

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 de la diversidad funcional de macroinvertebrados
bentónicos y su relación con la complejidad estructural de los
arrecifes coralinos en Isla Espíritu Santo, México**

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

Presenta:

Mariana Salazar Fernández

Ensenada, Baja California, México
2024

Tesis defendida por
Mariana Salazar Fernández

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Director de tesis

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Dra. Rosalía Aguilar Medrano

Dra. María Clara Arteaga Uribe



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 **Mariana Salazar Fernández** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina

Evaluación de la diversidad funcional de los macroinvertebrados bentónicos y su relación con la complejidad estructural de los arrecifes coralinos en Isla Espíritu Santo, México.

Resumen aprobado por:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Director de tesis

Los macroinvertebrados bentónicos son uno de los grupos taxonómicos más versátiles y relevantes con relación a su papel ecológico, ya que gran parte de los procesos ecosistémicos dependen de su función y, por ende, de estudios con una visión funcional. La ecología funcional se basa en el uso de rasgos funcionales; los cuales son características de las especies medidas a nivel individual que influyen en su desempeño, siendo de gran utilidad para determinar cambios en el ecosistema. El presente trabajo busca evaluar la complejidad del hábitat arrecifal de Isla Espíritu Santo y su relación con la diversidad funcional de macroinvertebrados. La funcionalidad física del ecosistema se evaluó mediante el IFA utilizando la cobertura coralina, complejidad estructural y tasa de calcificación. Los ensamblajes de macroinvertebrados bentónicos se analizaron mediante los índices de diversidad funcional (riqueza, uniformidad y divergencia), con base en seis rasgos funcionales. Así mismo se utilizaron elementos del fondo (roca, escombros, CCA y esponja) para poder determinar la cobertura béntica de los sitios de estudio. La relación entre la complejidad del hábitat arrecifal y la diversidad funcional se evaluó mediante un RDA. El IFA fue influenciado de manera positiva por corales del género *Pocillopora* ya que generaron un mayor aporte a la funcionalidad física y dominancia en los sitios de estudio, a excepción de dos de ellos, en donde predominaron el escombros y las CCA. San Gabriel fue el sitio con la menor FRic y FEve, lo que nos indica que es un sitio vulnerable ya que los recursos no están siendo aprovechados debido a la falta de especies y, la FDiv presentó valores similares entre sitios, mostrándonos un alto grado de diferenciación de los nichos y una baja competencia. Por último, el RDA mostró que la composición y abundancia de las especies está influenciada por la especificidad del hábitat local y las características propias de cada sitio de muestreo. Así mismo, la distribución de los grupos funcionales varía con base a las adaptaciones propias de cada grupo taxonómico, debido a las condiciones ambientales locales y a la estructura del entorno

Palabras clave: Macroinvertebrados Bentónicos, Grupos Funcionales, Índice de Función Arrecifal, Diversidad Funcional, Análisis de Redundancia

Abstract of the thesis presented by **Mariana Salazar Fernández** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology

Evaluation of the functional diversity of benthic macroinvertebrates and its relationship with the structural complexity of coral reefs in Isla Espiritu Santo, Mexico.

Abstract approved by:

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Thesis Director

Benthic macroinvertebrates are one of the most versatile and ecologically significant taxonomic groups due to their crucial role in ecosystem processes, making them central to studies with a functional perspective. Functional ecology relies on the use of functional traits, which are species characteristics measured at the individual level that influence their performance, and are highly useful for determining changes in ecosystems. This study aims to assess the complexity of the reef habitat at Isla Espiritu Santo and its relationship with the functional diversity of macroinvertebrates. The physical functionality of the ecosystem was evaluated using the IFA, which considers coral cover, structural complexity, and calcification rate. Benthic macroinvertebrate assemblages were analyzed through functional diversity indices (richness, evenness, and divergence), based on six functional traits. Additionally, substrate elements (rock, rubble, CCA, and sponge) were used to determine the benthic cover of the study sites. The relationship between reef habitat complexity and functional diversity was evaluated using an RDA. The IFA was positively influenced by corals of the genus *Pocillopora*, as they contributed more to physical functionality and dominance at the study sites, with the exception of two sites, where rubble and CCA predominated. San Gabriel was the site with the lowest FRic and FEve, indicating that it is a vulnerable site due to the lack of species, resulting in underutilized resources. FDiv showed similar values across sites, indicating a high degree of niche differentiation and low competition. Finally, the RDA revealed that species composition and abundance are influenced by the specificity of the local habitat and the unique characteristics of each sampling site. Furthermore, the distribution of functional groups varies based on the adaptations of each taxonomic group due to local environmental conditions and the surrounding structure.

Keywords: Benthic Macroinvertebrates, Functional Groups, Reef Functional Index, Functional Diversity, Redundancy Analysis

Dedicatoria

A mi mamá:

Por siempre sostenerme y nunca dejarme sola. Por enseñarme que puedo lograr muchas cosas en la vida.

A mi papá:

Por siempre darme lo mejor en la vida. Por enseñarme lo que es el esfuerzo, el trabajo y que todo siempre tiene su recompensa.

Los quiero demasiado.

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 1181661); y, al proyecto Ciencia de Frontera CONAHCYT CF 86397 “Evaluación de la función geo-ecológica de los arrecifes coralinas del Pacífico mexicano”, por brindar el financiamiento para llevar a cabo esta investigación.

A mi director, el Dr. Rafael Andrés Cabral Tena. Gracias por creer y confiar siempre en mí. Por no dejar que me rindiera y apoyarme a siempre dar más. Gracias por darme la oportunidad de mandarme a conocer mis sitios de estudio, fue una experiencia única en donde aprendí mucho, tanto académico como personal. Estoy muy agradecida por haberte tenido como director, porque eres alguien que sabe escuchar, que no juzga, que siempre está ahí para aclarar cualquier duda y que impulsa a seguir adelante, incluso cuando creemos que todo se está derrumbando. Agradezco tus palabras de aliento y de motivación en mis últimos análisis que me tocó aprender y realizar desde cero. Gracias por ser una persona que nos entiende y apoya.

A la Dra. Rosalía Aguilar Medrano. Dra., aunque no se lo haya dicho, usted me ayudaba a calmarme y poder seguir centrada en mi tesis. Escuchar sus consejos, palabras y observaciones me ayudaban mucho a poder darle rumbo a mis ideas. Gracias por ayudarme y estar presente en mis avances, por ser esa persona siempre tan centrada, con palabras de aliento para alguien como yo que las necesitaba por tanta presión dentro de la maestría. Gracias por estar dentro de mi comité y ayudarme a seguir adelante.

Al Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera. Gracias por enseñarme a cuestionarme y aprender a pensar más allá de mi tema de tesis. Me enseñó que todo se conecta y que es bueno cuestionarse para poder tener una perspectiva más amplia. Gracias por siempre estar presente en mis avances, por ayudarme a mejorar y por esos comentarios que me hacían crecer y ser siempre mejor.

A la Dra. María Clara Arteaga Uribe. Usted me enseñó la importancia de saber transmitir lo que más te gusta a personas que no están tan adentradas en el tema, para que logren conectar contigo y que logres sembrar un poco de tu amor hacia el tema en esas personas. Muchas gracias por todas sus valiosas observaciones, las valoro muchísimo y me ayudaron a siempre seguir adelante.

Los más importantes en este camino, mis papas. No les voy a mentir, fue difícil estar sin ustedes, pero agradezco cada enseñanza desde pequeña para poder ser la persona que soy ahora. Los quiero muchísimo, había días que lo único que quería era estar en la casa con ustedes, pero siempre me alentaban en seguir adelante. Gracias por siempre apoyarme en mis estudios, por estar en cada paso que doy y nunca dejarme sola. Gracias por enseñarme lo que es el esfuerzo, la dedicación, el trabajo y nunca rendirse hasta lograr los objetivos, son un gran ejemplo por seguir.

A las personas especiales que conocí en Ensenada, por brindarme ese amor de familia que tanto bien me hizo, por cobijarme en mis momentos más difíciles, no dejarme sola y darme ánimos para seguir adelante. Por su amistad y su compañía; fueron pieza clave en estos años.

También quiero agradecerme a mí, porque logré terminar algo que me propuse y que en algún punto me costó mucho trabajo. Gracias por no rendirte. Estoy muy orgullosa de ti. Vamos por muchos logros más.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	3
1.2 Justificación	6
1.3 Hipótesis.....	6
1.4 Objetivos	6
1.4.1 Objetivo general.....	6
1.4.2 Objetivos específicos.....	7
Capítulo 2. Metodología.....	8
2.1 Área de estudio	8
2.2 Trabajo de campo.....	8
2.3 Tasa de calcificación.....	9
2.4 Cobertura coralina	10
2.5 Complejidad estructural.....	10
2.6 Índice de función arrecifal.....	10
2.7 Diversidad funcional.....	11
2.7.1 Matriz de rasgos funcionales.....	11
2.7.2 Estimación de los índices funcionales.....	12
2.7.3 Índices funcionales.....	13
2.8 Análisis de redundancia (RDA)	15
Capítulo 3. Resultados	16
3.1 Caracterización de la complejidad estructural del sistema	16
3.1.1 Cobertura béntica	16
3.1.2 Índice de función arrecifal (IFA)	17

3.2	Grupos funcionales.....	19
3.3	Índices de diversidad funcional.....	20
3.4	Análisis de redundancia (RDA)	22
3.4.1	RDA índices de diversidad funcional	22
3.4.2	RDA grupos funcionales	23
Capítulo 4.	Discusión.....	25
4.1	Macroinvertebrados bentónicos.....	25
4.2	Cobertura béntica	27
4.3	Índice de función arrecifal (IFA)	28
4.4	Índices de diversidad funcional.....	30
4.5	Relación entre los macroinvertebrados bentónicos y la complejidad del hábitat arrecifal	32
4.5.1	RDA de los índices de diversidad funcional y grupos funcionales.....	32
Capítulo 5.	Conclusiones	36
Literatura citada		38

Lista de figuras

Figura	Página
Figura 1 Mapa del área de estudio y sitios de muestreo a lo largo de la isla Espiritu Santo (Imagen tomada de Navarrete-Torices et al., 2024).	9
Figura 2 Cobertura de los elementos del fondo para cada sitio de muestreo de Isla Espiritu Santo. ...	17
Figura 3 Índice de función arrecifal en los seis sitios de muestreo de isla Espiritu Santo. Las barras de error son la desviación estándar y las letras agrupan a los sitios estadísticamente diferentes. ...	18
Figura 4 Índices de diversidad funcional de los macroinvertebrados bentónicos en los seis sitios de isla Espiritu Santo: La Ballena (Ball), El Corralito (Corr), La Dispensa (Dis), Las Navajas (Nav), San Gabriel (SG), Roca Swan (Swa). A) Riqueza funcional (FRic); B) Uniformidad funcional (FEve); C) Divergencia funcional (FDiv). Las líneas superior e inferior representan la variabilidad de los índices (mínimos y máximos), los puntos blancos, los valores más extremos o atípicos (outliers), las líneas dentro de las cajas representan las medianas de los datos y los puntos rojos dentro de las cajas representan la media dentro de los índices.	21
Figura 5 Ordenamiento RDA por zona de estudio de la relación de la diversidad funcional de isla Espiritu Santo con elementos del hábitat bentónico. Códigos: Riqueza funcional (fric), Uniformidad funcional (feve), Divergencia funcional (fdiv), Índice de función arrecifal (IFA), Algas calcáreas (CCA).....	23
Figura 6 Ordenamiento RDA por zona de estudio de la relación de los grupos funcionales de isla Espiritu Santo con elementos del hábitat bentónico. Códigos: Grupos funcionales 1 - 18 (GF 1 - 18), Índice de función arrecifal (IFA), Algas calcáreas (CCA). Los círculos representan la separación de los GF en los bloques y las letras representan los bloques a los que pertenecen los GF.	24

Lista de tablas

Tabla	Página
Tabla 1 Rasgos funcionales seleccionados para evaluar la diversidad funcional de macroinvertebrados bentónicos por sitios de muestreo. Las categorías empleadas para los atributos funcionales fueron adaptadas de Bremmer et al. (2003); Pacheco et al. (2011).....	12
Tabla 2 Resultado del análisis de Kruskal-Wallis (entre seis sitios) en el índice de función arrecifal. Se resalta el factor con diferencia significativa en rojo ($p < 0.05$). GL = grados de libertad, p = valor de significancia.....	18
Tabla 3 Grupos funcionales (GF) de macroinvertebrados bentónicos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo. Atributos funcionales; Grupo trófico: CORA (coralívoro), HERB (herbívoro), CARN (carnívoro), DETRI (detritívoro). Estrategia alimentaria: DIRE (directa), FILT (filtradores). Bioerosionadores: BIO-SI (si son bioerosionadores), BIO-NO (no son bioerosionadores). Asociación directa con corales: ASO-SI (si tienen asociación directa con corales), ASO-NO (no tienen asociación directa con corales). Movimiento: MVL (móvil), SSL (sésil). Forma: GLB (globosos), DEPRI (deprimido), VERMI (vermiforme)	19
Tabla 4 Índices de diversidad funcional para los sitios de isla Espíritu Santo (promedio \pm desviación estándar).....	21
Tabla 5 Resultados del Kruskal-Wallis (entre seis sitios) en los índices de diversidad funcional. Se resaltan los factores con diferencias significativas en rojo ($p < 0.05$). GL = grados de libertad, p = valor de significancia.....	22

Capítulo 1. Introducción

Los corales escleractinios son organismos coloniales con un esqueleto constituido de carbonato de calcio (CaCO_3) y son considerados los principales constructores de los arrecifes coralinos (Veron, 2000). Así mismo, desempeñan un papel primario en la función y estructura de estos ecosistemas debido a su capacidad de depositar CaCO_3 y formar estructuras tridimensionales complejas (Cabral-Tena et al., 2018). Los arrecifes de coral son biomas de gran biodiversidad que proporcionan alimento y hábitat para otras especies marinas (Reyes-Bonilla, 2003), siendo lugares de reproducción, refugio, crecimiento y alimentación para un gran número de organismos asociados a ellos (McWilliam et al., 2018). Así mismo, son reconocidos como ecosistemas complejos en donde diversos factores como el estado de saturación de carbonatos, la temperatura, la luz, la salinidad, entre otros, son necesarios para determinar su patrón global de distribución. (Kleypas et al., 1999). Por otro lado, los arrecifes coralinos, los cuales se encuentran en aguas someras aproximadamente hasta los 25 m de profundidad (Reyes-Bonilla, 2003), ofrecen diversos servicios ecosistémicos a comunidades costeras que van desde sociales, culturales y económicos; como recursos pesqueros (Reyes-Bonilla et al., 2014). Además, los arrecifes de coral dan protección a las zonas costeras actuando como barreras contra huracanes o tormentas (Reyes-Bonilla, 2003). Debido a estas características, son considerados importantes ecológica y económicamente, generando aproximadamente \$36 billones de dólares anualmente a nivel mundial (Martínez et al., 2007).

Uno de los grupos más importantes que mantiene la función y estabilidad de los ecosistemas arrecifales son los macroinvertebrados bentónicos (Brusca et al., 2005), los cuales se encuentran mayormente asociados a corales escleractinios (Stella et al., 2011). Dentro de los invertebrados destacan las especies pertenecientes a los grupos de crustáceos, moluscos y equinodermos los cuales llevan a cabo diferentes funciones, como la biodepositación, bioturbación, y bioirrigación del sedimento (Brusca et al., 2005). Los crustáceos, los cuales representan el 80% de la macrofauna asociada a los corales (Stella et al., 2011), ayudan a la limpieza, remoción de sedimentos y parásitos, así como a su protección contra depredadores (Glynn, 1980). Por otro lado, las estrellas y los erizos de mar se encuentran relacionados a los procesos de bioerosión, contribuyendo a la eliminación de carbonatos y a la heterogeneidad del sustrato (Tuya et al., 2004). Además, tienen un efecto en el reclutamiento coralino, actuando como controladores de competidores de los corales como, por ejemplo, las macroalgas y esponjas (Dang et al., 2020). Los moluscos actúan como especies bioingenieras al incrementar la heterogeneidad del ambiente bentónico. Sus agregaciones aumentan el espacio disponible, con más grietas y elevaciones, proporcionando más refugio para la fauna asociada y haciendo que la competencia por el espacio disminuya (Acosta et al., 2007;

Licett et al., 2009; Hernández et al., 2013). Así mismo, los moluscos representan una importante fuente de alimento para muchas otras especies marinas (Seed, 1996), aumentando con su presencia la abundancia y diversidad de la fauna asociada a arrecifes coralinos (Gutierrez et al., 2003).

Para poder entender la relación entre la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas se ha propuesto el estudio de la ecología basada en rasgos funcionales, la cual incorpora características funcionales de cada una de las especies que influyen sobre el desempeño del organismo (Naeem y Wright, 2003) para comprender en dónde viven, cómo interactúan entre sí y cómo contribuyen a las funciones del ecosistema (Cadotte et al., 2011). Dentro de una comunidad, puede medirse la diversidad funcional, la cual hace referencia a los diferentes rasgos funcionales encontrados entre los organismos e influye en la dinámica y estabilidad de la comunidad, así como en los procesos del ecosistema, ya que está compuesta por índices que describen la distribución de los rasgos entre individuos y especies de una comunidad (De Bello et al., 2021). La diversidad funcional puede medirse utilizando varios índices, uno de ellos es la riqueza funcional, la cual se define como la cantidad de funciones presentes en el espacio funcional ocupado por los organismos de una comunidad ecológica, si obtenemos una baja riqueza funcional podría ser señal que no todos los recursos disponibles están siendo explotados, ya que bajo algunas condiciones ambientales faltarán especies para aprovechar ciertos recursos generando un reducido amortiguamiento contra las fluctuaciones ambientales y la productividad del ecosistema bajaría (Mason et al., 2005). Otro de los índices es la equitatividad, la cual hace referencia a la homogeneidad en la distribución de las funciones de una comunidad en un espacio funcional tomando en cuenta la abundancia de las especies (Villegger et al., 2010). Por último, tenemos a la divergencia, la cual se define como la similitud funcional entre las especies que son más dominantes en términos de abundancia dentro de una comunidad (Villegger et al., 2010), si tenemos una alta divergencia podríamos decir que hay un alto grado de diferenciación de funciones en las especies dominantes y tendríamos un uso más eficiente de los recursos haciendo que los procesos del ecosistema incrementen (Mason et al., 2005). Estudiar la diversidad funcional de una comunidad nos ayuda a identificar las características de los organismos y cómo influyen en el funcionamiento del ecosistema (Díaz y Cabido, 2001) así mismo, nos ayudará a entender de mejor manera las funciones de los ecosistemas, la resiliencia ante perturbaciones o invasiones y la regulación en el flujo de la materia (Waldbusser et al., 2004).

Otra herramienta importante para comprender la relación entre la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas arrecifales es la funcionalidad física del ecosistema, la cual considera la capacidad que tiene cada especie coralina, encontrada en los sistemas arrecifales, para crear estructuras tridimensionales y depende de tres propiedades fundamentales: cobertura coralina (abundancia), tasa de

calcificación y complejidad estructural (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018), la cual se define como el arreglo tridimensional de un ecosistema provisto por la forma física de los organismos, características geológicas y elementos estructurales del medio ambiente (Kleypas et al., 2001). Se ha hipotetizado que la funcionalidad física en los arrecifes coralinos favorece una alta diversidad de taxones ya que habrá hábitats heterogéneos lo que permitirá que ciertos procesos ecológicos como el reclutamiento, la competencia y la depredación se regulen (Richardson et al., 2017) y en conjunto con la complejidad estructural, tendremos como resultado una mayor diversidad y abundancia de organismos asociados a ellos (Crowder y Cooper, 1982). La funcionalidad física del arrecife será entonces importante para poder identificar las especies claves dentro de los ecosistemas y para saber la condición en la que se encuentran los arrecifes coralinos (Díaz et al., 2016).

Hasta ahora, existen numerosos estudios de la estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados asociados a arrecifes de coral, los cuales aportan información taxonómica y ayudan al enriquecimiento de distintos inventarios de fauna asociada a corales. Sin embargo, es importante evaluar la biodiversidad de especies basándose no solamente en la taxonomía de estas, sino estudiando la estructura de las comunidades desde un punto de vista funcional, en donde podamos reconocer los factores que intervienen en su distribución y abundancia.

1.1 Antecedentes

A lo largo de los años, se han realizado estudios que buscan establecer si la biodiversidad determina el funcionamiento de los ecosistemas (Schulze y Mooney, 1993) y mientras los años han pasado, la atención ha migrado a buscar entender cuáles son los componentes funcionales significativos de la biodiversidad dentro de las comunidades (Díaz y Cabido, 2001; Hooper et al., 2002). El estudio realizado por González-Barrios y Álvarez-Filip (2018), buscó entender la contribución que tienen las especies coralinas del Caribe mexicano según su capacidad para construir estructuras tridimensionales complejas y la influencia que tienen sobre los arrecifes coralinos para que puedan funcionar. Ellos mencionan que las características de cada especie de coral son factores claves para que el funcionamiento del ecosistema pueda ser comprendido. Encontraron que la variación de los atributos morfofuncionales tiene un efecto en la capacidad de las diferentes especies de coral para contribuir al funcionamiento de los arrecifes y que las especies con una mayor contribución a este funcionamiento son las especies del género *Acropora* ya que cuentan con altas tasas de calcificación y formación de estructuras tridimensionales complejas. Por otro lado, Cabral-Tena et al. (2020) utilizaron el Índice de Función Arrecifal (IFA) para estimar la complejidad

estructural en los arrecifes del sur del Pacífico Mexicano. Encontraron que los corales del género *Pocillopora* tienen una alta contribución al funcionamiento de los arrecifes debido a que cuentan con una alta tasa de calcificación y rugosidad lo cual contribuye a que la complejidad estructural sea mayor.

En la Isla Espíritu Santo se encuentran una gran variedad de corales duros y blandos, siendo el género *Pocillopora* el más abundante con formaciones extensas encontradas en Bahía San Gabriel, Roca Swany, Las Navajas y El Corralito (CONANP, 2000). En un estudio realizado por Reyes-Bonilla et al. (2007) en la isla Espíritu Santo, se reportaron nueve especies de corales pertenecientes a cinco géneros, de las cuales se encuentran cinco especies hermatílicas: *Pocillopora capitata*, *Pocillopora damicornis*, *Pocillopora meandrina*, *Pocillopora verrucosa* y *Porites panamensis*. De estas especies, mencionan que la más abundante es *Pocillopora verrucosa*, seguida de *Pocillopora capitata* y *Porites panamensis*, las cuales forman la mayor parte de la estructura coralina presente. La CONANP (2011) indicó que *Porites panamensis* forma parches pequeños al sureste de la Isla Espíritu Santo, siendo de gran importancia ya que son el hábitat, sitio de reproducción, alimentación y refugio para muchas especies marinas como camarones y moluscos.

Navarrete-Torices et al. (2023), en un estudio realizado en la isla Espíritu Santo, reportan que los sitios que presentaron el índice de función arrecifal (IFA) más alto fueron Las Navajas y San Gabriel, siendo *Pocillopora meandrina* y *Pocillopora verrucosa* las especies que contribuyeron en mayor medida al IFA de los sitios. Así mismo ellos reportan que los sitios antes mencionados (Las Navajas y San Gabriel) fueron los que presentan la mayor cobertura coralina, siendo las mismas especies las que tuvieron la mayor contribución a la cobertura coralina total de los sitios mencionados.

En relación a la macrofauna de Espíritu Santo, CONANP (2011) reporta 64 especies de equinodermos, de las cuales veinte pertenecen a la clase Asteroidea, trece a la clase Ophiuroidea, diez a la clase Echinoidea y veintiuno a la clase Holothuroidea, destacando dos especies endémicas *Mithrodia enriquecasoi* y *Laetmogone scotoeides*. Dentro de los moluscos las especies más representativas y con un gran interés comercial son *Pinctada mazatlanica*, presente en la parte occidental de la isla y *Pteria sterna* la cual se encuentra en la parte oriental de la isla.

La ecología funcional de macroinvertebrados bentónicos ha sido poco estudiada, pero desde la perspectiva taxonómica existe un gran número de inventarios de macroinvertebrados asociados a arrecifes coralinos a lo largo del mundo. En un estudio realizado por Edgar et al. (2011) en el Pacífico Oriental Tropical, desde el sur del Ecuador hasta el norte de México, en donde se incluyen las Islas Galápagos, Isla del Coco, Isla

Coiba e Isla Malpelo, se registraron 86,846 individuos de macroinvertebrados móviles pertenecientes a 49 especies y 208 individuos de invertebrados sésiles. Por otro lado, Hernandez et al. (2009) realizaron una lista de los crustáceos encontrados en los arrecifes del sur del Golfo de California, en donde se registraron un total de 44 especies de decápodos distribuidos en Loreto (32 especies) y en La Paz (27 especies), teniendo un 70% de índice de similitud entre estas dos áreas. Así mismo, ellos mencionan que los invertebrados que habitan en los arrecifes del Golfo de California han sido poco estudiados debido a que está área cuenta con un sustrato frágil y se necesita metodología que evite la perturbación de estos arrecifes. Dos estudios realizados en arrecifes ubicados en Los Islotes de la bahía de La Paz, pudieron registrar 32 especies de cangrejos (*Brachyura* y *Anomura*) (Pereyra, 1998), y 27 especies de camarones (*Stenopodidea* y *Caridea*) (Hernández, 1999) utilizando una metodología destructiva.

Barrientos-Lujan et al. (2019) realizaron un estudio de la variación espacial de la ecología y diversidad funcional de gasterópodos asociados a corales hermatípicos en el Pacífico Tropical Mexicano. Encontrando un total de 1,247 individuos con una riqueza total de 72 especies, siendo *Coralliophila monodonta*, *Muricopsis zeteki*, *Triphora hannai* y *Vermicularia pellucida eburnea* las especies más abundantes, conformando el 64% de la abundancia total de gasterópodos. Así mismo, mencionan que la estructura del ensamblaje de gasterópodos puede ser similar ya que la temperatura, el movimiento del agua y las características de los sedimentos son los elementos que favorecen la variación a escalas mayores y que independientemente de la composición de especies entre las diferentes regiones del Pacífico Tropical Mexicano, la riqueza, diversidad y grupos funcionales de gasterópodos dentro de estas regiones presentan un patrón similar de distribución y composición de especies a gran escala, ya que los arrecifes coralinos comprendidos en estas zonas presentan una distribución semicontinua, lo que sugiere una alta conectividad entre los sitios de estudio.

De Alba-Guzmán et al. (2023) documentaron cambios espacio temporales en la diversidad taxonómica y funcional de equinodermos entre los años 2012 y 2021 en el Pacífico Tropical Nororiental. Encontrando que la mayor riqueza y diversidad de especies se atribuye a ambientes bentónicos que cuentan con una alta heterogeneidad, así como una alta disponibilidad de recursos alimentarios y microhábitats, lo que hace que la abundancia de ciertas especies especialistas, como los erizos y pepinos de mar, se mantenga. También mencionan que los corales ramificados restringen la heterogeneidad del sustrato y controlan la presencia de otros grupos bentónicos, causando que la disponibilidad del alimento se vea limitada, haciendo que especies con una alta plasticidad alimentaria sean más abundantes mientras que las especies más especializadas no se encuentren con la misma abundancia. Concluyen que la isla con una mayor riqueza taxonómica presenta una baja superposición de nichos y una baja competencia, mientras que la

isla con una alta presencia de corales ramificados alberga especies de equinodermos con características similares, haciendo que la redundancia en el área aumente.

1.2 Justificación

Se ha estudiado la diversidad taxonómica de macroinvertebrados bentónicos asociados a arrecifes coralinos, sin embargo, las investigaciones utilizando indicadores ecológicos funcionales son escasas. Estudiar estos índices nos ayudará a comprender la relación que existe entre los macroinvertebrados bentónicos y los arrecifes coralinos, identificando el impacto que causa el desempeño de los organismos en la dinámica y estabilidad de la comunidad. Así mismo, poder estudiar la funcionalidad física de los ecosistemas arrecifales nos permitirá identificar las especies claves que mantienen los procesos y propiedades del ecosistema permitiendo la regulación de procesos ecológicos como el reclutamiento, la competencia y la depredación. Entender esto es de vital importancia ya que nos dará herramientas importantes para la conservación de especies que brindan funciones benéficas al aprovisionamiento del hábitat.

1.3 Hipótesis

La complejidad estructural se relaciona con la densidad, biomasa y productividad del ecosistema, influenciando en las interacciones biológicas y en el mantenimiento de la diversidad de ecosistemas marinos. Por ello, se espera que los indicadores ecológicos de los macroinvertebrados bentónicos encontrados en hábitats con una mayor complejidad del hábitat arrecifal sean más altos con respecto a los encontrados en hábitats con una menor complejidad del hábitat arrecifal.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Evaluar la relación que existe entre los índices ecológicos como riqueza, uniformidad y divergencia funcionales de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos y la complejidad del hábitat arrecifal en

Isla Espiritu Santo, México.

1.4.2 Objetivos específicos

1. Caracterizar la complejidad estructural del ecosistema.
2. Determinar la funcionalidad física del ecosistema coralino utilizando el índice de función arrecifal (IFA).
3. Determinar la diversidad de rasgos funcionales de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos utilizando el índice de riqueza funcional.
4. Evaluar la regularidad y la varianza de los rasgos funcionales de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos utilizando los índices de uniformidad y divergencia.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El Parque Nacional de Espíritu Santo (PNES) se estableció mediante el Decreto Presidencial publicado en el Diario Oficial de la Federación el 10 mayo de 2007. Se encuentra ubicado en el Golfo de California frente al estado de Baja California Sur (BCS), México (Olmos et al., 2015). La ciudad de La Paz comprende el área de influencia del Parque Nacional, la cual se encuentra a 25 km de distancia en línea recta. El PNES se localiza entre los 24° 24' y los 24° 36' de latitud norte y los 110° 18' y los 110° 27' de longitud oeste. Se encuentra separado de la Península de Pichilingue por el canal de San Lorenzo y constituye parte de los límites orientales de la bahía de La Paz (CONANP, 2001). El PNES está conformado por dos islas, La Partida, la cual se encuentra al norte y cuenta con una extensión de 18.1325 km² y Espíritu Santo, siendo la mayor, con una extensión de 83.084 km² y dándole el nombre al conjunto. Frente al litoral occidental del PNES se ubican tres islotes: La Ballena de 0.396 km², El Gallo de 0.057 km² y la Gallina de 0.019 km², también se encuentran cuatro promotores rocosos, dándole una extensión de 101.7515 km² total al PNES (CONANP, 2001).

El PNES cuenta con una temperatura ambiental media anual de 26.6 °C, teniendo como máximo temperaturas de 44 °C y mínimas de 11 °C. La temperatura de la superficie del mar (TSM) va desde los 30 °C, alcanzando su máximo en durante el mes de septiembre y un mínimo de 20 °C durante el mes de enero. Las aguas que rodean el PNES tienen una concentración de sales que varían en los primeros metros de profundidad, teniendo como resultado un promedio de salinidad de 34.6 ppm (CONANP, 2001). Entre su fauna marina, los corales del género *Pocillopora* son los más abundantes (CONANP, 2001). Con respecto a los invertebrados, uno de los grupos más abundantes son los moluscos, de los cuales se tiene registro de aproximadamente 216 especies en la bahía de La Paz, entre los que destacan bivalvos por su importancia económica y social (CONANP, 2001).

2.2 Trabajo de campo

Se realizaron censos de macroinvertebrados bentónicos y caracterización del fondo marino en seis sitios de isla Espíritu Santo (Figura 1): La Ballena, El Corralito, San Gabriel, La Dispensa, Las Navajas y Roca Swan.

Para caracterizar los ecosistemas arrecifales se realizaron cinco transectos de 25 m de largo en cada sitio en donde se registró el porcentaje de cobertura coralina utilizando cuadrantes de 1 m de largo por 1 m de ancho, colocados a una distancia de 5 m entre cada uno. Así mismo, con ayuda de estos mismos cuadrantes, se registró el porcentaje de cobertura de los elementos del sustrato en cada sitio para poder realizar la caracterización completa de la complejidad estructural del sistema, los elementos registrados fueron: esponjas, algas calcáreas (CCA), escombros y rocas, debido a su abundancia en los sitios de estudio y a la importancia ecológica que tienen, funcionando como lugares de crianza, alimentación y reproducción para un gran número de especies de macroinvertebrados bentónicos (Brusca et al., 2005).

Para registrar las especies de macroinvertebrados bentónicos en cada sitio de estudio, se realizó un censo visual utilizando, en cada sitio, cinco transectos de banda de 25 m de largo por 2 m de ancho cada uno, colocados a una distancia de 5 m entre cada uno.

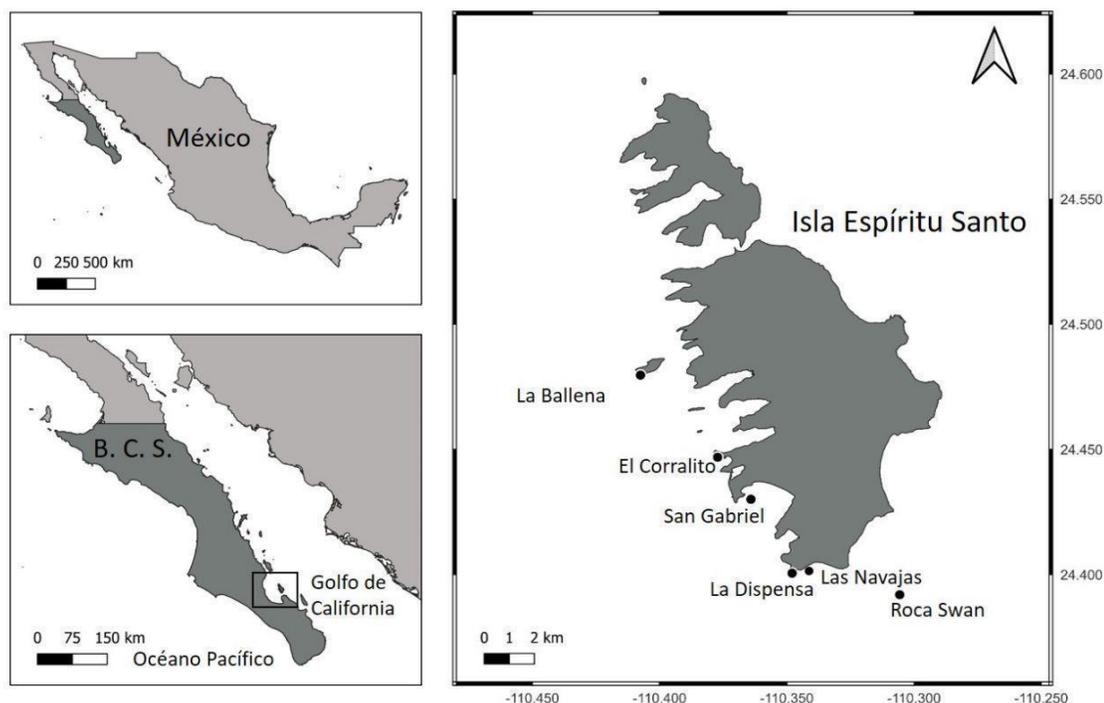


Figura 1 Mapa del área de estudio y sitios de muestreo a lo largo de la isla Espíritu Santo (Imagen tomada de Navarrete-Torices et al., 2024).

2.3 Tasa de calcificación

La tasa de calcificación $kg CaCO_3 m^2 año^{-1}$ de cada especie de coral se determinó utilizando la metodología publicada por González-Barrios y Álvarez-Filip (2018), en donde utilizan la tasa de

extensión ($cm\ año^{-1}$), densidad esquelética ($g\ cm^{-3}$) y la morfología de cada especie en el sitio de muestreo debido a que las diferentes especies muestran variaciones en el depósito de carbonato de calcio según sus atributos morfológicos. Para los corales ramificados se utilizaron fotografías de la región apical de las colonias para poder contar el número de ramas y determinar el promedio de densidad de ramas por m^2 , y posteriormente se estimó su tasa de calcificación de acuerdo con el tipo de crecimiento cilíndrico. Para los corales masivos e incrustantes, la tasa de calcificación se estimó de acuerdo con los corales de morfología paraboloide, en donde se midió el diámetro del eje máximo y la altura de cada colonia para determinar los valores medios, posteriormente se estimó la superficie de una colonia en un m^2 utilizando la relación promedio de diámetro y altura para finalmente calcular la tasa de calcificación usando el volumen anual de crecimiento del paraboloide y su extensión esquelética.

2.4 Cobertura coralina

Se determinó la cobertura coralina utilizando el porcentaje de cobertura de cada especie a lo largo de los transectos. Posteriormente se realizó un promedio de la cobertura de los corales encontrados en cada sitio de muestreo.

2.5 Complejidad estructural

La complejidad estructural es 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}), y se determinó con base en el índice de rugosidad (IR) y la altura máxima de las colonias (Álvarez-Filip et al., 2011).

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

Un ecosistema totalmente plano tendrá un IR con valor de 1, mientras los valores más altos del IR indicarán una mayor complejidad estructural del ecosistema (Cabral-Tena et al., 2020).

2.6 Índice de función arrecifal

El índice de función arrecifal (IFA) permitirá estimar la capacidad que tiene cada coral para crear

estructuras tridimensionales por medio de la precipitación de carbonato de calcio, integrando la cobertura, complejidad estructural y tasa de calcificación de cada organismo (González Barrios et al., 2021). El IFA va a variar entre 0 (cero) a 1, en donde 0 se referirá a sitios con baja función arrecifal y valores cercanos a 1 se referirá a sitios con una alta función arrecifal (Cabral-Tena et al., 2020).

Las variables de cobertura, rugosidad y calcificación se estandarizaron con la siguiente fórmula para obtener los datos en un rango de 0-1.

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

Siendo y el valor de cada una de las variables (cobertura, rugosidad y calcificación) para cada especie.

Se estimó el coeficiente funcional específico (CF) promediando las variables anteriormente estimadas y posteriormente se realizó el cálculo del IFA utilizando la sumatoria de la cobertura de coral vivo (CCV) por el CF de cada sitio.

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

Finalmente se aplicó una raíz cuarta a los resultados obtenidos del IFA para de esta manera poder facilitar la interpretación de los datos.

2.7 Diversidad funcional

2.7.1 Matriz de rasgos funcionales

Se registraron las especies de macroinvertebrados bentónicos encontrados en los muestreos llevados a cabo para posteriormente realizar la estimación de la diversidad funcional, clasificándolas de acuerdo a seis rasgos funcionales (Tabla 1). La información se recopiló de artículos científicos, buscando información de las especies registradas o de las familias a las que pertenecían dichas especies. Los rasgos funcionales empleados fueron de tipo nominal y ordinal, siendo los siguientes: 1) grupo trófico (nominal), 2) estrategia alimentaria (ordinal), 3) bioerosionadores (ordinal), 4) asociación directa con corales (ordinal), 5) movimiento (nominal) y 6) forma (nominal).

Tabla 1 Rasgos funcionales seleccionados para evaluar la diversidad funcional de macroinvertebrados bentónicos por sitios de muestreo. Las categorías empleadas para los atributos funcionales fueron adaptadas de Bremmer et al. (2003); Pacheco et al. (2011).

Atributo funcional	Categoría	Descripción
Grupo trófico	Coralívoro	Se alimenta de pólipos de coral zooxantelado
	Herbívoro	Se alimenta de macroalgas y pastos marinos
	Carnívoro	Se alimenta de otros invertebrados o peces
	Detritívoro	Se alimenta de materia orgánica en descomposición
Estrategia alimentaria	Directa	Se alimentan utilizando aparatos filtradores
	Filtradores	Se alimentan de partículas por filtración
Bioersionadores	Si	Realizan remoción de $CaCO_3$
	No	No realizan remoción de $CaCO_3$
Asociación directa con corales	Si	Organismos que mantienen una relación mutualista con colonias de corales
	No	Organismos que no mantienen obligatoriamente una relación mutualista con colonias de corales
Movimiento	Sésil	Fijo al sustrato
	Móvil	No se encuentra fijo al sustrato
Forma	Globoso	Con forma esférica
	Deprimido	Deprimidos dorsoversalmente
	Vermiforme	Con forma de gusano o alargado

2.7.2 Estimación de los índices funcionales

Construir un espacio funcional óptimo es un paso crítico hacia una buena evaluación de la diversidad funcional (Marie et al., 2015). Para poder calcular los índices se ha propuesto la creación de espacios funcionales multidimensionales (Cornwell et al., 2006; Villéger et al., 2008) en donde se puede estimar la diversidad funcional a lo largo del espacio y el tiempo. Este cálculo se lleva a cabo por medio de un análisis de coordenadas principales (Petchey y Gaston, 2006; Mouillot et al., 2013) con base en los rasgos funcionales y distancias de Gower.

Se evaluó la calidad del espacio funcional siguiendo los criterios de Maire et al. (2015), eligiendo aquel que tuviera una desviación media absoluta (MAD, por sus siglas en inglés) mínima de 0.046 entre las distancias basadas en rasgos y las distancias en el espacio funcional (Magneville et al., 2022) para así poder

representar adecuadamente el ensamblaje. La evaluación de la calidad del espacio funcional se realizó utilizando la función *quality.fspaces()* la cual se encuentra dentro de la librería *mFD* (Magneville et al., 2022) del programa RStudio.

2.7.3 Índices funcionales

Para poder describir cómo está distribuido el ensamblaje dentro del espacio funcional se estimaron tres índices funcionales propuestos por Villéger et al. (2008), los cuales fueron riqueza funcional, equitatividad funcional y divergencia funcional. Estos índices se calcularon a partir del espacio funcional con mejor calidad.

- **Riqueza funcional:** nos muestra la cantidad de espacio funcional que ocupan las especies de una comunidad. Cornwell et al. (2006) y Lyaman et al. (2007) proponen utilizar el valor del volumen de la envolvente convexa ocupado por una comunidad como una medida multidimensional de la riqueza funcional.
- **Uniformidad funcional:** describe que tan homogénea es la distribución de las abundancias en el espacio funcional (Mason et al., 2005). Este índice tiene un rango de 0 a 1, si las distancias entre los pares de especies cercanas son muy parecidas o todas las especies tienen la misma abundancia, tomará valores cercanos a 1 y si es lo contrario, tomará valores cercanos a 0 (Villegger et al., 2008). Para calcularlo se utiliza un árbol de expansión mínima.

Como primer paso la longitud se divide por la suma de las abundancias de las dos especies unidas por la rama

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

Donde:

EW_l : Equidad ponderada por la rama l

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

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

Después obtendremos la equidad ponderada parcial dividiendo la equidad ponderada entre la sumatoria de esta para todas las ramas de árbol de expansión mínima.

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

Donde:

PEW_l : Equidad ponderada parcial

Y por último, obtenemos la equidad ponderada de la forma

$$FEve = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} (PEW_{\frac{1}{S-1}})^{\frac{1}{S-1}}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (6)$$

Donde:

$FEve$: Uniformidad funcional

PEW_l : Equidad ponderada parcial

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

Divergencia funcional: representa cómo se distribuye la abundancia a lo largo del eje de rasgos funcionales dentro del rango ocupado por las especies. (Mason et al., 2005). La divergencia funcional será baja (cero) si las especies más abundantes tienen rasgos funcionales cercanos al centro de gravedad del espacio funcional y ocurre lo contrario cuando las especies más abundantes se encuentran separadas de ese centro de gravedad del espacio funcional, entonces tendremos una alta divergencia funcional (Villegger et al., 2008), es importante mencionar que el centro de gravedad es la especie promedio ponderada por su abundancia. La divergencia funcional se calcula de la siguiente manera:

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

Donde:

$FDiv$: Divergencia funcional

Δd : Suma de las desviaciones ponderadas por abundancias (o biomásas)

Δd : Valor absoluto de la suma de las desviaciones ponderadas por abundancias (o biomásas)

dG : Distancia media de las especies al centro de gravedad

Como criterio de selección, los transectos que contaban con dos o menos especies fueron eliminados, así mismo, se eliminaron aquellos transectos que dieron como resultados índices funcionales con valores de cero.

2.8 Análisis de redundancia (RDA)

Se realizaron dos análisis de redundancia canónica (RDA) utilizando el paquete “Vegan” de RStudio para evaluar la relación lineal entre los componentes del hábitat bentónico respecto al IFA, grupos e índices funcionales de los macroinvertebrados bentónicos de isla Espíritu Santo.

Las variables explicativas (IFA y componentes del hábitat bentónico) y de respuesta (índices funcionales) se normalizaron a valores Z utilizando la función “normalize”, mientras que las variables de respuesta (grupos funcionales) se normalizaron utilizando la transformación Hellinger.

Para la selección de los elementos bentónicos que dan complejidad al sistema (esponjas, algas calcáreas (CCA), escombros y rocas) se consideraron solo aquellas que tuvieron una correlación de Pearson < 0.60 y un valor de inflación de la varianza (VIF) < 10 (Legendre y Legendre, 2012).

Capítulo 3. Resultados

Se realizaron 125 transectos en seis sitios dentro de la isla Espíritu Santo. Se observaron 47 especies de macroinvertebrados bentónicos registrando 3,376 individuos a lo largo del periodo de estudio. En La Dispensa se encontraron 647 individuos, en San Gabriel 543, en El Corralito 344, en La Ballena 287, en Las Navajas 479 y en Roca Swan 1085. *Eucidaris thouarsii* presentó el valor más alto en abundancia (901 individuos), mientras que el valor más bajo (un individuo) fue para *Harpiliopsis depressus*, *Harpiliopsis espinigera*, *Leptogorgia sp.*, *Leiaster teres*, *Ophiothrix sp.*, *Pacifigorgia sp.* y *Petrolisthes glasselli*.

Respecto a las especies coralinas se registraron cuatro géneros, los cuales fueron *Pocillopora* (42.88% de cobertura) representando el valor más alto de cobertura, *Porites* (3.61% de cobertura), *Pavona* (1.34% de cobertura) y *Psammocora* (0.05% de cobertura) representando el valor más bajo de cobertura. Cabe mencionar que el porcentaje de cobertura es solamente de las especies coralinas registradas, por esta razón no tenemos el 100% de la cobertura.

3.1 Caracterización de la complejidad estructural del sistema

3.1.1 Cobertura béntica

De manera general, las coberturas de los seis sitios estuvieron compuestas por los corales del género *Pocillopora*, el cual cubrió, en promedio, un $42.88\% \pm 21.67$ de la superficie del fondo. En otros elementos predominantes se encontró roca que cubrió un $5.16\% \pm 8.59$, escombros un $4.80\% \pm 6.44$, algas calcáreas un $3.67\% \pm 4.74$ y esponjas un $0.24\% \pm 0.43$.

El porcentaje de cobertura de los elementos del fondo variaron de un sitio a otro (Figura 2). En la mayoría de las localidades, la cobertura coralina fue el componente dominante en el fondo, a excepción de El Corralito y La Ballena en donde el escombros y las algas calcáreas (CCA), respectivamente, fueron los componentes dominantes. Por otra parte, el componente que presentó la cobertura más baja en todos los sitios fueron las esponjas.

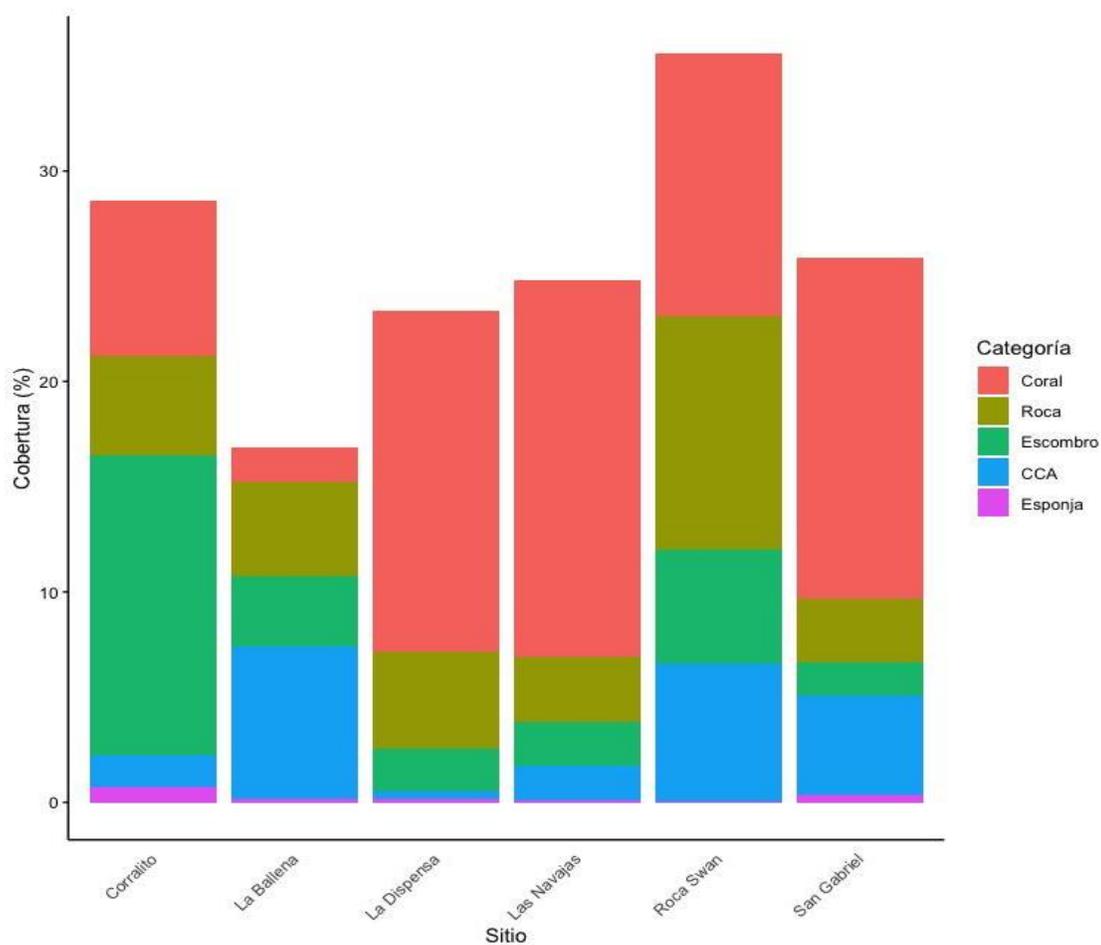


Figura 2 Cobertura de los elementos del fondo para cada sitio de muestreo de Isla Espíritu Santo.

3.1.2 Índice de función arrecifal (IFA)

El valor promedio del IFA de todos los sitios de muestreo fue de 0.64 ± 0.11 . Las Navajas fue el sitio que presentó el valor más alto del IFA (0.75 ± 0.08) siendo *Pocillopora* el género que proporcionó el mayor porcentaje de cobertura coralina en el sitio (67%) y *Pavona* el menor (0.11%). Por el contrario, La Ballena presentó los valores mínimos del IFA (0.37 ± 0.14) siendo *Pocillopora* el género que proporcionó el mayor porcentaje de cobertura coralina (6.1%) y *Psammocora*, el menor (0.18%) (Figura 3).

Se presentaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$) en el índice de función arrecifal (IFA) entre sitios (Tabla 2). Los sitios estadísticamente diferentes fueron La Dispensa respecto a La Ballena y El

Corralito; El Corralito es diferente a Las Navajas y San Gabriel y La Ballena respecto a Las Navajas, Roca Swan y San Gabriel (Figura 3).

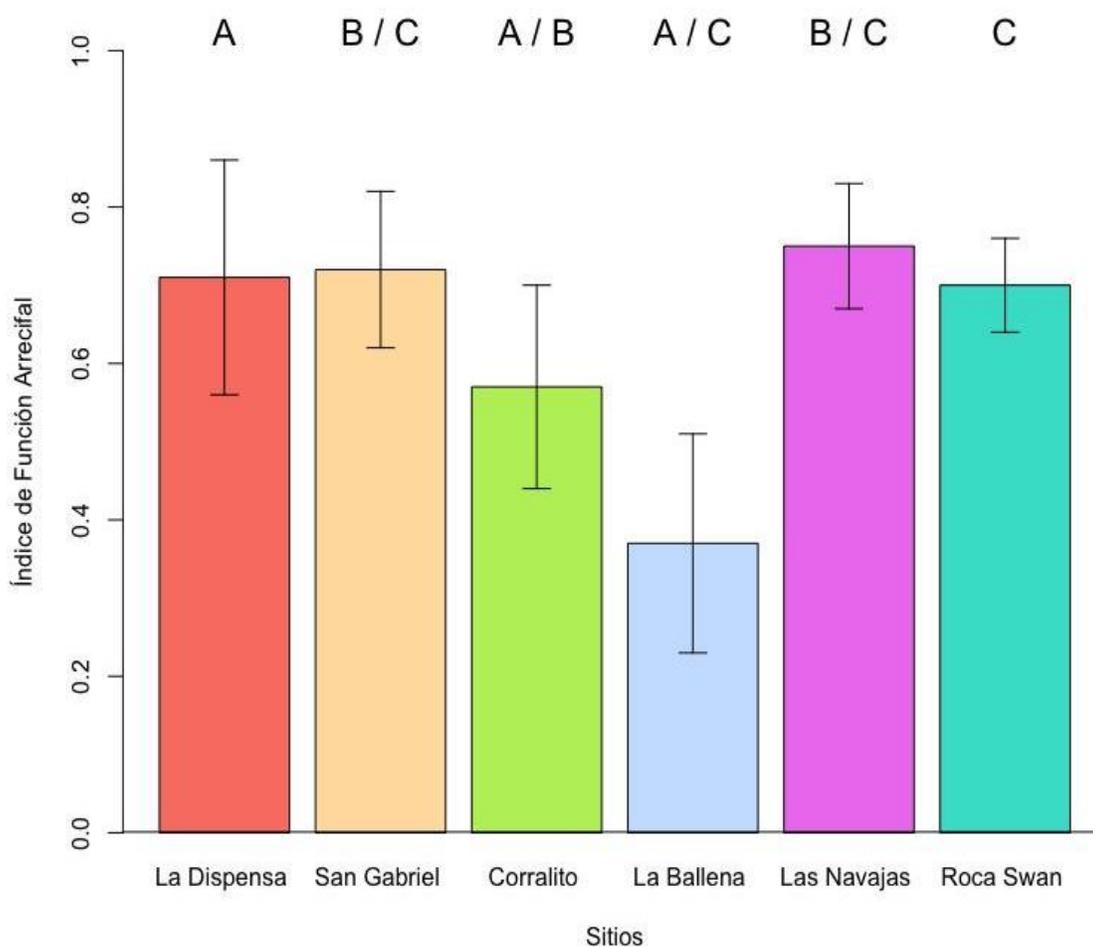


Figura 3 Índice de función arrecifal en los seis sitios de muestreo de isla Espíritu Santo. Las barras de error son la desviación estándar y las letras agrupan a los sitios estadísticamente diferentes.

Tabla 2 Resultado del análisis de Kruskal-Wallis (entre seis sitios) en el índice de función arrecifal. Se resalta el factor con diferencia significativa en rojo ($p < 0.05$). GL = grados de libertad, p = valor de significancia.

Índice ecológico	Kruskal-Wallis entre sitios		
	Chi-cuadrada	GL	p
Índice de función arrecifal (IFA)	49.044	5	2.174e-09

3.2 Grupos funcionales

Se encontraron un total de 19 grupos funcionales (GF) entre los seis sitios de estudio contemplados. Los rasgos funcionales más presentes (mayor número de especies que los presentan) en la comunidad fueron: detritívoros, con alimentación directa, no bioerosionadores, sin asociación directa a los corales, móviles y globosos. Algunos GF se conformaron por una sola especie (GF 13 - 19) por lo que no los llamaremos GF sino especie funcionalmente independiente (FIS, por sus siglas en inglés), mientras que el resto de los GF se constituyeron entre dos y siete especies. En la tabla 3 se muestran los atributos funcionales y las especies que componen a cada GF.

Tabla 3 Grupos funcionales (GF) de macroinvertebrados bentónicos en los arrecifes de Isla Espíritu Santo. Atributos funcionales; Grupo trófico: CORA (coralívoro), HERB (herbívoro), CARN (carnívoro), DETRI (detritívoro). Estrategia alimentaria: DIRE (directa), FILT (filtradores). Bioerosionadores: BIO-SI (si son bioerosionadores), BIO-NO (no son bioerosionadores). Asociación directa con corales: ASO-SI (si tienen asociación directa con corales), ASO-NO (no tienen asociación directa con corales). Movimiento: MVL (móvil), SSL (sésil). Forma: GLB (globosos), DEPRI (deprimido), VERMI (vermiforme)

GF	No. Taxa	Especies	Tipo de invertebrado	Atributos funcionales
1	7	<i>Alpheus lottini</i> <i>Harpiliopsis sp.</i> <i>Harpiliopsis depressa</i> <i>Harpiliopsis spinigera</i> <i>Synalpheus sp.</i> <i>Trapezia bidentata</i> <i>Trapezia sp.</i>	crustáceos	CORA, DIRE, BIO-SI, ASO-SI, MVL, GLB
2	5	<i>Arbacia incisa</i> <i>Diadema mexicanum</i> <i>Echinometra vanbrunti</i> <i>Toxopneustes roseus</i> <i>Tripneustes depressus</i>	equinodermos (erizo)	HERB, DIRE, BIO-SI, ASO-NO, MVL, GLB
3	4	<i>Ophiocoma aethiops</i> <i>Ophiuroidea sp.</i> <i>Ophiocomella alexandri</i> <i>Ophiothrix sp.</i>	equinodermos (ofiuroideos)	DETRI, FILT, BIO-NO, ASO-NO, MVL, DEPRI
4	3	<i>Bispira rugosa</i> <i>Spirobranchus giganteus</i> <i>Spirobranchus sp.</i>	anélidos (poliqueto)	DETRI, FILT, BIO-SI, ASO-NO, SSL, VERMI
5	3	<i>Euapta godeffroyi</i> <i>Holothuria fuscocinerea</i> <i>Isostichopus fuscus</i>	Equinodermo (pepino de mar)	DETRI, DIRE, BIO-NO, ASO-NO, MVL, VERMI

6	3	<i>Hyotissa hyotis</i> <i>Ostrea sp.</i> <i>Pinctada mazatlanica</i>	moluscos (bivalvos)	DETRI, FILT, BIO-SI, ASO-NO, SSL, GLO
7	3	<i>Hypselodoris ghiselini</i> <i>Tambja abdere</i> <i>Tambja eliora</i>	molusco (gasterópodo)	CARN, DIRE, BIO-NO, ASO-NO, MVL, VERMI
8	3	<i>Leptogorgia sp</i> <i>Pacifigorgia sp</i> <i>Mauricea austera</i>	cnidario (octocoral)	DETRI, FILT, BIO-NO, ASO-NO, SSL, GLO
9	3	<i>Leiaster teres</i> <i>Pharia pyramidata</i> <i>Phataria unifascialis</i>	equinodermos (estrellas de mar)	HERB, DIRE, BIO-NO, ASO-NO, MVL, DEPRI
10	2	<i>Centrostephanus coronatus</i> <i>Eucidaris thouarsii</i>	equinodermos (estrellas de mar)	CORA, DIRE, BIO-SI, ASO-NO, MVL, GLO
11	2	<i>Heliaster kubiniji</i> <i>Pentaceraster cumingi</i>	equinodermos (estrellas de mar)	CARN, DIRE, BIO-NO, ASO-NO, MVL, DEPRI
12	2	<i>Petrolisthes sp.</i> <i>Petrolisthes glasselli</i>	crustáceos	DETRI, FILT, BIO-SI, ASO-SI, MVL, GLO
13	1	<i>Acanthaster planci</i>	equinodermos (estrella de mar)	CORA, DIRE, BIO-SI, ASO-NO, MVL, DEPRI
14	1	<i>Calcinus californiensis</i>	crustáceo	DETRI, DIRE, BIO-SI, ASO-SI, MVL, GLO
15	1	<i>Hexaplex princeps</i>	molusco (gasterópodo)	CARN, DIRE, BIO-NO, ASO-NO, MVL, GLO
16	1	<i>Mithrodia bradleyi</i>	Equinodermo (estrella de mar)	DETRI, DIRE, BIO-NO, ASO-NO, MVL, DEPRI
17	1	<i>Neaxius vivesi</i>	crustáceo	CARN, FILT, BIO-NO, ASO-NO, SSL, GLO
18	1	<i>Phialoba steinbecki</i>	cnidario (hexacoral)	CARNI, DIRE, BIO-NO, ASO-NO, SSL, GLO
19	1	<i>Stenorhynchus debilis</i>	crustáceo	DETRI, DIRE, BIO-NO, ASO-NO, MVL, GLO

3.3 Índices de diversidad funcional

La Ballena fue el sitio que obtuvo la mayor riqueza funcional (FRic = 0.50) y San Gabriel fue el sitio que obtuvo el valor más bajo (FRic = 0.17) (Tabla 4) (Figura 4A). En el caso del índice de uniformidad funcional (Figura 4B) el sitio que obtuvo el valor más alto fue El Corralito (FEve = 0.60) y el sitio con el nivel más bajo fue San Gabriel (FEve = 0.37). Por último, el índice de divergencia funcional presentó valores similares entre sitios (Figura 4C), en los cuales La Dispensa, Las Navajas y Roca Swan fueron los mayores (FDiv = 0.76) y San Gabriel fue el menor (FDiv = 0.69), en los demás sitios se encontraron valores muy cercanos entre sí: La Ballena (FDiv = 0.73) y El Corralito (FDiv = 0.75).

Tabla 4 Índices de diversidad funcional para los sitios de isla Espíritu Santo (promedio \pm desviación estándar).

Sitio	Riqueza funcional (FRic)	Uniformidad funcional (FEve)	Divergencia funcional (FDiv)
La Dispensa	0.24 \pm 0.25	0.48 \pm 0.17	0.76 \pm 0.12
San Gabriel	0.17 \pm 0.17	0.37 \pm 0.20	0.69 \pm 0.14
El Corralito	0.20 \pm 0.11	0.60 \pm 0.17	0.75 \pm 0.14
La Ballena	0.50 \pm 0.22	0.55 \pm 0.13	0.73 \pm 0.09
Las Navajas	0.32 \pm 0.20	0.50 \pm 0.18	0.76 \pm 0.15
Roca Swan	0.38 \pm 0.17	0.38 \pm 0.09	0.76 \pm 0.14

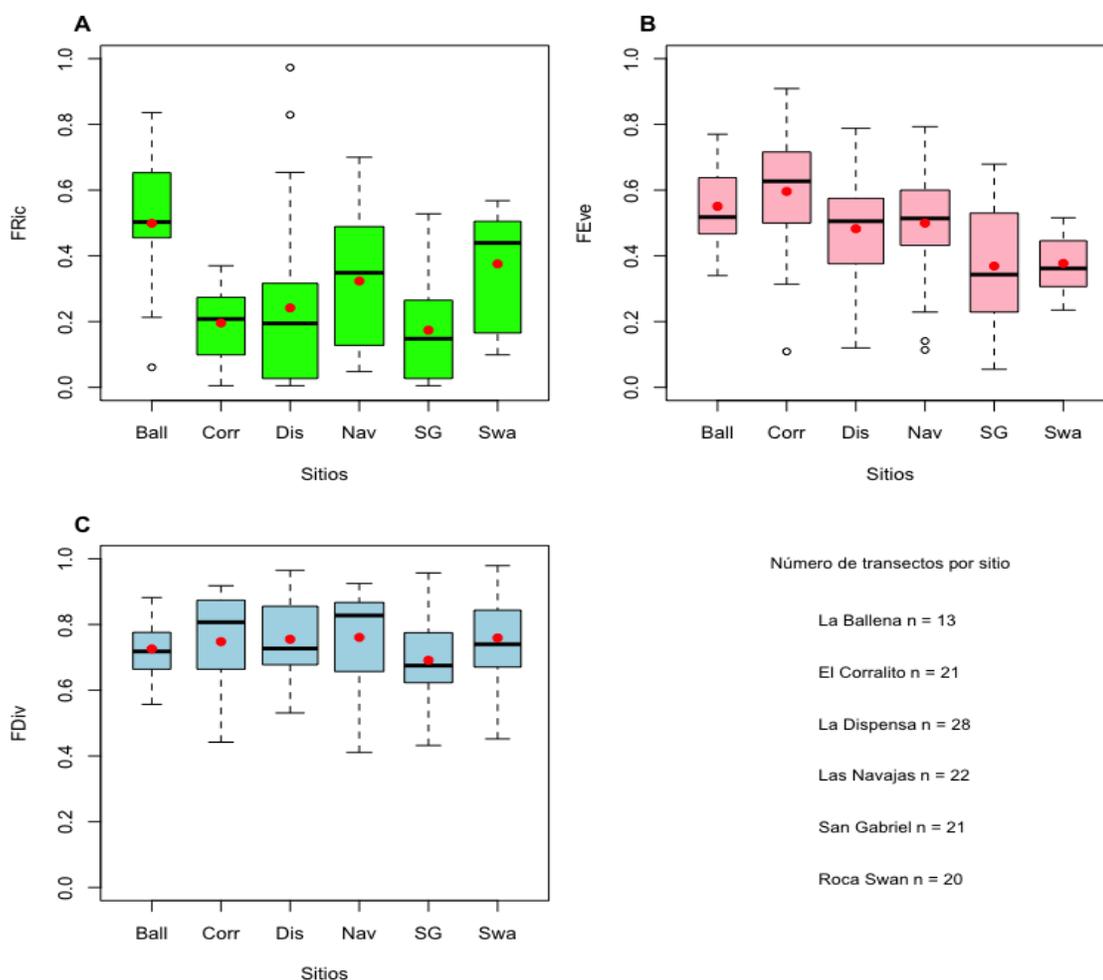


Figura 4 Índices de diversidad funcional de los macroinvertebrados bentónicos en los seis sitios de isla Espíritu Santo: La Ballena (Ball), El Corralito (Corr), La Dispensa (Dis), Las Navajas (Nav), San Gabriel (SG), Roca Swan (Swa). A) Riqueza funcional (FRic); B) Uniformidad funcional (FEve); C) Divergencia funcional (FDiv). Las líneas superior e inferior representan la variabilidad de los índices (mínimos y máximos), los puntos blancos, los valores más extremos o atípicos (outliers), las líneas dentro de las cajas representan las medianas de los datos y los puntos rojos dentro de las cajas representan la media dentro de los índices.

Se presentaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$) en la riqueza funcional (FRic) y en la uniformidad funcional (FEve) entre sitios (Tabla 5). Las diferencias en riqueza funcional (Kruskal-Wallis, $p = 2.973e-05$) mostraron sitios estadísticamente diferentes, los cuales fueron: La Ballena con El Corralito, La Dispensa y San Gabriel y, Roca Swan con El Corralito, La Dispensa y San Gabriel (Figura 4A). En la uniformidad funcional se encontraron diferencias significativas entre los sitios (Kruskal-Wallis, $p = 4.98e-05$), donde El Corralito contrasta con San Gabriel y Roca Swan contrasta con La Ballena, Las Navajas y El Corralito (Figura 4B). En la divergencia funcional (Figura 4C), no se presentaron diferencias entre sitios (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$).

Tabla 5 Resultados del Kruskal-Wallis (entre seis sitios) en los índices de diversidad funcional. Se resaltan los factores con diferencias significativas en rojo ($p < 0.05$). GL = grados de libertad, p = valor de significancia.

Índice ecológico	Kruskal-Wallis entre sitios		
	Chi-cuadrada	GL	p
Riqueza funcional (FRic)	28.449	5	2.973e-05
Uniformidad funcional (FEve)	27.303	5	4.98e-05
Divergencia funcional (FDiv)	5.1314	5	0.4001

3.4 Análisis de redundancia (RDA)

3.4.1 RDA índices de diversidad funcional

El RDA evidenció una separación de los sitios, agrupando a Swan con San Gabriel, a Las Navajas con La Dispensa y dejando solos a La Ballena y a El Corralito. Las Navajas y La Dispensa se relacionaron con los valores más elevados de FDiv y con los valores más bajos de FEve y FRic. Los elementos bentónicos que mejor explican estos patrones fueron el escombros, las esponjas y el IFA con una relación positiva y, las CCA con una relación negativa. La Ballena se relacionó con los valores más elevados de FRic y con los valores más bajos de FDiv y FEve. Los elementos bentónicos que mejor explican estos patrones fueron las CCA con una relación positiva, mientras las rocas, el IFA, el escombros y las esponjas tuvieron una relación negativa. El Corralito se relacionó con los valores más elevados de FEve y con los valores más bajos de FRic y FDiv. Los elementos bentónicos que mejor explican estos patrones fueron el escombros y las esponjas con una relación positiva, y por otro lado, el IFA, las CCA y las rocas con una relación negativa. San Gabriel y Swan se relacionaron con los valores más bajos de FEve y los elementos bentónicos que mejor explican ambos

sitios son el IFA, las rocas y las CCA con una relación positiva, y por otro lado, las esponjas y el escombro con una relación negativa (Figura 5). Es importante señalar que estos resultados no fueron significativos, pero sugieren una tendencia y una visualización gráfica de cómo se relacionan las variables explicativas con las de respuesta.

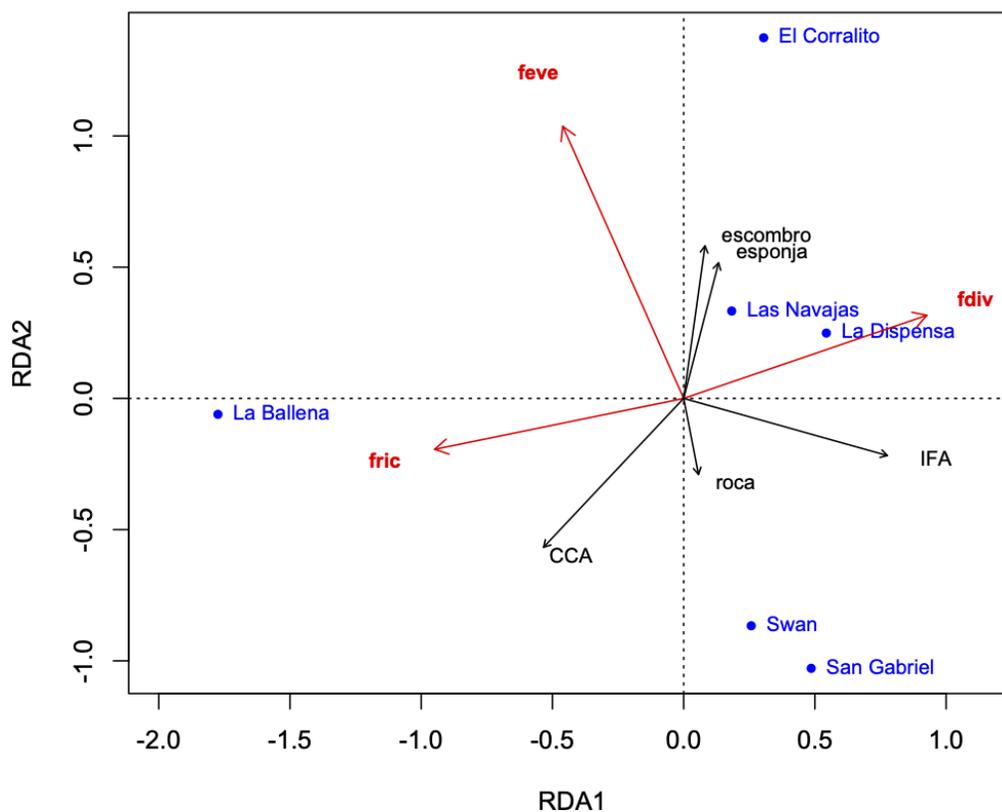


Figura 5 Ordenamiento RDA por zona de estudio de la relación de la diversidad funcional de isla Espíritu Santo con elementos del hábitat bentónico. Códigos: Riqueza funcional (fric), Uniformidad funcional (feve), Divergencia funcional (fdiv), Índice de función arrecifal (IFA), Algas calcáreas (CCA).

3.4.2 RDA grupos funcionales

Para poder facilitar la interpretación del RDA, separamos los grupos funcionales (GF) en 4 bloques distintos, el bloque A está conformado por el GF1, GF4, GF5, GF12 y GF14; el bloque B está conformado por el GF2, GF3, GF7, GF9, GF13, GF15 y GF17; el bloque C está conformado por el GF6, GF8, GF11, GF16 y GF18 y por último el bloque D está conformado por el GF10. La separación de los bloques se realizó conforme a la cercanía de los GF uno con el otro. El RDA evidenció una separación en los sitios, agrupando

a Swan con San Gabriel, Las Navajas con La Dispensa y dejando solos a la Ballena y a El Corralito. Swan y San Gabriel se relacionaron con los valores más elevados del bloque D. Los elementos bentónicos que mejor explican este patrón son las rocas y, el escombro y las esponjas con una relación negativa. La Ballena se relaciona con los valores más elevados del bloque B y con los valores más bajos de los bloques A, D y C. Los elementos bentónicos que mejor explican este patrón son las CCA y las rocas con una relación positiva y el IFA, el escombro y las esponjas con una relación negativa. La Dispensa y Las Navajas se relacionan con los valores más elevados de los bloques C y A de GF respectivamente y con los valores más bajos de los bloques B y D. Los elementos bentónicos que mejor explican este patrón es el IFA de manera positiva y, las rocas y las CCA de manera negativa (Figura 6). Es importante señalar que estos resultados no fueron significativos, pero nos dan una tendencia y una visualización gráfica de cómo se relacionan las variables explicativas con las de respuesta.

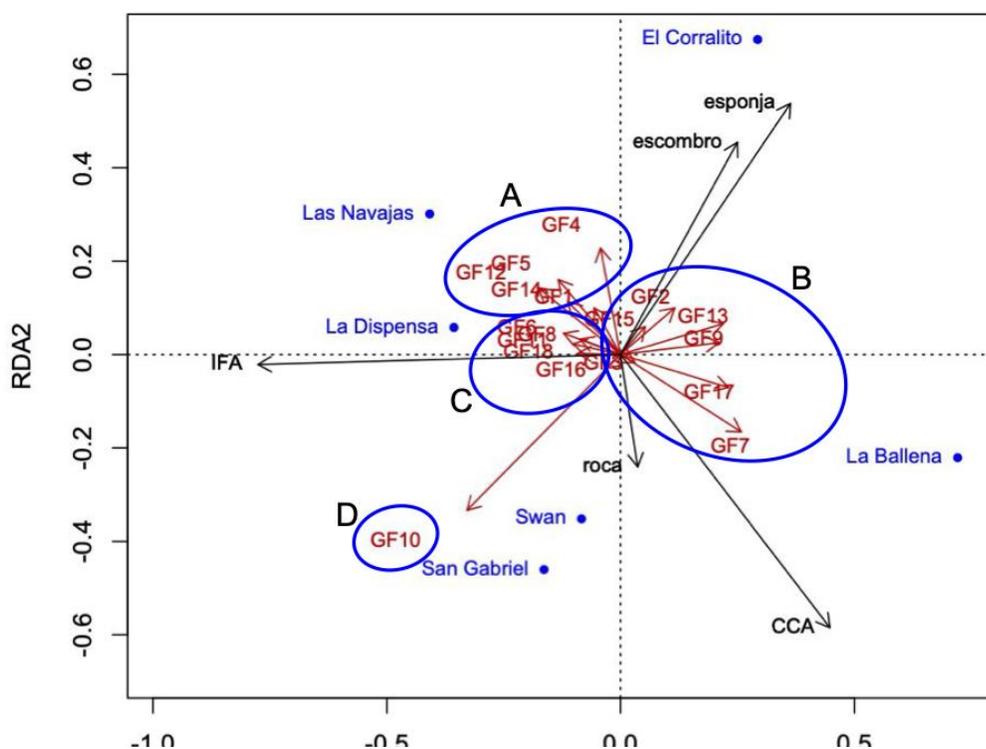


Figura 6 Ordenamiento RDA por zona de estudio de la relación de los grupos funcionales de isla Espíritu Santo con elementos del hábitat bentónico. Códigos: Grupos funcionales 1 - 18 (GF 1 - 18), Índice de función arrecifal (IFA), Algas calcáreas (CCA). Los círculos representan la separación de los GF en los bloques y las letras representan los bloques a los que pertenecen los GF.

Capítulo 4. Discusión

4.1 Macroinvertebrados bentónicos

Debido a su posición geográfica, hábitats heterogéneos y procesos oceanográficos, la Isla Espíritu Santo sustenta una gran variedad de invertebrados, lo cual le permite poseer ecosistemas complejos y con una alta funcionalidad (González-Medina et al., 2006). De manera general, las adaptaciones de cada grupo taxonómico hacen que la distribución y abundancia de los macroinvertebrados pueda variar debido a las condiciones ambientales y a la estructura del entorno. Un ejemplo de esto son los equinodermos, los cuales dependen de la disponibilidad y el tipo de recursos alimenticios que se encuentran en el sitio, mientras que los organismos sésiles son totalmente dependientes de la hidrodinámica del lugar (Ulate et al., 2016).

En el presente estudio se registraron un total de 47 especies de macroinvertebrados bentónicos registrando 3,376 individuos. De acuerdo con los resultados de este estudio, la composición del ensamblaje de los macroinvertebrados bentónicos de los arrecifes en los sitios de monitoreo, mostró que los equinodermos fueron el grupo con el mayor número de especies (21), siendo la clase Asteroidea y Echinoidea las más abundantes, con un registro de siete especies cada una, seguida de la clase Ophiuroidea y Holothuroidea (cuatro y tres especies, respectivamente). Estos resultados coinciden con el estudio realizado por Villar-Beltrán (2023) en Bahía de La Paz, donde tres de los sitios de muestreo de ese estudio (El Corralito, San Gabriel y Roca Swann) coincidieron con los nuestros. En su estudio, se realizaron muestreos por medio de inmersiones SCUBA en donde se contaron especies de macroinvertebrados epibentónicos tanto sésiles como móviles usando transectos de banda. El autor menciona que la mayor parte de la riqueza de macroinvertebrados registrada en sus sitios, correspondió a especies móviles como lo son los equinodermos, lo que es similar a los sistemas rocosos a lo largo del Golfo de California y del Pacífico Tropical Oriental (Holguín-Quiñones et al., 2000).

Por otro lado, el estudio realizado por Reyes-Bonilla et al. (2005) en arrecifes rocosos situados en cuatro regiones del margen occidental del Golfo de California, Bahía de Los Ángeles, Loreto, Santa Rosalía y La Paz, mencionan que las comunidades macrobentónicas están dominadas por asteroideos, principalmente por las especies *Phataria unifiscalis* y *Pharia pyramidata*, esto coincide con nuestro estudio, ya que estas especies de estrellas de mar, son las que cuentan con más número de individuos registrados (104 y 75

respectivamente). Sin embargo, la especie de equinodermo con más individuos registrados (901) en nuestro estudio fue el erizo *Eucidaris thouarsii*, esto coincide con lo mencionado por Villar-Beltran (2023), donde menciona que *E. thouarsii* fue la especie con mayor presencia, sobre todo en dos de los sitios que tenemos en común, Roca Swan y San Gabriel, principalmente en este último debido a que es un sitio con una alta cobertura coralina. Se ha reportado que *Eucidaris thouarsii* es la segunda especie dominante en Isla Espíritu Santo, en donde se le ha visto depredando la superficie de coral (González-Medina et al., 2006) así mismo mencionan que en los sitios muestreados fue una especie altamente frecuente, probablemente atribuido a las altas coberturas de coral presentes en la Isla (Villar-Beltran, 2023).

El grupo que tuvo el segundo lugar con respecto a la riqueza de especies fue el phylum Arthropoda (12), en donde se registraron crustáceos pertenecientes al orden Decápoda. Estos resultados coinciden con el estudio realizado por Castañeda-Rivero (2017), llevado a cabo en la región norte del Golfo de California. En su estudio, se encontraron 18 crustáceos registrados pertenecientes a dos órdenes, Decápoda y Sessilia, destacando a los decápodos por sus altas densidades. Los crustáceos juegan un papel muy importante en las comunidades ya que forman parte de la dieta de muchas otras especies y se encuentran en diferentes niveles tróficos (Hernández et al., 2010). Además, gran cantidad de ellos se alimentan de algas u otros invertebrados sésiles o móviles o también pueden filtrar partículas de comida del agua (Brusca et al., 2005). También es importante mencionar que la mayoría de estos organismos están asociados a una gran variedad de fondos, como los son los fondos rocosos, arenosos, lodosos, coralinos o piedras sueltas (Hernández et al., 2010) y esto puede ser una de las principales razones por las cuales los encontramos como el grupo con el segundo lugar de mayor riqueza de especies, ya que nuestro estudio contempla una gran complejidad y variedad de elementos de cobertura béntica para que estos organismos puedan asentarse.

Siguiendo con el tercer grupo con mayor riqueza, tenemos a los moluscos, los cuales encontramos siete especies; cuatro pertenecientes a la clase Gastropoda y tres a la clase Bivalvia. Tripp-Quezada et al. (2018), en un estudio realizado en la Isla Santa Cruz, B.C.S., mencionan que la composición, abundancia y diversidad de la comunidad malacológica de su sitio de estudio, registró a la clase Gastropoda como la más abundante, seguida de la clase Bivalvia. Así mismo, Méndez et al. (1986), describieron que los sedimentos conformados con una alta heterogeneidad y complejidad del sustrato sostienen ensamblajes de moluscos más diversos que los que están conformados por fangos y arenas finas.

El cuarto phylum con mayor riqueza de especies, fueron los cnidarios, con cuatro especies pertenecientes a la clase Anthozoa, incluyendo a las especies de los géneros *Leptogorgia*, *Mauricea* y *Pacifigorgia*. Ulale

et al. (2016), mencionan que *Leptogorgia* y *Pacifigorgia* son los cnidarios sésiles que dominan la región sur del Golfo de California ya que su tamaño de los pólipos suele ser más pequeños que otros géneros con morfología similar, esto se le atribuye a la menor disponibilidad de alimento que hay en la columna de agua en comparación con las especies que encontramos en el centro y norte del Golfo de California. En el trabajo de Villar-Beltran (2023), se pensaba que debido a la presencia de corrientes fuertes de Bahía de La Paz, una gran parte de la comunidad macrobentónica estaría compuesta por organismos sésiles, que estarían anclados al fondo y que tendrían una alimentación basada en filtración o en captura de partículas en suspensión, pero sus resultados coinciden con los de nuestro estudio ya que también se registró este phylum como uno de los menos abundantes (54 de un total de 3,731 macroinvertebrados).

Con esto podemos concluir que la cobertura béntica puede modular la diversidad taxonómica y que la configuración de las comunidades bentónicas está determinada de manera multifactorial, con elementos que componen el sustrato, como rocas, algas, corales y procesos oceanográficos, como lo son las corrientes marinas (Marinone, 2012). Este conjunto de variables, en combinación con las interacciones ecológicas, influye en la estructura del ensamblaje de los organismos a través de su respuesta fisiológica a estas condiciones (Przeslawski et al., 2008).

4.2 Cobertura béntica

La diversidad taxonómica y funcional están fuertemente influenciadas por la heterogeneidad del fondo marino (Marinone, 2012; Przeslawski et al., 2008). Además, los componentes del sustrato juegan un papel crucial en la configuración de las comunidades bentónicas (Marinone, 2012). Los elementos del sustrato como la cobertura de corales, algas, rocas y arena contribuyen a la heterogeneidad del hábitat, permitiendo que se desarrollen diversas interacciones ecológicas entre las especies bentónicas, demersales, pelágicas y planctónicas (González-Medina et al., 2006).

En el presente estudio, se identificaron cinco tipos de sustrato en los sitios muestreados en Isla Espíritu Santo: escombros, esponja, roca, algas coralinas y corales duros. La mayoría de los sitios estuvieron dominados por corales duros del género *Pocillopora*, con la excepción de El Corralito y La Ballena, donde predominó el escombros y las algas coralinas respectivamente. Al compararlo con el estudio de Villar-Beltrán (2023), en Bahía de La Paz, en donde EL Corralito, San Gabriel y Roca Swan son sitios que coinciden con los nuestros, también se encontró una dominancia de corales del género *Pocillopora*, así como tapetes de algas verdes, arena, roca y una categoría denominada "otros" que incluía trozos de concha y materia

orgánica. Por otro lado, también es relevante destacar que, después de los corales duros, el sustrato con mayor cobertura en nuestro estudio fueron las rocas (5.16 ± 8.59). Este hallazgo es contrastante con el estudio de González-Medina et al. (2016), donde, en cuatro muestreos en nueve localidades alrededor del Archipiélago Espíritu Santo, se identificaron tres tipos de sustrato (rocoso, arenoso y depósitos coralinos), siendo el sustrato rocoso el dominante en todas las localidades, esto puede ser debido a que las localidades muestreadas en nuestro estudio se encuentran en el litoral semiprotegido de la Isla, lo que hace que el sustrato esté conformado por una mezcla principalmente de roca, arena y depósitos coralinos (González-Medina et al., 2006).

Por otro lado, Roca Swan, ubicado dentro del canal de San Lorenzo fue el segundo sitio con la mayor cantidad de algas calcáreas. En este canal, las corrientes de alta energía han permitido la presencia de hasta 117 especies de algas (Piñon-Gimate et al., 2020). Algunas de estas especies son consideradas ingenieras, ya que crean hábitats que proporcionan refugio, alimentación y oportunidad de reproducción, albergando una gran variedad de animales marinos (Stokes et al., 2011; Nelson et al., 2016). Estos elementos del sustrato, como las algas, cobertura de coral y rocas, contribuyen a la heterogeneidad del hábitat, permitiendo que diversas interacciones ecológicas se lleven a cabo (González-Medina et al., 2006; Floyd et al., 2020). Así mismo, modulan la distribución, abundancia y formación de ensamblajes de distintas especies (Olán-González et al., 2020).

4.3 Índice de función arrecifal (IFA)

En el presente estudio se registraron cuatro géneros de corales, de los cuales, el más abundante fue el género *Pocillopora*, seguido del género *Porites*, *Pavona* y *Psammocora*; esto coincide con lo descrito por Hernández-Morales et al. (2021) quienes mencionan que, los arrecifes del Pacífico Oriental Tropical y del Golfo de California están constituidos principalmente por corales del género *Pocillopora* y en mucho menor proporción por *Porites*, *Psammocora* y *Pavona*.

El índice de función arrecifal presentó su valor mayor en el sitio de Las Navajas (0.75 ± 0.08), mientras que el valor más bajo fue registrado en La Ballena (0.37 ± 0.14). En ambos sitios, *Pocillopora* fue el género que proporcionó el mayor porcentaje de cobertura coralina. Gracias a su estructura ramificada y su tasa de crecimiento rápida, los corales del género *Pocillopora*, contribuyen a que el ecosistema tenga una mayor complejidad estructural, otorgándoles una ventaja frente a otras especies del Pacífico Mexicano (Graham y Nash, 2013; Manzello, 2010). El sitio de Las Navajas tiene una ventaja sobre los otros sitios en términos

de valores más altos del IFA, ya que se encuentra al sur de la Isla Espíritu Santo y es un sitio expuesto a cambios de corrientes, luz y nutrientes (Martínez-Sarabia, 2022). Estas condiciones ayudan a que los corales se vean favorecidos ya que las corrientes y el sustrato aumentan la entrada de larvas y facilitan su asentamiento (Arreola-Robles, 1998), y la luz contribuye a los diversos procesos fisiológicos de los corales (Rodríguez-Troncoso y Tortolero-Langarica, 2014). Además, el sitio presenta una profundidad de tres a nueve metros (Guzmán-Méndez, 2009), propiciando la ocurrencia de aguas claras y una mayor irradiancia, favoreciendo así el desarrollo coralino (Martínez-Sarabia, 2022). Por otro lado, el sitio de La Ballena, situado más al norte de la isla, presenta condiciones únicas teniendo un ambiente expuesto con un arrecife rocoso y somero y, es un sitio en donde se permite la pesca deportiva (CONANP, 2014). Estas características podrían explicar por qué este sitio tiene el IFA más bajo. Lo anterior coincide con lo descrito por Navarrete-Torices et al. (2022) quienes resaltan, en su estudio realizado en el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES), la importancia de las especies del género *Pocillopora* en la contribución a la funcionalidad física. Ellos explican que los corales del género *Pocillopora* fueron los que tuvieron los mayores coeficientes funcionales (CF), siendo la especie *P. verrucosa* la que presentó el CF más alto con 0.88. De igual manera mencionan que el sitio de Las Navajas fue el que presentó la mayor cobertura coralina con $74.72 \pm 23.67 \%$ y el IFA más alto con 0.68, mientras que el sitio con la menor cobertura coralina y el IFA más bajo fue La Ballena, teniendo un $6.77 \pm 2.34 \%$ y 0.35 respectivamente.

Cabral-Tena et al. (2020) reporta para el Pacífico Sur Mexicano, sitios con elevados valores de IFA debido a la presencia de *Pocillopora*, mencionando que los arrecifes de esta región alcanzan un alto potencial funcional cuando *Pocillopora* es el principal constructor de arrecifes. Además, cuando este género es dominante, el IFA tiende a ser elevado, ya que esta especie contribuye significativamente a la funcionalidad física debido a su alta tasa de calcificación, su alto índice de rugosidad (complejidad estructural), su rápido crecimiento y reproducción asexual elevada (Martínez-Ávila, 2022). Así mismo, Cabral-Tena et al. (2020) mencionan en un estudio realizado mediante un modelo de permutaciones, que el máximo potencial funcional de los arrecifes se llega a alcanzar cuando son dominados por especies con altos valores en sus coeficientes funcionales, como por ejemplo especies del género *Pocillopora*. Esto coincide con nuestro estudio ya que las tasas de calcificación de las especies del género *Pocillopora* encontradas en los sitios de muestreo fueron mayores a $15 \text{ kg CaCO}_3 \text{ m}^2 \text{ año}^{-1}$ haciendo que los coeficientes funcionales de este género coralino fueran los más altos (> 0.50), es por esto que si bien el porcentaje de cobertura coralina incrementa la complejidad de la estructura del arrecife (Alvarez-Filip et al., 2011), el aporte a la complejidad depende de la composición de la identidad de las especies dominantes, de sus rasgos morfológicos y de sus rasgos funcionales.

4.4 Índices de diversidad funcional

Se encontraron 19 grupos funcionales (GF) utilizando seis atributos (grupo trófico, estrategia alimentaria, bioerosionadores, asociación directa con corales, movimiento y forma) en seis sitios de muestreo, lo cual es comparable a estudios previos como el de Castañeda-Rivero (2017). Este último, realizado en la región norte del Golfo de California mediante censos visuales empleando la metodología de cuadrantes, con una mayor cantidad de atributos (ocho) y categorías (37), registró 24 grupos funcionales en 62 sitios. A pesar de las diferencias en la metodología, las variables en los censos visuales y la mayor área de estudio de Castañeda-Rivero (2017), se muestra una consistencia en el número de grupos funcionales. Esta diferencia puede atribuirse a las características morfológicas y tróficas seleccionadas para realizar el análisis, ya que son las que más influyen en la diferenciación de los grupos. Los atributos que Castañeda-Rivero (2017) utilizó para poder encontrar los GF fueron: la longevidad del individuo, el tipo de reproducción, el tipo de larva, la forma del organismo, el grupo trófico, el método de movimiento, la movilidad relativa y la sociabilidad, de los cuales tres (grupo trófico, movimiento y forma) compartimos en común.

Por otro lado, en el presente estudio, se obtuvieron siete grupos con especies funcionalmente independientes (FIS, por sus siglas en inglés), representados por: *Acanthaster planci*, *Calcinus californiensis*, *Hexaplex princeps*, *Mithrodia bradleyi*, *Neaxius vivesi*, *Phialoba steinbecki* y *Stenorhynchus debilis*. Esto coincide con el estudio realizado por Villar-Beltrán, (2023) en Bahía de La Paz, en donde tres de los sitios de muestreo (El Corralito, San Gabriel y Roca Swann) coincidieron con los nuestros. Villar-Beltrán (2023) identificó, en su análisis, seis grupos con especies funcionalmente independientes, lo que indica que cada GF estuvo compuesto por una sola especie con características distintivas que las diferenciaban de otras especies con roles similares. Lo anterior implica que los FIS cuentan con una baja redundancia funcional, ya que quiere decir que tienen rasgos funcionales que se pierden rápidamente a medida que se disminuye la diversidad de especies dentro de ellos (Micheli y Halpern, 2005). Así mismo se ha considerado que la diversidad funcional se encuentra relacionada con la diversidad de especies, ya que mientras más grande sea el número de especies mayor será el número de funciones que se lleven a cabo (Petchey et al., 2004). Con esto se aumenta la probabilidad de que al menos una especie sobreviva y se evite la pérdida completa de un grupo funcional (Walker et al., 2004).

Con relación a los índices funcionales, los cuales reflejan los cambios cuantificables en el ecosistema en números que podamos interpretar o medir (Villéger et al., 2008), en este trabajo se eligieron tres índices basados en múltiples rasgos que han sido utilizados y reportados mayormente en la literatura de la

diversidad funcional, los cuales son: riqueza funcional (FRic), uniformidad funcional (FEve) y divergencia funcional (FDiv).

La FRic nos ayuda a representar el volumen del espacio multidimensional ocupado por las especies que se encuentran en una comunidad dentro del espacio funcional (Villéger et al., 2008). Los valores más altos de riqueza funcional se presentaron en el sitio de La Ballena (0.50 ± 0.22), mientras que los valores más bajos se presentaron en el sitio de San Gabriel (0.17 ± 0.17). Estos resultados nos dan una mayor envolvente convexa, o volumen funcional, en el sitio de La Ballena, lo que nos indica que la mayoría de los recursos que se encuentran disponibles en la comunidad están siendo utilizados (Mason et al., 2005), también refleja que las especies que están presentes en este sitio llevan a cabo una mayor cantidad de funciones ecosistémicas (Petchey y Gaston, 2002). Por el contrario, en el sitio de San Gabriel, la baja riqueza funcional nos indica que algunas funciones no están siendo explotadas por las especies, por ende, la productividad del ecosistema sería menor (Mason et al., 2005). Lo anterior denota que el sitio de La Ballena es en donde podemos encontrar la mayor cantidad de funciones realizadas por los macroinvertebrados bentónicos, esto nos indica que las especies en la comunidad desempeñan una variedad de roles diferentes en el ecosistema, mientras que en el sitio de San Gabriel los recursos disponibles no están siendo aprovechados debido a la falta de especies con funciones específicas que hacen uso de estos (Mason et al., 2005). Así mismo, esto podría ser señal que bajo algunas condiciones ambientales faltarán especies para aprovechar los recursos, generando un reducido amortiguamiento contra fluctuaciones ambientales, haciendo que la productividad del ecosistema baje (Mason et al., 2005).

Respecto a la FEve, la cual nos representa como se distribuyen las funciones de las especies dentro del espacio funcional (Villéger et al., 2008), los valores más altos se presentaron en el sitio de El Corralito (0.60 ± 0.17), mientras que los valores más bajos se presentaron en el sitio de San Gabriel (0.37 ± 0.20). Estos resultados nos muestran que, en El Corralito podemos llegar a encontrar a las especies distribuidas de manera más uniforme a lo largo del espacio funcional, lo que implica que las funciones ecológicas tienen una distribución más equilibrada entre las especies que se encuentran presentes en la comunidad (Mason et al., 2005), haciendo que puedan contribuir de manera equitativa a las funciones del ecosistema. Por otro lado, en el sitio de San Gabriel las especies no están distribuidas de manera uniforme en el espacio funcional, esto vuelve al ecosistema más vulnerable, ya que, si se pierde una especie con una función única, puede llegar a tener un impacto en el funcionamiento del ecosistema (Villéger et al., 2008). Las especies que encontramos en el sitio de El Corralito contribuyen de manera equitativa a las funciones del ecosistema, haciendo que tenga una mayor redundancia funcional y estabilidad, ya que la pérdida de una especie no tendría un impacto significativo en el ecosistema. Por el contrario, el sitio de San Gabriel es

más vulnerable, ya que si se pierde una especie con una función única podría tener un impacto en el funcionamiento del ecosistema.

Los resultados de estos dos índices funcionales (FRic y FEve) pueden ser comparados con los de Villar-Beltran (2023), en Bahía de La Paz, en donde EL Corralito, San Gabriel y Roca Swan son sitios que coinciden con los nuestros. En su estudio, él menciona que en dos de sus sitios con alta cobertura de coral (San Gabriel y Calerita), se registraron los índices de diversidad funcional más bajos en contraste con sitios que tenían una distribución equitativa de elementos del sustrato. Esto sugiere que la distribución de macroinvertebrados puede variar según las características taxonómicas y las condiciones ambientales (Ulale et al., 2016).

Por último, la FDiv nos indica el grado en el que las especies tienen funciones específicas para determinar la diferenciación de un nicho específico, el cual está definido por todos los recursos necesarios para que las especies puedan completar con éxito su ciclo de vida (Mason et al., 2005). En nuestros sitios de estudio, la FDiv fue relativamente alta (> 0.69) y no se obtuvieron diferencias entre los sitios, lo que indica que las especies tienen rasgos diferentes entre sí, dando como resultado un alto grado de diferenciación de los nichos y una baja competencia (Mason et al., 2005), esto nos puede llevar a tener una mayor función ecosistémica y grupos funcionales distintos, causando una mayor eficiencia en el uso de los recursos (Mason et al., 2005). Lo anterior sugiere que las especies presentes en los sitios de Isla Espíritu Santo contienen una variedad de estrategias funcionales haciendo que las interacciones entre el medio ambiente y con otras especies sean muy diversas, así mismo se reduce la competencia directa entre las especies llevando a un uso más eficiente de los recursos.

4.5 Relación entre los macroinvertebrados bentónicos y la complejidad del hábitat arrecifal

4.5.1 RDA de los índices de diversidad funcional y grupos funcionales

El análisis de redundancia (RDA) basado en los índices de diversidad funcional y grupos funcionales realizado en nuestro estudio, agrupó a los sitios de muestreo, a los indicadores ecológicos y a los grupos funcionales con respecto a los elementos bentónicos que mejor explican sus patrones. Diversos estudios, como el de Hermosillo-Nuñez et al. (2015), realizado en Isla Isabel, mencionan que la estructura del hábitat

bentónico influye en la diversidad de las especies más abundantes que se encuentran asociadas a las comunidades de coral, ya que la heterogeneidad del hábitat promueve la coexistencia a través de la repartición de recursos entre las especies (Tilman y Kreiva, 1997) y esto hace que se relacione de manera positiva con la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Tylianakis et al., 2008). Sin embargo, la especificidad del hábitat local también influye en la composición y abundancia de las especies (Gaston, 1994). Esto debido a que la ecología funcional de los macroinvertebrados bentónicos encontrados en este estudio está determinada por las características propias de cada sitio de muestreo, haciendo que los diferentes índices y grupos funcionales con distintos atributos aprovechen las características propias de cada sitio.

Esto lo podemos observar en nuestro análisis, en donde se demuestra que los indicadores ecológicos de los macroinvertebrados bentónicos no son más altos en aquellos sitios que cuentan con una mayor complejidad del hábitat arrecifal. Un ejemplo de lo anterior lo podemos observar en el sitio de La Ballena, el cual no se encuentra agrupado con ningún otro sitio y el RDA lo muestra relacionándose con la riqueza funcional teniendo a las CCA como el único elemento bentónico que se encuentra explicando su relación. Así mismo, en nuestro estudio observamos que este sitio es el que tiene el IFA más bajo (0.37 ± 0.14) pero cuenta con la riqueza funcional más alta (0.50 ± 0.22). Esto lo podemos relacionar con el estudio realizado por Navarrete-Torices et al. (2023) quienes mencionan que este sitio fue el que obtuvo la menor cobertura coralina (6.77%) y también fue el que obtuvo el IFA más bajo (0.35). Lo anterior denota que, aunque tengamos un ambiente con un IFA bajo y una complejidad estructural sencilla, ya que no contamos con un ambiente muy tridimensional, es posible tener una alta riqueza funcional.

Por otro lado, también tenemos el sitio de El Corralito, el cual también se encuentra sin agruparse con ningún otro sitio y en el RDA se relaciona con la uniformidad funcional, siendo el escombros y las esponjas los únicos elementos bentónicos que explican su relación. De igual manera, este sitio es el segundo con el IFA más bajo en nuestro estudio (0.57 ± 0.13), pero teniendo el valor de la uniformidad funcional más alto (0.60 ± 0.17). Comparando los resultados con el estudio realizado por Villar-Beltrán (2023) en Bahía de La Paz, El Corralito es el sitio con la menor cobertura coralina (40%) y los componentes abióticos como arena, roca, trozos de concha y materia orgánica cubrieron un aproximado del 10-12% de la superficie. Esto nos indica que en este sitio hay especies que cumplen con una redundancia funcional alta y hacen que sea mínimamente afectado por la pérdida de una o más especies ya que hay varias especies con características similares, haciendo que la estructura funcional de la comunidad sea estable.

Con relación a los grupos funcionales, el bloque D, compuesto por el GF10 que incluye las especies de equinodermos *C. coronatus* y *E. thouarsii*, está asociado con los sitios San Gabriel y Roca Swan. En estos sitios, las rocas son el elemento bentónico principal y se encuentran entre los tres sitios con mayor cobertura de algas calcáreas. Esto lo podemos comparar con el estudio realizado por Hermsillo-Núñez et al. (2015) en donde evaluaron la distribución y abundancia de las especies de equinodermos más abundantes de las comunidades coralinas del Parque Nacional Isla Isabel y realizaron un análisis de redundancia canónica para evaluar la relación entre la variación espacio-temporal de las especies de equinodermos y la estructura del hábitat bentónico. Ellos mencionan que encontraron que *C. coronatus* y *E. thouarsii* son más abundantes en áreas que cuentan con una cobertura de coral vivo moderada, así mismo su análisis mostró que estas especies de equinoideos fueron las dominantes en todos sus sitios de estudio y observaron que los organismos adultos se encontraban en lugares rocosos, formando agregaciones en grietas y cuevas. También encontraron que *C. coronatus* fue más abundante en sitios dominados por algas calcáreas incrustantes.

El bloque B, conformado por equinodermos (*A. incisa*, *D. mexicanum*, *E. vanbrunti*, *T. roseus*, *T. depressus*, *L. teres*, *P. pyramidata*, *P. unifascialis* y *A. planci*), cnidarios (*Leptogorgia sp.*, *M. austerata*, *Pacificogorgia sp.* y *P. steinbecki*), crustáceos (*N. vivesi*) y moluscos (*H. hyotis*, *Ostrea sp.*, *P. mazatlanica* y *H. princeps*), está asociado con el sitio de La Ballena. En este sitio las CCA y las rocas son los elementos bentónicos principales. Los equinodermos es uno de los phylum que más se ha estudiado en el Golfo de California debido a su taxonomía y diversidad (Solis et al., 1997; 2005). Este grupo se considera importante ya que tiene una relevancia ecológica en las redes tróficas en arrecifes rocosos debido a su alimentación (Lawrence, 1987); por ejemplo, las estrellas de mar son consideradas depredadoras de moluscos, crustáceos y cnidarios y los erizos de mar controlan las algas con su herbivoría y producen bioerosion (Reyes y Calderón, 1999). Por otro lado, Flores et al. (2017) y García et al. (2000) mencionan que los moluscos y los crustáceos dominan en hábitats de fondos rocosos con mayor complejidad estructural (hábitats más heterogéneos), ya que una mayor complejidad estructural aumenta la riqueza de este phylum proporcionando una mayor disponibilidad de refugio y alimento, y también es posible encontrar más moluscos, ya que su gran movilidad les permite habitar en estos entornos con mayor tridimensionalidad (Ríos, 2015).

El bloque C y A, conformado por crustáceos (*A. lottini*, *Harpiliopsis sp.*, *H. depressa*, *H. espinigera*, *Synalpheus sp.*, *T. bidentata*, *Trapezia sp.*, *Petrolisthes sp.*, *P. glasselli*, *C. californiensis* y *S. debilis*), equinodermos (*O. aethiops*, *Ophiuroidea sp.*, *O. alexandri*, *Ophiothrix sp.*, *E. godeffroyi*, *H. fuscocinerea*, *I. fuscus*, *H. kubiniji*, *P. cumingi* y *M. bradleyi*), moluscos (*H. ghiselini*, *T. abdere* y *T. eliora*) y anélidos (*B.*

rugosa, *S. giganteus* y *Spirobranchus sp.*) está asociado con los sitios de La Dispensa y Las Navajas y su principal elemento bentónico es el IFA. Sitios con un alto IFA nos darán hábitats heterogéneos en donde se promueve la coexistencia a través de partición de recursos entre especies y esto se correlaciona positivamente con la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas (Tilman y Kareiva, 1997; Tylianakis et al., 2008).

Examinar la relación de las especies marinas con la estructura del hábitat bentónico, nos permitirá determinar los factores que explican la variación en la distribución y abundancia de estas especies. Estos factores pueden ser tanto bióticos como ambientales y pueden actuar de manera diferente en escalas espaciales y temporales (Legendre y Legendre, 1998), lo que nos lleva a tener una mayor disponibilidad de recursos y biodiversidad dentro de los hábitats (Chapman y Underwood, 2008). En la distribución de los grupos funcionales podemos observar como la riqueza y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos también puede variar con base a las características de historia de vida propias de cada grupo taxonómico, esto en función a las condiciones ambientales locales y la estructura del entorno (Villar-Beltrán, 2023). También podemos especular que la ecología de los macroinvertebrados estuvo determinada por la disposición de hábitats y los diferentes tipos de sustratos derivados (Solis-Marín et al., 1997), los cuales fueron aprovechados por los grupos funcionales que tienen distintos hábitos y características funcionales.

Capítulo 5. Conclusiones

Se registraron 47 especies de macroinvertebrados bentónicos repartidas en 4 phylums, con un esfuerzo de 125 transectos en 6 sitios de muestreo. El phylum mejor representado en cuestión de riqueza de especies fue Echinodermata (21 especies), siendo la clase Echinoidea y Asteroidea las más abundantes, con un registro de siete especies cada una.

Se identificaron cinco tipos de sustrato (escombros, esponja, roca, algas coralinas y corales duros) en los sitios muestreados. La mayoría de los sitios estuvieron dominados por corales duros del género *Pocillopora*, con la excepción de El Corralito y La Ballena, donde predominó el escombros y las algas coralinas respectivamente.

Se registraron cuatro géneros de corales, de los cuales el más abundante fue el género *Pocillopora*, seguido de *Porites*, *Pavona* y *Psammocora*. El IFA fue influenciado de manera positiva por los *Pocilloporidos* ya que fueron los que generaron un mayor aporte a la funcionalidad física y, por ende, una mayor provisión de hábitat debido a su alta tasa de calcificación e índice de rugosidad.

Se encontraron 19 grupos funcionales, con una variación en el número de especies presente en cada grupo (siete especies funcionalmente independientes, tres GF de dos especies y el resto se caracterizó por tener entre tres a siete especies).

La FRic de Isla Espíritu Santo nos muestra que La Ballena es el sitio en donde podemos encontrar la mayor cantidad de funciones realizadas por los macroinvertebrados, mientras que en San Gabriel los recursos disponibles no están siendo aprovechados debido a la falta de especies.

La FEve de Isla Espíritu Santo nos muestra que las especies encontradas en el sitio de El Corralito contribuyen de manera equitativa a las funciones del ecosistema, haciendo que tenga una mayor redundancia funcional y estabilidad. Mientras que el sitio de San Gabriel es más vulnerable, ya que si se pierde una especie con una función única podría tener un impacto en el funcionamiento del ecosistema.

La FDiv de Isla Espíritu Santo nos muestra que las especies presentes contienen una variedad de estrategias funcionales, reduciendo la competencia directa entre las especies y aumentando la eficiencia de uso de recursos.

El análisis de redundancia para poder ver la relación entre los macroinvertebrados bentónicos y la complejidad del hábitat arrecifal mostró que la especificidad del hábitat local es lo que influye en la composición y abundancia de las especies, esto debido a que la diversidad funcional de los macroinvertebrados bentónicos encontrados en este estudio está determinada por las características propias de cada sitio de muestreo. De igual manera podemos observar que en la distribución de los grupos funcionales, la riqueza y abundancia de los macroinvertebrados, varía con base a las adaptaciones propias de cada grupo taxonómico, debido a las condiciones ambientales locales y a la estructura del entorno.

Literatura citada

- Acosta, V., Prieto, A., Ruiz, L. J., & Gil, H. (2007). Moluscos asociados a la pepitona *Arca zebra* (Mollusca: Bivalvia) en Chaco Pata, estado Sucre, Venezuela. *Revista Multidisciplinaria del Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente*, 19(1), 21-26. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=427739431004>
- Álvarez 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>
- Barrientos Luján, N. A., López Pérez, A., Ríos Jara, E., Ahumada Sempoal, M. Á., Ortiz, M., & Rodríguez Zaragoza, F. A. (2019). Ecological and functional diversity of gastropods associated with hermatypic corals of the Mexican tropical Pacific. *Marine Biodiversity*, 49, 193-205. <https://doi.org/10.1007/s12526-017-0780-6>
- Brusca, R. C., Findley, L. T., Hastings, P., Hendrickx, M. E., Torre, C. J., & Van Der Heiden, A. M. (2005). Macrofaunal Diversity in the Gulf of California. In Cartron, J. E., Ceballos, G., Felger, R. (Ed.), *Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico* (pp. 179-202). Oxford University Press. https://www.desertmuseum.org/center/seaofcortez/docs/brusca_et_al_2005.pdf
- 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), 106-795. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106795>
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of applied ecology*, 48(5), 1079-1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Castañeda Rivero, F. R. (2017). Ecología funcional de los ensambles de macroinvertebrados epibentónicos en el norte del golfo de California. [Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. Repositorio Institucional <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/1621>
- CONANP (Comisión Nacional De Áreas Naturales Protegidas). (2001). *Programa de Manejo del Complejo Insular del Espíritu Santo*. CONANP. https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/espiritu_santo_ok.pdf
- CONANP (Comisión Nacional De Áreas Naturales Protegidas). (2014). *Programa de Manejo del Parque Nacional Exclusivamente la Zona Marina del Archipiélago de Espíritu Santo*. CONANP. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/141_libro_pm.pdf
- Crowder, L. B., & Cooper, W. E. (1982) Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, 63(6), 1802–1813 <https://doi.org/10.2307/1940122>
- De Alba-Guzmán, C., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cabral Tena, R. A., Rodríguez Zaragoza, F. A., Tortolero Langarica, J. D. J. A., & Cupul Magaña, A. L. (2023). Taxonomical and functional diversity dynamics of conspicuous echinoderms in the northeastern tropical Pacific over a decade. *Marine Environmental Research*, 188(106037), 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106037>

- 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.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, *16*(11), 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I. C., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, T. A., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J., Wright, S. J., Sheremet'ev, S. N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J. S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M. D., & Gorné L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, *529*, 167-171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Edgar, G. J., Banks, S. A., Bessudo, S., Corte's, J., Guzman, H. M., Henderson, S., Martinez, C., Rivera, F., Soler, G., Ruiz, D., & Zapata, F. (2011) Variation in reef fish and invertebrate communities with level of protection from fishing across the Eastern Tropical Pacific seascape. *Global Ecology Biogeography*, *20*(5), 730–743. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00642.x>
- Floyd, M., Mizuyama, M., Obuchi, M., Sommer, B., Miller, M. G., Kawamura, I., Kise, H., Reimer, J. D., & Beger, M. (2020). Functional diversity of reef molluscs along a tropical to temperate gradient. *Coral Reefs*, *39*, 1361-1376. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01970-2>
- Glynn, P. W. (1980). Defense by symbiotic crustacea of host corals elicited by chemical cues from predator. *Oecologia*, *47*(3), 287-290. <https://doi.org/10.1007/BF00398518>
- 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 Medina, F. J., Holguin Quiñones, O. E., & De la Cruz Agüero, G. (2006). Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias marinas*, *32*(1A), 33-44. doi:10.7773/CM.V32I1.67. <https://www.scielo.org.mx/pdf/ciemar/v32n1a/v32n1aa4.pdf>
- Graham, N. A. J., & Nash, K. L. (2013). The importance of structural complexity in coral reef ecosystems. *Coral Reefs*, *32*(2), 315–326. <https://doi.org/10.1007/s00338-012-0984-y>
- Gutierrez, J., Jones, C., Strayer, D., & Iribarne, O. (2003). Mollusks as ecosystems engineers: the role of the shell production in aquatic environments. *Oikos*, *101*(1), 79-90. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12322.x>
- Guzmán Méndez, I. A. (2009). Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. [Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas]. <https://www.repositoriodigital.ipn.mx/bitstream/123456789/13687/1/guzmanme1.pdf>
- Hermosillo Nuñez, B., Rodríguez Zaragoza, F., Ortiz, M., Galván Villa, C., Cupúl Magaña, A., & Ríos Jara, E. (2015) Effect of habitat structure on the most frequent echinoderm species inhabiting coral reef

- communities at Isla Isabel National Park (Mexico). *Community Ecology*, 16(1), 125–134. <https://doi.org/10.1556/168.2015.16.1.14>
- Hernández, L., Balart, E. F., & Reyes Bonilla, H. (2009). Checklist of reef decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) in the southern Gulf of California, México. *Zootaxa*, 2119(1), 39-50.
- Hernández, L., Reyes, B. H., & Balart, E.F. (2010). Efecto del blanqueamiento del coral por baja temperatura en los crustáceos decápodos asociados a arrecifes del suroeste del golfo de California. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 113-119. <https://www.scielo.org.mx/pdf/rmbiodiv/v81soct/v81socta6.pdf>
- Holguín Quiñones, O. E., Wright López, H., & Solís Marín, F. (2000). Astroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 48(4), 749–757. <https://rediberoamericanaequinodermos.com/wp-content/uploads/2016/02/02-Holguin-Bahia-de-Loretos.pdf>
- Hooper, D. U., Solan, M., Symstad, A., Díaz, S., Gessner, M. O., Buchmann, N., Degrage, N., Grime, P., Hulot, F., Mermilod Blondin, F., Roy, J., Spehn, E., & Van Peer, L. (2002). Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In Loreau, M., Naeem, S., & Inchausti, P. (Ed.), *Biodiversity and ecosystem functioning: syntheses and perspectives* (pp. 195–208). Oxford University Press.
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., Gattuso, J. P. (2001.) The future of coral reefs in an age of global change. *International Journal of Earth Sciences*, 90, 426–437 <https://doi.org/10.1007/s005310000125>
- Kleypas, J. A., McManus, J. W., & Meñez, L. A. (1999). Environmental limits to coral reef development: where do we draw the line?. *American Zoologist*, 39(1), 146-159. <https://doi.org/10.1093/icb/39.1.146>
- Licett, B., Acosta, V., Prieto, A., & García, N. (2009). Contribución al conocimiento de los macromoluscos bentónicos asociados a la pepitona, *Arca zebra* (Swainson, 1833), del banco natural de Chacopata, Península de Araya, Venezuela. *Zootecnia Tropical*, 27(2), 195-203. <https://ve.scielo.org/pdf/zt/v27n2/art10.pdf>
- Magneville, C., Loiseau, N., Albouy, C., Casajus, N., Claverie, T., Escalas, A., & Villéger, S. (2021). mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity. *Ecography*, 2021(1), 1-15. <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>
- Marinone, S. G. (2012). Seasonal surface connectivity in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 100, 133-141. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.01.003>
- Martínez Ávila, C. A. (2022). Cambios en la funcionalidad física del arrecife de Cabo Pulmo entre 1992-2000. [Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3788>
- Martínez, M. L., Intralawan, A., Vázquez, G., Pérez-Maqueo, O., Sutton, P. & Landgrave, R. (2007) The Coasts of Our World: Ecological, Economic and Social Importance. *Ecological Economics*, 63, 254-272. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolecon.2006.10.022>
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 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>
- Micheli, F., & Halpern, B.S. (2005). Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8(4), 391-400. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x>
- Naeem, S., & Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6, 567-579. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00471.x>
- Navarrete Torices, C.R. (2023). Funcionalidad física de los arrecifes de coral en el Pacífico mexicano (Bahía de Los Ángeles, Bahía de La Paz, Bahía de Banderas y Bahías de Huatulco). [Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. Repositorio Institucional <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3986>
- Nelson, H. R., Kuempel, C. D., & Altieri, A. H. (2016). The resilience of reef invertebrate biodiversity to coral mortality. *Ecosphere*, 7(7), 1-14. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1399>
- 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>
- Olmos Martínez, E., Arizpe Covarrubias, O. A., Pérez, R. M. I., & Ortega Rubio, A. (2015). Servicios ecosistémicos con potencial turístico del parque nacional Archipiélago Espíritu Santo, México. *Teoría y Praxis*, 158-173. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=456144904009>
- 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>
- Petchey, O. L., Hector, A., Gaston, K. J., Ecology, S., & Mar, N. (2004). How Do Different Measures of Functional Diversity Perform?. *Ecology*, 85(3), 847-857. <https://doi.org/10.1890/03-0226>
- Piñón Gimete, A., Chávez Sánchez, T., Mazariegos Villarreal, A., Balart, E. F., & Serviere Zaragoza, E. (2020). Riqueza de especies y composición de los ensambles de macroalgas de un arrecife de coral impactado en el Golfo de California, México. *Acta Botánica Mexicana*, 127, 1-15. <https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1653>
- Przeslawski, R., Phuong, S., Byrne, M., Worheide, G., & Hutchings, P. (2008). Beyond corals and fish: the effects of climate change on noncoral benthic invertebrates of tropical reefs. *Global Change Biology*, 14, 2773 - 2795. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01693.x>
- Reyes, B. H., & Calderon, A. L. (1999). Population density, distribution and consumption rates of three corallivores at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, Mexico. *Marine Ecology*, 20(3-4), 347-357. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0485.1999.2034080.x>
- Reyes Bonilla, H., González Azcárraga, A., & Rojas Sierra, A. (2005). Estructura de las asociaciones de las estrellas de mar (Asteroidea) en arrecifes rocosos del Golfo de California, México. *Revista de Biología Tropical*, 53(3), 233-244 <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=44919815014>

- Richardson, L. E., Graham, N. A. J., & Hoey, A. S. (2017). Cross-scale habitat structure driven by coral species composition on tropical reefs. *Scientific Reports*, 7(1), 1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08109-4>
- Solís Marín, F. A., Reyes Bonilla, H., Herrero Pérezrul, M. D., Arizpe Covarrubias, O., & Laguarda Figueras, A. (1997). Sistemática y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. *Ciencias Marinas*, 23(26), 249-263. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v23i2.791>
- Stokes, M. D., Leichter, J. J., Wing, S., & Frew, R. (2011). Temperature variability and algal isotopic heterogeneity on a Floridian coral reef. *Marine Ecology*, 32(3), 364-379. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00469.x>
- Tilman, D., & Kareiva, P. (Ed.). (1997). *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions* (Vol. 30). Princeton University Press.
- Tripp Quezada, A., Tripp Valdez, A., Tripp Valdez, M. A., Capetillo Piñar, N., & Villalejo Fuerte, M. (2018). Composición y estructura de la comunidad de moluscos de fondos blandos de la isla Santa Cruz, Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 28(1), 51-59. <https://doi.org/10.24275/uam/izt/dcbs/hidro/2018v28n1/Tripp>
- Tylianakis, J.M., Rand, T. A., Kahmen, A., Klein, A. M., Buchmann, N., Perner, J., & Tschardtke, T. (2008). Resource Heterogeneity Moderates the Biodiversity-Function Relationship in Real World Ecosystems. *PLoS Biology*, 6(5), 0947-0956. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060122>
- Ulate, K., Sánchez, C., Sánchez, R. A., Alonso, D., Aburto, O. O., & Huato, S. L. (2016). Latitudinal regionalization of epibenthic macroinvertebrate communities on rocky reefs in the Gulf of California. *Marine Biology Research*, 12(4), 389-401. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1143105>
- Villar Beltrán, R. D. (2023). Diversidad taxonómica y funcional de la comunidad de macroinvertebrados epibénticos en Bahía de La Paz, B.C.S. [Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3886>
- 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>
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512-1522 <https://doi.org/10.1890/09-1310.1>
- Waldbusser, G. G., Marinelli, R. L., Whitlatch, R. B., & Visscher, P. T. (2004). The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography*, 49(5), 1482-1492. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.5.1482>
- Walker, B., Holling, C. S., Carpenter, S. R., & Kinzig, A. (2004). Resilience, Adaptability and Transformability in Social-ecological Systems. *Ecology and Society*, 9(2). [doi:10.1103/PhysRevLett.95.258101](https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.95.258101)