

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**

**La Funcionalidad Física Arrecifal, indicador de la diversidad
funcional en ensamblajes de peces de arrecifes en el Parque
Nacional Islas Marietas, Nayarit, México**

Tesis

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

Presenta:

Luis Mario Montalvo Jaramillo

Ensenada, Baja California, México

2023

Tesis defendida por

Luis Mario Montalvo Jaramillo

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Director de tesis

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dr. Horacio Jesús de la Cueva Salcedo

Dra. Rosalia Aguilar Medrano



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 **Luis Mario Montalvo Jaramillo** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

La Funcionalidad Física Arrecifal, indicador de la diversidad funcional en ensamblajes de peces de arrecifes en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit, México

Resumen aprobado por:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Director de tesis

La ecología funcional se basa en el uso de rasgos funcionales; características de las especies (morfológicas, fisiológicas, comportamiento) medidas a nivel individual que influyen el rendimiento de una especie, siendo de gran utilidad para determinar cambios dentro del ecosistema. El presente trabajo busca evaluar la funcionalidad física como indicador de disponibilidad de hábitat de peces y su relación con la diversidad funcional. La funcionalidad física del arrecife se evaluó mediante el IFA integrando datos de cobertura coralina, complejidad estructural y tasa de calcificación. La estructura de los ensamblajes de peces se analizó mediante el cálculo de índices de diversidad funcional (riqueza, equitatividad y divergencia) con base en cuatro rasgos funcionales (tamaño corporal, movilidad, tipo de agregación y dieta). La relación entre la diversidad funcional del ensamblaje y el IFA se evaluó mediante un análisis de regresión lineal. El IFA fue influenciado de manera positiva por la presencia de Pocilloporidos al generar un mayor aporte a la funcionalidad física (FF) y consecuentemente, una mayor provisión de hábitat. Por el contrario, el IFA disminuyó con la presencia de *Porites panamensis* debido a su baja tasa de calcificación. La diversidad funcional de los ensamblajes no presentó variaciones temporales, atribuible a una baja variabilidad entre los sitios debido a una alta cercanía, baja variación batimétrica y alta conectividad. La relación entre el IFA y la riqueza funcional de los ensamblajes se atribuye a que sitios con mayor funcionalidad física otorgan disponibilidad de hábitat y refugio contra la depredación a especies crípticas, de talla pequeña y juveniles; ya que, especies de este tipo se asocian a hoyos similares a su tamaño corporal y la supervivencia de las mismas aumenta en sustratos más complejos.

Palabras clave: Pacífico Mexicano, Índice de Función Arrecifal, Diversidad Funcional, Arrecife

Abstract of the thesis presented by **Luis Mario Montalvo Jaramillo** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Reef Physical Functionality, indicator of functional diversity on reef fishes assemblages from Islas Marietas National Park, Nayarit, Mexico

Abstract approved by:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Thesis Director

Functional diversity it's based on functional traits; characteristics of species (morphological, physiological, behavior) measured at individual level that impact their performance and have great utility to determine changes within the ecosystem. This work aims to evaluate physical functionality as indicator of fish habitat availability and its relationship with functional diversity. The physical functionality of the reef was evaluated using the RFI, integrating data on coral cover, structural complexity, and calcification rate. The structure of the fish assemblages was analyzed by calculating functional diversity index (richness, evenness, and divergence) based on four functional traits (body size, mobility, type of aggregation and diet). The relationship between functional diversity and RFI was evaluated using linear regression analysis. The RFI was influenced on positive way for the presence of *Pocilloporids* due to the great contribution to physical functionality (PF) creating more habitat availability. For the other hand, the RFI was influenced on negative way for the presence of *Porites panamensis* due their low calcification rate. The functional diversity of the assemblages did not present temporal variations, attributable to a low variability between the sites due high proximity, low bathymetric variation and high connectivity. The relationship between RFI and the functional richness of the assemblages is attributed to fact that sites with greater physical functionality provide more availability of habitat and refuge against predation to cryptic, small and juvenile species; species of this type are associate with holes similar to their body size and their survival increases in more complex substrates.

Keywords: Reef, Functional Diversity, Reef Functional Index, Mexican Pacific

Dedicatoria

A mamá:

Por ser mi puerto, mi viento y mi vela.

A papá:

Por enseñarme a vivir con sabiduría

A mis hermanos:

Por enseñarme que no solo es tener ganas de comerse el mundo,

también debes de recorrerlo.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE), por permitirme realizar mis estudios de posgrado en su institución y al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el apoyo brindado para el estudio del posgrado (CVU 1136029).

A mi director, el Dr. Rafael Andrés Cabral Tena. Rafa, gracias por creer y confiar en mí. Gracias por darme la oportunidad para afrontar grandes retos como liderar equipos, expediciones, escribir artículos y presentar en congresos. Gracias por confiar en mí y retarme para saber de qué soy capaz, además, de la paciencia y la templanza que manejabas por los dos. Gracias por frenar mis ideas cuando estas sobrepasaban los tiempos y centrarme en lo importante. Gracias por las idas al Irish después de las semanas pesadas que solo eran lunes y la comprensión que siempre te ha caracterizado.

Al Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera. Leca, gracias por enseñarme que nunca se debe dejar de aprender, que siempre hay otras perspectivas y que uno debe cuestionarse todo. Gracias por esas preguntas que me hacían romperme la cabeza pero que desarrollaron tanto mi forma de ver el mundo. Gracias, por recalcar me en innumerables ocasiones que la naturaleza no son solo números y que a veces, no todo tiene sentido pero así funciona la ecología.

A la Dra. Rosalia Aguilar Medrano. Dra., usted fue una pieza fundamental en este trabajo y sin su aporte tanto en reuniones como en conocimiento no habría podido concluir mi trabajo. Gracias por la comprensión, por el esfuerzo que siempre ponía en sus revisiones, reuniones y explicaciones para que entendiera como funciona este mundo. Gracias por enseñarme que hay matices y que siempre hay una nueva forma de abordar un problema. Gracias por su precisión en las reuniones, alguien con TOC las valoró mucho.

Al Dr. Horacio Jesús de La Cueva Salcedo. Gracias por enseñarme tantas perspectivas, por hacer que me preguntara sobre todo, todo el tiempo. Gracias por la paciencia, la atención al detalle y todo el conocimiento que ayudo a preguntarme el por qué de todo y no solo el por qué si no el fin de todo, el propósito de todo.

A mi mamá, Ma, todo lo que soy te lo debo a ti, desde mi carácter como mis ganas de conocer el mundo. Eres la mujer que más admiro en este mundo, tanto a nivel profesional como personal, te amo, ma. Fuiste mi primer maestra, quien me enseñó a leer y a escribir, quien me dio mi primer libro y mi

primera clase en ese pupitre de madera. Hoy soy un maestro en ciencias, y sin tí, no habría podido ser posible. Gracias por enseñarme a frontar la vida con una sonrisa en el rostro, ma.

A mi papá, Pa, el hombre que fui, el que soy y el que seré te lo debo a ti. Gracias por enseñarme que en la vida tanto personal como profesional, los Montalvo no rajamos. Gracias por las lecciones de vida, las partidas de ajedrez en el parque, por siempre apoyar mis proyectos, escucharme, aconsejarme y por enseñarme que el hombre más ocupado del mundo siempre tiene tiempo para su familia, porque eso es lo más importante. Gracias por enseñarme que la vida siempre valga la pena y te de razones para seguir en ella.

A Inés e Iván. GRACIAS por tanto apoyo, tantos golpes de realidad, tanta inspiración y ganas no solo de comerme el mundo, si no de recorrerlo. Gracias por enseñarme a siempre salir de mi zona de confort, que el fallar es no intentarlo, que los límites no existen mientras hay un propósito detrás. Gracias por ser mis mentores en la vida, por cuidar de mí y por siempre enseñarme a tomar un respiro de todo. Mi vida no sería la misma sin ustedes en ella, gracias por enseñarme el verdadero significado de lealtad y apoyo incondicional. Gracias por inspirarme a descubrir el mundo y que eventualmente el trabajo duro vale la pena, los admiro tanto que no hay palabras para describirlo, solo gracias por todo.

A mi familia norteña: El orden de los factores no altera el producto pero... Juan Carlos!, Andy, Rebe, Deira, Jasivi, Mau, Clau, Nath. Ustedes sin lugar a duda fueron lo mejor de mi maestría, gracias por todas las risas, los llantos, la devastación, lo momentos de intervención y reflexión. Gracias por los viajes juntos, las tardes en el Irish que me ayudaban a seguir en este camino y que se quedan conmigo para siempre, por esas idas al papas y bares de dudosa procedencia. Gracias por enseñarme tanto, ustedes son mi familia y siempre voy a estar para ustedes.

Al roomie (sí, se sabía que tenía privilegios), hermano gracias por todo. Gracias por los consejos, las salidas para desconectar la mente, por las correcciones y por ser el asesor no oficial de este trabajo, sin ti, no me hubiera podido graduar y esa es una realidad, gracias por adoptarme en tu casa y hacer que se volviera la mía. Gracias por impulsarme tanto a crecer, por las pláticas de desamor y por los inmensos recordatorios de que no está mal ser quien soy.

A Brene, gracias por ser mi mejor amiga, por estar conmigo a lo largo de estos 13 años, por los cafés, las tardes en librerías, las largas caminatas hablando de la vida, los miles de sueños y como lograrlos, las tardes de llantos y mañanas de risas. Gracias por estar hoy y siempre, Brene.

A Lalo, mi mejor amigo de toda vida, hermano, gracias por estos 15 años de amistad. Gracias por estar en el campo, en las pistas de atletismo, en los gimnasios de boxeo y de halterofilia. Gracias por esos entrenes que me desconectaban de tantas situaciones difíciles, gracias por apoyarme tanto a mí como a mi familia. Gracias por las risas y los consejos, la lealtad y la confianza. Gracias por enseñarme que ser obsesivo con mis sueños no está mal, y que no estoy solo en esta manera de ver la vida. Gracias por acompañarme en este camino a la excelencia.

A mis amigos perrunos (Nani, Zeus, Volk, Yaya), gracias por ser compañeros en todo, por despejarme en muchas ocasiones y enseñarme la belleza que hay en las cosas pequeñas y la simplicidad de la vida. Gracias por las lecciones de nobleza y de compañía incondicional.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	x
Lista de tablas	xi
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	2
1.2 Justificación	4
1.3 Hipótesis.....	4
1.4 Objetivos	4
1.4.1 Objetivo general	4
1.4.2 Objetivos específicos.....	4
Capítulo 2. Metodología.....	6
2.1 Área de estudio	6
2.2 Trabajo de campo.....	7
2.3 Trabajo de gabinete	8
2.3.1 Tasa de Calcificación.....	8
2.3.2 Complejidad estructural.....	8
2.3.3 Índice de Función Arrecifal (IFA)	9
2.3.4 Diversidad funcional.....	10

2.3.4.1	Matriz de rasgos funcionales.....	10
2.3.4.2	Índices funcionales	11
2.3.5	Relación entre IFA e índices de diversidad funcional.....	15
Capítulo 3.	Resultados	16
3.1	Índice de Función Arrecifal.....	16
3.1.1	Temporada fría.....	16
3.1.2	Temporada cálida.....	17
3.2	Índices de diversidad funcional.....	17
3.2.1	Temporada fría.....	17
3.2.2	Temporada cálida.....	18
3.3	Relación entre el IFA y los Índices de diversidad funcional	20
3.4	Relación entre los componentes del IFA y los Índices de diversidad funcional.....	21
Capítulo 4.	Discusión.....	24
4.1	Índice de Función Arrecifal (IFA)	24
4.2	Índices de diversidad funcional.....	25
4.3	Relación entre IFA e Índices de diversidad funcional.....	27
Capítulo 5.	Conclusiones	28
	Literatura citada	29
	Anexos	33

Lista de figuras

Figura	Página
1. Mapa del área de estudio y sitios de muestreo. Zona de Restauración (ZR). Zona de Restauración Sur (ZRS). Los sitios ZR y ZRS se ubican en un mismo punto en el mapa, debido a la cercanía entre los sitios.....	7
2. Relación entre IFA y el Índice de Equitatividad Funcional (relación no significativa $p > 0.05$). 20	
3. Relación entre IFA y el Índice de Divergencia Funcional (relación no significativa $p > 0.05$). ..	20
4. Relación entre IFA y el Índice de Riqueza Funcional (relación significativa $p < 0.05$).....	21
5. Relación entre la altura de la colonia y el Índice de Riqueza Funcional (relación significativa $p < 0.05$).	21
6. Relación entre la rugosidad y el Índice de Riqueza Funcional (relación significativa $p < 0.05$). 22	
7. Relación entre la tasa de calcificación y el Índice de Riqueza Funcional (relación significativa $p < 0.05$).	22
8. Relación entre la altura de la colonia y el Índice de divergencia funcional (relación significativa $p < 0.05$).	22

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Rasgos funcionales seleccionados para evaluar la diversidad funcional de peces por sitio de muestreo. Las categorías empleadas para cada atributo fueron adaptadas de Mouillot et al. (2014).	10
2. Valores (promedio \pm desviación estándar) de índices de diversidad funcional e Índice de Función Arrecifal (IFA) por sitio de muestreo durante la temporada cálida.	18
3. Valores (promedio \pm desviación estándar) de índices de diversidad funcional e Índice de Función Arrecifal (IFA) por sitio de muestreo durante la temporada fría.	19
4. Resultados del análisis de residuales de las regresiones lineales significativas ($p < 0.05$) entre los componentes del IFA y los índices de divergencia funcional.	33

Capítulo 1. Introducción

Los corales contribuyen con un rango amplio de funciones ecosistémicas clave para los arrecifes tropicales, incluyendo la calcificación, la fotosíntesis, el reciclaje de nutrientes y el aprovisionamiento de hábitat (Cabral-Tena et al., 2020). Dentro de las funciones clave que desempeñan los corales escleractinios se encuentra la construcción del arrecife, su capacidad de crear estructuras tridimensionales como resultado de la precipitación de carbonato de calcio la cuál ha sido referida como funcionalidad física (FF) (González-Barrios et al., 2021). La FF del ecosistema está determinada por tres propiedades que aporta cada especie de coral hermatípico: la abundancia, la tasa de calcificación y la complejidad estructural (González-Barrios et al., 2021).

La diversidad funcional ha sido propuesta como una característica importante de los ensamblajes biológicos, permitiendo un rango de predicción y fiabilidad de los procesos ecosistémicos (Mason et al., 2005). Dicho acercamiento ecológico basado en rasgos funcionales, permite detectar posibles cambios en las funciones ecosistémicas (reciclaje de nutrientes, regulación de la cadena alimenticia y flujos de energía) y los procesos ecosistémicos que realizan los organismos dentro de una comunidad (Mouillot et al., 2013). Esta aproximación basada en rasgos funcionales se centra en las características morfológicas, fisiológicas o de comportamiento de las especies, estas se miden a nivel individual y reflejan el desempeño biológico de un organismo en el ecosistema (Violle et al., 2007). A partir de los enfoques taxonómico y funcional se puede detectar cambios en la estructura de las comunidades. Sin embargo, el enfoque funcional ha demostrado ser más sensible ante perturbaciones ambientales que afectan ciertos rasgos o atributos (Rincón-Díaz et al., 2018). La evaluación de las funciones ecosistémicas basada en rasgos crea un marco de referencia para entender la dinámica de las comunidades, particularmente en el contexto de cambio climático y la pérdida de biodiversidad, revelando las respuestas de la comunidad frente a perturbaciones naturales y antropogénicas (González-Barrios & Álvarez-Filip, 2018).

La diversidad funcional es un componente de la biodiversidad y la conforman los diferentes rasgos funcionales entre los organismos presentes en una comunidad o ecosistema, siendo de gran importancia para varios procesos ecológicos como dispersión, selección ecológica, especiación, y puede tener un gran efecto en la dinámica de la comunidad, estabilidad como también en procesos ecosistémicos (De Bello et al., 2021). Este tipo de diversidad posee varios componentes tales como: la riqueza funcional (el volumen del espacio multidimensional ocupado por todas las especies en una comunidad dentro del espacio funcional), la equitatividad funcional (la regularidad de la distribución y abundancia relativa de

especies en el espacio funcional para una comunidad determinada) y la divergencia funcional (la proporción de la abundancia total soportada por las especies con los valores de los rasgos más extremos dentro de una comunidad) (Mouillot et al., 2013). Dichos elementos son complementarios y describen diferentes características de cómo se distribuyen los valores de los rasgos de las especies de una comunidad dentro del espacio funcional (De Bello et al., 2021; Mouillot et al., 2013).

Respecto a los análisis funcionales y taxonómicos, los peces de arrecife son un buen modelo de estudio, es un grupo relativamente bien conocido taxonómica y ecológicamente, sumamente diversos y desempeña funciones ecológicas diversas e importantes de relevancia para el mantenimiento de los arrecifes (Olivier et al., 2018). Los grandes herbívoros son importantes en la remoción de sedimentos, bioerosión y regulación de la cobertura algal, mientras que, las especies depredadoras juegan un papel importante para la composición de la biomasa de peces, regulando la cadena alimentaria (Olivier et al., 2018).

Concurrentemente, los ensamblajes de peces son un buen indicador para evaluar y monitorear los cambios dentro de un ecosistema pues se ha demostrado que la disminución y degradación de colonias coralinas, así como cambios en su abundancia, genera cambios en la composición de los ensamblajes de especies arrecifales (Morales-de Anda *et al.*, 2020). Lo anterior indica que, debido a su respuesta a cambios en el ambiente, amplia distribución y gran diversidad, los ensamblajes de peces deben ser considerados como potenciales indicadores clave del estado de salud del ecosistema (Morales-de-Anda et al., 2020).

1.1 Antecedentes

La importancia del estudio de la complejidad estructural de un arrecife radica en las afectaciones que esta última causa en la funcionalidad física del ecosistema, ya que está ligada directamente con la abundancia, biomasa, diversidad, riqueza y estructura trófica de los ensamblajes de peces (González-Barríos & Álvarez-Filip, 2018). En el estudio realizado por González-Barríos et al. (2021) se evaluó la funcionalidad física de los arrecifes de coral en el Caribe Mexicano con el índice de función arrecifal (IFA) y un acercamiento funcional, recalcando la importancia del acercamiento como una mejor herramienta para determinar la trayectoria de un ecosistema frente a perturbaciones. Observaron una disminución en la funcionalidad física de los arrecifes de coral del Caribe Mexicano como resultado de perturbaciones como huracanes, enfermedades (pérdida de tejido de coral pétreo), acidificación oceánica, blanqueamiento coralino y perturbaciones antropogénicas. En el Pacífico Oriental Tropical (POT), Cabral-Tena et al. (2020), estimaron

la complejidad estructural mediante el cálculo del IFA y un acercamiento funcional. Su estudio incluyó rasgos funcionales, características de las especies relacionados con su biología y las funciones que estas proveen dentro del ecosistema. Encontraron un cambio en la composición de las especies de coral en el POT desencadenando una reducción en la complejidad estructural del arrecife y en sus funciones ecológicas como la provisión de hábitat y potencial de calcificación.

El declive en la cobertura de coral repercute en la diversidad funcional de los ensamblajes de peces dentro de un sistema; estas repercusiones de pérdida coralina se han evaluado mediante la ecología funcional para determinar el estado en el que se encuentra un ecosistema, la disminución de dicha cobertura afecta la funcionalidad de los corales y su capacidad de mantener y generar microhábitat para diversas especies de peces e invertebrados (McWilliam et al., 2018; Morales-de-Anda et al., 2020).

Para evaluar las repercusiones en la diversidad funcional con la disminución de cobertura coralina, Olán-González et al. (2020), realizaron una comparación del ensamblaje de peces entre el POT y el Oeste del Atlántico Tropical mediante el uso de rasgos funcionales y cobertura coralina, concluyendo que los ensamblajes de peces del POT poseen una mayor diversidad funcional respecto al Oeste del Atlántico Tropical. Recalaron que la dominancia de especies de coral presentes en la zona causa afectaciones directas sobre la diversidad funcional.

Respecto a ecosistemas insulares, Morales-de-Anda et al. (2020), evaluaron la composición de los ensamblajes en tres islas en el Pacífico Mexicano para determinar si estos ecosistemas poseen redundancia ecológica o son vulnerables. Se encontró una redundancia funcional baja en las islas del Este del Pacífico Tropical denotando vulnerabilidad ecológica en estos sitios, se recalcó la importancia de una evaluación mediante métricas funcionales como una mejor herramienta para conocer el estado ecosistémico a nivel funcional, así como el rol de la complejidad estructural como predictor ecológico.

El estudio de la complejidad estructural de un arrecife toma gran importancia al permitir conocer la capacidad de mantenimiento y generación de hábitat para los ensamblajes de peces. El describir la diversidad funcional de los ensamblajes de peces bajo distintos escenarios estructurales permite crear una aproximación de cómo se encuentra el estado del ecosistema a nivel funcional dependiendo del grado de tridimensionalidad del arrecife.

1.2 Justificación

Un conocimiento más grande y profundo del estado ecosistémico de un área permite una mejor gestión y toma de decisiones de manejo y conservación. Para ello es necesario el uso de indicadores o métricas, como el IFA, que permitan conocer el estado actual del ecosistema y determinar sus cambios, para conocer su capacidad de resiliencia frente a perturbaciones y disturbios. Se ha estudiado la relación entre la complejidad estructural del arrecife y la diversidad de la ictiofauna presente en un área, pero no se ha evaluado el IFA como un indicador de la diversidad funcional de los ensamblajes de peces en arrecifes en Islas Marietas, Nayarit, México.

1.3 Hipótesis

Se ha observado una relación positiva entre la complejidad estructural arrecifal y la diversidad de ictiofauna asociada al mismo, por ello, se espera que en un arrecife con una alta Funcionalidad Física Arrecifal se presente una alta diversidad funcional de peces (riqueza funcional, divergencia funcional y equitatividad funcional).

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Determinar la relación entre el Índice de Función Arrecifal y la diversidad funcional (riqueza funcional, divergencia funcional, equitatividad funcional) de ensamblajes de peces en arrecifes en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit, México para determinar si es un indicador de la disponibilidad de hábitat

1.4.2 Objetivos específicos

1. Determinar el Índice de Función Arrecifal en arrecifes en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit para determinar el grado de tridimensionalidad del arrecife.

2. Determinar la diversidad funcional de los ensamblajes de peces en arrecifes en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit para describir la estructura funcional del ensamblaje.
3. Estimar la relación entre el Índice de Función Arrecifal y la diversidad funcional de los ensamblajes de peces en arrecifes en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit para saber si es un indicador de la disponibilidad de hábitat.
4. Comparar la diversidad funcional de peces entre temporadas (fría y cálida) en arrecifes en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

Bahía de Banderas se localiza en el extremo sur oriental del Golfo de California ($20^{\circ} 25' - 20^{\circ} 47' N$ y $105^{\circ} 41' - 105^{\circ} 16' O$, Figura 1), con un área aproximada de 1407 km^2 ; comprende la parte suroeste y noroeste de los estados de Nayarit y Jalisco, respectivamente, limitando al norte con Punta Mita, Nayarit y al sur con Cabo Corrientes, Jalisco. La profundidad máxima es de $1,436 \text{ m}$ con un promedio de 273 m , cuya pendiente batimétrica en su parte norte (0.012 m) es mucho menor que en la zona sur (0.08 m). Al noroeste de la bahía, en la zona ubicada entre las Islas Marietas y Punta Mita, la profundidad es menor a 25 m , con presencia de un banco de arena que obstaculiza el libre intercambio de masas de agua entre la parte noroeste y el mar abierto (Plata-Rosas & Filonov, 2007). Se ubica en una zona oceanográfica influenciada por una circulación oceánica compleja debido a la corriente de California, las aguas del golfo de California y la corriente costera de Costa Rica. La variación anual en esta zona es de 18° y $35^{\circ} C$, y la salinidad de 32.7 y 37.1 ups (Del Carmen Cortés-Lara et al., 2022). El Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit, México se localiza en el extremo noroeste de Bahía de Banderas ($20^{\circ}42'47'' - 20^{\circ}41'11'' N$, $105^{\circ}33'18'' - 105^{\circ}36'00'' O$).

El rango de variación de la temperatura de la superficie del mar permite definir dos temporadas a lo largo del año (fría y cálida) presentando los valores mínimos ($18^{\circ}C - 21^{\circ}C$) de enero a mayo debido a la influencia de la corriente de California que acarrea aguas frías del norte hacia el sur, y los valores máximos ($27^{\circ}C - 31^{\circ}C$) de junio a diciembre debido a la influencia de la corriente Costera Mexicana y la corriente de California que acarrean aguas cálidas del sur al norte con una temperatura de la superficie del mar promedio de $26.4^{\circ}C$ a lo largo del año (Cosain-Díaz et al., 2021; González-Pabón et al., 2021; Sotelo-Casas et al., 2014).

El archipiélago Islas Marietas está delimitado por una isobata de los 20 m ; de manera particular, la Isla Larga (comprendiendo los sitios: Cueva del Muerto, Zona de Restauración, Zona de Restauración Sur) y la Isla Redonda (comprendiendo los sitios: Túnel Amarradero, Plataforma Pavona y Playa Amor) por la isobata de los 10 m (Anónimo, 1957). Tanto en Isla Larga como en Isla Redonda, el oleaje es más intenso en la parte de sotavento (parte sur y oeste de ambas islas). La parte de barlovento (norte y este) presenta condiciones de oleaje menos intenso; por ello, son las zonas más visitadas por embarcaciones (CONANP-

SEMARNAT, 2007). En ambas islas, los corales se encuentran distribuidos principalmente en la parte este y en algunas caletas de la parte oeste de Isla Larga, la cual presenta mayor riqueza de corales pétreos que Isla Redonda. El género *Pocillopora* es el de mayor representación de corales pétreos para ambas islas, distribuyéndose casi desde la superficie en ambas. Las comunidades de *Pavona gigantea* (Verrill, 1869) se distribuyen en el lado este de ambas islas, con agrupaciones de mayor tamaño en la Isla Redonda (Cupul-Magaña et al., 2000).

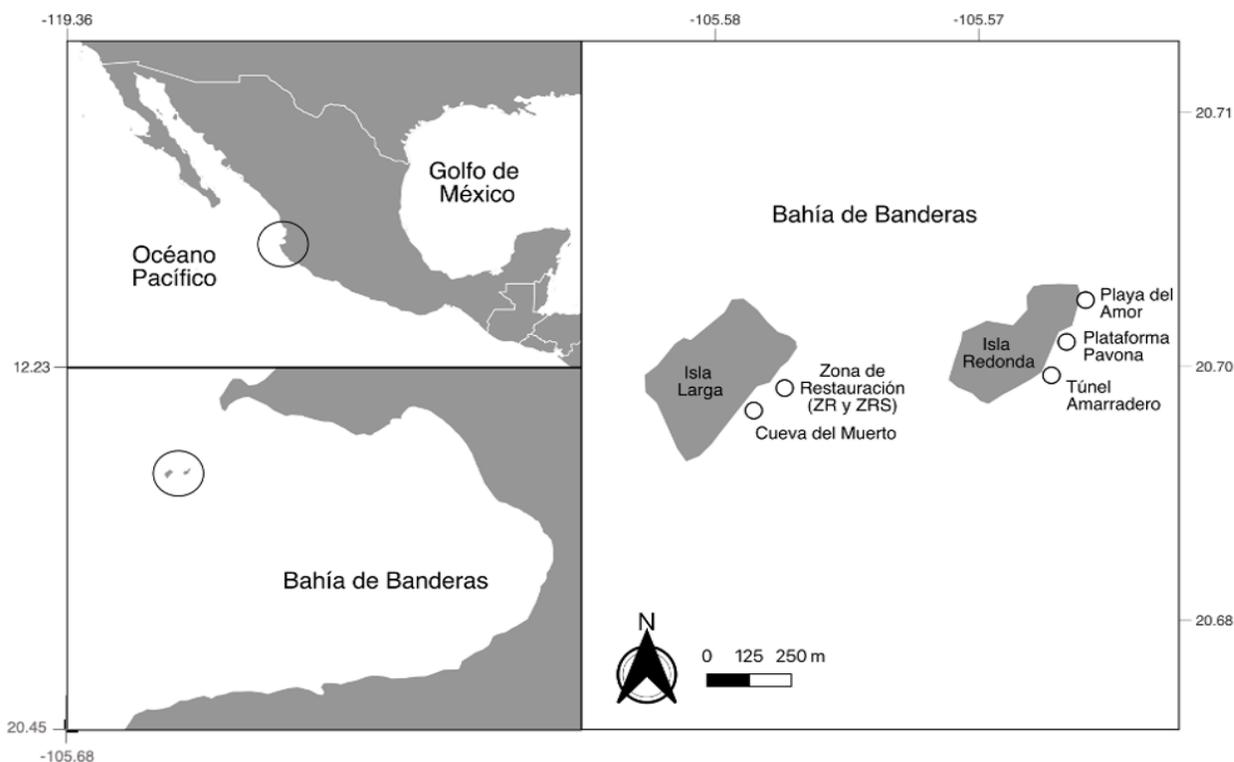


Figura 1 Mapa del área de estudio y sitios de muestreo. Zona de Restauración (ZR). Zona de Restauración Sur (ZRS). Los sitios ZR y ZRS se ubican en un mismo punto en el mapa, debido a la cercanía entre los sitios.

2.2 Trabajo de campo

La caracterización de los ecosistemas arrecifales se llevó a cabo en los años 2021 y 2022. Para ello, se realizaron censos visuales submarinos paralelos a la línea de costa en seis sitios dentro del Parque Nacional Islas Marietas (Figura 1) durante la temporada cálida y fría, mediante transectos de banda de 25 m de largo por 4 m de ancho, entre 2 m y 20 m de profundidad. En cada sitio, se realizaron 10 censos por año con un total de 120 censos durante el periodo de estudio.

Para caracterizar la ictiofauna, un buzo realizó censos visuales de peces registrando la especie, talla y abundancia por transecto. Se estimó la biomasa de cada individuo a partir de la estimación de talla en campo, utilizando la fórmula $P=aL^b$ donde P = peso en gramos; L = talla en cm por individuo; a y b = constantes peso-longitud, extraídas de Froese y Pauly (2019).

Para caracterizar el tipo de fondo, un segundo buzo, con ayuda de un cuadrante de 1 m² con subdivisiones de 10 cm² registró cada metro del mismo transecto (25 marcas por transecto) los componentes del bentos, clasificados en: arena, roca, coral (hasta nivel especie), algas filamentosas, algas calcáreas articuladas, algas calcáreas costrosas y macroalgas; registrando el número de subdivisiones que ocupa cada componente del bentos. Con estos datos se obtuvo la cobertura coralina a partir del porcentaje de cobertura registrado para cada especie de coral (número de subdivisiones que ocupa cada especie dentro del cuadrante).

2.3 Trabajo de gabinete

2.3.1 Tasa de calcificación

Debido a la variabilidad en el depósito de carbonato de calcio por especie de coral, la tasa de calcificación fue determinada usando la información publicada sobre la tasa de extensión y densidad esquelética de cada especie en el sitio de muestreo para la temporada fría y cálida (J. A. Tortolero-Langarica et al., 2020; J. J. A. Tortolero-Langarica et al., 2016, 2017) En cada sitio, la morfología coralina fue evaluada mediante fotografías de la región apical de colonias seleccionadas aleatoriamente a lo largo del transecto para cuantificar el número de ramas y determinar el promedio de densidad de ramas por m². Debido a la morfología digitiforme de los corales ramificados se midió el diámetro de las ramificaciones para estimar la tasa de calcificación. Para los corales masivos, especies con morfología paraboloides, se midieron el diámetro del eje máximo y la altura de cada colonia (Cabral-Tena et al., 2020).

2.3.2 Complejidad estructural

La complejidad estructural fue determinada con base al índice de rugosidad y la altura máxima de las colonias. Este índice contempla la relación entre la longitud del contorno desde el principio hasta el final

de la colonia (V_{min}), y la distancia lineal a lo largo del eje máximo de la colonia (V_{max}) (Alvarez-Filip et al., 2011).

$$IR = \frac{V_{min}}{V_{max}} \quad (1)$$

El IR otorga un valor de 1 a una colonia de coral plana, aumentando este valor conforme aumenta la complejidad estructural; dicho índice no tiene un valor máximo (Cabral-Tena et al., 2020).

2.3.3 Índice de Función Arrecifal (IFA)

El IFA estima la capacidad de los corales escleractinios de crear estructuras tridimensionales mediante la precipitación de carbonato de calcio y su complejidad morfológica integrando datos de cobertura, complejidad estructural y tasa de calcificación (González-Barrios et al., 2021).

El IFA se calculó con base en los promedios de cobertura, complejidad estructural y tasa de calcificación, escalando estas últimas variables (calcificación, rugosidad y altura de la colonia) para estandarizar los datos en un rango de 0 a 1:

$$X = \frac{(y - \text{valor mínimo})}{(\text{valor máximo} - \text{valor mínimo})} \quad (2)$$

Siendo y el valor de cada una de las variables para cada especie. Se promediaron las variables escaladas para la obtención del coeficiente funcional específico y se precedió con el cálculo del IFA a partir de la sumatoria de la cobertura de coral vivo por el coeficiente funcional específico para cada sitio.

$$IFA = \sum \left(\frac{CCV_i}{100} \right) CF_i \quad (3)$$

Finalmente, se realizó una raíz cuarta de los resultados obtenidos del IFA, así como la desviación estándar de los mismos. Recalcando que el IFA varía de valores cercanos a 0 (cero) en sitios con baja función arrecifal y valores cercanos a 1 en sitios con alta función arrecifal (Cabral-Tena et al., 2020).

2.3.4 Diversidad funcional

2.3.4.1 Matriz de rasgos funcionales

Tabla 1 Rasgos funcionales seleccionados para evaluar la diversidad funcional de peces por sitio de muestreo. Las categorías empleadas para cada atributo fueron adaptadas de Mouillot et al. (2014).

<i>Función ecosistémica</i>	<i>Atributo</i>	<i>Categorías</i>
Revela información sobre el comportamiento alimenticio de las especies y el impacto en la cadena alimenticia debido a las interacciones depredador-presa (Halpern & Floeter, 2008; Costa, 2009).	Tamaño corporal (longitud total)	(1) 5-7 cm; (2) 7.1-15 cm; (3) 15.1-30 cm (4) 30.1-50 cm; (5) 50.1-80 cm; (6) > 80 cm
Determina las necesidades energéticas. Especies móviles requieren mayor cantidad de energía por unidad de masa comparadas con especies sedentarias (Mouillot et al., 2014).	Movilidad	(1) Especies vinculadas al sustrato (principalmente especies territoriales y crípticas). (2) Especies móviles con un área de distribución pequeña (ej. Chaetodontidae, Pomacanthidae, Pomacentridae no territoriales). (3) Especies móviles con un amplio rango de distribución (ej. grandes Labridae y Acanthuridae, Scaridae, Haemulidae, la mayoría de los Lutjanidae y Serranidae). (4) Especies de amplia movilidad y un área de distribución muy grande (especies capaces de viajar grandes distancias, ej. Carangidae, Belonidae, Lutjanidae y Serranidae muy grandes).
Relacionado con el comportamiento y determina la habilidad de escape de los depredadores (Stier et al., 2013).	Gregarismo	(1) Solitario (1 individuo). (2) Pares (2 individuos). (3) Grupos pequeño-mediano (3-50 individuos). (4) Grupos grandes (> 50 individuos).
Revela información acerca del flujo de energía y materia entre las especies (Wiedmann et al., 2014).	Dieta	A) Herbívoros-detritívoros (peces que se alimentan de algas y/o de materia orgánica indefinida). B) Invertívoros dirigidos a invertebrados sésiles (ej., corales, esponjas, ascidias). C) Invertívoros dirigidos a invertebrados móviles (ej., especies bentónicas como crustáceos). D) Planctívoros (peces que se alimentan de pequeños organismos en la columna de agua). E) Piscívoros (incluyendo peces y cefalópodos). (F) Omnívoros (peces para los que tanto el material vegetal como el animal son importantes en su dieta).

En la ecología funcional la selección del número, tipo y clasificación de los rasgos funcionales con los cuáles se caracterizarán las especies toma un papel relevante, puesto que la selección de los mismos influye de manera directa en la caracterización del ensamblaje; esta selección se basa en las especies presentes y las funciones que se desean evaluar (Mouillot et al., 2013, 2014). Los rasgos funcionales se definen como las características de la especie (morfológicas, fisiológicas, etológicas, etc.) medidas a nivel individuo indirectamente con su aptitud y éxito de supervivencia (Violle et al., 2007).

En el presente estudio, la estimación de la diversidad funcional de los ensamblajes de peces se realizó mediante la clasificación de cada especie registrada con base en cuatro rasgos funcionales propuestos por Mouillot et al. (2014) (Tabla 1) relacionados con la biología de cada especie y las funciones ecológicas que estas proveen al ecosistema arrecifal. Los rasgos funcionales fueron tanto nominales como ordinales: 1) Tamaño corporal estimado en campo (ordinal), 2) movilidad (ordinal), 3) tipo de agregación (ordinal) y 4) dieta (nominal). La información de los rasgos fue consultada en bases de datos digitales especializadas como *FishBase* (Froese & Pauly, 2022), y materiales suplementarios de artículos científicos publicados previamente (Olán-González et al., 2020; Olivier et al., 2018). Cuando la información de los rasgos de las especies no se encontraba disponible en dichas bases, esta fue consultada en literatura especializada, buscando información para la especie en cuestión o especies similares. Esta información fue recopilada para cada una de las especies del ensamblaje, sintetizándola a manera de matriz de “especies x rasgos”, donde las filas representan las especies y las columnas representan cada uno de los cuatro rasgos considerados.

2.3.4.2 Índices funcionales

Se estimaron tres índices funcionales propuestos por Villéger et al. (2008), para describir a nivel funcional el estado del ensamblaje y cómo este está distribuido dentro del espacio funcional multidimensional: riqueza funcional, equitatividad funcional, divergencia funcional.

- **Riqueza funcional:** representa el volumen del espacio funcional ocupado por el ensamblaje en un espacio n -dimensional. Este volumen se representa usualmente por medio de envolventes convexas en planos bidimensionales, donde los vértices representan especies con valores extremos en el espacio funcional (Villéger et al., 2008).

- **Equitatividad funcional:** describe la equidad u homogeneidad en la distribución de las abundancias en el espacio funcional (Mason et al., 2005). Este índice oscila entre 0 y 1, tomando valores cercanos a 1 cuando las distancias entre los pares de especies más cercanas son idénticas y cuando las especies tienen las mismas biomasa (Villéger et al., 2008). Esta se calcula transformando la distribución de las especies en el espacio funcional n -dimensional a una distribución bidimensional, empleando el árbol de expansión mínimo, el cual consiste en el árbol que une a todas las especies del ensamblaje con la longitud acumulada de ramas más baja (Mouillot et al., 2005).

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

$$EW_l = \frac{dist(i, j)}{w_i + w_j} \quad (4)$$

Donde

EW_l : equidad ponderada de la rama l .

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

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

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

$$PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{s-1} EW_l} \quad (5)$$

Donde:

PEW_l : Equidad ponderada parcial.

Finalmente, se obtiene la equitatividad funcional de la forma:

$$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min\left(PEW_i, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (6)$$

Donde:

FEve: equitatividad funcional.

PEW_i: equidad ponderada parcial.

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

- **Divergencia funcional**: representa la manera en que se distribuyen las biomasa en los ejes del espacio funcional, dentro del rango del espacio ocupado por el ensamblaje (Mason et al., 2005). La divergencia es baja o tiende a cero cuando las especies más abundantes se encuentran cercanas al centro de gravedad del espacio funcional, por el contrario, esta será alta y tenderá a uno cuando las especies más representativas (abundantes) se encuentren alejadas del centro de gravedad (CG) del espacio funcional (Villéger et al., 2008). De manera que, esta se relaciona con la manera en que las abundancias o biomasa se encuentran distribuidas dentro del volumen del espacio funcional *n*-dimensional ocupado por el ensamblaje. Al ser independiente del volumen del espacio funcional ocupado (Mason et al., 2005), primero, se calculan las coordenadas del CG de las especies que representan los vértices de la envolvente convexa, después, se calcula la distancia euclidiana de cada especie hacia el CG. Posteriormente, se calculan las sumatorias (en valores absolutos y relativos) de las desviaciones ponderadas por biomasa y finalmente se utilizan dichas variables obtenidas para el cálculo de la divergencia funcional (para el desglose completo de fórmulas consultar Villéger et al., 2008).

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}} \quad (7)$$

Donde:

$FDiv$: divergencia funcional.

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

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

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

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

Para la estimación del número de dimensiones requeridas una adecuada representación del ensamblaje en el espacio funcional, se implementó la métrica propuesta por Maire et al. (2015); la cual compara las desviaciones absolutas promedio (MAD, por sus siglas en inglés) entre las distintas pareadas originales y las distancias euclidianas finales en el espacio funcional. Con base en ello, la mejor dimensionalidad fue aquella que resultó en la mínima MAD entre las distancias originales y aquellas del espacio euclidiano del análisis de componentes principales.

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

2.3.5 Relación entre IFA e índices de diversidad funcional

Para determinar la relación entre el IFA y la diversidad funcional de los ensamblajes de peces se aplicaron modelos de regresión lineal simple mediante el uso de la función $lm()$ en el programa RStudio v1.4.1106 (RStudio Team., 2021). Para estos modelos se utilizó el IFA por transecto como variable predictora, mientras que los índices de diversidad funcional (riqueza, equitatividad y divergencia) fueron las variables respuesta. Posteriormente, se descompuso el IFA en sus tres componentes (altura de la colonia, rugosidad y tasa de calcificación) para determinar si alguno de ellos a nivel individual presentaba una relación con la diversidad funcional de los ensamblajes de peces que no habría sido observada al contemplar el IFA como un conjunto de estas, de manera que, se realizaron modelos de regresión lineal simple mediante el uso de la función $lm()$ en el programa RStudio v1.4.1106 (RStudio Team., 2021). Para estos modelos se utilizó cada componente del IFA por transecto como variable predictora, mientras que los índices de diversidad funcional (riqueza, equitatividad y divergencia) fueron las variables respuesta. Finalmente, se realizó un análisis de residuales para comprobar la robustez y ausencia de sesgos de cada modelo.

Capítulo 3. Resultados

Durante el presente trabajo se realizaron 120 transectos en seis sitios dentro del Parque Nacional Islas Marietas, censando un área de 12,000 m². En ellos, fueron observadas 77 especies de peces óseos pertenecientes a 34 familias, registrando 25,971 individuos a lo largo del periodo de estudio. En términos de biomasa por especie, el valor más alto fue presentado por *Prionurus punctatus* (114.210 gr/m²) y el más bajo por *Acanthemblemaria macrospilus* (0.00006 gr/m²).

Chromis atrilobata presentó al valor más alto (59 individuos) en abundancia, mientras que el valor más bajo (0.008 individuos) fue presentado por *Abudefduf declivifrons*, *Lutjanus viridis*, *Mycteroperca rosacea*, *Pomacanthus zonipectus*, *Scarus rubroviolaceus*, *Scomberomorus sierra*. Respecto a las especies coralinas, se registraron cuatro especies de morfología ramificada: *Pocillopora damicornis* (Verrill, 1864) (5.911% de cobertura), *Pocillopora verrucosa* (Ellis & Solander, 1786) (43.812% de cobertura) representando el valor más alto de cobertura, *Pocillopora capitata* (Verrill, 1864) (19.078% de cobertura), *Pocillopora grandis* (Dana, 1846) (0.270% de cobertura); dos especies de morfología masiva: *Pavona gigantea* (Verrill, 1869) (12.717% de cobertura), *Pavona clavus* (Dana, 1846) (0.128% de cobertura) representando el valor más bajo de cobertura; y una especie incrustante *Porites panamensis* (Verrill, 1866) (17.636% de cobertura).

3.1 Índice de Función Arrecifal

3.1.1 Temporada fría

El monitoreo de las comunidades arrecifales abarcó dos temporadas frías en los años 2021 y 2022. El valor promedio del IFA durante la temporada fue de 0.578; la Zona de Restauración presentó los valores más altos del IFA durante el año 2021 (0.788 ± 0.047 ; Tabla 2), siendo *Pocillopora verrucosa* la especie que proporcionó el mayor porcentaje de cobertura coralina en el sitio (24.86%) y *Porites panamensis*, el menor (1.56%). Por el contrario, Túnel Amarradero presentó los valores mínimos del IFA durante la temporada fría (0.297 ± 0.192 ; Tabla 2), siendo *Pocillopora verrucosa* la que proporcionó el mayor porcentaje de cobertura coralina (2.76%) y *P. capitata*, el menor (0.06%).

3.1.2 Temporada cálida

Durante la temporada cálida el valor promedio en el IFA fue de 0.561; la Zona de Restauración presentó los valores más altos en el IFA durante el año 2021 (0.747 ± 0.054 ; Tabla 2), siendo *Pocillopora verrucosa* la que proporcionó el mayor porcentaje de cobertura coralina (46.48%) y *Pavona clavus* el menor (0.55%). Túnel Amarradero presentó los valores mínimos del IFA durante el año 2021 (0.375 ± 0.106 ; Tabla 2), siendo *Porites panamensis* la que proporcionó el mayor porcentaje de cobertura (37.70%) y *Pocillopora capitata* (0.96%) el menor.

3.2 Índices de diversidad funcional

3.2.1 Temporada fría

Los valores máximos de riqueza funcional se observaron en Túnel Amarradero durante el año 2021 (0.362 ± 0.224 ; Tabla 2) en donde se registraron 41 especies pertenecientes a 25 familias de peces óseos, las cuales contribuyeron con 15.23% de la biomasa total de la temporada (biomasa en conjunto de todos los sitios de muestreo durante la temporada fría). Por el contrario, los valores mínimos se observaron en la Zona de Restauración durante el año 2021 (0.058 ± 0.046 ; Tabla 2) en donde se observaron 18 especies de peces pertenecientes a 11 familias, las cuales contribuyeron con 11.09% de la biomasa total de la temporada.

La Zona de Restauración durante el año 2022 presentó los valores máximos de equitatividad funcional (0.589 ± 0.048 ; Tabla 2), mientras que, Cueva del Muerto durante en el año 2021 presentó los valores mínimos (0.333 ± 0.121 ; Tabla 2).

Respecto a la divergencia funcional, Cueva del Muerto en el año 2022 presentó los valores máximos (0.939 ± 0.039 ; Tabla 2), caso contrario a la Plataforma Pavona durante el año 2021 donde se observaron los valores mínimos (0.880 ± 0.021 ; Tabla 2).

Tabla 2 Valores (promedio \pm desviación estándar) de índices de diversidad funcional e Índice de Función Arrecifal (IFA) por sitio de muestreo durante la temporada cálida.

<i>Sitio</i>	<i>Año</i>	<i>Temporada</i>	<i>Riqueza Funcional</i>	<i>Equitatividad funcional</i>	<i>Divergencia Funcional</i>	<i>IFA</i>
Cueva del Muerto	2021	Fría	0.242 \pm 0.115	0.3336 \pm 0.121	0.925 \pm 0.068	0.638 \pm 0.101
Zona de Restauración	2021	Fría	0.058 \pm 0.046	0.520 \pm 0.084	0.888 \pm 0.104	0.788 \pm 0.047
Zona de Restauración Sur	2021	Fría	0.279 \pm 0.123	0.366 \pm 0.047	0.928 \pm 0.053	0.654 \pm 0.136
Túnel amarradero	2021	Fría	0.362 \pm 0.224	0.402 \pm 0.106	0.912 \pm 0.072	0.297 \pm 0.192
Plataforma Pavona	2021	Fría	0.335 \pm 0.097	0.516 \pm 0.140	0.880 \pm 0.021	0.569 \pm 0.047
Playa amor	2021	Fría	0.331 \pm 0.162	0.419 \pm 0.125	0.904 \pm 0.019	0.481 \pm 0.194
Cueva del Muerto	2022	Fría	0.223 \pm 0.097	0.396 \pm 0.115	0.939 \pm 0.039	0.650 \pm 0.099
Zona de Restauración	2022	Fría	0.087 \pm 0.101	0.589 \pm 0.048	0.913 \pm 0.030	0.762 \pm 0.051
Zona de Restauración Sur	2022	Fría	0.132 \pm 0.071	0.458 \pm 0.117	0.917 \pm 0.069	0.640 \pm 0.127
Túnel amarradero	2022	Fría	0.238 \pm 0.107	0.462 \pm 0.135	0.883 \pm 0.039	0.384 \pm 0.150
Plataforma Pavona	2022	Fría	0.300 \pm 0.128	0.531 \pm 0.128	0.928 \pm 0.030	0.574 \pm 0.063
Playa amor	2022	Fría	0.338 \pm 0.156	0.434 \pm 0.086	0.922 \pm 0.048	0.504 \pm 0.159

3.2.2 Temporada cálida

Los valores máximos de riqueza funcional se observaron en Playa Amor durante el año 2022 (0.429 \pm 0.153; Tabla 2) en donde se registraron 37 especies de peces pertenecientes a 22 familias de peces óseos, las cuales contribuyeron con 17.06% de la biomasa total de la temporada. Los valores mínimos se observaron en la Zona de Restauración (0.099 \pm 0.051; Tabla 2) durante el mismo año; en donde se observaron 23 especies de peces pertenecientes a 14 familias, las cuales contribuyeron con 20.97% de la biomasa total de la temporada.

Tabla 3 Valores (promedio \pm desviación estándar) de índices de diversidad funcional e Índice de Función Arrecifal (IFA) por sitio de muestreo durante la temporada fría.

<i>Sitio</i>	<i>Año</i>	<i>Temporada</i>	<i>Riqueza Funcional</i>	<i>Equitatividad funcional</i>	<i>Divergencia Funcional</i>	<i>IFA</i>
Cueva del Muerto	2021	Cálida	0.237 \pm 0.102	0.360 \pm 0.108	0.920 \pm 0.063	0.679 \pm 0.075
Zona de restauración	2021	Cálida	0.122 \pm 0.119	0.392 \pm 0.166	0.940 \pm 0.075	0.747 \pm 0.054
Zona de restauración Sur	2021	Cálida	0.133 \pm 0.050	0.467 \pm 0.238	0.900 \pm 0.086	0.668 \pm 0.121
Túnel amarradero	2021	Cálida	0.229 \pm 0.049	0.592 \pm 0.068	0.904 \pm 0.031	0.375 \pm 0.106
Plataforma Pavona	2021	Cálida	0.245 \pm 0.071	0.474 \pm 0.082	0.907 \pm 0.071	0.581 \pm 0.055
Playa amor	2021	Cálida	0.310 \pm 0.167	0.385 \pm 0.097	0.923 \pm 0.049	0.498 \pm 0.160
Cueva del Muerto	2022	Cálida	0.371 \pm 0.127	0.397 \pm 0.121	0.894 \pm 0.109	0.606 \pm 0.143
Zona de restauración	2022	Cálida	0.099 \pm 0.051	0.552 \pm 0.101	0.883 \pm 0.082	0.667 \pm 0.099
Zona de restauración Sur	2022	Cálida	0.341 \pm 0.123	0.452 \pm 0.069	0.965 \pm 0.034	0.541 \pm 0.121
Túnel amarradero	2022	Cálida	0.341 \pm 0.102	0.448 \pm 0.169	0.857 \pm 0.132	0.381 \pm 0.123
Plataforma Pavona	2022	Cálida	0.367 \pm 0.116	0.527 \pm 0.096	0.850 \pm 0.047	0.538 \pm 0.032
Playa amor	2022	Cálida	0.429 \pm 0.153	0.378 \pm 0.125	0.923 \pm 0.046	0.463 \pm 0.142

Túnel Amarradero durante el año 2021 presentó los valores máximos de equitatividad funcional (0.592 ± 0.068 ; Tabla 2), mientras que, Cueva del Muerto durante en mismo año presentó los valores mínimos (0.360 ± 0.108 ; Tabla 2).

La divergencia funcional presentó los valores máximos en 2022 en la Zona de Restauración Sur (0.965 ± 0.034 ; Tabla 2), caso contrario a Plataforma Pavona durante el mismo año donde se presentaron los valores mínimos de la temporada cálida (0.850 ± 0.047 ; Tabla 2).

3.3 Relación entre el IFA y los Índices de diversidad funcional

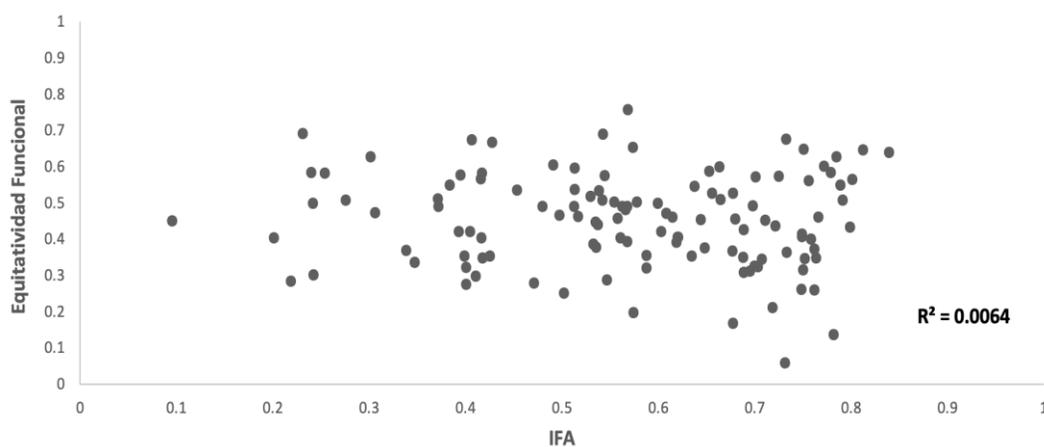


Figura 2 Relación entre IFA y el Índice de Equitatividad Funcional (relación no significativa $p > 0.05$).

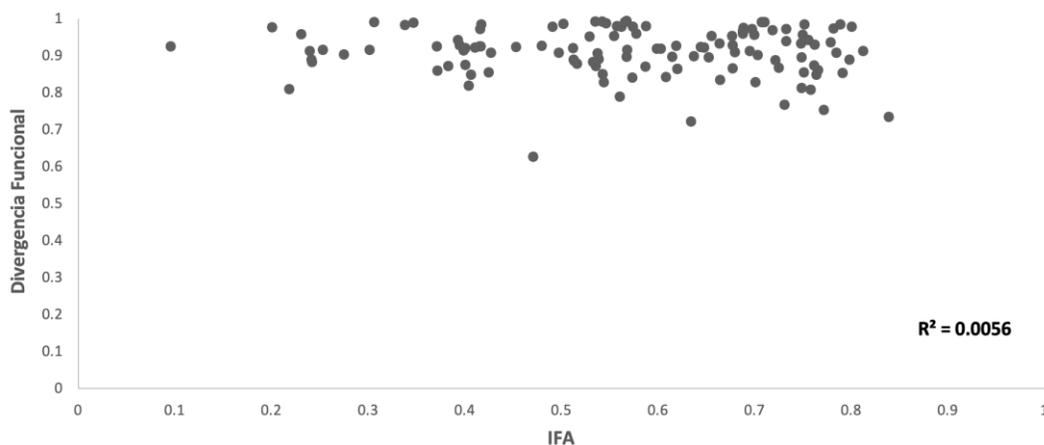


Figura 3 Relación entre IFA y el Índice de Divergencia Funcional (relación no significativa $p > 0.05$).

Los modelos de regresión lineal simple no mostraron una relación lineal significativa ($p > 0.05$) entre el índice de función arrecifal y los índices de diversidad funcional: equitatividad funcional (Figura 2; $p = 0.3835$) y divergencia funcional (Figura 3; $p = 0.4158$). Por el contrario, los modelos de regresión lineal simple mostraron una relación entre el índice de función arrecifal y el índice de riqueza funcional (Figura 4; $p = 0.001684$; An exo A) mostrando una relación significativa ($p < 0.05$).

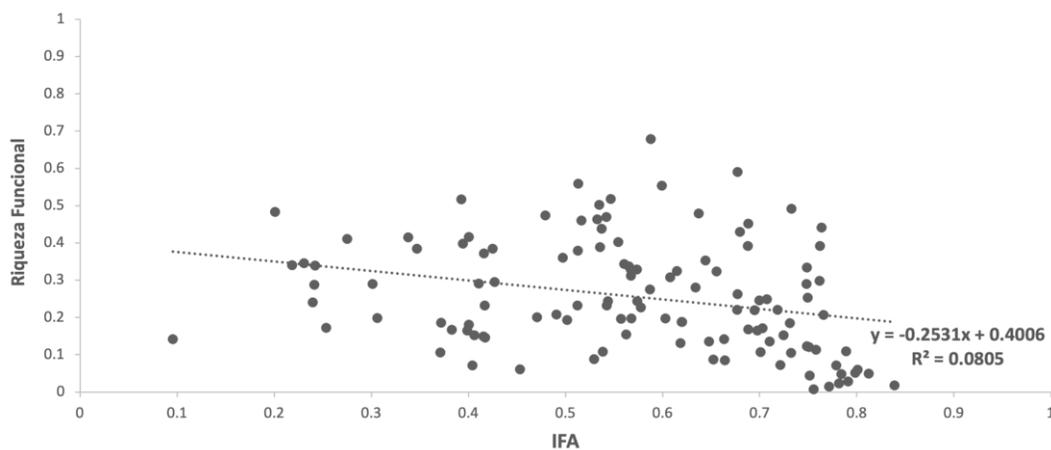


Figura 4 Relación entre IFA y el Índice de Riqueza Funcional (relación significativa $p < 0.05$).

3.4 Relación entre los componentes del IFA y los Índices de diversidad funcional

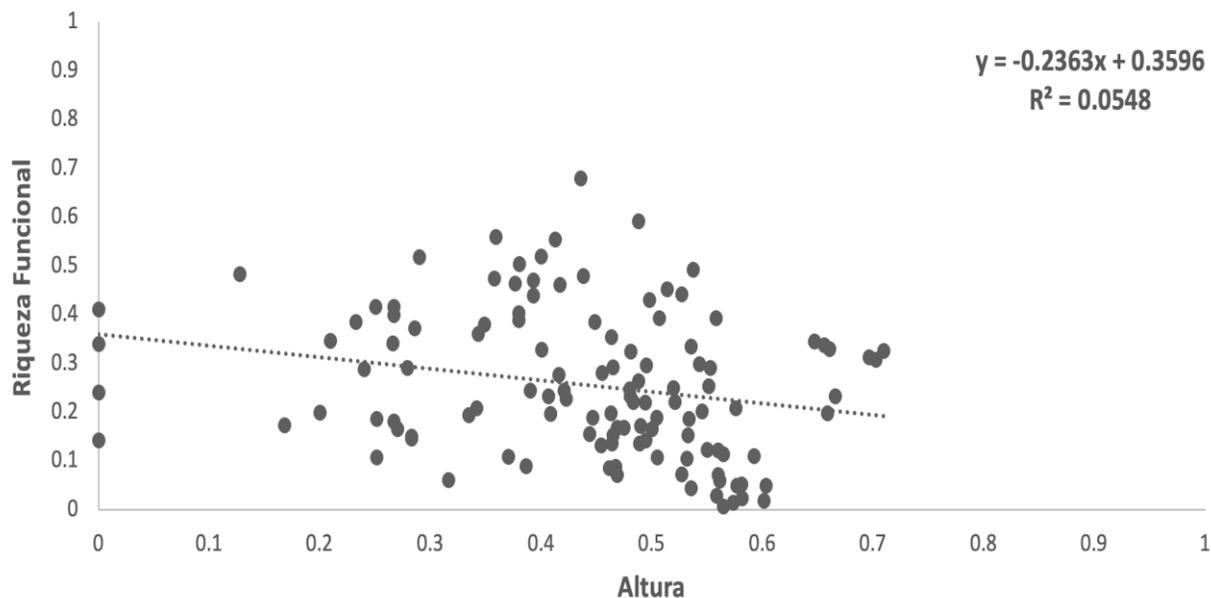


Figura 5 Relación entre la altura de la colonia y el Índice de Riqueza Funcional (relación significativa $p < 0.05$).

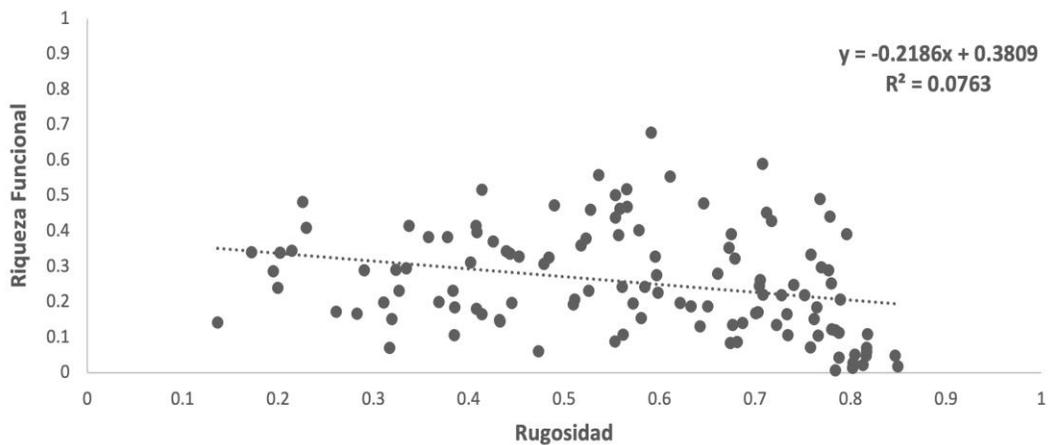


Figura 6 Relación entre la rugosidad y el Índice de Riqueza Funcional (relación significativa $p < 0.05$).

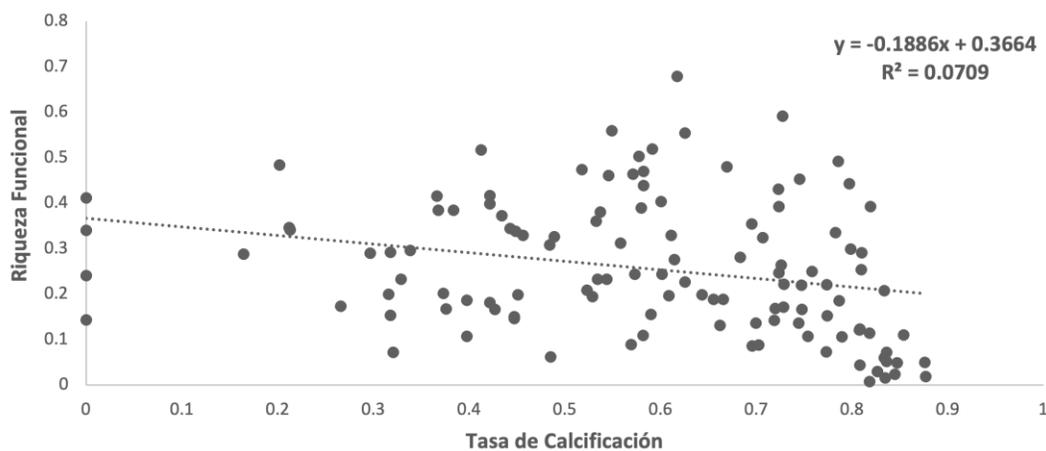


Figura 7 Relación entre la tasa de calcificación y el Índice de Riqueza Funcional (relación significativa $p < 0.05$).

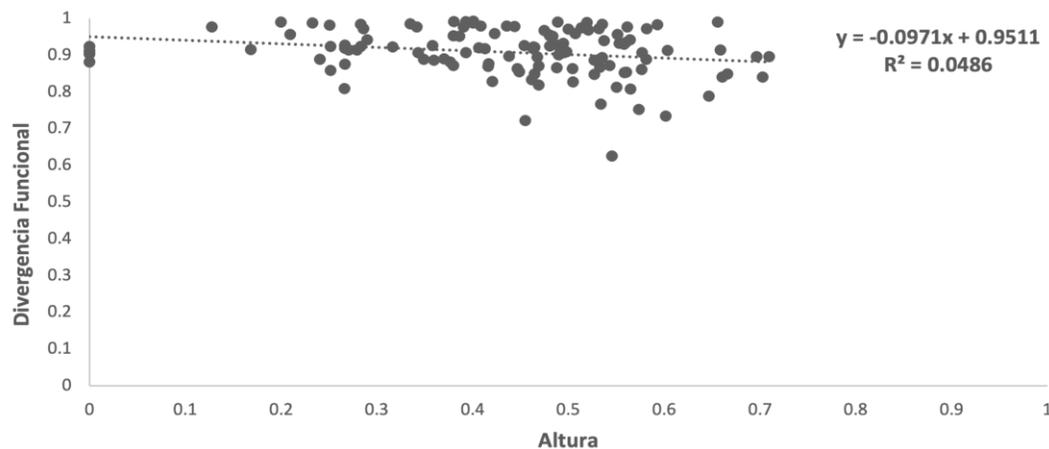


Figura 8 Relación entre la altura de la colonia y el Índice de Divergencia Funcional (relación significativa $p < 0.05$).

Los modelos de regresión lineal simple mostraron una relación lineal significativa ($p > 0.05$) entre la riqueza funcional y los componentes del IFA: altura (Figura 5; $p=0.0101$; Anexo A), rugosidad (Figura 6; $p= 0.0022$; Anexo A) y tasa de calcificación (Figura 7; $p= 0.0032$; Anexo A). Se encontró una relación lineal entre la altura y la divergencia funcional (Figura 8; $p= 0.0155$).

Capítulo 4. Discusión

4.1 Índice de Función Arrecifal (IFA)

El Índice de Función Arrecifal presentó su valor mayor en la Zona de Restauración durante el año 2021 tanto en la temporada fría (0.788) como en la temporada cálida (0.747), mientras que, el valor más bajo fue registrado en Túnel Amarradero durante el mismo año tanto en la temporada fría (0.297) como en la temporada cálida (0.375). En la Zona de Restauración, *Pocillopora verrucosa* fue la especie de coral que proporcionó el mayor porcentaje de cobertura durante la temporada fría y cálida (24% y 46% respectivamente), siendo casi 10 veces mayor respecto al sitio con el valor más bajo (Túnel Amarradero) destacando el papel de la cobertura por parte de especies ramificadas en el aporte a la FF (Alvarez-Filip et al., 2011; González-Barrios & Álvarez-Filip, 2018). La presencia de *P. verrucosa* en la cobertura de dicho sitio influyó de manera positiva en el aporte a la FF, debido a su alta tasa de calcificación e índice de rugosidad (Alvarez-Filip et al., 2011; Cabral-Tena et al., 2020; González-Barrios & Álvarez-Filip, 2018), viéndose reflejado en valores mayores en el IFA. La presencia de *P. verrucosa* como especie dominante en sitios con altos valores de IFA es congruente con lo reportado por Cabral-Tena et al., (2020) para el Pacífico Sur mexicano, ya que clasifica esta especie dentro del grupo con mayor aporte a la FF debido a su alta tasa de calcificación e índice de rugosidad (complejidad estructural). La distribución de la abundancia relativa de las especies (porcentaje de cobertura) muestra que la predominancia por una o varias especies de este tipo incrementa la complejidad de la estructura del arrecife (Alvarez-Filip et al., 2011). Denotando que, si bien, la complejidad del arrecife incrementa conforme aumenta la cobertura coralina, su tasa de crecimiento y el aporte a la complejidad de esta depende de la composición de la comunidad coralina, es decir, de la identidad de las especies dominantes, así como sus rasgos morfológicos y funcionales asociados (Alvarez-Filip et al., 2011). El sitio Túnel Amarradero presentó una menor cobertura por parte de la especie *P. verrucosa* durante la temporada fría y una mayor dominancia por parte de la especie *Porites panamensis* durante la temporada cálida; creando un efecto contrario al de los *Pocilloporidos* en cuanto al aporte a la FF, ya que cuando esta especie es dominante, el IFA alcanza sus valores mínimos (Cabral-Tena et al., 2020). Esto se atribuye a que *P. panamensis* del este del Pacífico presenta la tasa de calcificación más baja ($> 0.50 \text{ g cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$) entre los corales *Poritidos* en el Océano Pacífico. Sin embargo, posee una alta tolerancia frente a condiciones estresantes (J. J. A. Tortolero-Langarica et al., 2017). *P. panamensis* del POT ha mostrado una recuperación positiva después de cada perturbación térmica (El Niño o La Niña) debido a la capacidad de los corales hermatípicos para hacer frente a temperaturas

anormales; esto se ha atribuido al polimorfismo de “rescate genético” del huésped y el holobionte, lo que permite a la especie resistir y recuperarse rápidamente de las temperaturas anormales de los episodios de anomalías térmicas ocurridos en la región POT (Carriquiry et al., 2001; LaJeunesse et al., 2010; Reyes-Bonilla et al., 2002).

Para ambas temporadas, el potencial funcional físico, depende de las especies presentes y su abundancia (Cabral-Tena et al., 2020). La presencia de *Pocilloporidos* y su dominancia en la zona de estudio se debe a que el Pacífico Tropical es una zona altamente dominada por dichas especies debido a sus ventajas competitivas frente a los corales de morfología masiva, como alta densidad esquelética, crecimiento rápido, y elevadas tasas de reproducción asexual (Glynn & Ault, 2000). Respecto a los sitios de estudio, se observa una mayor FF en la Zona de Restauración al presentar los valores más altos durante ambas temporadas, denotando su papel como el sitio de mayor complejidad estructural de todo el Parque Nacional Islas Marietas y con ello, una mayor capacidad de provisión de hábitat para especies de peces al ser los arrecifes estructuralmente más complejos (Dulvy et al., 2002).

4.2 Índices de diversidad funcional

La riqueza funcional representa el volumen del espacio multidimensional ocupado por todas las especies en una comunidad dentro del espacio funcional (Villéger et al., 2008). Los valores más altos de riqueza funcional se presentaron durante el año 2021 para la temporada fría en Túnel Amarradero (0.362) registrando 41 especies de peces pertenecientes a 25 familias, y durante el año 2022 para la temporada cálida en Playa Amor (0.429) registrando 37 especies de peces pertenecientes a 22 familias. Los valores más bajos se presentaron en la Zona de Restauración para ambas temporadas, tanto en la fría durante el año 2021 (0.058) en donde se observaron 18 especies de peces pertenecientes a 11 familias, como en la cálida durante el año 2022 (0.099), registrando 23 especies pertenecientes a 14 familias. Estos resultados denotan una envolvente convexa (volumen funcional) de mayor tamaño en Túnel Amarradero y Playa Amor, reflejando una mayor cantidad de funciones ecosistémicas realizadas por las especies presentes en el sitio, un aumento en el número de especies no necesariamente involucra un aumento en el número de funciones ecológicas (Petchey & Gaston, 2002). Sin embargo, en el presente estudio, el aumento en el número de especies repercutió en un aumento en el volumen funcional; una mayor cantidad de espacio de nicho está siendo llenado por las especies de esa comunidad, reflejando con ello una mayor cantidad de funciones ecosistémicas (Mouillot et al., 2013; Villéger et al., 2008). Una alta riqueza funcional como es el caso de Túnel Amarradero y Playa Amor indica que la mayoría de los recursos potencialmente

disponibles en la comunidad están siendo utilizados, implicando que bajo algunas condiciones ambientales, las especies presentes podrían actuar como amortiguador contra fluctuaciones ambientales (Mason et al., 2005). Caso contrario para la Zona de Restauración, puesto que una baja riqueza funcional implica que, bajo algunas condiciones ambientales, faltarán especies para aprovechar dichas condiciones generando un reducido amortiguamiento contra las fluctuaciones ambientales (Mason et al., 2005). Lo anterior denota que Islas Marietas posee una redundancia funcional baja ya que posee un número bajo de especies que desempeñan funciones similares, volviéndola vulnerable ante perturbaciones tanto antropogénicas como climáticas (Mouillot et al., 2014).

Respecto a la equitatividad funcional, la cual representa la regularidad de la distribución y abundancia relativa de las especies dentro del espacio funcional (Villéger et al., 2008), los valores más altos se presentaron en la Zona de Restauración durante el año 2022 (0.589) para la temporada fría y en Túnel Amarradero durante el año 2021 (0.592) para la temporada cálida. Los valores más bajos se presentaron en la Zona de Restauración durante el año 2021 (0.333) para la temporada fría y en Cueva del Muerto (0.360) durante el mismo año para la temporada cálida. Dichos valores oscilan acerca del valor medio que puede adquirir el índice denotando que no hay gran heterogeneidad en la distribución de las biomásas de las especies, sugiriendo uniformidad funcional en los sitios ya que no hay sitios donde la uniformidad sea más alta o más baja, de manera que, no se puede concluir sobre cómo está siendo ocupado el espacio de nicho por los peces (Mason et al., 2005).

La divergencia funcional o proporción de la abundancia total soportada por las especies con los valores de los rasgos más extremos (Villéger et al., 2008), presentó valores altos en los sitios estudiados durante ambas temporadas, tanto en la temporada fría (> 0.880) como en la cálida (> 0.850); denotando una alta divergencia en los sitios e indicando, un alto grado de diferenciación de nicho y una baja competencia por recursos (Mason et al., 2005). Las comunidades con una alta divergencia funcional pueden tener una mayor función ecosistémica como resultado de un uso más eficiente de los recursos, así, como la presencia de grupos funcionales distintos (Mason et al., 2005).

Durante el presente estudio no se presentaron variaciones temporales en los índices de diversidad funcional, si bien, se presentaron valores máximos y mínimos durante las temporadas, dichas variaciones no fueron significativas ($p > 0.05$). A su vez, no se presentaron variaciones espaciales respecto a los ensamblajes de peces (variaciones no significativas $p > 0.05$) denotando que funcionalmente, estos pertenecen a la misma comunidad. La ausencia de variaciones se atribuye a que en los ecosistemas insulares, y específicamente, en Islas Marietas existe una gran cercanía entre sitios e incluso entre islas

generando así una gran conectividad entre sitios; la complejidad topográfica y cobertura de roca entre los sitios no presenta diferencias (Galván-Villa, 2015; Morales-de-Anda et al., 2020).

4.3 Relación entre IFA e Índices de diversidad funcional

Los modelos de regresión lineal no mostraron una relación lineal entre el IFA y los índices de equitatividad funcional y divergencia funcional. Sin embargo, los modelos de regresión lineal mostraron una relación débil entre el IFA y el índice de riqueza funcional, atribuible a que los arrecifes más complejos estructuralmente tienden a tener un mayor número de individuos, biomasa, o riqueza de especies de peces asociados (Dulvy et al., 2002; Idjadi & Edmunds, 2006; Wilson et al., 2007) debido a su alta capacidad de soporte de biodiversidad y de provisión de servicios ecosistémicos ya que influyen y soportan de manera importante la estructura del ecosistema, su función y estabilidad (Alvarez-Filip et al., 2011).

Los modelos presentados a lo largo de este trabajo son demostrativos más no predictivos. permiten observar la tendencia de la pendiente ya que esta es diferente de cero y por ello la validez estadística del modelo. Sin embargo, no se pueden realizar predicciones sobre la recta de regresión basados en estos modelos de regresión lineal. Al segmentar el IFA en sus componentes (rugosidad, altura de la colonia y tasa de calcificación) se presentan relaciones significativas con la riqueza funcional. Esto puede explicarse por que la rugosidad es considerada una medida indirecta de disponibilidad de refugio y se relaciona con el riesgo de depredación (Dulvy et al., 2002), definiendo dependencia espacial para especies crípticas u organismos juveniles cuya categoría longitud total se encuentre entre 10-30 cm, debido a que los peces a menudo usan como refugio los hoyos cercanos a sus propias dimensiones corporales (Wilson et al., 2007) y la categoría de 10-30 cm es la más diversa y abundante en muchos arrecifes coralinos (Ansell et al., 1998).

La tasa de calcificación de los corales repercute en la altura de las colonias, por ello, las especies con una alta tasa de calcificación como los *Pocilloporidos* podrían facilitar la presencia de más biodiversidad y funcionalidad (Alvarez-Filip et al., 2011; Cabral-Tena et al., 2020), los peces de cuerpo más pequeño se benefician de una mayor complejidad de hábitat, aunque muchas de estas especies son crípticas y no sean detectadas mediante censos visuales (como el presente estudio) ya que se necesita un tipo de monitoreo específico; los peces pequeños y juveniles son susceptibles a la depredación por piscívoros que residen dentro de la matriz del arrecife, por ello, se espera una asociación con los hoyos similares a su tamaño corporal como refugio (Hixon & Beets, 1993), ya que se ha reportado que la supervivencia juvenil de los peces mejora al proporcionar sustratos más complejos (Beukers & Jones, 1998).

Capítulo 5. Conclusiones

El IFA fue influenciado de manera positiva por la presencia de *Pocilloporidos* al generar un mayor aporte a la FF y consecuentemente, una mayor provisión de hábitat debido a su alta tasa de calcificación e índice de rugosidad (complejidad estructural). Por el contrario, mostró afectaciones por la presencia de la especie *Porites panamensis* debido a su baja tasa de calcificación. Sin embargo, se recalca la alta tolerancia de esta especie a perturbaciones térmicas.

La diversidad funcional de los ensamblajes de peces de Islas Marietas no presentó variaciones temporales, esto se atribuye a una baja variación entre los sitios debido a una alta cercanía tanto entre sitios como islas, baja variación batimétrica, cobertura de fondo, y alta conectividad entre los sitios.

La relación entre el IFA y la diversidad funcional de los ensamblajes de peces mostró una relación significativa con la riqueza funcional, sitios con mayor FF otorgan disponibilidad de hábitat y refugio contra la depredación a especies crípticas, de talla pequeña y juveniles; ya que, especies de este tipo se asocian a hoyos similares a su tamaño corporal y la supervivencia de las mismas aumenta en sustratos más complejos.

Literatura citada

- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Côté, I. M., Watkinson, A. R., & Gill, J. A. (2011). Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*, 21(6), 2223-2231. <https://doi.org/10.1890/10-1563.1>
- Anónimo. (1957). *Carta Geográfica San Blas 13Q (III)*. [Map].
- Ansell, A. D., Gibson, R. N., Barnes, M., & Press, U. C. L. (1998). The ecological implications of small body size among coral-reef fishes. *Oceanography and marine biology: an annual review*, 36, 373-411.
- Beukers, J. S., & Jones, G. P. (1998). Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia*, 114, 50-59. <https://doi.org/10.1007/s004420050419>
- Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Alvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Calderon-Aguilera, L. E., & Aparicio-Cid, C. (2020). Functional potential of coral assemblages along a typical Eastern Tropical Pacific reef tract. *Ecological Indicators*, 119, 106795. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106795>
- Carriquiry, J. D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F., & Medina-Rosas, P. (2001). Coral bleaching and mortality in the Mexican Pacific during the 1997–98 El Niño and prediction from a remote sensing approach. *Bulletin of Marine Science*, 69(1), 237-249.
- CONANP-SEMARNAT. (2007). *Programa de Conservación y Manejo: Parque Nacional Islas Marietas, México*. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/27_libro_pm.pdf
- Cortés-Lara, C., Cupul-Magaña, A. L., & Cupul-Velázquez, A. M. (2022). Fitoplancton marino de Bahía de Banderas con una revisión de los florecimientos algales nocivos en la región. *Pacífico mexicano*, 9.
- Cosain-Díaz, J. A., Tortolero-Langarica, J. de J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Bautista-Guerrero, E., Antuna-Roman, D. M., Salazar-Silva, P., & Cupul-Magaña, A. L. (2021). Internal bioerosion in massive corals associated with reef communities in the northeastern tropical Pacific: The effect of intrinsic and extrinsic factors. *Ciencias marinas*, 47(1), 33-47. <https://doi.org/10.7773/cm.v47i1.3047>
- Cupul-Magaña, A. L., Aranda, O. S., Medina-Rosas, P., & Vizcaíno, V. (2000). Comunidades coralinas de las Islas Marietas, Bahía de Banderas, Jalisco-Nayarit, México. *Mexicoa*, 2(1), 15-22.
- De Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T., Götzenberger, L., Moretti, M., & Berg, M. P. (2021). *Handbook of trait-based ecology: From theory to R tools*. Cambridge University Press.
- Dulvy, N. K., Mitchell, R. E., Watson, D., Sweeting, C. J., & Polunin, N. V. (2002). Scale-dependant control of motile epifaunal community structure along a coral reef fishing gradient. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 278(1), 1-29. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00327-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00327-1)
- Froese, R., & Pauly, D. (2022). *FishBase. World Wide Web electronic publication*. [dataset]. www.fishbase.org

- Galván-Villa, C. M. (2015). Estructura de los ensamblajes de peces arrecifales de tres áreas marinas protegidas del pacífico mexicano. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 2(4), 69-86.
- Glynn, P. W., & Ault, J. S. (2000). A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral reefs*, 19, 1-23. <https://doi.org/10.1007/s003380050220>
- González-Barrios, F. J., & Álvarez-Filip, L. (2018). A framework for measuring coral species-specific contribution to reef functioning in the Caribbean. *Ecological Indicators*, 95, 877-886. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.038>
- González-Barrios, F. J., Cabral-Tena, R. A., & Alvarez-Filip, L. (2021). Recovery disparity between coral cover and the physical functionality of reefs with impaired coral assemblages. *Global Change Biology*, 27(3), 640-651. <https://doi.org/10.1111/gcb.15431>
- González-Pabón, M. A., Tortolero-Langarica, J. A., Calderon-Aguilera, L. E., Solana-Arellano, E., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., & Cabral-Tena, R. A. (2021). Low calcification rate, structural complexity, and calcium carbonate production of Pocillopora corals in a biosphere reserve of the central Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 42(6), e12678. <https://doi.org/10.1111/maec.12678>
- Hixon, M. A., & Beets, J. P. (1993). Predation, prey refuges, and the structure of coral-reef fish assemblages. *Ecological Monographs*, 63(1), 77-101. <https://doi.org/10.2307/2937124>
- Idjadi, J. A., & Edmunds, P. J. (2006). Scleractinian corals as facilitators for other invertebrates on a Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series*, 319, 117-127. <https://doi.org/10.3354/meps319117>
- LaJeunesse, T. C., Smith, R., Walther, M., Pinzón, J., Pettay, D. T., McGinley, M., Aschaffenburg, M., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A. L., & Pérez, A. L. (2010). Host–symbiont recombination versus natural selection in the response of coral–dinoflagellate symbioses to environmental disturbance. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1696), 2925-2934. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.0385>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Developments in Environmental Modelling. Engl. Ed. Ed. Vol. 3*. Elsevier Amsterdam:
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., Leprieur, F., Maire, E., Mouillot, D., & Villéger, S. (2022). mFD: An R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2022(1). <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces: Assessing functional space quality. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6), 728-740. <https://doi.org/10.1111/geb.12299>
- Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- McWilliam, M., Hoogenboom, M. O., Baird, A. H., Kuo, C.-Y., Madin, J. S., & Hughes, T. P. (2018). Biogeographical disparity in the functional diversity and redundancy of corals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(12), 3084-3089. <https://doi.org/10.1073/pnas.1716643115>

- Morales-de-Anda, D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Aguilar-Betancourt, C., González-Sansón, G., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2020). Reef fish functional composition and metrics reveal spatial differences in three protected islands in the Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 635, 139-150. <https://doi.org/10.3354/meps13186>
- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 167-177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Mouillot, D., Mason, W. N., Dumay, O., & Wilson, J. B. (2005). Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142, 353-359. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1744-7>
- Mouillot, D., Villéger, S., Parravicini, V., Kulbicki, M., Arias-González, J. E., Bender, M., Chabanet, P., Floeter, S. R., Friedlander, A., & Vigliola, L. (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>
- Olán-González, M., Reyes-Bonilla, H., Álvarez-Filip, L., Pérez-España, H., & Olivier, D. (2020). Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 103, 1323-1341. <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., & 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>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology letters*, 5(3), 402-411. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x>
- Plata-Rosas, L., & Filonov, A. (2007). Internal tide in the northwestern part of Banderas Bay, Mexico. *Ciencias Marinas*, 33(2), 197-215. <https://doi.org/10.7773/cm.v33i2.1013>
- Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J., Leyte-Morales, G., & Cupul-Magaña, A. (2002). Effects of the El Niño-Southern Oscillation and the anti-El Niño event (1997–1999) on coral reefs of the western coast of México. *Coral Reefs*, 21, 368-372. <https://doi.org/10.1007/s00338-002-0255-4>
- Rincón-Díaz, M. P., Pittman, S. J., Arismendi, I., & Heppell, S. S. (2018). Functional diversity metrics detect spatio-temporal changes in the fish communities of a Caribbean marine protected area. *Ecosphere*, 9(10), e02433. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2433>
- RStudio Team. (2021). *RStudio: Integrated development environment for R* (v1.4.1106) [R]. RStudio, Inc.
- Sotelo-Casas, R. C., Cupul-Magaña, A. L., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2014). First record of the genus *Clunio* (Diptera: Chironomidae) associated with the coral communities at Islas Marietas, Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(1), 14-23.
- Tortolero-Langarica, J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., & Rinkevich, B. (2020). Micro-fragmentation as an effective and applied tool to restore remote reefs in the Eastern Tropical Pacific. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 17(18), 6574. <https://doi.org/10.3390/ijerph17186574>

- Tortolero-Langarica, J. J. A., Carricart-Ganivet, J. P., Cupul-Magaña, A. L., & Rodríguez-Troncoso, A. P. (2017). Historical insights on growth rates of the reef-building corals *Pavona gigantea* and *Porites panamensis* from the Northeastern tropical Pacific. *Marine environmental research*, 132, 23-32. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.10.004>
- Tortolero-Langarica, J. J. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Carricart-Ganivet, J. P., & Cupul-Magaña, A. L. (2016). Skeletal extension, density and calcification rates of massive free-living coral *Porites lobata* Dana, 1846. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 478, 68-76. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.02.005>
- Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wilson, S. K., Graham, N. A. J., & Polunin, N. V. (2007). Appraisal of visual assessments of habitat complexity and benthic composition on coral reefs. *Marine Biology*, 151, 1069-1076. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0538-3>

Anexos

Anexo A

Tabla 4 Resultados del análisis de residuales de las regresiones lineales significativas ($p < 0.05$) entre los componentes del IFA y los índices de divergencia funcional.

Fórmula	VARIABLES	Media Cero	Normalidad (Shapiro-Wilk)	Independencia (Durbin-Watson test)	Homocedasticidad (Breuch-Pagan)
Altura ~ Fric	Altura Fric	3.700743e-18	$p=0.002344$	$p= 4.143e-07$	$p=0.9276$
Altura ~ Fdiv	Altura Fdiv	2.833382e-18	$p=2.125e-05$	$p= 0.3702$	$p=0.1053$
Rugosidad ~ Fric	Rugosidad Fric	1.110223e-17	$p=0.0008013$	$p= 2.208e-06$	$p=0.2912$
Tasa de Calcificación ~ Fric	Tasa de Calcificación Fric	3.700743e-18	$p=0.001024$	$p= 1.282e-06$	$p=0.2923$