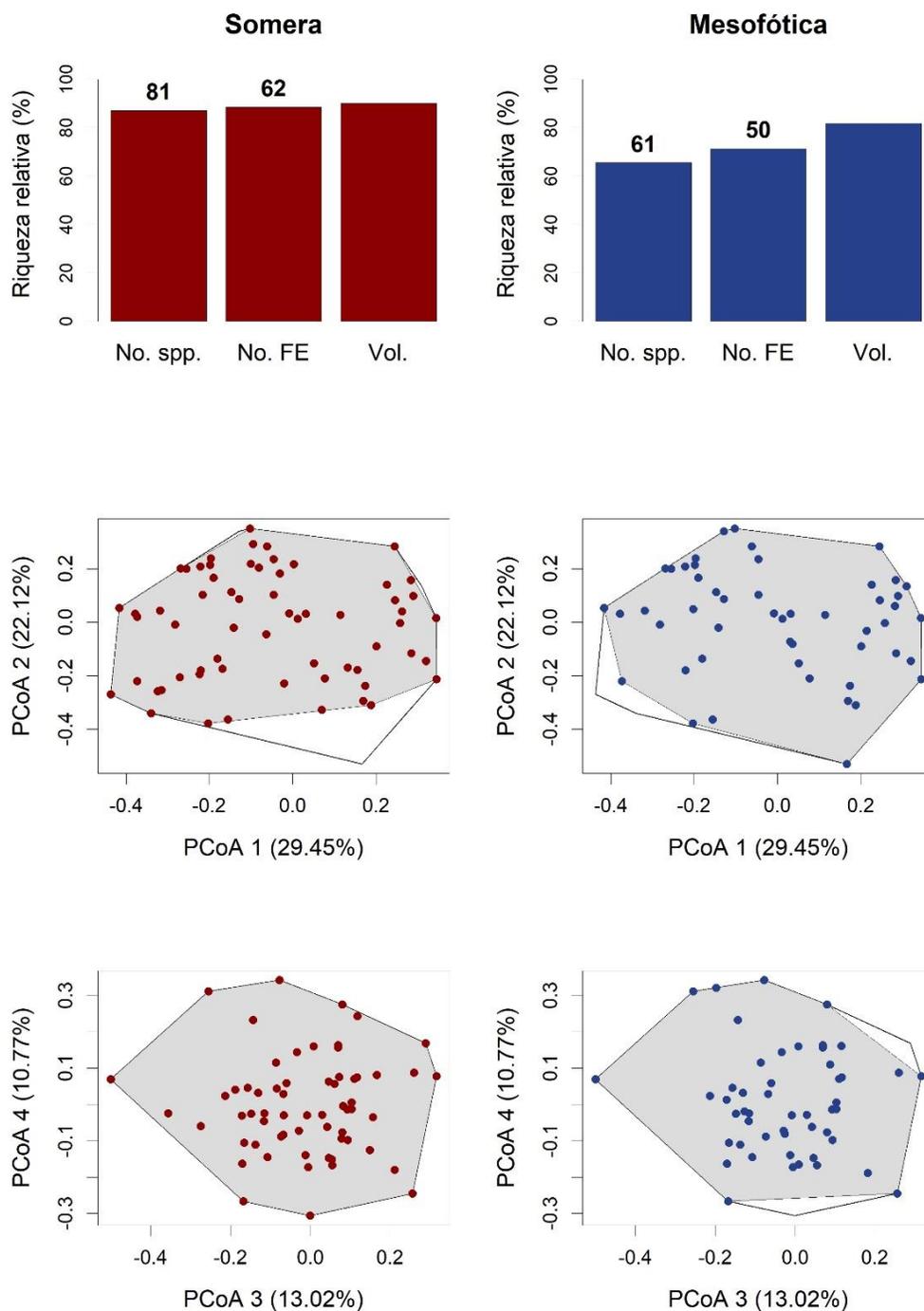
Factor	g. l.	SS	MS	Pseudo-F	p
Sitio	2	19,541	9,770.50	1.36	0.17
Año (Sitio)	3	29,975	9,991.80	0.70	0.78
Temporada (Sitio)	3	19,544	6,514.60	0.67	0.63
Zona (Sitio)	3	24,331	8,110.30	0.73	0.63
Año (Sitio) x Temporada (Sitio)	1	7,519	7,519	1.77	0.18
Año (Sitio) x Zona (Sitio)	3	35,335	11,778	1.82	0.35
Temporada (Sitio) x Zona (Sitio)	2	13,187	6,593.70	1.72	0.33
Año (Sitio) x Temporada (Sitio) x Zona (Sitio)	1	4,237.80	4,237.80	2.27	0.05
Residual	167	3.10x10 <sup>5</sup>	1,862.20	—	—
Total	185	5.66x10 <sup>5</sup>	—	—	—

De manera complementaria, en el nMDS se observó que la composición de los ensamblajes de peces en los video-transectos realizados en la zona somera y mesofótica fue similar. A pesar de ello, en la **Figura 11** se aprecian dos grupos: el primero constituido por un gran número de video-transectos realizados en ambos estratos de profundidad en los tres sitios muestreados, mientras que el segundo grupo estuvo conformado por tres video-transectos de la zona mesofótica en Los Islotes, que presentaron bajos valores de riqueza ( $S < 2$  especies/video-transecto) y abundancia ( $\ln(N + 1) < 4.29$  individuos/video-transecto) de peces.



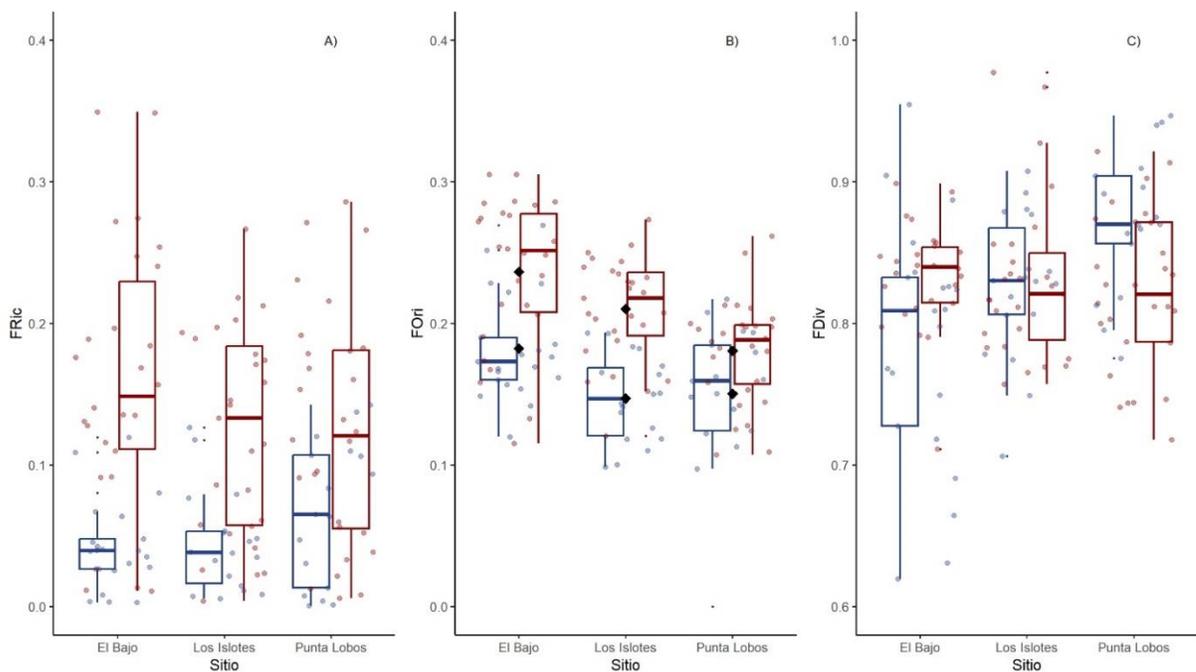
**Figura 11.** Gráfico del escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) que representa la ubicación de los video-transectos realizados en el PNZMAES con base en la composición de sus ensamblajes de peces en un espacio de dos dimensiones. El Bajo= El Bajo de Espíritu Santo.

En relación con la variabilidad de No. spp., No. FE y Vol. entre zonas (Figura 12), se observó que los valores más altos se presentaron en la zona somera (81 especies; 62 FEs; 90.14%), en comparación con aquellos de la zona mesofótica (61 especies; 50 FEs; 80.76%). Estos resultados indican que, aunque hay FEs exclusivas de cada estrato de profundidad, se podría considerar que los arrecifes de ambas zonas presentan funciones similares ya que en ambos casos se cubre más del 80% del espacio funcional regional. Con base en lo anterior, se acepta la hipótesis espacial planteada en el presente trabajo, que estipula una similitud  $> 50\%$  entre estratos.



**Figura 12.** Indicadores funcionales de la ictiofauna de arrecifes mesofóticos en el PNZMAES entre arrecifes someros y mesofóticos. En la primera fila se presentan histogramas de la riqueza de especies (No. spp.), número de entidades funcionales (No. FE) y porcentaje del espacio funcional ocupado (Vol.; valor absoluto desplegado en la parte superior de cada barra). Las siguientes dos filas representan la distribución de las FEs en los ejes 1 y 2 y ejes 3 y 4 del espacio funcional construido a partir del PCoA. El volumen funcional total en el periodo de muestreo está enmarcado en color negro, mientras que el volumen funcional por zona se presenta con fondo gris.

Con respecto a la diversidad funcional (Figura 13Figura 10), el valor promedio de FRic fue mayor en los arrecifes de la zona somera ( $0.14 \pm 0.08$ ) en comparación con la zona mesofótica ( $0.05 \pm 0.04$ ), con diferencias significativas ( $W= 3,652$ ,  $p < 0.001$ ) de acuerdo con la prueba U de Mann-Whitney (Figura 13A). A nivel espacial, en los arrecifes someros de El Bajo de Espíritu Santo se presentaron los mayores valores ( $0.16 \pm 0.09$ ), en comparación con Punta Lobos ( $0.13 \pm 0.08$ ) y Los Islotes ( $0.12 \pm 0.07$ ). Para la zona mesofótica se observó un patrón inverso, en donde los valores más altos se registraron en Punta Lobos ( $0.07 \pm 0.05$ ) en comparación con Los Islotes ( $0.05 \pm 0.04$ ) y El Bajo de Espíritu Santo ( $0.04 \pm 0.03$ ). Estos resultados implican baja presencia de especies con atributos extremos en arrecifes mesofóticos, principalmente en El Bajo de Espíritu Santo y Los Islotes.



**Figura 13.** Gráfico de cajas y bigotes para A) riqueza funcional (FRic), B) originalidad funcional (FOrI) y C) divergencia funcional (FDiv) de la ictiofauna registrada por video-transectos en arrecifes someros (rojo) y mesofóticos (azul) del PNZMAES durante el periodo 2018-2022. El rectángulo (caja) representa el intervalo intercuartil, las líneas verticales (bigotes) se extienden hasta los valores máximos y mínimos, la línea horizontal dentro de la caja representa la mediana y los puntos extremos sólidos y pequeños representan los valores atípicos. El diamante representa la media para el índice que se realizó un ANOVA. El Bajo= El Bajo de Espíritu Santo

En cuanto a FOrI (Figura 13B), se observaron diferencias significativas ( $t= 6.01$ ,  $p < 0.001$ ,  $g. l.= 126.35$ ) con un patrón similar a FRic, en donde los valores promedio más altos se registraron en la zona somera ( $0.21 \pm 0.05$ ), en comparación con la zona mesofótica ( $0.16 \pm 0.04$ ). En cuanto a la variación espacial, en la zona somera de El Bajo de Espíritu Santo se registraron los valores más altos ( $0.24 \pm 0.05$ ), seguido por Los Islotes ( $0.21 \pm 0.04$ ) y Punta Lobos ( $0.18 \pm 0.04$ ). Por su parte, en la zona mesofótica los valores más altos

se registraron en El Bajo de Espíritu Santo ( $0.18 \pm 0.04$ ), seguido por Punta Lobos ( $0.15 \pm 0.05$ ) y Los Islotes ( $0.15 \pm 0.03$ ). Estas diferencias sugieren que hay mayor redundancia funcional en los arrecifes de la zona mesofótica, particularmente en Punta Lobos y Los Islotes.

Por otro lado, FDiv (Figura 13C) presentó valores promedio similares entre la zona somera ( $0.83 \pm 0.05$ ) y la zona mesofótica ( $0.82 \pm 0.08$ ), así como entre sitios. Particularmente, en la zona somera de Punta Lobos se registraron los valores más bajos ( $0.82 \pm 0.06$ ), seguidos por Los Islotes ( $0.83 \pm 0.06$ ), y El Bajo de Espíritu Santo ( $0.83 \pm 0.04$ ). Un patrón inverso se observó en la zona mesofótica, en donde los valores más altos se registraron en Punta Lobos ( $0.87 \pm 0.05$ ) en comparación con Los Islotes ( $0.83 \pm 0.05$ ) y El Bajo de Espíritu Santo ( $0.79 \pm 0.09$ ). Este hecho se reflejó en los resultados de la prueba estadística, la cual indicó que FDiv es igual entre zonas ( $W= 2,195$ ,  $p > 0.05$ ).

### 3.2.2.1 Efecto de las variables ambientales

**Tabla 5.** Resultados de los GLMs tomando como variable de respuesta los indicadores ecológicos y como variable predictiva las variables ambientales. Los nombres de las variables y valores de p en negritas indican significancia estadística ( $p < 0.05$ ). Dev. Expl.: Porcentaje de devianza explicada.

Índice	Variable	Coefficiente	Valor t	Valor p	Dev. Expl.
Riqueza S	Intercepto	7.88	2.23	0.02	46.77%
	<b>Profundidad m</b>	-0.08	-2.23	<b>0.02</b>	
	<b>Irradiancia %</b>	0.12	3.63	<b>0.00</b>	
	<b>Oxígeno disuelto mg L<sup>-1</sup></b>	0.82	2.44	<b>0.01</b>	
	Temperatura °C	0.00	0.03	0.97	
Abundancia Ln (N + 1)	Intercepto	4.77	4.37	0.00	32.18%
	Profundidad m	-0.01	-0.89	0.37	
	<b>Irradiancia %</b>	0.03	3.54	<b>0.00</b>	
	<b>Oxígeno disuelto mg L<sup>-1</sup></b>	0.38	3.71	<b>0.00</b>	
	<b>Temperatura °C</b>	-0.08	-2.05	<b>0.04</b>	
Riqueza FRic	Intercepto	0.05	0.93	0.35	23.13%
	Profundidad m	-0.00	-1.36	0.17	
	Irradiancia %	0.00	1.19	0.23	
	Oxígeno disuelto mg L <sup>-1</sup>	0.00	1.00	0.32	
	Temperatura °C	0.00	0.71	0.47	
Originalidad FOri	Intercepto	0.00	3.19	0.00	25.58%
	Profundidad m	0.00	-0.20	0.84	
	Irradiancia %	0.00	0.46	0.64	
	<b>Oxígeno disuelto mg L<sup>-1</sup></b>	0.00	2.46	<b>0.01</b>	
	Temperatura °C	0.00	1.28	0.20	

Para los indicadores ecológicos que presentaron diferencias significativas por alguno de los factores espaciales y temporales analizados previamente (FDiv no presentó diferencias significativas), se realizaron GLMs con el fin de determinar si hubo una relación entre sus valores y la variabilidad ambiental. Estos modelos indicaron que distintas variables ambientales presentan efecto sobre los indicadores ecológicos (Tabla 5), tales como la irradiancia, el oxígeno disuelto y la profundidad que presentaron efecto sobre la riqueza de especies de peces (S), mientras que la irradiancia, el oxígeno disuelto y la temperatura presentaron efecto en la abundancia de peces ( $\ln(N + 1)$ ). Los modelos explicaron el 47 y 32% de la varianza de los datos, respectivamente.

En cuanto a los modelos que se construyeron para los indicadores funcionales, se observó que ninguna de las variables consideradas pudo explicar las diferencias espaciales observadas en FRic, mientras que el oxígeno disuelto presentó un efecto sobre FOrí y el modelo resultante explicó el 25% de la variación de los datos. Con base en lo anterior, se rechaza la hipótesis ambiental planteada debido a que la diversidad taxonómica y funcional de la ictiofauna presentó efectos de la profundidad, irradiancia, concentración de oxígeno disuelto y temperatura del mar.

## Capítulo 4. Discusión

---

### 4.1 Análisis de las variables ambientales

#### 4.1.1 Estructura fisicoquímica de la columna de agua en el PNZMAES

Durante los meses de abril a junio, es decir la temporada fría, la temperatura observada en los primeros 25 m de profundidad fue  $> 20^{\circ}\text{C}$ , lo que sugiere que durante este periodo comienza la formación de la capa de mezcla por efecto del aumento progresivo de la radiación solar (Reyes-Salinas, 2003). Posteriormente, la temperatura disminuyó conforme aumentó la profundidad con un cambio marcado cerca de los 70 m (Figura 3; Anexo A). Este patrón se asocia al afloramiento de la termoclina estacional hacia la superficie (Duxbury et al., 2000). Por otro lado, la disminución de la temperatura en Punta Lobos y El Bajo de Espíritu Santo entre 30 y 50 m de profundidad puede estar asociada a la incursión de surgencias que desplazan agua de menor temperatura a estratos someros (Duxbury et al., 2000; Talley et al., 2011).

En contraste, durante la temporada cálida (Figura 4; Anexo B), se observó una intensa capa de mezcla y marcada estratificación, ya que los valores más altos de temperatura se registraron desde la superficie hasta los 40 m de profundidad en Punta Lobos y Los Islotes, mientras que en el Bajo de Espíritu Santo se registró hasta los 60 m. Lo anterior concuerda con estudios previos realizados dentro de la Bahía de La Paz y la zona oceánica adyacente, en donde se ha reportado una capa de mezcla entre los 30 y 60 m de profundidad y la termoclina desde los 60 hasta los 75 m de profundidad (Guevara-Guillén, 2011; Obeso-Nieblas et al., 2007; Reyes-Salinas, 2003). El hecho de que en el presente estudio no haya sido posible detectar el límite inferior de la termoclina, puede deberse a que los perfiles realizados durante los cuatro muestreos de 2021 y 2022 fueron menores a 100 m de profundidad, y en el PNZMAES se ha reportado que la termoclina se ubica entre los 75 y 100 m para la temporada fría y hasta los 150 m durante la temporada cálida (Guevara-Guillén, 2011; Obeso-Nieblas et al., 2007).

Con respecto a la concentración de oxígeno disuelto, durante la temporada fría (Figura 5) se presentaron altos valores ( $4\text{-}8\text{ mg L}^{-1}$ ) desde la superficie hasta los 25 m de profundidad. Este patrón ha sido reportado anteriormente para la Bahía de La Paz, en donde se ha reportado la oxiclina con valores entre  $5\text{ y }3\text{ mg L}^{-1}$  a una profundidad entre 25 y 75 m (Monreal-Gómez et al., 2001; Villaseñor-Casales, 1979). La disminución

de la concentración de oxígeno con respecto a la profundidad se asocia al descenso en la tasa de producción fotosintética y al aumento de la respiración por el consumo de materia orgánica en estratos profundos o a la incursión de surgencias con aguas anóxicas (Garrison, 2009; Talley et al., 2011). Por ello, resulta necesario evaluar la concentración de clorofila en el gradiente vertical con el fin de determinar si el aumento en la concentración de oxígeno se debe a procesos océano-atmosféricos o biológicos (Amador-Buenrostro et al., 2003; Boehlert y Genin, 1987; Roden, 1987).

Durante la temporada cálida, la concentración de oxígeno presentó una estructura que coincide con el patrón de temperatura reportado en dicha temporada, en donde los valores más altos se presentaron en la superficie y coincide con la capa de mezcla (Figura 6). El hecho de que se detectara un cambio abrupto en la concentración de oxígeno entre los 40 y 70 m, indica que el límite inferior de la oxiclina se ubica por debajo de este límite batimétrico (Monreal-Gómez et al., 2001). Particularmente en El Bajo de Espíritu Santo y el área circundante, se registraron concentraciones de oxígeno  $> 7 \text{ mg L}^{-1}$  ( $> 100\%$ ) por debajo de los 10 m de profundidad (Anexo D). Estos picos indican una sobresaturación que se puede asociar a la liberación del oxígeno disuelto por calentamiento del agua (mayor absorción por enfriamiento del agua) o al proceso de fotosíntesis (Talley et al., 2011).

Estudios previos en Bahía de La Paz indican que durante los meses cálidos hay menor productividad primaria superficial derivada de la intensa capa de mezcla, la poca disponibilidad de nutrientes y una menor velocidad del viento (Herrera-Cervantes, 2019; Reyes-Salinas, 2003), sin embargo, puede que las características topográficas del Bajo de Espíritu Santo promuevan la producción primaria subsuperficial como efecto de la mezcla vertical de las aguas, que se genera gracias a los picos del monte submarino (Jorgensen et al., 2016; Trasviña-Castro et al., 2003). A este fenómeno se le conoce como máximo de clorofila profunda, y se caracteriza por el incremento en la producción primaria por debajo de la capa de mezcla, es decir, en estratos de profundidad que presentan cerca del 1% de la luz incidente durante los meses cálidos (Kirk, 2011; Verdugo-Díaz et al., 2012). Cabe mencionar que los análisis de la concentración de oxígeno en la costa oriental del PNZMAES durante la temporada cálida son escasos, por lo que estos resultados pueden contribuir como referencia para futuras investigaciones.

#### 4.1.2 Profundidad mesofótica en el PNZMAES

El valor promedio de  $K_{d490}$  ( $0.09 \pm 0.02 \text{ m}^{-1}$ ) registrado en el PNZMAES concuerda con las aguas de tipo 1 que presentan un coeficiente de atenuación  $< 0.3 \text{ m}^{-1}$ , por lo que están dominadas por fitoplancton y en

menor medida por materia inorgánica y orgánica disuelta (Lee y Tang, 2022; Morel et al., 2007). Adicionalmente, el  $K_{dPAR}$  promedio ( $0.15 \pm 0.08 \text{ m}^{-1}$ ) corresponde con aguas turbias cercanas al continente asociadas a las surgencias estacionales que disminuyen la disponibilidad de luz en el Pacífico Oriental (Pérez-Castro et al., 2021). Por el contrario, regiones oligotróficas del Pacífico Occidental y el Mar Caribe presentan bajos valores de  $K_{dPAR}$  promedio ( $< 0.071 \text{ m}^{-1}$ ) asociado a una alta estratificación de sus aguas, poca disponibilidad de nutrientes y baja productividad primaria (Karleskint et al., 2010; Robinson, 2010). En conjunto, estos resultados indican que la zona mesofótica y sus ecosistemas asociados se ubican a menores profundidades en el Pacífico Oriental con respecto al Pacífico Occidental y el Mar Caribe (Laverick et al., 2020).

Como se muestra en la Figura 7, se observó un patrón estacional en los valores del coeficiente de atenuación de la luz ( $K_{d490}$ ) y de la radiación fotosintéticamente activa ( $K_{dPAR}$ ) en el PNZMAES, con altos valores de atenuación de la luz en la temporada fría que corresponden al periodo con mayor productividad primaria asociada a un gran aporte de nutrientes derivado de surgencias (causadas por remolinos y vientos del noroeste), al afloramiento de la termoclina y a la presencia de Agua del golfo de California.

En contraste, durante la temporada cálida se presentaron bajos valores de atenuación de la luz asociados con la disminución de nutrientes posiblemente debido a la marcada estratificación, al nulo aporte de material terrígeno y a la presencia de Agua Tropical Superficial (Coria-Monter et al., 2014; Mercado-Santana et al., 2017; Norzagaray-López et al., 2017). En conjunto, estos resultados indican que la penetración de la luz en el PNZMAES está determinada en mayor medida por la turbidez del agua, la variación de la temperatura y el aporte terrígeno (Baker et al., 2016; Kahng et al., 2010).

En cuanto a la estimación de la profundidad mesofótica, el modelo generado por Laverick et al. (2020) predice que en promedio la zona mesofótica se ubica entre 36 y 62 m de profundidad a nivel global. En el presente estudio, se determinó que la zona mesofótica del PNZMAES se ubica entre 22 y 70 m, por lo que el límite superior es más somero y el límite inferior se extiende más allá del promedio calculado para regiones oligotróficas.

De manera similar a la penetración de la luz, el intervalo batimétrico de la zona mesofótica también presentó variaciones estacionales, ubicándose entre 22 y 70 m en la temporada cálida, y entre 10 y 41 m en la temporada fría. De manera particular para la temporada fría, el intervalo batimétrico coincide con lo reportado para la costa de Oaxaca, en donde la zona mesofótica puede comenzar desde los 10 m y extenderse hasta los 90 m de profundidad; esta amplia variación se asocia principalmente a la alta

productividad primaria y al efecto del alto aporte terrígeno por la precipitación que se presenta en la región (Pérez-Castro et al., 2021; Rodríguez Escobar, 2021).

## 4.2 Análisis de la ictiofauna

A nivel global, se ha reportado una gran variación en la riqueza de especies de peces observada en ecosistemas arrecifales someros y mesofóticos (revisado en las series de libros *Coral Reefs of the World*; Cortés et al., 2017; Pyle et al., 2019). En el Pacífico Oriental Tropical, estas variaciones se asocian a las condiciones oceanográficas particulares de la región, así como a la complejidad estructural que presentan sus arrecifes rocosos con colonias coralinas (Bellwood et al., 2016; Cortés et al., 2017). Este patrón también ha sido reportado para el golfo de California, en donde se ha registrado que la diversidad de peces no se relaciona directamente con la cobertura de organismos fotosintéticos como los corales (Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera, 2015; Olán-González et al., 2020; Sánchez-Caballero et al., 2017), lo cual podría explicar parcialmente los valores similares de riqueza de especies en los arrecifes de la zona somera (81 especies) y mesofótica (79 especies), así como la alta proporción de especies compartidas (62.64%; Anexo E).

En cuanto a los estudios realizados en arrecifes someros del PNZMAES, la mayoría han reportado una riqueza de especies similar o mayor en comparación con el presente estudio (S= 81 especies), independientemente de si se han realizado mediante buceo autónomo (S= 75 especies Pérez-España et al., 1996; S= 74 especies Aburto-Oropeza y Balart, 2001; S= 80 especies Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; S= 120 especies Rodríguez-Romero et al., 2005) o con ROVs (S= 67 especies Rabadán-Sotelo, 2018). Las diferencias observadas con los trabajos que reportan mayor riqueza de especies (Arreola-Robles y Elorduy-Garay, 2002; Rodríguez-Romero et al., 2005) pueden deberse a tres factores: la dificultad para detectar especies de talla pequeña como los peces crípticos (Pyle et al., 2019; Rabadán-Sotelo, 2018), la frecuencia de muestreo (ya que sus muestreos se llevaron a cabo de forma mensual o trimestral), así como un mayor número de sitios visitados a lo largo del PNZMAES.

Con respecto a la riqueza de especies reportada en el presente estudio para la zona mesofótica (S= 79 especies), esta resultó similar o menor a los registros realizados mediante ROVs en el golfo de México y en el golfo Pérsico (S= 85 especies Bryan et al., 2012; S= 79 especies Streich et al., 2017; S= 83 Torquato et al., 2017), lo que puede deberse a que dichos estudios realizaron sus evaluaciones de la diversidad de peces en arrecifes artificiales y plataformas petroleras, cuya complejidad estructural favorece la presencia de un

alto número de especies formando grandes agregaciones (Holland et al., 2021). En contraste, los estudios realizados con ROVs en sitios del Pacífico Oriental Tropical como el Parque Nacional Revillagigedo, la Bahía de La Paz y el PNZMAES mostraron una riqueza de especies similar ( $S= 66$  especies Hollarsmith et al., 2020;  $S= 61$  especies Silva-Montoya et al., en prensa;  $S= 73$  especies Velasco-Lozano et al., 2020), la cual no incrementó sustancialmente al considerar otros sitios de estudio o años de muestreo. Estos resultados podrían indicar que la riqueza de especies en la zona mesofótica de la región Pacífico Oriental Tropical es similar a nivel espacial y temporal (Pyle et al. 2016).

Como se muestra en el Anexo E, hay similitudes en las especies presentes en arrecifes someros y mesofóticos del PNZMAES, lo cual puede indicar que especies como *Cephalopholis colonus*, *Holacanthus passer* y *Lutjanus argentiventris* se desplazan entre ambos estratos, debido a su alta movilidad horizontal y vertical (Andradi-Brown et al., 2016b; Papastamatiou et al., 2015). Resulta necesario analizar si especies de menor talla (peces crípticos que en teoría presenten menor capacidad de desplazamiento) también se comparten entre estratos, con el fin de determinar el grado de conectividad entre la ictiofauna de arrecifes someros y mesofóticos. Sin embargo, la capacidad de detección de las cámaras instaladas en los ROVs aún es limitada, por lo que la incorporación de otras técnicas de estudio (v. g. buceo técnico, videos remotos subacuáticos con cebo) podría contribuir a una mejor caracterización de la riqueza de especies en zonas profundas (Myers et al., 2019; Stefanoudis et al., 2023).

#### 4.2.1 Variabilidad temporal en la diversidad de peces de arrecifes mesofóticos

Se observó que los valores de riqueza de especies (No. spp.), número de FEs (No. FE) y volumen funcional (Vol.; Figura 8) fueron distintos entre años. Por ejemplo, se observaron bajos valores de No. spp. durante el 2018 y 2019 en comparación con 2021 y 2022, lo cual se asocia al bajo esfuerzo de muestreo que se realizó en el inicio de los monitoreos de zonas profundas del PNZMAES (Tabla 2). No obstante, este análisis mostró que a pesar de una menor riqueza de especies observada en 2018 y 2019, el volumen funcional (Vol.) para todos los años fue  $> 40\%$ , lo cual implica que las funciones de los arrecifes mesofóticos se mantienen a través del tiempo (Mouillot et al., 2013). Con respecto a este punto, en arrecifes someros se ha observado una disminución de FEs extremas como efecto de cambios ambientales y antropogénicos, lo que implica pérdida de especies especialistas (Perusquía Ardon, 2022; Ramírez-Ortiz et al., 2022). El hecho de no haber observado este patrón en arrecifes mesofóticos podría deberse a una comparación temporal corta (cuatro años de monitoreo), así como a un menor impacto de perturbaciones naturales y antropogénicas zonas profundas del PNZMAES.

El análisis de la variabilidad temporal en la diversidad de peces en el PNZMAES entre 2018 y 2022, mostró diferencias significativas en  $S$  entre los años muestreados, principalmente para 2019 en el que se registraron mayores valores en comparación con 2018, 2021 y 2022 (Figura 9A). La alta riqueza de especies que se observó en 2019 pudo deberse al incremento en la temperatura superficial del mar en el golfo de California generado por la mancha (*Blob* por el inglés; Jiménez-Quiroz et al., 2019; Durán-Campos et al., 2022) que se presentó en medio de una fase de enfriamiento entre 2017 y 2020 (Anexo G; Amaya et al., 2023; Gilly et al., 2022; Sánchez-Pérez et al., 2021), así como por una mayor frecuencia en las ondas cálidas (Chaikin et al., 2021; Favoretto et al., 2022). En conjunto, estos fenómenos pueden promover el desplazamiento de los peces tanto horizontal como verticalmente (en busca de hábitats que promueven la resistencia ante eventos de calentamiento), lo cual pudo contribuir a la presencia de un mayor número de especies tropicales, así como especies de profundidad en una zona de transición como el estrato mesofótico del PNZMAES. El aumento de  $S$  coincide con el aumento de FRic en 2019 (Figura 10A), lo que se atribuye a la presencia de especies como *Cephalopholis panamensis*, *Pomacanthus zonipectus* y *Rypticus bicolor* las cuales presentan atributos extremos y son consideradas raras en el Golfo de California, por lo que el monitoreo de estas especies puede contribuir a determinar si los efectos del calentamiento del mar persisten a través del tiempo en la región y representan cambios en los ensamblajes de peces de la zona mesofótica.

Con respecto a  $\ln(N + 1)$  de peces en la zona mesofótica (Figura 9B), se observó que este indicador no presentó diferencias significativas a lo largo del periodo analizado. Estos resultados implican que la abundancia de las especies de peces en los arrecifes mesofóticos del PNZMAES se mantiene a través del tiempo, lo cual podría sustentar la hipótesis del refugio profundo, en donde el impacto de la pesca disminuye conforme aumenta la profundidad (Bongaerts et al., 2010; Bongaerts y Smith, 2019). Aunado a lo anterior, los índices FDiv y FOrí tampoco presentaron diferencias significativas, lo cual sugiere que la distribución de la abundancia entre las entidades funcionales presentes no ha cambiado en el periodo de estudio.

Este hecho podría indicar que la disponibilidad de recursos en los arrecifes mesofóticos del PNZMAES se mantiene a través del tiempo, a diferencia de zonas someras en PNZMAES, en donde se han observado descensos en abundancia, FOrí y FDiv como respuesta a perturbaciones naturales (aumento en la temperatura superficial del mar y disminución de la concentración de clorofila) y antropogénicas (pesca, turismo, centros urbanos; Perusquía-Ardón, 2022; Ramírez-Ortiz et al., 2022). Con base en lo anterior, puede considerarse que los arrecifes mesofóticos presentan potencial para fungir como refugios profundos para la ictiofauna del PNZMAES, debido a que, a diferencia de la zona somera, estos ecosistemas

profundos presentan estabilidad en la diversidad taxonómica y funcional de la ictiofauna a través del tiempo, por lo que se acepta la hipótesis temporal planteada en el presente trabajo.

#### 4.2.2 Comparación de la diversidad de peces entre la zona somera y mesofótica

Mediante el PERMANOVA y nMDS se determinó que la composición del ensamblaje íctico de los arrecifes de la zona somera y mesofótica del PNZMAES fue similar. Así mismo, no se presentaron diferencias significativas al analizar otros factores como el sitio (Punta Lobos, Los Islotes y El Bajo Espíritu Santo), temporada (cálida y fría), año (2021 y 2022), así como la interacción entre dichos factores (Tabla 4; Figura 11). Estos resultados coinciden con lo reportado para las costas de Brasil, en donde no se encontraron diferencias en la composición de especies típicas y dominantes de peces en arrecifes entre 2 y 62 m de profundidad (Medeiros et al. 2021). Así mismo, estudios realizados en Isla del Coco, sugieren que el cambio en la composición de los ensamblajes de peces ocurre cerca de los 130 m de profundidad (Sánchez-Jiménez et al., 2018), razón por la cual en el muestreo llevado a cabo para el presente trabajo (< 100 m) podrían no haberse encontrado diferencias entre la zona somera (< 22 m) y la zona mesofótica (que en PNZMAES se ubica entre 22 y 70 m).

La similitud espacial y temporal de la ictiofauna observada en el PNZMAES puede estar asociada a que las variaciones ambientales y eventos oceanográficos, como cambios de temperatura abruptos y ondas internas, no son limitantes para las especies de peces conspicuos que se pueden detectar mediante los ROVs, las cuales generalmente presentan amplia distribución horizontal y vertical (Galland et al., 2019; Pinheiro et al., 2019). Aunque no se evaluaron eventos oceanográficos en el presente estudio, se ha reportado que la variabilidad ambiental presenta efecto en la diversidad de peces en arrecifes someros y mesofóticos (Chaikin et al., 2021; Nielsen et al., 2020), por lo que es necesario evaluar si este patrón se presenta también a nivel regional.

El patrón de similitud en la composición del ensamblaje de peces entre arrecifes someros y mesofóticos del PNZMAES resulta opuesto a lo que se ha reportado para regiones oligotróficas como el Indo-Pacífico y el Atlántico (Andradi-Brown et al., 2016a; Andradi-Brown et al., 2016b; Pyle et al., 2019), en donde se han observado cambios en las especies asociados a la reducción de la productividad primaria por efecto de una menor intensidad de luz en zonas profundas que limita la distribución de organismos fotosintéticos como los corales (Kahng et al., 2019; Kirk, 2011). Debido a que en los arrecifes someros del Pacífico Oriental Tropical se ha reportado que la diversidad de peces no se relaciona directamente con la cobertura coralina

(Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera, 2015; Olán-González et al., 2020; Sánchez-Caballero et al., 2017), dichos resultados, en conjunto con los del presente estudio, indican que otros factores (v. g. oxígeno disuelto e irradiancia) podrían estar determinando la composición de especies en la región.

A pesar de que en la zona somera se presentaron valores más altos de No. spp. y No. FEs (Figura 12) asociados a la presencia de herbívoros (Anexo E), el espacio funcional (Vol.) de los ensamblajes de peces en ambas zonas se traslapó en gran medida (diferencia del 8%). Este hecho indica que la mayoría de las funciones de la zona somera se mantienen en la zona mesofótica, tal como se ha observado en estudios globales para la ictiofauna de arrecifes someros, en donde regiones con baja riqueza de especies presentan altos valores de volumen funcional (> 60%), es decir, presentan prácticamente las mismas funciones clave que las regiones de alta diversidad, lo cual promueve la persistencia de sus ecosistemas a través del tiempo (Mouillot et al., 2014). Con base en lo anterior se acepta la hipótesis espacial planteada en el presente trabajo.

Así mismo, estudios realizados en arrecifes tropicales y subtropicales han reportado que una alta similitud en FEs y Vol. de la ictiofauna entre estratos, indica que las zonas profundas pueden considerarse como refugio funcional (Figura 1D; Carrington et al., 2020; Loiseau et al., 2023). Con base en lo anterior, los resultados del presente estudio sugieren que los arrecifes de la zona mesofótica en el PNZMAES pueden considerarse como refugio parcial (Figura 1B; Loiseau et al., 2023), lo que a nivel local permite comprobar la hipótesis del refugio profundo que postula que los ecosistemas profundos (en teoría bajo condiciones ambientales más estables) pueden fungir como hábitats que promueven la resistencia a escala temporal y espacial de las comunidades que habitan en arrecifes someros (Glynn, 1996; Bongaerts et al., 2010). Cabe mencionar que las especies que se compartieron entre estratos fueron en su mayoría peces de talla grande y alta movilidad (Anexo E), características que los hacen aptos para buscar refugio en la zona mesofótica (Luiz et al., 2013; Myers et al., 2019). Por su parte, las especies exclusivas de la zona somera se consideran especialistas y presentan atributos como talla mediana a grande (> 15 cm), cardumen pequeño y dieta herbívora-detritívora mientras que en la zona mesofótica dominaron las especies generalistas caracterizadas por presentar talla mediana a grande (> 15 cm), solitarias, así como dieta piscívora e invertívora (Anexo E; Bridge et al., 2016; Stefanoudis et al., 2023).

La dominancia de especies generalistas en la zona mesofótica se vio reflejada en los valores de FRic (Figura 13A) y FOr (Figura 13B) que fueron menores, en comparación con los valores reportados para la zona somera. De manera conjunta, la presencia de especies generalistas (con atributos similares) se asocia a una menor disponibilidad de nichos ecológicos, así como a una baja complejidad del hábitat (Olán-

González et al. 2020; Pinheiro et al. 2023; Stefanoudis et al., 2023), por lo que futuros estudios para determinar si estos ambientes en donde se aprovechan hábitats y recursos similares podrían ser considerados resilientes ante perturbaciones (Mouillot et al., 2013; Francisco y de la Cueva, 2017).

Por su parte, FDiv no presentó diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre la zona somera y la mesofótica (Figura 13C), lo que indica que la distribución de la abundancia entre las diferentes FEs presentes en cada estrato es muy parecida (Anexo F). Este resultado, en conjunto con los altos valores reportados para este índice, sugiere que la ictiofauna del PNZMAES presenta baja competencia por recursos, los cuales se usan de manera eficiente y similar a lo largo del gradiente de profundidad (Mason et al., 2005; Mouillot et al., 2013; Francisco y de la Cueva, 2017).

#### 4.2.2.1 Efecto de las variables ambientales

De manera general, los GLMs indicaron que variables ambientales como la irradiancia, la concentración de oxígeno disuelto y la temperatura del agua, presentan efecto en diferentes componentes de la diversidad de peces en el PNZMAES (Tabla 5; **Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). La relación positiva y significativa que se observó entre la concentración de oxígeno disuelto y la diversidad de peces ( $S$ ,  $\ln(N + 1)$ , F<sub>Ori</sub>), concuerda con lo reportado en estudios a nivel global (Levin et al., 2009; Wooley et al., 2016), en el Pacífico Oriental Tropical (Ramírez-Ortiz et al., 2017), y en la región de estudio (Silva-Montoya et al., en prensa). Dichos trabajos reportan que las masas de agua con mayor concentración de oxígeno favorecen el crecimiento, reproducción y supervivencia de la mayoría de las especies de peces, dando como consecuencia alta diversidad en aguas ricas en oxígeno como las que se observaron durante la temporada cálida en todos los sitios de muestreo en el PNZMAES. En contraste, durante la temporada fría, específicamente en la zona mesofótica ( $> 22$  m) de Punta Lobos, se registraron condiciones de hipoxia (valores de oxígeno disuelto  $< 2\text{mg L}^{-1}$ ;  $< 30\%$  saturación de oxígeno; Anexo A) y, en consecuencia, baja diversidad de peces ( $6.17 \pm 4.25$  especies/video-transecto). Dado que, en los últimos años en el golfo de California y el Océano Pacífico se ha observado el afloramiento de la zona mínima de oxígeno ( $< 300$  m) asociado al calentamiento del agua (Gilly et al., 2022; Sánchez-Pérez et al., 2021), resulta necesario continuar con el monitoreo de variables ambientales y ensamblajes de peces de manera conjunta, con el fin de evaluar el efecto que puedan tener los cambios ambientales sobre los ecosistemas de la zona mesofótica.

En cuanto a la irradiancia, se encontró una relación positiva con la riqueza de especies y abundancia de peces, la cual ha sido reportada previamente en la región de estudio (Olivier et al., 2018; Silva-Montoya et al., en prensa). Estos autores señalan que a menor irradiancia hay una menor productividad primaria (i. e. disponibilidad de alimento a manera de fitoplancton), lo que presenta un efecto sobre la riqueza y abundancia de organismos con niveles tróficos superiores como el zooplancton y los peces, principalmente peces planctívoros que son el grupo trófico dominante en los arrecifes mesofóticos (Ambriz-Arreola et al., 2017; Andradi-Brown et al., 2017; Heyns-Veale et al., 2016). Con base en lo anterior, se puede considerar que la irradiancia presenta un efecto sobre la diversidad de peces en el PNZMAES, sin embargo, se requiere información *in situ* sobre la distribución del fitoplancton y zooplancton, para determinar su distribución en la columna de agua y su relación con la composición de los ensamblajes de peces.

Por su parte, la profundidad presentó una relación inversa ( $p < 0.05$ ) con el indicador S, lo que implica una disminución en el número de especies hacia zonas profundas. Esto es congruente con lo que se ha reportado en la región de estudio, en donde se ha observado que la profundidad presenta efecto en la riqueza, biomasa y composición de los ensamblajes de peces (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Hollarsmith et al., 2020; Silva-Montoya et al., en prensa), asociado de forma indirecta con la variabilidad espacial de las comunidades bentónicas (Fukunaga et al., 2016; Pyle et al., 2019). En este caso, la mayor riqueza de especies de peces se encontrará en los primeros metros de profundidad que se caracterizan por la presencia de arrecifes rocosos y coralinos (con alta heterogeneidad ambiental y de recursos que favorece la presencia de más especies), mientras que la menor riqueza se presentará en hábitats rocosos (paredes o parches) y arenosos que son usuales a mayor profundidad y resultan homogéneos (Andradi-Brown et al., 2016b; Silva-Montoya et al., en prensa). La temperatura presentó un efecto significativo sobre la abundancia de peces ( $\ln(N + 1)$ :  $t = -2.05$ ,  $p = 0.04$ ; Tabla 5). Estos resultados son similares a lo reportado por Hollarsmith et al. (2020) y Silva-Montoya et al. (en prensa) que encontraron un efecto de la temperatura sobre la densidad de peces en el PNZMAES, lo que atribuyeron a una capacidad de crecimiento más lento y menor fecundidad de peces de arrecifes mesofóticos en comparación con su contraparte de arrecifes someros.

Por último, el hecho de que ninguna variable analizada presentara relación con FRic, concuerda con lo reportado por Loiseau et al. (2023) para arrecifes someros y mesofóticos del Océano Índico. Estos autores afirman que, a lo largo del gradiente de profundidad se presenta un reemplazo de atributos por otros similares, lo cual impide observar diferencias de FRic entre estratos. Con base en lo anterior, se rechaza la hipótesis ambiental planteada debido a que la diversidad taxonómica y funcional (FOri) de la ictiofauna presentó efectos de la profundidad, irradiancia, concentración de oxígeno disuelto y temperatura.

Resulta necesario evaluar el efecto de factores como las interacciones biológicas (v. g. competencia entre *Bodianus pulcher* y *Caulolatilus princeps* que presentan la misma FE en arrecifes mesofóticos), el tipo de hábitat, así como las perturbaciones (Mouillot et al., 2013; Perusquía-Ardón, 2022; Ramírez-Ortiz et al., 2020), con el fin de identificar otros posibles controladores ecológicos de la diversidad de peces en zonas profundas del golfo de California.

## Capítulo 5. Conclusiones

---

En la costa oriental del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo, se presentó variabilidad estacional en las propiedades fisicoquímicas de la columna de agua, que resultaron en cambios en el intervalo batimétrico en el que se presentó la zona mesofótica. Durante los meses cálidos, la cantidad de luz al 10, 1 y 0.1% se presentó a una profundidad de 22, 45 y 70 m, respectivamente, asociado a una alta incidencia de luz en la zona profunda por efecto de alta estratificación y baja producción primaria. En contraste, durante la temporada fría se observó una menor penetración de la luz derivado de una mayor producción primaria y concentración de materia orgánica disuelta en la columna de agua, por lo que la zona mesofótica se ubicó a una profundidad de 10, 23 y 41 m al 10, 1 y 0.1% de luz incidente.

El análisis temporal de la diversidad de peces mostró que durante el 2018 y 2019 se registró un menor número de especies y entidades funcionales, en comparación con el 2021 y 2022. Esto puede deberse a un menor esfuerzo de muestreo al inicio de los monitoreos en zonas profundas, sin embargo, el volumen funcional fue > 40% del total regional en todos los años, lo que podría indicar que las funciones clave se mantienen a través del tiempo. Así mismo, se observó un aumento en la riqueza de especies y riqueza funcional promedio durante el 2019, lo que puede asociarse con el desplazamiento de especies tropicales hacia la región de estudio, por efecto del incremento en la temperatura superficial del golfo de California. En contraste, los indicadores ecológicos relacionados con la abundancia no presentaron diferencias significativas en el periodo de estudio, lo cual podría indicar que la disponibilidad de recursos en los arrecifes de la zona mesofótica es similar desde 2018.

Durante 2021 y 2022, la composición de los ensamblajes de peces no presentó diferencias significativas asociadas a factores temporales (años o temporada de muestreo) o espaciales (estratos de profundidad o sitios de muestreo). Estos resultados sugieren que los hábitats y recursos disponibles son similares a lo largo del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo, y que la variabilidad ambiental en la zona de estudio no representa una limitante para la distribución horizontal y vertical de los peces conspicuos.

Con respecto a la comparación entre zonas, se observó que la zona profunda presentó un menor número de especies y entidades funcionales en comparación con la zona somera (ambos estratos también presentaron especies exclusivas). Sin embargo, el volumen funcional cubierto por los ensamblajes de peces de ambas zonas se traslapó en gran medida (> 90%). Estos resultados indican que, además de las

funciones únicas del estrato, en los arrecifes mesofóticos se mantienen la mayoría de las funciones clave de los arrecifes someros, por lo que pueden considerarse como un refugio parcial. La riqueza funcional y originalidad promedio fueron estadísticamente más altas en arrecifes someros en comparación con los mesofóticos, lo que se asocia con la presencia de especies generalistas (con atributos similares) por efecto de una menor disponibilidad de nichos ecológicos y una baja complejidad del hábitat en zonas profundas. La divergencia funcional entre zonas indicó similitud en la distribución de la abundancia entre las entidades funcionales de cada estrato, lo cual sugiere baja competencia por recursos que se usan de manera eficiente a lo largo del gradiente de profundidad analizado.

Factores como la irradiancia, la concentración del oxígeno disuelto y la temperatura del mar presentan efecto en algunos componentes de la diversidad de peces del Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo; sin embargo, resulta necesario analizar factores adicionales con el fin de identificar otros posibles controladores ecológicos de la diversidad de peces en zonas someras y profundas del golfo de California

## Literatura citada

---

- Aburto-Oropeza, O. y Balart, E. F. (2001). Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine ecology*, 22(4), 283-305. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.2001.01747.x>
- Aburto-Oropeza, O., Margarita, C., Erisman, B. y Ezcurra, E. C. (2010). *Bitácora del mar profundo una expedición por el Golfo de California*. Instituto Nacional de Ecología, UC Mexus, Scripps Institution of Oceanography.
- Aguilar-Medrano, R. y Calderon-Aguilera, L. E. (2016). Redundancy and diversity of functional reef fish groups of the Mexican Eastern Pacific. *Marine Ecology*, 37(1), 119-133. <https://doi.org/10.1111/maec.12253>
- Ajemian, M. J., Wetz, J. J., Shipley-Lozano, B. y Stunz, G. W. (2015). Rapid assessment of fish communities on submerged oil and gas platform reefs using remotely operated vehicles. *Fisheries Research*, 167, 143-155. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.02.011>
- Aldana-Moreno, A. (2012). *Variación espacial de la estructura comunitaria de peces de arrecife de la costa oeste del golfo de California* [Tesis de maestría]. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. <http://dspace.cibnor.mx:8080/handle/123456789/296>
- Amaya, D. J., Jacox, M. G., Alexander, M. A., Scott, J. D., Deser, C., Capotondi, A. y Phillips, A. S. (2023). Bottom marine heatwaves along the continental shelves of North America. *Nature Communications*, 14(1), 1038. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36567-0>
- Ambriz-Arreola, I., Gómez-Gutiérrez, J., Franco-Gordo, M. C., Palomares-García, R. J., Sánchez-Velasco, L., Robinson, C. J. y Seibel, B. A. (2017). Vertical pelagic habitat of euphausiid species assemblages in the Gulf of California. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 123, 75-89. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.03.008>
- Amador-Buenrostro, A., Castro, A. T., Melo, A. F. M. y Espinoza, M. L. A. (2003). Influence of EBES seamount and Farallon basin on coastal circulation in the Gulf of California, Mexico. *Geofísica Internacional*, 42(3), 407-418.
- Andaloro, F., Ferraro, M., Mostarda, E., Romeo, T. y Consoli, P. (2013). Assessing the suitability of a remotely operated vehicle (ROV) to study the fish community associated with offshore gas platforms in the Ionian Sea: a comparative analysis with underwater visual censuses (UVCs). *Helgoland marine research*, 67(2), 241-250. <https://doi.org/10.1007/s10152-012-0319-y>
- Anderson, M. J. (2014). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley statsref: statistics reference online*, 1-15. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Andradi-Brown, D., Appeldoorn, R. S., Baker, E., Ballantine, D., Bejarano, I., Bridge, T. L., Colin, P. L., Eyal, G., Harris, P., Holstein, D., Jones, R., Kahng, S. E., Laverick, J., Loya, Y., Pochon, X., Pomponi, S. A., Puglise, K. A., Pyle, R. L., Reaka, M. L., Ruiz, J. H., Sealover, N., Semmler, R. F., Schizas, N., Schmidt, W., Sherman, C., Sinniger, F., Slattery, M., Spalding, H. L., Villalobos, S. G., Weil, E. y Wood, E. (2016a). Mesophotic Coral Ecosystems: A Lifeboat for Coral Reefs? UN Environment, GRID-Arendal.

- Andradi-Brown, D. A., Gress, E., Wright, G., Exton, D. A. y Rogers, A. D. (2016b). Reef fish community biomass and trophic structure changes across shallow to upper-mesophotic reefs in the Mesoamerican Barrier Reef, Caribbean. *PloS One*, 11(6), e0156641. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156641>
- Andradi-Brown, D. A., Head, C. E., Exton, D. A., Hunt, C. L., Hendrix, A., Gress, E. y Rogers, A. D. (2017). Identifying zooplankton community changes between shallow and upper-mesophotic reefs on the Mesoamerican Barrier Reef, Caribbean. *PeerJ*, 5, e2853. <https://doi.org/10.7717/peerj.2853>
- Armstrong, R. A., Pizarro, O. y Roman, C. (2019). Underwater robotic technology for imaging mesophotic coral ecosystems. *Mesophotic coral ecosystems*, 973-988. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0\\_51](https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_51)
- Arreola-Robles, J. L. y Elorduy-Garay, J. F. (2002). Reef fish diversity in the region of La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 70(1), 1-18.
- Asher, J., Williams, I. D. y Harvey, E. S. (2017a). An assessment of mobile predator populations along shallow and mesophotic depth gradients in the Hawaiian Archipelago. *Scientific reports*, 7(1), 1-18. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-03568-1>
- Asher, J., Williams, I. D. y Harvey, E. S. (2017b). Mesophotic depth gradients impact reef fish assemblage composition and functional group partitioning in the Main Hawaiian Islands. *Frontiers in Marine Science*, 4, 98. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00098>
- Bare, A. Y., Grimshaw, K. L., Rooney, J. J., Sabater, M. G., Fenner, D. y Carroll, B. (2010). Mesophotic communities of the insular shelf at Tutuila, American Samoa. *Coral Reefs*, 29, 369-377. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0600-y>
- Beckerman, A. P., Childs, D. Z. y Petchey, O. L. (2017). *Getting started with R: an introduction for biologists*. Oxford University Press.
- Bellwood, D. R., Goatley, C. H. y Bellwood, O. (2017). The evolution of fishes and corals on reefs: form, function and interdependence. *Biological Reviews*, 92(2), 878-901. <https://doi.org/10.1111/brv.12259>
- BlueRobotics. (2023). BlueROV2 Operation. Consultado el 17 de mayo de <https://bluerobotics.com/learn/bluerov2-operation/>
- Boehlert, G. W. y Genin, A. (1987). A review of the effects of seamounts on biological processes. En B. H. Keating, P. Fryer, R. Batiza y G. W. Boehlert (Eds.), *Geophysical Monograph Series* (pp. 319-334). <https://doi.org/10.1029/GM043p0319>
- Bongaerts, P., Ridgway, T., Sampayo, E. M. y Hoegh-Guldberg, O. (2010). Assessing the 'deep reef refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral reefs*, 29, 309-327. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0581-x>
- Bongaerts, P. y Smith, T. B. (2019). Beyond the "Deep Reef Refuge" hypothesis: a conceptual framework to characterize persistence at depth. En Y. Loya, K. Puglise y T. Bridge (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems* (pp. 881-895). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0\\_45](https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_45)

- Borcard, D., Gillet, F. y Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*. Springer.
- Bridge, T. C., Luiz, O. J., Coleman, R. R., Kane, C. N. y Kosaki, R. K. (2016). Ecological and morphological traits predict depth-generalist fishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1823), 20152332. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2332>
- Bryan, D. R., Kilfoyle, K., Gilmore Jr, R. G. y Spieler, R. E. (2013). Characterization of the mesophotic reef fish community in south Florida, USA. *Journal of Applied Ichthyology*, 29(1), 108-117. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2012.02055.x>
- Castro, R., Durazo, R., Mascarenhas, A., Collins, C. A. y Trasviña, A. (2006). Thermohaline variability and geostrophic circulation in the southern portion of the Gulf of California. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 53(1), 188-200. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.09.010>
- Chaikin, S., Dubiner, S. y Belmaker, J. (2022). Cold-water species deepen to escape warm water temperatures. *Global Ecology and Biogeography*, 31(1), 75-88. <https://doi.org/10.1111/geb.13414>
- CONANP. (2000). *Programa de Manejo Complejo Insular del Espíritu Santo*. [https://www.conanp.gob.mx/que\\_hacemos/pdf/programas\\_manejo/espiritu\\_santo\\_ok.pdf](https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/espiritu_santo_ok.pdf)
- CONANP. (2014). *Programa de Manejo Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo*. [https://simec.conanp.gob.mx/pdf\\_libro\\_pm/141\\_libro\\_pm.pdf](https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/141_libro_pm.pdf)
- Cornwell, W. K., Schwikl, D. W. y Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*, 87(6), 1465-1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- Cortés, J., Enochs, I. C., Sibaja-Cordero, J., Hernández, L., Alvarado, J. J., Breedy, O., Cruz-Barraza, J. A., Esquivel-Garrote, O., Fernández-García, C., Hermosillo, A., Kaiser, K. L., Medina-Rosas, P., Morales-Ramírez, A., Pacheco, C., Pérez-Matus, A., Reyes-Bonilla, H., Riosmena-Rodríguez, R., Sánchez-Noguera, C., Wieters, E. A. y Zapata, F. A. (2017). Marine biodiversity of Eastern Tropical Pacific coral reefs. En P. W. Glynn, D. P. Manzanella y I. C. Enochs (Eds.), *Coral reefs of the Eastern Tropical Pacific: persistence and loss in a dynamic environment* (pp. 203-250). [https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_7)
- Crawley, M. J. (2013). *The R book*. John Wiley & Sons.
- De Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T., Götzenberger, L., Moretti, M. y Berg, M. P. (2021). *Handbook of trait-based ecology: from theory to R tools*. Cambridge University Press.
- De Mendiburu, F. (2021) *agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. <https://cran.r-project.org/package=agricolae>
- Durán-Campos, E., Coria-Monter, E., Monreal-Gómez, M. A. y Salas-de-León, D. A. (2022). Impact of “the Blob” 2014 and 2019 in the sea surface temperature and chlorophyll-a levels of the Gulf of California: a satellite-based study. *Latin American journal of aquatic research*, 50(3), 479-491. <http://dx.doi.org/10.3856/vol50-issue3-fulltext-2910>
- Duxbury, A. C., Duxbury, A. B. y Sverdrup, K. A. (2000). *An introduction to the World's Oceans*. (6ª ed.). McGraw-Hill Higher Education.

- Favoretto, F., Sánchez, C. y Aburto-Oropeza, O. (2022). Warming and marine heatwaves tropicalize rocky reefs communities in the Gulf of California. *Progress in Oceanography*, 206, 102838. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102838>
- Fernández-Rivera Melo, F. J., Reyes-Bonilla, H., Ramírez-Ortiz, G. y Alvarez-Filip, L. (2018). Variación latitudinal en la estructura y función de la comunidad íctica conspicua arrecifal en el oeste del golfo de California. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(4), 1154-1166. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2018.4.2231>
- Fiedler, P. C. y Lavín, M. F. (2017). Oceanographic conditions of the eastern tropical Pacific. *Coral reefs of the Eastern Tropical Pacific: Persistence and loss in a dynamic environment*, 59-83. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4\\_3](https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_3)
- Fitzpatrick, B. M., Harvey, E. S., Heyward, A. J., Twiggs, E. J. y Colquhoun, J. (2012). Habitat specialization in tropical continental shelf demersal fish assemblages. *PloS one*, 7(6), e39634. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039634>
- Foster, S. A. (1985). Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. *Animal Behaviour*, 33(3), 782-792. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(85\)80011-7](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80011-7)
- Francisco, V. y de la Cueva, H. (2017). Nuevas perspectivas en la diversidad funcional de ambientes marinos. *Latin american journal of aquatic research*, 45(2), 261-275. <http://dx.doi.org/10.3856/vol45-issue2-fulltext-3>
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & R. van der Laan (eds) 2023. *Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References*. Recuperado de [http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp?\\_gl=1\\*\\_1os69td\\*\\_ga\\*NzY4MjY5NDQyLjE2ODY4NTk1NDA.\\*\\_ga\\_6Y72VP61VZ\\*MTY4Njg1OTU0MC4xLjEuMTY4Njg1OTYwNy42MC4wLjA](http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp?_gl=1*_1os69td*_ga*NzY4MjY5NDQyLjE2ODY4NTk1NDA.*_ga_6Y72VP61VZ*MTY4Njg1OTU0MC4xLjEuMTY4Njg1OTYwNy42MC4wLjA).
- Froese, R. y Pauly, D. (Eds.). (2023). FishBase. Recuperado de [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)
- Fukunaga, A., Kosaki, R. K., Wagner, D. y Kane, C. (2016). Structure of mesophotic reef fish assemblages in the Northwestern Hawaiian Islands. *PloS One*, 11(7), e0157861. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157861>
- Galland, G. R., Hastings, P. A. y Leichter, J. J. (2019). Fluctuating thermal environments of shallow-water rocky reefs in the Gulf of California, Mexico. *Scientific reports*, 9(1), 1-10. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53730-0>
- García-Sais, J. R. (2010). Reef habitats and associated sessile-benthic and fish assemblages across a euphotic–mesophotic depth gradient in Isla Desecheo, Puerto Rico. *Coral Reefs*, 29(2), 277-288. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0582-9>
- Garrison, T. S. (2009). *Essentials of oceanography*. Cengage Learning.
- Gilly, W., Markaida, U., Daniel, P., Frawley, T., Robinson, C., Gómez-Gutiérrez, J., Hyun, D., Soliman, J., Pandey, P. y Rosenzweig, L. (2022). Long-term hydrographic changes in the Gulf of California and ecological impacts: A crack in the World's Aquarium?. *Progress in Oceanography*, 206, 102857. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102857>

- Glynn, P. W. (1996). Coral reef bleaching: facts, hypotheses and implications. *Global change biology*, 2(6), 495-509. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1996.tb00063.x>
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 857-871. <https://doi.org/10.2307/2528823>
- Guevara-Guillén, C. (2011). *Hidrografía en Bahía de La Paz y zona oceánica adyacente (La Paz)*. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas – Instituto Politécnico Nacional [Tesis de maestría]. <http://repositoriodigital.ipn.mx/handle/123456789/14720>
- Halffter, G. y Moreno, C. E. (2005) Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma* (pp. 5-18). GORFI
- Helfman, G. S., Collette, B. B., Facey, D. E. y Bowen, B. W. (2009). *The diversity of fishes: biology, evolution, and ecology*. John Wiley & Sons.
- Herrera-Cervantes, H. (2019). Sea surface temperature, ocean color and wind forcing patterns in the Bay of La Paz, Gulf of California: Seasonal variability. *Atmósfera*, 32(1), 25-38. <https://doi.org/10.20937/atm.2019.32.01.03>
- Herrera-Cervantes, H., Gutiérrez, G. G., Zaytsev, O., Barton, E. D. y Gilcoto, M. (2023). Anomalous thermal and winds condition drove low surface chlorophyll-a in La Paz Bay during the 2015–2016 El Niño event. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 284, 108280. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2023.108280>
- Herrera-Cervantes, H., Lluch-Cota, S. E., Cortés-Ramos, J., Farfán, L. y Morales-Aspeitia, R. (2020). Interannual variability of surface satellite-derived chlorophyll concentration in the bay of La Paz, Mexico, during 2003–2018 period: The ENSO signature. *Continental Shelf Research*, 209, 104254. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104254>
- Heyns-Veale, E. R., Bernard, A. T. F., Richoux, N. B., Parker, D., Langlois, T. J., Harvey, E. S. y Götz, A. (2016). Depth and habitat determine assemblage structure of South Africa’s warm-temperate reef fish. *Marine biology*, 163, 1-17. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2933-8>
- Hijmans, R. J., van Etten, J., Sumner, M., Cheng, J., Baston, D., Bevan, A., Bivand, R., Busetto, L., Canty, M., Fasoli, B., Forrest, D., Ghosh, A., Golicher, D., Gray, J., Greenberg, J. A., Hiemstra, P., Hingee, K., Ilich, A., Karney, C., Mattiuzzi, M., Mosher, S., Naimi, B., Nowosad, J., Pebesma, E., Lamigueiro, O. P., Racine, E. B., Rowlingson, B., Shortridge, A., Venables, B. Wueest, R. (2023). *Raster: Geographic Data Analysis and Modeling*. Recuperado de <https://cran.r-project.org/package=raster>
- Hinderstein, L. M., Marr, J. C. A., Martinez, F. A., Dowgiallo, M. J., Puglise, K. A., Pyle, R. L., Zawada, D. G. y Appeldoorn, R. (2010). Theme section on “Mesophotic coral ecosystems: characterization, ecology, and management”. *Coral reefs*, 29, 247-251. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0614-5>
- Horikoshi, M., Tang, T., Dickey, A., Grenié, M., Thompson, R., Selzer, L., Strbenac, D., Voronin, K. y Pulatov, D. (2023). *Ggfortify: Data Visualization Tools for Statistical Analysis Results*. <https://cran.r-project.org/package=ggfortify>
- Holland, M. M., Becker, A., Smith, J. A., Everett, J. D. y Suthers, I. M. (2021). Fine-scale spatial and diel dynamics of zooplanktivorous fish on temperate rocky and artificial reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 674, 221-239. <https://doi.org/10.3354/meps13831>

- Hollarsmith, J. A., Ramírez-Ortiz, G., Winqvist, T., Velasco-Lozano, M., DuBois, K., Reyes-Bonilla, H., Neumann, K. C. y Grosholz, E. D. (2020). Habitats and fish communities at mesophotic depths in the Mexican Pacific. *Journal of Biogeography*, 47(7), 1552-1563. <https://doi.org/10.1111/jbi.13842>
- Holstein, D. M., Smith, T. B., Gyory, J. y Paris, C. B. (2015). Fertile fathoms: deep reproductive refugia for threatened shallow corals. *Scientific Reports*, 5(1), 12407. <https://doi.org/10.1038/srep12407>
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological monographs*, 54(2), 187-211. <https://doi.org/10.2307/1942661>
- International Union for Conservation of Nature. (2023). *IUCN Green List of Protected and Conserved Areas*. Recuperado de <https://www.iucn.org/resources/conservation-tool/iucn-green-list-protected-and-conserved-areas>
- Jiménez-Quiroz, M. D. C., Cervantes-Duarte, R., Funes-Rodríguez, R., Barón-Campis, S. A., García-Romero, F. D. J., Hernández-Trujillo, S., Hernández-Becerril, D. U., González-Armas, R., Martell-Dubois, R., Cerdeira-Estrada, S., Fernández-Méndez, J. I., González-Ania, L. V., Vásquez-Ortiz, M. y Barrón-Barraza, F. J. (2019). Impact of “the blob” and “El Niño” in the SW Baja California Peninsula: plankton and environmental variability of Bahía Magdalena. *Frontiers in Marine Science*, 6, 25. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00025>
- Jorgensen, S. J., Klimley, A. P., Muhlia-Melo, A. y Morgan, S. G. (2016). Seasonal changes in fish assemblage structure at a shallow seamount in the Gulf of California. *PeerJ*, 4, e2357. <https://doi.org/10.7717/peerj.2357>
- Kahng, S. E., Akkaynak, D., Shlesinger, T., Hochberg, E. J., Wiedenmann, J., Tamir, R. y Tchernov, D. (2019). Light, temperature, photosynthesis, heterotrophy, and the lower depth limits of mesophotic coral ecosystems en Y. Loya, K. Puglise y T. Bridge (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems* (pp. 801-828). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0\\_42](https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_42)
- Kahng, S. E., Copus, J. M. y Wagner, D. (2014). Recent advances in the ecology of mesophotic coral ecosystems (MCEs). *Current opinion in environmental sustainability*, 7, 72-81. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.019>
- Kahng, S. E., Garcia-Sais, J. R., Spalding, H. L., Brokovich, E., Wagner, D., Weil, E., Hinderstein, L. y Toonen, R. J. (2010). Community ecology of mesophotic coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, 29, 255-275. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0593-6>
- Kahng, S. E. y Kelley, C. D. (2007). Vertical zonation of megabenthic taxa on a deep photosynthetic reef (50–140 m) in the Au’au Channel, Hawaii. *Coral Reefs*, 26, 679-687. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0253-7>
- Karleskint, G., Turner, R. y Small, J. (2010). *Introduction to marine biology*. Cengage Learning.
- Keppel, G., Van Niel, K. P., Wardell-Johnson, G. W., Yates, C. J., Byrne, M., Mucina, L., Schut, A.G.T., Hopper, S.D. y Franklin, S. E. (2012). Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393-404. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00686.x>
- Kirk, J. T. (2011). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press.

- Laverick, J. H., Piango, S., Andradi-Brown, D. A., Exton, D. A., Bongaerts, P., Bridge, T. C., Lesser, M. P., Pyle, R. L., Slattery, M., Wagner, D. y Rogers, A. D. (2018). To what extent do mesophotic coral ecosystems and shallow reefs share species of conservation interest? A systematic review. *Environmental Evidence*, 7(1), 1-13. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0127-1>
- Laverick, J. H., Tamir, R., Eyal, G. y Loya, Y. (2020). A generalized light-driven model of community transitions along coral reef depth gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 29(9), 1554-1564. <https://doi.org/10.1111/geb.13140>
- Lavín, M. F. y Marinone, S. G. (2003). An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics: A tribute to the scientific work of Pedro Ripa*, 173-204. [https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1\\_11](https://doi.org/10.1007/978-94-010-0074-1_11)
- Lee, Z. y Tang, J. (2022). The two faces of “Case-1” water. *Journal of Remote Sensing*. <https://doi.org/10.34133/2022/9767452>
- Legendre, P. y Legendre, L. (2012). *Numerical ecology*. Elsevier.
- Lesser, M. P., Slattery, M. y Leichter, J. J. (2009). Ecology of mesophotic coral reefs. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 375(1-2), 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.05.009>
- Levin, L. A., Ekau, W., Gooday, A. J., Jorissen, F., Middelburg, J. J., Naqvi, S. W. A., Neira, C., Rabalais, N. N. y Zhang, J. (2009). Effects of natural and human-induced hypoxia on coastal benthos. *Biogeosciences*, 6(10), 2063-2098. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2063-2009>
- Lindfield, S. J., Harvey, E. S., Halford, A. R. y McIlwain, J. L. (2016). Mesophotic depths as refuge areas for fishery-targeted species on coral reefs. *Coral Reefs*, 35, 125-137. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1386-8>
- Locker, S. D., Armstrong, R. A., Battista, T. A., Rooney, J. J., Sherman, C. y Zawada, D. G. (2010). Geomorphology of mesophotic coral ecosystems: current perspectives on morphology, distribution, and mapping strategies. *Coral Reefs*, 29, 329-345. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0613-6>
- Loiseau, N., Villéger, S., Le Bozec, C., Gimenez, M., Kawahara, S. L. y Claverie, T. (2023). Mesophotic reefs are not refugia for neither taxonomic nor functional diversity of reef fishes. *Coral Reefs*, 42(1), 63-75. <https://doi.org/10.1007/s00338-022-02311-1>
- Loya, Y., Eyal, G., Treibitz, T., Lesser, M. P. y Appeldoorn, R. (2016). Theme section on mesophotic coral ecosystems: advances in knowledge and future perspectives. *Coral Reefs*, 35, 1-9. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1410-7>
- Luiz, O. J., Allen, A. P., Robertson, D. R., Floeter, S. R., Kulbicki, M., Vigliola, L., Becheler, R. y Madin, J. S. (2013). Adult and larval traits as determinants of geographic range size among tropical reef fishes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(41), 16498-16502. <https://doi.org/10.1073/pnas.1304074110>
- Magurran, A. E. y McGill, B. J. (Eds.). (2011). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. OUP Oxford.

- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Leprieur, F., Maire, E., Mouillot, D. y Villeger, S. (2023). *mFD: Compute and Illustrate the Multiple Facets of Functional Diversity*. Recuperado de <https://cran.r-project.org/web/packages/mFD/index.html>
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G. y Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, *111*(1), 112-118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Menza, C., Kendall, M., Rogers, C. y Miller, J. (2007). A deep reef in deep trouble. *Continental Shelf Research*, *27*(17), 2224-2230. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.05.017>
- Mercado-Santana, J. A., Santamaría-del-Ángel, E., González-Silvera, A., Sánchez-Velasco, L., Gracia-Escobar, M. F., Millán-Núñez, R. y Torres-Navarrete, C. (2017). Productivity in the Gulf of California large marine ecosystem. *Environmental development*, *22*, 18-29. <https://doi.org/10.1016/j.envdev.2017.01.003>
- Monreal-Gómez, M. A., Molina-Cruz, A. y Salas-de-León, D. A. (2001). Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *Journal of marine systems*, *30*(3-4), 305-315. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(01\)00064-1](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(01)00064-1)
- Morel, A., Huot, Y., Gentili, B., Werdell, P. J., Hooker, S. B. y Franz, B. A. (2007). Examining the consistency of products derived from various ocean color sensors in open ocean (Case 1) waters in the perspective of a multi-sensor approach. *Remote Sensing of Environment*, *111*(1), 69-88. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.03.012>
- Moreno, C. E. (2001). *Métodos para medir la biodiversidad. Volumen 1*. Manuales y tesis SEA.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. y Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, *24*(4), 867-876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W. y Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, *28*(3), 167-177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Mouillot, D., Loiseau, N., Grenié, M., Algar, A. C., Allegra, M., Cadotte, M. W., Casajus, N., Denelle, P., Guéguen, M., Maire, A., Maitner, B., McGill, B. J., McLean, M., Mouquet, N., Munoz, F., Thuiller, W., Villéger, S., Violle, C. y Auber, A. (2021). The dimensionality and structure of species trait spaces. *Ecology Letters*, *24*(9), 1988-2009. <https://doi.org/10.1111/ele.13778>
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S. R., Friedlander, A., Vigliola, L. y Bellwood, D. R. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(38), 13757-13762. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317625111>
- Muñoz, R. C., Buckel, C. A., Whitfield, P. E., Viehman, S., Clark, R., Taylor, J. C., Degan, B. P. y Hickerson, E. L. (2017). Conventional and technical diving surveys reveal elevated biomass and differing fish community composition from shallow and upper mesophotic zones of a remote United States coral reef. *Plos one*, *12*(11), e0188598. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188598>

- Myers, E. M., Anderson, M. J., Eme, D., Liggins, L. y Roberts, C. D. (2020). Changes in key traits versus depth and latitude suggest energy-efficient locomotion, opportunistic feeding and light lead to adaptive morphologies of marine fishes. *Journal of Animal Ecology*, 89(2), 309-322.
- Nagelkerken, I. y Van Der Velde, G. (2003). Connectivity between coastal habitats of two oceanic Caribbean islands as inferred from ontogenetic shifts by coral reef fishes. *Gulf and Caribbean Research*, 14(2), 43-59. <https://doi.org/10.18785/gcr.1402.04>
- National Oceanic & Atmospheric Administration (2021). *Marine Heatwave Watch*. Department of Commerce. [https://coralreefwatch.noaa.gov/product/marine\\_heatwave/](https://coralreefwatch.noaa.gov/product/marine_heatwave/)
- Nelson, J. S., Grande, T. C., & Wilson, M. V. (2016). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons.
- Nemeth, R. S. (2009). Dynamics of reef fish and decapod crustacean spawning aggregations: underlying mechanisms, habitat linkages, and trophic interactions. En Nagelkerken, I. (Ed.), *Ecological connectivity among tropical coastal ecosystems* (pp. 73-134). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2406-0\\_4](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2406-0_4)
- Nielsen, J. M., Rogers, L. A., Brodeur, R. D., Thompson, A. R., Auth, T. D., Deary, A. L., Duffy-Anderson, J. T., Galbraith, M., Koslow, J. A. y Perry, R. I. (2021). Responses of ichthyoplankton assemblages to the recent marine heatwave and previous climate fluctuations in several Northeast Pacific marine ecosystems. *Global Change Biology*, 27(3), 506-520. <https://doi.org/10.1111/gcb.15415>
- Obeso-Nieblas, M., Gaviño-Rodríguez, J. H., Obeso-Huerta, H. y Muñoz-Casillas, S. I. (2014). Variabilidad espacial termohalina, masas de agua y circulación geostrofica en Bahía de La Paz, Golfo de California. *Revista de biología marina y oceanografía*, 49(3), 413-426. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572014000300002>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H. B. A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M. O., Lahti, L., McGlinn, D., Ouellette, M. H., Cunha, E. R., Smith, T., Stier, A., Braak, C. J. F. T. y Weedon, J. (2022). *Vegan: Community Ecology Package*. Recuperado de <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Olán-González, M., Reyes-Bonilla, H., Álvarez-Filip, L., Pérez-España, H. y Olivier, D. (2020). Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 103, 1323-1341. <https://doi.org/10.1007/s10641-020-01026-y>
- Olivier, D., Loiseau, N., Petatán-Ramírez, D., Millán, O. T., Suárez-Castillo, A. N., Torre, J., Munguia-Vega, A. y Reyes-Bonilla, H. (2018). Functional-biogeography of the reef fishes of the islands of the Gulf of California: integrating functional divergence into marine conservation. *Global Ecology and Conservation*, 16, e00506. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2018.e00506>
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J., & Crisci, J. V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos. Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Papastamatiou, Y. P., Meyer, C. G., Kosaki, R. K., Wallsgrove, N. J. y Popp, B. N. (2015). Movements and foraging of predators associated with mesophotic coral reefs and their potential for linking ecological habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 521, 155-170. <https://doi.org/10.3354/meps11110>

- Pebesma, E., Bivand, R., Racine, E., Sumner, M., Cook, I., Keitt, T., Lovelace, R., Wickham, H., Ooms, J., Müller, K., Pedersen, T. L., Baston, D. y Dunnington, D. (2023) *sf: Simple Features for R*. Recuperado de <https://cran.r-project.org/package=sf>
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R. y Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in oceanography*, 69(2-4), 285-317. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.012>
- Pérez-Castro, M. Á., Schubert, N., De Oca, G. A. M., Leyte-Morales, G. E., Eyal, G. y Hinojosa-Arango, G. (2022). Mesophotic Coral Ecosystems in the Eastern Tropical Pacific: The current state of knowledge and the spatial variability of their depth boundaries. *Science of The Total Environment*, 806, 150576. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150576>
- Pérez-España, H., Galván-Magaña, F., y Abitia-Cárdenas, L. A. (1996). Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del suroeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*, 22(3), 273-294.
- Perusquía-Ardón, J. C. (2022). *Análisis de la resistencia de peces arrecifales en el Archipiélago de Espíritu Santo, Baja California Sur, México* [Tesis de maestría]. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3773>
- Pierce, D. (2023). *Ncdf4: Interface to Unidata netCDF (Version 4 or Earlier) Format Data Files*. <https://cran.r-project.org/package=ncdf4>
- Pinheiro, H. T., Eyal, G., Shepherd, B. y Rocha, L. A. (2019). Ecological insights from environmental disturbances in mesophotic coral ecosystems. *Ecosphere*, 10(4), e02666. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2666>
- Pinheiro, H. T., MacDonald, C., Quimbayo, J. P., Shepherd, B., Phelps, T. A., Loss, A. C., Teixeira, J. B. y Rocha, L. A. (2023). Assembly rules of coral reef fish communities along the depth gradient. *Current Biology*, 33(8), 1421-1430. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.040>
- Pohlert, T. (2022). *PMCMRplus: Calculate Pairwise Multiple Comparisons of Mean Rank Sums Extended*. <https://cran.r-project.org/package=PMCMRplus>
- Portela, E., Beier, E., Barton, E. D., Castro, R., Godínez, V., Palacios-Hernández, E., Fiedler, P. C., Sánchez-Velasco, L. y Trasviña, A. (2016). Water masses and circulation in the tropical Pacific off central Mexico and surrounding areas. *Journal of Physical Oceanography*, 46(10), 3069-3081. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0068.1>
- Puglise, K. A., Hinderstein, L. M., Marr, J. C. A., Dowgiallo, M. J. y Martinez, F. A. (2009). Mesophotic coral ecosystems research strategy: international workshop to prioritize research and management needs for mesophotic coral ecosystems, Jupiter, Florida, 12-15 July 2008.
- Pyle, R. L., Boland, R., Bolick, H., Bowen, B. W., Bradley, C. J., Kane, C., Kosaki, R. K., Langston, R., Longenecker, K., Montgomery, A., Parrish, F. A., Popp, B. N., Rooney, J., Smith, C. M., Wagner, D. y Spalding, H. L. (2016). A comprehensive investigation of mesophotic coral ecosystems in the Hawaiian Archipelago. *PeerJ*, 4, e2475. <https://doi.org/10.7717/peerj.2475>

- Pyle, R. L. y Copus, J. M. (2019). Mesophotic coral ecosystems: introduction and overview. En Y. Loya, K. Puglise y T. Bridge (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems* (pp. 749-778). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_1)
- R Core Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Consultado el 26 de junio de <https://www.R-project.org/>
- Rabadán-Sotelo, J. A. (2018). *Evaluación de la comunidad íctica en arrecifes rocosos mediante censos visuales: buceo autónomo vs. Mini-ROV (La Paz)*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. [Tesis de maestría]. <http://dspace.cibnor.mx:8080/handle/123456789/2733>
- Ramírez-Ortiz, G., Balart, E. F., Reyes-Bonilla, H., Huato-Soberanis, L., Cortés-Fuentes, C. y Micheli, F. (2022). Greater resilience of reef fish assemblages in a no-take reserve compared to multi-use areas of the Gulf of California. *Progress in Oceanography*, 204, 102794. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102794>
- Ramírez-Ortiz, G., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Hernández, L., Fernández Rivera-Melo, F., López-Pérez, A. y Dominici-Arosamena, A. (2017). Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology*, 38(4), e12447. <https://doi.org/10.1111/maec.12447>
- Ramírez-Ortiz, G., Reyes-Bonilla, H., Balart, E. F., Olivier, D., Huato-Soberanis, L., Micheli, F. y Edgar, G. J. (2020). Reduced fish diversity despite increased fish biomass in a Gulf of California Marine Protected Area. *PeerJ*, 8, e8885. <https://doi.org/10.7717/peerj.8885>
- Read, J. S., Rose, K. C., Winslow, L. A. y Read, E. K. (2015). A method for estimating the diffuse attenuation coefficient (KdPAR) from paired temperature sensors. *Limnology and Oceanography: Methods*, 13(2), 53-61. <https://doi.org/10.1002/lom3.10006>
- Reyes-Salinas, A., Cervantes-Duarte, R., Morales-Pérez, R. A. y Valdez-Holguín, J. E. (2003). Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, BCS. *Hidrobiológica*, 13(2), 103-110.
- Richert J. E., Jorgensen, S. J., Ketchum, J. T., Mohajerani, L. y Klimley, P. (2017). The importance of pinnacles and seamounts to pelagic fishes and fisheries off the Southern Baja California Peninsula. *Oceanography & Fisheries Open Access Journal*, 4(2), 48-65. <https://doi.org/10.19080/OFOAJ.2017.04.555634>
- Robertson D. R. y Allen, G. R. (2015). *Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific: online information system*. Smithsonian Tropical Research Institute. Recuperado de <https://biogeodb.stri.si.edu/sftep/en/pages>
- Robinson, I. S. (2010). *Discovering the Ocean from Space: The unique applications of satellite oceanography*. Springer Science & Business Media.
- Rocha, L. A., Pinheiro, H. T., Shepherd, B., Papastamatiou, Y. P., Luiz, O. J., Pyle, R. L. y Bongaerts, P. (2018). Mesophotic coral ecosystems are threatened and ecologically distinct from shallow water reefs. *Science*, 361(6399), 281-284. <https://doi.org/10.1126/science.aag1614>

- Rodríguez Escobar, F. E. (2021). *El rol de los ecosistemas mesofóticos como refugios para macroinvertebrados bénticos en Bahías de Huatulco, Oaxaca* [Tesis de maestría]. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3651>
- Rodríguez-Romero, J., Muhlia-Melo, A. F., Galván-Magaña, F., Gutiérrez-Sánchez, F. J. y Gracia-Lopez, V. (2005). Fish assemblages around Espíritu Santo island and Espíritu Santo seamount in the lower Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 77(1), 33-50.
- Sala, E., Aburto-Oropeza, O., Paredes, G. y Thompson, G. (2003). Spawning aggregations and reproductive behavior of reef fishes in the Gulf of California. *Bulletin of Marine Science*, 72(1), 103-121.
- Sánchez-Caballero, C. A., Borges-Souza, J. M., De La Cruz-Agüero, G. y Ferse, S. C. A. (2017). Links between fish community structure and habitat complexity of a rocky reef in the Gulf of California threatened by development: Implications for mitigation measures. *Ocean & Coastal Management*, 137, 96-106. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2016.12.013>
- Sánchez-Jiménez, A., Naranjo-Elizondo, B., Rodríguez-Arrieta, A., Quesada, A. J., Blum, S., McCosker, J. E., Robertson, D. R., Auster, P. J. y Cortés, J. (2018). Updated catalogue of bony fishes observed in deep waters at Isla del Coco National Park and Las Gemelas seamount, Costa Rica (Eastern Tropical Pacific). *Revista de Biología Tropical*, 66(5), S1-S113. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i5.34943>
- Sánchez-Pérez, E. D., Sánchez-Velasco, L., Ruvalcaba-Aroche, E. D., Ornelas-Vargas, A., Beier, E., Barton, E. D., Peña, M. A., Godínez, V. M. y Contreras-Catala, F. (2021). Temperature and dissolved oxygen concentration in the Pacific Ocean at the northern region of the oxygen minimum zone off Mexico between the last two PDO cool phases. *Journal of Marine Systems*, 222, 103607. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103607>
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. y Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological monographs*, 80(3), 469-484. <https://doi.org/10.1890/08-2225.1>
- Schlitzer, R. (2023). Ocean Data View. <odv.awi.de>
- Sedell, J. R., Reeves, G. H., Hauer, F. R., Stanford, J. A. y Hawkins, C. P. (1990). Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. *Environmental management*, 14, 711-724. <https://doi.org/10.1007/BF02394720>
- Semmler, R. F., Hoot, W. C. y Reaka, M. L. (2017). Are mesophotic coral ecosystems distinct communities and can they serve as refugia for shallow reefs?. *Coral Reefs*, 36, 433-444. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1530-0>
- Servicio de Vigilancia Marina Copernicus. (s.f.). *Global Ocean Colour (Copernicus-GlobColour), Bio-Geo-Chemical, L4 (monthly and interpolated) from Satellite Observations (1997-ongoing)*. [https://data.marine.copernicus.eu/product/OCEANCOLOUR\\_GLO\\_BGC\\_L4\\_MY\\_009\\_104/description](https://data.marine.copernicus.eu/product/OCEANCOLOUR_GLO_BGC_L4_MY_009_104/description)
- Sherman, C., Nemeth, M., Ruíz, H., Bejarano, I., Appeldoorn, R., Pagán, F., Schärer, M. y Weil, E. (2010). Geomorphology and benthic cover of mesophotic coral ecosystems of the upper insular slope of southwest Puerto Rico. *Coral Reefs*, 29, 347-360. <https://doi.org/10.1007/s00338-010-0607-4>

- Silva-Montoya, P., Ramírez-Ortiz, G. y Calderon-Aguilera, L. E. (en prensa). The mesophotic zone of the Marine Protected Area Espiritu Santo can function as a refuge for the ichthyofauna.
- Slattery, M., Lesser, M. P., Brazeau, D., Stokes, M. D. y Leichter, J. J. (2011). Connectivity and stability of mesophotic coral reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408(1-2), 32-41. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.07.024>
- Smith, T. B., Gyory, J., Brandt, M. E., Miller, W. J., Jossart, J. y Nemeth, R. S. (2016). Caribbean mesophotic coral ecosystems are unlikely climate change refugia. *Global change biology*, 22(8), 2756-2765. <https://doi.org/10.1111/gcb.13175>
- Spinu, V., Grolemond, G., Wickham, H., Vaughan, D., Lyttle, I., Costigan, I., Law, J., Mitarotonda, D., Larmarange, J., Boiser, J. y Lee, C. H. (2023). *Lubridate: Make Dealing with Dates a Little Easier*. <https://cran.r-project.org/package=lubridate>
- Stefanoudis, P. V., Fassbender, N., Samimi-Namin, K., Adam, P. A., Ebrahim, A., Harlay, J., Koester, A., Samoily, M., Sims, H., Swanborn, D., Talma, S., Winter, S. y Woodall, L. C. (2023). Trait-based approaches reveal that deep reef ecosystems in the Western Indian Ocean are functionally distinct. *Science of The Total Environment*, 872, 162111. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.162111>
- Streich, M. K., Ajemian, M. J., Wetz, J. J. y Stunz, G. W. (2017). A comparison of fish community structure at mesophotic artificial reefs and natural banks in the western Gulf of Mexico. *Marine and Coastal Fisheries*, 9(1), 170-189. <https://doi.org/10.1080/19425120.2017.1282897>
- Talley, L. D. (2011). *Descriptive physical oceanography: an introduction*. Academic press.
- Tamir, R., Eyal, G., Kramer, N., Laverick, J. H. y Loya, Y. (2019). Light environment drives the shallow-to-mesophotic coral community transition. *Ecosphere*, 10(9), e02839. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2839>
- Thresher, R. E. y Colin, P. L. (1986). Trophic structure, diversity and abundance of fishes of the deep reef (30–300m) at Enewetak, Marshall Islands. *Bulletin of Marine Science*, 38(1), 253-272.
- Thomas, C. J., Bridge, T. C., Figueiredo, J., Deleersnijder, E. y Hanert, E. (2015). Connectivity between submerged and near-sea-surface coral reefs: can submerged reef populations act as refuges?. *Diversity and Distributions*, 21(10), 1254-1266. <https://doi.org/10.1111/ddi.12360>
- Torquato, F., Jensen, H. M., Range, P., Bach, S. S., Ben-Hamadou, R., Sigsgaard, E. E., Thomsen, P. F., Møller, P. R. y Riera, R. (2017). Vertical zonation and functional diversity of fish assemblages revealed by ROV videos at oil platforms in The Gulf. *Journal of Fish Biology*, 91(3), 947-967. <https://doi.org/10.1111/jfb.13394>
- Trasviña-Castro, A., De Velasco, G. G., Valle-Levinson, A., Gonzalez-Armas, R., Muhlia, A. y Cosio, M. A. (2003). Hydrographic observations of the flow in the vicinity of a shallow seamount top in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 57(1-2), 149-162. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00338-4](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00338-4)
- Turner, J. A., Babcock, R. C., Hovey, R. y Kendrick, G. A. (2017). Deep thinking: a systematic review of mesophotic coral ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 74(9), 2309-2320. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx085>

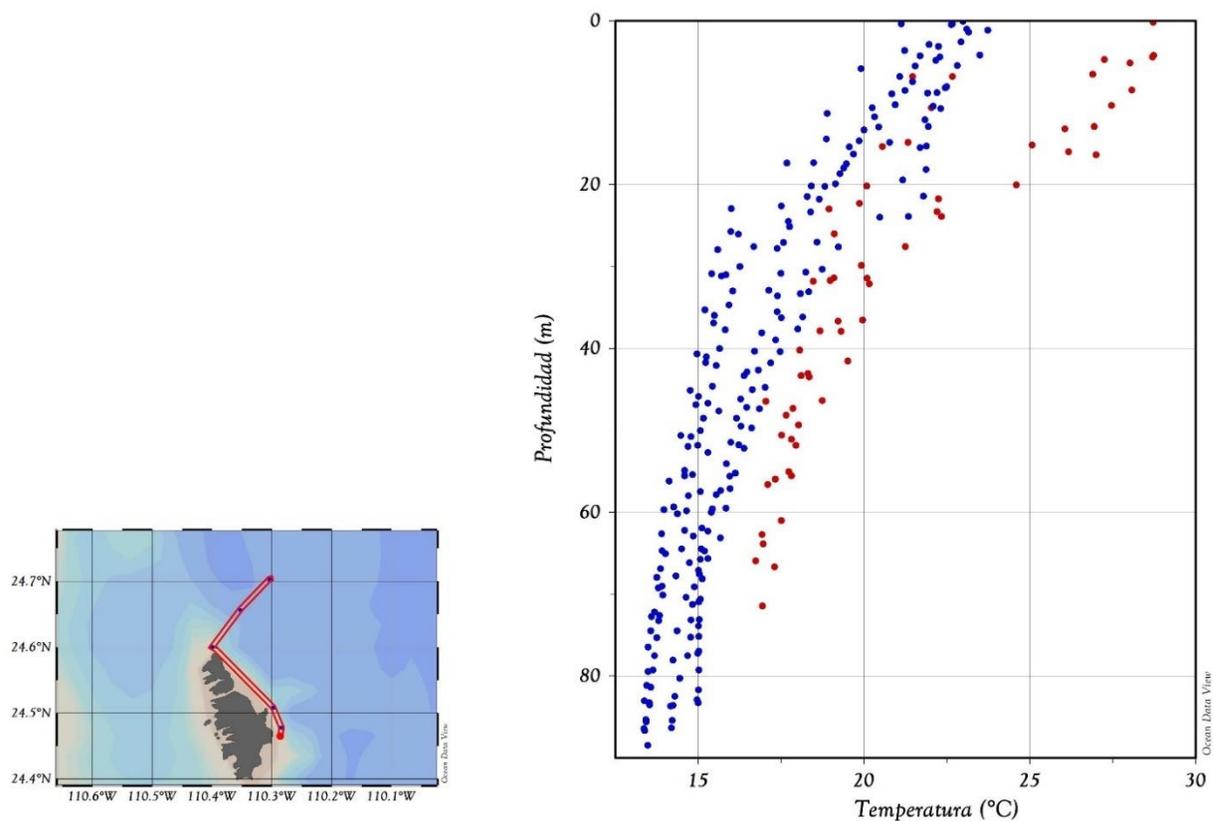
- UNEP-WCMC y IUCN (2023). *Protected Planet: The World Database on Protected Areas (WDPA) and World Database on Other Effective Area-based Conservation Measures (WD-OECM)*. Consultado el 1 de febrero de [www.protectedplanet.net./108125](http://www.protectedplanet.net./108125)
- Valiela, I. *Marine Ecological Processes*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-79070-1>
- Van Oppen, M. J., Bongaerts, P. I. M., Underwood, J. N., Peplow, L. M. y Cooper, T. F. (2011). The role of deep reefs in shallow reef recovery: an assessment of vertical connectivity in a brooding coral from west and east Australia. *Molecular ecology*, 20(8), 1647-1660. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05050.x>
- Velasco-Lozano, M. F., Ramírez-Ortiz, G., Reyes-Bonilla, H. y Hollarsmith, J. A. (2020). Ensamblajes de peces en la zona mesofótica del Pacífico: una comparación entre islas continentales y oceánicas de México. *Ciencias Marinas*, 46(4), 321-342. <https://doi.org/10.7773/cm.v46i4.3112>
- Verdugo-Díaz, G., Martínez-López, A., Gaxiola-Castro, G. y Valdez-Holguín, J. E. (2012). Phytoplankton photosynthetic parameters from the Gulf of California southern region. *Revista de biología marina y oceanografía*, 47(3), 527-535.
- VideoRay. (2010). *VideoRay Pro 4 operator manual*. VideoRay LLC.
- Villaseñor-Casales, A. (1979). Distribución vertical de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, durante la primavera de 1976. *CalCOFI Rep*, 20, 146-149.
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D. y Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79, 783-801. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0546-z>
- Villéger, S., Mason, N. W. y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Wagner, D., Kosaki, R. K., Spalding, H. L., Whitton, R. K., Pyle, R. L., Sherwood, A. R., Tsuda, R. T. y Calcinaï, B. (2014). Mesophotic surveys of the flora and fauna at Johnston Atoll, Central Pacific Ocean. *Marine Biodiversity Records*, 7, e68. <https://doi.org/10.1017/S1755267214000785>
- White, P. S. y Pickett, S. T. A. (1985). Natural disturbance and patch dynamics: an introduction en S. T. A. Pickett y P.S. White (Eds.), *Natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T. L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H. y Dunnington, D. (2023a). *ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics*. Recuperado de <https://cran.r-project.org/package=ggplot2>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K. y Vaughan, D. (2023b). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. <https://cran.r-project.org/package=dplyr>
- Woolley, S. N., Tittensor, D. P., Dunstan, P. K., Guillera-Aroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., Wintle, B. A., Worm, B. y O'Hara, T. D. (2016). Deep-sea diversity patterns are shaped by energy availability. *Nature*, 533(7603), 393-396. <https://doi.org/10.1038/nature17937>

Zar, J. H., *Biostatistical analysis*. Prentice Hall.

Zarubin, M., Lindemann, Y. y Genin, A. (2017). The dispersion-confinement mechanism: Phytoplankton dynamics and the spring bloom in a deeply-mixing subtropical sea. *Progress in oceanography*, 155, 13-27. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.05.005>

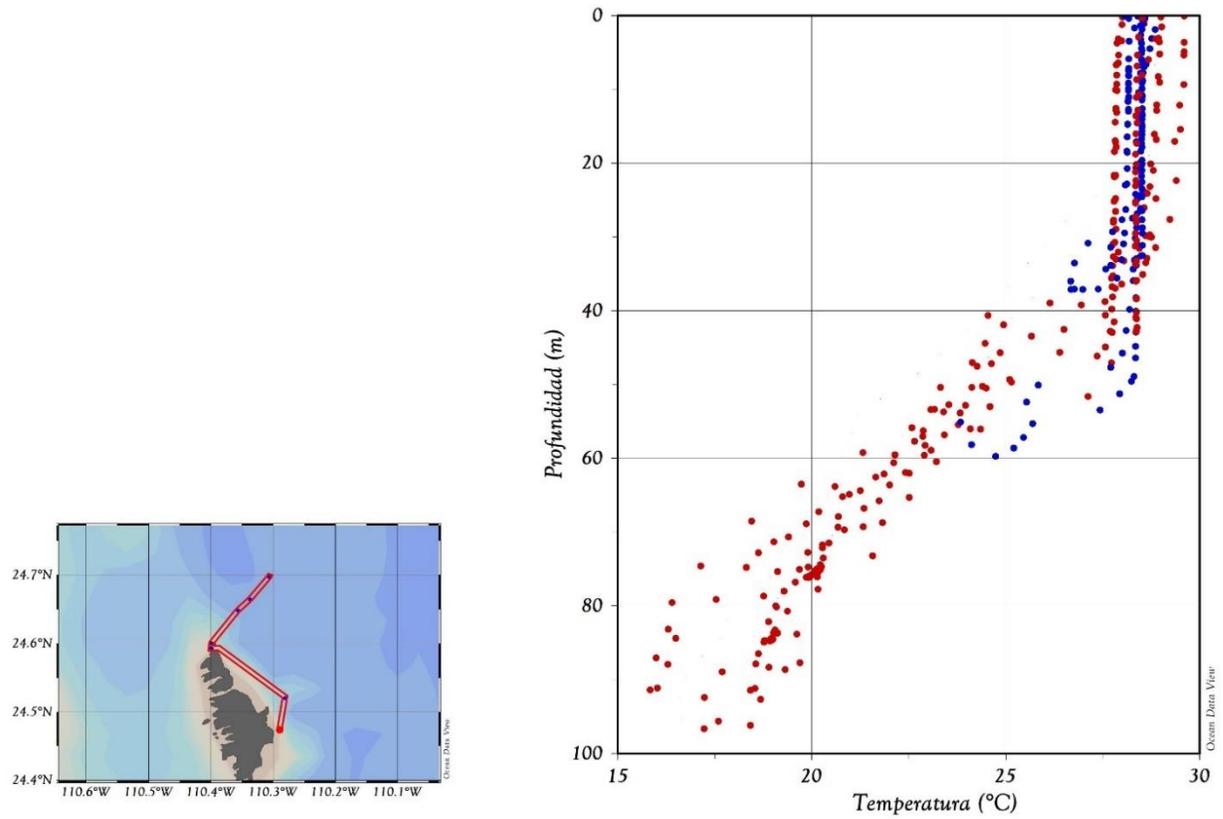
## Anexos

### Anexo A



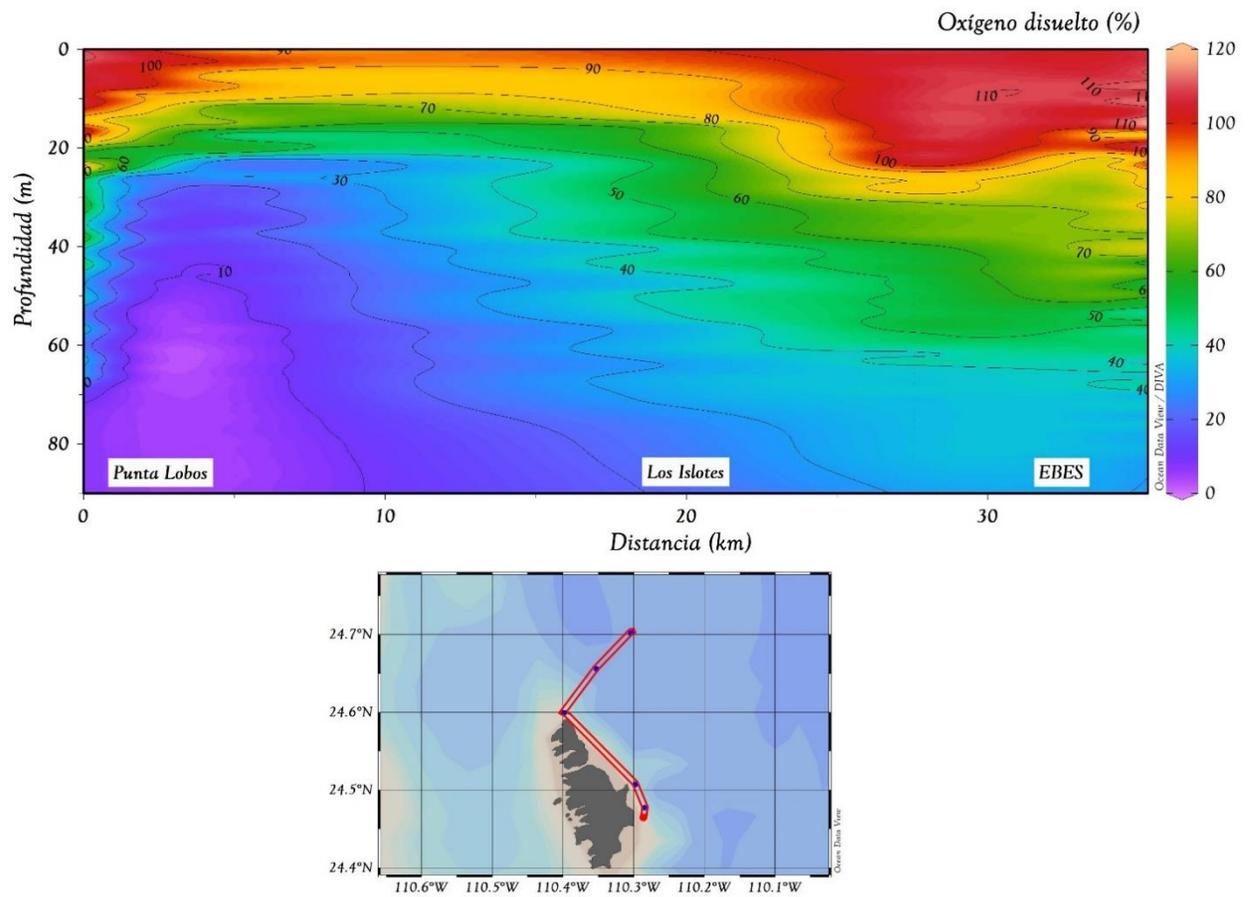
**Figura 14.** Perfil vertical de la temperatura durante la temporada fría 2021 (puntos rojos) y 2022 (puntos azules) registrada en los sitios de muestreo de PNZMAES y la zona circundante.

## Anexo B



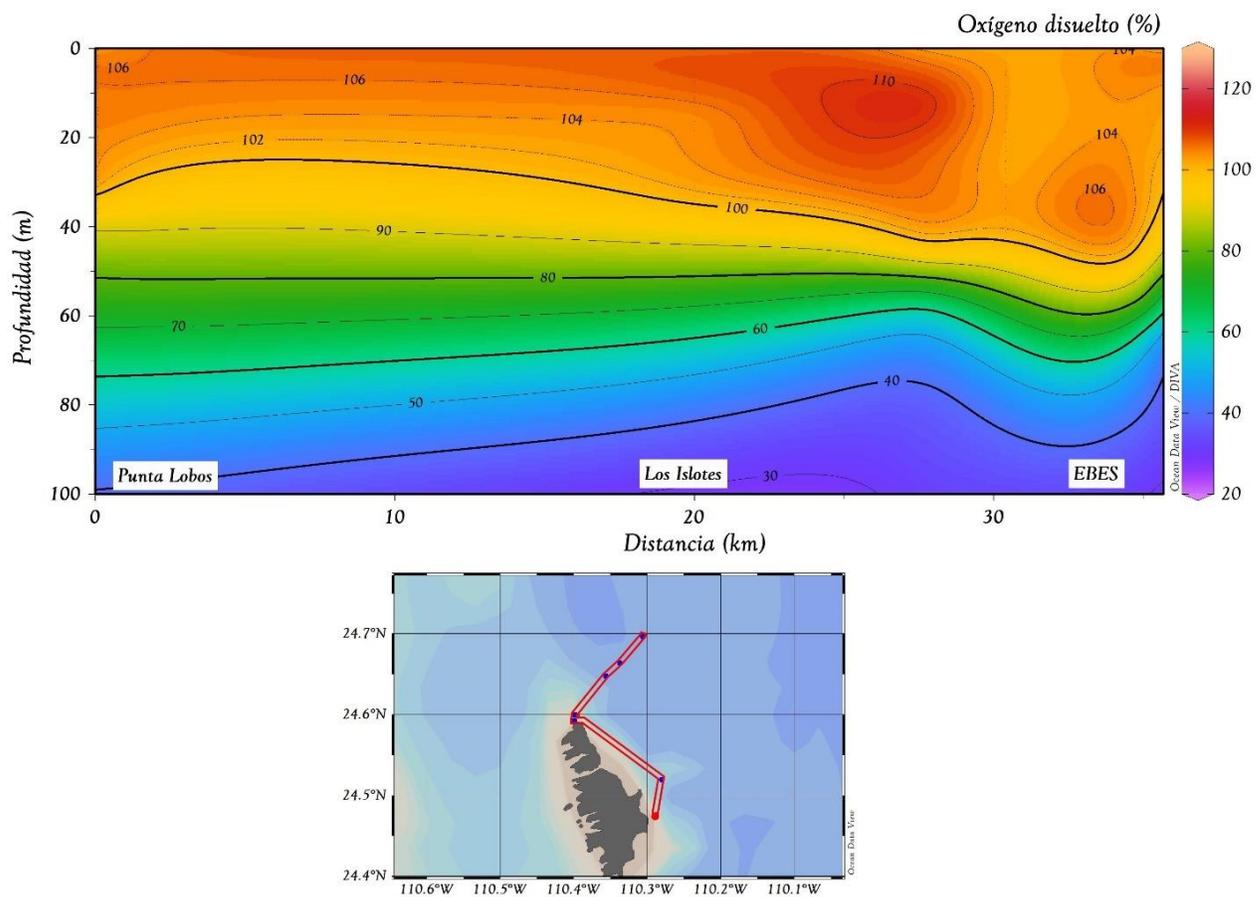
**Figura 15.** Perfil vertical de la temperatura durante la temporada cálida 2021 y 2022 registrada en los sitios de muestreo en PNZMAES y la zona circundante. Los puntos rojos corresponden al 2021 y los azules al 2022.

## Anexo C



**Figura 16.** Estructura de la saturación de oxígeno en la columna de agua durante la temporada fría 2021 y 2022 registrada en los sitios de muestreo en el PNZMAES y la zona circundante.

## Anexo D



**Figura 17.** Estructura de la saturación de oxígeno en la columna de agua durante la temporada cálida 2021 y 2022 registrada en los sitios muestreados en el PNZMAES y la zona circundante.

## Anexo E

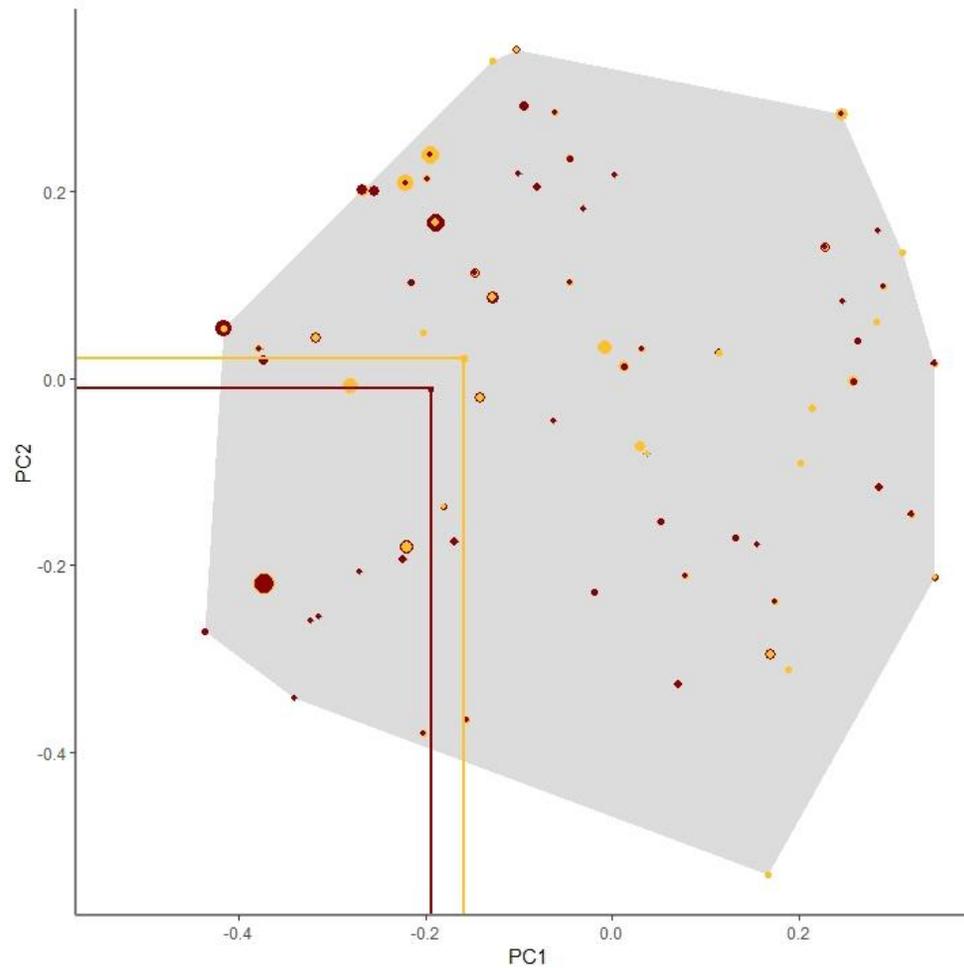
**Tabla 6.** Elenco sistemático de los ensamblajes de peces en la zona somera y mesofótica con base en el orden filogenético de Nelson (2016) y nombres científicos actualizados usando el catálogo de peces de Eschmeyer (Fricke et al., 2023). Se indica su presencia (1) o ausencia (0) en cada zona.

Grado	Familia	Especie	FE	Zona somera	Zona mesofótica
Clase Chondrichthyes				0	1
Infraclase Elasmobranchii	Heterodontidae	<i>Heterodontus francisci</i>	62N11IM		
Orden Heterodontiformes					
Orden Carcharhiniformes	Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i>	64D32FC	0	1
Orden Squatiniformes	Squatinidae	<i>Squatina californica</i>	61N11FC	1	1
Orden Pristiformes	Rhinobatidae	<i>Zapteryx exasperata</i>	61N11IM	0	1
Orden Myliobatiformes	Dasyatidae	<i>Hypanus dipterurus</i>	62D11IM	0	1
	Urotrygonidae	<i>Urobatis</i> sp.	42N11IM	1	1
		<i>Urobatis concentricus</i>	42N11IM	1	1
		<i>Urobatis halleri</i>	52N11IM	0	1
		<i>Urobatis maculatus</i>	42N11IM	0	1
Clase Osteichthyes				1	1
Infraclase Holostei	Muraenidae	<i>Gymnothorax castaneus</i>	61N11FC		
Orden Anguilliformes					
		<i>Muraena argus</i>	61N11FC	0	1
	Congridae	<i>Heteroconger</i> sp.	51D31Pk	0	1
Orden Clupeiformes	Clupeidae	<i>Sardinops sagax</i>	44D43Pk	1	0
Orden Gonorynchiformes	Chanidae	<i>Chanos chanos</i>	64D42OM	1	0
Orden Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus lacertinus</i>	31N11FC	1	1
Orden Holocentriformes	Holocentridae	<i>Myripristis leiognathus</i>	32N32IM	1	1
Orden Kurtiformes	Apogonidae	<i>Apogon</i> sp.	21N32Pk	1	1
		<i>Apogon atricaudus</i>	21N12IM	0	1
Orden Gobiiformes	Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelii</i>	32D42Pk	1	0
		<i>Azurina atrilobata</i>	22D42Pk	1	1
		<i>Chromis alta</i>	22D12Pk	1	1
		<i>Chromis limbaughi</i>	21D31Pk	1	1
		<i>Microspathodon dorsalis</i>	41D11HD	1	0
		<i>Stegastes</i> sp.	21D31OM	1	0
		<i>Stegastes flavilatus</i>	21D31OM	1	0
		<i>Stegastes rectifraenum</i>	21D31OM	1	1
Orden Blenniiformes	Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	31D11OM	1	0

		<i>Plagiotremus azaleus</i>	21D11FC	1	0
	Chaenopsidae	<i>Chaenopsis alepidota</i>	21D11IM	0	1
Orden Carangiformes	Carangidae	<i>Caranx caballus</i>	54D42FC	1	1
		<i>Seriola lalandi</i>	64D42FC	0	1
		<i>Seriola rivoliana</i>	64D32FC	1	1
Orden Ostiophoriformes	Sphyraenidae	<i>Sphyraena argentea</i>	64N33FC	0	1
Orden Sygnathiformes	Fistulariidae	<i>Fistularia commersonii</i>	64D12FC	1	1
Orden Labriformes	Labridae	<i>Bodianus diplotaenia</i>	53D11IM	1	1
		<i>Bodianus pulcher</i>	63D11IM	0	1
		<i>Halichoeres</i> sp.	32D11IM	1	1
		<i>Halichoeres dispilus</i>	32D11IM	1	1
		<i>Halichoeres melanotis</i>	22D11IM	1	0
		<i>Halichoeres nicholsi</i>	42D11IM	1	0
		<i>Thalassoma lucasanum</i>	22D31IM	1	1
		<i>Xyrichtys</i> sp.	22D11IM	0	1
	Scaridae	<i>Scarus</i> sp.	53D33HD	1	0
		<i>Scarus ghobban</i>	63D31HD	1	1
		<i>Scarus perrico</i>	53D31HD	1	0
		<i>Scarus rubroviolaceus</i>	53D31HD	1	0
Orden Perciformes	Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	42N31IM	1	1
		<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	33N32IM	0	1
	Kyphosidae	<i>Kyphosus</i> sp.	53D32HD	1	0
		<i>Kyphosus elegans</i>	53D42HD	1	0
		<i>Kyphosus vaigiensis</i>	54D32IM	1	0
	Serranidae	<i>Serranus psittacinus</i>	33N11FC	1	1
		<i>Pronotogrammus multifasciatus</i>	31D12Pk	1	1
		<i>Alphestes immaculatus</i>	31N11IM	1	0
		<i>Cephalopholis colonus</i>	44D42Pk	1	1
		<i>Cephalopholis panamensis</i>	42N11FC	1	1
		<i>Epinephelus labriformis</i>	53N11FC	1	1
		<i>Epinephelus quinquefasciatus</i>	64D11FC	1	1
		<i>Mycteroperca</i> sp.	63N11FC	1	1
		<i>Mycteroperca jordani</i>	64D11FC	1	1
		<i>Mycteroperca prionura</i>	63N11FC	1	1
		<i>Mycteroperca rosacea</i>	63N11FC	1	1
		<i>Liopropoma fasciatum</i>	31N11IM	1	1
		<i>Paralabrax auroguttatus</i>	53D11FC	0	1
		<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	53D11FC	0	1

	Serranidae	<i>Rypticus</i> sp.	31N11FC	1	0
		<i>Rypticus bicolor</i>	31N11FC	1	1
		<i>Pristigenys serrula</i>	42N12FC	0	1
	Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>	32D33OM	1	1
		<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	32D32OM	1	1
		<i>Prognathodes falcifer</i>	22D12IS	1	1
	Pomacanthidae	<i>Holacanthus passer</i>	42D32IS	1	1
		<i>Pomacanthus zonipectus</i>	42D12IS	1	1
	Malacanthidae	<i>Caulolatilus princeps</i>	63D11IM	1	1
	Haemulidae	<i>Anisotremus interruptus</i>	53N12IM	1	1
		<i>Haemulon flaviguttatum</i>	43N31FC	1	0
		<i>Haemulon maculicauda</i>	33N41FC	1	0
		<i>Haemulon sexfasciatum</i>	53N31FC	1	1
	Lutjanidae	<i>Hoplopagrus guentherii</i>	64N11FC	1	1
		<i>Lutjanus</i> sp.	53N31FC		
		<i>Lutjanus argentiventris</i>	53N41FC	1	1
		<i>Lutjanus colorado</i>	64N11IM	0	1
		<i>Lutjanus guttatus</i>	53N32IM	1	1
		<i>Lutjanus inermis</i>	43N32FC	0	1
		<i>Lutjanus jordani</i>	54N31FC	1	1
		<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	64N11FC	1	1
		<i>Lutjanus viridis</i>	34N42FC	1	0
	Cirrhitidae	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	21D31FC	1	1
		<i>Oxycirrhites typus</i>	21D11Pk	0	1
Orden Scorpaeniformes	Scorpaenidae	<i>Scorpaena</i> sp.	41N11FC	1	1
		<i>Scorpaena guttata</i>	41N11FC	0	1
Orden Acanthuriformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus xanthopterus</i>	53D31HD	1	1
	Acanthuridae	<i>Prionurus laticlavus</i>	53D41HD	1	1
	Zanclidae	<i>Zanclus cornutus</i>	32D31IS	1	1
Orden Tetraodontiformes	Ostraciidae	<i>Ostracion meleagris</i>	32D11OM	1	0
	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	53D11IM	1	1
		<i>Pseudobalistes naufragium</i>	63D12IM	1	0
		<i>Sufflamen verres</i>	43D31IM	1	1
	Tetraodontidae	<i>Arothron meleagris</i>	42D12IS	1	1
		<i>Canthigaster punctatissima</i>	21D11IS	1	1
	Diodontidae	<i>Chilomycterus reticulatus</i>	52N11IM	1	0
		<i>Diodon holocanthus</i>	42N11IM	1	1
		<i>Diodon hystrix</i>	42N11IM	1	0

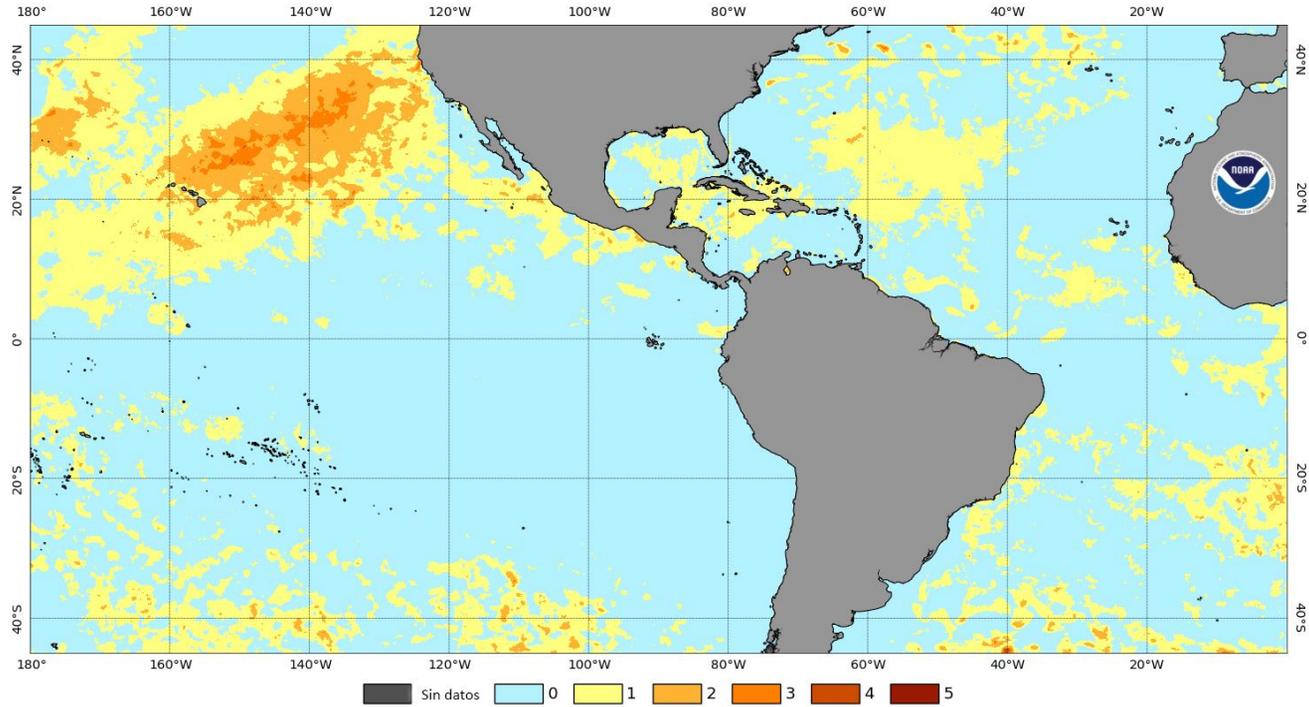
## Anexo F



**Figura 18.** Distribución de las entidades funcionales (FEs), ponderada por su abundancia (tamaño del círculo), de la ictiofauna de arrecifes someros (rojo) y mesofóticos (amarillo) en los ejes 1 y 2 del espacio funcional construido a partir del PCoA. El volumen funcional total en el periodo de muestreo se presenta con fondo gris y las líneas indican el centro del espacio funcional para cada arrecife.

## Anexo G

Categorías de las anomalías de la TSM a 5 km para el seguimiento de las ondas cálidas de la NOAA  
Septiembre 19 de 2019



**Figura 19.** Anomalías en la temperatura superficial del mar observadas en el Océano Pacífico generada por la onda cálida *Blob* durante el 19 de septiembre de 2019. Modificada de National Oceanic & Atmospheric Administration (2021).