

Tesis defendida por
Georgina Ramírez Ortiz
y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Director del Comité

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Miembro del Comité

M.C. Vicente Ferreira Bartrina

Miembro del Comité

Dra. María Tereza Cavazos Pérez

Miembro del Comité

Dra. María Lucila del Carmen Lares

Reyes

Coordinador Programa de Posgrado
en Ecología Marina

Dr. Jesús Favela Vara

Director de la Dirección de Estudios
de Posgrado

Diciembre del 2013

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA



PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA

Evaluación de la redundancia y resiliencia ecológica en arrecifes coralinos del Pacífico
Oriental Tropical a través del análisis de la diversidad funcional de peces y
macroinvertebrados

Que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestra en Ciencias en Ecología Marina

Presenta:
Georgina Ramírez Ortiz.

Ensenada, Baja California, México

2013

Resumen de la tesis de Georgina Ramírez Ortiz, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestra en Ciencias en Ecología Marina.

Evaluación de la redundancia y resiliencia ecológica en arrecifes coralinos del Pacífico Oriental Tropical a través del análisis de la diversidad funcional de peces y macroinvertebrados

Resumen aprobado por:



Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

El objetivo del presente trabajo fue estimar el grado de redundancia ecológica en ecosistemas arrecifales del Pacífico Oriental Tropical (POT) a través del análisis de la diversidad funcional de peces y macroinvertebrados. Se realizaron censos visuales de peces y macroinvertebrados (transectos de banda) en 18 localidades del POT (26.5°N a 0.5°N) entre 2007 y 2013, pertenecientes a cuatro provincias biogeográficas: Cortés, Mexicana, Islas oceánicas y Panámica. Las 257 especies de peces y macroinvertebrados registradas, fueron agrupadas con base en el nivel trófico, talla máxima, morfología y taxonomía, resultando en la formación de 27 grupos morfo-funcionales (GMF). Se calculó la riqueza, biomasa, diversidad H' y uniformidad J' de GMF para cada localidad y para las cuatro provincias, y se realizaron análisis de ordenación (nMDS y dendrograma de agrupamiento) para determinar las asociaciones de las localidades con base en su composición de GMF. Se presentaron diferencias significativas en todos los índices ecológicos por localidad y por provincias ($p < 0.001$), destacando la Provincia de Cortés por su alta riqueza de GMF (6.61 ± 0.10 GMF/transecto) asociada a una mayor heterogeneidad de hábitat, así como la de Islas Oceánicas por las altas biomásas que presentó (594.02 ± 102.49 g/m²), debido a la presencia de GMF superiores (carnívoros de grandes tallas), probablemente derivadas de un menor esfuerzo pesquero por su lejanía a la costa. Los análisis de ordenación, mostraron la formación de dos grupos de islas que presentaron una estructura funcional de 'cintura de avispa' (altas biomásas de GMF superiores y GMF base, poca biomasa en GMF intermedios), mientras que el grupo de localidades continentales presentó una estructura funcional de tipo 'pirámide' (biomásas medias de GMF intermedios y alta de GMF base), con nula presencia de GMF superiores, atribuido a una mayor presión pesquera en esas zonas. Al relacionar la diversidad taxonómica con la diversidad de GMF, se determinó que en la región del POT hay redundancia funcional.

Palabras clave: **Grupos morfo-funcionales (GMF), nivel trófico, índices ecológicos, análisis de ordenación, extracción de biomasa.**

Abstract of the thesis presented by Georgina Ramírez Ortiz as a partial requirement to obtain the Master in Science degree in Marine Ecology.

Evaluation of redundancy and ecological resilience in the Eastern Tropical Pacific coral reefs through the analysis of the functional diversity of fishes and macroinvertebrates

Abstract approved by:



Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

The aim of this work was to estimate the ecological redundancy in reef ecosystems of the Eastern Tropical Pacific (ETP) through the analysis of functional diversity of fish and macroinvertebrates. Visual census were performed (band transects) in 18 locations of ETP (26.5°N to 0.5°N) between 2007-2013, from four biogeographic provinces: Cortés, Mexican, Panamic and Oceanic Islands. The 257 fish and macroinvertebrate species recorded were grouped based on trophic level, maximum size, morphology and taxonomy, resulting in the formation of 27 morpho-functional groups (GMF). Richness, biomass, diversity H' and evenness J' of GMF for each location and for the four provinces as well as management analyzes (nMDS and clustering dendrogram) to determine the associations of localities based on their composition of GMF were calculated. There were significant differences in all ecological indices by locality and by province ($P < 0.001$), outstanding the high richness of GMF (6.61 \pm 0.10 GMF/transect) of the Province of Cortez, possibly due to greater habitat heterogeneity, and high biomasses presented (594.02 \pm 102.49 g/m²) in the Ocean Islands, due to the presence of higher GMF (large sizes carnivores), probably resulting from a minor fishing effort due to their distance to mainland. Ordination analyzes showed the formation of two groups of islands that had a 'wasp waist' functional structure (high biomasses at higher GMF and lower GMF based and low biomass in intermediate GMF), whereas the continental localities group presented a pyramid-type functional structure (higher biomass at base GMF), with no presence of higher GMF, attributed to increased fishing pressure in these areas. By relating the taxonomic diversity to diversity of GMF, we determined that in the region there is functional redundancy.

Keywords: Morpho-functional groups (GMF), trophic level, ecological indexes, ordination analysis and biomass extraction.

Y aún prometes volver,
con la primera estrella
que eres tú al atardecer,
desde la barca viva
de tu exilio, donde el mar
y en donde nadie te vio regresar...

Fragmento de "Primer estrella de la tarde" (Delgadillo 1997).

A mis padres, siempre...

Agradecimientos

LOS PADRES

Aquí estamos de nuevo, una tesis más que es enteramente suya porque, ¿qué sería de mí si no tuviera unos padres como ustedes? Linda, mi ejemplo a seguir, ahora si te alcancé académicamente y aunque sé que aún no soy ni la mitad de lo excelente que eres como profesional y como persona, te reto para que sigamos este camino académico-perfeccionista que tanto nos gusta, juntas como siempre (a pesar de la distancia física). Jorge, gracias por tu apoyo incondicional, por compartirme ese tiempo libre que te ganaste a pulso después de tantos años de trabajo, por llevarme a lugares mágicos que hemos ido conociendo juntos en las “aventuras científicas del Pacífico” y por ser siempre, mi mejor compañero de viaje y de vida. Los amo infinitamente.

LOS ACADÉMICOS

A Luis Calderón, porque sé que no ha sido fácil lidiar con alguien como yo, pero siempre has estado ahí, paciente. Gracias por convencerme de venir a Ensenada, por dejarme desarrollar mi proyecto y apoyarme moral, académica y económicamente, por darme la oportunidad de ser tu ayudante académico, por presionarme para que terminara mi ciclo en tiempo y forma, pero sobre todo por la amistad que me has brindado, la cual de verdad valoro mucho.

A Héctor Reyes, porque siempre voy a ser tu hija académica y de verdad agradezco que me hayas “sacado del hoyo” en mis momentos de cruel desesperación, pero principalmente porque me has hecho crecer, tratándome cada día más como una colega y menos como una alumna.

A Tereza Cavazos y Vicente Ferreyra por las aportaciones a este trabajo, de verdad que no pude elegir un mejor comité y aunque siento que el tiempo que compartimos no fue suficiente para aprenderles todo lo que quisiera, me llevo lo mejor de ustedes.

A Luis Hernández, por sembrar esta idea que después se volvió vertiginosa. Por el apoyo académico, por creer en mí, por seguirme considerando en tus salidas de campo y en especial, por la amistad y confianza que me han brindado tú y Laurence.

A Graham Edgar por compartirme sus datos de Costa Rica, Colombia y Ecuador sin siquiera conocerme, por darme toda la información que me llevó a traspasar y replantear mis propios límites macroecológicos. Muchas gracias.

A los ictiólogos Arturo Bocos, Francisco Fernández, Ronald Zepeta, Lía Aguilar, Arturo Ramírez y al equinodermólogo Juan José Alvarado por su apoyo para resolver todas mis dudas, por su ayuda para aclarar mis ideas, por la información y conocimiento que me compartieron, pero sobre todo por creer en mí proyecto.

A todos mis maestros de CICESE que me inspiraron y me llenaron de nuevas ideas.

LOS DINEROS

A CONACYT, por la beca que me brindó para realizar mis estudios de maestría (# Registro 266599). Asimismo por la beca Apoyo para Investigadores Nacionales para el Fortalecimiento de Actividades de Tutoría y Asesoría de Estudiantes de Nivel Licenciatura (clave 104026), del cual derivaron algunos datos que fueron utilizados en esta tesis.

A los proyectos “Vulnerabilidad de los arrecifes coralinos de las costas mexicanas por efecto del cambio global y posibles consecuencias socio ambientales” (SEMARNAT-CONACYT 023390), “Inventario de corales pétreos, asteroideos, equinoideos y peces óseos de arrecifes de la costa de Jalisco, Colima y Michoacán” (CONABIO HJ026) otorgados a Luis Eduardo Calderón, “Inventario de la fauna arrecifal asociada al ecosistema de *Pocillopora* en el Pacífico Tropical mexicano” (CONABIO JF030) otorgado a Luis Hernández, e “Inventario de algas, corales pétreos, moluscos, crustáceos decápodos, equinodermos y peces de las islas de Revillagigedo, Colima, México” (CONABIO HJ017) otorgado a Héctor Reyes-Bonilla.

LOS CONTRIBUYENTES

Agradezco a los investigadores que participaron en la toma de datos de campo y a sus equipos de trabajo: al grupo "Arrecifes del Pacífico" de la MEXLTER (www.mexlter.org.mx), a la Cooperativa de “Mujeres del Golfo” y Francisco Fernández (Loreto); Niparajá A.C. y Nuria Torrejón (Espíritu Santo); Laboratorio de Sistemas Arrecifales, UABCS y Héctor Reyes-Bonilla (Cabo Pulmo, Islas Marías, Revillagigedo, Manzanillo, Caleta de Campos, Ixtapa y Acapulco); Amílcar Cupul-Magaña, Paola Rodríguez y Fabián Rodríguez, UDG (Isla Isabel); Andrés López y Ronald Zepeta, UMAR (Ixtapa y Huatulco-Puerto Ángel); Paso Pacífico, Arturo Bocos y Juan José Alvarado (Nicaragua); Conservation International y Arturo Bocos (Coiba y Las Perlas); Graham Edgar, IMAS (Isla del Coco, Malpelo y Galápagos).

A Ariadna López, por toda su ayuda en el trabajo morfométrico, nunca lo hubiera logrado sin ti.

A Víctor Moreno, técnico del “Laboratorio de esclerocronología, ecología y pesquerías de la zona costera” (CICESE), por su ayuda en la obtención de las imágenes para el análisis morfométrico y datos ecológicos de Fishbase.

Un especial agradecimiento a los que contribuyeron en mi salida de campo a Los Cabos: Luis Calderón, Arturo Bocos, Jenny Rodríguez, Francisco Fernández, Rubén Rodríguez, a mi tío Mario Ramírez y a los amigos de Cabo Deep Blue por toda su disposición y ayuda.

LAS FAMILIAS

A mi hermano Jorge Xavier, porque siempre tienes unas palabras de humor (negro) cuando más las necesito, gracias por entenderme y sobre todo, gracias por acompañar y apoyar a mis papás en los momentos en los que no he podido estar. Te quiero.

A las familias Ramírez y Ortiz por todo el apoyo que me han brindado a mí y a mis padres. En especial a mis primos por sus buenas vibras y amistad verdadera.

A la familia Castañeda Vega por dejarme conocerlos y hacerme sentir como en casa.

A los vecinos Ana y Lepe, y a mis padres ensenadenses Adriana y Dahren, por estar siempre al pendiente y por el apoyo que me brindaron en múltiples maneras.

LOS AMIGOS

A Carolina Castañeda porque palabras me faltan para expresar todo lo que gané al conocerte y convertirme en tu amiga, gracias por estar ahí, siempre, incondicional.

A mis niñas, Anita, Jenny y Lupita, porque nuestras diferencias han enriquecido mi vida de mil y un maneras, a donde sea que vaya me llevo una parte de ustedes. Las quiero.

A los honrosos miembros del EPZC: Jenny, Orion, Rosa, Tannia, Andrea, Ruben, Paula, Laura, Geo y Cecilia por compartirme su experiencia y pasión por los arrecifes.

A mis amigos de CICESE: Asier, Ian, Gera, Oscar, Nancy, Erick, Meli, Laurita, Andrea Liévana, Manuel, Marianita, Adriana, Juan, Francesco, Pablito, Cata, Alma y alumnitos de la clase de Ecología de Ecosistemas, por todas las experiencias compartidas en estos años caóticos.

A todos mis amigos de LAVISA, a mis Intensas, a mis Paceños (Jairo, Tzit, Ale, Fletes y Laura), a la Banda, Karla Córdova, Alexis Banda y Ulises Martínez por su apoyo, comprensión y amistad incondicional. Muchas gracias.

Contenido

Resumen español.....	i
Resumen inglés.....	ii
Lista de figuras	x
Lista de tablas	xiii
1 Introducción.....	1
1.1. Antecedentes	8
2 Metodología	14
2.1 Área de estudio.....	14
2.2 Estructura comunitaria	16
2.3 Formación de grupos funcionales	18
2.4 Estructura funcional	21
2.5 Similitud de las asociaciones funcionales	23
2.6 Redundancia funcional.....	23
2.7 Resiliencia ecológica.....	24
3 Resultados	26
3.1 Estructura comunitaria	26
3.2 Formación de grupos funcionales	26
3.3 Estructura funcional	38
3.4 Similitud de las asociaciones funcionales	46
3.5 Redundancia funcional.....	50
3.6 Resiliencia ecológica.....	53
4 Discusión.....	54
4.1 Estructura comunitaria	54
4.2 Formación de grupos funcionales	56
4.3 Estructura funcional	60
4.4 Similitud de las asociaciones funcionales	65
4.5 Redundancia funcional.....	70
4.6 Resiliencia ecológica.....	73
Conclusiones.....	75

Referencias bibliográficas78

Apéndice88

Lista de figuras

- Figura 1. Componentes de la biodiversidad que pueden verse afectados por la presencia de disturbios (representados mediante flechas) con consecuencias negativas sobre el funcionamiento del ecosistema, su resiliencia ecológica y como derivado, su provisión de servicios ambientales. Los diferentes colores representan variaciones dentro de cada componente. Modificado de Martín-López et al., 2007, p. 70.3
- Figura 2. Estados estables de un ecosistema arrecifal sometido a disturbio (incremento de nutrientes y sobrepesca). La línea punteada indica pérdida de resiliencia y como consecuencia se dan cambios de fase, en los cuales un ecosistema de arrecife coralino pasa a un estado de macroalgas, un sistema de suelos yermos y por último a un arrecife rocoso. Modificado de Bellwood et al., 2004, p. 828.....6
- Figura 3. Esquema de las posibles relaciones entre la diversidad funcional y la diversidad de especies entre los tres niveles de diversidad a los que se han delimitado arbitrariamente las comunidades: baja, media y alta diversidad. Modificado de Micheli & Halpern, 2005, p. 392.10
- Figura 4. Localidades de estudio que comprenden las cuatro provincias biogeográficas: Cortés, Mexicana, Islas oceánicas y Panámica. Elaborado con el programa ArcGis versión 10.1.....15
- Figura 5. Medidas morfométricas tomadas para las 178 especies del grupo teleósteos. Modificado de López-Ortiz, 2011, p. 29.....20
- Figura 6. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las especies de peces y macroinvertebrados registrados en el Pacífico oriental tropical, con base en la similitud de nivel trófico y talla máxima (estandarizados) determinados por el índice de distancia euclídeana y agrupamiento pareado.....28
- Figura 7. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las especies de teleósteos del Grupo D, con base en la similitud de forma (19 cotas) determinada por el índice de distancia euclídeana y agrupamiento pareado (ver significado de abreviaturas en Apéndice).30
- Figura 8. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las especies de teleósteos del Grupo E, con base en la similitud de forma (19 cotas) determinada

por el índice de distancia euclídeana y agrupamiento pareado (ver significado de abreviaturas en Apéndice).	32
Figura 9. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las especies de teleósteos del Grupo F, respecto a la similitud de forma (19 cotas) determinada por el índice de distancia euclídeana y agrupamiento pareado (ver significado de abreviaturas en Apéndice).	34
Figura 10. Relación entre el número de especies que compone a cada GMF y el porcentaje de aparición de cada GMF en las 18 localidades muestreadas a lo largo del Pacífico oriental tropical.	36
Figura 11. Relación entre el área muestreada (N= 145,490 m ² muestreados) y la riqueza de GMF por localidad (en negro) y GMF promedio por transecto (en gris) en el Pacífico oriental tropical.	39
Figura 12. Biomasa de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las dos zonas muestreadas en el Pacífico oriental tropical.....	39
Figura 13. Riqueza de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las cuatro provincias biogeográficas muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.....	40
Figura 14. Biomasa de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las cuatro provincias biogeográficas muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.....	41
Figura 15. Diversidad de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las cuatro provincias biogeográficas muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.....	42
Figura 16. Uniformidad de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las cuatro provincias biogeográficas muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.....	42
Figura 17. Riqueza de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.....	43
Figura 18. Biomasa de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.....	44

Figura 19. Diversidad de GMF por transecto (promedio \pm error típico) en las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.	45
Figura 20. Uniformidad de GMF por transecto (promedio \pm error típico) en las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.	46
Figura 21. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las localidades con base en la similitud de la bioamasa promedio de GMF determinada por el índice de Bray-Curtis (corte al 30% de similitud). Símbolos por provincia: Cortés (asteriscos), Mexicana (rombos), Islas Oceánicas (triángulos) y Panámica (círculos).	47
Figura 22. Escalamiento Multidimensional no métrico (nivel de estrés = 0.06) elaborado con el índice Bray-Curtis y el Método UPGMA basado en la biomasa promedio de GMF en el Pacífico oriental tropical (elipses al 10 y 30% de similitud). Símbolos por provincia: Cortés (asteriscos), Mexicana (rombos), Islas Oceánicas (triángulos) y Panámica (círculos).....	48
Figura 23. Relación entre la diversidad H' promedio de especies y la diversidad H' promedio de GMF en las 18 localidades muestreadas del Pacífico oriental tropical.	51
Figura 24. Relación entre la riqueza promedio de especies y la riqueza promedio de GMF en las 18 localidades muestreadas del Pacífico oriental tropical.	51
Figura 25. Porcentaje de pérdida de GMF con extracción del 25 (gris) y 50% (negro) de la biomasa por GMF (g/m^2) de acuerdo con los resultados que arrojaron las curvas de rarefacción.....	53

Lista de tablas

Tabla 1. Metadatos del origen y tamaño de muestra (número de censos, área muestreada para peces y para macroinvertebrados).....	17
Tabla 2. Composición y características de los GMF de peces y macroinvertebrados representados en el Pacífico oriental tropical.....	35
Tabla 3. Biomasa promedio (g/m ² + error típico) por GMF en las 18 localidades de muestreo a lo largo del Pacífico oriental tropical.....	37
Tabla 4. Resultados del análisis de similitud porcentual (SIMPER) que indica los GMF que contribuyen a la agrupación de las localidades en los análisis de ordenación (dendrograma de agrupamiento y nMDS).....	49
Tabla 5. Número de especies presentes por GMF para las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical. En gris se muestran los casos en los que se presentó el número máximo de especies por GMF.....	52

1 Introducción

De manera general, el término 'biodiversidad' se refiere a la variedad genética, taxonómica y ecológica en todas las escalas espaciales y temporales (Harper & Hawksworth, 1994), y puede ser descrita en distintos términos que van desde el análisis de la diversidad taxonómica hasta la distribución espacial y vertical de sus entidades (genotipos, especies o comunidades), así como las interacciones entre éstas (Martín-López et al., 2007).

Uno de los componentes de la biodiversidad es la diversidad funcional, la cual se define como el número, tipo y distribución de funciones realizadas por los organismos en un ecosistema (Naeem et al., 2009). A diferencia de los análisis de diversidad tradicionales basados en tres atributos principales (riqueza, abundancia y biomasa de especies) y niveles de organización taxonómica asignados por el hombre, la diversidad funcional incorpora la información de las características de las especies, y se enfoca en el entendimiento de los ecosistemas basado en lo que los organismos hacen, más que en su identidad taxonómica e historia evolutiva, propiamente (Naeem et al., 2009; Petchey & Gaston, 2006).

Así, los análisis de diversidad funcional permiten entender de una manera más 'natural' los patrones y procesos ecosistémicos, al asignar directamente un valor numérico a un determinado rol ecológico (Bellwood et al., 2004; Petchey & Gaston, 2006). Esto lo hace a través de la formación de grupos funcionales que corresponden a subconjuntos de especies presentes en el ensamblaje biológico y que comparten perfiles con rasgos funcionales similares, es decir, que coinciden en su labor en el sistema (Petchey & Gaston, 2006; Pla, Casanoves, & Di Rienzo, 2012). Dichos grupos de especies se forman mediante el análisis de diversos rasgos funcionales (características morfológicas, fisiológicas y fenológicas), los cuales se seleccionan de acuerdo a la cantidad de información que aportan, con relación a los procesos ecosistémicos de interés para el tipo de estudio que se está realizando (Petchey & Gaston, 2006; Pla Casanoves, & Di Rienzo, 2012; Stanley, 2002).

Los procesos ecosistémicos (e.g. productividad, flujos de materia y energía, sucesión ecológica, entre otros), son el resultado de las acciones de los organismos y éstas se encuentran determinadas por los caracteres funcionales de los mismos (Petchey & Gaston, 2006). Frente a ello, el análisis de la diversidad funcional al incorporar dichos

rasgos (que influyen el crecimiento, reproducción y supervivencia de los organismos, así como determinan la relación entre especies) a los estudios comunitarios, permite asociar las variaciones que se dan a nivel de individuos con los patrones funcionales que se observan en los ecosistemas (Naeem et al., 2009; Petchey & Gaston, 2006).

Asimismo, los estudios de diversidad funcional contienen información implícita acerca del efecto que podría tener la pérdida de especies particulares en la estructura funcional de un ecosistema (Naeem et al., 2009). Esto representa una medida indirecta de la resiliencia ecológica, la cual fue definida por Holling (1973) como la capacidad de los ecosistemas complejos (con múltiples estados estables) para amortiguar el disturbio, reorganizarse y adaptarse al cambio (Peterson, Allen, & Holling, 1998).

La resiliencia ecológica de un sistema, depende de un gran número de factores tales como la historia de vida de las especies presentes, la suma de sus legados biológicos y estructurales, así como el grado de diversidad dentro y entre los grupos funcionales (Nyström & Folke, 2001).

En relación con la diversidad dentro de los grupos funcionales, ésta se mide a través de la dispersión de los rasgos de los organismos en el espacio multivariado dentro del grupo (diversidad de respuesta), la cual se encuentra fuertemente relacionada con la variedad de especies que integran a cada grupo funcional (Clarke & Warwick, 1998; Laliberté et al., 2010). Sobre este punto de vista, se cree que los ecosistemas más susceptibles al cambio, serán aquellos que presenten menor variación de rasgos funcionales, como resultado de un menor número de especies dedicadas a un mismo papel ecológico, debido a que se reduce el potencial de compensación funcional entre especies (Clarke & Warwick, 1998; Chapin et al., 1997).

Como se muestra en la Figura 1, dos ecosistemas aún con el mismo número de especies tendrán una resiliencia muy diferente dependiendo de la abundancia relativa, la diversidad intraespecífica, la funcional y la vertical (relacionada con la red trófica). En el caso de un ecosistema bajo disturbio tendrá una resiliencia más baja debido a que el reparto en la abundancia relativa es muy desigual y es menor la diversidad intraespecífica, la funcional y la vertical que en el caso de condiciones normales.

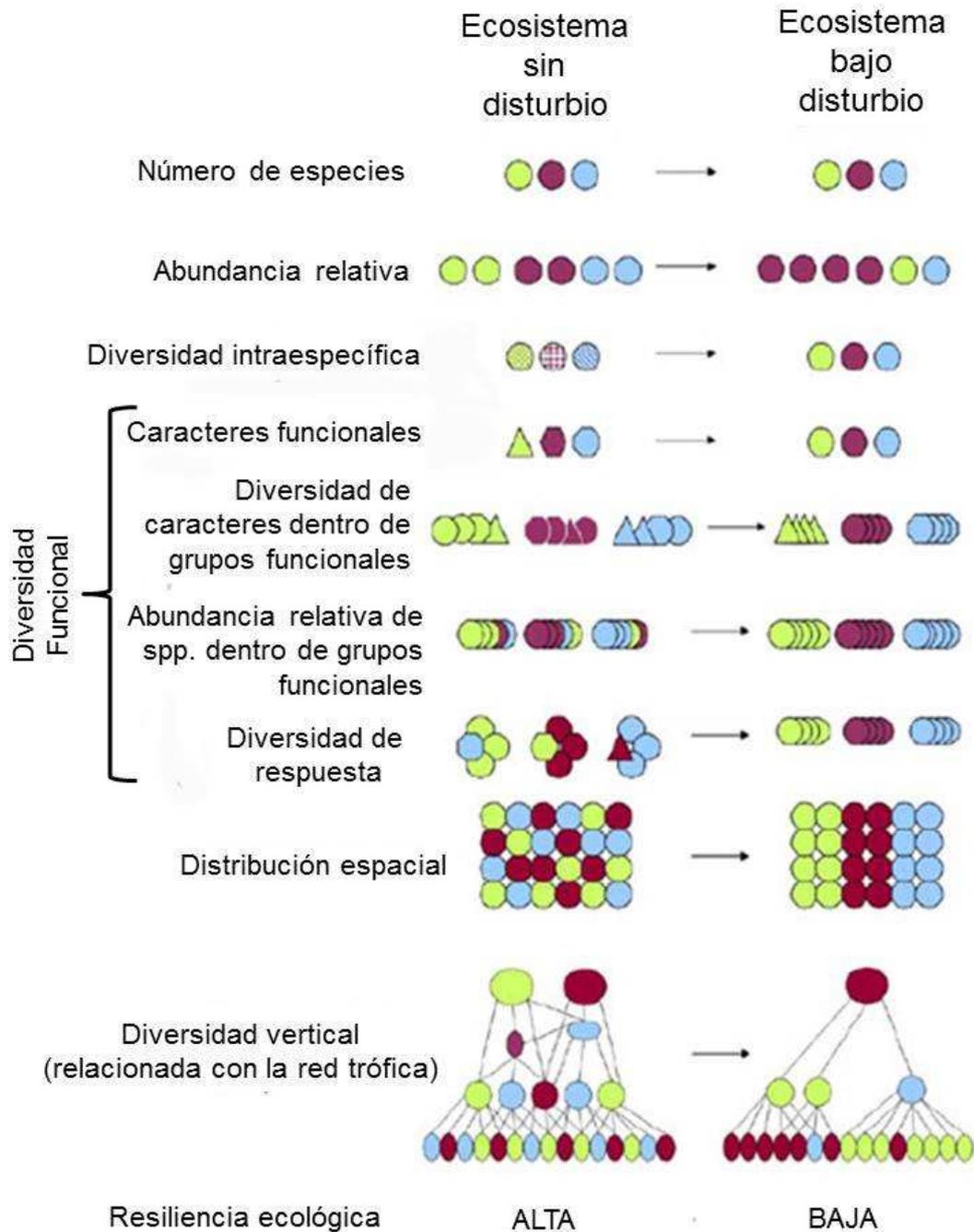


Figura 1. Componentes de la biodiversidad que pueden verse afectados por la presencia de disturbios (representados mediante flechas) con consecuencias negativas sobre el funcionamiento del ecosistema, su resiliencia ecológica y como derivado, su provisión de servicios ambientales. Los diferentes colores representan variaciones dentro de cada componente. Modificado de Martín-López et al., 2007, p. 70.

Con respecto a ello, la Regla de Rapoport indica que las especies pertenecientes a zonas tropicales, presentan una mayor especialización ecológica, debido a que bajo condiciones climáticas más estables limitan su explotación de recursos a micro-hábitats muy particulares (para que su nicho no se traslape), los cuales no presentan suficiente espacio físico ni cantidad de recursos para soportar una gran población (Stevens, 1989).

En contraparte, las especies de zonas templadas presentan una mayor tolerancia climática, que expande el rango de condiciones a las que pueden estar expuestas y les confiere una ventaja selectiva para explotar recursos eficientemente de casi cualquier hábitat (especies más generalistas con grandes tamaños poblacionales; (Stevens, 1989; Whitman & Roy, 2009).

Bajo esta premisa, se supone que los ecosistemas sometidos a condiciones climáticas más variables, presentan un alto grado de redundancia funcional (capacidad de las especies para compensar funcionalmente la pérdida de otras), es decir que, puesto que varias especies desempeñan un mismo papel ecológico, existen múltiples vías para que se lleven a cabo los procesos ecológicos en caso de la pérdida de éstas ante un disturbio (Clarke & Warwick, 1998; Rice et al., 2013).

La relación entre los mecanismos de compensación de especies derivados de una alta redundancia funcional y en consecuencia un mayor grado de resiliencia ecológica ante el disturbio (que implique pérdida de especies), se conoce como 'efecto portafolio' y ha sido ampliamente estudiado para diversos ecosistemas (Hooper et al., 2005; Naeem et al., 2009; Rice et al., 2013).

En relación con la diversidad entre grupos funcionales, se considera que los ecosistemas similares presentan las mismas funciones, debido a que a pesar de que las especies cambian a diferentes escalas, los papeles ecológicos persisten tanto en tiempo como en espacio (Naeem et al., 2009; Peterson et al., 1998). Sin embargo, el aumento de las actividades humanas ha provocado cambios en los ambientes que van de escala local a global, conduciendo a alteraciones drásticas en la estructura y composición de las comunidades, sin que hasta el momento se hayan realizado muchos estudios sobre las consecuencias de la pérdida de funciones completas y los cambios en las propiedades y procesos de los ecosistemas (Hooper et al., 2005; Martín-López et al., 2007).

Ante ello, se considera que la resiliencia ecológica que corresponde a la capacidad del ecosistema para mantener la misma estructura, funcionamiento y mecanismos de autorregulación, depende en gran medida de la presencia y abundancia de diferentes grupos funcionales, así como de las interacciones entre los mismos, por lo que es necesario el análisis integral de los dos componentes de la diversidad funcional (Hooper et al., 2005; Martín-López et al., 2007; Peterson et al., 1998).

Tradicionalmente, los arrecifes coralinos se han clasificado entre los ecosistemas menos resilientes del planeta, debido a que su naturaleza esteno-tolerante (tolerancia baja o estrecha) ha limitado su distribución a zonas de condiciones ambientales relativamente constantes (alrededor de los 30° con respecto al Ecuador) y como consecuencia, se ha considerado que se encuentran pobremente adaptados a fluctuaciones ambientales (Kleypas, McManus, & Meñez, 1999; Odum & Odum, 1955). Sin embargo, con el paso del tiempo y el incremento de los estudios, este paradigma ha cambiado y actualmente se consideran ecosistemas complejos y dinámicos (en términos adaptativos) con múltiples estados estables (Bellwood et al., 2004; Nyström & Folke, 2001).

Los estados estables de los arrecifes coralinos, están determinados en mayor medida por la presencia/ausencia del grupo funcional 'herbívoros', conformado por peces e invertebrados, los cuales consumen macroalgas a través del ramoneo (Hughes et al., 2007; Knowlton, 1992). El control de la biomasa de macrófitas a través de la herbivoría, es uno de los procesos arrecifales más relevantes, debido a que éstas compiten tanto por luz como por espacio con los corales y llegan a provocar efectos adversos sobre su fecundidad, reclutamiento y supervivencia (Hoegh-Guldberg et al., 2007; Hughes et al., 2007).

Asimismo, el papel de los carnívoros es relevante debido a que estas especies controlan la biomasa de peces y macroinvertebrados herbívoros, por lo que representan el eslabón en la transferencia de energía entre la productividad primaria y los grandes depredadores (Stevens et al., 2000). Se ha reportado que el grupo de los carnívoros, generalmente representado por peces (aunque algunos invertebrados también pertenecen a éste), se ve afectado por dos factores principales: el primero es la pesca, debido a que muchas de estas especies son de importancia comercial (grandes carnívoros> carnívoros demersales> carnívoros bénticos) y el segundo, la complejidad

estructural del hábitat arrecifal (se ha observado que en zonas poco heterogéneas existe un decremento de este grupo; Edgar et al., 2011; Sandin et al., 2008). Por lo tanto, su relevancia radica en el control de sus presas (organismos base en la red trófica) y su remoción afecta directamente la composición de la comunidad (Bellwood et al., 2004; Sandin et al., 2008).

Como se muestra en la Figura 2, cuando grupos funcionales como herbívoros y carnívoros son removidos, la capacidad del ecosistema en estado de arrecife coralino para amortiguar disturbios, como sobrepesca y eutroficación, se ve reducida (Bellwood et al., 2004). Dichos disturbios modifican de manera drástica el funcionamiento del sistema arrecifal, conduciendo a cambios de fase de un ecosistema coralino a un estado de macroalgas (aumento desmedido de la cobertura vegetal y otras especies oportunistas), un estado de suelos yermos (ambientes desprovistos de cualquier tipo de cobertura animal o vegetal) y por último, a un estado de arrecife rocoso (Bellwood et al., 2004; Hoegh-Guldberg et al., 2007; Hughes et al., 2007).

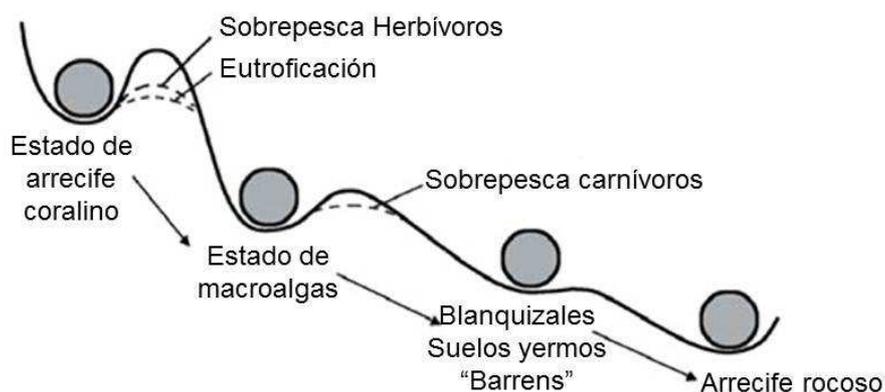


Figura 2. Estados estables de un ecosistema arrecifal sometido a disturbio (incremento de nutrientes y sobrepesca). La línea punteada indica pérdida de resiliencia y como consecuencia se dan cambios de fase, en los cuales un ecosistema de arrecife coralino pasa a un estado de macroalgas, un sistema de suelos yermos y por último a un arrecife rocoso. Modificado de Bellwood et al., 2004, p. 828.

Como se mencionó anteriormente, la resiliencia ecológica de un sistema depende en gran medida de la diversidad dentro y entre los grupos funcionales, ya que los ensamblajes biológicos depauperados, se encuentran comprometidos con la presencia de especies que cumplen concretamente ciertos roles ecológicos (Nyström & Folke, 2001). De esta manera, los arrecifes coralinos que presenten baja redundancia

ecológica (sobre todo en grupos clave como carnívoros y herbívoros), serán más susceptibles al disturbio y propensos al colapso (paso de un estado de arrecife coralino a sistema rocoso), en comparación con aquellos cuya alta biodiversidad, proporcione un alto grado de aseguramiento ecológico (resiliencia) frente al cambio (Hughes et al., 2005).

Sin embargo, los modelos simplificados de cambios de fase de arrecife coralino a estado de macroalgas, han sido desarrollados con base en estudios realizados para el Mar Caribe, Gran Barrera y el Indo-Pacífico (Bellwood et al., 2004; Hughes et al., 2007; Roff & Mumby, 2012), sin que hasta el momento se hayan observado eventos similares en el Pacífico oriental tropical (POT).

Este hecho resulta notable, considerando que a lo largo de la región del POT se han reportado numerosos casos de blanqueamiento masivo, pérdida de cobertura coralina (hasta del 85% en algunos arrecifes), explosión demográfica de erizos (de 3 a 80 ind/m²/año de la especie *Diadema mexicanum*; Glynn 1988) y como consecuencia elevadas tasas de bioerosión (de <1 kg·m⁻²·año⁻¹ a 10-20 kg·m⁻²·año⁻¹) que han dañado severamente los arrecifes de la región (Eakin, 1996; Glynn, Wellington, & Birkeland, 1979; Reyes-Bonilla, 2003). Sin embargo, se ha reportado que las comunidades coralinas del POT han logrado recuperarse ante eventos climáticos de gran magnitud, como El Niño 1982-1983 y 1997-1998 (Guzman & Cortés, 2007).

Por todo lo anterior, se desarrolló la siguiente hipótesis de trabajo: La ausencia de cambios de fase en los arrecifes coralinos del POT, se debe en gran medida a un alto grado de redundancia funcional que le provee a estos ecosistemas una mayor resiliencia ecológica ante disturbios de tipo local y global. Dado que son ecosistemas similares y las funciones son persistentes tanto en tiempo como en espacio, los arrecifes del POT presentarán una riqueza de grupos funcionales igual, sin embargo, la diversidad dentro y entre grupos funcionales será distinta, presentando diferencias no sólo a nivel local, sino entre las cuatro provincias biogeográficas que comprende el presente estudio. Así, el grado de redundancia ecológica será mayor en Provincias como la de Cortés y Mexicana (al norte del POT), las cuales presentarán una estructura funcional similar a la de ecosistemas templados (mayor número de especies por grupo funcional con altas biomásas), en comparación con la Provincia Panámica (al sur del POT) que bajo condiciones ambientales más estables, presentará un menor número de

especies dedicadas a una función similar, y por lo tanto un menor potencial de compensación de especies.

1.1. Antecedentes

Desde su aparición a principio de los años noventa (1993), el concepto de diversidad funcional cobró relevancia rápidamente, debido a que representó una manera sintética de dar respuesta a las preocupaciones que surgieron sobre los efectos de la pérdida de biodiversidad en el funcionamiento de las comunidades (Naeem et al., 2009).

Definida como la distribución de rasgos funcionales representados en una comunidad, la diversidad funcional es hasta el momento, la vía de análisis más adecuada para describir la amplia gama de consecuencias que podrían traer los cambios a nivel de individuos en los ecosistemas a escala global (Kinzig, Pacala, & Tilman, 2001; Loreau, Naeem, & Inchausti, 2002; Naeem et al., 2009).

Esta medida de la biodiversidad, se ha convertido en uno de los tópicos principales en la ecología de comunidades y ecosistemas, tanto que el número de trabajos basados en el análisis de la diversidad funcional ha aumentado exponencialmente (del 2003 al 2005 este término apareció en 238 artículos), abarcando gran variedad de ecosistemas (terrestres, marinos y de agua dulce), así como numerosos taxa (Petchey & Gaston, 2006).

Como cualquier campo reciente de la ecología, el análisis de la diversidad funcional ha presentado visiones contrapuestas sobre la manera de llevar a cabo su análisis (Naeem et al., 2009). Por un lado, la visión cuantitativa se basa en determinar la presencia/ausencia de la mayor cantidad de rasgos morfológicos, fisiológicos y fenológicos de las especies presentes y con base en ello, tratar de agruparlas bajo la premisa de que, un mayor número de características compartidas implica una función similar en el ecosistema (Clarke & Warwick, 1998; Somerfield et al., 2008). Este método presenta algunos problemas, ya que en la mayoría de los casos, los estudios de biología básica de las especies son limitados y no es posible recabar la información completa para todas las especies (Petchey & Gaston, 2006).

Por su parte la visión cualitativa, implica un mayor grado de conocimiento del ecosistema estudiado para definir los rasgos más informativos, los cuales permitirán agrupar a las especies de una manera más acertada de acuerdo a su función (Naeem

et al., 2009). Bajo este contexto, la mayoría de los estudios con esta visión, han fundamentado la definición de grupos funcionales con base en su nivel trófico (Bellwood et al., 2004; Edgar et al., 2011; Hughes et al., 2005).

Con respecto al análisis de la diversidad funcional en ecosistemas arrecifales, ambas visiones han sido acuñadas y a continuación se presentan los estudios más destacados basados en dichas formas de análisis, que en su mayoría se han llevado a cabo para las comunidades de peces arrecifales:

En escala global (1,844 sitios), Stuart-Smith y colaboradores (2013) realizaron una comparación de las comunidades de peces arrecifales (2,473 especies), desde el punto de vista taxonómico y funcional (clasificación basada en ocho rasgos funcionales: talla máxima, amplitud trófica, grupo trófico, posición en la columna de agua, comportamiento de agrupación, patrón de actividad diario, preferencia de sustrato y complejidad de hábitat). Estos autores reportaron que la regla de Rapoport se cumple para la riqueza de especies y de grupos funcionales (mayor valor conforme disminuye la latitud). Sin embargo, el efecto por especie en los procesos ecosistémicos es menor en bajas latitudes, de tal manera que la redundancia funcional en los trópicos es mayor.

Otro de los estudios a escala global fue el de Micheli y Halpern (2005) para arrecifes de coral (tomados de datos de ensamblajes de peces reportados en la literatura) de zonas abiertas a la pesca y áreas naturales protegidas, los cuales realizaron varias clasificaciones de grupos funcionales combinando distintos rasgos (grupos tróficos, clases de talla, movilidad), desde las más sencillas sólo basadas en grupos tróficos hasta las que incluían los tres rasgos. En este trabajo, los autores comprueban que existe una fuerte relación entre la diversidad de especies y de grupos funcionales (variaciones en la primera se traducen en cambios directos en la segunda) y sobre esta premisa, plantean un modelo que abarca las cuatro posibles relaciones que se pueden dar entre ambos parámetros (Figura 3): en el escenario A la diversidad funcional incrementa linealmente con la diversidad de especies con dos variantes: A_1 (cada especie tiene un papel funcional único, pendiente=1) y A_2 (varias especies tienen características funcionales similares, pendiente <1). En el escenario B, la diversidad funcional aumenta conforme aumenta la riqueza de especies hasta llegar a una asíntota en niveles altos de diversidad de especies, que se representa como el escenario D. Por su parte en el escenario C, se representa una alta redundancia funcional con baja

diversidad de especies, seguida de un cambio abrupto en el nivel medio de diversidad de especies hasta una saturación de las funciones del ecosistema (asíntota en niveles altos de diversidad representada de nuevo como el escenario D). Mediante este estudio, los autores afirman que los análisis de diversidad funcional que basan su formación de grupos funcionales sólo en grupos tróficos, así como aquellos que realizan clasificaciones más finas (que incluyen mayor número de rasgos funcionales), aportan información similar sobre los procesos ecosistémicos y sobre las ganancias y pérdidas potenciales en la diversidad funcional asociadas a disturbios. En este caso, afirman que la pesca tiende a remover grupos funcionales completos de los ecosistemas marinos más que especies particulares, por lo que se limita el potencial de compensación en zonas no protegidas.

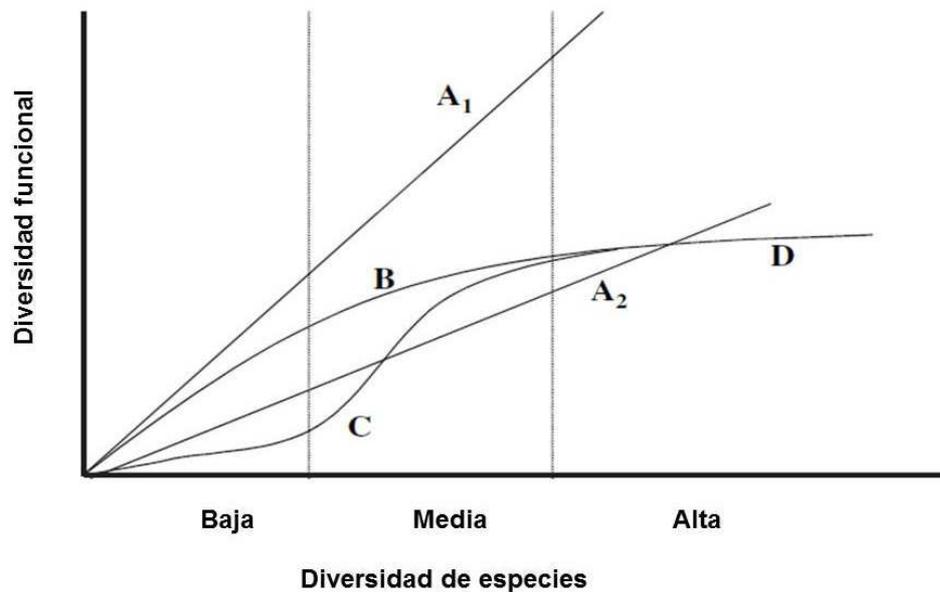


Figura 3. Esquema de las posibles relaciones entre la diversidad funcional y la diversidad de especies entre los tres niveles de diversidad a los que se han delimitado arbitrariamente las comunidades: baja, media y alta diversidad. Modificado de Micheli & Halpern, 2005, p. 392.

Por su parte, el trabajo de Bellwood y colaboradores (2006) para las comunidades de peces del Mar Caribe y Gran Barrera, basa su clasificación en grupo trófico, hábitat y hábitos, dando como resultado 14 grupos funcionales. En este análisis, determinan que aunque ambas regiones comparten el mismo número de grupos funcionales, la riqueza de especies y su composición taxonómica de los mismos es marcadamente diferente. Este hecho lo asocian con factores biogeográficos (diferente historia evolutiva como

resultado del aislamiento geográfico), y una pérdida de biodiversidad mayor en los arrecifes del Caribe. Así, estos autores afirman que a pesar de que se presenten los mismos grupos funcionales, el hecho de que haya un menor número de especies dentro de ellos (baja redundancia funcional), compromete funcionalmente al sistema (incluso cuando hay especies que pueden compensar la pérdida de otras), dando como resultado una mayor vulnerabilidad a disturbios (naturales y antropogénicos), lo que podría ser la causa del mayor número de eventos de cambios de fase en esta región.

Con respecto a los arrecifes del POT, el trabajo de Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006) en Cabo Pulmo, B.C.S., México, fue el primero en este tópico. En este estudio se realizó una evaluación a largo plazo (1987 a 2003) de la estructura comunitaria y la diversidad funcional de la comunidad de peces. Los grupos funcionales se definieron con base en nueve características: grupo trófico, tipo de huevo, longitud total, relación entre la longitud de la maxila y la cabeza, forma de la aleta caudal, relación entre la longitud estándar y la altura del cuerpo, residencia y posición en la columna de agua, lo que arrojó un total de seis grupos. Mediante sus resultados, los autores sugieren que a pesar de que la estructura de la comunidad de peces cambió a lo largo del tiempo (asociada con la protección del arrecife en 1995), la diversidad taxonómica y funcional persistió, lo que puede representar una evidencia de un alto grado de redundancia funcional en el ensamblaje (alto potencial de compensación), lo cual le podría conferir estabilidad y persistencia al arrecife a través del tiempo.

Por su parte, el trabajo de Edgar y colaboradores (2011) para el Pacífico tropical este, abarcó una amplia región (arrecifes de Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador). En dicho estudio se hicieron comparaciones entre las localidades con base en su ubicación geográfica (provincias de islas oceánicas y sitios continentales) y su nivel de protección (áreas de protección a la pesca: alta, media y baja), considerando grupos funcionales particulares para peces (planctívoros, herbívoros, carnívoros bénticos, carnívoros demersales y carnívoros superiores) y para macroinvertebrados (sésiles y móviles). Estos autores encontraron una fuerte separación entre las localidades estudiadas, con relación a la interacción de factores (provincia-protección). Debido a ello, sugieren que las bajas biomásas de grupos funcionales de importancia comercial (carnívoros) en sitios del continente, se deben en mayor medida a que la presión pesquera ha sido más alta en dichas zonas por su fácil acceso, aunque afirman que se necesitan más

estudios en zonas protegidas continentales (con buen manejo) para confirmar que este patrón se debe al fenómeno de degradación de la trama trófica o '*fishing down the food web*' y no a efectos biogeográficos.

Por su parte, la sobrepesca en las zonas continentales no protegidas y protegidas con baja vigilancia ha derivado en el aumento de la densidad de grupos de invertebrados modificadores del hábitat (equinoideos), lo que ha contribuido a la disminución de la cobertura coralina y redes tróficas simplificadas.

Con base en todo lo anterior, se puede afirmar que el estudio de la diversidad funcional provee una visión más profunda de la relevancia de la biodiversidad como un conjunto (respuesta del ecosistema, no de las especies en particular) en los procesos ecosistémicos (Hughes et al., 2005). Esto permite que, a través del análisis de los datos de riqueza y abundancia de especies (de fácil acceso) bajo un enfoque funcional, se logre entender lo que está sucediendo a nivel de ecosistema y se pueda transmitir de una manera más 'natural' (Naeem et al., 2009). Una de las características que es fácil de detectar a través del análisis de la diversidad funcional es la redundancia ecológica, la cual constituye la manera más sencilla de tener una aproximación del nivel de resiliencia de un ecosistema (Hughes et al., 2007). El conocer la resiliencia de los arrecifes en el POT, permitirá entender las causas de su persistencia a lo largo del tiempo, establecerá una referencia clara del estado actual de estos sistemas y nos dará una idea del tipo de respuesta que puedan presentar ante disturbios futuros.

En consecuencia, la pregunta conductora de la presente investigación fue: ¿existe redundancia ecológica en los arrecifes del Pacífico mexicano?

Derivada de ella, se tratará de resolver las siguientes preguntas:

¿Cuántos y cuáles grupos funcionales se encuentran representados en los taxa arrecifales del POT?

¿Cuáles de las especies registradas en el POT integran a cada grupo funcional?

¿Todos los arrecifes de la región presentan la misma cantidad de grupos funcionales y éstos se encuentran compuestos por las mismas especies?

¿Existen diferencias en la riqueza, biomasa, diversidad y uniformidad de grupos funcionales entre provincias biogeográficas del POT?

¿La redundancia ecológica permite explicar la diferente resiliencia ecológica entre las provincias del POT?

Objetivo General

Estimar el grado de redundancia ecológica en ecosistemas arrecifales del POT a través del análisis de la diversidad funcional de peces y macroinvertebrados.

Objetivos particulares

- Definir los grupos funcionales presentes en el POT.
- Asignar a los principales taxa arrecifales distribuidos en el POT en grupos funcionales.
- Estimar la riqueza, abundancia, diversidad y distribución de los grupos funcionales identificados en el POT.
- Establecer si existen diferencias en la diversidad de grupos funcionales entre el Pacífico mexicano y la provincia Panámica.
- Estimar el grado de redundancia funcional dentro de los ensamblajes biológicos de las localidades de estudio.
- Simular una extracción hipotética de biomasa para estimar el grado de susceptibilidad (pérdida de GMF) de las localidades de estudio.

2 Metodología

2.1 Área de estudio

La región de estudio conocida como Pacífico oriental tropical (POT), se encuentra conformada por tres provincias biogeográficas de acuerdo con la clasificación de Briggs (1974): la primera provincia, conocida como Provincia de Cortés se localiza desde la zona del Alto Golfo de California (31°N) hasta el extremo sur de la Península de Baja California (Cabo San Lucas a 23°). La segunda provincia, denominada Provincia Mexicana se extiende desde la boca del Golfo de California en Nayarit (20°N) hasta la sección norte del Golfo de Tehuantepec (16°N), mientras que la Provincia Panámica se extiende de esta región (16°N) hasta Colombia (3°S; Briggs, 1974). En esta clasificación, las islas oceánicas de la región (Revillagigedo, Isla del Coco, Malpelo y Galápagos) no son consideradas, sin embargo en el presente estudio serán tomadas como una región biogeográfica independiente (Robertson & Cramer, 2006).

El POT presenta un claro gradiente latitudinal de la temperatura superficial del mar, con los mayores valores en la zona tropical, disminuyendo hacia el norte (Kessler, 2006). Asimismo, presenta importantes cambios estacionales que se deben a la influencia de la Corriente de California, la cual fluye de norte a sur con aguas templadas (>30°N hasta los 13°N en primavera) y la Corriente Costera de Costa Rica, que transporta agua cálida del Ecuador hacia el norte (en octubre con influencia hasta Baja California) rodeando el continente (Kessler, 2006). Al encontrarse, ambas corrientes alimentan la Contracorriente Norecuatorial, que recorre la cuenca del Pacífico en dirección oeste (Kessler, 2006). Destacan tres zonas principales de surgencia a lo largo de la costa del POT: Cabo Corrientes (20°N), Golfo de Tehuantepec (14°N) y Domo de Costa Rica (9°N).

Provincia de Cortés: Comprende las localidades de Loreto, La Paz, Cabo Pulmo y Los Cabos, las cuales tienen algún status de protección.

Provincia Mexicana: Esta provincia incluye Isla Isabel, Islas Marías, Manzanillo, Caleta de Campos, Ixtapa, Acapulco y Huatulco- Puerto Ángel, de las cuales sólo Huatulco tiene carácter de Parque Nacional.

Provincia Panámica: Rivas, Coiba y Las Perlas, las dos últimas con protección

Provincia de Islas Oceánicas: Revillagigedo, Isla del Coco, Malpelo e Islas Galápagos, todas con status de protección.

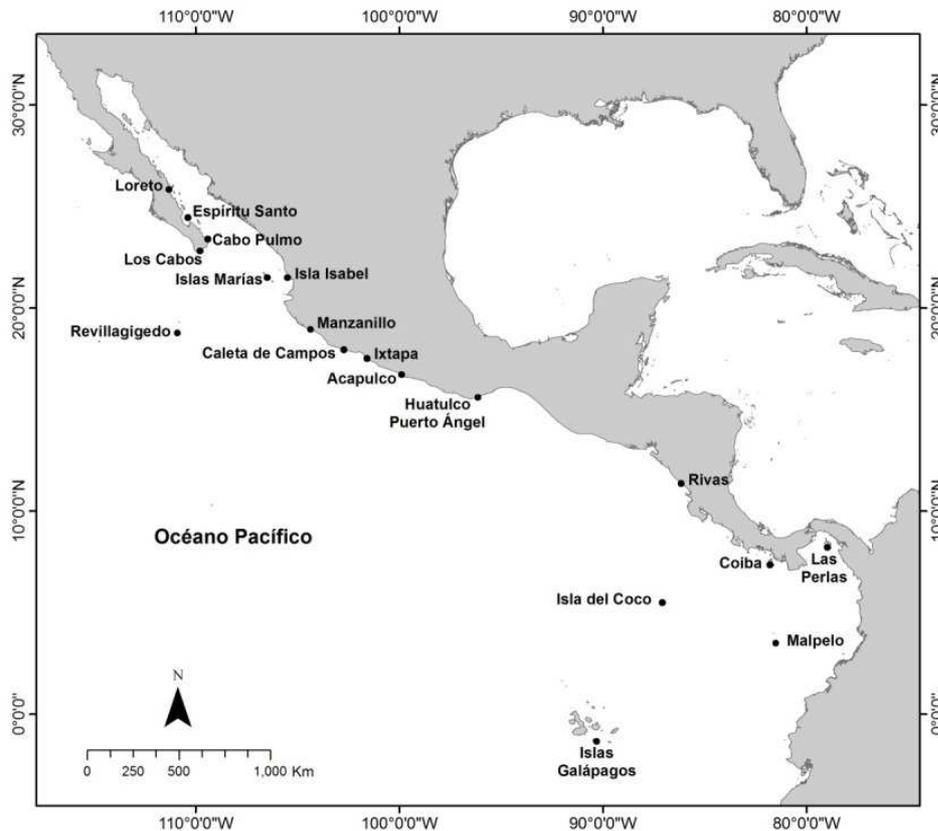


Figura 4. Localidades de estudio que comprenden las cuatro provincias biogeográficas: Cortés, Mexicana, Islas oceánicas y Panámica. Elaborado con el programa ArcGis versión 10.1.

Trabajo de campo

Para el estudio de la composición íctica, se realizaron censos visuales paralelos a la línea de costa utilizando un flexómetro y equipo de buceo autónomo. En cada censo, el buzo contó e identificó todos aquellos peces, tanto en la columna de agua como los asociados al fondo marino, que observó dentro del túnel imaginario. Asimismo, se estimó el tamaño de los organismos con ayuda de un tubo de PVC marcado en intervalos de 5, 15-20, 20-25, 25-30, 30-40, 40-50, 50-60, 60-70, 70-80, 80-90, 90-100, 100-125, 125-150, 150-200, 200-250, 250-300 cm (Bellwood & Alcalá, 1988).

En el caso de los macroinvertebrados, los conteos se efectuaron sobre el mismo transecto utilizado para los censos de peces. A través de este, el buzo examinó el

sustrato contando organismos de los taxa Arthropoda, Mollusca y Echinodermata, que se encontraron tanto por encima como en las oquedades del arrecife.

La identificación de los organismos se realizó *in situ* hasta nivel de especie con base en los criterios de Humann y Deloach (2004) para peces, y de Brusca (1980) para macroinvertebrados, así como con la ayuda de las guías fotográficas de Gotshall (1998) y de Kerstitch y Bertsch (2007).

Resulta necesario destacar que, como el presente estudio está enfocado en taxa arrecifales, la totalidad de los censos se efectuaron en localidades con registros previos de presencia de corales y en profundidades de 0 a 27 m, debido a que es al ámbito batimétrico que ocupan los arrecifes coralinos en la región del POT (Reyes-Bonilla et al., 2005). Es decir, se siguió un diseño experimental de muestreo estratificado al azar, en el que los estratos eran la superficie del fondo marino ocupada por arrecife rocoso – coralino y en los que aleatoriamente se realizaban los censos como se describió en líneas anteriores.

2.2 Estructura comunitaria

Con los datos obtenidos de las 18 localidades muestreadas en la región del POT, se generó una base de datos de 854 transectos correspondientes, es decir, sólo se tomaron en cuenta aquellos censos de peces y macroinvertebrados que fueron llevados a cabo en el mismo espacio y rango batimétrico para que fueran complementarios (Tabla 1).

La biomasa de peces fue estimada a través de la relación $\text{Peso} = aL^b$, utilizando la talla (L) de los datos obtenidos en el campo para cada individuo y los parámetros a y b que se obtuvieron de Fishbase. Asimismo, en esta base se obtuvo la información de nivel trófico y talla máxima (Froese & Pauly, 2011).

En el caso de los macroinvertebrados, durante el 2013 se llevaron a cabo varias salidas de campo en el Golfo de California y Pacífico mexicano (de Bahía de Los Ángeles a Oaxaca), en las cuales se midieron y pesaron organismos de los taxa Arthropoda, Mollusca y Echinodermata ($n > 30$ individuos por especie), con los que se calculó el peso promedio por especie como una aproximación para la región del POT. Asimismo, se tomaron de la literatura los datos de nivel trófico y talla máxima (Alvarado & Solís-Marín, 2013; Gotshall, 1998; Keen, 1971; Kerstitch & Bertsch, 2007; Okey et al., 2004).

Tabla 1. Metadatos del origen y tamaño de muestra (número de censos, área muestreada para peces y para macroinvertebrados).

País	Provincia	Localidad	Latitud	Longitud	Año	# Sitios	# Censos	Área Peces (m²)	Área Inv (m²)
México	Cortés	Loreto	26.5	-111.5	2012	6	34	4800	1700
		Espíritu Santo	24.5	-110.5	2011	13	68	8160	4080
	Cortés	Cabo Pulmo	23.5	-109.5	2012	11	117	11700	5850
	Cortés	Los Cabos	22.5	-109.5	2013	7	31	3100	1550
	Mexicana	Isabel	21.5	-105.5	2008	5	29	2900	1450
	Mexicana	Islas Marías	21.5	-106.5	2007	10	38	3800	1900
	Oceánicas	Revillagigedo	19.5	-110.5	2010	11	38	4200	1900
	Mexicana	Manzanillo	19.5	-104.5	2009	6	39	3900	1950
		Caleta de Campos	18.5	-102.5	2010	9	32	3200	1600
	Mexicana	Ixtapa	17.5	-101.5	2009	6	29	2900	1450
	Mexicana	Acapulco	16.5	-99.5	2009	6	32	3200	1600
		Huatulco-							
	Mexicana	Puerto Ángel	15.5	-96.5	2013	8	32	3200	1600
Nicaragua	Paná mica	Rivas	11.5	-85.5	2011	10	29	2900	1450
Panamá	Paná mica	Las Perlas	8.5	-79.5	2010	24	105	12200	5250
	Paná mica	Coiba	7.5	-81.5	2010	25	124	12600	6300
	Costa Rica	Islas							
	Oceánicas	Isla del Coco	5.5	-87.5	2011	13	45	11250	2250
		Islas							
Colombia	Oceánicas	Malpelo	3.5	-81.5	2012	6	24	6000	1200
		Islas							
Ecuador	Oceánicas	Galápagos	0.5	-89.5	2012	4	8	2000	400

2.3 Formación de grupos funcionales

Debido a que los peces y macroinvertebrados resultan grupos taxonómicos altamente disímiles, se tomaron en cuenta sólo dos rasgos funcionales para el primer agrupamiento funcional: el nivel trófico y la talla máxima. De acuerdo con Micheli y Halpern (2005), ambos rasgos funcionales son clave en la determinación del papel de las especies en las comunidades costeras, así como en sus respuestas a los disturbios ya que, en conjunto brindan información del rol ecológico que presentan en la transferencia de energía a través de la red trófica, así como en el control de otras especies dentro del ensamblaje biológico.

Así con los valores de nivel trófico y talla máxima estandarizados para las 257 especies de peces y macroinvertebrados registradas en la región del POT, mediante el programa PAST versión 2.17c se construyó un dendrograma de agrupamiento con el coeficiente de distancia euclideana y algoritmo pareado que considera la distancia entre los caracteres funcionales de cada especie para determinar las asociaciones. Este programa arroja un valor denominado 'coeficiente de correlación cofenético' el cual consiste en una medida de la confiabilidad de la agrupación de las entidades por parte del dendrograma, siendo los valores cercanos a uno los que presentan un arreglo más confiable (Hammer, Harper, & Ryan, 2001).

Al hacer un corte en el dendrograma a una distancia euclideana de 1.7, se observaron seis grupos mayores (clasificados de la A a la F), los cuales fueron validados con la prueba de Análisis de Similitud (ANOSIM) en el programa PRIMER versión 6, la cual consiste en un procedimiento de permutación no paramétrica que a través de un valor con significancia estadística (R), determina si las réplicas dentro de los grupos son más similares entre ellos que con respecto a cualquier otra réplica de grupos diferentes ($R=1$), o si las similitudes entre los grupos son mayores que dentro de los mismos ($R < 1$), lo cual indicaría una interpretación errónea del dendrograma o un mal planteamiento del diseño experimental (Clarke & Gorley, 2006).

Se debe tomar en cuenta que los grupos A-F *per se* ya son grupos funcionales, sin embargo con el objetivo de hacer una clasificación más integral se decidió tomar en cuenta aspectos taxonómicos y morfométricos.

Para el grupo dominante que fue el de los teleósteos, con 178 especies, se construyó una matriz de información con ilustraciones de la FAO obtenidas en Fishbase (Froese &

Pauly, 2011). Se tomaron en cuenta 19 caracteres morfológicos por especie (sólo se tomaron éstas debido a que no todas las especies presentaron aleta pélvica y por lo tanto no había datos de longitud pre-pélvica y área de aleta pélvica), que abarcaron 15 medidas de longitud y cuatro de área como se muestran en la Figura 5. Todas las imágenes fueron calibradas previamente (con el dato de longitud máxima) y procesadas en el programa Image-Pro Plus versión 6.0, así como transformadas posteriormente (transformación alométrica de Burnaby - logarítmica), en orden de eliminar el efecto de la talla (Hammer et al., 2001; López-Ortiz, 2011).

El criterio morfométrico fue utilizado en esta metodología, debido a que la variación en la forma de las especies (o de estructuras particulares), puede relacionarse con rasgos de la ecología funcional que aún no han sido definidos o que no se tienen muy claros por la falta de estudios de biología básica en muchas de las especies registradas, de esta manera, la morfología brinda información funcional 'oculta' para la clasificación de las especies en grupos funcionales (DeWitt, Robinson, & Wilson, 2000; McPeck, 1995; Roy & Foote, 1997).

Utilizando los valores resultantes del procesamiento de las imágenes de los peces, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para cada uno de los grupos mayores que presentaron especies pertenecientes a la Subclase Teleostei (excepto la Familia Muraenidae).

El ACP consiste en un análisis de ordenación multivariado que tiene como objetivo reducir el conjunto de datos de n entidades (especies) y p atributos (cotas morfométricas) a un menor número de variables sintéticas (componentes principales) que representen la mayor cantidad de información del conjunto de datos original. Así, el ACP realiza la búsqueda de la correlación lineal más fuerte entre las variables involucradas y arroja como resultados la varianza explicada para cada eje (eigenvalores) y las ecuaciones lineales (eigenvectores) que combinan las variables originales. En el presente análisis, se consideraron los eigenvectores que representaron el 90% de la variación de la forma para la construcción de tres dendrogramas de agrupamiento (uno para cada grupo funcional mayor que presentó peces teleósteos), que fueron construidos con el coeficiente de distancia euclídeana y algoritmo pareado (programa PAST versión 2.17c). Cada uno de los conjuntos de grupos resultantes fue

validado con la prueba de Análisis de Similitud (ANOSIM) en el programa PRIMER versión 6.

El desarrollo ontogénico es distinto en los peces cartilaginosos, los teleósteos de la Familia Muraenidae y los macroinvertebrados con respecto al resto de los teleósteos lo que impidió que se pudiera hacer una comparación morfométrica ya que no presentan una gran cantidad de estructuras comunes que puedan ser medidas y comparadas. Con base en ello, se procedió a utilizar la taxonomía como criterio de clasificación debido a que también basan su categorización de las especies en rasgos morfológicos jerárquicos (Petchey & Gaston, 2006).

De esta manera para los grupos A, B y C, la separación fue únicamente taxonómica, mientras que en los grupos D, E y F, se combinaron la separación morfométrica para teleósteos y taxonómica para macroinvertebrados. Este análisis derivó en la formación de 27 grupos que se denominaron Grupos Morfo-Funcionales (GMF), los cuales se muestran en un arreglo de mayor a menor con base en la combinación de sus valores de nivel trófico y talla máxima (Tabla 2).

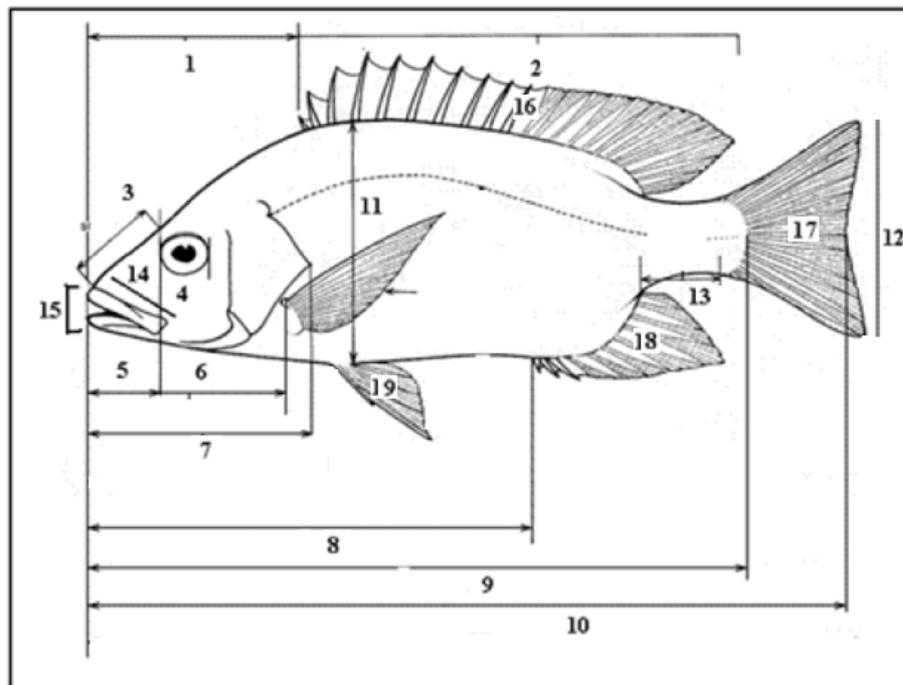


Figura 5. Medidas morfométricas tomadas para las 178 especies del grupo teleósteos. Modificado de López-Ortiz, 2011, p. 29.

1. Long. Predorsal, 2. Long. Aleta dorsal, 3. Long. Nasal, 4. Diámetro ocular, 5. Long. Preorbital, 6. Long. Prepectoral, 7. Long. Cabeza, 8. Long. Anal, 9. Long. Estándar, 10. Long. Furcal, 11. Altura del cuerpo, 12. Altura aleta caudal, 13. Pedúnculo caudal, 14. Long. Boca, 15. Ancho boca, 16. Área aleta dorsal, 17. Área aleta caudal, 18. Área aleta anal y 19. Área aleta pectoral

2.4 Estructura funcional

Cada una de las especies registradas fue asignada en un GMF y con ello se determinó la biomasa por GMF por transecto, la cual fue transformada a gramos por metro cuadrado con el fin de reducir las diferencias en las abundancias relativas de los GMF generado por el hecho de que en el presente estudio, algunos de los datos que fueron brindados por diferentes investigadores presentaron transectos de diferente área porque las metodologías en la región del POT aún no se encuentran homologadas (Tabla 1).

Con respecto a este punto, se realizó un análisis de regresión lineal simple (modelo $Y = a + bx$) para determinar si el área muestreada (m^2 totales) guardaba una relación con el número de GMF totales registrados en cada localidad y la riqueza promedio de GMF por transecto, lo cual indicaría sesgo en el muestreo (Zar, 2009).

A partir de los datos biomasa por GMF por m^2 agrupados por provincia biogeográfica y localidad, se calculó el número promedio de GMF (#GMF/transecto) y la biomasa por GMF (g/m^2), así como dos índices ecológicos que han sido ampliamente utilizados en los análisis de diversidad tradicionales y que se proponen como útiles también para la cuantificación de la diversidad funcional:

Índice de Shannon-Wiener (H')

Considera la proporción ponderada de la biomasa de los GMF y su riqueza dentro de la muestra, y mide el grado promedio de incertidumbre para evaluar la probabilidad de que dos individuos del mismo GMF aparezcan en censos consecutivos (Clarke & Warwick, 2001). El índice es adimensional y varía desde cero en comunidades con uno o ningún GMF, hasta un valor máximo equivalente al logaritmo (base decimal) de la riqueza de

GMF, cuando todos los GMF están representados por el mismo número de individuos (Pla et al., 2012; Warwick & Clarke, 1998). El índice se calcula:

$$H' = -\sum (n_i/N) \log (n_i/N) \quad (1)$$

Donde:

N= número total de individuos de todos los GMF en cada censo

n_i = biomasa de individuos del GMF i en un censo.

Uniformidad o Uniformidad de Pielou (J')

Mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada; es decir, evalúa qué tan homogéneamente se distribuyen los individuos a través de los GMF presentes en cada muestra. La ventaja de este índice es que estandariza el valor de H' en una escala definida que va de 0 a 1, de tal forma que uno corresponde a la máxima diversidad, en donde todos los GMF son igualmente abundantes (Clarke & Gorley, 2006; Pla et al., 2012). Se calcula:

$$J' = H'/H' \text{ max} \quad (2)$$

Donde:

$H' \text{ max}$ = log (riqueza de GMF)

Riqueza de GMF= número de GMF en la muestra

Para todos estos índices tanto por provincia biogeográfica como por localidad se realizaron pruebas *a priori* de normalidad (Kolmogorov-Smirnov) y homocedasticidad (Levene) en el programa STATISTICA (ver 8.0). Para los índices de diversidad H' de GMF por provincia y #GMF por localidad que presentaron ambos supuestos, se compararon mediante análisis de varianza de una vía (ANOVA= 0.05; Zar, 2009) y dado que presentaron diferencias significativas, se procedió a determinar el origen de las mismas mediante la prueba *a posteriori* de Tukey. En el caso del resto de los índices que no cumplieron con los requisitos paramétricos (Por provincia: #GMF, B, J' ; Por localidad: B, H' y J'), se aplicó la prueba Kruskal-Wallis tomando como factor la provincia y localidad. Debido a que todos estos índices presentaron diferencias significativas, se aplicó la prueba *a posteriori* de Newman-Keuls para definir el origen de las mismas (Clarke & Warwick, 2001; Zar, 2009).

2.5 Similitud de las asociaciones funcionales

Asimismo, con los promedios de biomasa por GMF por localidad (Tabla 3), se construyó una matriz de similitud con el coeficiente de Bray-Curtis (útil para caracteres discretos) en el paquete de análisis de datos ecológicos PRIMER 6.0 (Clarke & Gorley, 2006).

A partir de esta matriz, se realizaron dos análisis de ordenación: en primer lugar se construyó un dendrograma de agrupamiento trazado con el método de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA) y en segundo lugar, un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), el cual expresa la distancia relativa entre las localidades con base en la biomasa total y ocurrencia de los GMF. El análisis construyó un espacio matemático de dos dimensiones definido por los puntos mismos y mediante dicho gráfico se observaron las agrupaciones de las provincias biogeográficas (factores fijos), en relación a la composición de GMF de las localidades muestreadas (datos anidados; Clarke & Warwick, 2001; PAST versión 2.17c). Cada uno de los conjuntos de grupos de localidades resultantes fue validado con la prueba de Análisis de Similitud (ANOSIM).

Para caracterizar los grupos arrojados por las pruebas multivariadas, se utilizó un análisis de similitud porcentual (SIMPER) que indicó los GMF responsables del patrón de agrupación observado en las ordenaciones y su relevancia en dicho arreglo, es decir aquellos GMF característicos de cada conjunto de localidades en relación a su presencia y biomasa local (Clarke & Gorley, 2006; Clarke & Warwick, 2001).

2.6 Redundancia funcional

Para cada una de las 18 localidades en la región del POT también se calcularon los índices de riqueza y diversidad H' de especies promedio en el programa PRIMER versión 6.0. Con el fin de evaluar la relación entre la diversidad de especies y la de GMF espacialmente, se utilizaron modelos de regresión entre ambos parámetros (también se calculó para la riqueza de especies y de GMF). Los modelos fueron comparados (lineal, logarítmico y exponencial) a través del valor de R^2 que arrojó la regresión, para determinar el que mejor se ajustaba al conjunto de datos del presente estudio (Zar, 2009). Tanto el tipo de regresión que mejor se ajustó como el valor de la pendiente (b), fueron contrastados con el esquema propuesto por Micheli y Halpern

(2005) para establecer el escenario al cual corresponde la relación entre diversidad de especies y GMF de la región del POT y que indica si existe o no redundancia funcional (Figura 3).

Este proceso fue repetido para cada una de las Provincias biogeográficas, con el fin de comparar el grado de redundancia entre éstas, sin embargo debido a que algunas de ellas estuvieron poco representadas (e. g. Provincia Panámica con tres localidades), se tomó el valor de diversidad de especies y de GMF de todas las muestras de cada localidad.

A partir de la premisa de que un mayor número de especies por GMF (redundancia funcional) implica un alto grado de aseguramiento ecológico (resiliencia), debido a que el potencial de compensación de especies es más alto (Hughes et al., 2005; Laliberté et al., 2010), se tomó la riqueza de especies registrada por cada GMF por localidad, se seleccionaron los valores máximos y se determinaron las localidades con mayor y menor redundancia en la región del POT.

2.7 Resiliencia ecológica

Para tratar de determinar el grado de susceptibilidad de las localidades, es decir la pérdida de funciones ante la extracción de biomasa, se realizaron curvas de rarefacción individuales con los datos de biomasa por GMF (g/m^2) en el programa PAST versión 2.17c. La aplicación típica de este análisis, consiste en la comparación de la diversidad taxonómica entre muestras de diferentes tamaños. A partir del número de taxa encontrados en la muestra más grande, se estima el número de taxa esperados en muestras con menor número de individuos y su varianza, lo cual se calcula mediante el siguiente algoritmo:

$$E(\hat{S}_n) = \sum_{i=1}^s \left[1 - \frac{\binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \quad (3)$$

Donde:

$E(\hat{S}_n)$ = número esperado de especies en una muestra al azar de n individuos

S = número total de especies en todo el conjunto de la muestra,

N_i = número de individuos de la especie i

N = número total de individuos en toda la muestra = $\sum N_i$

n = valor del tamaño de muestra (número de individuos) escogidos para estandarización ($n \leq N$)

$\binom{N}{n}$ = número de combinaciones de n individuos que pueden ser escogidos de un conjunto de N individuos = $N!/n!(N-n)!$

La varianza de este estimador se calcula como:

$$\text{var}(\hat{S}_n) = \binom{N}{n}^{-1} \left[\sum_{i=1}^s \binom{N-N_i}{n} \left[1 - \frac{\binom{N-N_i}{n}}{\binom{N}{n}} \right] + 2 \sum_{i=1}^{s-1} \sum_{j=i+1}^s \left[\binom{N-N_i-N_j}{n} - \frac{\binom{N-N_i}{n} \binom{N-N_j}{n}}{\binom{N}{n}} \right] \right] \quad (4)$$

Donde:

$\text{var}(\hat{S}_n)$ = varianza del número esperado de especies en una muestra al azar de n individuos (Hammer et al., 2001; Krebs, 1999).

En el presente estudio, el número de especies se sustituyó por el número de GMF y la abundancia por la biomasa (g/m^2). De esta manera a partir de la biomasa y el número máximo de GMF encontrados en cada localidad, se calculó el porcentaje de pérdida de GMF si la biomasa se redujera hipotéticamente en un 25 y 50%. Así, las localidades que presentaron un menor porcentaje de pérdida de funciones se denominaron como las más 'susceptibles' y en contraparte, las que presentaron una menor pérdida de funciones a pesar de un alto porcentaje de extracción de la biomasa, fueron determinadas como las más 'resilientes' de la región del POT.

3 Resultados

A lo largo de la región del POT se muestrearon 18 localidades, pertenecientes a seis países (México, Nicaragua, Panamá, Costa Rica, Colombia y Ecuador) y cuatro provincias biogeográficas (Provincia de Cortés, Mexicana, Panámica y de Islas Oceánicas; Figura 4). En dichas localidades se llevaron a cabo 854 transectos correspondientes (peces y macroinvertebrados), los cuales abarcaron un total de 145,490 m² muestreados (Tabla 1). En cuatro transectos no se encontraron especies, lo que constituyó el 0.5% del total realizado.

3.1 Estructura comunitaria

En el presente estudio, se registraron 257 especies pertenecientes a cuatro phyla, ocho clases, 36 órdenes y 89 familias (Apéndice). El phylum con mayor representación fue el Chordata con 202 especies, seguido de los equinodermos (28 especies), moluscos (25 especies) y los artrópodos con sólo dos especies.

Con relación a la biomasa por grupos, se determinó que los elasmobranchios fueron los que presentaron mayores valores promedio (594.9 g/m²), seguidos de los teleósteos (8.2 g/m²) y los macroinvertebrados (4.9 g/m²; Tabla 3).

En cuanto a especies se refiere, el teleósteo conocido como vieja arcoiris *Thalassoma lucasanum* (Gill, 1862) fue el que presentó mayor cantidad de registros, seguido del erizo negro *D. mexicanum* y la vieja mexicana *Bodianus diplotaenia* (Gill, 1862).

Por su parte, las especies que presentaron mayor biomasa promedio fueron *Manta birostris* (Walbaum, 1792), *Caranx sexfasciatus* Quoy & Gaimard, 1825, *Galeocerdo cuvier* (Péron & Lesueur, 1822) y *Uraspis helvola* (Forster, 1801), con valores superiores a 700 g/m².

3.2 Formación de grupos funcionales

Las 257 especies de peces y macroinvertebrados registradas en el POT presentaron valores de nivel trófico de 2 a 4.5 que corresponden a grupos tróficos herbívoros, omnívoros, carnívoros primarios y secundarios, así como depredadores primarios y secundarios. El rango de tallas máximas para dichas especies fue de 25 a 9100 mm (Tabla 2).

A partir de los datos estandarizados de nivel trófico y talla máxima se construyó el dendrograma de agrupamiento que se muestra en la Figura 6 (coeficiente de correlación cofenético= 0.88). En términos de similitud de estos rasgos funcionales en las diferentes especies, se observaron dos agrupaciones generales al cortar el dendrograma a una distancia euclídeana de tres (primera línea punteada): el primero compuesto por los organismos con mayor talla y alto nivel trófico *G. cuvier* (4.5 y 7500 mm) por *M. birostris* (3.5 y 9100 mm) y el segundo, por las 255 especies restantes, lo que muestra que a pesar de la estandarización se observa el sesgo por los altos valores de talla máxima de ambas especies. Al hacer un segundo corte a una distancia de 1.7 (segunda línea punteada), se observó la formación de seis grupos que fueron clasificados de la A a la F. Estos grupos fueron validados mediante la prueba de Análisis de Similitud (ANOSIM), la cual arrojó un valor de $R=0.86$ que indica que la diferencia entre grupos es mayor que dentro de los mismos, es decir que la agrupación es buena.

Posteriormente se procedió a la subdivisión de los grupos mayores a través de caracteres taxonómicos para elasmobranquios y macroinvertebrados y morfométricos para teleósteos. A continuación se muestra la subdivisión taxonómica para los tres primeros grupos que no presentaron teleósteos, así como sus principales características:

Grupo A: conformado por una sola especie, el tiburón *G. cuvier* que fue la especie con mayor nivel trófico (4.5) registrado en la región del POT.

Grupo B: grupo mono-específico integrado por *M. birostris*, la cual presentó el mayor valor de talla máxima (9100 mm) en el presente estudio.

Grupo C: conformado por dos especies de tiburones (grupo C1) *Carcharhinus leucas* (Müller & Henle, 1839) y *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) y dos especies de mantas (grupo C2), *Taeniura meyeri* Müller & Henle, 1841 y *Aetobatus narinari* (Euphrasen, 1790), este grupo se caracteriza por organismos de gran tamaño (>300 mm) y alto nivel trófico alto (> 3.2).

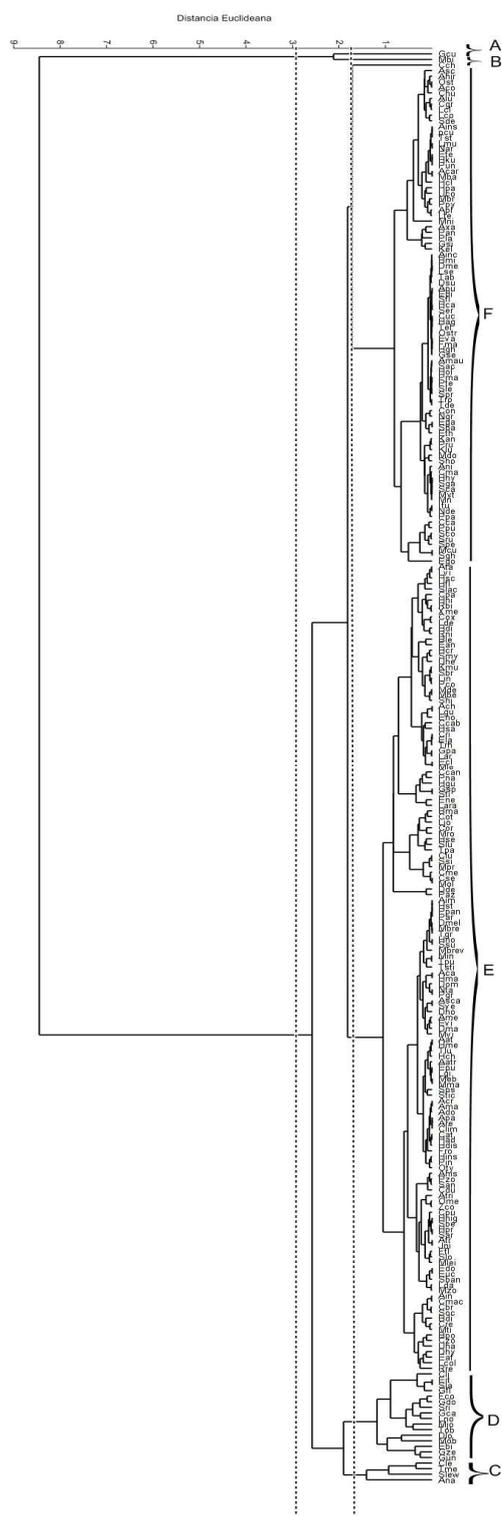


Figura 6. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las especies de peces y macroinvertebrados registrados en el Pacífico oriental tropical, con base en la similitud de nivel trófico y talla máxima (estandarizados) determinados por el índice de distancia euclídeana y agrupamiento pareado.

En cuanto a los grupos restantes, se hizo una separación y clasificación previa por taxonomía para los elasmobranquios y macroinvertebrados, y posteriormente una separación morfométrica para los teleósteos, por medio de dendrogramas de agrupamiento. Este proceso derivó en la subdivisión de los grupos D, E y F, los cuales se describen a continuación:

Grupo D: de manera general el grupo se constituyó por elasmobranquios y peces teleósteos en un rango de talla máxima de 1500 a 2750 mm y niveles tróficos de 3.1 a 4.5 correspondientes a organismos carnívoros primarios y secundarios, así como depredadores primarios. La primera sección del grupo (dividida taxonómicamente), se constituyó por dos especies de tiburones *Carcharhinus limbatus* (Müller & Henle, 1839) y *Triaenodon obesus* (Rüppell, 1837) (D1), una especie de Raya *Dasyatis longa* (Garman, 1880) (D2), una especie de manta *Mobula sp.* Rafinesque, 1810 (D3) y cinco especies de teleósteos de la Familia Muraenidae de los géneros *Gymnothorax* y *Gymnomuraena* (D4).

La segunda sección del grupo D estuvo conformada por siete especies de teleósteos, los cuales fueron clasificados en relación a los valores de las 19 cotas morfométricas transformadas (método alométrico de Burnaby), a través de un análisis de componentes principales (ACP). Este análisis arrojó que con sólo tres componentes se abarcó el 97% de la variación morfométrica de dichas especies. Posteriormente, con los eigenvalores de estos tres componentes se construyó un dendrograma de agrupamiento (coeficiente de correlación cofenética= 0.99; Figura 7), el cual fue cortado a una distancia euclideana de uno. Presentó dos grupos que estuvieron diferenciados principalmente por la forma de la región cefálica y su relación con respecto a la aleta dorsal (componente 1) y la región caudal (componentes 2 y 3).

Así, el primer grupo (D5) fue constituido por una sola especie, el pez trompeta *Fistularia commersonii* Rüppell, 1838, que se caracteriza por una boca bastante alargada y cuerpo elongado y comprimido que culmina en un filamento caudal.

Por su parte, el segundo grupo (D6) conformado por seis especies de teleósteos (de las Familias Carangidae, Serranidae y Lutjanidae), que morfológicamente coinciden en su rostro comprimido, cuerpo fusiforme y aleta caudal ancha en comparación con la especies del grupo D5. Se realizó la validación de estos dos grupos con un análisis de

similitud (ANOSIM), el cual presentó un valor de $R=1$ que indica que la diferencia entre grupos es mayor que dentro de los mismos.

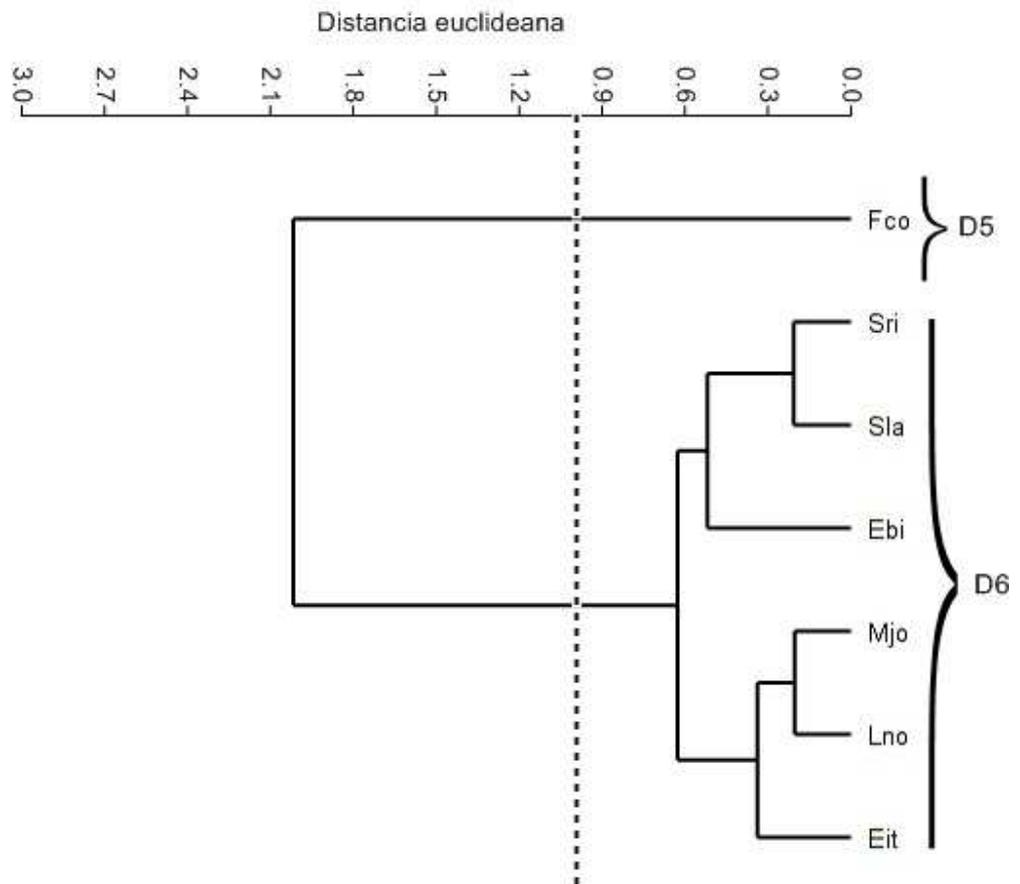


Figura 7. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las especies de teleósteos del Grupo D, con base en la similitud de forma (19 cotas) determinada por el índice de distancia euclídeana y agrupamiento pareado (ver significado de abreviaturas en Apéndice).

Grupo E: conformado por 145 especies, este fue el mayor grupo dentro del presente estudio, el cual comprende especies dentro del rango de talla máxima de 130 a 1200 mm y niveles tróficos entre 2.8 y 4.5, correspondientes a organismos omnívoros, carnívoros primarios y secundarios, así como depredadores primarios. La separación taxonómica derivó en tres grupos, el primero (E1) integrado por dos especies de rayas *Urobatis halleri* Cooper, 1863 y *Diplobatis ommata* (Jordan & Gilbert, 1890), el segundo (E2) estuvo compuesto por las seis especies de morenas restantes y el tercero (E7) por

dos especies de gasterópodos carnívoros del género *Hexaplex* que fueron los macroinvertebrados con mayor nivel trófico registrado en la región de estudio.

Para las 133 especies restantes de teleósteos se les agregaron los datos de morfometría transformados y se realizó un análisis de componentes principales (ACP).

El 96% de la variación estuvo explicada por 11 componentes, los cuales mostraron que la separación de las especies de este grupo están dadas en mayor medida por la relación de la aleta dorsal con respecto a las estructuras de la región cefálica (ojo, nariz y boca: componentes 1, 2, 9 y 10), después por relación entre la aleta pectoral y la región caudal (componentes 4, 5, 6 y 7) y por último por la altura del cuerpo (componente 11).

Con los eigenvalores resultantes del análisis de componentes principales, se realizó un dendrograma de agrupamiento (coeficiente de correlación cofenética= 0.90), que fue cortado a una distancia euclídeana de 1.4 (Figura 8) y presentó cuatro grupos de teleósteos: el grupo E3 se conformó por dos especies del género *Bothus* conocidos comúnmente como lenguados, los cuales se caracterizan por cuerpos planos y fuertemente comprimidos, con una aleta dorsal prácticamente encima de la región cefálica y una aleta pectoral larga y muy cercana a la región caudal.

El grupo E5 se constituyó sólo por una especie, el pez trompeta *Aulostomus chinensis* (Linnaeus, 1766), el cual, si sólo se hubiera tomado en cuenta la forma estaría agrupado con *F. commersonii* (D5) porque ambos presentan forma elongada y comprimida, boca larga en forma de tubo (alejada del ojo y de la aleta dorsal), así como una gran distancia de la aleta pectoral con respecto a la región caudal. Sin embargo, debido a que presentó un menor valor de nivel trófico (3.9) y una talla máxima inferior en un 50% (800 mm) fue confinado al grupo E, en donde presenta características completamente contrastantes con respecto al resto de los teleósteos de este grupo.

A su vez, el grupo E6 se formó por tres especies de teleósteos *Euleptorhamphus viridis* (van Hasselt, 1823), *Hemiramphus saltator* Gilbert & Starks, 1904 y *Tylosurus pacificus* (Steindachner, 1876), los cuales por ser de hábitos pelágicos presentan cuerpos muy elongados (forma de anguila), aleta caudal bifurcada y lejana a la aleta pectoral, pero se diferencian del grupo E5 principalmente porque su mandíbula inferior es notablemente más larga que la superior.

Por su parte, el grupo E4 estuvo conformado por el resto de los teleósteos (129 especies), los cuales en su mayoría presentaron un cuerpo fusiforme. Se realizó la validación de estos grupos con la técnica de Análisis de Similitud (ANOSIM), que arrojó un valor $R=0.96$, el cual indica que la diferencia entre grupos es mayor que dentro de los mismos.

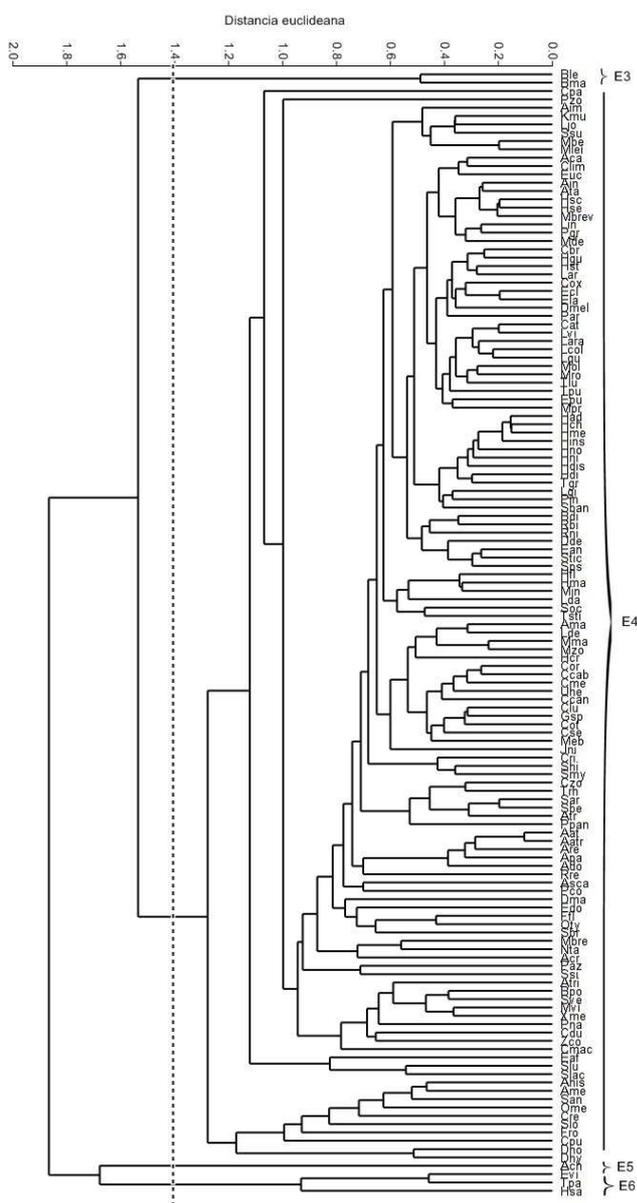


Figura 8. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las especies de teleósteos del Grupo E, con base en la similitud de forma (19 cotas) determinada por el índice de distancia euclídeana y agrupamiento pareado (ver significado de abreviaturas en Apéndice).

Grupo F: conformado por 90 especies de omnívoros y herbívoros (niveles tróficos entre 2 y 2.9) de tallas medianas a pequeñas (rango de 1800 a 25 mm), este grupo consistió en el segundo más grande del estudio. La primera sección comprendió especies que únicamente se dividieron taxonómicamente, formándose así siete grupos: El primero por una especie de raya *Urobatis concentricus* Osburn & Nichols, 1916 (F1), las dos especies de crustáceos decápodos (F5), las 13 especies de asteroideos (F6), las nueve especies de equinoideos (F7), las seis especies de holothuroideos (F8), las 13 especies de gasterópodos (F9) y las 10 especies de bivalvos (F10; Apéndice).

A las 36 especies de teleósteos restantes, se les agregó su información de morfometría transformada y se realizó un análisis de componentes principales (ACP), el cual arrojó que nueve de los componentes explicaron el 95% de la variación en la forma. Estos componentes separaron a las especies haciendo énfasis en las áreas de las aletas (componentes 1, 4 y 8), altura del cuerpo (componentes 7 y 9), estructuras de la región cefálica y pedúnculo caudal (3, 5 y 6). Los eigenvalores de estos nueve componentes, fueron utilizados para formar el dendrograma que fue cortado a una distancia euclideana de 1.1 (coeficiente de correlación cofenética= 0.875), el cual mostró la separación de tres grupos: el primero (F2) conformado por una sola especie de teleósteo *Calotomus carolinus* (Valenciennes, 1840) que se caracterizó por una amplia área de las aletas (dorsal, caudal, pectoral y anal), así como una región cefálica reducida en comparación con el resto de los miembros de la Familia Scaridae.

El segundo grupo (F4) también fue mono-específico, integrado por el teleósteo *Ophioblennius steindachneri* Jordan & Evermann, 1898, que presentó forma cilíndrica, gran área de las aletas dorsales y pectorales, así como altos valores de diámetro ocular y longitud de la boca.

Por último, el grupo F3 conformado por 34 especies de teleósteos que presentaron forma de cuerpo corta y/o voluminosa. Esta agrupación fue validada con el análisis de similitud (ANOSIM), que arrojó un valor de $R= 0.86$, que indica que los grupos son más similares entre sí que con respecto al resto de los grupos.

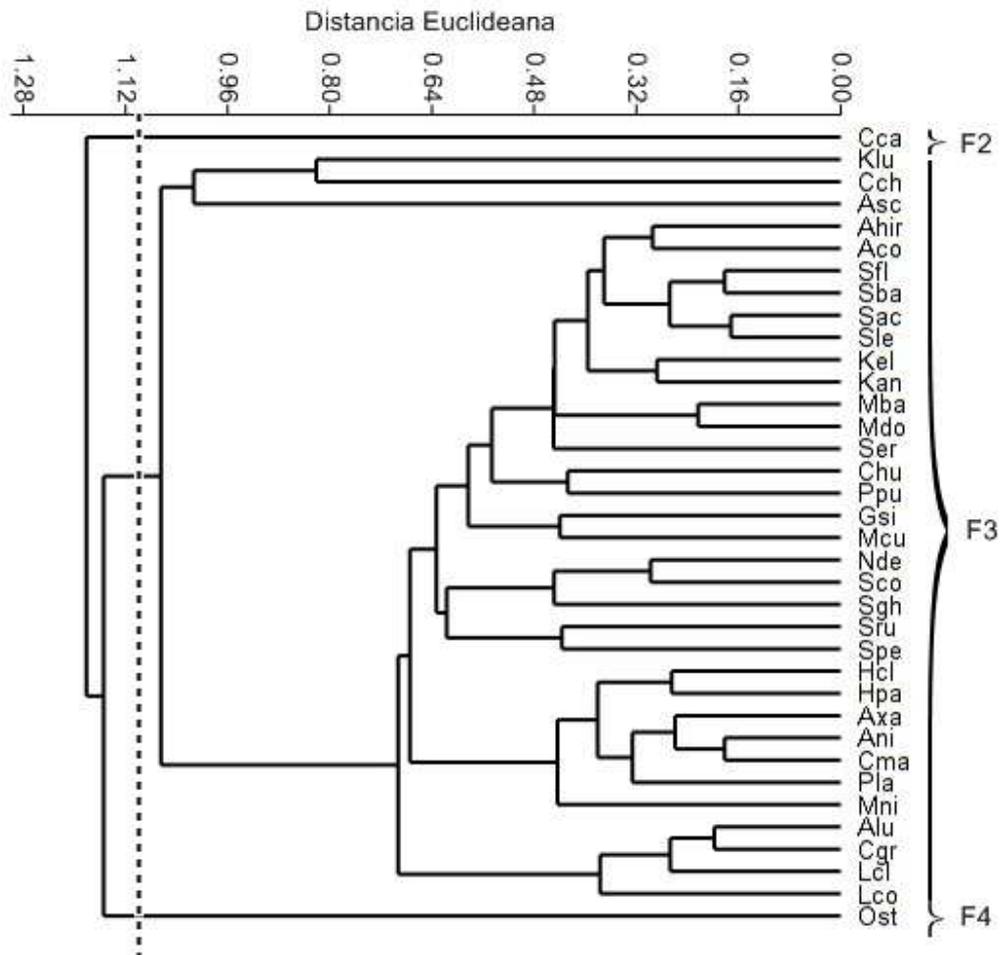


Figura 9. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las especies de teleósteos del Grupo F, respecto a la similitud de forma (19 cotas) determinada por el índice de distancia euclídeana y agrupamiento pareado (ver significado de abreviaturas en Apéndice).

Como resultado de este análisis, a partir de seis grupos mayores que fueron divididos tanto por su taxonomía como por el análisis morfométrico, se formaron 27 Grupos Morfo-Funcionales (GMF), los cuales fueron ordenados con base en la combinación de sus valores de nivel trófico y talla máxima. Así, durante el resto del trabajo se hace mención de los GMF mayores (correspondientes a los diez integrantes de los grupos A, B y C), GMF intermedios (siete grupos que integran al grupo E) y GMF base (integrados por los diez grupos en los que se subdividió el grupo F; Tabla 2).

Tabla 2. Composición y características de los GMF de peces y macroinvertebrados representados en el Pacífico oriental tropical.

GMF	# spp.	Taxonomía	NT	Talla (mm)	Generalidades
A1	1	Tiburón	4.5	7500	Depredador 2°
B1	1	Manta	3.5	9100	Carnívoro 2°
C1	2	Tiburones	4.3-4.1	4300-3600	Depredador 1°
C2	2	Mantas	4.2-3.2	3300	Depredador 1° y Carnívoro 1°
D1	2	Tiburones	4.2	2750-2130	Depredador 1°
D2	1	Raya	3.5	2600	Carnívoro 2°
D3	1	Manta	3.1	2200	Carnívoro 1°
D4	5	Morenas	4.3-3.4	2400-1500	Depredador 1°, Carnívoro 2° y 1°
D5	1	Teleósteo	4.3	1600	Depredador 1°
D6	6	Teleósteos	4.5-3.6	2500-1600	Depredador 1° y Carnívoro 2°
E1	2	Rayas	3.3-3.2	580-250	Carnívoro 1°
E2	6	Morenas	4-3.5	610-1200	Carnívoro 2°
E3	2	Teleósteos	4.4-3.7	510-150	Carnívoro 2° y 1°
E4	129	Teleósteos	4.5-2.8	1200-44	Depredador 1°, Carnívoro 1°, 2° y Omnívoro
E5	1	Teleósteo	3.9	800	Carnívoro 2°
E6	3	Teleósteos	4.3-3.4	825-480	Canívoro 1°, 2° y Depredador 1°
E7	2	Gasterópodos	3	150-130	Carnívoro 1°
F1	1	Raya	2.6	475	Omnívoro
F2	1	Teleósteo	2	540	Herbívoro
F3	34	Teleósteos	2.9-2	1800-30	Omnívoro y Herbívoro
F4	1	Teleósteo	2.7	180	Omnívoro
F5	2	Crustáceos	2.8-2.6	660-38	Omnívoro
F6	13	Asteroides	2.5	425-150	Omnívoro
F7	9	Equinoideos	2.2-2	150-38	Herbívoro
F8	6	Holothuroideos	2.1-2	1200-80	Herbívoro
F9	13	Gasterópodos	2.1-2	250-45	Herbívoro
F10	10	Bivalvos	2	251-25	Herbívoro

Con respecto al número de especies que conforman un GMF y su porcentaje de aparición en las localidades (Figura 10), no se observó una tendencia clara. Este hecho se debe a que los GMF que tuvieron mayor representación (> 50% de aparición) como el E4 (constituido por 129 especies de teleósteos), F3 (34 especies de teleósteos), F6 (13 especies de asteroideos), F7 (nueve especies de equinoideos), F8 (compuesto por seis especies de holothuroideos), E7 (dos especies de gasterópodos), F5 (dos especies de crustáceos), así como D5 y F4 (una especie de teleósteo), estuvieron conformados por diferente número de especies que fueron desde los valores superiores por GMF hasta GMF mono-específicos (Tabla 2).

En contraparte, los GMF A1 (integrado por una especie de tiburón *G. cuvier*), B1 (una especie de manta *M. birostris*), D2 (una especie de raya *D. longa*), D3 (una especie de manta *Mobula sp.*), E3 (dos especies de teleósteos del género *Bothus*), E6 (tres teleósteos pelágicos) y F2 (una especie de teleósteo *C. carolinus*), fueron los que tuvieron menor porcentaje de aparición, al presentarse sólo en una o dos localidades de la región del POT, pertenecientes (en la mayoría de los casos) a la misma provincia biogeográfica.

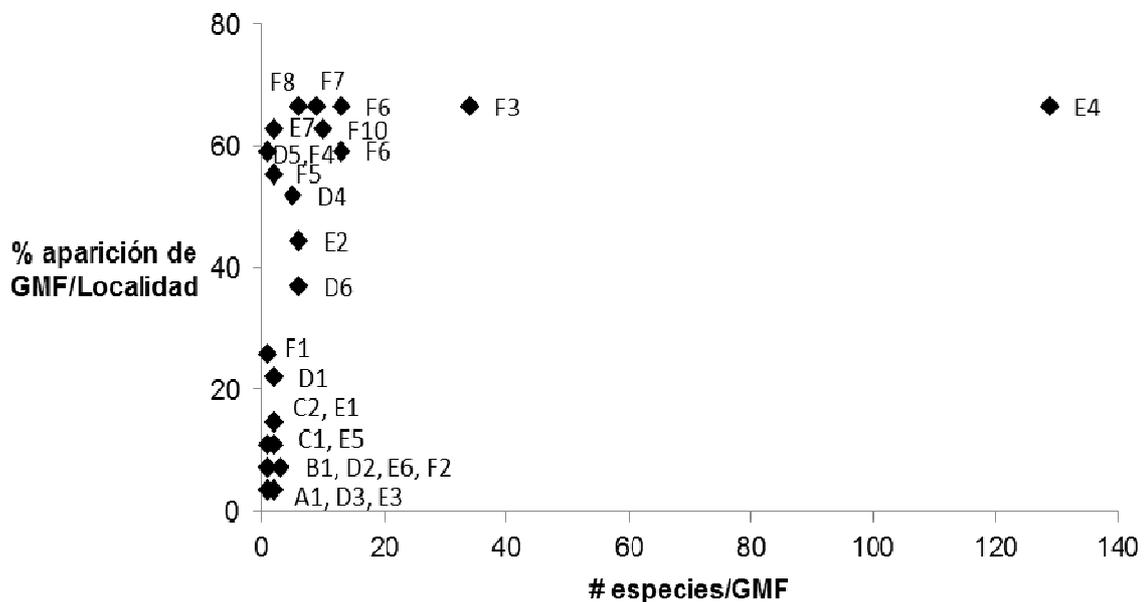


Figura 10. Relación entre el número de especies que compone a cada GMF y el porcentaje de aparición de cada GMF en las 18 localidades muestreadas a lo largo del Pacífico oriental tropical.

Tabla 3. Biomasa promedio (g/m² + error típico) por GMF en las 18 localidades de muestreo a lo largo del Pacífico oriental tropical.

GMF	LOR	ESA	CPU	CAB	ISA	MAR	REV	MAN	CCA	IXT	ACA	HUA	NIC	PER	COI	COC	MAL	GAL
A1																776		
B1							1343.4									6756		
C1															108	422	890.5	
C2											16.5			77.6		544		90.36
D1			0.08				508.6								190	221	229	143.9
D2							6.28							71.3				
D3														197				
D4	9.52	9.86	26.5	13	0.4		16.96	1.29	0.2	0.44		1.29		14.9	18	5.8	54.26	
D5	1.5	1.91	3.94	0.7	0.6	0.55	0.48	2.18	2.2	1.75	0.39	0.56		0.39	0.8	1	3.27	
D6		0	136					0.32		13.9		2.27		51.3	53	11.5	11.27	0.66
E1		2.14								0.59	0.24			2.45				
E2	0.65	0.07	0.21	1.3				0.15	0		0.62	0.23	0.62	0.94	0.8	0.01		
E3																14.9		
E4	5.18	4.17	50.2	29	4.9	4.61	23.78	3.26	2.1	3.01	2.61	6.31	1.5	8.38	11	4.83	6.85	8.23
E5							3.62								0.8	1.82		
E6		0.4										1.57						
E7	1.29	1.29	2.03	3.3	0.6	1	1.28	1.43	1.3	0.92	0.74	0.77	1.05	1.14	1		0.53	1.05
F1		2.67	6.65						1.1		6.65		1.14	2.14	1.8			
F2			2.88				6.15											
F3	6.7	7.51	25.2	45	9.4	15.7	10.97	8.6	9.9	11.6	4.24	13.9	1.96	6.18	25	22.9	13.96	113.1
F4		0.13	0.15	0.5	0.1		0.08	0.25	0.2	0.34	0.29	0.39	0.04	0.13	0.1	0.13	0.23	0.53
F5	0.06	0.83	5.2	1.3			10.4	0.06	0.6	0.1	0.08	0.52	1.32	0.81	1	11.2		5.2
F6	20.8	13.6	1.91	3.3	2.5	2.17	11.46	3.29	2.6	12	3.45	1.03	2.01	10.3	7.4	2.36	1.55	1.85
F7	5.52	12.1	4.41	13	10	8.63	11.04	3.76	8.5	9.87	13.9	4.19	10.9	5.03	7.4	8.65	31.46	49.4
F8	11.2	6.11	8.88	9.5	7.5	6.41	29.64	12	11	2.99	4.7	15	3.39	6.57	4.4	3.49	3.15	4
F9	0.62	0.04	0.39	0.1	0.1		0.07	0.15	0.3	0.05	0.04	0.08	0.52	0.2	0.8		0.08	21.12
F10	3.46	2.83	3.38	2.4	3	2.35	3.36	3.37	1.3	3.42	4.45	2.73	0.93	3.51	4.4	1.44	2.6	

Claves localidades: Loreto (LOR), Espíritu Santo (ESA), Cabo Pulmo (CPU), Los Cabos (CAB), Isla Isabel (ISA), Islas Marías (MAR), Revillagigedo (REV), Manzanillo (MAN), Caleta de Campos (CCA), Ixtapa-Zihuatanejo (IXT), Acapulco (ACA), Huatulco-Puerto Ángel (HUA), Rivas-Nicaragua (NIC), Las Perlas (PER), Coiba (COI), Isla del Coco (COC), Malpelo (MAL) y Galápagos (GAL).

Con relación a la biomasa promedio por GMF (Tabla 3), el GMF que presentó mayores valores fue el B1 (grupo mono-específico conformado por *M. birostris*) que sólo se presentó en Isla del Coco (8099 g/m² equivalente a dos organismos de talla mayor a 300 cm), seguido del C1 y D1 (conformados por tiburones) con biomásas arriba de 1000 g/m². Los grupos E1 (dos especies de rayas), E2 (seis especies de morenas), E6 (tres especies de teleósteos), E1, E2 y F4 (conformados por un teleósteo) fueron los que presentaron menores biomásas con menos de 10 g/m² (Tabla 3).

A lo largo de la región del POT se presentó una biomasa promedio de GMF por localidad de 224.65 ± 150.89 g/m². Sin embargo, como se puede observar, los valores fueron altamente variables entre localidades, los cuales van desde ~9000 g/m² en Isla del Coco hasta menos de 30 g/m² en Nicaragua. Las localidades que presentaron mayor biomasa promedio fueron Isla del Coco, Malpelo y Revillagigedo (>1000 g/m²), todas ellas pertenecientes a la provincia de Islas Oceánicas, mientras que arrecifes costeros como Nicaragua, Isla Isabel y Manzanillo presentaron valores menores a 40 g/m².

3.3 Estructura funcional

Una vez que se formaron los GMF, se relacionó el área muestreada por localidad (m² totales) con respecto a la riqueza total de GMF (serie en símbolos negros) y la riqueza de GMF promedio por transecto (serie en símbolos grises; Figura 11).

A través de un análisis de regresión lineal (modelo $Y = bx + a$), se determinó que la riqueza total de GMF por localidad (promedio= 14.5 ± 0.69 GMF/localidad), presentó una relación significativa ($P < 0.001$; $y = -0.0005x + 10.145$; $R^2 = 0.683$) con el área muestreada por localidad. Esta relación implica que conforme se muestrea una mayor área por localidad, la riqueza de GMF total (diversidad gamma) aumenta de manera proporcional.

En el caso del número promedio de GMF por localidad (Promedio= 5.96 ± 0.05 GMF/transecto), esta relación con el área muestreada no fue significativa ($P = 0.275$; $y =$

$-5 \times 10^{-5}x + 6.608$; $R^2 = 0.073$), lo que indica que pesar de que se aumente el porcentaje de área muestreada, el número promedio de GMF por transecto (diversidad alfa) resulta similar.

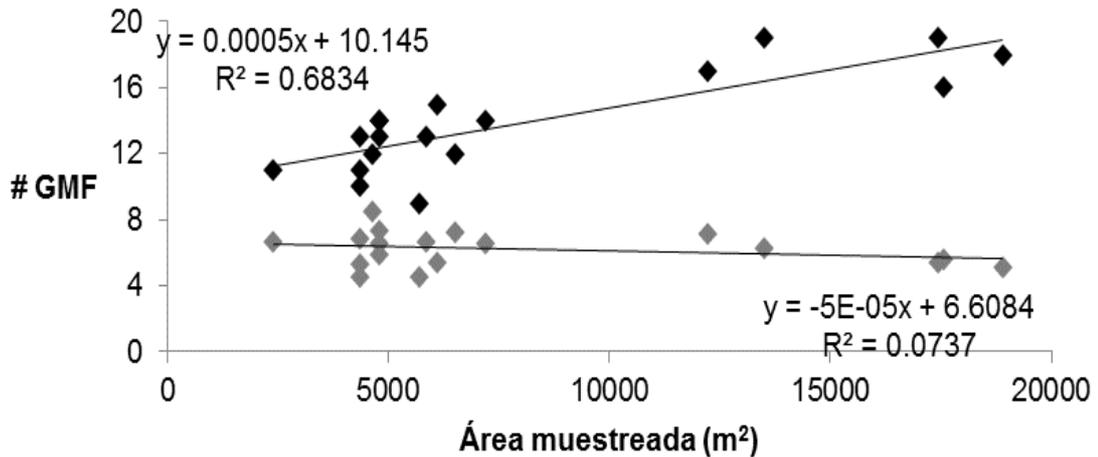


Figura 11. Relación entre el área muestreada (N= 145,490 m² muestreados) y la riqueza de GMF por localidad (en negro) y GMF promedio por transecto (en gris) en el Pacífico oriental tropical.

El análisis entre las dos zonas muestreadas en el POT (insular y continental), no arrojó diferencias significativas para los índices S, H' y J' ($P > 0.1$), pero sí lo hizo para la biomasa promedio por GMF ($P < 0.001$), la cual presentó menores valores en la zona continental (252.68 ± 35.52 g/m²) con respecto a las islas oceánicas (594.02 ± 102.49 g/m²; Figura 12).

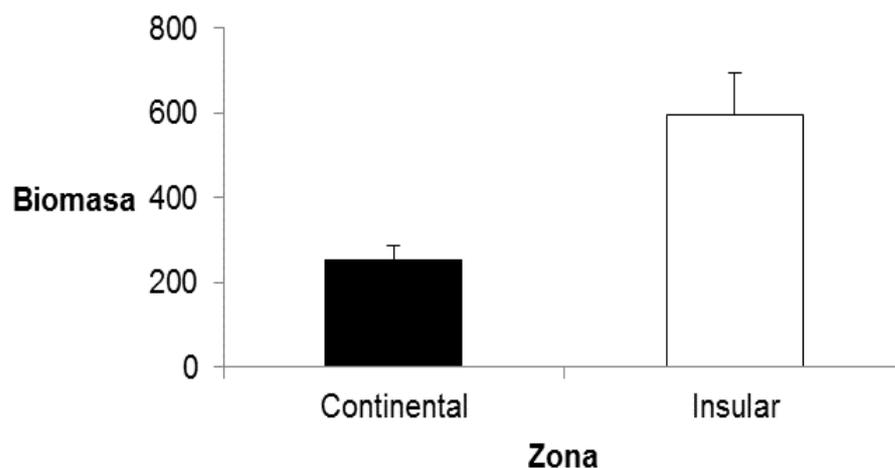


Figura 12. Biomasa de GMF por transecto (promedio \pm error típico) en las dos zonas muestreadas en el Pacífico oriental tropical.

Análisis por Provincia Biogeográfica

Para las cuatro provincias biogeográficas abarcadas en el presente estudio, se calcularon cuatro índices ecológicos (riqueza de GMF, biomasa, diversidad Shannon-Wiener H' y uniformidad J'), cuyos resultados se presentan a continuación:

En el caso de la **riqueza de GMF** (# GMF), se presentó un promedio por unidad de muestreo de 5.96 ± 0.05 GMF/transecto para la región del POT y se puede observar una tendencia de descenso de los valores conforme disminuye la latitud (Figura 13).

En el análisis entre provincias, este índice presentó diferencias significativas ($H_{3,876} = 111.41$, $P < 0.001$), las cuales se debieron a la presencia de tres conjuntos de localidades señaladas por la prueba *a posteriori*: el primero formado únicamente por la Provincia de Cortés (6.61 ± 0.10 GMF/transecto, en blanco), seguido del grupo conformado por las Provincias Mexicana y de Islas Oceánicas (~ 6 GMF/transecto, en gris), y por último el correspondiente a la Provincia Panámica (5.12 ± 0.09 GMF/transecto, en negro).

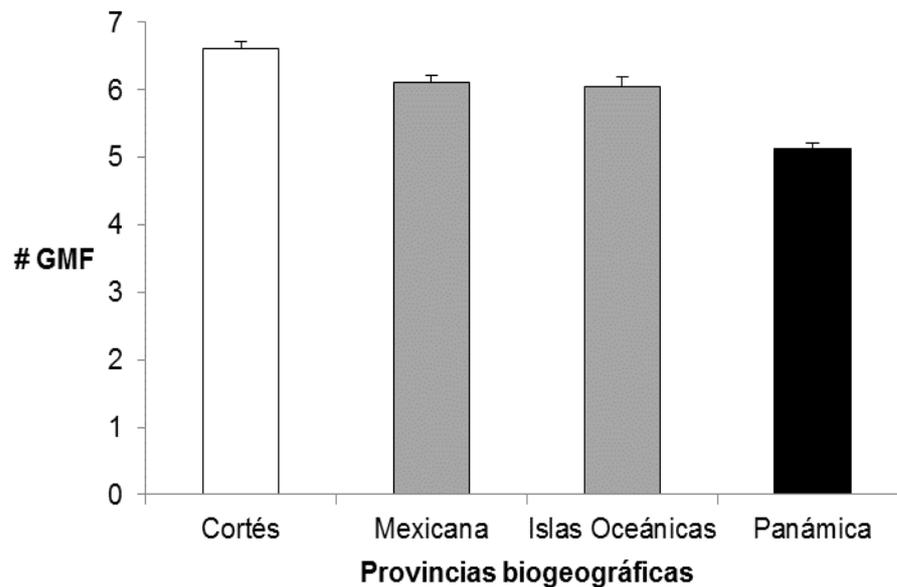


Figura 13. Riqueza de GMF por transecto (promedio \pm error típico) en las cuatro provincias biogeográficas muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

Por su parte, la biomasa por GMF presentó un valor promedio de $297.5 \pm 33.8 \text{ g/m}^2$ para la región del POT. El análisis estadístico arrojó diferencias significativas ($H_{3,876} = 113.58$, $P < 0.001$) debido a la presencia de dos conjuntos de provincias: el primero conformado por la Provincia de Cortés e Islas Oceánicas con valores altos de biomasa ($>400 \text{ g/m}^2$; en blanco) con alta varianza y el segundo, con valores bajos de biomasa y menor varianza integrado por las provincias Panámica y Mexicana ($203.2 \pm 25.3 \text{ g/m}^2$ y $109.1 \pm 6.9 \text{ g/m}^2$, respectivamente; en negro; Figura 14).

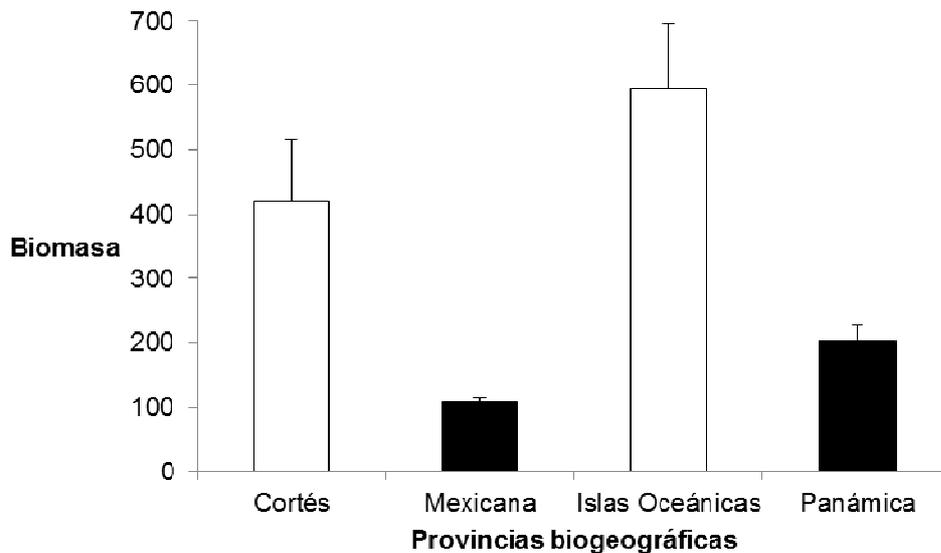


Figura 14. Biomasa de GMF por transecto (promedio \pm error típico) en las cuatro provincias biogeográficas muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.

Se observaron diferencias significativas ($F_{3,872} = 5.00$, $P = 0.002$) entre las provincias biogeográficas con respecto al índice de **diversidad de Shannon-Wiener H'** (Promedio $H' = 0.43 \pm 0.14$). La prueba *a posteriori* arrojó tres grupos: el primero constituido únicamente por la provincia Mexicana (0.46 ± 0.009 ; en blanco), el segundo formado por la provincia de Cortés (0.44 ± 0.008 ; en gris) y el tercero, con los menores valores de diversidad compuesto por las provincia Panámica y de Islas oceánicas (~ 0.41 ; en negro).

De acuerdo con el índice de **uniformidad de Pielou J'** , las provincias biogeográficas presentaron diferencias significativas ($H_{3,876} = 16.39$, $P < 0.001$), que se deben a la presencia de dos conjuntos de provincias principales (arrojados por la prueba a

posteriori): en primer lugar las provincias Mexicana y Panámica con valores altos de uniformidad (0.60 ± 0.16 y 0.60 ± 0.20 , respectivamente), y en segundo lugar las provincias de Cortés y de las Islas oceánicas con alta dominancia (0.55 ± 0.18 en ambos casos). Para la región del POT, la media general de este índice fue de 0.58 ± 0.18 , lo que indica un valor medio-alto de uniformidad en la repartición de la biomasa entre los distintos GMF.

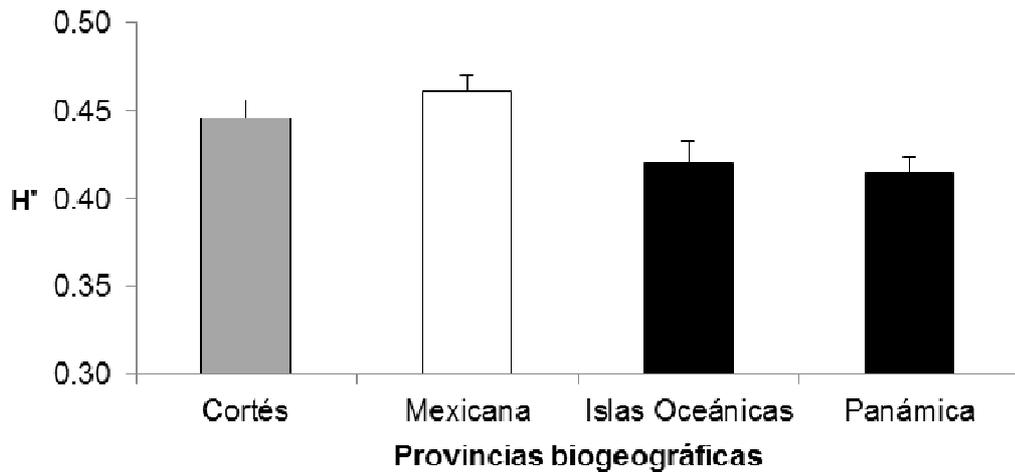


Figura 15. Diversidad de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las cuatro provincias biogeográficas muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.

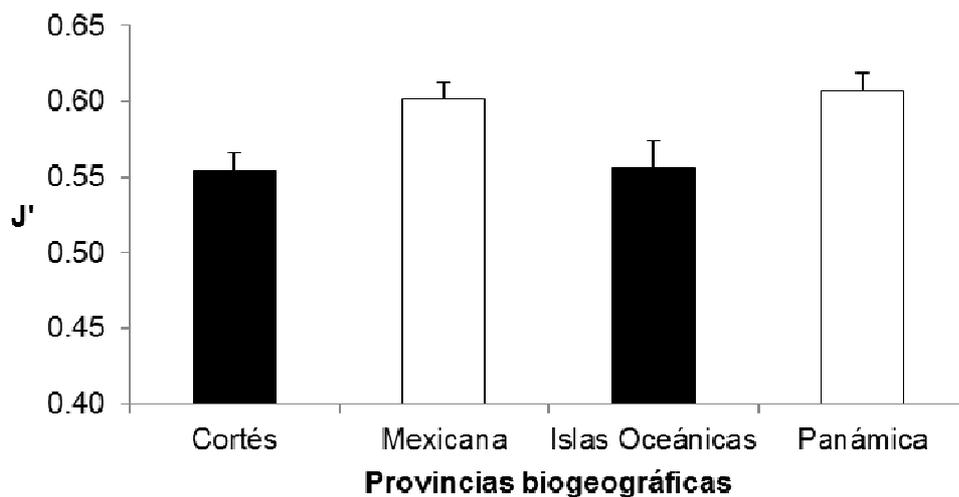


Figura 16. Uniformidad de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las cuatro provincias biogeográficas muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.

Análisis por localidades

De manera general para el caso del análisis por localidades, se observó un patrón de disminución de los valores de los índices de riqueza de GMF, diversidad H' y uniformidad J' en las zonas de transición entre provincias biogeográficas: Los Cabos, Isabel e Islas Marías como zonas límite entre la Provincia de Cortés y Mexicana, así como Nicaragua, Las Perlas y Coiba para las Provincias Mexicana y Panámica, sin embargo este patrón no fue significativo estadísticamente ($P < 0.05$).

Para el índice de **riqueza de GMF** (Figura 17), las pruebas estadísticas señalaron la presencia de cuatro conjuntos de localidades con diferencias significativas ($F_{17, 858} = 22.62$, $P < 0.001$): de menor a mayor con respecto a los valores exhibidos para este índice, se presentaron las localidades de Islas Marías y Nicaragua (< 5 GMF/transecto; en negro), en segundo lugar Cabo Pulmo, Isabel, Revillagigedo, Caleta de Campos, Coiba y Las Perlas (<6 GMF/transecto; en gris), en tercer lugar Loreto, Espíritu Santo, Manzanillo, Ixtapa, Acapulco, Huatulco-Puerto Ángel, Isla del Coco, Malpelo y Galápagos (<8 GMF/transecto) y por último, Los Cabos con el mayor valor de riqueza de GMF 8.45 GMF/transecto (en puntos negros).

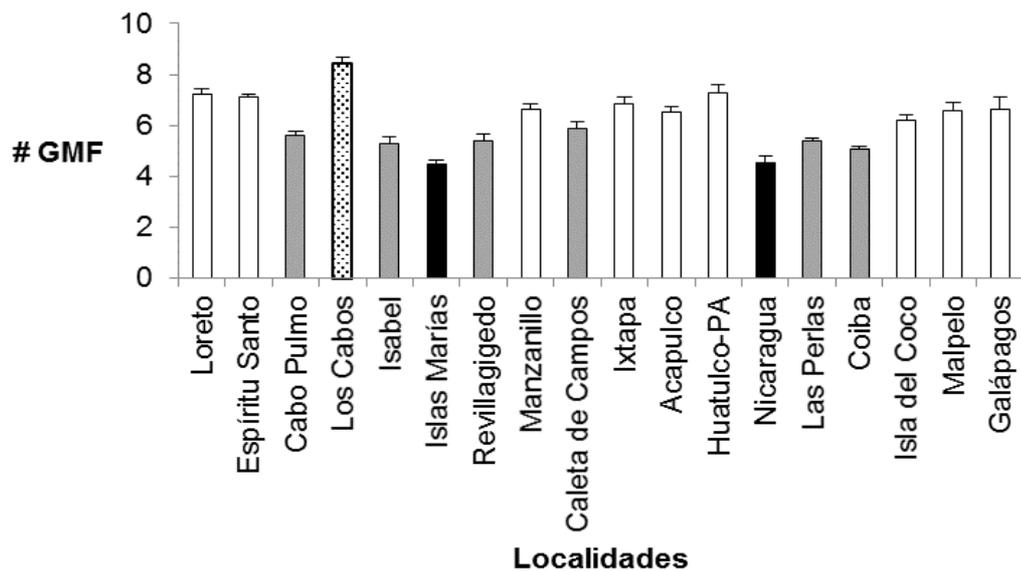


Figura 17. Riqueza de GMF por transecto (promedio ± error típico) en las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.

En cuanto a la **biomasa por GMF** (Figura 18), el análisis entre localidades presentó diferencias significativas ($H_{17,876} = 198.74$, $P < 0.001$), y la prueba *a posteriori* señaló cuatro grupos de localidades: con la menor biomasa se presentó la localidad de Nicaragua con un promedio de $39.7 \pm 8.6 \text{ g/m}^2$ (en negro), en segundo lugar con biomasa media-baja (66.4 a 188.6 g/m^2) se presentaron localidades continentales (Loreto, Espíritu Santo, Isabel, Islas Marías; Manzanillo, Caleta de Campos, Ixtapa, Acapulco, Huatulco-PA y Las Perlas; en gris). Posteriormente, con una biomasa cercana al promedio general ($297.5 \pm 33.8 \text{ g/m}^2$; en blanco) se presentó la localidad Panámica de Coiba ($305 \pm 49 \text{ g/m}^2$), mientras que las localidades que presentaron las biomases más altas ($>500 \text{ g/m}^2$) fueron en su mayoría las pertenecientes a la provincia de las Islas Oceánicas (Revillagigedo, Isla del Coco, Malpelo y Galápagos), así como dos localidades de la porción sur del Golfo de California (Cabo Pulmo y Los Cabos; en puntos negros).

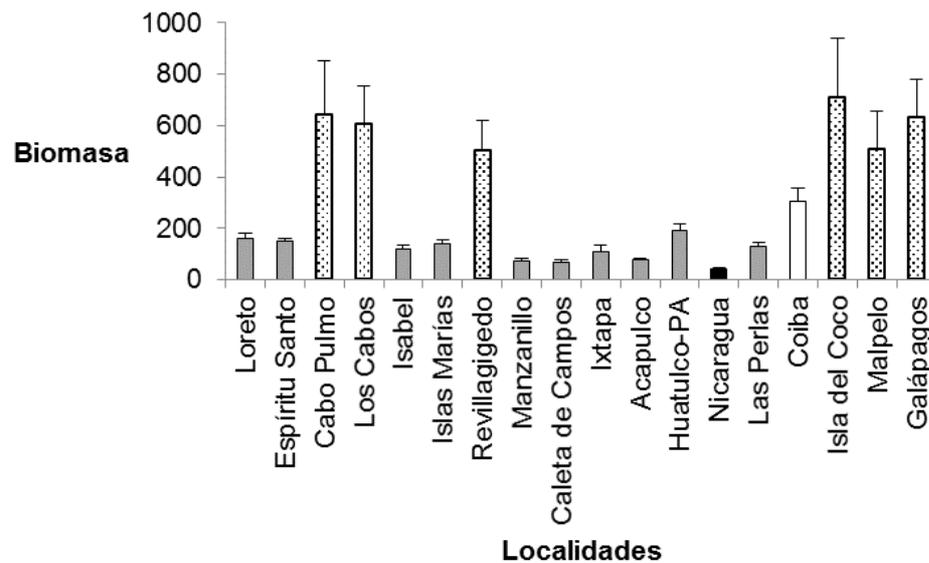


Figura 18. Biomasa de GMF por transecto (promedio \pm error típico) en las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

Con respecto al índice de **diversidad de Shannon-Wiener (H')**, a pesar de que la mayoría de localidades presentaron valores cercanos al promedio general ($H' = 0.43 \pm 0.14$; Figura 19), el análisis estadístico arrojó diferencias significativas ($H_{17, 876} =$

121.079, $P < 0.001$). De acuerdo con la prueba *a posteriori*, en la región del POT se presentan cuatro conjuntos de localidades con base en sus valores de H' : las localidades de Cabo Pulmo Islas Mariás, Isla del Coco presentaron los valores de diversidad más bajos ($H' < 0.38$; en negro), seguido del conjunto formado Isabel, Revillagigedo, Nicaragua, Las Perlas y Coiba (H' entre 0.40 y 0.42; en gris), así como el grupo integrado por Espíritu Santo, Los Cabos, Manzanillo, Caleta de Campos, Ixtapa, Acapulco, Huatulco-PA, Malpelo y Galápagos (H' entre 0.46 y 0.52; en blanco). Por su parte, la localidad más norteña (Loreto, B.C.S.), presentó los valores más altos de diversidad ($H' = 0.55 \pm 0.02$; en puntos negros).

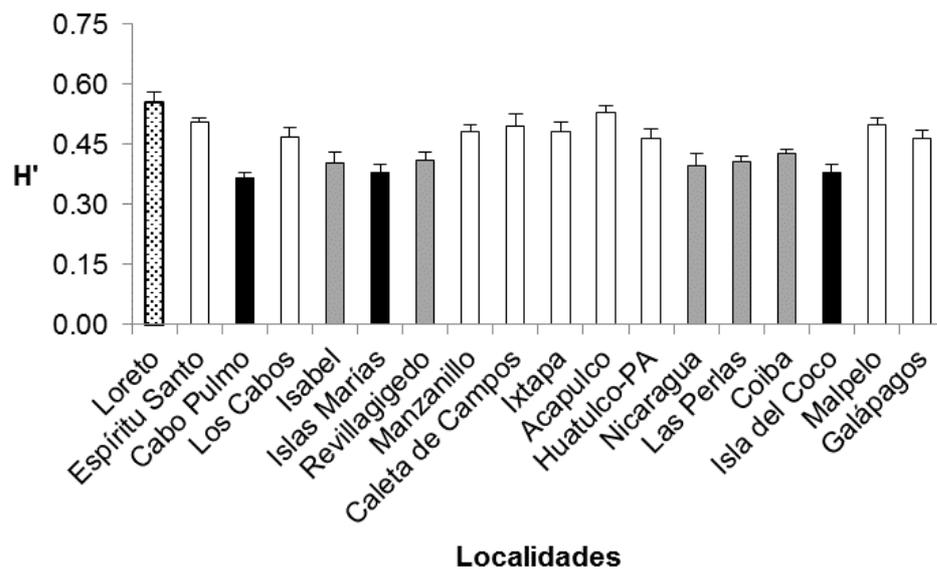


Figura 19. Diversidad de GMF por transecto (promedio \pm error típico) en las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba *a posteriori*.

Finalmente, con respecto al índice de **uniformidad de Pielou (J')** por localidades, se presentaron diferencias significativas ($H_{17, 876} = 73.10$, $P < 0.001$). Este hecho se asocia a los altos valores de uniformidad que presentaron las localidades de Loreto, Caleta de Campos y Acapulco ($J' > 0.65$; en blanco), seguido del conjunto de localidades con valores alrededor de la media general (0.58 ± 0.006) formado por Espíritu Santo, Los Cabos, Isabel, Islas Mariás, Revillagigedo, Manzanillo, Ixtapa, Huatulco-PA, Nicaragua, Las Perlas, Coiba, Malpelo y Galápagos (J' entre 0.50 y 0.63; en gris). Por último, las

localidades de Cabo Pulmo e Isla del Coco fueron las que presentaron los menores valores de uniformidad (0.50 ± 0.20 y 0.48 ± 0.19 , respectivamente; en negro).

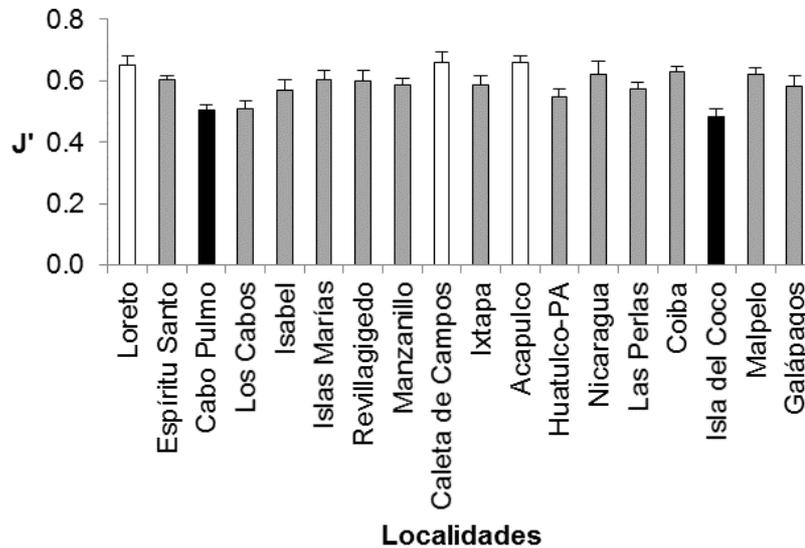


Figura 20. Uniformidad de GMF por transecto (promedio \pm error típico) en las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical, señalando los grupos identificados mediante la prueba a posteriori.

3.4 Similitud de las asociaciones funcionales

En términos de similitud de biomasa de GMF por localidad (Figura 21), se observó la formación de dos grupos generales al cortar el dendrograma en el 10% de similitud (primera línea punteada): el primero integrado por las islas oceánicas más norteñas (Revillagigedo e Isla del Coco) y el segundo conformado por el resto de las localidades. Al hacer un segundo corte al 29% de similitud (segunda línea punteada), se observó la separación de este último grupo en tres asociaciones principales: la primera constituida por las islas oceánicas más sureñas (Malpelo y Galápagos) y Coiba (zona insular de la región Panámica), la segunda conformada por el archipiélago de Las Perlas (otra de las zonas insulares de la provincia Panámica), y la tercera por el resto de las localidades continentales pertenecientes a las Provincias de Cortés, Mexicana y un sitio de la Panámica (Nicaragua, cuyos arrecifes costeros siempre presentaron una mayor asociación con este grupo de localidades).

El Escalamiento Multidimensional no Métrico (nMDS; Figura 22), también definió la presencia de dos grupos principales al 10% de similitud (elipses en línea continua): el

primero conformado por las islas Revillagigedo e Isla del Coco y el segundo por el resto de las localidades. Posteriormente, al hacer la división mediante elipses al 29% de similitud (línea punteada), se observó la presencia de cuatro agrupaciones de localidades: el primero de ellos constituido por las islas oceánicas más norteñas (Revillagigedo e Isla del Coco), el segundo conformado por las islas oceánicas que se encuentran más al sur (Galápagos y Malpelo) así como por la localidad Panámica de Coiba (isla cercana a la costa), el tercero compuesto únicamente por el archipiélago de Las Perlas, mientras que el cuarto se integró por el resto de las localidades (en su mayoría continentales o de zonas insulares cercanas a la costa).

Estos grupos fueron validados por medio del análisis de similitud (ANOSIM), el cual arrojó un valor de $R_{\text{global}} = 0.963$, lo que indica que la diferencia entre grupos es mayor que dentro de los mismos, es decir, la agrupación es buena.

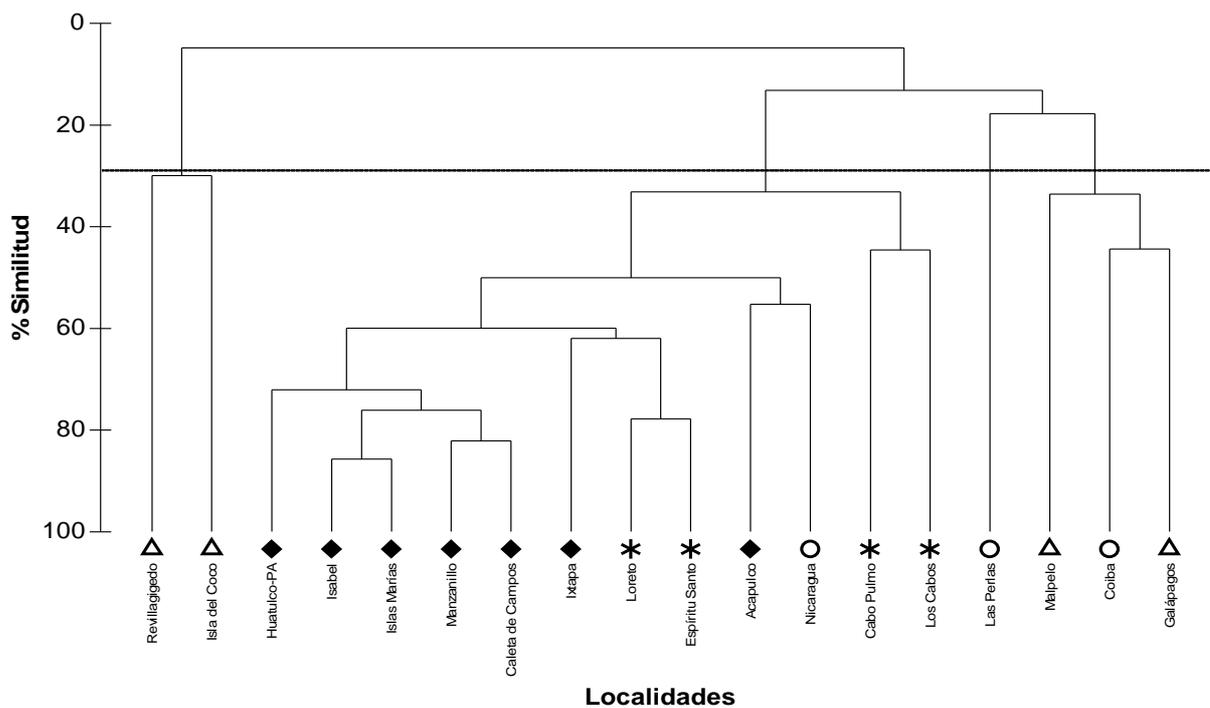


Figura 21. Dendrograma de agrupamiento que muestra la asociación de las localidades con base en la similitud de la bioamasa promedio de GMF determinada por el índice de Bray-Curtis (corte al 30% de similitud). Símbolos por provincia: Cortés (asteriscos), Mexicana (rombos), Islas Oceánicas (triángulos) y Panámica (círculos).

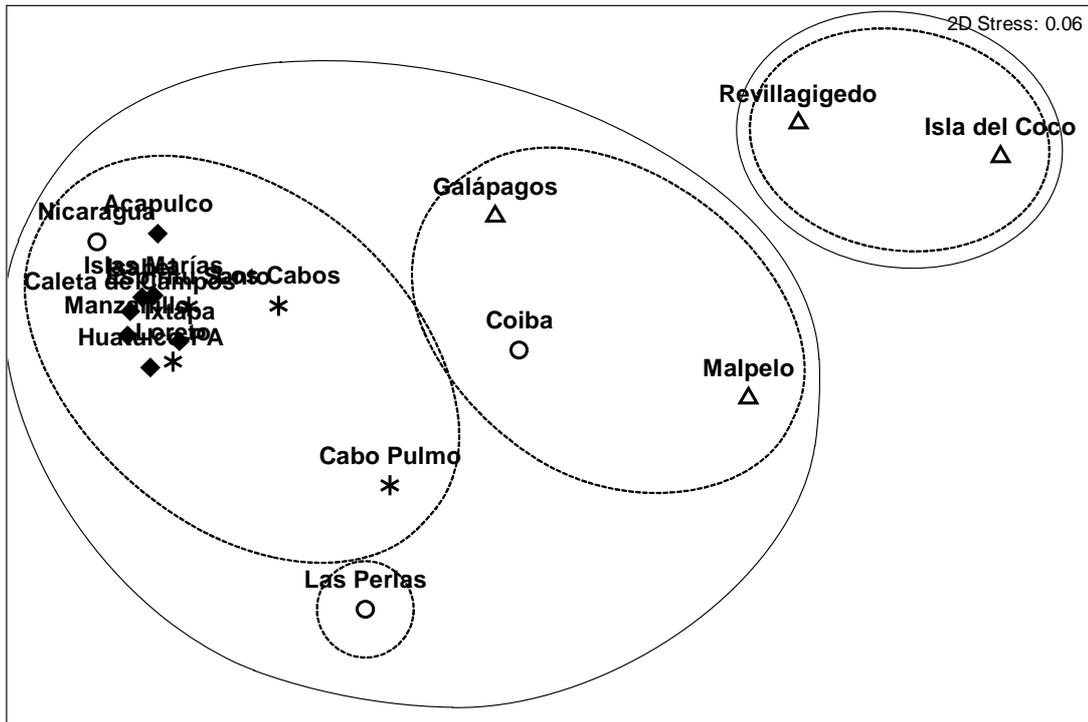


Figura 22. Escalamiento Multidimensional no métrico (nivel de estrés = 0.06) elaborado con el índice Bray-Curtis y el Método UPGMA basado en la biomasa promedio de GMF en el Pacífico oriental tropical (elipses al 10 y 30% de similitud). Símbolos por provincia: Cortés (asteriscos), Mexicana (rombos), Islas Oceánicas (triángulos) y Panámica (círculos).

Con base en las agrupaciones de localidades definidas mediante los análisis de ordenación (figuras 21-22), se procedió a realizar un análisis de similitud porcentual (SIMPER) para determinar los GMF responsables de las asociaciones de dichas localidades al 29% de similitud.

El análisis arrojó que para el primer grupo constituido por las islas oceánicas más norteñas (Revillagigedo e Isla del Coco), los GMF superiores B1 y D1 fueron los que presentaron mayor porcentaje de contribución a su separación con respecto al resto de las localidades (97%).

Por su parte, para el grupo dos integrado por islas oceánicas sureñas y la localidad de Coiba, los GMF superiores D1 y C1, así como los GMF base (F3 y F7), presentaron un alto porcentaje de contribución a su agrupamiento (90%). En el caso del tercer grupo constituido únicamente por el Archipiélago de las Perlas en la provincia Panámica, el

análisis no arroja GMF característicos, sin embargo se destaca que fue la única localidad que presentó el GMF superior D3 (mono-específico integrados por la manta *Mobula sp.*; Tabla 3).

Por último, el cuarto grupo conformado por el resto de las localidades, se caracterizó por la presencia y biomasa de un mayor número de GMF, entre ellos uno intermedio (E4) y de cinco GMF base (F7, F3, F8, F6 y F10), los cuales en conjunto contribuyeron al 90% de similitud entre estos sitios (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados del análisis de similitud porcentual (SIMPER) que indica los GMF que contribuyen a la agrupación de las localidades en los análisis de ordenación (dendrograma de agrupamiento y nMDS).

	Abundancia promedio	Similitud promedio	Contribución (%)	Acumulativo (%)
Grupo 1				
B1	4049.6	24.9	83	83
D1	364.9	4.1	14	97
Grupo 2				
D1	187.7	24.2	65	65
C1	332.7	4.3	11	76
F3	50.7	3.0	8	85
F7	29.4	2.1	6	90
Grupo 3				
F7	9.1	12.4	24	24
F3	13.9	12.1	23	47
F8	7.9	9.5	18	66
E4	10.1	5.1	10	76
F6	4.4	4.0	8	84
F10	2.7	3.5	7	90

3.5 Redundancia funcional

Con respecto al análisis de redundancia funcional, se determinó la relación entre el promedio de la diversidad de especies y la diversidad de GMF a nivel de localidad (Figura 23). De acuerdo con los modelos de regresión probados (lineal, logarítmico y exponencial), el que se ajustó en mayor medida al conjunto de datos del presente estudio fue el modelo lineal ($y = 0.3561x + 0.1706$), el cual demostró que existe una relación significativa entre ambos parámetros ($P = 0.002$).

Por su parte el valor de R^2 obtenido para el modelo sugiere que el nivel de correlación es bajo (0.27), sin embargo, debido a que fue el modelo que más se ajustó, se tomó su valor de la pendiente ($b = 0.35$) para determinar el tipo de escenario al cual corresponde la relación entre la diversidad de especies y de GMF de acuerdo con el modelo de Micheli y Halpern (2005). Con base en ello, se determinó que la región del POT presentó un patrón similar al propuesto en el escenario tipo A_2 , el cual implica que existe redundancia funcional, es decir que por cada función que existe en el ecosistema existe más de una especie cumpliéndola (proporción 1: 3.5).

Este patrón fue confirmado al realizar este mismo análisis para la riqueza de especies y de GMF (Figura 24), la cual presentó una relación significativa ($P = 0.003$) para el modelo lineal ($y = 0.182x + 2.466$) y un valor de R^2 mayor (0.431) al exhibido por la relación entre la diversidad de especies y de GMF.

Este análisis fue repetido para determinar el grado de redundancia funcional entre las distintas provincias biogeográficas, relacionando la diversidad de especies y de GMF por transecto (debido a que varias de las provincias estuvieron representadas por pocas localidades) para cada una de ellas. Todas presentaron una relación lineal significativa ($P < 0.001$) y con base en el valor de su pendiente, se determinó que la provincia Panámica fue la que presentó mayor redundancia funcional ($y = 0.364x + 0.145$; $R^2 = 0.35$), seguida de la Provincia de las Islas Oceánicas ($y = 0.397x + 0.123$; $R^2 = 0.47$), Mexicana ($y = 0.458x + 0.075$; $R^2 = 0.37$) y por último la Provincia de Cortés ($y = 0.493x + 0.071$; $R^2 = 0.54$).

De manera complementaria, se llevó a cabo el análisis del número de especies registradas por GMF para cada una de las 18 localidades muestreadas (Tabla 5). En relación al criterio de que la localidad que presentara la mayor riqueza de especies en la mayor cantidad de GMF presentaría un mayor potencial de compensación ecológica,

se determinó que Coiba fue la localidad más redundante de la región del POT (al presentar el mayor número de especies en 14 GMF), seguida de Las Perlas (con ocho GMF con los valores máximos de registro de especies). En contraparte, la localidad que presentó una menor redundancia funcional de acuerdo con este criterio, fue Islas Marías al presentar el valor máximo de especies sólo para un GMF (D5), el cual estuvo constituido únicamente por una especie (Tabla 2).

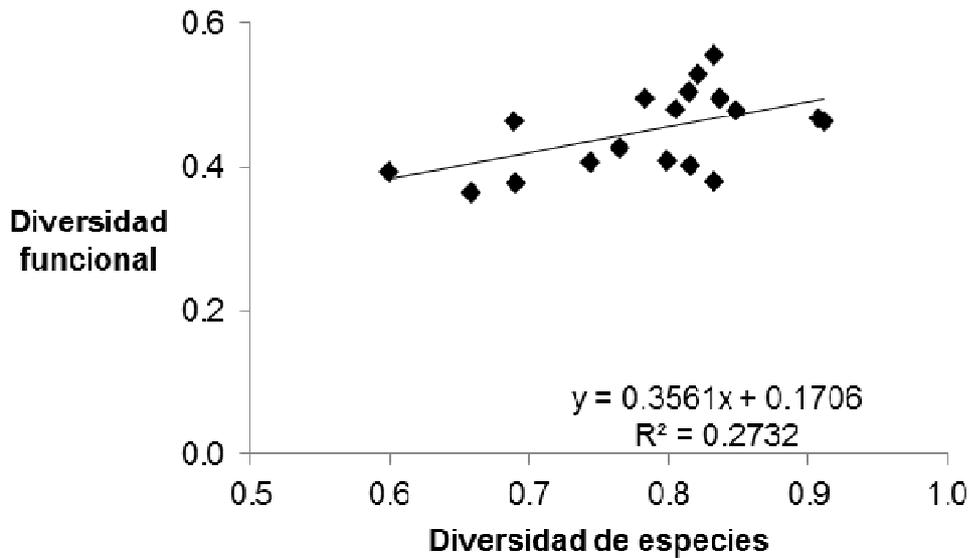


Figura 23. Relación entre la diversidad H' promedio de especies y la diversidad H' promedio de GMF en las 18 localidades muestreadas del Pacífico oriental tropical.

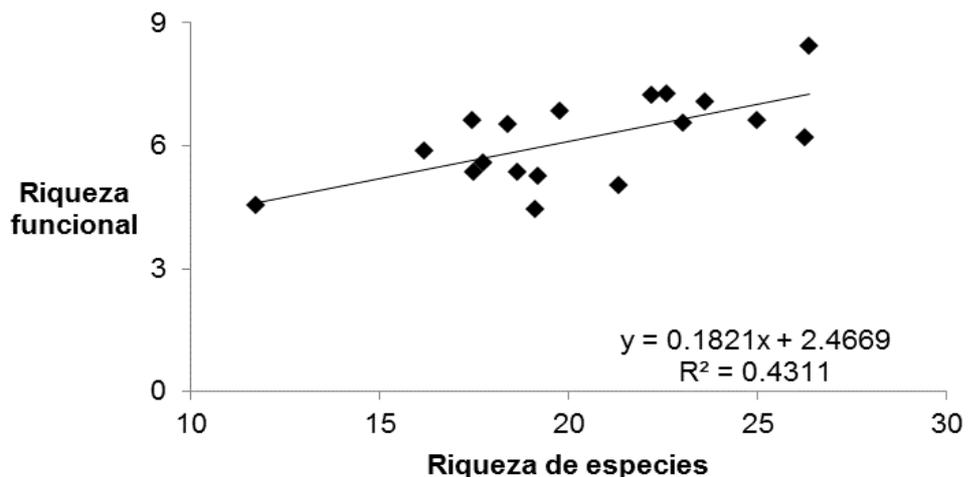


Figura 24. Relación entre la riqueza promedio de especies y la riqueza promedio de GMF en las 18 localidades muestreadas del Pacífico oriental tropical.

Tabla 5. Número de especies presentes por GMF para las 18 localidades muestreadas en el Pacífico oriental tropical. En gris se muestran los casos en los que se presentó el número máximo de especies por GMF.

GMF	LOR	ESA	CPU	CAB	ISA	MAR	REV	MAN	CCA	IXT	ACA	HUA	NIC	PER	COI	COC	MAL	GAL
A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
B1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
C1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0
C2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
D1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
D2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
D3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
D4	1	1	2	1	1	0	1	1	1	2	0	1	0	2	4	3	1	0
D5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
D6	0	1	3	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	2	3	2	3	1
E1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
E2	1	2	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	1	1	4	1	0	0
E3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
E4	33	58	53	46	40	40	38	49	41	40	34	36	36	59	69	58	34	36
E5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
E6	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
E7	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1
F1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0
F2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F3	11	18	18	13	16	12	14	15	8	10	7	12	9	16	20	14	11	8
F4	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
F5	1	2	1	2	0	0	1	1	2	1	1	2	2	2	2	1	0	1
F6	11	11	3	4	3	2	2	2	2	6	4	2	1	4	6	1	1	4
F7	6	6	5	6	4	5	4	5	4	4	4	4	6	3	7	3	4	3
F8	2	3	4	3	1	2	2	3	2	3	3	3	3	2	2	2	2	1
F9	5	4	4	4	3	0	1	2	3	2	3	4	2	5	4	0	1	2
F10	4	4	3	3	3	1	2	4	2	2	2	5	1	4	3	2	1	0

Claves localidades: Loreto (LOR), Espíritu Santo (ESA), Cabo Pulmo (CPU), Los Cabos (CAB), Isla Isabel (ISA), Islas Mariás (MAR), Revillagigedo (REV), Manzanillo (MAN), Caleta de Campos (CCA), Ixtapa-Zihuatanejo (IXT), Acapulco (ACA), Huatulco-Puerto Ángel (HUA), Rivas-Nicaragua (NIC), Las Perlas (PER), Coiba (COI), Isla del Coco (COC), Malpelo (MAL) y Galápagos (GAL).

3.6 Resiliencia ecológica

Respecto al análisis de rarefacción individual por localidad (Figura 25), se determinó que ante la extracción hipotética de biomasa al 25% (en gris), las localidades que perderían un mayor número de GMF y por lo tanto serían más ‘susceptibles’ fueron Nicaragua, Espíritu Santo y Caleta de Campos con una pérdida mayor al 10% del número total de GMF en la muestra con mayor riqueza promedio de la localidad (# GMF totales= 8, 11 y 9, respectivamente). Por su parte, las localidades que exhibieron un menor porcentaje de pérdida de GMF (< 2%) fueron Revillagigedo, Isabel y Acapulco (# GMF totales= 14, 6 y 8, respectivamente). Ante la pérdida hipotética de la biomasa en un 50% (en negro), los resultados fueron similares, presentándose Nicaragua, Espíritu Santo y Caleta de Campos como las más ‘susceptibles’ debido a la pérdida de entre 25 y 35% de sus GMF, mientras que Isabel, Revillagigedo y Acapulco podrían definirse como las localidades más ‘resilientes’ con base en esta técnica, debido a que sólo exhiben valores menores al 8% de pérdida de su total de GMF.

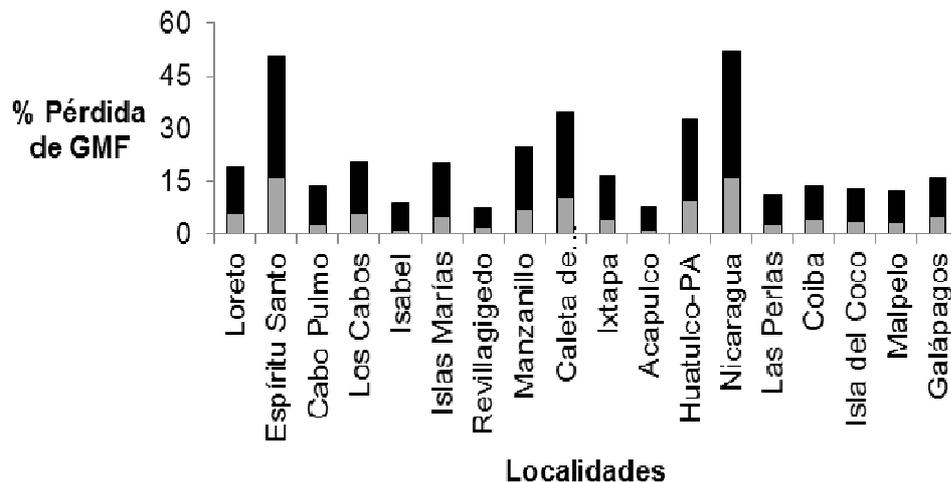


Figura 25. Porcentaje de pérdida de GMF con extracción del 25 (gris) y 50% (negro) de la biomasa por GMF (g/m^2) de acuerdo con los resultados que arrojaron las curvas de rarefacción.

4 Discusión

4.1 Estructura comunitaria

En el presente trabajo se encontraron 202 especies de peces y 55 de macroinvertebrados sésiles y móviles (Apéndice), sin tomar en cuenta los grupos que se consideran en los análisis de cobertura, tales como corales y macroalgas. Otros trabajos, como el de Edgar y colaboradores (2011), determinaron la presencia de 216 especies de peces, 49 de macroinvertebrados móviles y 208 de invertebrados sésiles y macroalgas para la zona de Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador. Por lo tanto, este trabajo puede considerarse representativo de las comunidades de peces y macroinvertebrados del POT.

En relación con otros estudios (basados en la metodología de transectos de banda) que abarcan localidades puntuales, el número total de especies de peces observado fue de 85 para el Golfo de California (Fernández Rivera-Melo, 2007), entre 80 y 118 especies para el Pacífico tropical mexicano (Galván-Villa et al., 2010; López-Pérez et al., 2012; Ramírez-Ortíz et al., 2011) y entre 46 y 126 especies para el Pacífico centro y tropical sudamericano (Baxter, 2004; Dominici-Arosemena et al., 2005; Dominici-Arosemena & Wolff, 2006; Espinoza & Salas, 2005; Zapata & Morales, 1996). Por lo que se puede afirmar que el número de especies registradas en el presente estudio, es representativo de las comunidades ícticas de las cuatro provincias analizadas.

Se debe tomar en cuenta que los datos con los que se compara el número de especies de peces registradas, únicamente corresponden a censos de transectos de banda, sin embargo debido a la falta de metodologías unificadas, éstos presentan distinta longitud y ancho del transecto. Asimismo, se debe tomar en cuenta que en muchos de los estudios (incluyendo el presente trabajo), se realiza una selección previa de las especies a considerar (por la dificultad en la observación e identificación de algunas especies en campo). Estos dos factores, son en mayor medida los causantes de que la riqueza de especies sea tan disímil, entre los diferentes estudios que se reportan.

En relación con los macroinvertebrados, los estudios que comprenden estructura comunitaria son aún más escasos y se limitan a ciertos taxa (principalmente del Phylum Echinodermata; Solís-Marín et al., 1997). En el caso de los equinodermos (sin tomar en cuenta a la Clase Ophiuroidea por los problemas para su identificación mediante censos visuales), se han reportado entre 22 y 26 especies para el Golfo de California

(Herrero-Pérezrul, 2008; Holguin-Quiñones, Wright-López, & Solís-Marín, 2000), entre 10 y 26 para el Pacífico tropical mexicano (Ríos-Jara, Galván-Villa, & Solís-Marín, 2008; Zamorano & Leyte-Morales, 2009) y 19 para el Pacífico centro y tropical sudamericano (Alvarado & Chiriboga, 2008; Alvarado & Fernández, 2005). En el presente estudio se registraron 28 especies, por lo que este trabajo también se puede considerar representativo de las comunidades de equinodermos del POT.

En el caso de los moluscos los estudios aún son más escasos; para el Golfo de California se han reportado 23 especies (Herrero-Pérezrul, 2008), número muy similar a las 25 especies registradas en este trabajo. En el caso del Pacífico tropical mexicano, Islas Oceánicas y Provincia Panámica, no hay trabajos publicados que hayan seguido la metodología de censos visuales, por lo que el presente estudio se debe considerar un pionero para este grupo taxonómico.

Hasta el momento sólo existe un trabajo en el que se realizaron censos visuales para los crustáceos, en el cual se reportan 19 especies para el Pacífico tropical mexicano (Hernández et al., 2010). Por motivos prácticos (asociados a las dificultades para la identificación de este grupo sin técnicas invasivas), en el presente estudio sólo se tomaron en cuenta dos especies, por lo que en este taxón la comunidad debe considerarse sub-representada. No obstante, la baja biomasa de crustáceos en comparación con la de peces, permite afirmar que la sub-representación de este grupo, no influye en los patrones generales encontrados.

Resulta necesario reconocer que el análisis de los ecosistemas arrecifales mediante censos visuales, presenta múltiples fuentes de incertidumbre. De acuerdo con lo que indican Thompson y Mapstone (2002), existen tres fuentes de variación principales: a) los cambios reales en las abundancias debido al reclutamiento y/o pérdida de individuos en las poblaciones, b) los cambios temporales a escala local en la distribución de los individuos (sin algún cambio neto en el tamaño de la población) y c) el error de muestreo. Como se muestra en la Tabla 1, el presente estudio cuenta con variación espacial (localidades distribuidas en un amplio rango latitudinal pertenecientes a diferentes provincias biogeográficas), temporal (diferentes periodos de tiempo desde minutos hasta años) y de muestreo (diferente número de muestras por localidad y una gran cantidad de buzos con distinta experiencia encargados de realizar los censos).

Éstas variaciones pueden considerarse fuentes de error y podrían dificultar la correcta interpretación de los patrones observados (Irigoyen et al., 2013).

Sin embargo, de acuerdo con la Ley de los grandes números, el promedio de los resultados obtenidos de un tamaño de muestra grande se acercará mucho al tamaño esperado (Krebs, 1999; Zar, 2009). En este estudio, el tamaño de muestra fue considerablemente grande (854 transectos), y mucho mayor en comparación con estudios similares como el de Edgar y colaboradores (2011; n= 380 transectos) y Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006; n= 39 censos de tipo cilindro). Por ello, a pesar de que las reglas estadísticas fundamentalmente no explican procesos biológicos, apoyan la idea de que nuestros datos son una buena representación de los cambios reales en las biomásas y composición de los organismos dentro de los GMF.

De igual manera, se debe considerar que el presente estudio representa una primera aproximación de análisis funcional, con un método de muestreo diseñado para el análisis de la diversidad taxonómica, en donde se exhiben las fortalezas y debilidades del mismo, así como se hacen recomendaciones que se espera que sean tomadas en cuenta por el grupo de trabajo.

4.2 Formación de grupos funcionales

Con respecto a la formación de GMF, existen métodos muy variados que involucran distintos rasgos a considerar (e.g. nivel trófico, talla máxima, movilidad, tipo de reproducción, morfología, posición en la columna de agua, entre otros) y un sinnúmero de rutas de análisis que van desde el uso de los índices ecológicos tradicionales (e.g. riqueza, abundancia, diversidad H' , uniformidad J' , dominancia de Simpson), hasta los índices diseñados específicamente para el análisis de la diversidad de rasgos funcionales entre especies (e.g. riqueza, uniformidad, divergencia, dispersión y especialización funcional, entre otros; Naeem et al., 2009; Petchey & Gaston, 2006; Pla et al., 2012).

En el presente estudio, se decidió combinar dos métodos: en primer lugar se tomaron en cuenta aspectos funcionales que fueran comunes entre peces y macroinvertebrados. Con base en ello, se consideró el nivel trófico y talla máxima, debido a que su combinación brinda información acerca del papel ecológico de las especies en la

transferencia de energía y en el control de otras especies dentro del ensamblaje biológico (Micheli & Halpern, 2005).

Este primer desglose dio origen a los seis metagrupos que se muestran en la Figura 6, los cuales *per se* representan grupos funcionales (Petchey & Gaston, 2006). Sin embargo, con el objetivo de realizar una clasificación más integral, se decidió tomar en cuenta aspectos taxonómicos y morfométricos (Apéndice y Figura 5).

Si bien, los principios básicos de la diversidad funcional hacen énfasis sobre la falta de poder explicativo de la identidad taxonómica en los procesos ecosistémicos, en este caso fue necesario utilizarla como rasgo de clasificación, debido a la poca información funcional que existe para los macroinvertebrados arrecifales (Hooper et al., 2002; Kinzig et al., 2001). A pesar de que varios trabajos se han enfocado en cuantificar la diversidad funcional de macroinvertebrados, en su mayoría han sido para ecosistemas de fondos blandos mediante el uso de núcleos (que sólo es posible utilizar en ese tipo de sustrato) y colectas, casos en los cuales es posible medir los rasgos considerados para cada especie y sus variaciones a nivel individual (Clarke & Warwick, 1998; Ellingsen, Hewitt, & Thrush, 2007).

Con respecto a ello, la metodología de censos visuales impide el análisis de los caracteres funcionales a detalle, no obstante su empleo en el análisis de las comunidades ícticas y bénticas arrecifales ha sido ampliamente aceptada, principalmente porque evita el daño a las colonias coralinas, es relativamente precisa y sobre todo rentable (Hernández, Ramírez-Ortiz, & Reyes-Bonilla, 2013; Thompson & Mapstone, 1997).

En segundo lugar, se tomaron en cuenta aspectos morfológicos, debido a que el conocer la forma de los organismos, nos permite hacer inferencias sobre ciertas funciones que no se conocen aún (o que no se tienen muy claras; Costa & Cataudella, 2007; Roy, Balch, & Hellberg, 2001; Roy & Foote, 1997). Sin embargo, el hecho de que los caracteres morfológicos no hayan podido ser analizados para todos los taxa involucrados en el estudio (debido al esfuerzo intenso para tomar las medidas morfométricas y la falta de rasgos comunes), resalta la necesidad de realizar trabajos complementarios en un futuro.

A pesar de ello, se tomaron las herramientas y los datos disponibles para realizar un análisis en conjunto de nivel trófico, talla máxima, clasificación taxonómica y

morfometría, el cual arrojó como resultado la presencia de 27 GMF en el POT (Tabla 2). Esta cifra es igual a la reportada por Micheli y Halpern (2005) para arrecifes de coral, los cuales basaron su agrupación en tres caracteres: grupos tróficos, clases de talla y movilidad. Por su parte, trabajos como los de Bellwood y colaboradores (2004; clasificación basada en grupo trófico, hábitat y hábitos) y Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006; clasificación basada en características funcionales y morfométricas), reportan un menor número de grupos funcionales de peces para las zonas del Caribe/Indo-Pacífico y Cabo Pulmo en el Golfo de California (14 y 6 grupos, respectivamente).

Si bien, el tener un mayor número de GMF complica la interpretación de los resultados y la asociación de éstos con los procesos y servicios ecosistémicos, se debe considerar que el presente estudio integra gran cantidad de información funcional para un gran número de taxa (Petchey & Gaston, 2006). A pesar de ello, se ha observado que el uso de clasificaciones laxas de grupos funcionales contra algunas más complejas, ofrece información similar en cuanto a patrones ecológicos, siempre y cuando se basen en rasgos adicionales a los grupos tróficos (e.g. talla máxima, movilidad, entre otros; Micheli & Halpern, 2005; Stuart-Smith et al., 2013). En este estudio se aplicó una clasificación más compleja para incluir las posibles 'funciones ocultas', sin embargo se deben realizar más estudios con metodologías de clasificación variadas, para tratar de determinar si los patrones observados en este trabajo, coinciden al simplificar la clasificación.

En relación con la composición dentro de los GMF, se puede observar en la Tabla 2 que el número de especies que los integraron fue variado, presentándose GMF mono-específicos y GMF conformados por gran número de especies como E4 y F3 (con 129 y 34 especies, respectivamente). De manera general, la teoría de la probabilidad indica que un conjunto con un solo elemento, es menos probable que aparezca que otro con muchos. De ahí que un GMF conformado por una sola especie, tendrá menor probabilidad de aparición, en comparación con otro GMF conformado por un mayor número de especies. A pesar de esto, no se observó una relación entre el número de especies por GMF y el porcentaje de aparición del GMF en las localidades muestreadas, presentando un porcentaje de aparición similar (> 60%), desde los GMF con mayor número de especies hasta GMF mono-específicos (Figura 10).

Desde el punto de vista ecológico, este hecho implica que los GMF E7 y F5 (gasterópodos carnívoros y crustáceos omnívoros), así como los teleósteos D5 y F4 (*F. commersonii* piscívoro y *O. steindachneri* omnívoro), conformados por una o dos especies que presentaron valores >50% de aparición, constituyen componentes conspicuos de la biota arrecifal del POT, los cuales ocupan distintos ambientes y un amplio rango geográfico, posiblemente porque presentan una mayor posibilidad de encontrar recursos en casi cualquier lugar.

En contraste, los GMF con <10% de aparición estuvieron conformados por menos de tres especies (GMF: A1, B1, D2, D3, E3, E6 y F2), que podrían considerarse 'raras' en los arrecifes del POT (Figura 10). De acuerdo con Ellingsen y colaboradores (2007), en el análisis de la diversidad, las especies 'raras' (rango de distribución restringido y/o baja abundancia), son importantes en el mantenimiento de la estabilidad del ecosistema. Principalmente bajo ambientes cambiantes, una especie 'rara' puede permanecer latente, hasta que una de las especies comunes desaparezca y ésta la sustituya funcionalmente.

Con relación a lo observado en el presente estudio, los GMF A1, B1, D2 y D3 corresponden al nivel tope de la estructura funcional, y se encuentran conformados por especies de hábitos muy específicos (alto nivel trófico y tasa de consumo elevada por sus grandes tallas ≥ 2200 mm), por lo que difícilmente podrían sustituir a especies comunes o ser sustituidos por otras.

Sobre esa base, se debe tomar en cuenta que éstos GMF abundan en islas oceánicas e islas cercanas a la costa en la región Panámica (Revillagigedo, Isla del Coco y Las Perlas), mientras que se encuentran ausentes en el resto de las localidades (Tabla 2). Con este hecho se puede afirmar que en los arrecifes del POT no se presentan las mismas funciones (al menos bajo el método de análisis empleado), y por lo tanto, en los arrecifes continentales hay funciones que se encuentran ausentes.

Con respecto a la biomasa promedio de GMF por localidad, ésta se mantuvo alrededor de 224.7 ± 150.9 g/m². Al compararla con el único estudio que reporta este dato para la región, ésta resulta inferior (Cabo Pulmo B= 422 g/m²; Aburto-Oropeza et al., 2011). Se puede afirmar que el promedio de biomasa estuvo sesgado por los bajos valores que se presentaron en arrecifes costeros como Nicaragua, Isla Isabel y Manzanillo (<40 g/m²), lo que se puede asociar a que estas localidades se encuentran cercanas a zonas

conurbadas y por consiguiente, se asume una mayor explotación pesquera. En comparación, localidades como Isla del Coco, Malpelo y Revillagigedo (pertenecientes a la provincia de Islas Oceánicas), presentaron los mayores valores de biomasa ($>1000 \text{ g/m}^2$) en la región de estudio, asociado principalmente a la presencia de GMF superiores de grandes tallas (Robertson & Cramer, 2006).

4.3 Estructura funcional

De acuerdo a los resultados obtenidos, se observó una relación significativa ($P < 0.001$) entre el área muestreada y el número de GMF por localidad (Figura 11; serie con marcadores negros). Esto indica que en arrecifes en donde el tamaño de muestra fue menor a 8000 m^2 censados, la diversidad gamma de grupos funcionales (número total de entidades observadas en una región) se encontró sub-representada. En contraparte, la relación entre el área muestreada y la riqueza de GMF por transecto (en símbolos grises) no fue significativa ($P = 0.275$), lo que indica que a pesar de que se aumente el porcentaje de área muestreada, la diversidad alfa (número de entidades presentes en un lugar) de grupos funcionales se mantiene (Magurran, 2004). Con base en ello, se recomienda que el área muestreada por localidad sea mayor a 8000 m^2 , si los fines del estudio son las comparaciones de la diversidad funcional a escala regional.

En la comparación entre regiones insulares y continentales, los índices S, H' y J' no presentaron diferencias significativas ($P > 0.1$). Por lo contrario, la biomasa promedio por GMF, sí presentó diferencias significativas ($P < 0.001$), siendo menor en la región continental ($252.7 \pm 35.5 \text{ g/m}^2$) en comparación con las islas oceánicas ($594 \pm 102.5 \text{ g/m}^2$). Este hecho puede estar explicado por uno de los puntos relevantes de la teoría de biogeografía de islas, la cual propone que los territorios insulares con gran extensión territorial (Revillagigedo, Isla del Coco y Galápagos, con áreas mayores a 20 km^2), presentan una alta variedad de ambientes locales, lo que les confiere la capacidad de soportar mayores tamaños poblacionales (MacCarthur & Wilson, 1967).

Aunado a ello, la elevada biomasa promedio por GMF que se presentó en estas islas, puede estar relacionada con lo observado por Stevenson y colaboradores (2007) para las islas remotas del Pacífico. Estos autores afirman que la diferencia en biomasa entre las islas oceánicas y otros sitios más cercanos al macizo continental (hasta de un 299%), se debe a la presencia de peces depredadores de tallas elevadas, por efecto de

un menor esfuerzo pesquero. En estas islas, la pirámide trófica parece estar invertida, presentándose los mayores valores de biomásas en los niveles superiores, debido a que los grandes depredadores (tales como los que integran a los GMF B1, D1 y C1), presentan acceso a fuentes de energía externas a los arrecifes por su alta movilidad.

Análisis por Provincia Biogeográfica

Con respecto al análisis por provincias biogeográficas, se presentaron diferencias significativas en todos los índices calculados (S, N, H' y J'; figuras 13-16). Para el caso de la riqueza de GMF por provincia, se puede observar una tendencia de descenso de los valores conforme disminuye la latitud (Figura 13). Este patrón resulta opuesto a lo reportado por Stuart-Smith y colaboradores (2013) para las comunidades de peces, en el que se destaca que tanto la riqueza de especies como de grupos funcionales, es mayor en los trópicos. Se debe considerar, que el presente estudio abarca una región menor (26.5°N a 0.5°N), en comparación con la escala global que presentan estos autores. Por tal motivo, sería necesario realizar estudios de diversidad funcional en regiones templadas del Pacífico oriental, para tratar de observar si el patrón es similar al que reportan en dicho trabajo.

En contraste, el análisis por localidades no presentó esta tendencia (Figura 17), lo que responde de manera funcional a la pregunta planteada por Whitman y Roy (2009), quienes cuestionan si el patrón latitudinal en la riqueza existe a nivel local o sólo se manifiesta a escalas superiores. Esta interrogante ha sido previamente contestada por Hillebrand (2004) en un meta-análisis que integra a la riqueza taxonómica algunos aspectos funcionales de las especies (como masa corporal, tipo de dispersión, nivel trófico y termoregulación), así como características de sus hábitats.

Este autor confirma que los gradientes latitudinales son más pronunciados cuando el análisis se da por regiones en comparación con la escala local (en la cual actúan procesos como la competencia, depredación, reclutamiento, disturbios y migración), tal y como se demostró en el presente estudio para la riqueza de GMF (Figura 13; Mora et al., 2003). Asimismo, Hillebrand (2004) manifiesta que el gradiente latitudinal es un fenómeno omnipresente (aplicado a todos los organismos y tipos de hábitat), por lo que este trabajo puede confirmar esta idea para la riqueza de GMF de peces y

macroinvertebrados en arrecifes del POT, aunque dicho patrón se presente de manera inversa.

Por su parte las provincias de Cortés e Islas Oceánicas, presentaron altos valores de biomasa por GMF (Figura 14), lo que se atribuye a que las tallas promedio de peces fueron mayores en estas provincias (Islas Oceánicas= 36 cm y Cortés= 26 cm) en comparación con las provincias Panámica y Mexicana (23 cm y 21 cm, respectivamente). En el caso de la provincia de Cortés, este hecho se puede asociar a lo que se conoce como Regla de Bergmann y regla de la temperatura-talla, las cuales indican que los organismos de zonas templadas (promedio de T° 1982-2010 en el Golfo de California= 24.7°C) tienden a presentar mayores tallas que sus con-específicos en zonas tropicales (promedio de T° 1982-2010 en Provincia Mexicana= 27.5°C, Islas oceánicas= 27.9°C y Panámica= 28.3°C). Esto se debe a que los organismos sometidos a menores temperaturas, tienden a retrasar su madurez hasta que alcanzan una mayor talla (Angilletta & Dunham, 2003; Pacheco-Ayub & Bautista-Romero, 2003). Sin embargo, este fenómeno no se puede atribuir solamente a una variable, sino que depende de otros factores tales como la disponibilidad de alimento (destacando al Golfo de California como la zona más productiva dentro de la región de estudio), la disponibilidad de oxígeno (en zonas de menor temperatura hay una mayor difusión de oxígeno lo que favorece el crecimiento de los individuos), así como el efecto que tiene la pesca limitada en zonas protegidas (Angilletta & Dunham, 2003; Bazán-Guzmán & Lara-Lara, 2005; Halpern, 2003).

Respecto a este último punto, se ha observado que la protección de las áreas a la pesca tiene un efecto positivo en la talla, longevidad y reproducción potencial de los individuos dentro de ellas, y que sus resultados son notables después de dos a cinco años de su instauración (incrementándose con el paso del tiempo; Gell & Roberts, 2003). Con base en ello, se debe tomar en cuenta que las cuatro localidades estudiadas en el Golfo de California constituyen Áreas Naturales Protegidas con más de cinco años de instauración (CONANP, 2012). Asimismo, a pesar de que éstas no constituyen reservas marinas (sin ningún tipo de extracción a excepción de Cabo Pulmo por cuestiones de manejo local), presentan áreas de no pesca, lo que podría estar favoreciendo el aumento de la biomasa en dichas zonas, así como la emigración de

adultos y larvas hacia zonas adyacentes como efectos colaterales (Gell & Roberts, 2003).

Sobre esa base, se podría afirmar que el establecimiento de Áreas Naturales Protegidas tiene un efecto positivo en la estructura funcional del ecosistema, cuestión que apoya lo que ya se ha reportado ampliamente para la estructura comunitaria de fauna arrecifal a lo largo del mundo (Selig & Bruno, 2010).

En cuanto a los índices de diversidad y uniformidad, la Provincia Mexicana fue la que presentó los más altos valores ($H' = 0.46 \pm 0.009$; $J' = 0.60 \pm 0.16$; figuras 15 y 16), que de acuerdo a los fundamentos de H' y J' , indican que esta provincia presenta biomasa relativas más homogéneas entre los GMF observados (Clarke & Warwick, 2001).

De acuerdo con Shmida y Wilson (1985), la diversidad taxonómica está determinada por cuatro factores bióticos principales: relaciones de nicho, diversidad de hábitat, efectos de masa (establecimiento de especies en sitios en donde no pueden ser autosuficientes) y equivalencia ecológica (coexistencia de especies con idéntico nicho efectivo y requerimiento de hábitat). Estos factores actúan a diferentes escalas, siendo la equivalencia ecológica, la más destacada a nivel regional, seguida de la diversidad de hábitat. Dado que en el presente estudio, los GMF conformados llevan implícito el concepto de equivalencia ecológica (redundancia funcional), se podría atribuir la alta diversidad de GMF en la Provincia Mexicana a la heterogeneidad del hábitat.

A pesar de que en el presente estudio no se midió la heterogeneidad del hábitat, existen referencias que sustentan este hecho y caracterizan a la región como altamente variable en su fisiografía litoral (se intercalan costas de acantilados, puntas, playas de fondos regularmente rocosos o sedimentos gruesos de tipo grava y cantos rodados alternados con costas de depositación; De la Lanza-Espino, 2001). Asimismo, en esta provincia se desarrollan sistemas con los requisitos fisiográficos y complejidad ecológica para ser considerados 'arrecifes coralinos' (Reyes-Bonilla et al., 2005). De esta manera, se puede afirmar que en la Provincia Mexicana, hay una alta diversidad de GMF porque confluyen fauna de arrecifes rocosos y coralinos.

Análisis por localidad

Respecto al análisis por localidades, no se observó un patrón latitudinal claro para la riqueza y diversidad H' , esto puede deberse a que, a pesar de que la diversidad local (alfa) se relaciona con la diversidad regional (gamma), las interacciones locales modifican la estructura comunitaria, lo cual también se puede ver reflejado a nivel de estructura funcional (Hillebrand, 2004).

En el caso de los índices de S, H' y J' de GMF por localidad, se observó un patrón de disminución de sus valores en las zonas de transición entre provincias (figuras 17-19). A pesar de que este patrón no fue significativo, se recomienda realizar más estudios en los ecotonos, con el fin de tratar de determinar si la falta de estructura funcional clara en estas zonas es un patrón común, derivado de sus condiciones ambientales variables (Shmida & Wilson, 1985; Whitman & Roy, 2009).

El efecto latitudinal de aumento de la biomasa en zonas más templadas con respecto a las zonas tropicales no se observó a nivel de localidad. En esta escala, se destacan las altas biomásas encontradas en las islas oceánicas y zonas protegidas sin ningún tipo de extracción como Cabo Pulmo ($> 500 \text{ g/m}^2$; Figura 18) que ya han sido explicadas anteriormente.

Un caso particular resulta el de Los Cabos (localidad que fue muestreada tanto dentro del Área de Protección de Flora y Fauna como fuera de ella), la cual presentó un valor alto de biomasa de GMF ($606.6 \pm 148.3 \text{ g/m}^2$), en comparación con otros sitios continentales. Este hecho puede deberse a que esta localidad ubicada en la boca del Golfo de California, presenta parches arrecifales más parecidos a los de la zona tropical del Pacífico (dominados por corales del género *Pocillopora*). Asimismo, esta zona se encuentra influenciada por la presencia de tres masas de agua (agua del Pacífico tropical, agua del Golfo de California y Corriente del Golfo de California), las cuales presentan condiciones distintas de salinidad, temperatura y nutrientes (Lavin y Marinone, 2003), por lo que pueden estarse conjuntando condiciones ambientales heterogéneas, idóneas para el desarrollo de una alta riqueza y biomasa de GMF (figuras 17-18; Ganster, Arizpe, & Ivanova, 2013). A pesar de la relevancia ecológica de los arrecifes de dicha zona, éstos han sido poco estudiados (concentrándose la mayoría de los trabajos en la región de Cabo Pulmo), por lo que se recomienda continuar la

investigación en esta localidad, para determinar si el patrón observado no corresponde solamente a un evento transitorio.

Contrario a este caso resulta la localidad de Nicaragua, la cual presentó los menores valores de riqueza y biomasa de GMF ($\#GMF = 4.6 \pm 0.2$ GMF/transecto; $B = 39.7 \pm 8.6$ g/m²). Esto puede deberse a que en dicha localidad, sólo se presentaron GMF por debajo de la categoría E, que corresponden a carnívoros de tallas medias, omnívoros y herbívoros. Como se puede observar en la Tabla 3, los GMF inferiores (herbívoros) presentaron la mayor biomasa, lo que sugiere una estructura trófica tradicional (forma de pirámide). Sin embargo el hecho de que no se hayan observado GMF superiores (A, B, C o D), sugiere que esta localidad es la que se encuentra más ‘incompleta’ funcionalmente hablando, en toda la región del POT (Stevenson et al., 2007).

Resulta necesario realizar estudios de diversidad funcional en zonas aledañas a Nicaragua (Guatemala, El Salvador, Costa Rica y Panamá), las cuales permitan determinar si la estructura funcional observada en esta localidad se debe a un patrón regional (propio de las zonas continentales de la provincia Panámica), o es el resultado de un alto impacto pesquero en la región (lo que se sustenta con las bajas tallas que se han reportado para su comunidad íctica; Ayala-Bocos, Rodríguez-Villalobos, & Otterstrom, 2013).

En cuanto a la diversidad H' y uniformidad J' de GMF por localidad (figuras 19 y 20), la mayoría de los arrecifes se mantuvieron alrededor del promedio ($H' = 0.43 \pm 0.004$; $J' = 0.58 \pm 0.006$). Para ambos índices destacan las localidades de Cabo Pulmo e Isla del Coco, que presentaron la mayor dominancia en la región del POT. Esto se asocia con las altas biombras registradas en los GMF superiores (elasmobranchios y teleósteos de gran talla), en el caso de Cabo Pulmo en el GMF D6 (135.5 g/m²), y para Isla del Coco con biombras muy altas (de 221.3 a 6756 g/m²) en sólo cinco GMF (A1-D1), lo cual coincide con lo reportado para ambas localidades anteriormente (Aburto-Oropeza et al. 2011; Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla 2006; Edgar et al., 2011).

4.4 Similitud de las asociaciones funcionales

Las pruebas multivariadas realizadas en el presente estudio (figuras 21 y 22), mostraron que el POT se encuentra dividido en cuatro conjuntos de localidades con

base en las asociaciones de GMF de peces y macroinvertebrados: el primero constituido por las islas oceánicas Revillagigedo e Isla del Coco, el segundo por las islas oceánicas del sur (Malpelo y Galápagos) y un sitio de la provincia Panámica (Coiba), el tercero por el Archipiélago de Las Perlas y el cuarto por el resto de las localidades.

De las 18 localidades estudiadas, Las Perlas resultó el sitio más peculiar al presentarse como elemento independiente en los análisis multivariados a pesar de que en los cuatro índices ecológicos (figuras 17-20), esta localidad presentó valores cercanos al promedio. Este hecho puede deberse a que Las Perlas presentó una biomasa grande (197.4 g/m²) del GMF D3 (grupo mono-específico para *Mobula sp.*), el cual sólo estuvo presente en dicha localidad. De ahí que sea importante complementar los análisis realizados mediante índices ecológicos con pruebas multivariadas, ya que los primeros reducen los datos del ensamblaje a una misma escala, mientras que las pruebas multivariadas permiten conocer la composición de la biocenosis de las localidades de manera más robusta, porque consideran más variables (Clarke & Warwick, 2001).

Si bien, la aparición del GMF D3 en esta localidad pudo ser un evento transitorio (debido a que es una especie altamente vágil de hábitos neríticos y oceánicos), la distinción que se hizo mediante las pruebas multivariadas, nos permite observar este patrón y relacionarlo con los eventos de surgencia ocurridos en dicha zona durante la fecha de muestreo (Marzo 2011). A partir de estos eventos de surgencia estacionales, se da una reincorporación de los nutrientes del fondo hacia la superficie, donde se integran de nuevo al ciclo de aprovechamiento por parte del fitoplancton (Pennington et al., 2006). A su vez, éste es consumido por el zooplancton, el cual constituye el principal alimento de las especies del género *Mobula* y pudo ser la razón por la cual, se presentó un cardumen de 30 individuos en esa zona (Froese & Pauly, 2011).

Con respecto a los conjuntos de localidades que formaron las islas oceánicas, el patrón observado no concuerda con lo reportado para la fauna íctica del POT reportado por Robertson y Cramer (2006). En este trabajo se afirma que las islas oceánicas deben considerarse como una sola provincia biogeográfica, ya que a pesar del alto grado de heterogeneidad entre sus comunidades de peces residentes, éstas se parecen más entre sí que a localidades continentales adyacentes (MacArthur & Wilson, 1967). En contraparte, cuando estos autores toman en cuenta sólo los peces arrecifales,

determinan la presencia de dos conjuntos: Islas del norte (Revillagigedo y Clipperton) e Islas del sur (Isla del Coco, Malpelo y Galápagos).

Como se muestra en las figuras 21 y 22, las islas oceánicas del presente estudio también se dividieron en dos conjuntos: Revillagigedo e Isla del Coco (asociados por la presencia de los GMF B1 y D1) y el grupo de las islas del sur (Malpelo y Galápagos), junto con un sitio de la provincia Panámica (Coiba; asociados por la presencia de los GMF D1, C1, F3 y F7; Tabla 4).

A pesar de que se mostró dicha subdivisión, el patrón ecológico parece ser similar en ambos grupos de islas, así como semejante a lo que han descrito varios autores para zonas insulares y reservas marinas en distintas regiones del mundo, tales como: Caribe (Roberts, 1995), Florida (Roberts et al., 2001), Gran Barrera (Wantiez, Thollot, & Kulbicki, 1997), islas del Pacífico Central (Stevenson et al., 2007) y Pacífico Central Este (Edgar et al., 2011).

Estos trabajos indican que la presencia de elasmobranchios (representados por los GMF B1, D1 y C1), genera un efecto '*top down*' sobre el resto de los grupos arrecifales: de manera directa al disminuir las poblaciones de consumidores intermedios y de manera indirecta, al conducir a un aumento de organismos omnívoros y herbívoros (representados por los GMF F3 y F7), ya que las especies tope de la estructura funcional presentan bajas tasas de depredación sobre los grupos base de la red trófica (Stevens et al., 2000; Stevenson et al., 2007).

Resulta necesario destacar que el análisis de similitud porcentual, sugiere la presencia de una estructura funcional de tipo '*cintura de avispa*' en zonas insulares del POT (Tabla 4). En este tipo de estructura, la mayor biomasa se concentra en los GMF superiores (A1-D1: Σ Biomasa= 12221.85 g/m²), se presentan bajos valores en los GMF intermedios (D2-E7: Σ Biomasa= 263.77 g/m²) y de nuevo altos en los GMF base (F1-F10: Σ Biomasa= 434.10 g/m²). Asimismo, con esta prueba se demuestra estadísticamente que a pesar de la gran variedad de hábitat muestreados, la gran diversidad de especies, la composición de los distintos ensamblajes biológicos y la diferencia en la intensidad de pesca, el efecto de la extracción es similar en la región del POT, tal y como lo afirman Stevenson y colaboradores (2007) para la zona del Pacífico Central.

Esta afirmación también se basa en lo observado para el tercer grupo de localidades continentales (figuras 21 y 22), en la cual se detectó un patrón contrario al de las islas oceánicas. En este tercer conjunto, los GMF de peces (F3) y macroinvertebrados (F7, F8, F6 y F10) omnívoros y herbívoros, presentaron un alto grado de contribución a la asociación de éstas localidades (80%). Por su parte, el 10% restante fue aportado por el GMF E4 compuesto por peces del nivel medio de la estructura funcional (depredadores 1°, carnívoros 1°, 2° y omnívoros, con tallas < 1200 mm; Tabla 4). La alta presencia de GMF base, se asocia con la cercanía de estas localidades con respecto a la costa (<150 km), lo cual las hace más susceptibles a la explotación, a pesar de que seis de ellas presentan algún tipo de protección oficial (Isla Isabel, Huatulco, Loreto, Espíritu Santo, Cabo Pulmo y Los Cabos; CONANP, 2012).

De acuerdo con Pauly y colaboradores (1998), la explotación pesquera tiende a remover primero a las especies de gran tamaño (con alto valor comercial) y posteriormente se enfoca en especies más pequeñas, generalmente de peces (GMF intermedios D2-E7). En este caso, se debe destacar que la presencia del GMF E4 (40% de sus especies son de importancia comercial) en el conjunto de localidades continentales, indica que aunque la explotación pesquera sea intensa, la falta de depredación por GMF superiores, favorece su presencia con una biomasa considerable (E4 Σ Biomasa= 116.7 g/m²; Stevenson et al., 2007).

Otro de los puntos importantes en este agrupamiento corresponde a la contribución del GMF F3 (que también presentó contribución al grupo 2 de las islas oceánicas; Tabla 4), el cual incluye 34 especies de teleósteos que presentan funciones ampliamente descritas, con posiciones contradictorias sobre su contribución en el desarrollo arrecifal (Bellwood et al., 2004). Entre los miembros del GMF F3 que presentan efectos positivos están los peces herbívoros del género *Kyphosus*. Conocidos como merodeadores o *browsers*, se alimentan de macroalgas y su estrategia de remoción no afecta el sustrato, por lo que juegan un papel importante en el arrecife al evitar el sobrecrecimiento de cobertura vegetal (Ogden & Lobel, 1978; Green & Bellwood, 2009). Por su parte, los miembros del GMF F3 que presentan efectos duales son los conocidos como raspadores o *scrapers* (género *Scarus*) y pastoreadores o *grazers* (géneros *Acanthurus* y *Holacanthus*). Esto se debe a que se alimentan principalmente de tapete algal (el cual al tener una mayor tasa de crecimiento y regeneración que las

macroalgas, compite por sustrato con éstas limitando su dominancia). Ambos grupos de peces tienen un efecto negativo en la estructura de arrecife, debido a que su comportamiento de alimentación implica la remoción de carbonato de la matriz arrecifal, sin embargo al dejar zonas libres de cobertura vegetal también favorecen el reclutamiento de corales (Bellwood, Hoey, & Choat, 2003; Green & Bellwood, 2009; Ogden & Lobel, 1978)

Por su parte, el papel de los peces conocidos como granjeros o *farmer,s* pertenecientes al género *Stegastes* (uno de los géneros más conspicuos en los arrecifes del POT), no ha sido determinado como negativo o positivo. Sin embargo, se sabe que su comportamiento territorial (que incluye el cultivo de tapetes algales), favorece la biomasa y diversidad de algas en sus territorios (Hixon & Brostoff, 1983).

Si a estos efectos por parte de los peces del GMF F3, le sumamos que el GMF que presentó el mayor porcentaje de contribución fue el de los erizos (F7= 24%), se suman efectos contrapuestos con respecto al desarrollo arrecifal. Es de conocimiento general, que los equinoideos ejercen un papel clave en los ecosistemas arrecifales, al actuar como ramoneadores sobre las algas, las cuales compiten por luz y por espacio con los corales (efecto positivo; Hughes et al., 2007). Durante el ramoneo, los equinoideos erosionan sustrato duro (corales y rocas), lo que favorece el reciclaje y circulación de carbono en el arrecife (efecto positivo; Bak, 1994). Sin embargo, cuando llegan a presentar explosiones demográficas (por ausencia de depredadores), la falta de su recurso alimenticio principal (algas), provoca que actúen como omnívoros, removiendo cualquier tipo de cobertura animal o vegetal (efecto negativo) y su tasa de bioerosión llega a igualar o exceder el porcentaje de acreción arrecifal (efecto negativo; Eakin, 1996; Glynn, 1988; Hughes et al., 2007).

Bajo esta perspectiva, los arrecifes coralinos de las zonas continentales tendrían una mayor probabilidad de ser afectados por la presencia de organismos erosionadores, pero al mismo tiempo, serían favorecidos por la alta abundancia de herbívoros que consumirían la biomasa de macroalgas y tapete algal (Glynn, 2004; Hoegh-Guldberg et al. 2007).

Dicho esto, en futuros trabajos sería necesario incluir algunos rasgos funcionales para categorizar a las especies con base en su papel en la construcción arrecifal, así como tratar de relacionar la información arrojada por el análisis de diversidad funcional con el

porcentaje de cobertura (corales, macroalgas y alga coralina, al menos), al igual que con las tasas de acreción y bioerosión de los ingenieros arrecifales.

Con respecto a este último conjunto de localidades continentales, resulta notable que Cabo Pulmo fue el arrecife que se encontró más separado en el escalamiento multidimensional no métrico (Figura 22). Esto se asocia a que presentó los mayores valores de biomasa (Figura 18), así como una alta presencia de GMF intermedios (peces carnívoros de tallas elevadas), lo que podría estar relacionado con su cierre a la pesca desde 1995, impulsado principalmente por el apoyo de la comunidad local (Aburto-Oropeza et al., 2011). Asimismo se ha reportado que en los últimos años (a partir de los años 2005-2008 que se instituye el programa de monitoreo biológico), en esta localidad ha aumentado la presencia de GMF superiores (elasmobranquios), que al principio de la protección se localizaban en zonas muy particulares, pero que con el paso del tiempo se han registrado ocasionalmente en cerca del 90% de los sitios arrecifales (David Castro Arvizu, com. pers). Debido a ello, y a pesar de que en los muestreos que comprenden el presente estudio no se observaron elasmobranquios, se sugiere que la estructura funcional de Cabo Pulmo es más similar a la del grupo de islas oceánicas que al resto de los sitios continentales, por lo que debería ser tomada como una localidad continental 'modelo' con una estructura funcional 'completa'.

4.5 Redundancia funcional

De acuerdo al modelo propuesto por Micheli y Halpern (2005; Figura 3), se puede afirmar que con base en la relación entre la diversidad de especies y la diversidad de GMF, la región del POT presentó una redundancia funcional correspondiente al escenario A₂ (Figura 3), en la cual múltiples especies presentan rasgos compartidos, lo que sugiere una función similar ($b= 0.35$; Figura 23).

Este hecho resulta contrario a lo que reportan algunos autores, quienes manifiestan que en comunidades marinas, la redundancia es baja y que la pérdida de especies particulares, puede resultar en el detrimento de la función completa, incluso en ecosistemas diversos como los arrecifes coralinos (Bellwood et al., 2003; Bellwood et al., 2006; Foley et al., 2010).

En el mismo análisis a nivel de provincia biogeográfica, la Provincia Panámica ($b= 0.36$) fue la que presentó mayor redundancia funcional, seguida de la Provincia de las Islas Oceánicas ($b= 0.39$), Mexicana ($b= 0.45$) y de Cortés ($b= 0.49$). Ecológicamente, este hecho implica que la Provincia Panámica, presentaría mayor posibilidad de sustitución de especies (en caso hipotético de pérdida de éstas), y por lo tanto una menor probabilidad de pérdida de funciones completas, en comparación con la Provincia de Cortés que presentó el mayor valor de la pendiente en la regresión lineal (menor redundancia).

Con base en estos resultados obtenidos, se puede afirmar que la hipótesis del presente trabajo fue rechazada, debido a que el grado de redundancia ecológica fue mayor en la Provincia Panámica, en comparación con las Provincias Mexicana y de Cortés. Asimismo, se puede afirmar que la redundancia funcional (al menos bajo el método de análisis seguido), no explica la diferente resiliencia entre las provincias del POT. Por ello, los cambios ocurridos en los estados estables de los arrecifes de la Provincia Panámica, podrían deberse a un mayor impacto de los eventos climáticos en esa zona, y no a un bajo potencial de compensación de especies como se propuso en el presente trabajo.

Con base en lo anterior, se sugiere que se realicen análisis de las anomalías de temperatura y otros factores ambientales, que podrían estar influenciando de manera diferencial a las cuatro provincias analizadas. Este tipo de estudios debería realizarse en los años en los que se han reportado eventos de cambio en los estados estables de los arrecifes en la Provincia Panámica y de ser posible, relacionar éstos con información biológica y funcional compilada en el momento del evento.

A partir de la definición de redundancia propuesta por Whitman y Roy (2009), que la asume como la capacidad de las especies para compensar funcionalmente la pérdida de otras, se determinó que Coiba es la localidad con mayor redundancia, debido a que presentó el máximo número de especies para 14 GMF (Tabla 5). El hecho de que se observe un alto número de especies por GMF implicaría que esta localidad presenta un alto grado de aseguramiento ecológico frente al cambio (resiliencia), debido a que posee un mayor potencial de compensación de especies (Hughes et al., 2005; Laliberté et al., 2010).

Por su parte, localidades como Islas Marías, Isla Isabel, Manzanillo o Ixtapa, que presentaron el número máximo de especies sólo en uno o dos GMF, podrían ser más susceptibles al disturbio y propensas al colapso (paso de arrecife coralino a ecosistema rocoso; Figura 2). En dicho caso, la falta de equivalentes funcionales impediría que las especies 'raras' pudieran intercambiarse si las especies comunes en el GMF se perdieran, con lo cual podría llegar a comprometerse por completo la función ecológica en el ecosistema (Nyström & Folke, 2001).

Si bien, el hecho de que múltiples especies compongan un grupo funcional no garantiza que éstas sean equivalentes ecológicos (debido a que el agrupamiento está sesgado por los caracteres funcionales seleccionados), existen pocos estudios que se han enfocado en analizar este tópico. Frente a este hecho, el trabajo de Rice y colaboradores (2013), basado en el análisis funcional de peces del Mar del Norte en el periodo 1977-2010 (agrupamiento realizado con base en el grupo trófico y talla máxima), reporta que los grupos funcionales con un mayor número de especies, presentan menor coeficiente de variación en la abundancia y biomasa. Esto constituye una evidencia indirecta de mecanismos de compensación entre las especies, pertenecientes al mismo grupo funcional, a través del tiempo. Sin embargo, concluyen que la poca variación en los grupos funcionales más robustos (con mayor número de especies), también podría deberse a un efecto de la 'Ley de los grandes números' (entre más variables independientes se promedien existirá proporcionalmente menor variación), por lo que recomiendan que se realicen más estudios acerca de las interacciones ecológicas entre especies dentro de los grupos funcionales.

Con respecto a ello, el presente estudio coincide con esta afirmación y recomienda que se realicen más estudios funcionales de peces y macroinvertebrados en el Pacífico mexicano siguiendo la metodología propuesta por estos autores en localidades como Cabo Pulmo, Islas Marietas y Huatulco en donde los datos de monitoreo abarcan cerca de diez años de muestreo.

4.6 Resiliencia ecológica

La resiliencia ecológica que se define como la capacidad de los ecosistemas complejos, con múltiples estados estables, para amortiguar el disturbio, reorganizarse y adaptarse al cambio (Holling, 1973), depende de innumerables aspectos socio-ecológicos, cuyas interacciones pueden conducir a la pérdida o recuperación de este atributo ecosistémico (Nyström, 2006). Se sabe que la existencia de rasgos funcionales similares entre diferentes especies (redundancia ecológica), es el producto de una larga historia evolutiva y que la coexistencia de especies redundantes, representa una señal de aseguramiento ecológico (mayor resiliencia) ante algún disturbio (Peterson et al., 1998).

Dentro de los eventos de disturbio más reconocidos en los arrecifes coralinos y que pueden llegar a conducir a los 'cambios de fase' anteriormente señalados (Figura 2), se destaca la sobrepesca (que lleva implícita una pérdida de biomasa). Con el fin de simular lo que pasaría en la estructura funcional si hubiera una pérdida de biomasa del 25 y 50% se corrieron curvas de rarefacción de riqueza y biomasa por GMF. Como se puede observar en la Figura 25, no se presentó ningún patrón claro a nivel de provincia, ya que las localidades en las que se observó mayor pérdida de GMF pertenecieron a las provincias de Cortés (Espíritu Santo), Mexicana (Caleta de Campos y Huatulco) y Panámica (Nicaragua). Este hecho puede deberse a un problema metodológico, ya que las curvas de rarefacción individuales arrojan resultados sobre el cambio relativo en cada localidad y no el cambio absoluto (Krebs, 1999). Por lo tanto, este método no permite discernir si la disminución en la proporción relativa de GMF se debe a que en la localidad existe una mayor redundancia o a que de antemano ya se presentaban pocos GMF con baja biomasa en cada uno de ellos.

A excepción de Nicaragua, que se destacó por los menores valores de riqueza y biomasa de GMF, el resto de las localidades no parecen presentar características particulares que lleven a considerarlas más 'susceptibles' (al menos bajo la metodología utilizada y los datos biológicos incluidos en este análisis). Con base en ello, se recomienda el uso de otro método de análisis como proxy de la resiliencia ecológica.

Asimismo, se debe tomar en cuenta que la resiliencia ecológica no sólo depende de la redundancia funcional, ya que existen otros factores que determinan este atributo ecosistémico, tales como la historia de vida de las especies presentes y la suma de sus

legados biológicos y estructurales (Nyström & Folke, 2001). Por ello, se debe hacer énfasis en la necesidad de estudios de biología básica de las especies que habitan los arrecifes, con el fin de conjuntar esta información con los análisis de diversidad funcional.

Finalmente, resulta necesario destacar que los patrones y procesos arrecifales observados mediante el análisis de la diversidad funcional en el POT, son similares a los reportados para otras regiones (Bellwood et al. 2004; Roff y Mumby, 2012; Micheli y Halpern, 2005). Ante este hecho, se puede afirmar que es posible hacer transferencia de los conceptos y estrategias desarrolladas para el mantenimiento de la resiliencia en los arrecifes coralinos del Caribe, Indo-Pacífico y otras regiones (Roff y Mumby, 2012). No obstante, el hecho de que no existan evidencias claras de 'cambios de fase' como tal en el POT, deja muchas incógnitas sobre los procesos que están ocurriendo a nivel de estructura arrecifal, tales como las tasas de reproducción, reclutamiento y crecimiento en los corales, así como también las tasas de crecimiento de macroalgas, tapete algal y alga coralina. Por tal motivo, se recomienda que se realicen más estudios, para cubrir este vacío en la información de los ecosistemas arrecifales del POT.

Conclusiones

- El número de especies registradas (202 de peces y 55 de macroinvertebrados; similar al de otros trabajos), así como el gran tamaño de muestra (n= 854 transectos), permite suponer que las comunidades de peces y macroinvertebrados del POT, se encuentran bien representadas en el presente estudio.
- Las 257 especies registradas en las 18 localidades muestreadas en el POT, se agruparon en 27 GMF con base en su nivel trófico, talla máxima, grupo taxonómico (no teleósteos) y morfometría (teleósteos). El número de especies por GMF varió, debido a que se presentaron desde GMF mono-específicos hasta GMF conformados por un gran número de especies (e.g. E4 con 129 especies y F3 con 34 especies de teleósteos).
- En el análisis entre zonas (islas oceánicas y localidades continentales), no se encontraron diferencias significativas en los índices de riqueza (S), diversidad (H') y uniformidad (J') de GMF. En el caso de la biomasa (B), el valor fue 49% mayor en las islas oceánicas, lo que se asocia con la presencia de GMF superiores (peces y elasmobranquios de tallas elevadas y altos valores de nivel trófico), probablemente debido a una menor explotación pesquera (por su lejanía a zonas conurbadas y su protección oficial).
- Se presentaron diferencias significativas en todos los índices calculados (S, B, H' y J') para el análisis por provincia biogeográfica. La riqueza por GMF presentó un patrón de disminución hacia la zona tropical, contrario a lo que indica la Regla de Rapoport para la riqueza de especies. Las provincias de Cortés e Islas Oceánicas presentaron altos valores de biomasa por GMF, debido a que las tallas promedio de peces en estas provincias fue mayor. Este hecho se asocia con lo que indica la Regla de Bergmann (mayores tallas en zonas templadas), así como con una mayor disponibilidad de alimento y oxígeno en estas zonas, aunado a una menor explotación pesquera (todas sus localidades cuentan con protección oficial). La Provincia Mexicana presentó los mayores valores de H' y J', asociados a una alta heterogeneidad de hábitat en sus arrecifes.

- Se presentaron diferencias significativas en todos los índices calculados (S, B, H' y J') por localidad, sin embargo no fue posible observar algún patrón biogeográfico claro, lo que se asocia con el efecto de las interacciones locales (la competencia, depredación, reclutamiento, disturbios y migración) en la estructura comunitaria y funcional. Se destaca la elevada riqueza y biomasa de GMF en Los Cabos, asociada con la alta productividad del Golfo de California y la presencia de ambientes variados (parches coralinos similares a los del Pacífico tropical y arrecifes rocosos). En contraparte, Nicaragua presentó los menores valores en ambos índices debido a que no se presentaron GMF superiores e intermedios (GMF A, B, C y D), lo que sugiere que ésta es la localidad que se encuentra más 'incompleta' funcionalmente en la región del POT (presenta elevada presión pesquera).
- Con base en la composición de GMF, se presentaron cuatro conjuntos de localidades al 29% de similitud: el primero constituido por las islas oceánicas al norte (Revillagigedo e Isla del Coco), el segundo por las islas oceánicas más sureñas (Malpelo y Galápagos) y Coiba (zona insular de la región Panámica), el tercero conformado por el archipiélago de Las Perlas (zona insular de la provincia Panámica), y el cuarto por el resto de las localidades continentales. A pesar de esta separación, ambos grupos de islas presentaron una estructura funcional similar (tipo 'cintura de avispa') con las mayores biomásas en GMF superiores que ejercen un control '*top down*' sobre el resto de los GMF: baja biomasa de GMF intermedios por depredación y en consecuencia, elevada biomasa en GMF base por remoción de sus depredadores. Por su parte, el conjunto de localidades continentales, presentó una estructura funcional de tipo 'pirámide': altas biomásas en GMF base, biomásas medias en GMF intermedios y baja a nula presencia de GMF superiores que se asocia con una mayor intensidad de explotación pesquera.
- La región del POT presentó una redundancia ecológica de tipo A_2 (*sensu* Michelli y Halpern, 2005), la cual corresponde a un ecosistema en el que múltiples especies presentan una función similar. El grado de redundancia funcional fue mayor en la Provincia Panámica en comparación con el resto de las provincias, lo que implica que ésta presenta un mayor potencial de compensación de

especies. Por su parte, Coiba fue la que presentó un mayor número de especies en 14 GMF, lo que implicaría que esta localidad presenta un alto grado de aseguramiento ecológico frente al cambio.

- De acuerdo con la simulación de la extracción del 25 y 50% de la biomasa, el porcentaje de pérdida de GMF las localidades más 'susceptibles' serían Nicaragua, Espíritu Santo y Caleta de Campos, mientras que las más 'resilientes' resultarían Revillagigedo, Isabel y Acapulco. Sin embargo, debido a que el método de curvas de rarefacción individuales realiza el análisis con base en la proporción de cambio por localidad, y no con relación a un cambio absoluto, se recomienda el uso de otro método de análisis como proxy de la resiliencia ecológica.
- Hasta el momento, el análisis de la diversidad y redundancia funcional no explica la diferente resiliencia entre las provincias del POT, por lo que los cambios en los 'estados estables' ocurridos en los arrecifes de la Provincia Panámica, pueden deberse a un impacto mayor de los eventos climáticos en esa zona y no a una menor redundancia funcional.

Referencias bibliográficas

- Aburto-Oropeza, O., Erisman, B., Galland, G. R., Mascareñas-Osorio, I., Sala, E., & Ezcurra, E. (2011). Large Recovery of Fish Biomass in a No-Take Marine Reserve. *PLoS ONE*, 6(8), e23601. doi: 10.1371/journal.pone.0023601
- Aburto-Oropeza, O., Balart, E. F. (2001). Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology*, 22(4), 283-305.
- Alvarado, J. J., Chiriboga, Á. (2008). Distribución y abundancia de equinodermos en las aguas someras de la Isla del Coco, Costa Rica (Pacífico Oriental). *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 99-111.
- Alvarado, J. J., Fernández, C. (2005). Equinodermos del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 53 (3), 275-284.
- Alvarado, J. J., Solís-Marín, F. A. (2013). *Echinoderm research and diversity in latin america*. Berlin, Springer.
- Álvarez-Filip, L., Reyes-Bonilla, H. (2006). *Comparison of community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, Western Mexico between 1987 and 2003*. Paper presented at the 10th International Coral Reef Symposium, Okinawa, Japón.
- Angilletta, M. J. J., Dunham, A. E. (2003). The Temperature-Size Rule in Ectotherms: Simple Evolutionary Explanations May Not Be General. *The American Naturalist*, 162(3), 332-342. doi: 10.1086/377187
- Ayala-Bocos, A., Rodríguez-Villalobos, J. C., y Otterstrom, S. (2013). *Diversidad de las comunidades de peces arrecifales en la Costa del Pacífico de Nicaragua*. Paper presented at the 7o Congreso Mexicano & 1er Congreso Panamericano de Arrecifes Coralinos, Mérida, Yucatán, México.
- Bak, R. P. M. (1994). Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs*, 13(2), 99-103. doi: 10.1007/BF00300768
- Baxter, L. (2004). *A study of the reef fish communities of Las Perlas Archipelago, Panamá*. (Tesis de Maestría), Heriot-Watt University, Edinburgh, United Kingdom.
- Bazán-Guzmán, C., Lara-Lara, J. R. (2005). Distribución de clorofila y producción primaria por clases de tamaño en la costa del Pacífico Mexicano. *Ciencias Marinas*, 31(1A), 11-21.
- Bellwood, D. R., Alcalá, A. C. (1988). The effect of a minimum length specification on visual estimates of density and biomass of coral reef fishes. *Coral Reefs*, 7(1), 23-27. doi: 10.1007/bf00301978

- Bellwood, D. R., Hoey, A. S., & Choat, J. H. (2003). Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*, 6(4), 281-285. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00432.x
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C., & Nystrom, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), 827-833.
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., & Hoey, A. S. (2006). Sleeping Functional Group Drives Coral-Reef Recovery. *Current Biology*, 16(24), 2434-2439. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2006.10.030>
- Briggs, J. C. (1974). *Marine zoogeography*. New York, NY, McGraw-Hill.
- Brusca, R. C. (1980). *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*, Tucson, Arizona, University of Arizona Press.
- Clarke, K. R., Gorley, R. N. (2006). *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. 6th Ed. Plymouth, PRIMER-E.
- Clarke, K. R., Warwick, R. M. (1998). Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia*, 113(2), 278-289. doi: 10.1007/s004420050379
- Clarke, K. R., Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth, PRIMER-E.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2012). Recuperado 24 de septiembre del 2013 de: <http://www.conanp.gob.mx/regionales/>.
- Costa, C., Cataudella, S. (2007). Relationship between shape and trophic ecology of selected species of Sparids of the Caprolace coastal lagoon (Central Tyrrhenian sea). *Environmental Biology of Fishes*, 78(2), 115-123. doi: 10.1007/s10641-006-9081-9
- Chapin, F. S., Walker, B. H., Hobbs, R. J., Hooper, D. U., Lawton, J. H., Sala, O. E., & Tilman, D. (1997). Biotic Control over the Functioning of Ecosystems. *Science*, 277(5325), 500-504. doi: 10.1126/science.277.5325.500
- De la Lanza-Espino, G. (1991). *Oceanografía de mares mexicanos*. México D.F., AGT.
- DeWitt, T. J., Robinson, B. W., & Wilson, D. S. (2000). Functional diversity among predators of a freshwater snail imposes an adaptive trade-off for shell morphology. *Evolutionary Ecology Research*, 2(2), 129-148.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin III, F. S., & Tilman, D. (2006). Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS biology*, 4(8), e277. doi: 10.1371/journal.pbio.0040277
- Dominici-Arosemena, A., Brugnoli-Olivera, E., Cortés-Núñez, J., Molina-Ureña, H. & Quesada-Alpizar, M. A. (2005). Community structure of eastern Pacific reef fishes Gulf of Papagayo, Costa Rica. *Tecnociencia*, 7(2): 19-41.

- Dominici-Arosemena, A., Wolff, M. (2006). Reef fish community structure in the Tropical Eastern Pacific (Panamá): living on a relatively stable rocky reef environment. *Helgoland Marine Research*, 60(4), 287-305. doi: 10.1007/s10152-006-0045-4
- Eakin, C. M. (1996). Where have all the carbonates gone? A model comparison of calcium carbonate budgets before and after the 1982–1983 El Niño at Uva Island in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15(2), 109-119. doi: 10.1007/bf01771900
- Edgar, G. J., Banks, S. A., Bessudo, S., Cortés, J., Guzmán, H. M., Henderson, S., . . . Zapata, F. A. (2011). Variation in reef fish and invertebrate communities with level of protection from fishing across the Eastern Tropical Pacific seascape. *Global Ecology and Biogeography*, 20(5), 730-743. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00642.x
- Ellingsen, K. E., Hewitt, J. E., & Thrush, S. F. (2007). Rare species, habitat diversity and functional redundancy in marine benthos. *Journal of Sea Research*, 58(4), 291-301. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2007.10.001>
- Espinoza, M., Salas, E. (2005). Estructura de las comunidades de peces de arrecife en las Islas Catalinas y Playa Ocotol, Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 53, 523-536.
- Fernández Rivera-Melo, F. J. (2007). *Estructura comunitaria de peces arrecifales en el oeste del Golfo de California*. (Tesis de Licenciatura), Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- Foley, M. M., Halpern, B. S., Micheli, F., Armsby, M. H., Caldwell, M. R., Crain, C. M., . . . Steneck, R. S. (2010). Guiding ecological principles for marine spatial planning. *Marine Policy*, 34(5), 955-966. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpol.2010.02.001>
- Froese, R., Pauly, D. (2011). FishBase. Recuperado 16 de mayo del 2013 de: <http://www.fishbase.org/>
- Galván-Villa, C. M., Arreola-Robles, J. L., Ríos-Jara, E., y Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2010). Ensamblajes de peces arrecifales y su relación con el hábitat bentónico de la Isla Isabel, Nayarit, México. *Revista de biología marina y oceanografía*, 45, 311-324.
- Ganster, P., Arizpe, O., & Ivanova, A. (2013). *Los Cabos: Prospective for a Natural and Tourism Paradise*. San Diego, California, SCERP and IRSC publications.
- Gell, F. R., Roberts, C. M. (2003). Benefits beyond boundaries: the fishery effects of marine reserves. *Trends in ecology & evolution*, 18(9), 448-455.
- Glynn, P. W. (1988). El Niño warming, coral mortality and reef framework destruction by echinoid bioerosion in the eastern Pacific. *Galaxea*, 7, 129-160.
- Glynn, P. W. (2004). High complexity food webs in low-diversity Eastern Pacific reef-coral communities. *Ecosystems*, 7(4), 358-367.

- Glynn, P. W., Wellington, G. M., & Birkeland, C. (1979). Coral Reef Growth in the Galápagos: Limitation by Sea Urchins. *Science*, 203(4375), 47-49. doi: 10.1126/science.203.4375.47
- Gotshall, D. W. (1998). *Sea of Cortez Marine Animals: A guide to the common fishes and invertebrates Baja California to Panama*. Monterey, California, Sea Challengers.
- Green, A. L., Bellwood, D. R. (2009). *Monitoring functional groups of herbivorous reef fishes as indicators of coral reef resilience Vol. 7*. Gland, IUCN.
- Guzman, H. M., Cortés, J. (2007). Reef recovery 20 years after the 1982–1983 El Niño massive mortality. *Marine Biology*, 151(2), 401-411. doi: 10.1007/s00227-006-0495-x
- Halpern, B. S. (2003). The impact of marine reserves: do reserves work and does reserve size matter? *Ecological Applications*, 13(sp1), 117-137. doi: 10.1890/1051-0761(2003)013[0117:TOMRD]2.0.CO;2
- Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis (versión 2.17c). Recuperado 10 de septiembre del 2012 de: <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Harper, J. L., Hawksworth, D. L. (1994). Biodiversity: measurement and estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 345(1311), 5.
- Hernández, L., Ramírez-Ortiz, G., Alvarado, J. J., y Vargas, V. (2010). *Crustáceos decápodos asociados a corales pocilopóridos en el Pacífico tropical mexicano*. Paper presented at the VI Congreso Mexicano de Arrecifes Coralinos., Ensenada, Baja California, México.
- Hernández, L., Ramírez-Ortiz, G., y Reyes-Bonilla, H. (2013). Coral-associated decapods (Crustacea) from the Mexican Tropical Pacific coast. *Zootaxa*, 3609(5), 451–464.
- Herrero-Pérezrul, M. D. (2008). *Diversity and abundance of reef macro invertebrates (Mollusca; Echinodermata) in the southern Gulf of California, México*. Paper presented at the 11th International Coral Reef Symposium, Lauderdale, Florida.
- Hillebrand, H. (2004). On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist*, 163(2), 192-211. doi: 10.1086/381004
- Hixon, M. A., Brostoff, W. N. (1983). Damselfish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science*, 220(4596), 511-513.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., . . . Hatziolos, M. E. (2007). Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, 318(5857), 1737-1742. doi: 10.1126/science.1152509

Holguin-Quiñones, O., Wright-López, H., y Solís-Marín, F. (2000). Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Tropical*, 48, 749-757.

Holling, C. S. (1973). Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1-23.

Hooper, D. U., Chapin III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., . . . Naeem, S. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1), 3-35.

Hooper, D. U., Solan, M., Symstad, A., Díaz, S., Gessner, M. O., Buchmann, N., . . . van Peer, L. (2002). Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In: M. Loreau, N. Shahid y P. Inchausti (ed.), *Biodiversity and Ecosystem functioning: Synthesis and Perspectives* (pp. 195-208). New York, NY, Oxford University Press.

Hughes, T. P., Bellwood, D. R., Folke, C., Steneck, R. S., & Wilson, J. (2005). New paradigms for supporting the resilience of marine ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7), 380-386. doi: 10.1016/j.tree.2005.03.022

Hughes, T. P., Rodrigues, M. J., Bellwood, D. R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., . . . Willis, B. (2007). Phase Shifts, Herbivory, and the Resilience of Coral Reefs to Climate Change. *Current biology*, 17(4), 360-365.

Humann, P., Deloach, N. (2004). *Reef fish identification, Baja to Panama*. Jacksonville, Florida, New World Publications.

Irigoyen, A. J., Galván, D. E., Venerus, L. A., & Parma, A. M. (2013). Variability in Abundance of Temperate Reef Fishes Estimated by Visual Census. *PLoS ONE*, 8(4), 1-12. doi: doi:10.1371/journal.pone.0061072

Keen, M. (1971). *Seashells of tropical west america*. 2nd ed. Redwood City, California, Stanford University Press.

Kerstitch, A., Bertsch, H. (2007). *Sea of Cortez Marine Invertebrates: a guide for the Pacific coast, México to Perú*. Monterey, California, Sea Challengers.

Kessler, W. S. (2006). The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 181-217. doi: 10.1016/j.pocean.2006.03.009

Kinzig, A. P., Pacala, S. W., & Tilman, D. (2001). *The functional consequences of biodiversity: empirical progress and theoretical extensions*. Princeton, NJ, Princeton University Press.

Kleypas, J. A., McManus, J. W., & Meñez, L. A. B. (1999). Environmental Limits to Coral Reef Development: Where Do We Draw the Line? *American Zoologist*, 39(1), 146-159. doi: 10.1093/icb/39.1.146

- Knowlton, N. (1992). Thresholds and Multiple Stable States in Coral Reef Community Dynamics. *American Zoologist*, 32(6), 674-682. doi: 10.1093/icb/32.6.674
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological Methodology*. 2nd ed. Menlo Park, California, Addison-Wesley Educational.
- Laliberté, E., Wells, J. A., DeClerck, F., Metcalfe, D. J., Catterall, C. P., Queiroz, C., . . . Mayfield, M. M. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters*, 13(1), 76-86. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01403.x
- Lavín, M., Marinone, S. (2003). An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: O. U. Velasco Fuentes, J. Sheinbaum, J. Ochoa (Eds.) *Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics*. (pp. 173-204) Netherlands, Kluwer Academic Publisher.
- López-Ortiz, A. M. (2011). *Comparación de diversas medidas de biodiversidad de peces en arrecifes del Pacífico mexicano (de Bahía de Los Ángeles, 29°N a Oaxaca 16°N)*. (Tesis de Maestría), Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, México.
- López-Pérez, R. A., Calderon-Aguilera, L. E., Zepeta-Vilchis, R. C., López-Pérez Maldonado, I., & López-Ortiz, A. M. (2012). Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 1-9. doi: 10.1111/jai.12029
- Loreau, M., Naeem, S., & Inchausti, P. (2002). *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford, Oxford University Press.
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Upper Saddle River, NJ, Princeton University Press.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. New York, NY, Wiley.
- Martín-López, B., González, J. A., Díaz, S., Castro, I., y García-Llorente, M. (2007). Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Revista Ecosistemas*, 16(3), 69-80.
- McPeck, M. A. (1995). Testing hypotheses about evolutionary change on single branches of a phylogeny using evolutionary contrasts. *American Naturalist*, 145(5), 686-703.
- Micheli, F., Halpern, B. S. (2005). Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8(4), 391-400. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x
- Mora, C., Chittaro, P. M., Sale, P. F., Kritzer, J. P., & Ludsin, S. A. (2003). Patterns and processes in reef fish diversity. *Nature*, 421(6926), 933-936. doi: 10.1038/nature01393

- Naeem, S., Bunker, D. E., Hector, A., Loreau, M., & Perrings, C. (2009). *Biodiversity, ecosystem, functioning, & human wellbeing*. New York, NY, Oxford University Press.
- 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.
- Nyström, M., Folke, C. (2001). Spatial Resilience of Coral Reefs. *Ecosystems*, 4(5), 406-417. doi: 10.1007/s10021-001-0019-y
- Odum, H. T., Odum, E. P. (1955). Trophic Structure and Productivity of a Windward Coral Reef Community on Eniwetok Atoll. *Ecological Monographs*, 25(3), 291-320.
- Ogden, J. C., Lobel, P. S. (1978). The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental biology of fishes*, 3(1), 49-63.
- Okey, T. A., Banks, S. A., Born, A. F., Bustamante, R. H., Calvopiña, M., Edgar, G. J., . . . Wallem, P. (2004). A trophic model of a Galápagos subtidal rocky reef for evaluating fisheries and conservation strategies. *Ecological Modelling*, 172(2-4), 383-401. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2003.09.019
- Pacheco-Ayub, C. A., Bautista-Romero, J. J. (2003). Optimal Interpolation Sea Surface Temperature (2.0 ed.). La Paz, Baja California Sur, México: CIBNOR, S.C.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., & Torres, F. (1998). Fishing Down Marine Food Webs. *Science*, 279(5352), 860-863. doi: 10.1126/science.279.5352.860
- Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., & Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 285-317. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.012>
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741-758. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x
- Peterson, G., Allen, C. R., & Holling, C. S. (1998). Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems*, 1(1), 6-18. doi: 10.1007/s100219900002
- Pla, L., Casanoves, F., & Di Rienzo, J. (2012). *Quantifying Functional Biodiversity*. New York; NY, Springer.
- Ramírez-Ortíz G., Reyes-Bonilla, H., Fourriere, M. Walther-Mendoza, M. y Calderón-Aguilera, L.E. (2011). Estructura Comunitaria de la ictiofauna en arrecifes rocosos y artificiales de la costa de Michoacán, México. En: J.C. Chávez-Comparán, y M. Mimbela-López (Eds.), *Avances sobre Investigaciones Marinas y Acuícolas del Pacífico Tropical Mexicano* Vol. 2 (pp. 55-68). Manzanillo, Colima, Universidad de Colima.

- Reyes-Bonilla, H. (2003). Coral reefs of the Pacific coast of México. In: J. Cortés (ed.). *Latin American coral reefs*. (pp. 331-349) Amsterdam, Elsevier.
- Reyes Bonilla, H., L.E. Calderon Aguilera, G.Cruz Piñon, P. Medina Rosas, R.A. López Pérez, M.D. Herrero Pérezrul, . . . Beltrán., J. D. C. (2005.). *Atlas de los corales pétreos (Anthozoa: scleractinia) del Pacífico Mexicano*. Ensenada: Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Universidad de Guadalajara / Centro Universitario de la Costa, Universidad del Mar. Circulación restringida.
- Rice, J., Daan, N., Gislason, H., & Pope, J. (2013). Does functional redundancy stabilize fish communities? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 70(4), 734-742. doi: 10.1093/icesjms/fst071
- Ríos-Jara, E., Galván-Villa, C. M., y Solís-Marín, F. A. (2008). *Equinodermos del Parque Nacional Isla Isabel, Nayarit, México*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 79(1), 131-142.
- Roberts, C. M. (1995). Rapid Build-up of Fish Biomass in a Caribbean Marine Reserve. *Conservation Biology*, 9(4), 815-826.
- Roberts, C. M., Bohnsack, J. A., Gell, F. R., Hawkins, J. P., & Goodridge, R. (2001). Effects of marine reserves on adjacent fisheries. *Science*, 294(5548), 1920-1923.
- Robertson, D. R., Cramer, K. L. (2006). Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 380, 1-17.
- Roff, G., Mumby, P. J. (2012). Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(7), 404-413. doi: 10.1016/j.tree.2012.04.007
- Roy, K., Balch, D. P., & Hellberg, M. E. (2001). Spatial patterns of morphological diversity across the Indo-Pacific: analyses using strombid gastropods. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1485), 2503-2508.
- Roy, K., Foote, M. (1997). Morphological approaches to measuring biodiversity. *Trends in ecology & evolution*, 12(7), 277-281.
- Sandin, S. A., Smith, J. E., DeMartini, E. E., Dinsdale, E. A., Donner, S. D., Friedlander, A. M., . . . Obura, D. (2008). Baselines and degradation of coral reefs in the northern Line Islands. *PLoS One*, 3(2), e1548. doi: 10.1371/journal.pone.0001548
- Selig, E. R., Bruno, J. F. (2010). A global analysis of the effectiveness of marine protected areas in preventing coral loss. *PLoS One*, 5(2), e9278. doi: 10.1371/journal.pone.0009278
- Shmida, A., Wilson, M. V. (1985). Biological Determinants of Species Diversity. *Journal of Biogeography*, 12(1), 1-20. doi: 10.2307/2845026

Solís-Marín, F. A., Reyes-Bonilla, H., Arizpe-Covarrubias, O., Herrero-Pérezrul, M. D., y Laguarda-Figueras, A. (1997). Sistemática y distribución de los equinodermos de la Bahía de La Paz. *Ciencias Marinas*, 23(2), 249-263.

Somerfield, P. J., Clarke, K. R., Warwick, R. M., & Dulvy, N. K. (2008). Average functional distinctness as a measure of the composition of assemblages. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 65(8), 1462-1468. doi: 10.1093/icesjms/fsn118

Stanley, C. M. (2002). *An Experimental Approach to Teaching the Concept of Functional Diversity*. (Master of Science), East Tennessee State University. Recuperado 06 de diciembre del 2012 de: <http://etd-submit.etsu.edu/etd/theses/available/etd-0306102-164828/>

Stevens, G. C. (1989). The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist*, 133(2), 240-256. doi: 10.2307/2462300

Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K., & Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 57(3), 476-494. doi: 10.1006/jmsc.2000.0724

Stevenson, C. S., Katz, L., Micheli, F., Block, B., Heiman, K. W., Perle, C., . . . Witting, J. (2007). High apex predator biomass on remote Pacific islands. *Coral Reefs*, 26(1), 47-51. doi: 10.1007/s00338-006-0158-x

Stuart-Smith, R. D., Bates, A. E., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E., Baker, S. C., Thomson, R. J., . . . Airoidi, L. (2013). Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501(7468), 539-542.

Thompson, A. A., Mapstone, B. D. (1997). Observer effects and training in underwater visual surveys of reef fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 154, 53-63.

Thompson, A. A., Mapstone, B. D. (2002). Intra- versus inter-annual variation in counts of reef fishes and interpretations of long-term monitoring studies. *Marine Ecology Progress Series*, 232, 247-257.

Wantiez, L., Thollot, P., & Kulbicki, M. (1997). Effects of marine reserves on coral reef fish communities from five islands in New Caledonia. *Coral Reefs*, 16(4), 215-224.

Warwick, R. M., Clarke, K. R. (1998). Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35, 532-534.

Witman, J. D., Roy, K. (2009). *Marine macroecology*. Chicago, Illinois, University of Chicago Press.

Zamorano, P., Leyte-Morales, G. E. (2009). Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR*, 38, 7-28.

Zapata, F. A., Morales, Y. A. (1996). *Spatial and temporal patterns of fish diversity in a coral reef at Gorgona Island, Colombia*. Paper presented at the 8th International Coral Reef Symposium, Panamá, Panamá.

Zar, J. H. (2009). *Biostatistical analysis*. Upper Saddle River, NJ, Pearson.

Apéndice. Clasificación taxonómica de las especies de peces y macroinvertebrados del Pacífico Oriental Tropical (la autoridad y validez de la nomenclatura basada en World Register of Marine Species (www.marinespecies.org), consultada el 28 de agosto de 2013).

Phylum Chordata
Clase: Actinopterygii

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Anguilliformes	Muraenidae	<i>Echidna nebulosa</i>	(Ahl, 1789)	Ene
		<i>Echidna nocturna</i>	(Cope, 1872)	Eno
		<i>Gymnomuraena zebra</i>	(Shaw, 1797)	Gze
		<i>Gymnothorax castaneus</i>	(Jordan & Gilbert, 1883)	Gca
		<i>Gymnothorax dovii</i>	(Günther, 1870)	Gdo
		<i>Gymnothorax flavimarginatus</i>	(Rüppell, 1830)	Gfl
		<i>Gymnothorax panamensis</i>	(Steindachner, 1876)	Gpa
		<i>Gymnothorax undulatus</i>	(Lacepède, 1803)	Gun
		<i>Muraena lentiginosa</i>	Jenyns, 1842	Mle
		<i>Myrichthys tigrinus</i>	Girard, 1859	Mti
Aulopiformes	Ophichthidae	<i>Scuticaria tigrina</i>	(Lesson, 1828)	Sti
	Synodontidae	<i>Synodus lacertinus</i>	Gilbert, 1890	Slac
Beloniformes	Belonidae	<i>Tylosurus pacificus</i>	(Steindachner, 1876)	Tpa
	Exocoetidae	<i>Fodiator rostratus</i>	(Günther, 1866)	Fro
Beryciformes	Hemiramphidae	<i>Euleptorhamphus viridis</i>	(van Hasselt, 1823)	Evi
		<i>Hemiramphus saltator</i>	Gilbert & Starks, 1904	Hsa
		<i>Myripristis berndti</i>	Jordan & Evermann, 1903	Mbe
		<i>Myripristis leiognathus</i>	Valenciennes, 1846	Mlei
Elopiformes	Elopidae	<i>Sargocentron suborbitalis</i>	(Gill, 1863)	Ssu
		<i>Elops affinis</i>	Regan, 1909	Eaf
Gonorhynchiformes	Chanidae	<i>Chanos chanos</i>	(Forsskål, 1775)	Cch
Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil curema</i>	Valenciennes, 1836	Mcu

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Perciformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus nigricans</i>	(Linnaeus, 1758)	Ani
		<i>Acanthurus triostegus</i>	(Linnaeus, 1758)	Atri
		<i>Acanthurus xanthopterus</i>	Valenciennes, 1835	Axa
		<i>Ctenochaetus marginatus</i>	(Valenciennes, 1835)	Cma
		<i>Prionurus laticlavus</i>	(Valenciennes, 1846)	Pla
		<i>Prionurus punctatus</i>	Gill, 1862	Ppu
	Apogonidae	<i>Apogon atradorsatus</i>	Heller & Snodgrass, 1903	Aat
		<i>Apogon atricaudus</i>	Jordan & McGregor, 1898	Aatr
		<i>Apogon dovii</i>	Günther, 1862	Ado
		<i>Apogon pacificus</i>	(Herre, 1935)	Apa
		<i>Apogon retrosella</i>	(Gill, 1862)	Are
	Blenniidae	<i>Plagiotremus azaleus</i>	(Jordan & Bollman, 1890)	Paz
		<i>Ophioblennius steindachneri</i>	Jordan & Evermann, 1898	Ost
	Carangidae	<i>Carangoides orthogrammus</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	Cor
		<i>Caranx caballus</i>	Günther, 1868	Ccab
		<i>Caranx caninus</i>	Günther, 1867	Ccan
		<i>Caranx lugubris</i>	Poey, 1860	Clu
		<i>Caranx melampygus</i>	Cuvier, 1833	Cme
		<i>Carangoides otrynter</i>	(Jordan & Gilbert, 1883)	Cot
		<i>Caranx sexfasciatus</i>	Quoy & Gaimard, 1825	Cse
		<i>Decapterus macarellus</i>	(Cuvier, 1833)	Dma
		<i>Elagatis bipinnulata</i>	(Quoy & Gaimard, 1825)	Ebi
		<i>Gnathanodon speciosus</i>	(Forsskål, 1775)	Gsp
		<i>Selene brevoortii</i>	(Gill, 1863)	Sbr
		<i>Seriola lalandi</i>	Valenciennes, 1833	Sla
		<i>Seriola rivoliana</i>	Valenciennes, 1833	Sri
		<i>Trachinotus rhodopus</i>	Gill, 1863	Trh
	<i>Trachinotus stilbe</i>	(Jordan & McGregor, 1898)	Tsti	
	<i>Uraspis helvola</i>	(Forster, 1801)	Uhe	
	Chaenopsidae	<i>Acanthemblemaria crockeri</i>	Beebe & Tee-Van, 1938	Acr

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
		<i>Acanthemblemaria macrospilus</i>	Brock, 1940	Ama
	Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>	Günther, 1860	Chu
		<i>Forcipiger flavissimus</i>	Jordan & McGregor, 1898	Ffl
		<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	(Gill, 1862)	Jni
	Cirrhitidae	<i>Cirrhichthys oxycephalus</i>	(Bleeker, 1855)	Cox
		<i>Cirrhites rivulatus</i>	Valenciennes, 1846	Cri
		<i>Oxycirrhites typus</i>	Bleeker, 1857	Oty
	Echeneidae	<i>Remora remora</i>	(Linnaeus, 1758)	Rre
	Ephippidae	<i>Chaetodipterus zonatus</i>	(Girard, 1858)	Czo
		<i>Parapsettus panamensis</i>	(Steindachner, 1876)	Ppan
	Gerreidae	<i>Eucinostomus dowii</i>	(Gill, 1863)	Edo
		<i>Eucinostomus sp.</i>	Baird & Girard, 1855	Euc
	Gobiidae	<i>Lythrypnus dalli</i>	(Gilbert, 1890)	Lda
		<i>Lythrypnus gilberti</i>	(Heller & Snodgrass, 1903)	Lgi
		<i>Elacatinus puncticulatus</i>	(Ginsburg, 1938)	Epu
	Haemulidae	<i>Anisotremus caesius</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	Aca
		<i>Anisotremus interruptus</i>	(Gill, 1862)	Ain
		<i>Anisotremus scapularis</i>	(Tschudi, 1846)	Asca
		<i>Anisotremus taeniatus</i>	Gill, 1861	Ata
		<i>Haemulon flaviguttatum</i>	Gill, 1862	Hfl
		<i>Haemulon maculicauda</i>	(Gill, 1862)	Hma
		<i>Haemulon scudderii</i>	Gill, 1862	Hsc
		<i>Haemulon sexfasciatum</i>	Gill, 1862	Hse
		<i>Haemulon steindachneri</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	Hst
		<i>Microlepidotus brevipinnis</i>	(Steindachner, 1869)	Mbrev
		<i>Microlepidotus inornatus</i>	Gill, 1862	Min
	Kuhliidae	<i>Kuhlia mugil</i>	(Forster, 1801)	Kmu
	Kyphosidae	<i>Girella simplicidens</i>	Osburn & Nichols, 1916	Gsi
		<i>Kyphosus analogus</i>	(Gill, 1862)	Kan
		<i>Kyphosus elegans</i>	(Peters, 1869)	Kel
		<i>Kyphosus lutescens</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	Klu

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
	Labridae	<i>Sectator ocyurus</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	Soc
		<i>Bodianus diplotaenia</i>	(Gill, 1862)	Bdi
		<i>Decodon melasma</i>	Gomon, 1974	Dmel
		<i>Halichoeres adustus</i>	(Gilbert, 1890)	Had
		<i>Halichoeres chierchiae</i>	Di Caporiacco, 1948	Hch
		<i>Halichoeres discolor</i>	Bussing, 1983	Hdis
		<i>Halichoeres dispilus</i>	(Günther, 1864)	Hdi
		<i>Halichoeres insularis</i>	Allen & Robertson, 1992	Hins
		<i>Halichoeres melanotis</i>	(Gilbert, 1890)	Hme
		<i>Halichoeres nicholsi</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	Hni
		<i>Halichoeres notospilus</i>	(Günther, 1864)	Hno
		<i>Novaculichthys taeniourus</i>	(Lacepède, 1801)	Nta
		<i>Pseudojuloides inornatus</i>	(Gilbert, 1890)	Pin
		<i>Stethojulis bandanensis</i>	(Bleeker, 1851)	Sban
		<i>Thalassoma grammaticum</i>	Gilbert, 1890	Tgr
		<i>Thalassoma lucasanum</i>	(Gill, 1862)	Tlu
		<i>Thalassoma purpureum</i>	(Forsskål, 1775)	Tpu
		Labrisomidae	<i>Labrisomus dendriticus</i>	(Reid, 1935)
	<i>Malacoctenus ebisui</i>		Springer, 1959	Meb
	<i>Malacoctenus margaritae</i>		(Fowler, 1944)	Mma
	Lutjanidae	<i>Malacoctenus zonifer</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	Mzo
		<i>Hoplopagrus guentherii</i>	Gill, 1862	Hgu
		<i>Lutjanus aratus</i>	(Günther, 1864)	Lara
		<i>Lutjanus argentiventris</i>	(Peters, 1869)	Lar
		<i>Lutjanus colorado</i>	Jordan & Gilbert, 1882	Lcol
		<i>Lutjanus guttatus</i>	(Steindachner, 1869)	Lgu
		<i>Lutjanus inermis</i>	(Peters, 1869)	Lin
		<i>Lutjanus jordani</i>	(Gilbert, 1898)	Ljo
		<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	Gill, 1862	Lno
		<i>Lutjanus viridis</i>	(Valenciennes, 1846)	Lvi
	Malacanthidae	<i>Malacanthus brevirostris</i>	Guichenot, 1848	Mbre
	Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	(Gill, 1862)	Mde

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
		<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	(Gill, 1863)	Pgr
	Pomacanthidae	<i>Abudefduf concolor</i>	(Gill, 1862)	Aco
		<i>Abudefduf troschelii</i>	(Gill, 1862)	Atr
		<i>Holacanthus clarionensis</i>	Gilbert, 1890	Hcl
		<i>Holacanthus passer</i>	Valenciennes, 1846	Hpa
		<i>Pomacanthus zonipectus</i>	(Gill, 1862)	Pzo
		<i>Azurina hirundo</i>	Jordan & McGregor, 1898	Ahir
		<i>Chromis atrilobata</i>	Gill, 1862	Cat
		<i>Chromis limbaughi</i>	Greenfield & Woods, 1980	Clim
		<i>Microspathodon bairdii</i>	(Gill, 1862)	Mba
		<i>Microspathodon dorsalis</i>	(Gill, 1862)	Mdo
		<i>Stegastes acapulcoensis</i>	(Fowler, 1944)	Sac
		<i>Stegastes arcifrons</i>	(Heller & Snodgrass, 1903)	Sar
		<i>Stegastes baldwini</i>	Allen & Woods, 1980	Sba
		<i>Stegastes beebei</i>	(Nichols, 1924)	Sbe
		<i>Stegastes flavilatus</i>	(Gill, 1862)	Sfl
		<i>Stegastes leucorus</i>	(Gilbert, 1892)	Sle
		<i>Stegastes rectifraenum</i>	(Gill, 1862)	Ser
	Priacanthidae	<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>	(Lacepède, 1801)	Hcr
	Scaridae	<i>Calotomus carolinus</i>	(Valenciennes, 1840)	Cca
		<i>Nicholsina denticulata</i>	(Evermann & Radcliffe, 1917)	Nde
		<i>Scarus compressus</i>	(Osburn & Nichols, 1916)	Sco
		<i>Scarus ghobban</i>	Forsskål, 1775	Sgh
		<i>Scarus perrico</i>	Jordan & Gilbert, 1882	Spe
		<i>Scarus rubroviolaceus</i>	Bleeker, 1847	Sru
	Sciaenidae	<i>Pareques sp</i>	Gill in Goode, 1876	Par
	Scombridae	<i>Scomberomorus sierra</i>	Jordan & Starks, 1895	Ssi
	Serranidae	<i>Alphestes immaculatus</i>	Breder, 1936	Aim
		<i>Cephalopholis panamensis</i>	(Steindachner, 1877)	Cpa
		<i>Dermatolepis dermatolepis</i>	(Boulenger, 1895)	Dde

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
		<i>Epinephelus analogus</i>	Gill, 1863	Ean
		<i>Epinephelus clippertonensis</i>	Allen & Robertson, 1999	Ecl
		<i>Epinephelus</i> <i>quinqüesfasciatus</i>	(Bocourt, 1868)	Eit
		<i>Epinephelus labriformis</i>	(Jenyns, 1840)	Ela
		<i>Mycteroperca jordani</i>	(Jenkins & Evermann, 1889)	Mjo
		<i>Mycteroperca olfax</i>	(Jenyns, 1840)	Mol
		<i>Mycteroperca prionura</i>	Rosenblatt & Zahuranec, 1967	Mpr
		<i>Mycteroperca rosacea</i>	(Streets, 1877)	Mro
		<i>Paranthias colonus</i>	(Valenciennes, 1846)	Pco
		<i>Rypticus bicolor</i>	Valenciennes, 1846	Rbi
		<i>Rypticus nigripinnis</i>	Gill, 1861	Rni
		<i>Serranus psittacinus</i>	Valenciennes, 1846	Sps
		<i>Serranus tico</i>	Allen & Robertson, 1998	Stic
	Sparidae	<i>Calamus brachysomus</i>	(Lockington, 1880)	Cbr
	Sphyraenidae	<i>Sphyraena lucasana</i>	Gill, 1863	Slu
	Tripterygiidae	<i>Axoclinus lucillae</i>	Fowler, 1944	Alu
		<i>Crocodilichthys gracilis</i>	Allen & Robertson, 1991	Cgr
		<i>Lepidonectes clarkhubbsi</i>	Bussing, 1991	Lcl
		<i>Lepidonectes corallicola</i>	(Kendall & Radcliffe, 1912)	Lco
	Zanclidae	<i>Zanclus cornutus</i>	(Linnaeus, 1758)	Zco
Pleuronectiformes	Bothidae	<i>Bothus leopardinus</i>	(Günther, 1862)	Ble
		<i>Bothus mancus</i>	(Broussonet, 1782)	Bma
Scorpaeniformes	Scorpaenidae	<i>Scorpaena histrio</i>	Jenyns, 1840	Shi
		<i>Scorpaena mystes</i>	Jordan & Starks, 1895	Smy
Syngnathiformes	Aulostomidae	<i>Aulostomus chinensis</i>	(Linnaeus, 1766)	Ach
	Fistulariidae	<i>Fistularia commersonii</i>	Rüppell, 1838	Fco
Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	Steindachner, 1876	Bpo
		<i>Canthidermis maculata</i>	(Bloch, 1786)	Cmac
		<i>Melichthys niger</i>	(Bloch, 1786)	Mni

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
		<i>Melichthys vidua</i>	(Richardson, 1845)	Mvi
		<i>Pseudobalistes naufragium</i>	(Jordan & Starks, 1895)	Pna
		<i>Sufflamen verres</i>	(Gilbert & Starks, 1904)	Sve
		<i>Xanthichthys mento</i>	(Jordan & Gilbert, 1882)	Xme
	Diodontidae	<i>Chilomycterus reticulatus</i>	(Linnaeus, 1758)	Cre
		<i>Diodon holocanthus</i>	Linnaeus, 1758	Dho
		<i>Diodon hystrix</i>	Linnaeus, 1758	Dhy
	Monacanthidae	<i>Aluterus scriptus</i>	(Osbeck, 1765)	Asc
		<i>Cantherhines dumerilii</i>	(Hollard, 1854)	Cdu
	Ostraciidae	<i>Ostracion meleagris</i>	Shaw, 1796	Ome
	Tetraodontidae	<i>Arothron hispidus</i>	(Linnaeus, 1758)	Ahis
		<i>Arothron meleagris</i>	(Anonymous, 1798)	Ame
		<i>Canthigaster punctatissima</i>	(Günther, 1870)	Cpu
		<i>Sphoeroides annulatus</i>	(Jenyns, 1842)	San
		<i>Sphoeroides lobatus</i>	(Steindachner, 1870)	Slo

Clase: Elasmobranchii

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Rajiformes	Myliobatidae	<i>Aetobatus narinari</i>	(Euphrasen, 1790)	Ana
		<i>Manta birostris</i>	(Walbaum, 1792)	Mbi
		<i>Mobula sp.</i>	Rafinesque, 1810	Mob
	Dasyatidae	<i>Taeniura meyeni</i>	Müller & Henle, 1841	Tme
		<i>Dasyatis longa</i>	(Garman, 1880)	Dlo
	Urolophidae	<i>Urolophus halleri</i>	Cooper, 1863	Uha
	Urotrygonidae	<i>Urobatis concentricus</i>	Osburn & Nichols, 1916	Uco
Torpediniformes	Narcinidae	<i>Diplobatis ommata</i>	(Jordan & Gilbert, 1890)	Dom
Carcharhiniformes	Carcharhinidae	<i>Carcharhinus leucas</i>	(Müller & Henle, 1839)	Cle
		<i>Carcharhinus limbatus</i>	(Müller & Henle, 1839)	Cli
		<i>Galeocerdo cuvier</i>	(Péron & Lesueur, 1822)	Gcu
		<i>Triaenodon obesus</i>	(Rüppell, 1837)	Tob
		<i>Sphyrna lewini</i>	(Griffith & Smith, 1834)	Slew

Phylum: Arthropoda

Clase: Malacostraca

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Decapoda	Inachidae	<i>Stenorhynchus debilis</i>	(Smith, 1871)	Sde
	Palinuridae	<i>Panulirus sp</i>	White, 1847	Pan

Phylum: Echinodermata

Clase: Asteroidea

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Spinulosida	Echinasteridae	<i>Echinaster tenuispinus</i>	Verrill, 1871	Ete
Forcipulatida	Heliasteridae	<i>Heliaster kubiniji</i>	Xantus, 1860	Hku
Valvatida	Acanthansteridae	<i>Acanthaster planci</i>	(Linnaeus, 1758)	Apl
	Asterodiscididae	<i>Amphiaster insignis</i>	Verrill, 1868	Ains
	Asteropseidae	<i>Asteropsis carinifera</i>	(Lamarck, 1816)	Acar
	Mithrodiidae	<i>Mithrodia bradleyi</i>	Verrill, 1870	Mbr
	Ophidiasteridae	<i>Leiaster teres</i>	(Verrill, 1871)	Lte
		<i>Linckia columbiae</i>	Gray, 1840	Lic
		<i>Pharia pyramidata</i>	(Gray, 1840)	Ppy
		<i>Phataria unifascialis</i>	(Gray, 1840)	Pun
		<i>Tamaria stria</i>	Downey, 1975	Tst
	Oreasteridae	<i>Nidorellia armata</i>	(Gray, 1840)	Nar
		<i>Pentaceraster cumingi</i>	(Gray, 1840)	pcu

Clase Equinoidea

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Phymosomatoida	Arbaciidae	<i>Arbacia stellata</i>	(Blainville, 1825; ?Gmelin, 1788)	Ainc
Cidaroida	Cidariidae	<i>Eucidaris galapagensis</i>	Döderlein, 1887	Ega
		<i>Eucidaris thouarsii</i>	(L. Agassiz & Desor, 1846)	Eth
Diadematoidea	Diadematidae	<i>Astropyga pulvinata</i>	(Lamarck, 1816)	Apu
		<i>Diadema mexicanum</i>	A. Agassiz, 1863	Dme
Echinoida	Echinometridae	<i>Echinometra vanbrunti</i>	A. Agassiz, 1863	Eva
	Toxopneustidae	<i>Lytechinus semituberculatus</i>	(Valenciennes in L. Agassiz, 1846)	Lse
		<i>Toxopneustes roseus</i>	(A. Agassiz, 1863)	Tro
		<i>Tripneustes depressus</i>	A. Agassiz, 1863	Tde

Clase Holoturoidea

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Apodida	Synaptidae	<i>Euapta godeffroyi</i>	(Semper, 1868)	Ego
Aspidochirotida	Holothuriidae	<i>Holothuria sp</i>	Linnaeus, 1767	Hol
		Stichopodidae	<i>Isostichopus fuscus</i>	(Ludwig, 1875)
	<i>Parastichopus parvimensis</i>		(Clark 1913)	Ppa
	<i>Stichopus horrens</i>	Selenka, 1867	Sho	
Dendrochirotida	Cucumariidae	<i>Cucumaria sp</i>	de Blainville, 1830	Cuc

Phylum Mollusca
Clase Gastropoda

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Littorinimorpha	Tonnidae	<i>Malea ringens</i>	(Swainson, 1822)	Mri
Neogastropoda	Conidae	<i>Conus sp</i>	Linnaeus, 1758	Con
	Muricidae	<i>Hexaplex nigrinus</i>	(Philippi, 1845)	Hnig
		<i>Hexaplex princeps</i>	(Broderip, 1833)	Hpr
		<i>Neorapana grandis</i>	(Sowerby I, 1835)	Ngr
Neotaenioglossa	Strombidae	<i>Lobatus galeatus</i>	(Swainson, 1823)	Sga
Nudibranchia	Chromodorididae	<i>Felimida marislae</i>	(Bertsch, 1973)	Fma
		<i>Doriprismatica sedna</i>	(Marcus & Er. Marcus, 1967)	Gse
		<i>Felimare agassizii</i>	(Bergh, 1894)	Hag
		<i>Felimare californiensis</i>	(Bergh, 1879)	Hca
		<i>Felimare ghiselini</i>	(Bertsch, 1978)	Hgh
	Discodorididae	<i>Baptodoris mimetica</i>	Gosliner, 1991	Bmi
	Polyceridae	<i>Tambja abdere</i>	Farmer, 1978	Tab
<i>Tambja eliora</i>		(Er. Marcus & Ev. Marcus, 1967)	Tel	
Sacoglossa	Plakobranchidae	<i>Elysia diomedea</i>	(Bergh, 1894)	Edi

Clase Bivalvia

Orden	Familia	Especie	Autoridad	Clave
Mytiloida	Mytilidae	<i>Mytilus sp</i>	Linnaeus, 1758	Myt
Ostreoida	Gryphaeidae	<i>Hyotissa hyotis</i>	(Linnaeus, 1758)	Hhy
	Ostreidae	<i>Ostrea sp</i>	Linnaeus, 1758	Ostr
	Spondylidae	<i>Spondylus crassisquama</i>	Lamarck, 1819	Spr
		<i>Spondylus limbatus</i>	G. B. Sowerby II, 1847	Sca
Pterioida	Pinnidae	<i>Atrina maura</i>	(G. B. Sowerby I, 1835)	Amau
		<i>Pinna rugosa</i>	G. B. Sowerby I, 1835	Pru
	Pteriidae	<i>Pinctada mazatlanica</i>	(Hanley, 1856)	Pma
		<i>Pteria sp.</i>	Scopoli, 1777	Pte
Veneroida	Ungulinidae	<i>Diplodonta subquadrata</i>	Carpenter, 1856	Dsu