

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**

**Estimación de resiliencia en dos comunidades coralinas en el
Pacífico Mexicano**

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

Presenta:

Karem Grace Mitchell Bonilla López

Ensenada, Baja California, México
2024

Tesis defendida por
Karem Grace Mitchell Bonilla López

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

Dra. Rocío Iliana Ruíz-Cooley

Dr. Rafael Andrés Cabral Tena

Dra. Mónica Elizabeth Tentori Espinosa



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 **Karem Grace Mitchell Bonilla López** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ciencias en Ecología Marina

Estimación de resiliencia en dos comunidades coralinas en el Pacífico Mexicano

Resumen aprobado por:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Director de tesis

La resiliencia es un concepto ecológico utilizado para definir la capacidad de un ecosistema para regresar a un estado previo tras una perturbación. Sin embargo, pocos trabajos han explorado y utilizado variables cuantitativas claras para estimarla. Este trabajo presenta una reinterpretación del marco teórico del concepto de resiliencia y propone una aplicación práctica para estimarla en comunidades coralinas. Se propone que la resiliencia de una comunidad coralina puede estimarse en función de tres características: a) resistencia, entendida como la respuesta funcional comunitaria ante perturbaciones antropogénicas y ambientales, usando el índice de función arrecifal (IFA) como un proxy de esa respuesta, b) susceptibilidad a una perturbación ambiental, bajo el supuesto que un sitio con alta variabilidad de temperatura de la superficie del mar (TSM) y de concentración de clorofila-a [Chl-a] será menos susceptible y c) capacidad de recuperación, bajo la premisa de que la herbivoría previene el sobrecrecimiento algal y facilita la recuperación de la comunidad coralina tras una perturbación. Se hipotetiza que el sitio que presente mayor resistencia, menor susceptibilidad a la perturbación y mayor capacidad de recuperación será más resiliente. Se eligieron dos sitios con condiciones ambientales contrastantes: el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES), BCS y Yelapa, en Bahía de Banderas. Cobertura de coral y abundancia de invertebrados y peces se obtuvieron mediante videotransectos y buceo SCUBA realizados en 2021 y 2022; series de tiempo de TSM y Chl-a se obtuvieron de MODIS-AQUA (medias mensuales 2002-2022, 4 km de resolución). La comunidad coralina del PNZMAES mostró mayor resistencia con un IFA promedio superior (0.16 y 0.28 en 2021 y 2022) en comparación con Yelapa (0.11 y 0.14 en 2021 y 2022). Yelapa presentó una menor susceptibilidad a cambios ambientales, ya que exhibe mayor frecuencia promedio de anomalías por año de TSM (2.8 y 2.15, respectivamente). Finalmente, el PNZMAES presentó mayor capacidad de recuperación al presentar mayor biomasa de herbívoros (peces y erizos) que controlen el sobrecrecimiento y competencia algal. De acuerdo con la propuesta metodológica, Espíritu Santo es más resiliente que Yelapa. Esta aproximación puede ser útil para el manejo y conservación de estos ecosistemas.

Palabras clave: Resiliencia, corales, resistencia, susceptibilidad, recuperación

Abstract of the thesis presented by **Karem Grace Mitchell Bonilla López** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Science in Marine Ecology

Estimation of resilience in two coral communities in the Mexican Pacific

Abstract approved by:

PhD. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Thesis Director

Resilience has been a widely used ecological concept to define the capacity of a system to return to a previous state following a disturbance. However, few studies have clearly explored quantitative variables to its estimation. The present investigation explores a reinterpretation of the theoretical framework for the concept of resilience and proposes a practical application to estimate it in coral communities. It is suggested that resilience of a coral community can be estimated based on three characteristics: a) resistance, understood as the community's functional response to anthropogenic and environmental disturbance, using the Reef Functional Index (RFI) as a proxy for that response; b) disturbance susceptibility, under the assumption that a site with high variability in sea surface temperature (SST) and chlorophyll-a concentration [Chl-a] will be less susceptible, and c) recovery capacity, based on the premise that herbivory prevents algal overgrowth and facilitates recovery following a disturbance. It is hypothesized that the site exhibiting greater resistance, lower disturbance susceptibility, and greater recovery capacity will more resilient. Two sites with contrasting environmental conditions were chosen: Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES), BCS and Yelapa, in Bahía de Banderas. Coral cover, invertebrates and fish abundance data were obtained through videotransects and SCUBA equipment; field studies were conducted in 2021 and 2022; time series of SST and Chl-a were collected from MODIS-AQUA (monthly averages from 2002 to 2022, 4 km resolution). The coral community of PNZMES exhibited greater resistance with a higher average RFI (0.16 and 0.28 in 2021 and 2022, respectively) compared to Yelapa (0.11 and 0.14 in 2021 and 2022). Yelapa showed lower susceptibility to environmental changes, as it exhibited higher frequency average anomalies per year for SST (2.8 and 2.15, respectively). Finally, PNZMAES displayed greater recovery capacity due to a higher biomass of herbivorous organisms (fish and sea urchins) to control algal overgrowth and competition. In conclusion, according to this methodological proposal, Espíritu Santo is more resilient than Yelapa. This approach may be useful for management and conservation resources for these valuable ecosystems.

Keywords: Resilience, corals, resistance, susceptibility, recuperation

Dedicatoria

En honor a:

Todas las mujeres que dejaron caer sus miradas de orgullo y palabras de amor sobre mí. Ustedes me sostuvieron con cada aliento para no ceder ante el suave vacío de la conformidad, cuyo precio habrían sido mis sueños.

Al mar; en lo más profundo de tu ser, me he encontrado a mí misma. En la sal he sanado mis heridas, en las olas he batallado mis miedos y en tu silencio he encontrado la paz. ¿Qué más puedo ser yo si no el murmullo entre las rocas buscando regresar a su hogar? Permite que esta sea una más de las muchas cartas de amor que te he escrito.

Si el mar supiera más de mí, me convertiría en sal.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE), por aceptarme en el programa de posgrado en Ciencias en Ecología Marina y al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el apoyo brindado para el desarrollo de esta investigación para el grado de Maestra (CVU: 1191880).

Al proyecto “Objetando la hipótesis del refugio profundo y sus implicaciones ante un escenario de cambio climático” (clave: CONACYT-CF-2019-39210), liderado por el Dr. Calderón-Aguilera. Proyecto que proveyó los datos para lograr formar esta investigación.

A mi director, el Dr. Luis Eduardo Calderón. Gracias por confiar en mí y en esta idea que llego desde Boca del Río, Veracruz a Ensenada, Baja California. Gracias por presionarme académicamente para mejorar constantemente y hacerme ver que todo en la vida se trata de proporciones.

A la Dra. Iliana Ruiz-Cooley. Sus palabras de aliento sostuvieron este trabajo más veces de las que puedo contar.

Al Dr. Rafael Cabral, por su constante asesoría, apoyo y siempre brindarme un espacio para crecer académicamente. Por otorgarme sus conocimientos y tiempo.

Monica Tentori, gracias por sus observaciones en la elaboración de esta investigación.

Al equipo del Laboratorio de Esclerocronología, Ecología y Pesquerías de la Zona Costera, por su amistad, apoyo, espacio y enseñanzas que llevare conmigo en mi vida personal y profesional.

A Karem López, tu magia que me ha guiado en cada reto. Solo puedo aspirar a ser tan inteligente y fuerte como tú, pasaré toda mi vida demostrándote de todo lo que tu amor y esfuerzo ha sido capaz de crear. Todas las cosas buenas que hay en mí son el reflejo de tu amor y el de Esteven.

A Esteven Bonilla, que ha sido mi compañero en cada una de mis vidas. Gracias por encontrarme siempre y no soltarme. Aspiro a ser tan valiente y dulce como tú, eres la mitad de mi corazón y mi dolor de cabeza más grande. Sé que me amas más de lo que Dean ama a Sam.

A mi abuelo y mi familia, por su constante apoyo y palabras de aliento en cada una de mis metas.

A mis amistades, por hacerme llegar su cariño aún en la distancia. Ustedes hacen mejor cada día.

A Paty, por hacerme sentir bienvenida con su amistad, por su sentido del humor, constante guía y hombro de apoyo. La ciencia sería un lugar mejor con compañeras como tú.

A todas las amistades que llegaron al final de la recta, cuando más las necesitaba. Ojalá hubiéramos tenido más tiempo.

Finalmente, me gustaría agradecer a la persona que hizo todo esto posible. Tomaste todo lo que tenías y decidiste apostar por ti. Gracias Grace, por tu ambición y terquedad, gracias por ser tan brillante que asustas, por tu vocación que inspira, pero, sobre todo, gracias por darme cada día otra oportunidad de ser y volver a empezar.

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.....	2
1.2 Justificación.....	7
1.3 Hipótesis.....	7
1.4 Objetivos.....	8
1.4. 1 Objetivo general.....	8
1.4. 2 Objetivos específicos.....	8
Capítulo 2. Metodología.....	9
2.1 Área de estudio.....	9
2.2 Trabajo de gabinete.....	11
Capítulo 3. Resultados.....	21
3.1 Resistencia.....	21
3.2 Susceptibilidad a la perturbación.....	24
3.3 Capacidad de recuperación.....	26
Capítulo 4. Discusión.....	30
4.1 Resistencia.....	30
4.2 Susceptibilidad a la perturbación.....	31
4.3 Capacidad de recuperación.....	33

Capítulo 5. Conclusiones	37
Literatura citada	38

Lista de figuras

- Figura 1. Archipiélago de Espíritu Santo, Golfo de California. Ubicación de las localidades de muestreo en puntos negros (imagen tomada de Velasco-Lozano, 2023).....9
- Figura 2. Yelapa, Bahía Banderas en el Pacífico Mexicano (imagen tomada de Hermosillo-Núñez et al., 2023). 10
- Figura 3. Modelo teórico de un ecosistema resiliente, compuesto por tres vértices claves; a) resistencia usando el índice de función arrecifal (IFA) como un proxy, b) susceptibilidad a la perturbación considerando la que un sitio con alta variabilidad ambiental (TSM y [Chl-a], y c) capacidad de recuperación, apreciando que el proceso de herbivoría previene el sobrecrecimiento algal y facilita la recuperación tras una perturbación..... 12
- Figura 4. Cobertura (%) promedio por especie entre cada sitio de estudio 21
- Figura 5. Cobertura (%) promedio coralina anual en Espíritu Santo (naranja) y Yelapa (verde). Barras de error representan la desviación estándar 22
- Figura 6. Promedio anual del índice de función arrecifal en cada sitio de estudio. Las barras de error representan la desviación estándar. 23
- Figura 7. A) Promedios mensuales de la temperatura superficial del mar y B) Concentración de clorofila-a [Chl-a]. Línea continua amarilla representa Espíritu Santo. Línea continua verde representa Yelapa. 24
- Figura 8. Valores estandarizados de la temperatura superficial del mar. Línea continua amarilla representa Espíritu Santo. Línea continua verde representa Yelapa. Línea continua morada representa valores de SOI. Límite superior rojo muestra valores anómalos mayores a 1 DE. Límite inferior azul muestra valores anómalos menores a 1 DE..... 25
- Figura 9. Concentración de clorofila-a. Línea continua naranja representa Espíritu Santo. Línea continua verde representa Yelapa. Línea continua morada representa valores de SOI. Límite superior rojo muestra valores anómalos mayores a 1 DE. Límite inferior azul muestra valores anómalos menores a -1 DE. 26
- Figura 10. Modelo adimensional representativo de un ecosistema resiliente. Triángulo naranja representa a Espíritu Santo. Triángulo verde representa a Yelapa 35

Lista de tablas

Tabla 1. Estudios enfocados en la apreciación de la resiliencia y sus variables de respuesta. Autores señalados con “*” representan investigaciones enfocadas en ambientes marinos y/o coralinos. .5	
Tabla 2. Número total de transectos utilizados por mes y año en cada sitio de estudio para el análisis de la variable de resistencia	13
Tabla 3. Coordenadas para los polígonos donde se realizó la extracción de datos de las variables (Temperatura Superficial del Mar y Concentración de Clorofila-a), para Espíritu Santo en La Paz y Yelapa en Bahía Banderas	15
Tabla 4 Número total de transectos utilizados por mes y año en cada sitio de estudio para el análisis de la variable de capacidad de recuperación.....	20
Tabla 5. Promedio y desviación estándar de la cobertura coralina de cada sitio de estudio.....	21
Tabla 6. Altura (promedio), índice de rugosidad (promedio), tasa de calcificación y coeficiente funcional (CF) de las especies de coral identificadas en cada sitio de estudio (Muñoz-Alfaro, et al 2023, Navarrete-Torices et al 2023).....	23
Tabla 7. Promedio y desviación estándar del índice de función arrecifal (IFA) por año en cada sitio de estudio.....	23
Tabla 8. Promedio anual de la temperatura superficial del mar estimados por un periodo de 20 años en cada sitio	25
Tabla 9. Concentración de Clorofila-estimada por un periodo de 20 años en cada sitio	26
Tabla 10. Índices ecológicos de la comunidad de peces herbívoros.....	27
Tabla 11. Abundancia relativa y proporción de peces herbívoros en Espíritu Santo y Yelapa. Números en rojo, indican las especies que contribuyen a la abundancia relativa acumulada >80%	27
Tabla 12. Biomasa de las especies de peces que contribuyen a más del 80% de la comunidad herbívoro o con tendencia a la herbivoría.....	28
Tabla 13. Índices ecológicos de la comunidad de erizos por sitio de estudio.....	28
Tabla 14. Abundancia relativa de erizos en Espíritu Santo y Yelapa. Números en rojo, indican las especies que contribuyen a la abundancia relativa acumulada >80%.....	29
Tabla 15. Biomasa de las especies de erizos que contribuyen a más del 80% de la comunidad.....	29

Capítulo 1. Introducción

El concepto de resiliencia en ecología está ligado a explicar la respuesta de un sistema ante las perturbaciones naturales y/o antropogénicas. El concepto de resiliencia fue introducido por Holling (1973), quien la define como “la medida de persistencia de un sistema y su habilidad para absorber el cambio ante las perturbaciones”. Sin embargo, el estado natural de un sistema sin perturbación es desconocido, a nivel teórico y práctico. Holling (1973) propone que para estimar la resiliencia hay que medir qué tanto tienen que cambiar las variables del sistema antes de que se haga inestable y considera la frecuencia (eventos por unidad de tiempo) y la amplitud (intensidad) de la perturbación. Es así como nace el concepto, que, en la actualidad, es de suma importancia para desarrollar programas de protección y manejo en zonas clave para la conservación de servicios ecológicos.

A diferencia de Holling, Pimm (1984) define la resiliencia como “el tiempo que le toma al sistema regresar a su equilibrio previo a la perturbación”, y considera que la resiliencia es parte de la estabilidad, junto con la resistencia y la variabilidad. La resistencia es una unidad aplicable de acuerdo con las variables del estudio y la variabilidad es qué tanto cambian las poblaciones a través del tiempo (Pimm, 1984), por lo que un sistema inestable no puede ser resiliente. Sin embargo, más adelante, Oliver y colaboradores en el 2015, refutan que la estabilidad de la composición de una comunidad no indica resiliencia por sí misma o como requisito para mantener resiliente al sistema.

Folke y colaboradores (2010), consideran que la adaptabilidad y transformación son parte de la resiliencia; la adaptabilidad representa la capacidad para ajustar una respuesta por indicación de cambios externos y procesos internos buscando un dominio estable. Mientras que la transformación espera superar límites críticos hacia nuevas trayectorias para desarrollarse, buscando ventanas de oportunidad ante la crisis (perturbación) y capaz de recombinar gracias a la experiencia y conocimiento adquirido (Folke et al., 2010). A diferencia de Pimm y Holling, la resiliencia integrada de Folke propone que el sistema no necesita mantener una identidad, pero sí una capacidad de transformación, porque la resiliencia es una propiedad integrada por la persistencia de cada una de sus partes, argumento apoyado por otros investigadores (McClanahan et al 2012; Oliver et al, 2015).

McClanahan y colaboradores (2012) y Oliver y colaboradores (2015), comparten una definición similar en contexto a la resiliencia; “es la propiedad ecosistémica de absorber perturbaciones y debe de ser capaz de conservar su funcionalidad”; ambos defienden que la habilidad de resistencia y recuperación, son partes

de la resiliencia, y no individuales. La resistencia como la habilidad de una comunidad ecológica para sobrevivir una perturbación y la recuperación como el tiempo que le toma a la comunidad regresar a su estado original (McClanahan et al, 2012).

Biggs y colaboradores (2020), retoman el concepto de estabilidad como un concepto independiente de la resiliencia y el efecto que desempeña en la dinámica de poblaciones, definiendo estabilidad como “el efecto visible en sistemas multitróficos” que se puede percibir como: resistencia, si afecta a la biodiversidad dentro de una temporalidad y como resiliencia si no afecta la biodiversidad. Su meta-análisis, concluyó que las comunidades ecológicas con mayor número de especies funcionalmente redundantes, presentaban mayor resiliencia tras una perturbación en la estructura comunitaria a lo largo del tiempo gracias a la diversidad de respuesta (Biggs et al., 2020).

Lo que convierte a un sistema en resiliente es su capacidad de amortiguar el impacto que alguna perturbación puede tener sobre el mismo, lo cual involucra propiedades del sistema, tales como las funciones y número de especies involucradas en sus procesos ecológicos, grupos funcionales, variabilidad abiótica y biótica, su capacidad de reorganización y flexibilidad (Nyström y Folke, 2001).

En la actualidad, los arrecifes de coral se encuentran enfrentando impactos ambientales tales como la contaminación, sobreexplotación, destrucción física y cambio climático (Hoegh-Guldberg et al., 2017). Estos sistemas desempeñan servicios socio-ecológicos tales como provisión de hábitat, sitios de reproducción y cría para especies de importancia comercial, así como fuente de recursos (Mumby et al., 2008), por lo que su conservación debe ser prioridad. Para mejorar el manejo y comprensión del impacto que llegan a recibir estos sistemas, se debe tener un entendimiento más profundo sobre su biodiversidad a diferentes escalas (Nyström, 2006). Dada la crucial importancia de los arrecifes coralinos como proveedores de servicios ecosistémicos a diferentes escalas, es fundamental integrar la estimación de su resiliencia multidimensionalmente con el fin de conservar dichos servicios y funciones.

1.1 Antecedentes

Los corales constructores de arrecifes aparecieron por primera vez hace aproximadamente 215 millones de años y han sobrevivido a cambios ambientales significativos a través del tiempo (Riegl et al., 2009). En la actualidad, los arrecifes de coral se encuentran principalmente entre el trópico de Capricornio y el trópico de Cáncer (Crabbe, 2008), formados principalmente por corales del orden Scleractinia, los cuales

fijan carbonato de calcio mientras crecen, gracias a la simbiosis que presentan con dinoflagelados (zooxantelas), formando ecosistemas (Fisher, 2022). Los arrecifes coralinos prestan diversos servicios ecológicos, tales como la formación de barreras ante la energía del oleaje y tormentas (Crabbe, 2008), y la reducción significativa de las inundaciones costeras y la erosión, hasta en un 97% (Ferrario et al. 2014). Además, ofrecen servicios de regulación al fungir como fijadores de nitrógeno y Ca, sumidero de CO₂, así como servicios culturales y científicos, ya que constituyen un registro climático (Moberg y Folke, 1999). De la misma forma, estos ecosistemas proporcionan hábitat, sitios de reproducción y cría para especies de importancia comercial, representando una fuente clave de recursos para aprovechamiento humano (Mumby et al., 2008).

Los arrecifes coralinos se encuentran severamente amenazados por el cambio climático, derivado de actividades antropogénicas, que continúan aumentando la concentración de gases de efecto invernadero (principalmente CO₂ y metano) en la atmósfera, alterando los patrones, frecuencia y distribución de fenómenos meteorológicos como sequías, tormentas, inundaciones u olas de calor (Riedy, 2016). El efecto del cambio climático se ha reflejado en las comunidades coralinas en anomalías climáticas provocando olas de blanqueamiento, enfermedades, brotes de depredadores, pérdida de especies clave, y afectando la temperatura y alcalinidad en el océano (Riegl et al., 2009; Hoegh-Guldberg, 2014). Sin embargo, se cree que los estresores a nivel local (como clima local, turismo, pesca) en estas comunidades influyen en la resiliencia ante perturbaciones y en la capacidad de recuperarse de ellas (Bruno et al., 2019), siempre y cuando cuente con los componentes necesarios para enfrentar dichas perturbaciones (Perera-Valderrama et al., 2020).

Los cambios en la temperatura del océano juegan un papel crucial en la biología de muchas especies, ya que influye en los procesos fisiológicos y afecta la distribución y abundancia de éstas, principalmente de aquellas asociadas a ecosistemas arrecifales (Lough, 2014). Los cambios de temperatura (intensidad) y la frecuencia, entre otros estresores, pueden llegar a degradar a las colonias coralinas hermatípicas y como consecuencia sufrir un cambio por especies más termo tolerantes, pero perdiendo complejidad estructural y/o homogeneizando el sistema arrecifal, impactando directamente su capacidad de proveer servicios ecológicos (Fisher, 2022). Fenómenos como El Niño, aumentan la temperatura superficial del mar (TSM), exponiendo a los corales hermatípicos a un estrés térmico al punto de llegar a perder sus relaciones simbióticas con los dinoflagelados (Iglesias-Prieto, 2003), exponiendo a estos organismos a enfermedades y pérdida de tejido.

Las estrategias de conservación de los arrecifes coralinos tienen como objetivos: (1) mantener o reconstruir la integridad biológica y estructural de los arrecifes (identidad), y (2) mantener los servicios ecológicos que proveen al humano (Roberts et al., 2006). La identidad del ecosistema, entendida como el conjunto de componentes biológicos y procesos que sostienen la estructura y funcionalidad del sistema (Roberts et al., 2006; Folk et al., 2010), es clave para lograr estos objetivos. En este sentido, mantener la identidad y la provisión de servicios de los arrecifes coralinos, se requiere una medida que considere diferentes variables que nos permitan conocer el estado y la función de las comunidades coralinas.

Los estudios de funcionalidad ecológica nos permiten realizar evaluaciones en sistemas complejos (De Bello et al., 2021). Determinar las funciones de las especies, es conocer el papel que cumplen en la comunidad a través de atributos (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Para identificar un atributo como "funcional" es importante reconocer que debe influenciar en el desempeño de la población y que depende de tres propiedades: tasa de crecimiento, reproducción y supervivencia (De Bello et al., 2021). La identificación de estos atributos no solo nos permite explorar de manera más profunda la composición de la biodiversidad del ecosistema (Mouillot et al., 2013), sino que, en el contexto de resiliencia, permite comprender de manera mecanicista como la diferencia de presiones que exista en el sistema lo afectara, permitiendo establecer puntos de referencia claros contra los cuales se pretende evaluar la resiliencia (De Battisti, 2021). Debido a que la estructura y función ecosistémica están íntimamente ligadas a la identidad de las especies que crean el hábitat, en el caso de los corales, su tasa de crecimiento y complejidad estructural son clave para su participación como generador de hábitat (especies arquitectas) (González-Barrios y Álvarez-Filip, 2018). Hughes y colaboradores (2010), mencionan que un arrecife se puede presentar en dos estados estables de acuerdo a su dominancia, ya sea por corales (reconocido como el estado "saludable") o por algas.

Anteriormente, estudios han usado diferentes variables cuantitativas/cualitativas (Tabla 1) para interpretar la resiliencia y sus variables de respuesta ante diferentes tipos de perturbación (ambientales, fenómenos como el blanqueamiento, presión humana). Sin embargo, la falta de multidimensionalidad impide que se estime de manera uniforme o que se considere la integración de las complejas interacciones que ocurren en las comunidades coralinas con el ambiente en general, para lograr conservar efectivamente sus servicios y funciones.

Previos estudios han explorado diversas estrategias para conservar dichos servicios mediante el manejo y control del impacto humano, enfatizando que la resiliencia es altamente dinámica y ecológicamente se encuentra interconectada con el impacto antropogénico (Bates et al., 2019; Fox et al., 2021). Bates y

colaboradores (2019), exploraron la resiliencia en áreas protegidas y concluyeron que estos sitios si bien pueden ser estables, no son menos propensos a perturbaciones ambientales a gran escala (como el cambio climático) que las zonas que no están protegidas. Mientras que Hoegh-Guldberg y colaboradores (2017), concluyeron que el estrés antropogénico y ambiental, limita la aclimatación de estos sistemas, pero proponen que al frenar el estrés por causas antropogénicas les permitiría desarrollar la resiliencia necesaria para hacerle frente a las perturbaciones causadas por el cambio climático (Hoegh-Guldberg et al., 2017). En el Pacífico Mexicano, las comunidades coralinas son principalmente caracterizadas por sus reducidas dimensiones y tener una baja diversidad de especies de escleractinios (Reyes-Bonilla, 2003), sin embargo, pueden llegar a considerarse como ecosistemas “bandera” como indicadores de cambios ambientales (Calderón-Aguilera et al., 2007). Estas comunidades se encuentran en parches abundantes dominadas por el género *Pocillopora* (Reyes-Bonilla, 2003).

Tabla 1. Estudios enfocados en la apreciación de la resiliencia y sus variables de respuesta. Autores señalados con “*” representan investigaciones enfocadas en ambientes marinos y/o coralinos.

Autor(es)	Variable(s) de respuesta ante la resiliencia	Método	Nivel de Organización	Interpretación
Holling, 1973	Biodiversidad, conectividad, múltiples puntos de equilibrio	Cualitativo	Ecosistema	La resiliencia es la medida de persistencia de un sistema y su habilidad para absorber el cambio ante perturbaciones
Pimm, 1984	Diversidad de especies, conectividad y tasa de recuperación	Cualitativo	Comunidad/ Ecosistema	Un sistema deberá ser estable ante la variabilidad ambiental e interacciones para ser resiliente
West & Salm, 2003*	Disponibilidad y abundancia de larvas, éxito de reclutamiento coralino, baja abundancia de bioerosionadores, efectivos programas de manejo, conectividad y concentración larval.	Cuantitativo	Comunidad	La resistencia ante el blanqueamiento coralino se debe a características intrínsecas y extrínsecas de la colonia, mientras que la resiliencia se debe a factores intrínsecos y extrínsecos de la comunidad coralina
Carilli et al.,	Estrés ambiental (sedimentación,	Cuantitativo	Especie	El control sobre estresores antropogénicos tiene efectos

2009*	nutrientes, tamaño de población humana cercana, presión relativa de pesca), cobertura coralina, mortalidad de corales		(colonia)	significantes sobre la habilidad de los corales en enfrentar los cambios generados por el cambio climático
Hughes et al., 2010*	Diversidad de especies, cobertura coralina, condiciones ambientales (temperatura, calidad de agua), herbívoría y tasa de blanqueo coralino	Cualitativo	Comunidad/ Ecosistema	La resiliencia de las comunidades debe de ser multifacético e integrar su gestión de manejo con políticas gubernamentales
McCulloch et al., 2012*	pH, tasa de calcificación, temperatura	Cuantitativo	Ecosistema	Ciertas especies de coral presentan mecanismos de regulación interna de pH, haciéndolas más resilientes ante eventos como la acidificación o estrés térmico
Barshis et al., 2013*	ADN, variabilidad genética, resistencia al estrés (p. ej. termotolerancia)	Cuantitativo	Especie	La resiliencia coralina está relacionada con la diversidad de la expresión genética ante el estrés ambiental (termo tolerancia)
Oliver et al., 2015	Diversidad de especies, redundancia funcional, diversidad funcional, condiciones ambientales	Cuantitativo	Ecosistema	La resiliencia es la propiedad ecosistémica de absorber perturbaciones y debe de ser capaz de conservar su funcionalidad
Mora et al., 2016*	TSM, biodiversidad, tasa de crecimiento coralina	Cualitativo	Ecosistema	Arrecifes con mayor diversidad de especies son más capaces de resistir y recuperar tras perturbaciones
Biggs et al., 2020	Redundancia funcional, biodiversidad	Cuantitativo	Ecosistema	La resiliencia de un ecosistema es dependiente de la diversidad de las especies redundantemente funcionales

1.2 Justificación

Dada la variedad de interpretaciones sobre la resiliencia, es de crucial importancia encontrar la mejor aproximación para estimarla. La resiliencia depende de múltiples factores, tanto físico-químicos como biológicos que componen la complejidad del sistema que los interconecta en diferentes niveles. Tradicionalmente, los estudios ecológicos se han enfocado en la relación entre la severidad de la perturbación y su efecto en la estructura taxonómica. Sin embargo, los análisis basados en rasgos ecológicos permiten sintetizar la funcionalidad del sistema sin simplificar los resultados al número de especies, sino a su funcionalidad (Mouillot et al., 2013). Así el enfoque de resiliencia funcional en ecología es lo más apropiado, ya que son las funciones de estos sistemas las que se requieren sobreponerse ante las perturbaciones (Oliver et al, 2015).

En esta investigación nos enfocaremos en estimar la resiliencia de las comunidades coralinas hermatípticas, con el fin de conservar la identidad y funcionalidad del ecosistema. Se pretende identificar factores que permitan la estimación de la resiliencia para una mejor toma de decisiones, conservación y cuidado de servicios ambientales ante el escenario de cambio climático. Para ello se eligieron tres características del sistema: a) resistencia, entendida como la habilidad de una comunidad ecológica para resistir o sobrevivir tras una perturbación (McClanahan et al., 2012) manteniendo su función y estructura (Bates et al., 2019). Esta se interpreta como la respuesta funcional de la comunidad y se toma el índice de función arrecifal propuesto por González-Barrios y Álvarez-Filip (2018) como proxy. La característica b) susceptibilidad a perturbaciones ambientales; seleccionando como variables ambientales la temperatura superficial del mar (TSM) y la concentración de clorofila-a ([Chl-a]), por el efecto que tienen sobre comunidades coralinas y c) capacidad de recuperación, considerando que un sitio con una buena proporción de herbívoros (peces y erizos) prevendría un sobrecrecimiento algal después de un fenómeno de blanqueamiento, evitando así un cambio de fase.

1.3 Hipótesis

Se propone que el sitio más resiliente será el que tenga mayor resistencia (Fig. 1, inciso a) basada en valores más elevados de IFA, menor susceptibilidad a perturbaciones ambientales (Fig. 1, inciso b), por presentar mayor variabilidad de TSM y Clorofila-a y posea mayor capacidad de recuperación (Fig. 1, inciso c) al contar con suficiente herbívoros que prevenga el sobrecrecimiento algal.

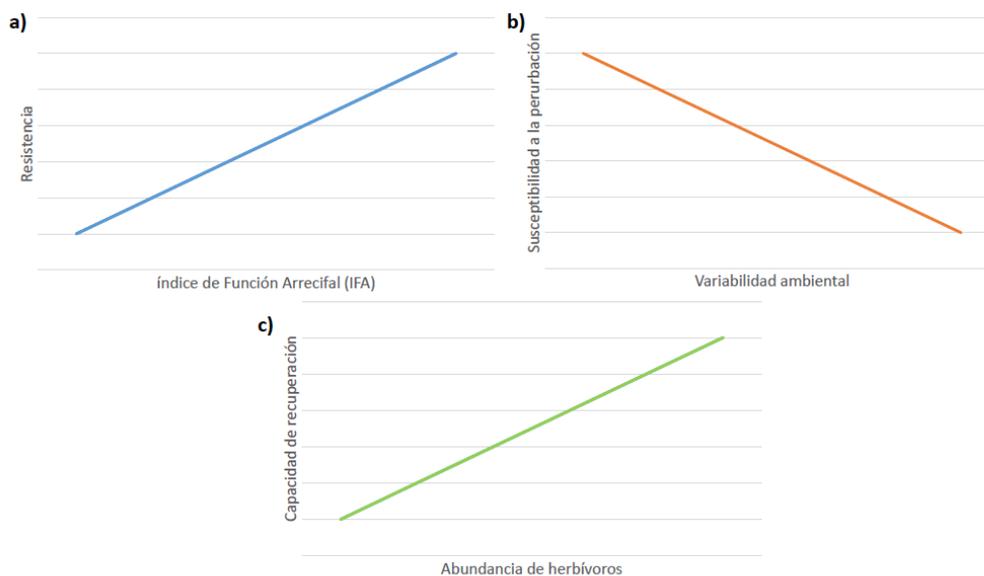


Figura 1. Modelo teórico de cada variable que compone el modelo tridimensional de la resiliencia en un sistema

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Proponer un marco metodológico para la estimación de la resiliencia basado en la resistencia, la susceptibilidad a la perturbación y la capacidad de recuperación del ecosistema.

1.4.2 Objetivos específicos

Evaluar y comparar el Índice de Función Arrecifal (IFA) en dos comunidades coralinas del Pacífico Mexicano, como proxy de la resistencia.

Comparar el número y frecuencia de anomalías climáticas (temperatura y clorofila-a) y su influencia en cada comunidad coralina, como indicador de la susceptibilidad a la perturbación ambiental.

Apreciar el papel de la herbivoría (peces y erizos) en cada comunidad coralina, como indicador de la capacidad de recuperación.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

Se eligieron dos comunidades coralinas del Pacífico mexicano con condiciones ambientales contrastantes para evaluar la utilidad de esta propuesta metodológica. El Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES) (Fig. 2), un área natural protegida y teóricamente sujeta a bajo impacto humano, localizada casi subtropicalmente, por lo que estaría sujeta a estacionalidad. Por otra parte, Yelapa (Fig. 3) se encuentra en la zona tropical, sujeta a impactos como el turismo, descarga de ríos y aguas residuales.

Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago Espíritu Santo (PNZMAES)

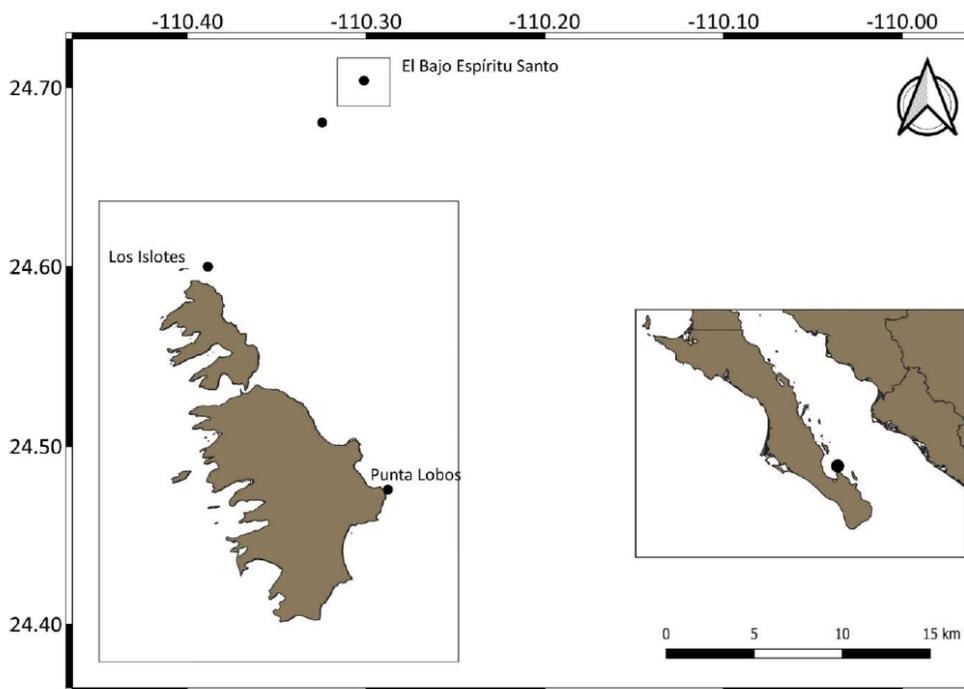


Figura 2. Archipiélago de Espíritu Santo, Golfo de California. Ubicación de las localidades de muestreo en puntos negros (imagen tomada de Velasco-Lozano, 2023).

El Archipiélago Espíritu Santo (Fig. 2) fue declarado área natural protegida en 1978, pero fue hasta el 2007 que se designó como parte marina de Parque Nacional con tres zonas núcleo; (DOF, 2007: CONANP-

SEMARNAT, 2014; Guzmán, 2009). Este complejo de islas se localiza en el Golfo de California frente al municipio de La Paz, Baja California Sur a los $24^{\circ}43'00''$ y $24^{\circ}22'44''$ N y los $110^{\circ}26'58''$ y $110^{\circ}17'11''$ W, cuenta con una superficie de aproximadamente 48 mil hectáreas. Está conformado por dos islas y cuatro islotes, que presentan una amplia heterogeneidad de hábitats y con ello, alberga una gran diversidad de especies en manglares, arrecifes rocosos, playas, bahías, esteros, entre otros (SEMARNAT, 2015). Esta zona presenta servicios ecológicos como refugio y hábitat para especies locales, migratorias, endémicas y amenazadas, son zonas de crianza, anidación y alimento. Entre los hábitats que forman el Archipiélago, se encuentran los arrecifes rocosos que cuentan con parches de comunidades coralinas que fomentan la complejidad del sistema, son representados por nueve especies, presentando mayor cobertura coralina en zonas someras y protegidas (Reyes-Bonilla et al., 2007).

Yelapa

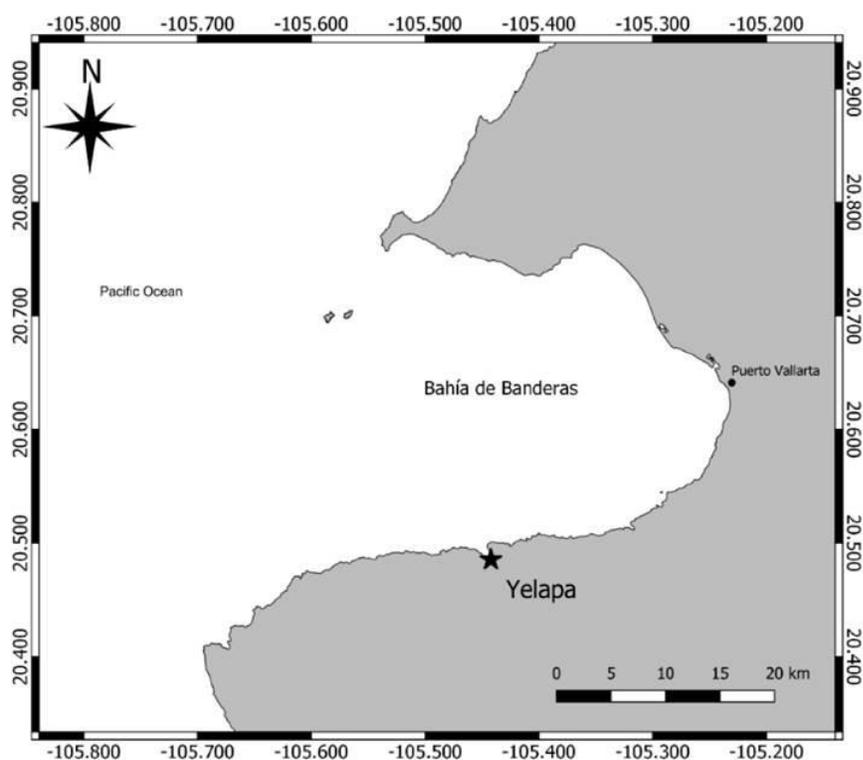


Figura 3. Yelapa, Bahía Banderas en el Pacífico Mexicano (imagen tomada de Hermosillo-Núñez et al., 2023).

Yelapa en Bahía Banderas (Fig. 3), se localiza en la costa del Pacífico Mexicano, constituye el límite sur del Golfo de California, entre el municipio de Puerto Vallarta y Cabo Corrientes en el estado de Jalisco y Nayarit (Rendón et al., 2016; Gonzáles-Luna et al., 2019). Bahía de Banderas se encuentra a los 20°25'–20°47' N y 105°41'– 105°16' W, con un área aproximada de 1000 km² (Plata y Filonov, 2007). Su marea interna presenta flujos con variaciones notables en diferentes partes de la pendiente continental, se propagan hacia la costa desde el talud continental y modifican notablemente la termoclina (Filonov y Trasviña, 2000; Plata y Filonov, 2007). Es una zona de transición, por lo que presenta una amplia variabilidad de influencia por diferentes corrientes a lo largo del año, circulaciones dominantes en la bahía hacia el noroeste de junio a noviembre y hacia el sur el resto del año (Jiménez-Pérez, 2016). Además, la bahía está influenciada por varios ríos, entre ellos el Río Ameca (que presenta un flujo continuo todo el año) y el Río Cuale, que atraviesa Puerto Vallarta (Jiménez-Pérez, 2016).

2.2 Trabajo de gabinete

Fuente de datos

Se realizaron cuatro muestreos entre 2021-2022 en diferentes localidades dentro del Parque Nacional Zona Marina Archipiélago Espíritu Santo, BCS (el Bajo Centro, el Bajo Sur, Los Islotes y Punta Lobos) y Yelapa, Jalisco (Basurero y Palmitas), usando videotransectos tomados con un vehículo operación remota (ROV, por sus siglas en inglés), marca Video Ray 4 y equipo SCUBA. Además de la cámara del ROV se acopló una cámara GOPRO para obtener mejor resolución. Se analizaron únicamente los videos con profundidad <30 m y los datos obtenidos mediante buceo SCUBA, usando transectos de banda 25 X 4 m. Cada video se fracciona en videos cortos de 5 minutos dejando un espacio de un minuto entre cada uno, para evitar contar más de una vez los organismos. Cada fracción de video de 5' se considera como una unidad de muestreo, por lo que todos los resultados se expresan en unidades de 5'.

El tamaño de muestra (n) fue de 108 para Espíritu Santo y de 50 para Yelapa. La cobertura coralina y otros componentes bénticos se obtuvieron utilizando un cuadrante (1 m²) con seis repeticiones equidistantes distribuidas uniformemente en cada transecto. Para estimar la abundancia y longitud de los peces de arrecife se utilizaron censos en cinco transectos de banda 25 x 4m (área de 100 m²); y la abundancia de invertebrados (únicamente equinodermos) mediante censo visual en los mismos transectos utilizando un transecto de banda de 2 m de ancho.

Propuesta de marco metodológico

En este trabajo se define resiliencia como la propiedad del ecosistema para afrontar perturbaciones sin perder su funcionalidad, considerando su resistencia, su susceptibilidad a perturbaciones ambientales y su capacidad de recuperación (Fig. 4).

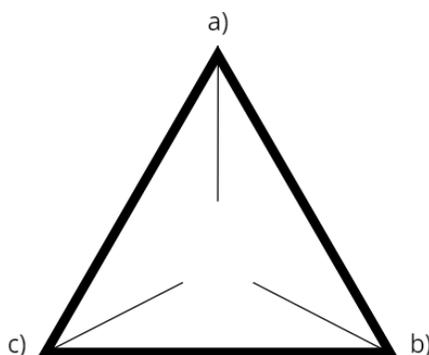


Figura 4. Modelo teórico de un ecosistema resiliente, compuesto por tres vértices claves; a) resistencia, usando el índice de función arrecifal (IFA) como un proxy, b) susceptibilidad a la perturbación ambiental, considerando que un sitio con alta variabilidad TSM y [Chl-a], será menos susceptible a la perturbación, y c) capacidad de recuperación, apreciando que el proceso de herbivoría previene el sobrecrecimiento algal y facilita la recuperación tras una perturbación.

Resistencia

Se define como la habilidad de una comunidad ecológica para resistir o sobrevivir tras una perturbación (McClanahan et al., 2012), mientras mantiene su función y estructura (Bates et al., 2019). Se interpreta como la respuesta funcional de la comunidad. Destaca la función de ciertas especies, así como identifica su capacidad para proveer y mantener servicios ecosistémicos que se encuentran relacionados con la complejidad estructural y la composición de su comunidad (Álvarez-filip, 2011).

Se propone el índice de función arrecifal (IFA), propuesto por Gonzáles-Barrios y Álvarez-Filip (2018), como proxy de la resistencia. Este índice considera 1) la tasa de calcificación, que varía de acuerdo con la morfología de la especie, que se puede estimar agrupando por patrones geométricos de crecimiento y morfológicos (ramosos, foliosos y masivos) de las especies que componen la comunidad coralina (Gonzáles-Barrios y Álvarez-Filip, 2018. 2) La complejidad estructural a nivel especie, se estima como la media del índice de rugosidad y la media de la altura de las colonias de la comunidad (Gonzáles-Barrios y

Álvarez-Filip, 2018). 3) Cobertura viva, permite evitar la sobreestimación del área, ya que las zonas presentes no vivas, no calcifican.

La tasa de calcificación, altura y rugosidad de cada especie fue recuperada de bibliografía (Muñoz-Alfaro, et al 2023, Navarrete-Torices et al 2023). El valor del IFA se obtuvo estandarizando los tres datos previos obtenidos considerando sus medias y valores máximos y mínimos.

$$X = \frac{x - \text{valor min}}{(\text{valor max} - \text{valor min})} \quad (1)$$

Donde “x” representa la tasa de calcificación, rugosidad o altura promedio de cada especie. Posteriormente se calculó el IFA, que es la sumatoria de la cobertura viva de coral y el coeficiente de funcionalidad para cada especie (Cabral-Tena et al., 2020).

$$IFA = \Sigma((Ccv_i/100) (Cfi)) \quad (2)$$

Donde “Ccv_i” es el porcentaje de cobertura de coral vivo de la especie *i* y “Cfi” es el promedio de las tres variables (estandarizadas) de la formula (1) (González-Barríos y Álvarez-Filip, 2018). Los datos se transformaron aplicando raíz cuarta. El IFA oscila de 0 a 1, mientras más cercano sea a 1, mayor será la funcionalidad. Los datos de los muestreos realizados en 2021 y 2022 (Tabla 2), fueron tomados de diferentes localidades dentro de los sitios de estudio, los análisis se corrieron a nivel sitio y compararon si existía diferencia significativa en la mediana de las coberturas e IFA por año (Prueba Mann-Whitney). Se consideraron todos los transectos por sitio dentro del mismo mes para estimar los valores de cobertura (representados en porcentaje) e índice de función arrecifal por especie.

Tabla 2. Número total de transectos utilizados por mes y año en cada sitio de estudio para el análisis de la variable de resistencia

Sitio	Mes	Año	n
Espíritu Santo	JUNIO	2021	38
	OCTUBRE	2021	9
	ABRIL	2022	31
	OCTUBRE	2022	30

YELAPA	MAYO	2021	10
	NOVIEMBRE	2021	15
	AGOSTO	2022	15
	NOVIEMBRE	2022	10

Susceptibilidad a la perturbación

Es el grado de variabilidad abiótica/biótica que presentan los sistemas debido a la intensidad y frecuencia de perturbaciones, al grado de provocar un efecto en la comunidad. La susceptibilidad a la perturbación se estimó observando, el registro histórico climático al que se ha visto sujeto la comunidad coralina. En este estudio, se analizó la variabilidad de temperatura superficial del mar (TSM) y concentración de Clorofila-a (Chl-a) de cada sitio.

La temperatura superficial del mar (TSM) puede afectar la salud de las comunidades coralinas ya que puede llegar a disminuir o romper la actividad simbiótica entre las zooxantelas y la colonia. Eso puede desencadenar fenómenos como el blanqueamiento el cual puede llegar a causar mortalidad (Reyes-Bonilla, 1993, Veron, 1995; Villanueva-Fragoso et al., 2010).

Entre otros fenómenos climáticos que impactan el área de estudio, se incluye la Oscilación del Sur de El Niño (ENSO, por sus siglas en inglés), que comprende su fase cálida (El Niño) y su fase fría (La Niña), así como la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO por sus siglas en inglés).

El Niño es el resultado de la interacción océano-atmósfera. Este fenómeno genera el incremento de temperatura en la superficie del mar del Pacífico occidental al Pacífico ecuatorial, por periodos mayores de 5 meses consecutivos en ciclos entre 2 y 7 años (NOAA, 2024; Hajar et al, 2016; Pabón Caicedo y Montealegre Bocanegra, 2017). Por otra parte, el fenómeno de La Niña es el enfriamiento irregular de la temperatura superficial en el centro-oriente del Pacífico tropical. Ambas fases son conocidas como El Niño Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés).

La clorofila-a (Chl-a) funge como un indicador indirecto de productividad primaria ya que es el principal pigmento fotosintético presente en comunidades fitoplanctónicas (Gregor y Marsálek, 2004). La producción primaria en ambientes marinos es el resultado de los movimientos de masas de agua, luz y nutrientes

(Picado et al, 2013). Los valores de Chl-a-a varían a lo largo del año de acuerdo a las temporalidades locales y anuales, así como por la influencia de lluvias, entre otros. Estudios previos han concluido que la presencia del pigmento fotosintético permite la alta eficiencia de las especies hermatípicas de coral (principalmente del género *Pocillopora*) así como condiciones saludables para su desarrollo (Muñiz-Anguiano, et al 2017; Torre Ortiz, 2013). Sin embargo, la alta variabilidad en la concentración de clorofila no crea condiciones ideales para el desarrollo de los corales (Muñiz-Anguiano et al, 2017).

La susceptibilidad a la perturbación se estimó comparando el número y frecuencia de anomalías de temperatura y Chl-a de cada sitio. Considerando la premisa de Holling (1973), las zonas que se encuentren bajo presiones constantes y condiciones climáticas altamente variables serán inestables, pero resilientes por lo que, se propone que el sitio que tenga mayor fluctuación en temperatura superficial (TSM) y Chl-a será más resiliente.

El análisis de la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila-a (Chl-a) a través de sensores remotos, permiten analizar características regionales oceanográficas y su variabilidad a diferentes escalas de tiempo (Heras et al, 2019; Morales-Domínguez et al, 2023; Álvarez-Borrego et al., 1995) y sitios de difícil acceso. La climatología de la TSM y Chl-a consideró un periodo de 20 años (agosto 2002 a agosto 2022), ya que el desarrollo tecnológico de los sensores remotos es confiable y de mejor resolución más recientemente. Los datos se obtuvieron de la base de datos GIOVANNI-NASA, utilizando información satelital de espectro radiómetro con imágenes de resolución moderada(<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>), con una resolución de 4 km de la media mensual (Tabla 3).

Tabla 3. Coordenadas para los polígonos donde se realizó la extracción de datos de las variables (Temperatura Superficial del Mar y Concentración de Clorofila-a), para Espíritu Santo en La Paz y Yelapa en Bahía Banderas

Sitio	Latitud	Longitud
Espíritu Santo	24.3653	-110.4961
	24.6523	-110.1995
Yelapa	20.4964	-106.003,
	21.0018	-105.4317

Para el tratamiento de datos, se eliminaron aquellos que presentaran valores “ruido”, en otras palabras, fueran excepcionales a la historia del sitio. Al tratarse de datos satelitales, este tratamiento de datos debe de ser exhaustivo, ya que por condiciones climatológicas pueden llegar a generar resultados erróneos en

análisis posteriores. El tratamiento de datos es clave, por lo que el análisis a través de climatologías para las series de tiempo tiene que contemplar las características oceanográficas del sitio de estudio, como lo son los promedios climatológicos por temporadas o mensuales que permitan percibir la variabilidad estacional (Cepeda-Morales et al, 2017). Las gráficas y análisis estadísticos se realizaron en R studio (versión 4.3.0), con la paquetería de R y ggplot2. Las variables ambientales se estandarizaron mediante la fórmula:

$$Z = \frac{xi - \mu}{\sigma} \quad (3)$$

Donde

Z= valor estandarizado

Xi= dato original para estandarizar

μ =media de 20 años

σ =desviación estándar de la distribución de datos

Se consideró anomalía cuando el valor fuera mayor a una desviación estándar de su media climática y se contó el número de anomalías por sitio positivas ($>1 \sigma$) y negativas ($<1 \sigma$) de cada variable. Para la frecuencia de las anomalías por año en cada sitio, se utilizó la siguiente ecuación:

$$Frecuencia = \frac{N}{Y} \quad (4)$$

Donde

N= El número total de anomalías de cada sitio

Y=El periodo de tiempo en el que se realizó la climatología (año).

Adicionalmente, se graficaron las series de tiempo de cada sitio para evaluar el comportamiento entre las anomalías de TSM y Chl-a con el Fenómeno de El Niño usando el Índice de Oscilación del Sur (SOI por sus siglas en inglés). Los valores estandarizados de las anomalías de presión a nivel del mar (Stand Tahiti- Stand Darwin, Sea level press anomaly) fueron consultados directamente del portal de NOAA (Administración Nacional Oceánica y Atmosférica por sus siglas en inglés) desde <https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/soi>. El índice de Oscilación del Sur (SOI por sus siglas en inglés) es un indicador del fenómeno de El Niño y La Niña, compara las anomalías atmosféricas en Darwin, Australia con las anomalías en Tahití. Los valores positivos indican condiciones típicas de La Niña y valores negativos indican condiciones típicas de El Niño (NOAA, 2009).

Capacidad de recuperación

Es una característica clave de una comunidad coralina tras una perturbación, y por tanto para la resiliencia. Se refiere al tiempo que le toma a un ecosistema regresar a un estado previo a la perturbación (McClannahan, et al 2012), el cual es calculable a través de factores que le facilitarán o dificultarán regresar a ese estado, conservando la identidad de la comunidad, esto es, la composición estructural y funcional del sistema. Se puede interpretar como las interacciones biológicas que afectan la función de la comunidad. Se propone que, en comunidades coralinas, la capacidad de recuperación puede ser estimada a través de la apreciación de procesos como la herbivoría, por el papel que funge en el control de sobrecrecimiento algal y prevención ante el cambio de fase. El cambio de fase coral-alga, se refiere al fenómeno en el que arrecifes coralinos pierden cobertura viva y está asociado a la persistente y competitiva presencia de macroalgas (McManus y Polsenberg, 2004). La presencia de coral depende de altos niveles de herbivoría para la regulación de la presencia algal, así como la presencia de invertebrados como los erizos (López-Jiménez et al., 2020; Stier y Osenberg, 2024).

Debido al fenómeno de blanqueamiento, las comunidades coralinas se encuentran susceptibles al cambio de fase por especies algales, por lo que la actividad herbívora ayuda a regular estas poblaciones, aunque la presencia de herbívoros en altas densidades puede causar una pérdida de estructura (Duran y Claro, 2009; López-Jiménez et al., 2020). Previos trabajos han evidenciado la relación directa entre altos niveles de herbivoría y cobertura coralina, así como la importancia de la estacionalidad debido a cambios ambientales y fisicoquímicos que influyen en su competencia (López-Jiménez et al., 2020). Estudios experimentales han obtenido un 25% de supervivencia de los reclutas coralinos donde se concedió el acceso de consumo algal por parte de peces (Gillette et al, 2023). Sin embargo, este proceso de control

puede interrumpirse como consecuencia de actividades antropogénicas como el turismo y la sobrepesca (López Jiménez et al, 2020).

Se propone que los sitios con una mayor abundancia relativa de herbívoros será más resiliente, ya que controlarán el sobre crecimiento algal y prevendrán el cambio de fase coral-alga. Se propone como una primera aproximación de la integridad del control algal por parte de la herbivoría, la estimación de índices ecológicos de diversidad (Shannon, Simpson y Pielou) en este gremio en particular. Se considera que los ecosistemas que presenten una mayor diversidad de especies con tendencia a la herbivoría serán más resilientes al contar con una mayor variedad de especies que funjan para dar continuidad a procesos dentro del sistema (Tilman et al., 1997).

Se generó una base de datos de la comunidad de ictiofauna e invertebrados (erizos) entre los sitios de muestreo por un periodo de un año. Se consideraron únicamente los datos colectados a una profundidad < 30 m y registros de especies con tendencia a la herbivoría de acuerdo a la literatura consultada (<https://fishbase.se/>). Se estimó el número de individuos por m² (abundancia relativa) por temporada de muestreo en cada sitio y se empleó transformación logarítmica. Los análisis de índices ecológicos se realizaron considerando todos los muestreos de todas las temporadas. Los análisis de los índices ecológicos se realizaron con la paquetería de “vegan”, en el programa de R studio (versión 4.3.0).

El Índice de Shannon (H) (Shannon y Weaver, 1949) estima la probabilidad de que la muestra seleccionada represente la proporción de todas las especies en la población y se calcula empleando la fórmula:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \cdot \ln(p_i) \quad (5)$$

Donde

p_i = es la abundancia relativa de cada especie

\ln = logaritmo natural

Índice de dominancia de Simpson (Simpson, 1949), que indica la probabilidad de seleccionar dos individuos al azar que pertenezcan a la misma especie (valor de 0-1, donde 1 implica una distribución equitativa de las especies). Usando la fórmula:

$$D = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)} \quad (6)$$

Donde

D=índice de Simpson

n= número total de organismos de una especie

N= número total de organismos de todas las especies

Índice de uniformidad de Pielou (1966), que considera el índice de Shannon respecto al máximo teórico. Interpreta la equitatividad de la distribución presentes en el sitio.

$$J' = \frac{H'}{\ln(S)} \quad (7)$$

Donde:

J'= es el índice de Pielou

H'=es el índice de Shannon

S= es el número total de especies

Posteriormente se calculó la densidad (número de individuos por el área de muestreo en cada transecto) y biomasa de las principales especies de peces con tendencia a la herbívoría y erizos de cada sitio. La biomasa de peces se calculó usando la relación longitud-peso utilizando los parámetros *a* y *b* de la plataforma de FISHBASE (<https://fishbase.se/>) considerándola abundancia relativa de dichas especies. Por otra parte, para la biomasa de erizos, se recuperó su promedio de peso de Castañeda Rivero del 2017 y se calculó en relación a su abundancia relativa.

Tabla 4 Número total de transectos utilizados por mes y año en cada sitio de estudio para el análisis de la variable de capacidad de recuperación.

Sitio	Grupo	Mes	Año	n (transectos)
Espíritu Santo	Peces	ENERO	2021	15
		OCTUBRE	2021	9
		ABRIL	2022	25
		OCTUBRE	2022	18
	Erizos	JUNIO	2021	28
		OCTUBRE	2021	11
		ABRIL	2022	32
		OCTUBRE	2022	18
Yelapa	Peces	MARZO	2022	9
		AGOSTO	2022	14
	Erizos	MAYO	2021	10
		SEPTIEMBRE	2021	15
		AGOSTO	2022	15
		NOVIEMBRE	2022	10

Capítulo 3. Resultados

3.1 Resistencia

Cobertura coralina

La especie *Porites panamensis* (Pp), presentó una mayor contribución a la cobertura coralina tanto en Espíritu Santo como en Yelapa (Fig. 5). Espíritu Santo presentó una mayor cobertura coralina en ambos años (Tabla 5, Fig. 6).

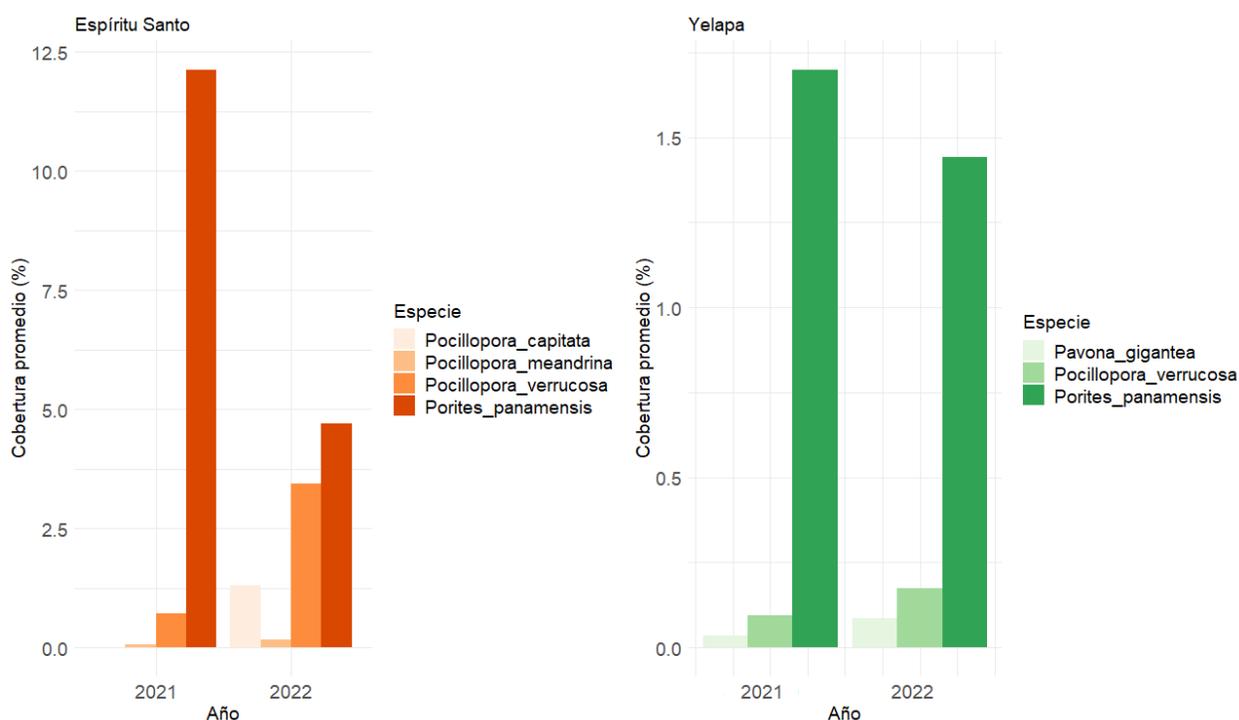


Figura 5. Cobertura (%) promedio por especie entre cada sitio de estudio

Tabla 5. Promedio y desviación estándar de la cobertura coralina de cada sitio de estudio

Sitio	Año	Promedio	Desviación estándar	n
Espíritu Santo	2021	12.9	±23.6	47
	2022	9.61	±13.7	61
Yelapa	2021	1.83	±1.9	25
	2022	1.7	±1.65	25

Los resultados de la prueba no paramétrica Mann-Whitney (U) reveló que la mediana de la cobertura coralina anual no fue estadísticamente diferente entre los sitios ($0.322 < 0.05$). Concluyendo que no hay diferencias estadísticas significativas en la cobertura entre los sitios de estudio.

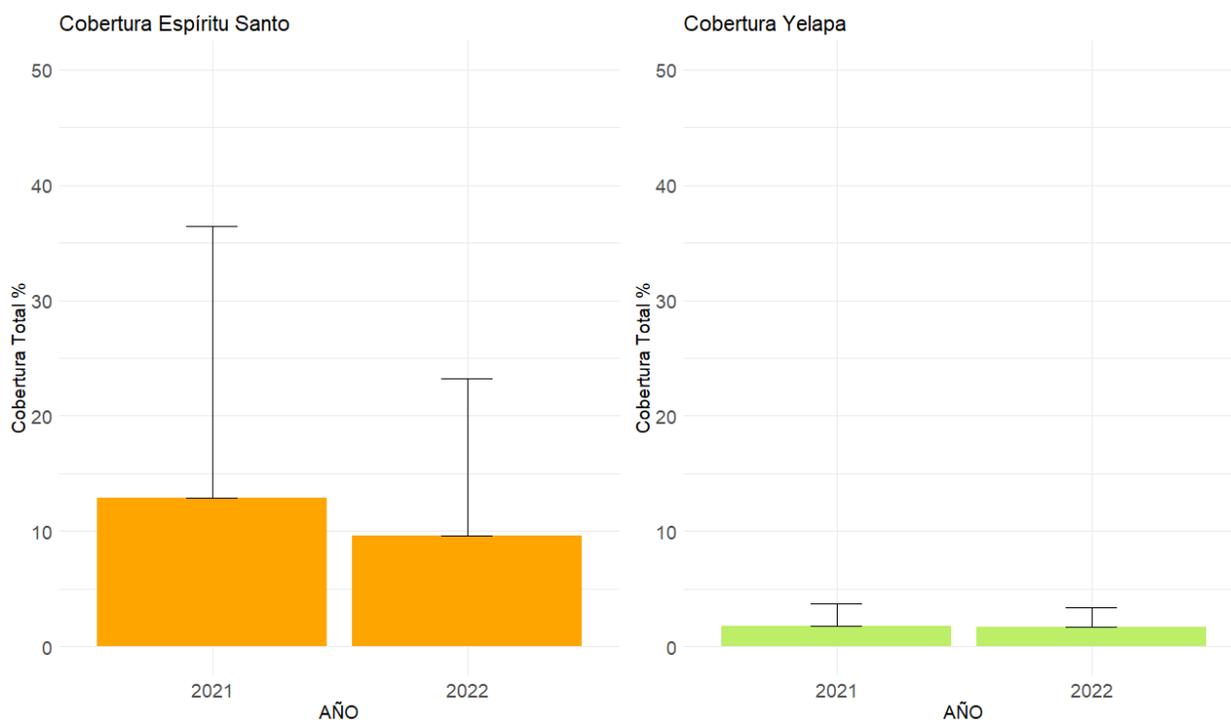


Figura 6. Cobertura (%) promedio coralina anual en Espiritu Santo (naranja) y Yelapa (verde). Barras de error representan la desviación estándar

Índice de función arrecifal (IFA)

Las especies de coral que presentaron mayor valor de coeficiente funcional (CF) en Espiritu Santo y Yelapa fueron *Pocillopora capitata* (Pc) con 0.95 y *Pocillopora verrucosa* (Pv) con 0.72 (Tabla 6). *Porites panamensis* presentó el menor valor de CF en ambos sitios (0.01). En ambos años, el valor de IFA fue mayor para Espiritu Santo que en Yelapa. A pesar de que para el 2021 el porcentaje de cobertura fue mayor al del 2022 (Tabla 5), el IFA fue mayor en el 2022 (Tabla 7) en Espiritu Santo (Fig. 7). Los resultados de la prueba no paramétrica Mann-Whitney (U) revelaron que no hay una diferencia significativa ($p = 0.365$) entre las medianas del IFA de Espiritu Santo y Yelapa.

Tabla 6. Altura (promedio), índice de rugosidad (promedio), tasa de calcificación y coeficiente funcional (CF) de las especies de coral identificadas en cada sitio de estudio (Muñoz-Alfaro, et al 2023, Navarrete-Torices et al 2023).

Sitio	Especie	Altura (cm)	Índice de rugosidad (IR)	Tasa de calcificación (kg CaCO ₃ m ⁻² año ⁻¹)	Coefficiente funcional (CF)
Espíritu Santo	<i>Porites panamensis</i> (Pp)	6.44	1.86	10.11	0.01
	<i>Pocillopora verrucosa</i> (Pv)	17.32	2.03	21.16	0.64
	<i>Pocillopora capitata</i> (Pc)	20	3.27	19.74	0.95
	<i>Pocillopora meandrina</i> (Pm)	17.12	2.15	15.43	0.49
Yelapa	<i>Porites panamensis</i> (Pp)	9	1.59	3.66	0.01
	<i>Pocillopora verrucosa</i> (Pv)	17	5.13	25.7	0.72
	<i>Pavona gigantea</i> (Pg)	59	2.3	8.5	0.47

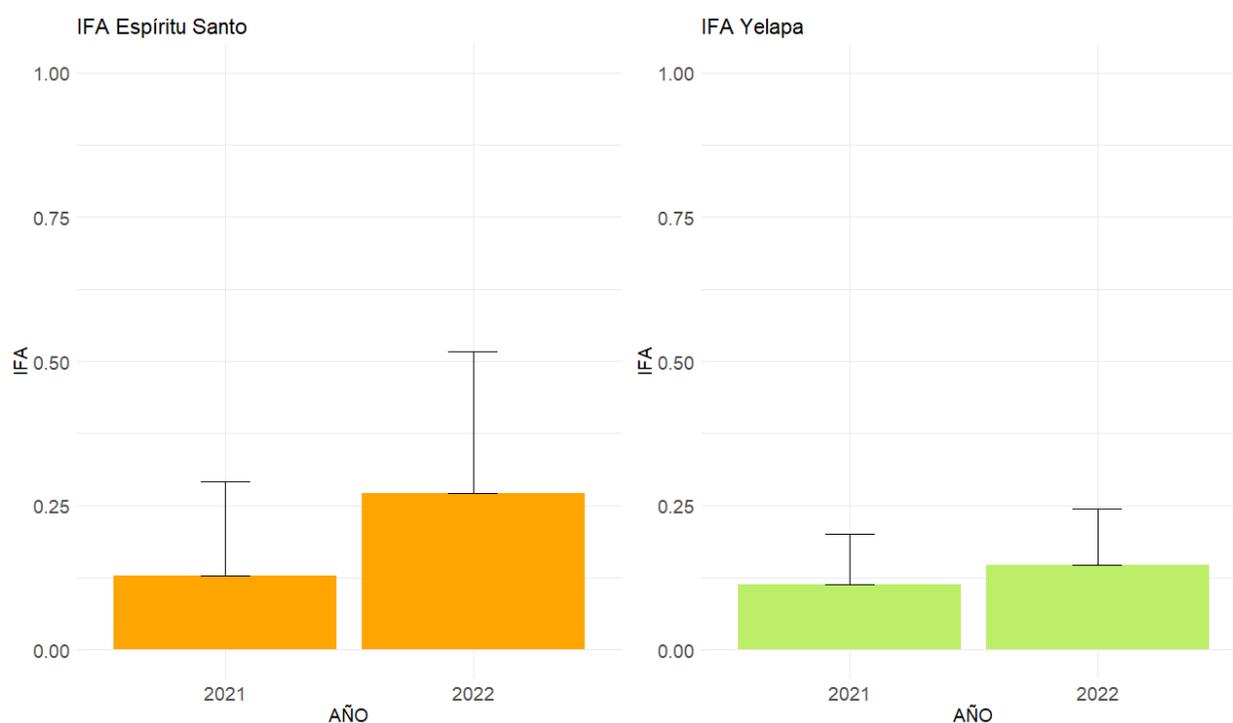


Figura 7. Promedio anual del índice de función arrecifal en cada sitio de estudio. Las barras de error representan la desviación estándar.

Tabla 7. Promedio y desviación estándar del índice de función arrecifal (IFA) por año en cada sitio de estudio

Sitio	Año	Promedio	Desviación estándar	n
Espíritu Santo	2021	0.12	±0.16	47
	2022	0.27	±0.24	61
Yelapa	2021	0.11	±0.08	25
	2022	0.14	±0.09	25

3.2 Susceptibilidad a la perturbación

La temperatura superficial del mar (TSM) muestra una variación estacional en ambos sitios durante el periodo 2002-2022 (Fig.8, Tabla 8). Los valores estandarizados de la TSM en Yelapa registraron 26 anomalías positivas y 30 negativas y en Espíritu Santo 19 anomalías positivas y 24 negativas (Fig. 9). Las anomalías causadas por el fenómeno de El Niño, estimadas a través del índice de Oscilación del Sur (SOI por sus siglas en inglés), presentan un comportamiento contrario con las anomalías de temperatura en Yelapa y Espíritu Santo.

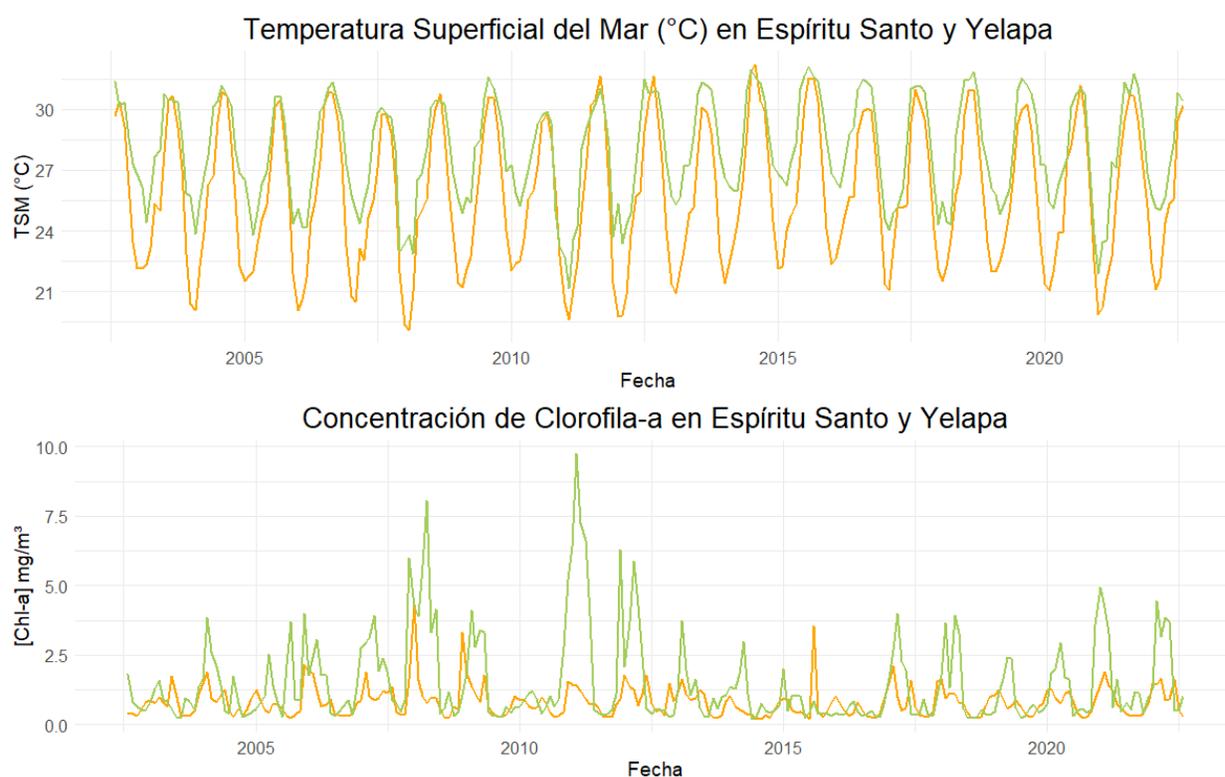


Figura 8. A) Promedios mensuales de la temperatura superficial del mar y B) Concentración de clorofila-a [Chl-a]. La línea continua amarilla representa Espíritu Santo. La línea continua verde representa Yelapa.

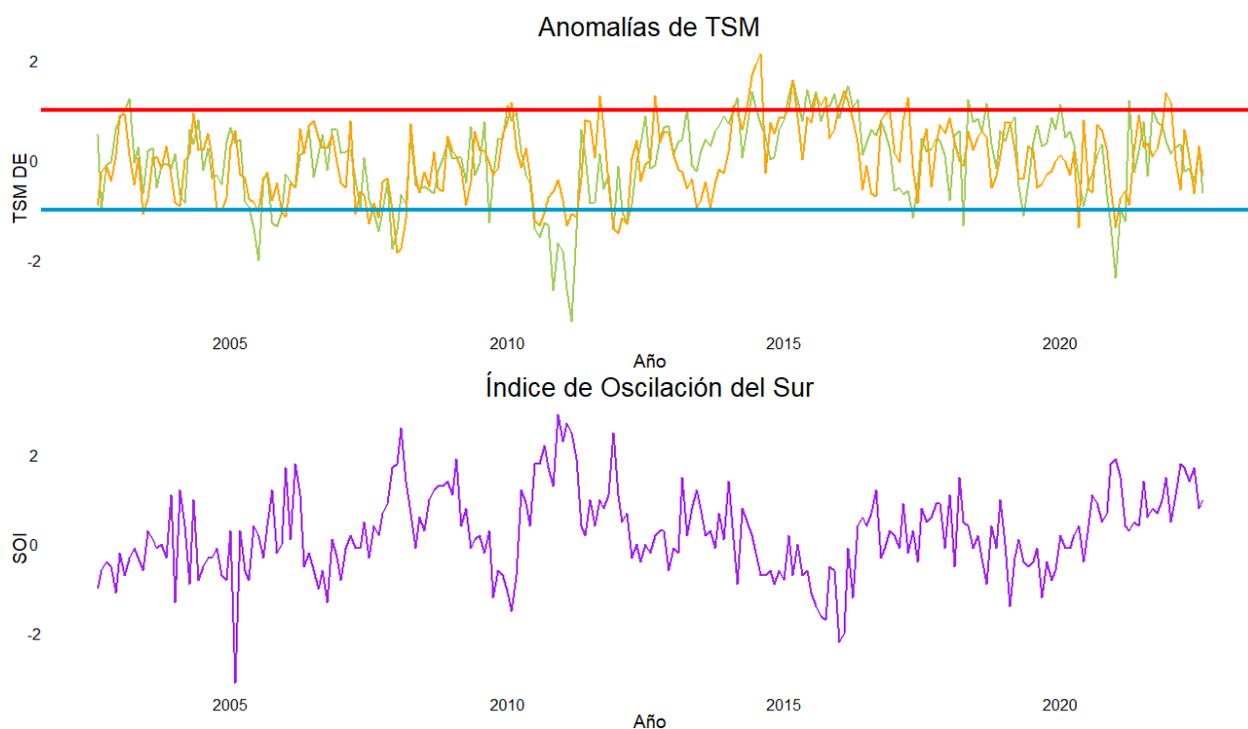


Figura 9. Valores estandarizados de la temperatura superficial del mar. La línea continua amarilla representa Espiritu Santo. La línea continua verde representa Yelapa. La línea continua morada representa valores de SOI. Límite superior rojo muestra valores anómalos mayores a 1 DE. Límite inferior azul muestra valores anómalos menores a 1 DE.

Tabla 8. Promedio anual de la temperatura superficial del mar estimados por un periodo de 20 años en cada sitio

Sitio	Min.	Mediana	Media	Max.	DE	n
Espiritu Santo	17.97	25.61	25.80	32.90	3.56	914
Yelapa	20.37	27.89	27.94	32.92	2.66	913

El resumen estadístico muestra concentraciones de clorofila-a más altas y una media mayor en Yelapa a comparación con Espiritu Santo (Fig.7). Yelapa presentó un promedio anual de concentración de Chl-a de $1.52 \pm 1.87 \text{ mg/m}^{-3}$ y Espiritu Santo de $0.83 \pm 0.78 \text{ mg/m}^{-3}$ (Tabla 9). Se registraron 21 anomalías positivas y 2 negativas en la concentración de Clorofila-a en Yelapa y 19 anomalías positivas y 14 negativas en Espiritu Santo (Fig. 10). Las anomalías causadas por el fenómeno de El Niño, estimadas a través del índice de Oscilación del Sur, presentan un comportamiento similar con las anomalías de Chl-a en Yelapa y Espiritu Santo. Sin embargo, presenta un comportamiento visualmente más parecido a Yelapa que con el de Espiritu Santo.

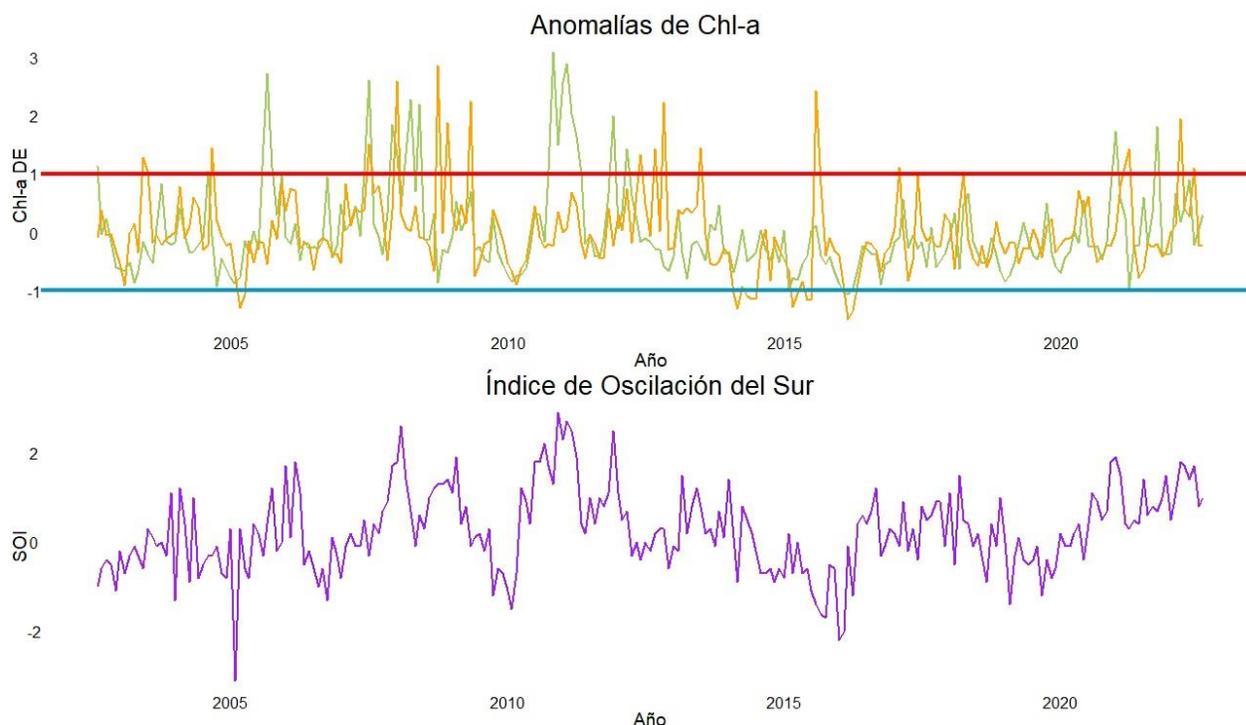


Figura 10. Concentración de clorofila-a. La línea continua naranja representa Espiritu Santo. La línea continua verde representa Yelapa. La línea continua morada representa valores de SOI. Límite superior rojo muestra valores anómalos mayores a 1 DE. Límite inferior azul muestra valores anómalos menores a -1 DE.

Tabla 9. Concentración de Clorofila-estimada por un periodo de 20 años en cada sitio

Sitio	Min.	Mediana	Media	Max.	DE	N
Espiritu Santo	0.18	0.69	0.83	11.39	0.78	921
Yelapa	0.11	0.79	1.53	12.48	1.88	917

Frecuencia de anomalías climáticas

Los resultados de la TSM en ambos sitios presentan valores máximos similares; sin embargo, en Espiritu Santo las anomalías suceden con menor frecuencia que en Yelapa. La frecuencia promedio de anomalías de la temperatura superficial para Espiritu Santo fue de 2.15 por año, mientras que en Yelapa fue de 2.8 anomalías por año, volviéndolo menos susceptible a la variabilidad ambiental.

3.3 Capacidad de recuperación

Se contaron 21,515 individuos de peces en Espiritu Santo, de los cuales el 8% representó a los herbívoros o con tendencia a la herbivoría, mientras que en Yelapa se identificaron 1,262 individuos de los cuales el 13% representaron a este grupo. Los índices ecológicos se aplicaron únicamente al gremio de herbivoría

para el grupo de peces (Tabla 10). Yelapa presentó una mayor diversidad de especies de peces que Espíritu Santo, pero una distribución más equitativa de acuerdo al índice de Pielou. Sin embargo, el índice de Simpson es mayor, por lo que se puede inferir que hay cierta dominancia de especies.

Tabla 10. Índices ecológicos de la comunidad de peces herbívoros

Sitio	Shannon	Pielou	Simpson
Espíritu Santo	1.579	0.686	0.752
Yelapa	1.811	0.755	0.816

En ambos sitios, las especies *Abudefduf troschelii* y *Prionurus laticlavus*, presentaron mayor abundancia relativa (Tabla 11), tanto en Espíritu Santo como en Yelapa. La Tabla 12 presenta las especies de peces herbívoros que contribuyen a más del 80% de la composición de la comunidad.

Tabla 11. Abundancia relativa de peces herbívoros en Espíritu Santo y Yelapa. Números en rojo, indican las especies que contribuyen a la abundancia relativa acumulada >80%

Sitio	Especie	Abundancia relativa (n/m ²)	Representación del total de especies (%)
Espíritu Santo	<i>Abudefduf troschelii</i>	4.4	26.60
	<i>Holacanthus passer</i>	3.08	18.62
	<i>Kyphosus sp</i>	0.12	0.72
	<i>Microspathodon dorsalis</i>	0.22	1.33
	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0.04	0.24
	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0.01	0.06
	<i>Prionurus laticlavus</i>	7.74	46.79
	<i>Scarus ghobban</i>	0.8	4.83
	<i>Scarus sp</i>	0.01	0.06
	<i>Stegastes rectifraenum</i>	0.12	0.72
Yelapa	<i>Abudefduf troschelii</i>	0.42	24.70
	<i>Chaetodon humeralis</i>	0.26	15.29
	<i>Holacanthus passer</i>	0.01	0.58
	<i>Microlepidotus brevipinnis</i>	0.31	18.23
	<i>Microspathodon dorsalis</i>	0.03	1.76
	<i>Ophioblennius steindachneri</i>	0.01	0.58
	<i>Pomacanthus zonipectus</i>	0.01	0.58
	<i>Prionurus laticlavus</i>	0.35	20.58
	<i>Stegastes acapulcoensis</i>	0.28	16.47
	<i>Stegastes flavilatus</i>	0.01	0.58
<i>Stegastes rectifraenum</i>	0.01	0.58	

Tabla 12. Biomasa de las especies de peces herbívoros o con tendencia a la herbivoría que contribuyen a más del 80% de la comunidad de peces.

Sitio	Especie	Abundancia relativa %	g/m ²
Espíritu Santo	<i>Abudefduf_troschellii</i>	26.6	115.7
	<i>Holacanthus_passer</i>	18.6	240.4
	<i>Prionurus_laticlavus</i>	46.7	2491.6
Yelapa	<i>Abudefduf_troschellii</i>	24.7	11.0
	<i>Chaetodon_humeralis</i>	15.2	11.9
	<i>Microlepidotus_brevipinnis</i>	18.2	155.7
	<i>Prionurus_laticlavus</i>	20.5	112.6
	<i>Stegastes_acapulcoensis</i>	16.4	9.2

Los resultados nos indican que la comunidad de peces en Yelapa a pesar de contar con una mayor proporción con respecto al número de individuos, presenta menor biomasa que Espíritu Santo.

Se identificaron un total de 3,176 individuos de invertebrados en Espíritu Santo, de los cuales el 2% representó a los erizos, mientras que en Yelapa se identificaron 3,102 individuos de los cuales los erizos representaron al 23%. Los índices ecológicos se estimaron usando las abundancias relativas de las especies de erizos con tendencia a la herbivoría (número de individuos/m²) (Tabla 13). Los índices presentan valores muy similares, sin embargo, Espíritu Santo presenta valores ligeramente más altos que Yelapa en diversidad y equitatividad. También el índice de Simpson sugiere que ambos sitios presentan dominancia de ciertas especies.

Tabla 13. Índices ecológicos de la comunidad de erizos por sitio de estudio

Sitio	Shannon	Pielou	Simpson
Espíritu Santo	1.527	0.784	0.736
Yelapa	1.382	0.710	0.664

Las especies de erizos que presentaron mayor proporción de individuos tanto en Espíritu Santo como en Yelapa fueron: *Eucidaris thourarsii* y *Toxopneustes roseus*. Finalmente, se calculó la abundancia relativa de los herbívoros y su proporción en la comunidad de cada sitio (Tabla 14).

Tabla 14. Abundancia relativa de erizos en Espíritu Santo y Yelapa. Números en rojo, indican las especies que contribuyen a la abundancia relativa acumulada >80%

Sitio	Especie	Abundancia relativa (n/m ²)	Representación del total de especies (%)
Espíritu Santo	<i>Centrostephanus coronatus</i>	0.02	3.77
	<i>Diadema mexicanum</i>	0.01	1.88
	<i>Echinoidea</i>	0.05	9.43
	<i>Eucidaris thouarsii</i>	0.15	28.30
	<i>Toxopneustes roseus</i>	0.21	39.62
	<i>Tripneustes depressus</i>	0.08	15.09
	<i>Brissus latecarinatus</i>	0.01	1.883
Yelapa	<i>Astropyga pulvinata</i>	0.1	1.39
	<i>Centrostephanus coronatus</i>	0.21	2.926
	<i>Diadema mexicanum</i>	0.53	7.38
	<i>Echinometra vanbrunti</i>	0.09	1.25
	<i>Eucidaris thouarsii</i>	4.88	67.96
	<i>Toxopneustes roseus</i>	1.28	17.82
	<i>Tripneustes depressus</i>	0.09	1.25

Tabla 15. Biomasa de las especies de erizos que contribuyen con más del 80% de la comunidad

SITIO	ESPECIE	g/m ²
Espíritu Santo	<i>Eucidaris thouarsii</i>	7.1
	<i>Toxopneustes roseus</i>	29.7
	<i>Tripneustes depressus</i>	8.5
Yelapa	<i>Eucidaris thouarsii</i>	231.8
	<i>Toxopneustes roseus</i>	181.4

Las especies que tuvieron mayor abundancia relativa en ambos sitios fueron *Eucidaris thouarsii*, *Toxopneustes roseus*. En Espíritu Santo y Yelapa, la especie que presentó mayor biomasa fue *Eucidaris thouarsii* con 29.76 g/m² y 231.8 g/m² respectivamente. Los resultados indican que las composiciones de invertebrados en ambos sitios tienen una abundancia similar, sin embargo, hay una clara diferencia en la proporción de erizos en cada comunidad. La biomasa de los herbívoros en Yelapa es representativamente mayor a la que tienen en Espíritu Santo, brindándole un mayor control sobre el crecimiento algal y con ello una mejor capacidad de recuperación (Tabla 15).

Capítulo 4. Discusión

La percepción de lo que se considera un ecosistema resiliente y saludable puede cambiar con el tiempo, y para reconocer la pérdida de esta propiedad se debe de enfocar más allá de la diversidad de las especies, e incluir la respuesta funcional de los grupos que componen el ecosistema (Nyström, 2006). Por lo que la integración de las combinaciones de rasgos funcionales, susceptibilidad a la perturbación, inclusión de interacciones de competencia, dinámica de poblaciones y procesos (Mouillot et al., 2013), es crucial para unificar una propiedad tan relevante como la resiliencia. En este trabajo, y con el fin de lograr un enfoque metodológico más simple y pragmático, se consideraron sólo tres características del sistema.

4.1 Resistencia

El índice de función arrecifal (IFA) se utilizó como un proxy de la resistencia, bajo la premisa que un sitio con mayor funcionalidad será más resistente a las perturbaciones. El coeficiente funcional (CF) de las especies de *Pocillopora*, presentaron los valores más altos en ambos sitios de estudio, destacando el importante papel que este género desempeña en la contribución de la funcionalidad física (Navarrete-Torices et al, 2023). Estos resultados apoyan lo descrito en la literatura (Navarrete-Torices et al, 2023; Muñoz-Alfaro 2023; Herrera-Escalante, 2011), sin embargo, contrario a la literatura la especie que mostró mayor cobertura fue *Porites panamensis* (Pp) tanto en Espíritu Santo como en Yelapa. Es importante destacar que Yelapa presentó una cobertura de coral significativamente menor en comparación con Espíritu Santo (Tabla 5). Previamente se ha reportado a *Porites panamensis* como una especie tolerante a condiciones adversas, como el oleaje o sedimentación, por sus adaptaciones físicas, tales como su morfología (crecimiento incrustante y en domos) (Cupul-Magaña y Reyes-Vera, 2007; Navarrete-Torices et al, 2023). Sin embargo, su bajo valor de coeficiente funcional limita su aporte al desarrollo arrecifal.

En Espíritu Santo se reportó un promedio de IFA de 0.12 y 0.27, para el 2021 y 2022, respectivamente. Estudios previos como el de Navarrete-Torices y colaboradores (2023) reportaron valores promedio de IFA de 0.65, moderadamente altos en comparación con la presente investigación (Tabla 7). Esto puede ser atribuible a dos factores metodológicos; las localidades dentro del área de este estudio (ubicadas principalmente en la zona sotavento) y la precisión en la captura de datos (para Espíritu Santo los datos fueron capturados por video transectos a través de un ROV), ya que puede dificultar apreciar variables tridimensionales como la cobertura coralina. Aunque los valores reportados por Navarrete-Torices y

colaboradores (2023) podrían estar influenciados por la elección de localidades dentro de Espíritu Santo, la zona de sotavento de este mismo sitio podría mostrar valores más altos de IFA a los reportados en esta investigación de aplicarse muestreos tipo SCUBA.

Las comunidades coralinas cercanas a Yelapa, en el Parque Nacional Islas Marietas dentro de Bahía Banderas, han reportado valores de IFA moderadamente bajos, similares a los de esta investigación en zonas que no presentan fines de restauración (Muñoz-Alfaro, 2023). Los bajos valores de cobertura en Yelapa (menores al 2%; Fig. 6), pueden deberse a las características oceanográficas de la región. Al ser una zona de transición y presentar una amplia variabilidad ambiental debido a la influencia de diversas corrientes y ríos que mantienen flujo continuo todo el año (Jiménez-Pérez, 2016), la comunidad coralina sufre un estrés continuo, limitando su crecimiento (Navarrete Torices, 2023; Rodríguez-Troncoso y Tortolero-Langarica, 2015) y dificultando su desarrollo. La falta de regulación de actividades como el turismo y la explotación pesquera puede llegar a limitar el desarrollo de comunidades coralinas (Hughes et al., 2017). Yelapa al ser un sitio no regulado puede llegar a presentar estas limitaciones, ya que Muñoz-Alfaro (2023), encontró resultados contrastantes dentro de la bahía, en Islas Marietas, donde si se logra ver un desarrollo en el incremento de cobertura y funcionalidad en zonas de protección y restauración.

Es importante destacar que el IFA está determinado por la cobertura y los atributos de cada especie que compone la configuración de la comunidad estudiada. A pesar de que los valores de cobertura en Espíritu Santo en el 2022 fueran menores al 2021, sus valores de IFA fueron mayores; esto se debe a que las especies que contribuyeron a su estimación durante el 2022 presentaron mayor coeficiente funcional. Estos resultados sugieren el implemento de transectos fijos en futuros monitoreos para prevenir los sesgos causados por la metodología, permitiendo generar bases de datos más precisas y robustas. Sin embargo, se debe considerar que la resiliencia de una comunidad ante perturbaciones, también depende de los atributos que la componen (Oliver et al, 2022), ya que sostendrá su funcionalidad. Los resultados nos indican que Espíritu Santo presenta mayor funcionalidad arrecifal que Yelapa convirtiéndolo más resistente (Fig. 11, inciso a)).

4.2 Susceptibilidad a la perturbación

La serie de tiempo de veinte años en Espíritu Santo presentó un promedio de TSM de 25.8°C (± 3.56), similar a lo previamente reportado por Heras et al (2019) en un promedio climatológico de 26.3°C (± 0.27) en la región en un análisis sobre el Golfo de California (1998-2015) y caracterizándolas principalmente

como aguas oligotróficas. Por otro lado, Yelapa presentó un promedio de TSM 27.94°C (± 2.66), mayor al promedio (26°C) reportado previamente en Bahía Banderas (2002-2013) por Cepeda-Morales et al. (2017). Espíritu Santo presentó un promedio menor a Yelapa y una desviación estándar más alta, indicando que la temperatura superficial del mar en Yelapa es menos variable que en Espíritu Santo. Mientras que los resultados del promedio de la serie de tiempo para la concentración de clorofila-a en Yelapa ($1.52 \text{ mg/m}^3 \pm 1.88$) es mayor que el promedio de Espíritu Santo ($0.83 \text{ mg/m}^3 \pm .78$). En general, Yelapa presentó mayores valores en temperatura de la superficie del mar

La concentración de Chl-a en Yelapa mostró 21 anomalías en el periodo de estudio (2002-2022), infiriendo una alta variabilidad que puede explicar la limitada presencia de corales pétreos zooxantelados, ya que esta puede llegar a limitar la penetración de luz en ciertos puntos (Halfar et al., 2006). Por otra parte, en el caso en Espíritu Santo, se presentaron 19 anomalías, que podrían deberse a una marcada presencia de vórtices y giros ciclónicos dentro del Golfo de California (Rocha-Díaz et al., 2022).

Las anomalías positivas de Chl-a en ambos sitios coinciden con las del SOI, esto ha sido previamente asociado con temperatura superficial más fría mejorando el proceso de mezcla, lo que conlleva a un aumento en la concentración de nutrientes (McClain, 2009). Ambos sitios presentaron una correlación inversa entre la temperatura y Chl-a. Estos resultados concuerdan con la literatura, que han reportado que a mayores temperaturas se reduce la concentración de Chl-a en el Golfo de California (Heras et al, 2019). A pesar de que Yelapa presentó un mayor número de anomalías positivas de TSM (26) que Espíritu Santo (19), este último presentó valores anómalos positivos con mayor amplitud (mayores a dos desviaciones estándar) en comparación con Yelapa. Sin embargo, se tiene que considerar que, tanto Yelapa como Espíritu Santo, presentaron máximos similares de temperatura.

Yelapa presentó valores anómalos negativos de mayor amplitud (hasta tres desviaciones estándar) y mayor frecuencia de anomalías (2.8 por año). Sitios como Yelapa, que reciben descargas de agua residual y actividades antropogénicas comprometen a las comunidades coralinas a un estrés constante, limitando su desarrollo. Sin embargo, el ecosistema en Espíritu Santo se vuelve más susceptible a la variabilidad ambiental, reduciendo su resiliencia en comparación con Yelapa. Previamente, Calderón-Aguilera y colaboradores (2022), sugiriendo que la madurez de los sistemas puede llevarlos a ser más resistentes ante perturbaciones, pero menos resilientes al perder grupos funcionales. Estudios en el Océano Pacífico Sur (Fox et al, 2021), han abordado el efecto del estrés térmico causado por olas de calor marinas en comunidades coralinas, concluyendo que a pesar de que existe un claro declive en la cobertura, la tasa de mortalidad no sigue una tendencia esperada ante el estrés térmico e incluso presenta un aumento en los

umbrales de tolerancia de ciertas especies (Fox et al, 2021). Se concluye que la susceptibilidad a la perturbación es menor en Yelapa, a pesar de contar con menor resistencia, ya que tiene mayor frecuencia de anomalías ambientales (TSM y Chl-a) que en Espíritu Santo (Fig. 11, inciso b)).

4.3 Capacidad de recuperación

Hughes y colaboradores (2010), defienden la importancia de prevenir el cambio de identidad (compuesto por elementos biológicos y procesos que sostienen al sistema) para conservar sus servicios y funciones. La composición de la comunidad brinda información de los procesos que la moldean y que pueden contribuir a prevenir el cambio de fase (Hughes et al, 2010). Proponemos estudiar paralelamente procesos como la herbivoría, que nos permiten estimar de manera indirecta las interacciones a las que están sujetas las comunidades coralinas y su respuesta ante perturbaciones como la variabilidad climática.

Se utilizó la biomasa de los organismos para estimar el papel que desempeñan en un sistema (Perusquia Ardon, 2022). En Espíritu Santo, las especies de peces que presentaron mayor biomasa durante los dos años de estudio (2021-2022) fueron *Prionurus laticlavus* (2491.62 g/m²), *Holacanthus passer* (240.40 g/m²) y *Abudefduf troschelii* (115.74 g/m²). Estos resultados concuerdan con los estudios previos realizados en la zona tal como señala Perusquia Ardon en el 2022, resaltando que estas especies son de interés comercial. Sin embargo, la comunidad de erizos presentó una menor biomasa que en Yelapa, esto sugiere que el papel de control algal recae en la comunidad de peces. Otros autores explican que existe una preferencia de estos invertebrados por sustrato coralino (Guzmán, 2009), lo que explicaría su baja abundancia relativa con la baja cobertura coralina reportada en estos particulares puntos de muestreo en Espíritu Santo.

Por otra parte, en Yelapa, las especies de peces con mayor biomasa registradas fueron *Microlepidotus brevipinnis* (155.71g/m²) y *Prionurus laticlavus* (112.67 g/m²), esta última especie concordando con los resultados de estudios previos del género, con la especie *Prionurus punctatus* (114.210 gr/m²) (Montalvo, 2023) en zonas dentro de Bahía Banderas (Islas Marietas).

Los índices ecológicos muestran que la diversidad de especies de peces herbívoros es moderadamente alta en ambos sitios, sin embargo, en Yelapa es ligeramente mayor. En Espíritu Santo, *Prionurus laticlavus* representa al 46% de la abundancia relativa y tiene la mayor aportación de biomasa. Mientras que en Yelapa, dos especies representan a casi el 50% de la abundancia relativa (*Abudefduf troschelii* y *Prionurus*

laticlavus, 24% y 20% respectivamente), pero no son los mayores aportadores de biomasa (11 g/m² y 112 g/m² respectivamente), pues, *Microlepidotus brevipinnis* contribuye con el 18% de abundancia relativa con 155 g/m². Finalmente, concluimos que el índice de equidad de Pielou, nos indica que en Yelapa existe una mayor equidad de especies, pero mayor dominancia, lo que podría reducir la diversidad de respuesta ante el estrés.

La comunidad de erizos en Yelapa, fue significativamente mayor en biomasa a la de Espíritu santo, a pesar de contar con un número similar de individuos de invertebrados (3,102 y 3,176 respectivamente). En ambos sitios de estudio, la especie *Eucidaris thouarsii*, fue la especie de erizo más común, lo cual puede indicar la importancia de su papel en la estructura del sistema. Este resultado respalda la literatura, siendo esta una de las especies que se comparte en el Pacífico Mexicano con en el Golfo de California (Solís-Marín et al, 2014).

Los índices ecológicos de la comunidad de erizos indican que Espíritu Santo presenta una mayor diversidad de especies de erizos, mientras que Yelapa tiene una dominancia de ciertas especies como *Eucidaris thouarsii* (67% con 230 g/m²). El índice de equitatividad de Pielou muestra una distribución más uniforme en la comunidad de erizos de Espíritu Santo en comparación con la de Yelapa. Podemos inferir que el control algal por parte de erizos recae principalmente en *Eucidaris thouarsii* en la comunidad de Yelapa. Finalmente, es importante considerar que en Yelapa la pesca no está restringida, lo que podría ejercer presión sobre los peces depredadores y a su vez, beneficiar indirectamente la comunidad de invertebrados.

Previamente, Stier y Osenberg (2024), han argumentado la importancia de incorporar diversidad de invertebrados y su papel en la resiliencia de las colonias coralinas y los organismos asociados a ellas. Además de peces dentro del gremio seleccionado, futuros estudios deberán integrar pequeños invertebrados asociados a las comunidades coralinas ya que son potencialmente una aportación a la resiliencia de la comunidad a pequeña escala (Stier y Osenberg, 2024). La capacidad de recuperación demostró que las especies seleccionadas para la herbívoría presentan mayor biomasa en Espíritu Santo, fortaleciendo su capacidad de recuperación ante la competencia alga-coral, en comparación a Yelapa (Fig. 11, inciso c)).

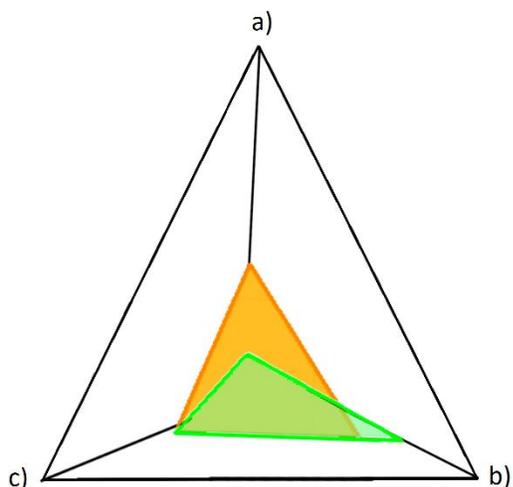


Figura 11. Modelo tridimensional representativo de un ecosistema resiliente. Triángulo naranja representa a Espíritu Santo. Triángulo verde representa a Yelapa

El modelo tridimensional (Fig.10), nos permite apreciar la relevancia de la integración multidimensional de este concepto. La valoración de una comunidad con alta resistencia (inciso a), permitirá valorar la capacidad de hacerle frente a perturbaciones ambientales sin comprometer su estructura y funcionalidad como el caso del PNZMAES. Espíritu Santo contó con mayor funcionalidad en comparación con Yelapa. Mientras que la susceptibilidad a la perturbación (Fig.10, inciso b) nos permite considerar la variabilidad ambiental a la que las comunidades se han visto sujetas en un periodo de tiempo, permitiendo apreciar las condiciones en las que se han desarrollado. En el caso de Yelapa, se observó una menor susceptibilidad al presentar una mayor frecuencia de anomalías ambientales sugiriendo que la comunidad coralina del sitio se encuentra mejor adaptada y menos sensible a condiciones ambientales. Esta variable permite considerar un umbral ante factores estresantes extremos. Finalmente, la capacidad de recuperación (Fig.10, inciso c), permite estimar proxys de interacciones que juegan papeles clave para la salud de la comunidad sujeta de estudio. En el particular caso de las comunidades coralinas, el proceso de herbivoría es clave para su desarrollo. El PNZMAES mostró una distribución equitativa de especies más baja en comparación a Yelapa, sin embargo, presentó mayor capacidad de recuperación al contar con mayor biomasa en organismos con tendencia a la herbivoría.

A medida que integramos más variables en un sistema complejo como lo son las comunidades coralinas, las variables de respuesta a perturbaciones se vuelven más compleja de interpretar. La resiliencia al ser una propiedad emergente no puede ser simplificada o estimada como una variable aislada, si no, que debe considerar componentes dentro del sistema que interactúan entre sí. Un ecosistema puede presentar una

alta resistencia, pero ser susceptible a las perturbaciones, volviéndolo menos resiliente a largo plazo de no contar con una adecuada capacidad de recuperación. En conclusión, la multidimensionalidad permite una mejor comprensión de cómo un sistema responde ante las perturbaciones. Esta aproximación nos permite llevar a cabo una mejor gestión y toma de decisiones para la conservación de manera efectiva con el fin de optimizar la resiliencia en zonas clave.

Capítulo 5. Conclusiones

El uso del concepto de resiliencia se ha extendido en ecología como la habilidad del ecosistema para regresar a un estado previo a la perturbación. Sin embargo, se debe enfatizar en la necesidad de integrar su multidimensionalidad (Le Polain de Waroux, 2021). En esta investigación se exploró una primera aproximación de las variables necesarias para interpretar este concepto en un nuevo modelo teórico para su futura interpretación cuantitativa.

A pesar de que el uso del IFA para la estimación de resistencia brindó información clave para entender la función de las comunidades coralinas (Navarrete-Torices et al, 2023), este índice debe ser complementario a un análisis más profundo de la variable de resistencia en nuestra interpretación de la resiliencia. Además del IFA, la elección de rasgos de las especies de coral debe ser considerado en futuros análisis, para comprender mejor la resistencia de la comunidad. Los rasgos deben ser en función de proxys que mejoren la resistencia de la comunidad ante la perturbación ambiental, por ejemplo, la morfología y fecundidad de la colonia (Carturan et al., 2022) o densidad del esqueleto. Se concluye que Espíritu Santo presentaría características de una comunidad más resiliente que Yelapa en cuestión de resistencia.

La frecuencia de anomalías climáticas, nos permite evaluar la relación entre las comunidades y el estrés ambiental al que se han visto expuestas a desarrollarse. Proponemos que, ante una frecuencia e intensidad moderada, los sistemas que componen las comunidades coralinas pueden disminuir su susceptibilidad al cambio ambiental. Concluimos que Espíritu Santo a pesar de contar con mayor resistencia, su comunidad coralina es más susceptible a las perturbaciones ambientales (TSM y Chl-a) al contar con menor número de anomalías que Yelapa.

Los resultados del análisis de la abundancia relativa y la biomasa de los organismos con tendencia a la herbivoría como proxy de la capacidad de recuperación, sugiere que, aunque Yelapa presente una mayor abundancia de invertebrados que funjan con el rol de control algal, su biomasa es menor a la biomasa de peces herbívoros en Espíritu Santo. Futuros estudios, deberán estimar la biomasa de herbívoros con respecto a la cobertura algal. Concluimos que debido a que Espíritu Santo presentó una mayor biomasa de peces herbívoros o con tendencia a la herbivoría, tiene mayor capacidad de recuperación ante el fenómeno de cambio de fase (alga-coral) en comparación a Yelapa.

Finalmente, podemos determinar que, bajo los proxys seleccionados para la presente reinterpretación del modelo conceptual de la resiliencia, la comunidad coralina Espíritu Santo en La Paz, es más resiliente que Yelapa en Bahía Banderas (Fig. 10).

Literatura citada

- Alvarado, J. J., Reyes-Bonilla, H., & Benítez-Villalobos, F. (2015). Diadema mexicanum, erizo de mar clave en los arrecifes coralinos del Pacífico Tropical Oriental: lo que sabemos y perspectivas futuras (Diadematoida: Diadematidae). *Revista de Biología Tropical*, 63(Suppl. 2), 135-157. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i2.23140>
- Álvarez Borrego, S., MüllerKarger, F. E., ZuriaJordan, I. L., & Santamariadel Ángel, E. (1995). Estimación de biomasa fitoplanctónica, derivada de datos de satélite, frente a Baja California Sur. *Ciencias Marinas*, 21(3), 265-280. <https://www.redalyc.org/pdf/480/48021302.pdf>
- Diario Oficial de la Federación. (2007). Diario Oficial de la Federación. Acuerdo de 10 de mayo. Declara "Área natural protegida, con la categoría de Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Complejo de Espíritu Santo ubicado en el Golfo de California, frente a las costas del Municipio de La Paz, Baja California Sur." México D.F. https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4987303&fecha=10/05/2007#gsc.tab=0
- Barshis, D. J., Ladner, J. T., Oliver, T. A., & Palumbi, S. R. (2013). Genomic basis for coral resilience to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(4), 1387-1392. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210224110>
- Bates, A., Cooke, R., Duncan, M., Edgar, G., Bruno, J., Benedetti-Cecchi, L., Côté, I., Lefcheck, J., Costello, M., Barrett, N., Bird, T., Fenberg, P. Y., & Stuart-Smith, R. (2019). Climate resilience in marine protected areas and the 'protection paradox'. *Biological Conservation*, 236, 305-314. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.005>
- Bernal, G., Ripa, P., & Herguera, J. (2001). Variabilidad oceanográfica y climática en el bajo Golfo de California: Influencias del trópico y Pacífico norte. *Ciencias Marinas*, 27(4), 595-617. <https://doi.org/10.7773/cm.v27i4.498>
- Biggs, C. R., L. A. Yeager, D. G. Bolser, C. Bonsell, A. M. Dichiera, Z. Hou, S. R. Keyser, A. J. Khursigara, K. Lu, A. F. Muth, B. Negrete Jr., and B. E. Erisman. (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere* 11(7):e03184. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>
- Bongaerts, P., Ridgway, T., Sampayo, E. M. & Hoegh-Guldberg, O. (2010). Assessing the 'deep reef refugia' hypothesis: focus on Caribbean reefs. *Coral reefs*, 29, 309-327. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0581-x>
- Bruno, J., Côté, I. & Toth, L. (2019). Climate Change, Coral Loss, and the Curious Case of the Parrotfish Paradigm: Why Don't Marine Protected Areas Improve Reef Resilience? *Annual Review of Marine Science*. 11. 307-334. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010318-095300>
- Cabral-Tena, R., López-Pérez, A., Álvarez-Filip, L., González-Barrios, F., Calderón-Aguilera, L., & Aparicio-Cid, C. (2020). Functional potential of coral assemblages along a typical Eastern Tropical Pacific reef tract. *Ecological Indicators*, 119, 106795 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106795>
- Calderón-Aguilera, L., Reyes-Bonilla, H. & Carriquiry, J. (2007). El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el océano: *Estudios en el Pacífico mexicano. En Carbono en ecosistemas acuáticos de México* (pp. 215-226).

<https://www.researchgate.net/publication/305113945> El papel de los arrecifes coralinos en el flujo de carbono en el oceano estudios en el Pacifico mexicano

- Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Morzaria-Luna, H. N., Perusquía-Ardón, J. C., Olán-González, M., & Méndez-Martínez, M. F. (2022). Trophic architecture as a predictor of ecosystem resilience and resistance in the eastern Pacific. *Progress in Oceanography*, 209, 102922. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102922>
- Carilli, J. E., Norris, R. D., Black, B. A., Walsh, S. M., & McField, M. (2009). Local stressors reduce coral resilience to bleaching. *PLoS ONE*, 4(6), e6324. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006324>
- Carturan, B. S., Parrott, L., & Pither, J. (2022). Functional richness and resilience in coral reef communities. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 780406. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.780406>
- Castañeda Rivero, F.R. 2017. *Ecología funcional de los ensamblajes de macroinvertebrados epibentónicos en el norte del golfo de California*. [Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. https://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/bitstream/1007/1621/1/tesis_Casta%20B1eda_Rivero_Francisco_Rub%20A9n_15_nov_2017.pdf
- Cepeda-Morales, J., Romero-Bañuelos, C., Rivera Caicedo, J., Hernández-Vásquez, F., Inda-Díaz, E., & Hernández-Almeida, O. (2017). Variabilidad estacional de clorofila y temperatura superficial del mar satelital en la plataforma continental de Nayarit, México. *Revista Bio Ciencias*. 4. 1-17. <https://doi.org/10.15741/revbio.04.06.07>
- CONANP-SEMARNAT. 2014. *Programa de Manejo Parque Nacional exclusivamente a zona marina del Archipiélago de Espiritu Santo. México*. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/141_libro_pm.pdf
- Crabbe, M. J. (2008). Climate change, global warming and coral reefs: Modelling the effects of temperature. *Computational Biology and Chemistry*, 32(5), 311-314. <https://doi.org/10.1016/j.compbiolchem.2008.04.001>
- Cupul Magaña, A. L., & Reyes Vera Montes de Oca, E. A. (2007). *Estructura de las comunidades coralinas hermatípticas de la zona sur de Bahía de Banderas, Jalisco*. [Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma de Nayarit.] <http://dspace.uan.mx:8080/jspui/handle/123456789/1432>
- De Battisti, D. (2021). The resilience of coastal ecosystems: A functional trait-based perspective. *Journal of Ecology*. 109(4), 1305–1319. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13641>
- De Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T. C., Götzenberger, L., Moretti, M., & Berg, M. P. (2021). *In Handbook of Trait-Based Ecology: From Theory to R Tools* (pp. iii–iii). title-page, Cambridge: Cambridge University Press
- Durán, A. & Claro, R. (2009). Actividad alimentaria de los peces herbívoros y su impacto en arrecifes con diferente nivel de degradación antrópica. *Biología Tropical*, 57(3), 687-697. http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442009000300018&lng=en&tlng=es.
- Ferrario, F., Beck, M. W., Storlazzi, C. D., Micheli, F., Shepard, C. C., & Airoldi, L. (2014). The effectiveness of coral reefs for coastal hazard risk reduction and adaptation. *Nature Communications*, 5, 3794.

<https://doi.org/10.1038/ncomms4794>

- Filonov, A. E., & Trasviña, A. (2000). Internal waves on the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50, 531–548. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0583>
- Fisher, W. S. (2022). Skeletal growth capacity as a measure of coral species and community resilience. *Ecological Indicators*, 142, 109208. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109208>
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., & Rockström, J. (2010). Resilience thinking: Integrating resilience, adaptability and transformability. *Ecology and Society*, 15. <https://doi.org/10.5751/ES-03610-150420>
- Fox, M. D., Cohen, A. L., Rotjan, R. D., Mangubhai, S., Sandin, S. A., Smith, J. E., Thorrold, S. R., Dissly, L., Mollica, N. R., & Obura, D. (2021). Increasing coral reef resilience through successive marine heatwaves. *Geophysical Research Letters*, 48(18), e2021GL094128. <https://doi.org/10.1029/2021GL094128>
- Gillette, G. M., Camp, E. F., Edmondson, J., Booth, D. J., Scott, R. I., & Suggett, D. J. (2023). Fish-based herbivory and the natural maintenance of algal fouling on coral nurseries used across the Great Barrier Reef. *PREPRINT*. Research Square <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3740153/v1>
- Glynn, P. W., & Colgan, M. W. (1992). Sporadic disturbances in fluctuating coral reef environments: El Niño and coral reef development in the Eastern Pacific. *American Zoologist*, 32, 707–718. <https://www.jstor.org/stable/3883651>
- Glynn, P. W. (1996). Coral reef bleaching: Facts, hypotheses and implications. *Global Change Biology*, 2(6), 495–509. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.1996.tb00063.x>
- González-Barríos, F. J., & Alvarez-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-Luna, C., Filonov, A., Mireles, O., & Tereshchenko, I. (2019). Análisis espectral y dispersión superficial de detritos suspendidos en la Bahía de Banderas mediante imágenes de satélite. *Revista Cartográfica*, 98, 223–237.
- Gregor, J., & Marsálek, B. (2004). Freshwater phytoplankton quantification by chlorophyll a: A comparative study of in vitro, in vivo and in situ methods. *Water Research*, 38, 517–522. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2003.10.033>
- Guzmán Méndez, I. (2009). *Estructura de las asociaciones de algunos invertebrados del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México* [Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional]. <https://www.repositoriodigital.ipn.mx/bitstream/123456789/13687/1/guzmanme1.pdf>
- Haddad, N. M., Holyoak, M., Mata, T. M., Davies, K. F., Melbourne, B. A., & Preston, K. (2008). Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity. *Ecology Letters*, 11, 348–356. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01149.x>
- Halfar, J., Godinez, L., Mutti, M., Valdez-Holguín, J., & Borges, J. (2006). Carbonates calibrated against oceanographic parameters along a latitudinal transect in the Gulf of California, Mexico.

- Sedimentology*, 53, 297–320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3091.2005.00766.x>
- Heras-Sánchez, M. del C., Valdez-Holguín, J. E., Garatuza-Payán, J., Cisneros-Mata, M. Á., Díaz-Tenorio, L. M., Robles-Morua, A., & Hazas-Izquierdo, R. G. (2019). Regiones del Golfo de California determinadas por la distribución de la temperatura superficial del mar y la concentración de clorofila-A. *Biotecnia*, 21(1), 13–21. <https://doi.org/10.18633/biotecnia.v21i1.808>
- Hermosillo-Núñez, B. B., Calderón-Aguilera, L. E., Rodríguez-Zaragoza, F. A., & Cupul-Magaña, A. L. (2023). Trophic network structure and dynamics simulations of the rocky-reef ecosystem of Yelapa, Mexican Pacific. *Hidrobiológica*, 33(2), 157-167. <https://doi.org/10.24275/kseb2540>
- Herrera Escalante, T. (2011). *Potencial bioerosivo de Diadema mexicanum (Echinodermata: Echinoidea) en cuatro arrecifes del Pacífico Mexicano* [Tesis de Maestría, Instituto Politécnico Nacional]. <https://tesis.ipn.mx/bitstream/handle/123456789/19359/herrerae2.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Hijar, G., Bonilla, C., Munayco, C. V., Gutiérrez, E. L., & Ramos, W. (2016). Fenómeno El Niño y desastres naturales: intervenciones en salud pública para la preparación y respuesta. *Revista Peruana de Medicina Experimental y Salud Pública*, 33(2), 300-310. <https://doi.org/10.17843/rpmesp.2016.332.2205>
- Hoegh-Guldberg, O. (2014). Coral reef sustainability through adaptation: Glimmer of hope or persistent mirage? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7, 127-133. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.01.005>
- Hoegh-Guldberg, O., Poloczanska, E. S., Skirving, W., & Dove, S. (2017). Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. *Frontiers in Marine Science*, 4, Article 158. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00158>
- Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4(1), 1-23. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>
- Hughes, T. P., Graham, N. A., Jackson, J. B., Mumby, P. J., & Steneck, R. S. (2010). Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in ecology & evolution*, 25(11), 633-642. [10.1016/j.tree.2010.07.011](https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.07.011)
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., et al. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373-377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>
- Iglesias Prieto, R., Reyes Bonilla, H., & Riosmena Rodríguez, R. (2003). Effects of 1997-1998 ENSO on coral reef communities in the Gulf of California, Mexico. *Geofísica Internacional*, 42(3), 467-471. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jiménez-Pérez, L. C. (2016). Copepod community structure in Bahía de Banderas during the 2008-2009 La Niña and their transition to the 2009-2010 El Niño. *Revista Bio Ciencias*, 4(2), 82-103. <http://editorial.uan.edu.mx/BIOCIENCIAS/article/view/173/255>
- Le Polain de Waroux, Y., Carignan, M.-C., Del Giorgio, O., Díaz, L., Enrico, L., Jaureguiberry, P., Lipoma, M. L., Mazzini, F., & Díaz, S. (2021). How do we study resilience? A systematic review. *Environmental Research Letters*, 16(10), 103004. <https://doi.org/10.1002/pan3.10603>

- López-Jiménez, I. T., Flórez-Leiva, L., & Quan-Young, L. I. (2020). Influencia de la herbivoría sobre la interacción alga-coral en un arrecife coralino de bahía Capurganá, Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 68(3), 729-742. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v68i3.38760>
- Lough, J. M., & Cantin, N. E. (2014). Perspectives on massive coral growth rates in a changing ocean. *The Biological Bulletin*, 226(3), 187-202. <https://doi.org/10.1086/BBLv226n3p187>
- McClanahan, T. R., Donner, S. D., Maynard, J. A., MacNeil, M. A., Graham, N. A. J., Maina, J., Baker, A. C., Alemu, J. B., Beger, M., Campbell, S. J., Darling, E. S., Eakin, C. M., Heron, S. F., Jupiter, S. D., Lundquist, C. J., McLeod, E., Mumby, P. J., Paddock, M. J., Selig, E. R., & van Woesik, R. (2012). Prioritizing key resilience indicators to support coral reef management in a changing climate. *PLoS ONE*, 7(8), e42884. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0042884>
- McClain, C. R. (2009). A decade of satellite ocean color observations. *Annual Review of Marine Science*, 1, 19-42. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163650>
- McCulloch, M., Falter, J., Trotter, J., & Montagna, P. (2012). Coral resilience to ocean acidification and global warming through pH up-regulation. *Nature Climate Change*, 2(8), 623-627. <https://doi.org/10.1038/nclimate1544>
- McManus, J., & Polsenberg, J. (2004). Coral-algal phase shifts on coral reefs: Ecological and environmental aspects. *Progress in Oceanography*, 60(3), 263-279. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2004.02.014>
- Moberg, F., & Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, 29(2), 215-233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9)
- Montalvo Jaramillo, L. M. (2023). *La funcionalidad física arrecifal, indicador de la diversidad funcional en ensamblajes de peces de arrecifes en el Parque Nacional Islas Marietas, Nayarit, México*. [Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3964>
- Mora, C., Graham, N. A. J., & Nystrom, M. (2016). Ecological limitations to the resilience of coral reefs. *Coral Reefs*, 35(4), 1271-1280. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1479-z>
- Morales-Domínguez, E., Álvarez-Sánchez, L. F., & Calderón-Aguilera, L. E. (2023). Variabilidad espacio-temporal de la zona eufótica en Bahía de Banderas. *Hidrobiológica*, 33(2), 211-222. <https://doi.org/10.24275/rzpr6531>
- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167-177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>
- Mumby, P. J., & Hastings, A. (2008). The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 854-862. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01459.x>
- Muñiz-Anguiano, D., Verduzco-Zapata, M., & Liñán-Cabello, M. A. (2017). Factores asociados a la respuesta de *Pocillopora* spp. (Anthozoa: Scleractinia) durante un proceso de restauración en la costa del Pacífico mexicano. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 52(2), 299-310. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572017000200009>

- Muñoz Alfaro, A. (2023). *Evaluación de los cambios en la funcionalidad física en los arrecifes de coral del Parque Nacional Islas Marietas a partir de los esfuerzos de restauración activa llevados a cabo durante 2014-2021* [Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California.] <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3942>
- Muñoz-Alfaro, A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Cupul-Magaña, A. L., Tortolero-Langarica, J. de J. A., & Cabral-Tena, R. A. (2023). Evaluación de la restauración activa mediante el índice de función arrecifal en arrecifes del Parque Nacional Islas Marietas. *Hidrobiológica*, 33(2), 127-137. <https://doi.org/10.24275/qdkw4636>
- 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]. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3986>
- Navarrete-Torices, C. R., Reyes-Bonilla, H., & Cabral-Tena, R. A. (2023). Descripción de la funcionalidad física en los arrecifes de coral de Isla Espíritu Santo, La Paz, Baja California Sur. *Hidrobiológica*, 33(2), 191-200. <https://doi.org/10.24275/rhdh7182>
- NOAA Climate.gov. (2009, agosto 30). Climate variability: Southern Oscillation Index. NOAA. <https://www.climate.gov/news-features/understanding-climate/climate-variability-southern-oscillation-index>
- Nyström, M., & Folke, C. (2001). Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*, 4(5), 406–417. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0019-y>
- Nyström, M. (2006). Redundancy and response diversity of functional groups: Implications for the resilience of coral reefs. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 35(1), 30-35. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-35.1.30>
- O'Leary, J. K., Micheli, F., Airoidi, L., Boch, C., De Leo, G., Elahi, R., Ferretti, F., Graham, N. A. J., Litvin, S. Y., Low, N. H., & others. (2017). The resilience of marine ecosystems to climatic disturbances. *BioScience*, 67(3), 208–220. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw161>
- Oliver, T. H., Heard, M. S., Isaac, N. J. B., Roy, D. B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C. D. L., Petchey, O. L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, K. B., Mace, G. M., Martín-López, B., Woodcock, B. A., & Bullock, J. M. (2015). Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(11), 673-684. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.009>
- Olivier, D., Reyes-Bonilla, H., & Saldívar-Lucio, R. (2022). Multidecadal changes in fish composition and traits diversity in a marine park in the Gulf of California. *Biodiversity and Conservation*, 31. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02484-9>
- Pabón Caicedo, J. D., & Montealegre Bocanegra, J. E. (2017). *Los fenómenos de El Niño y de La Niña, su efecto climático e impactos socioeconómicos*. Bogotá: Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. <https://repositorio.accefyn.org.co/handle/001/113>
- Perera-Valderrama, S., Caballero, H., Santamaría-del-Angel, E., Alvarez-Filip, L., Reyes-Bonilla, H., Cerdeira-Estrada, S., Martell Dubois, R., Rosique-de la Cruz, L., Alva, C., Francisco, V., & Ressler, R. (2020). Capítulo II: Arrecifes coralinos. En S. Perera-Valderrama, S. Cerdeira-Estrada, R. Martell-Dubois, L.

- Rosique-de la Cruz, H. Caballero-Aragón, & R. Ressler (Eds.), *Protocolos de monitoreo de la biodiversidad marina en áreas naturales protegidas del Caribe Mexicano* (pp. 31–79). CONABIO. https://www.researchgate.net/publication/351288104_CAPITULO_II-_Arrecifes_coralinos En Perera-Valderrama S Cerdeira-Estrada S Martell-Dubois R Rosique-de la Cruz LO Caballero-Aragon H Ressler R 2020 *Protocolos de Monitoreo de la Biodiversidad Marina en*
- Perusquía Ardón, J. C. (2022). *Análisis de la resistencia de peces arrecifales en el Archipiélago de Espíritu Santo, Baja California Sur, México* [Tesis de Maestría en Ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California]. <http://cicese.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1007/3773>
- Picado, A., Álvarez, I., Vaz, N., & Dias, J. M. (2013). Chlorophyll concentration along the northwestern coast of the Iberian Peninsula vs. atmosphere-ocean-land conditions. En D. C. Conley, G. Masselink, P. E. Russell, & T. J. O'Hare (Eds.), *Proceedings of the 12th International Coastal Symposium* (Plymouth, England) (*Journal of Coastal Research*, Special Issue No. 65, pp. 2047-2052). https://la.cesam.ua.pt/artigos/JDIAS/JCR2013_Chlorophyll_concentration.pdf
- Pielou, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13(1), 131–144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- Pimm, S. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321-326. <https://doi.org/10.1038/307321a0>
- Plata, L., & Filonov, A. (2007). Marea interna en la parte noroeste de la Bahía de Banderas, México. *Ciencias Marinas*, 33(2), 197-215. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S018538802007000200007&lng=es&tlng=es
- Rendón Contreras, H. J., Dachary, A., & Chavoya Gama, J. I. (2016). Transporte y sustentabilidad: La Bahía de Banderas, México. *Revista Turydes: Turismo y Desarrollo*, 21, diciembre. <http://www.eumed.net/rev/turydes/21/banderas.html>
- Reyes-Bonilla, H. (1993). Coral reef bleaching at Cabo Pulmo Reef, Gulf of California, México. *Bulletin of Marine Science*, 52(2), 832-837. https://www.researchgate.net/publication/262899716_1987_Coral_Reef_Bleaching_at_Cabo_Pulmo_Reef_Gulf_of_California_Mexico
- Reyes-Bonilla H. 2003. Coral Reefs of the Pacific Coast of Mexico. *Latin American Coral Reefs*, 331 pp. DOI:[10.1016/B978-044451388-5/50015-1](https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50015-1)
- Reyes Bonilla H.; Herrero Pérezrul D.; Weaver A. y Sánchez Alcántara I. 2007. Línea base de información biofísica de Espíritu Santo. En: Sociedad de Historia Natural Niparájá A.C. *Pescando información en Espíritu Santo: Generación de información socioeconómica de gobernabilidad y biofísica*. 10p. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/141_libro_pm.pdf
- Riedy, C. (2016). Climate change. In *Wiley Encyclopedia of Energy*, 1–10. <https://doi.org/10.1002/9781405165518.wbeos0737>
- Riegl, B., Bruckner, A., Coles, S., Renaud, P., & Dodge, R. (2009). Coral reefs. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162, 136-146. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04493.x>

- Rocha-Díaz, F. A., Monreal-Gómez, M. A., Coria-Monter, E., Salas-de-León, D. A., & Durán-Campos, E. (2022). Seasonal variability in copepod biomass in a cyclonic eddy in the Bay of La Paz, southern Gulf of California, Mexico. *Ciencias Marinas*, 48, e3167. <https://doi.org/10.7773/cm.y2022.3167>
- Roberts, C., Reynolds, J., Côté, I., & Hawkins, J. (2006). Redesigning coral reef conservation. *Cambridge University Press* <https://doi.org/10.1017/CBO9780511804472.019>
- Rodríguez-Troncoso, A. P., & Tortolero-Langarica, J. J. A. (2015). *Corales: Organismos base constructores de los ecosistemas arrecifales*. En J. L. Cifuentes Lemus & F. G. Cupul-Magaña. Temas sobre investigaciones costeras (pp. 34-55). Universidad de Guadalajara. https://www.researchgate.net/publication/268078100_Capitulo_3_Corales_Organismos_base_constructores_de_los_ecosistemas_arrecifales
- Shannon, C. E., & Weaver, W. (1949). *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press. https://pure.mpg.de/rest/items/item_2383164_3/component/file_2383163/content
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163(4148), 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., & Honey-Escandón, M. (2020). Biodiversidad de equinodermos (Echinodermata) en México [Biodiversity of echinoderms (Echinodermata) in Mexico]. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91(1), 31805. <https://doi.org/10.7550/rmb.31805>
- Stier, A. C., & Osenberg, C. W. (2024). How fishes and invertebrates impact coral resilience. *Current Biology*, 34(13), R613-R615. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.05.071>
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Torrez Ortiz, M. (2013). *Estudios ex situ de productividad primaria en corales hermatípicos, Porites panamensis, Verrill 1866, y Pocillopora capitata, Verrill, 1864, en la costa de Jalisco* [Tesis de licenciatura, Universidad de Guadalajara. Repositorio institucional CUCBA de la Universidad de Guadalajara]. http://repositorio.cucba.udg.mx:8080/xmlui/bitstream/handle/123456789/5591/Torres_Ortiz_Mariel.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Villanueva-Fragoso, S., Ponce-Vélez, G., García, C., & Presa, J. (2010). *Vulnerabilidad de la zona costera*. En A. V. Botello, S. Villanueva-Fragoso, J. Gutiérrez, & J. L. Rojas Galaviz, Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante el cambio climático (pp. 37-72). SEMARNAT-INE, UNAM-ICMyL, Universidad Autónoma de Campeche. <https://www.redicomar.com/wp-content/uploads/2018/10/Vulnerabilidad-de-las-Zonas-Costeras-de-Latinoame%CC%81rica-al-Cambio-Clima%CC%81tico.pdf>
- Veron, J. E. N. (1995). *Corals in space and time: The biogeography and evolution of the Scleractinia*. Southwood Press. 321 pp. Ithaca, London: Cornell University Press (Comstock). <https://archive.org/details/coralsinspacetim0000vero/page/n9/mode/2up>
- West, J. M., & Salm, R. V. (2003). Resistance and resilience to coral bleaching: Implications for coral reef conservation and management. *Conservation Biology*, 17(4), 956-967. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02055.x>