

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



**Programa de Posgrado en Ciencias
en Ecología Marina**

**Diversidad funcional de equinoideos y asteroideos en
arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico mexicano**

Tesis

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

Presenta:

Bárbara Rojas Montiel

Ensenada, Baja California, México
2015

Tesis defendida por

Bárbara Rojas Montiel

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

Co-director

Dr. Héctor Reyes Bonilla

Co-director

Dra. Ma. Elena Solana Arellano

Dra. María Tereza Cavazos Pérez



Dr. David Alberto Rivas Camargo
Coordinador del Posgrado en Ecología
Marina

Dr. Jesús Favela Vara
Director de Estudios de Posgrado

Bárbara Rojas Montiel © 2015

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor

Resumen de la tesis que presenta **Bárbara Rojas Montiel**, como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Diversidad funcional de equinoideos y asteroideos en arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico mexicano

Resumen aprobado por:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Co-director

Dr. Héctor Reyes Bonilla
Co-director

Debido a su importancia ecológica los arrecifes son ecosistemas prioritarios para la conservación, de manera que en el Pacífico de México se ha decretado más de una decena de áreas para protegerlos, donde se busca mantener el buen estado de la biodiversidad en general. Entre los grupos taxonómicos más versátiles en relación con su papel ecológico están los erizos y las estrellas de mar, razón por la cual son buenos indicadores de la calidad de los procesos ecosistémicos locales. En el presente trabajo se cuantificó la diversidad funcional de equinoideos y asteroideos en comunidades de arrecifes rocosos y coralinos con distinto nivel de protección del Pacífico mexicano mediante la aplicación de un índice de diversidad funcional, y se analizó si índices ecológicos descriptivos pueden ser tomados como indicadores proximales de la función. Los muestreos se realizaron de septiembre 2014 a marzo 2015 en 11 localidades de la región, en donde se registró la abundancia de 16 especies de asteroideos y equinoideos. Posteriormente se calcularon diversos índices ecológicos (S , H' , J' , Δ^* , Δ^+) y se revisaron más de 40 características morfológicas y ecológicas de dichos taxa, a partir de análisis de ejemplares y literatura para el cálculo del índice de entropía cuadrática de Rao (FD_Q). Se encontró un patrón latitudinal de la diversidad funcional diferente para ambos grupos: mientras que los asteroideos mostraron una diversidad funcional mayor en el Golfo de California en comparación con el Pacífico tropical mexicano, los equinoideos mostraron picos de diversidad funcional tanto en la latitud más alta (Bahía de los Ángeles) como en la más baja (Huatulco). Asimismo, los asteroideos presentaron una mayor diversidad funcional en los sitios con protección alta en comparación con los sitios con protección intermedia; este patrón fue contrario al de los equinoideos que mostraron la mayor diversidad funcional en los sitios con protección intermedia. En general, se encontró que la diversidad funcional sigue un patrón similar al de la diversidad de especies, lo que se ve reflejado en la alta correlación encontrada entre la riqueza y la diversidad de Shannon-Wiener (H'), y el índice de entropía cuadrática de Rao. Esto indica que no parece haber redundancia funcional notable y refuerza el papel de H' como un buen indicador ecológico para la evaluación del estado del ecosistema.

Palabras clave: **Índice de entropía cuadrática de Rao, Áreas Naturales Protegidas, diversidad de Shannon-Wiener, equinodermos, latitud.**

Abstract of the thesis presented by **Bárbara Rojas Montiel** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Functional diversity of echinoids and asteroids in coral and rocky reefs of the Mexican Pacific

Abstract approved by:

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Co-director

Dr. Héctor Reyes Bonilla
Co-director

Due to their ecological importance, reefs are ecosystems with priority for conservation, thus in the Mexican Pacific more than ten protected areas have been decreed to protect them and maintain a good status of their local biodiversity. Sea urchins and sea stars are among the most versatile taxonomic groups according to their ecological role, a reason why they are good quality indicators of local ecosystem processes. The aim of this work was to quantify the functional diversity of echinoids and asteroids in coral and rocky reefs with different protection level in the Mexican Pacific, by applying a functional diversity index, and analyze if descriptive ecological indices were useful as proxy indicators of function. Surveys were conducted from September 2014 to March 2015 in 11 locations of the region, where the abundance of 16 species of echinoids and asteroids was recorded. Afterwards, ecological indices (S , H' , J' , Δ^* , Δ^+) were computed, and more than 40 morphological and ecological traits of the species were obtained by examination of specimens and literature search, in order to calculate Rao's quadratic entropy index (FD_Q). Latitudinal patterns of functional diversity differed between groups: while asteroids showed a higher value in the Gulf of California compared to the tropical Mexican Pacific, echinoids showed peaks in functional diversity at the highest latitude (Bahía de los Ángeles) as well as in the lowest (Huatulco). Also, asteroids had higher functional diversity at locations with good level of protection compared to those with intermediate protection; in contrast, echinoids, showed the highest functional diversity at locations with intermediate protection. In general, functional diversity and species diversity followed a similar pattern and this is reflected in a high correlation found between richness and Shannon-Wiener diversity (H'), and Rao's quadratic entropy index. This means that there is no apparent functional redundancy, and strengthens the role of H' as a good ecological indicator to evaluate ecosystem condition.

Key words: Rao's quadratic entropy index, Marine Protected Areas, Shannon-Wiener diversity index, Echinoderms, Latitude.

Dedicatoria

*A mis padres, porque sin ellos nada de esto sería posible. Lo son todo
para mí.*

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada por darme la oportunidad de estudiar y trabajar en su centro.

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT por otorgarme la beca (CVU 534217) y Beca Mixta 2014 -mzo2015 de movilidad Nacional (290841) para poder realizar mis estudios de maestría.

Al Dr. Héctor Reyes Bonilla y el Dr. Luis Eduardo Calderón, mis directores de tesis, por todo el apoyo brindado para la realización de esta tesis y todas las oportunidades extra que me proporcionaron para crecer como estudiante y futura investigadora. Gracias por el tiempo, dinero, comentarios y sobre todo por sacarme de mi zona de confort, me han hecho madurar como estudiante y como persona.

A los miembros del comité, la Dra. Ma. Elena Solana Arellano y Dra. María Tereza Cavazos por sus comentarios y correcciones que ayudaron a mejorar y enriquecer este trabajo de tesis.

Al Dr. Luis Gerardo Hernández Moreno por incluirme en la salida de campo a Huatulco y proporcionarme los datos de esta localidad provenientes del proyecto JF030 de CONABIO. A Alexandra Álvarez, Francisco Fernández Rivera Melo (Comunidad y Biodiversidad A.C.), Mariana Walther Mendoza (Sociedad de Historia Natural NIPARAJÁ, A. C.), al proyecto 183534, CONACYT Ciencia Basica, al proyecto 11/2014, Fondo PROCER-CONANP, al proyecto 03/2014, Fondo PROMOBI-CONAN y al proyecto MM003, CONABIO (todos a cargo del Dr. Héctor Reyes Bonilla) por proporcionarme los datos en campo de mis especies de estudio sin los cuales esta tesis no sería posible.

A mis padres, mi hermano y mis tías porque aunque estén lejos (unos más que otros) sé que siempre están apoyándome y creyendo en mí incluso cuando yo no lo hago. Gracias por siempre impulsarme a seguir adelante y darme todo para conseguirlo.

A Betty por ser mi apoyo, confidente y amiga más incondicional durante estos dos años y porque gracias a ti llegué a CICESE. Gracias por aguantar mis múltiples crisis, por escucharme y nunca juzgarme ni asustarte con mis comentarios indecentes o detalles innecesarios, pero sobre todo por estar ahí siempre que necesité de alguien, ya sea para cambiarme de casa, leer mi tesis, llorar o para mentársela al mundo.

A Rubén por estar presente nuevamente durante el proceso de tesis y ayudarme con los mapas. Gracias por acompañarme durante estos tres años, gracias por creer en mí y por todo tu apoyo.

A mis hermanas ensenadenses (Tati, Magda, Maite, Amparo) porque hace mucho tiempo no tenía un grupo de amigas como ustedes, tan diferentes pero tan parecidas a

la vez. Gracias por todos los viajes, las risas, y los buenos momentos que hemos pasado juntas, por todos los consejos y el apoyo tanto en lo académico como en lo personal, sin ustedes no sé qué hubiera hecho. Gracias porque a pesar de todo nos hemos mantenido relativamente unidas desde el principio. Definitivamente conocerlas fue una de las mejores cosas de venir aquí y he aprendido mucho de cada una de ustedes. Siempre serán de mis recuerdos más bonitos. Aunque nos separemos espero la amistad continúe. Las quiero.

A mis compañeros de generación (Tati, Magda, Maite, Amparo, José Carlos, Jorge Eduardo, Anely, Fer, Yai, Schery, Iván, Bea, Jose, Zyanya) porque juntos empezamos y sufrimos las materias y la tesis. Gracias por los buenos momentos dentro y fuera del salón de clases, y por los no tan buenos también porque de todo se aprende.

A las chicas del Laboratorio de Esclerocronología, Ecología y Pesquerías de la Zona Costera (Jenny, Gina, Pau y Magda de nuevo) por hacer más ameno todo el tiempo pasado en el laboratorio, por las pláticas de chicas y la convivencia dentro y fuera del laboratorio.

A todos los integrantes del Laboratorio de Sistemas Arrecifales de la UABCS por acogerme durante seis meses y siempre hacerme sentir bienvenida con su buen ambiente. Gracias por las salidas de campo, fiestas, pláticas, risas y albures.

Al Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos y la Colección Nacional de Equinodermos “Dra. Ma. Elena Caso” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme la revisión de los ejemplares de la colección y su apoyo en la obtención de los datos morfométricos necesarios para la realización de esta tesis.

A mis amigos de siempre (Ju, Kari, Vale, Tere, Fanni, Caro, Lucy, Toño, Mari, Iskra, Paco, Wendy, Teté, Clara, Pau) porque cada que los veo me renuevan esa energía y motivación que necesito para seguir adelante. Porque aunque sé que están lejos o pase mucho tiempo sin verlos, la amistad se mantiene y cada que los veo me reciben como si el tiempo no pasara.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español	ii
Resumen en inglés	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	ix
Lista de tablas	xi
Lista de anexos	xiii
Glosario	xv
1. Introducción	1
1.1 Antecedentes	7
1.3 Justificación.....	13
1.4 Objetivos	13
1.5 Hipótesis	14
2. Metodología	15
2.1 Área de estudio	15
2.2 Trabajo de campo	18
2.3 Características funcionales	19
2.4 Cálculo de diversidad funcional.....	21
2.5 Relación del nivel de protección de la localidad de estudio y la diversidad funcional.....	27
2.5 Cálculo de índices de estructura comunitaria.....	29
2.6 Análisis de datos	31
3. Resultados	32
3.1 Especies con mayor presencia en el Pacífico mexicano.....	32
3.2 Características funcionales	32
3.3 Diversidad funcional	35

3.3.1 Índice de entropía cuadrática de Rao	35
3.3.2 Asignación de nivel de protección a las Áreas Naturales Protegidas (ANP)...	37
3.3.3 Diferencias entre áreas protegidas y no protegidas.....	39
3.4 Diversidad funcional e índices de estructura comunitaria	41
3.4.1 Índices de estructura comunitaria por localidad	41
3.4.2 Comparación del índice de entropía cuadrática de Rao con índices de estructura comunitaria	45
4. Discusión	48
4.1 Consideraciones iniciales.....	48
4.2 Diversidad funcional por localidad.....	50
4.3 Diversidad funcional y nivel de protección	54
4.4 Relación entre diversidad funcional e índices de estructura comunitaria.....	57
4.5 Consideraciones generales para ambos grupos taxonómicos y recomendaciones.....	59
5. Conclusiones	61
6. Listas de referencias bibliográficas.....	63
7. Anexos	79

Lista de figuras

Figura		Página
1	Mapa de las once localidades de estudio	16
2	Morfología de la testa de un equinoideo: a) vista aboral, b) vista oral y c) perfil.....	20
3	Ejemplos de morfología de asteroideos: vista aboral (a) y oral (b) de un ejemplo de una estrella de mar sin septo interbranquial, c) vista aboral de un ejemplo de asteroideo con septo interbranquial, d) acercamiento al perfil de un brazo en el que se aprecia la disposición de las placas abactinales.....	21
4	Gráfica de componentes principales para las especies de equinoideos estudiadas. Únicamente se muestran las tres características más importantes para definir los componentes	34
5	Gráfica de componentes principales para las especies de asteroideos estudiadas. Únicamente se muestran las dos características más importantes para definir los componentes	35
6	Valores promedio del índice de diversidad funcional de Rao (\pm EE) de los erizos en cada localidad de estudio.....	36
7	Valores promedio del índice de diversidad funcional de Rao (\pm EE) de los asteroideos en cada localidad de estudio	37
8	Valores del índice de Rao promedio (\pm EE) de los equinoideos de acuerdo al nivel de protección de las localidades de estudio	40
9	Valores del índice de Rao promedio (\pm EE) de los asteroideos de acuerdo al nivel de protección de las localidades de estudio	41
10	Valores promedio (\pm EE) de cada uno de los índices de estructura comunitaria (a) riqueza, b) densidad, c) diversidad de Shannon-Wiener, d) equidad o uniformidad de Pielou, e) diferenciación taxonómica, f) diferenciación taxonómica promedio) de los equinoideos para cada localidad de estudio.....	43

11	Valores promedio (\pm EE) de cada uno de los índices de estructura comunitaria (a) riqueza, b) densidad, c) diversidad de Shannon-Wiener, d) equidad o uniformidad de Pielou, e) diferenciación taxonómica promedio, f) diferenciación taxonómica) de los asteroideos para cada localidad de estudio.....	44
12	Gráficas de los índices de estructura comunitaria (H' , J' , N , S , Δ^* , Δ^+) con el índice de diversidad funcional Rao para el caso de los equinoideos	45
13	Gráficas de los índices de estructura comunitaria (H' , J' , N , S , Δ^* , Δ^+) con el índice de diversidad funcional Rao para el caso de los asteroideos	46

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Características funcionales de equinoideos y sus diferentes categorías	22
2	Características funcionales de asteroideos y sus diferentes categorías	23
3	Ejemplo del método para la asignación del nivel de protección de cada ANP. En cada característica se muestran los diferentes niveles que puede presentar. El total se refiere a cuántas de estas características mostraron tener un nivel alto.....	29
4	Porcentaje de la varianza explicada y eigenvalor de cada uno de los componentes principales para los equinoideos.....	33
5	Porcentaje de la varianza explicada y eigenvalor de cada uno de los componentes principales para los asteroideo.....	33
6	Principales características de la forma que definen el espacio morfológico de los erizos de mar de zonas arrecifales en el Pacífico mexicano. Únicamente se presentan los dos primeros componentes, y aquellos caracteres que presentaron una correlación superior a ± 0.40 con el eje respectivo se encuentran señalados en color rojo.....	34
7	Principales características de la forma que definen el espacio morfológico de las estrellas de mar de zonas arrecifales en el Pacífico mexicano. Únicamente se presentan los dos primeros componentes, y aquellos caracteres que presentaron una correlación superior a ± 0.25 con el eje respectivo se encuentran señalados en color rojo.....	35
8	Características de las áreas naturales protegidas (ANP) incluidas en el estudio	38
9	Niveles de protección de cada una de las características y en general de las Áreas Naturales Protegidas representadas por las localidades de estudio, de acuerdo a los criterios modificados de Edgar et al. (2014).....	39
10	Matriz de correlación de cada índice de estructura comunitaria (H' , J' , N , S , Δ^* , Δ^+) con el índice de diversidad funcional Rao para el caso de los equinoideos	47

11	Matriz de correlación de cada índice de estructura comunitaria (H', J', N, S, Δ^* , Δ^+) con el índice de diversidad funcional Rao para el caso de los asteroideos	47
----	---	----

Lista de anexos

Anexo	Página
1 Ejemplos de tipos de pedicelarios de los equinoideos: 1) valva de pedicelario globoso, 2) valva de pedicelario tridente pedunculado, 3) valva de pedicelario tridente con extremo distal derecho, 4) valva de pedicelario trifilo, 5) valva de pedicelario oficéfalo, 6) valva de pedicelario tridente con la extremidad distal ensanchada, 7) valva de pedicelario con el extremo distal afilado. Imagen tomada y modificada de Caso (1974).....	79
2 Bibliografía consultada para obtener las características funcionales de las especies de estudio	80
3 Información taxonómica de las especies de equinoideos de estudio, obtenidas del World Register of Marine Species (WORMS).....	84
4 Información taxonómica de las especies de asteroideos de estudio, obtenidas del World Register of Marine Species (WORMS).....	84
5 Características morfológicas y biológicas de los equinoideos utilizadas para el análisis de diversidad funcional. A cada categoría se le asignó 1 si dicha especie la presenta en algún momento durante su ciclo de vida y 0 si no la presenta. Las características morfológicas basadas en la relación entre otras dos medidas se estandarizaron restando la media y dividiendo entre la desviación estándar	85
6 Características morfológicas y biológicas de los asteroideos utilizadas para el análisis de diversidad funcional. A cada categoría se le asignó 1 si dicha especie la presenta en algún momento durante su ciclo de vida y 0 si no la presenta. Las características morfológicas basadas en la relación entre otras dos medidas se estandarizaron restando la media y dividiendo entre la desviación estándar	87
7 Resultado de la prueba <i>a posteriori</i> de comparaciones múltiples para el índice de entropía cuadrática de Rao (FDQ) por localidad de los equinoideos. El color rojo señala los pares de localidades que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).....	90

8	Resultado de la prueba <i>a posteriori</i> de comparaciones múltiples para el índice de entropía cuadrática de Rao (FDQ) por localidad de los asteroideos. El color rojo señala los pares de localidades que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).....	91
9	Resultado de la prueba <i>a posteriori</i> de comparaciones múltiples para el índice de entropía cuadrática de Rao (FDQ) por nivel de protección de los equinoideos. El color rojo señala los niveles de protección que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).....	92
10	Resultado de la prueba <i>a posteriori</i> de comparaciones múltiples para el índice de entropía cuadrática de Rao (FDQ) por nivel de protección de los asteroideos. El color rojo señala los niveles de protección que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).....	92

Glosario

Diversidad funcional: Componente de la diversidad que cuantifica el valor y el rango de los rasgos de los organismos que influyen en su desempeño y por tanto en el funcionamiento del ecosistema.

Diversidad taxonómica: El número y abundancia relativa de las especies de una comunidad.

Espacio funcional: es la descripción del nicho funcional de una especie desde un punto de vista geométrico. Asumiendo que se tienen N valores de rasgos funcionales para cada especie de una comunidad, el espacio del nicho funcional de éstas será un espacio con N dimensiones definido por N ejes, cada uno de los cuales corresponde a un rasgo funcional.

Grupos funcionales: Subconjuntos de especies presentes en el ensamblaje biológico que comparten perfiles de rasgos funcionales similares, es decir, que coinciden en su labor en el ecosistema.

Rasgos funcionales: Características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas, bien definidas y medibles a nivel individual, que influyen en el crecimiento, reproducción, supervivencia y/o en los efectos de dicho organismo en el ecosistema.

Redundancia ecológica: Capacidad de las especies para compensar funcionalmente la pérdida de otras y que dependerá del número de especies que realicen la misma función.

Resiliencia ecológica: Capacidad de los ecosistemas para amortiguar el disturbio, reorganizarse y adaptarse al cambio.

1. Introducción

Los ecosistemas marinos albergan una gran diversidad, sin embargo están sujetos a múltiples perturbaciones ya que se encuentran bajo la influencia de diversas actividades humanas como las pesquerías no reguladas, la contaminación, la destrucción de hábitats, y recientemente, el cambio climático inducido por la emisión de gases de invernadero (Crain, Kroeker, y Halpern, 2008; Halpern, Selkoe, Micheli, y Kappel, 2007). Todos estos agentes han provocado cambios en el medio ambiente y una aceleración en la pérdida de la biodiversidad a nivel mundial; además pueden alterar los procesos que ocurren en los ecosistemas y por tanto su funcionamiento y los servicios que le proveen a la humanidad (Chapin et al., 2000). Conservar la naturaleza requiere conocimiento no sólo de las especies que están presentes sino de cómo el sistema trabaja, y así es posible atenuar los efectos de estas múltiples amenazas (Bremner, 2008).

Tradicionalmente, los cambios en la biodiversidad se han evaluado utilizando diferentes índices ecológicos que toman en cuenta el número de especies presentes (riqueza de especies) (Cadotte, Carscadden, y Mirotnick, 2011; Mayfield et al., 2010; Tilman et al., 1997), y la uniformidad en la distribución de la abundancia entre especies (Airoldi y Cinelli, 1997; Hillebrand, 2003). Sin embargo, tales indicadores proveen una visión incompleta de la biodiversidad ya que no toman en cuenta la identidad biológica y las diferencias entre las especies (Ramos-Miranda et al., 2005; Villéger, Ramos-Miranda, Flores-Hernández, y Mouillot, 2010). Con el paso del tiempo surgieron índices como los de distintividad taxonómica ($\Delta+$ y Δ^*), los cuales toman en cuenta la relación filogenética entre las especies y consideran que aquellas comunidades cuyas especies están más lejanamente emparentadas son las más diversas (Clarke y Warwick, 1998, 2001). No obstante, estos índices no han mostrado distinguir entre sitios perturbados y no perturbados, indicando baja sensibilidad al detectar variaciones en las comunidades debidas a disturbios antropogénicos (Bevilacqua, Frascetti, Musco, Guarnieri, y Terlizzi, 2011).

En los últimos años, se ha mencionado que el enfoque de la diversidad de la comunidad basado en rasgos funcionales puede ser más representativo que uno basado únicamente en composición y/o riqueza de especies (Cadotte et al., 2011; McGill,

Enquist, Weiher, y Westoby, 2006). La diversidad funcional es un componente de la biodiversidad que se enfoca en lo que los organismos hacen en lugar de enfocarse en su identidad taxonómica, por ejemplo (Hooper et al., 2005; Naeem y Wright, 2003; Petchey y Gaston, 2006; Petchey, O’Gorman, y Flynn, 2009; Tilman, 2001). Debido a que los procesos ecosistémicos resultan finalmente de las acciones de los organismos, conocer dichas acciones y sintetizarlas en una medida de diversidad puede informar acerca de estos procesos del ecosistema (Hooper et al., 2005; Petchey et al., 2009; Tilman, 2001). Actualmente existen diversas formas de considerar la diversidad funcional, las cuales pueden dividirse en dos grandes categorías: la primera que trata al organismo como una unidad y que se enfoca en la cantidad y en las propiedades de los organismos, tales como la diversidad de los grupos funcionales (subconjuntos de especies que comparten perfiles de rasgos funcionales similares; Petchey y Gaston, 2006; Pla, Casanoves, y Di Rienzo, 2012); y la segunda que tiene por unidad a las características funcionales y que enfatiza el rango y la distribución de dichas características (Song, Wang, Li, y Zhou, 2014).

A pesar de que la diversidad funcional está reconocida como un mecanismo clave por el cual la diversidad afecta el funcionamiento del ecosistema, aún no existe un método estandarizado satisfactorio para cuantificarla. Por ello, la riqueza de especies es frecuentemente utilizada como un sustituto de la riqueza funcional a pesar de no tomar en cuenta las diferencias entre especies, como se mencionó anteriormente (Díaz y Cabido, 2001). Esto se basa en la premisa de que mientras mayor sea el número de especies, se espera que un mayor número de funciones se lleven a cabo y que además aumente el número de respuestas posibles durante un disturbio u otro evento de crisis a través de diferentes características de historia de vida o habilidades fisiológicas, lo que lleva a una mayor estabilidad o resiliencia de la comunidad (Bellwood, Hughes, Folke, y Nyström, 2004).

Muchos de los trabajos realizados al respecto de la diversidad funcional han utilizado la riqueza de grupos funcionales como un sustituto de la diversidad funcional (Fonseca & Ganade, 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Petchey & Gaston, 2002). Sin embargo, los resultados de este método dependen del número y tipo de características funcionales utilizadas para su agrupamiento y además, al sintetizar las especies en

grupos, existe una pérdida de información, ya que se dejan de lado las diferencias que pueden existir dentro de cada grupo (Díaz y Cabido, 2001; Mason, MacGillivray, Steel, y Wilson, 2003; Ricotta, 2005). Además, la mayoría de estudios que utilizan grupos funcionales ignoran la abundancia de las especies y algunas especies pueden tener un impacto mayor en el funcionamiento del ecosistema debido a su mayor abundancia (Díaz y Cabido, 2001; Ricotta, 2005; Villéger et al., 2010). Otro inconveniente de este enfoque resulta de su clasificación de especies en grupos, ya que no existe un método estandarizado para tal clasificación (Botta-Dukát, 2005). Por todo esto, resulta preferible calcular la diversidad funcional directamente a partir de las características o rasgos de las especies (Mason et al., 2003).

Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas, bien definidas y medibles a nivel individual, que influyen en el crecimiento, reproducción, supervivencia y/o en los efectos de dicho organismo en el ecosistema (McGill et al., 2006; Violle et al., 2007; Webb, Hoeting, Ames, Pyne, y Poff, 2010). Para los estudios de diversidad funcional, se consideran como las mejores características aquellas que sean lo más informativas posible desde la perspectiva ecológica, y que sean más fáciles de medir en un grupo de individuos dentro de una población, de acuerdo a los objetivos de la investigación (Cornelissen et al., 2003).

Muchos estudios de diversidad funcional han tomado en cuenta aspectos de la morfología de los organismos como rasgos funcionales importantes, sobre todo el tamaño del cuerpo (Cooper et al., 2008; Halpern y Floeter, 2008; Pacheco et al., 2011; Paganelli, Marchini, y Occhipinti-Ambrogi, 2012; Sigala, Reizopoulou, Basset, y Nicolaidou, 2012; Van Der Linden et al., 2012). La relación entre forma y función tiene una larga tradición en biología; cada una de las estructuras de los organismos es capaz de realizar una función, y además posee un papel particular en el ambiente que habita, el cual depende del uso que el organismo le dé a dicha estructura (Koehl, 1996). El fenotipo de un individuo establece los límites de su habilidad para llevar a cabo comportamientos y tareas específicos debido a que dicha habilidad está arraigada en el diseño de sus sistemas funcionales subyacentes (por ejemplo, su movilidad dependerá del sistema locomotor) (Wainwright, 1994).

Esta capacidad para desempeñarse afecta a la ecología en dos formas principales. Por un lado, existen limitaciones en el desempeño de los individuos debidas a su morfología que restringirán el rango de los recursos ambientales que pueden explotar. Por otra parte, el desempeño puede afectar la ecología influyendo en dos de los componentes más importantes de la adecuación/aptitud (fitness) de los individuos: la actividad reproductiva y la supervivencia. La primera está regulada por una variedad de factores complejos, tales como la energía disponible para la producción de gametos y la habilidad para conseguir pareja, mientras que la segunda depende directamente de la morfología afectando a su desempeño en el escape de depredadores (Wainwright, 1994).

Al igual que la diversidad taxonómica de especies, la diversidad funcional consta de tres componentes principales: riqueza, equidad y divergencia funcional. La riqueza funcional mide la cantidad de espacio funcional que ocupan las especies de la comunidad; la equidad funcional se refiere a la regularidad en la distribución de la abundancia en el espacio funcional; y la divergencia funcional mide el grado al cual la distribución de la abundancia maximiza la divergencia en los rasgos funcionales dentro de la comunidad (Mason, Mouillot, Lee, y Wilson, 2005; Villéger, Mason, y Mouillot, 2008).

Muchas veces se considera que la diversidad funcional se encuentra positivamente correlacionada con la diversidad de especies, y en este caso para un análisis del estado de una comunidad o sistema, la riqueza funcional podría ser reemplazada por la riqueza de especies (Heino, 2008; Tilman et al., 1997). Tratar a la riqueza de especies como una aproximación de la diversidad funcional implica que por cada especie que se añada a la comunidad, la diversidad funcional aumentará en la misma proporción (Petchey, Hector, y Gaston, 2004). Sin embargo, en la práctica esta relación no siempre se cumple ya que estará influida por la redundancia funcional, los rasgos tomados en cuenta, la medida de diversidad funcional utilizada y las características ambientales (Cadotte et al., 2011). La riqueza de especies puede ser mayor o menor que la diversidad funcional dependiendo qué tan funcionalmente similares sean las especies a la variación intraespecífica que exista (Díaz y Cabido, 2001; Song et al., 2014).

La fuerza y la forma de la relación entre diversidad taxonómica y la funcional dependen de la redundancia ecológica que exista dentro del grupo, en otras palabras, del

número de especies taxonómicamente distintas que presentan funciones ecológicas similares (Micheli y Halpern, 2005). Existen tres hipótesis acerca de esta posible relación. 1) las especies son principalmente redundantes, por lo que la pérdida de una especie es compensada por otras especies, 2) las especies son principalmente singulares, es decir, que tienen una contribución única al funcionamiento, y 3) los impactos de las especies dependen del contexto y son impredecibles (Naeem, 2002). Si la hipótesis 2 es cierta y cada especie contribuye de manera única al funcionamiento, sería posible monitorear y evaluar el funcionamiento mediante la estructura de la comunidad, mientras que si la hipótesis 1 es correcta, la estructura debe ser un indicador más sensible de los cambios en el ecosistema que la función (la función puede permanecer sin cambios aunque ocurran cambios en la estructura. Por otra parte, si la hipótesis 3 es verdadera, medir tanto la estructura como la función proveerá visiones diferentes y complementarias de los efectos del estrés antropogénico (Sandin y Solimini, 2009).

La diversidad funcional es un concepto clave en la ecología moderna de comunidades y ecosistemas debido a que es un componente de la biodiversidad que influye en la dinámica, estabilidad, productividad y otros aspectos del funcionamiento del ecosistema (Tilman, 2001). Un enfoque funcional del manejo de ecosistemas debe proveer las bases para enfrentar mejor los cambios que están ocurriendo en ellos, ya que reconoce que los efectos de un mal manejo van más allá de los impactos inmediatos, como puede ser la disminución de stocks de peces sobreexplotados o la reducción en cobertura coralina en el caso de los arrecifes, dando preferencia a la conservación de los diferentes grupos funcionales que realizan los procesos ecológicos (Bellwood et al., 2004). Por ello, al entender y medir la diversidad de las características funcionales de las especies se pueden tomar mejores decisiones de conservación y restauración (Cadotte et al., 2011; Devictor et al., 2010).

Los arrecifes rocosos y coralinos están considerados como uno de los ecosistemas más productivos y ecológicamente diversos que existen en el océano, y proveen a millones de personas con productos y servicios tales como alimento, actividades recreativas, protección costera, así como beneficios culturales y estéticos (Moberg y Folke, 1999). Son ecosistemas con una compleja red de interacciones tróficas, en donde la energía fluye a través de distintas rutas entre los organismos, y en ellos los

invertebrados marinos representan la mayor cantidad de especies animales a este ecosistema (Stella, Pratchett, Hutchings, y Jones, 2011); por lo tanto juegan un papel crítico en el flujo trófico del sistema y consecuentemente en el funcionamiento general del ecosistema.

Dentro de los invertebrados más conspicuos y abundantes de los ecosistemas arrecifales se encuentran aquellos incluidos en las cinco clases del Phylum Echinodermata (Asteroidea, Echinoidea, Ophiuroidea, Crinoidea, Holothuroidea; Glynn y Enochs, 2011). Los equinodermos contribuyen de manera significativa a la biomasa total del ecosistema y numerosos estudios han documentado los efectos notables que tienen los organismos herbívoros y coralívoros de este phylum, como lo son los miembros de las clases Equinoidea y Asteroidea (Carpenter, 1985, 1988; Carreiro-Silva y McClanahan, 2001; Rotjan y Lewis, 2008).

Los equinoideos (erizos de mar) son elementos importantes en los arrecifes rocosos y coralinos debido a su ubicuidad, su alta abundancia y sus actividades alimenticias (Glynn y Enochs, 2011). La mayor parte de los equinoideos asociados a arrecifes coralinos son herbívoros u omnívoros, aunque algunos pueden alimentarse ocasionalmente de corales vivos (Carpenter, 1997; Lawrence, 1975). El herbivorismo de estos organismos es de suma importancia, ya que al remover las algas permiten que exista espacio disponible para el reclutamiento coralino y evitan el aumento de la biomasa algal que compite con el coral por luz y espacio (Carpenter, 1990; Hughes, Reed, y Boyle, 1987; Maciá, Robinson, y Nalevanko, 2007; McClanahan, Kamukuru, Muthiga, Yebio, y Obura, 1996; Sammarco, 1982). Sin embargo, sus actividades ramoneadoras pueden llegar a ser destructivas cuando se encuentran en altas densidades debido a que los erizos excavan hasta la matriz del arrecife, influyendo en su erosión ocasionada tanto por dichas actividades como por la acción de sus espinas (Bak, 1994; Carreiro-Silva y McClanahan, 2001; Herrera-Escalante, López-Pérez, y Leyte-Morales, 2005; Reaka-Kudla, Feingold, y Glynn, 1996) . Estos organismos pueden llegar a debilitar y remover corales masivos, e incluso se ha documentado que tienen la capacidad de destruir arrecifes (Eakin, 1996). Por esto, puede decirse que los erizos juegan un doble papel en el ecosistema arrecifal: por un lado, lo benefician gracias a la remoción de algas sobre el sustrato, mientras que por otro, lo pueden afectar provocando bioerosión considerable

del arrecife cuando se encuentran en altas densidades (Herrera-Escalante et al., 2005; Zamorano y Leyte-Morales, 2005).

Por otra parte, los asteroideos o estrellas de mar también son de gran importancia ecológica en arrecifes rocosos y coralinos, ya que a pesar de no presentar usualmente altas densidades, poseen gran diversidad de hábitos alimenticios actuando como carnívoros, coralívoros, caníbales, herbívoros, carroñeros, suspensívoros y detritívoros, y pudiendo también actuar como depredadores tope (Glynn y Enochs, 2011). Además, en ocasiones algunas de las especies de esta clase pueden llegar a formar grandes agregaciones, lo cual resulta de gran importancia cuando se trata de especies coralívoras tales como *Acanthaster planci*, que pueden provocar grandes pérdidas de coral (Carpenter, 1997).

En México se han hecho algunos estudios que evalúan la estructura comunitaria tanto de asteroideos como de equinoideos en la costa del Pacífico, tanto en el Golfo de California como en el Pacífico tropical mexicano (González-Azcárraga, 2006; Luna-Salguero y Reyes-Bonilla, 2010; Luna-Salguero, 2010; Ramírez-Ortiz, 2010; Reyes-Bonilla, González-Azcárraga, y Rojas Sierra, 2005). En estos estudios se ha encontrado un patrón latitudinal diferente para ambos grupos: en el caso de los asteroideos muestran una diversidad y abundancia en el Golfo de California en comparación con el Pacífico tropical mexicano (Luna-Salguero, 2010; Reyes-Bonilla et al., 2005), mientras que para los equinoideos se ha encontrado que su diversidad aumenta conforme las localidades se encuentran más al sur tanto en el Pacífico tropical mexicano (Ramírez-Ortiz, 2010) como en el Golfo de California (González-Azcárraga, 2006). Esto además coincide con lo encontrado por Maluf (1988), quien señala que existe una mayor riqueza de equinoideos conforme disminuye la latitud, mientras que la de asteroideos disminuye.

1.1 Antecedentes

Tradicionalmente en el océano la diversidad funcional se ha abordado describiendo la composición taxonómica de los diferentes grupos. Dicha composición se interpreta posteriormente observando los cambios que existen en ciertas características ecológicas exhibidas por los taxa, como por ejemplo los mecanismos de alimentación,

longevidad o tamaño del cuerpo, las cuales se consideran relevantes para los supuestos papeles funcionales (Bremner, Rogers, y Frid, 2003). Sin embargo, a pesar de que este enfoque permite detectar las respuestas individuales de cada taxa o ensamblaje a estresores ambientales, es posible que los organismos no siempre respondan a las presiones de la misma manera ya que a pesar de que compartan algunos atributos importantes y que parezcan realizar papeles ecológicos similares, es muy posible que esto no sea así y que difieran en otros atributos imperceptibles pero igualmente importantes (Ramsay, Kaiser, y Hughes, 1998).

Otro enfoque muy utilizado para el estudio de la diversidad funcional se basa en los mecanismos de alimentación, el cual generalmente es uno de los procesos centrales en estructurar las comunidades de los ecosistemas marinos (Rosenberg, 1995). El análisis por grupos tróficos combina a los taxa en grupos basándose en su modo de alimentación y estudia cómo estos grupos se distribuyen en las diferentes comunidades (Bremner et al., 2003). A pesar de que este enfoque proporciona una mayor conexión entre las especies y el funcionamiento del ecosistema que los métodos de composición taxonómica relativa, la reducción del número total de taxa a un número pequeño de grupos representa una pérdida de información ecológica potencialmente importante (Charvet, Kosmala, y Statzner, 1998). Otro problema es que este enfoque no explica otras interacciones más que las relaciones tróficas, por lo que cualquier otra función ecológica realizada por los organismos que sea importante en estructurar el ecosistema puede ser pasada por alto (Mancinelli, Fazi, y Rossi, 1998).

Bremner, et al. (2003) realizaron el primer estudio en comunidades bentónicas marinas utilizando el análisis de características biológicas (biological trait analysis, BTA). Este análisis se generó en ecología de plantas terrestres y de invertebrados de agua dulce y considera varias características presentes en todo el grupo de organismos. Está basado en la teoría de que las características de las especies evolucionan en respuesta a las limitaciones ambientales. Por lo tanto, la estructura de la comunidad está gobernada por la variabilidad del hábitat, y los atributos biológicos exhibidos por las especies, como por ejemplo aquellos relacionados con su historia de vida (longevidad, tipo de reproducción, etc.) y morfología, proveerán información acerca de su comportamiento y sus respuestas al estrés, indicando por tanto el estado del ambiente. Al comparar este

análisis con el análisis por composición taxonómica y el de grupos tróficos se encontró que, a pesar de que los tres análisis identificaron el mismo número de agrupaciones, el BTA provee más información acerca de las funciones ecológicas realizadas por los organismos y que en general identifica una mayor heterogeneidad a pequeña escala. Desde entonces, el BTA se ha utilizado para estimar la diversidad funcional de diversas comunidades bentónicas en el ecosistema marino, sobre todo de fondos blandos (Dimitriadis, Evagelopoulos, y Koutsoubas, 2012; Hewitt, Thrush, y Dayton, 2008; Pacheco et al., 2011; Paganelli et al., 2012).

En los arrecifes coralinos, mucho de los estudios de diversidad funcional se han enfocado en los peces y corales y se ha utilizado sobre todo el método de grupos tróficos. Para esto se han creado modelos tróficos tales como Ecopath. Estos modelos son representaciones del ecosistema, las cuales tienen como finalidad describir los flujos de biomasa entre los diferentes elementos y niveles tróficos de sistemas explotados y puede ayudar a resolver preguntas como lo qué pasaría si se aplican diferentes políticas en las pesquerías. Una de sus metas es asegurarse que la explotación de ciertas especies no afecte la integridad de la estructura y biodiversidad de un ecosistema (Pauly, Christensen, y Walters, 2000). El análisis de la red y sus indicadores tróficos asociados puede reflejar la condición del arrecife de coral o la respuesta funcional a un impacto específico, y permitir la detección de los efectos negativos del manejo del arrecife (Arias-González, Nuñez-Lara, González-Salas, y Galzin, 2004).

En México se han realizado diversos estudios con estos modelos en los cuales se evalúa la red trófica y el flujo de energía de ciertas regiones y en los que además se incluyen a los equinodermos. En estos trabajos se utilizan grupos funcionales basados en su dieta mayormente para evaluar el efecto de las pesquerías o el cambio climático tanto en el Golfo de México (Geers, Pikitch, y Frisk, 2014) como en el Golfo de California (Arreguín-Sánchez, Arcos, y Chávez, 2002; Morales-Zárate, Arreguín-Sánchez, López-Martínez, y Lluch-Cota, 2004) y en arrecifes del Caribe (Alva-Basurto y Arias-González, 2014; Alvarez-Hernández, 2003; Arias-González et al., 2004). En el caso de los arrecifes coralinos, también se ha usado para evaluar la efectividad de las áreas marinas protegidas para mantener la producción del arrecife. Por ejemplo, Arias-González, et al. (2004) compararon sistemas de arrecifes de coral no protegidos y semi-protegidos en el

Caribe mexicano utilizando tres modelos tróficos, y encontraron que es un método adecuado para determinar la condición relativa de los arrecifes ya que muestran el efecto de la actividad pesquera y cómo el arrecife no protegido se ve más afectado por la explotación que los arrecifes semi-protegidos.

También se han empleado los índices de distintividad taxonómica ($\Delta+$ y Δ^*) como indicadores secundarios de la función para evaluar los cambios espaciales y temporales en la composición de especies de las comunidades y relacionarlos con variaciones en el ambiente (Barjau-González, Rodríguez-Romero, Galván-Magaña, y López-Martínez, 2012; Ramos-Miranda et al., 2005). Un ejemplo es el estudio realizado en la comunidad de peces de una laguna costera de Campeche por Ramos-Miranda, et al. (2005), en el cual estos índices taxonómicos mostraron una mayor relación con los cambios estructurales a largo plazo en el ecosistema que con influencias estacionales o a pequeña escala espacial, al contrario que los índices de riqueza y equidad. Además, en dicho estudio relacionan una pérdida de diversidad taxonómica con una pérdida en la respuesta ecológica a las fluctuaciones ambiental y con una pérdida en las funciones que proveen bienes y servicios al ecosistema.

Sin embargo, recientemente los estudios de diversidad funcional en México se han enfocado en el estudio de la diversidad funcional con métodos más modernos y precisos, como son el análisis por grupos funcionales y el uso de características biológicas. Estos estudios se han llevado a cabo en su mayoría en arrecifes del Caribe mexicano.

Alvarez-Filip, Dulvy, Côté, Watkinson, y Gill (2011) realizaron un trabajo acerca del efecto que tienen los cambios de la arquitectura arrecifal en la abundancia y diversidad de las asociaciones de peces en Cozumel, México, basándose en su tamaño y grupo trófico. Dichos autores mencionan que en los ambientes acuáticos la función de los organismos varía más con el tamaño de los individuos que con la identidad de las especies, sobre todo en el caso de los peces. Entre sus resultados encontraron una mayor abundancia de peces pequeños y estadios tempranos del ciclo vital asociados a arrecifes más complejos. Además, en general la complejidad de los arrecifes se vio relacionada de manera positiva con un mayor número de peces de tallas pequeñas y cadenas tróficas más largas. Indican que una disminución en la complejidad de los corales ocasionado por el cambio hacia comunidades de corales más resistentes al estrés

podría tener por tanto un efecto negativo significativo en la abundancia de peces adultos, debido a un reclutamiento no adecuado y a una reducción en la transferencia de energía a través de la red trófica.

Darling, Alvarez-Filip, Oliver, Mcclanahan, y Côté (2012) evaluaron si las estrategias de vida pueden ser inferidas a partir de las características biológicas de las especies de corales escleractinios, empleando un agrupamiento jerárquico. Para ello utilizaron 143 especies de corales del Atlántico y del Indo-Pacífico. En sus resultados encontraron que los corales podían dividirse en cuatro tipos de estrategias diferentes (competitivos, resistentes al estrés, “herbáceas” (weedy) y generalistas) dependiendo de las características que presentaban. Observaron asimismo que las especies competitivas dominan arrecifes menos impactados, mientras que en aquellos arrecifes que presentan mayor estrés y disturbios estas especies podrían ser reemplazadas por especies tolerantes al estrés, “herbáceas” (weedy) o generalistas.

Estos resultados acerca de la diferente dominancia de especies de acuerdo al ambiente, llevaron al trabajo de Alvarez-Filip, Carricart-Ganivet, Horta-Puga, y Iglesias-Prieto (2013). En este estudio los autores presentaron un modelo para cuatro géneros de corales del Caribe que muestra cómo los cambios en las asociaciones de coral (de colonias masivas a colonias más pequeñas pero tolerantes al estrés) afectan a las tasas de calcificación de la comunidad y a la rugosidad del arrecife. El modelo indicó que modificaciones en la composición y dominancia de las asociaciones coralinas pueden ocasionar pérdidas rápidas en las tasas de calcificación del arrecife en general y en su rugosidad, y éstos son independientes de la abundancia coralina. Los resultados señalan que la reorganización de especies que está ocurriendo en los arrecifes del Caribe no asegura el mantenimiento de las funciones del sistema, sino que el reemplazo de las principales especies formadoras de arrecifes por especies oportunistas debe haber reducido drásticamente la capacidad de las asociaciones coralinas de depositar carbonato de calcio, sobre todo al compararlas con las tasas de erosión.

En el Pacífico mexicano también se han realizado estudios de diversidad funcional de peces utilizando grupos funcionales. Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006) propusieron una clasificación funcional para peces arrecifales de Cabo Pulmo, B.C.S utilizando una mezcla de características morfológicas y de historia de vida de las especies. Además

evaluaron los cambios a largo plazo en el ensamblaje de peces utilizando descriptores clásicos de la estructura comunitaria y los compararon con los obtenidos desde la perspectiva funcional. Como resultado definieron seis grupos funcionales, los cuales estuvieron influenciados principalmente por el tamaño y la posición trófica de las especies. Asimismo encontraron que prácticamente todos los índices sugieren que el estado del arrecife se ha ido deteriorando incluso después de la protección oficial. Sin embargo, descriptores cualitativos como la distintividad taxonómica (Δ^*), la uniformidad (J') y el número de especies indicadoras pertenecientes a diferentes grupos funcionales no variaron notablemente de 1987 a 2003, lo que indica estabilidad en comparación con descriptores cuantitativos como la riqueza o abundancia que disminuyeron. Esto lo interpretan los autores como evidencia de un nivel relativamente alto de redundancia ecológica en la comunidad y de la posible ocurrencia de compensación funcional mediante la sustitución de especies dentro de los grupos funcionales.

Uno de los estudios más recientes en esta región es el realizado por Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera (2015). Estos autores analizaron las comunidades de peces de cuatro arrecifes del Pacífico mexicano utilizando una combinación del índice trófico y datos morfológicos para clasificar y comparar grupos funcionales. En dicho estudio encontraron 19 grupos funcionales: seis grupos tróficos principales (tres consumidores básicos, uno intermedio y dos consumidores tope) subdivididos en dos, tres o cuatro grupos cada uno de acuerdo a su morfología, lo que indica una red trófica diversa en esta región. La segregación morfo-funcional dentro de los grupos sugiere a su vez un alto nivel de especialización en la explotación de los recursos. Además, se encontró que todas las localidades estudiadas presentaron 18 de estos grupos a pesar de sus diferencias en cobertura de coral, lo que sugiere que los peces del Pacífico oriental mexicano utilizan indiscriminadamente arrecifes rocosos y coralinos como recurso estructural. Los autores concluyen que en el caso de las comunidades de peces de esta región existe un alto grado de redundancia ecológica que podría favorecer su permanencia ambiental y estabilidad a través del tiempo.

1.3 Justificación

Debido a su gran importancia ecológica, los arrecifes son ecosistemas prioritarios para la conservación, lo que se ve reflejado en el número de áreas naturales protegidas donde son incluidos (Bellwood et al., 2004; Hughes et al., 2003); el objetivo es que su biodiversidad local sea adecuadamente manejada y protegida. A pesar de que la riqueza de especies es una manera relativamente fácil de medir y ha sido el centro de los estudios acerca de los cambios a largo plazo en los arrecifes coralinos, es necesario idear enfoques más completos para ello, que permitan una mejor predicción de las posibles consecuencias ecológicas, especialmente aquellas relacionadas al cambio global (Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006). Muchos procesos y servicios ecosistémicos dependen más de la diversidad funcional que de la diversidad de especies por sí misma (como por ejemplo, el flujo de nutrientes y energía), por lo que entender la importancia y el papel de las especies en su hábitat natural es clave en la conservación y en la evaluación de dichas áreas (Villamor y Becerro, 2012), así como para identificar y proteger elementos clave en los ecosistemas marinos (Bellwood, Hoey, y Choat, 2003; Bellwood et al., 2004).

Los equinodermos son un grupo representativo de los arrecifes tanto rocosos como coralinos, por lo que conocer los diferentes papeles y funciones que desempeñan estos organismos nos puede ayudar a evaluar si los procesos del ecosistema se están llevando a cabo adecuadamente. Además, un mejor entendimiento del efecto que tiene el estatus de protección en la diversidad funcional beneficiará considerablemente la investigación acerca de las áreas naturales protegidas y permitirá posteriormente tomar mejores decisiones de conservación y restauración.

1.4 Objetivos

General

- ✓ Cuantificar la diversidad funcional de equinoideos y asteroideos en comunidades de arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico mexicano.

Específicos

- ✓ Identificar los asteroideos y equinoideos con mayor presencia en el sistema arrecifal del Pacífico mexicano.
- ✓ Estimar la abundancia de dichas especies en cada localidad de estudio.
- ✓ Calcular índices de diversidad funcional a partir de características funcionales relacionadas a historia de vida, morfología y comportamiento de los equinoideos y asteroideos.
- ✓ Comparar la diversidad funcional entre las distintas localidades de estudio.
- ✓ Comparar la diversidad funcional de acuerdo al estatus de protección de las localidades.
- ✓ Comparar los índices de diversidad funcional calculados con índices de diversidad, equidad, densidad, riqueza, diferenciación taxonómica y diferenciación taxonómica promedio (H' , J' , N , S , Δ^* , $\Delta+$).

1.5 Hipótesis

Dado que a mayor diversidad de especies aumenta la probabilidad de encontrar un mayor número de rasgos funcionales, se espera que la diversidad funcional presente un patrón similar a la diversidad de especies. Por lo tanto:

- ❖ La diversidad funcional de los sitios protegidos debe ser mayor en comparación con la de los sitios no protegidos, debido a que los primeros presentan un menor impacto antropogénico.
- ❖ Conforme disminuya la latitud, la diversidad funcional de asteroideos debe disminuir, mientras que la de equinoideos debe aumentar.

2. Metodología

2.1 Área de estudio

El Pacífico mexicano forma parte de la región del Pacífico Oriental Tropical (POT) y se extiende desde la frontera oeste de México con los Estados Unidos de América, hasta la frontera con Guatemala, incluyendo el Golfo de California (Hendrickx, 2012). En el Pacífico Oriental la circulación está dominada por los grandes giros del océano Pacífico Sur y Norte (Maluf, 1983), e incluye un flujo meridional importante que alimenta y vacía las corrientes zonales entrantes y salientes (Kessler, 2006). En la esquina sureste del giro subtropical del Pacífico Norte, la Corriente de California, que transporta aguas frías con baja salinidad que se originan en el subártico, fluye hacia el sur a lo largo de la costa de Baja California y posteriormente gira hacia el oeste para alimentar a la Corriente Norecuatorial, alrededor de los 13°N en primavera (Kessler, 2006). Esta corriente, que recorre la cuenca del Pacífico en dirección oeste, también es alimentada desde el sur por la Corriente Costera de Costa Rica, la cual transporta aguas de origen tropical y fluye hacia el noroeste rodeando el continente hasta el Golfo de Tehuantepec (Kessler, 2006; Maluf, 1983; Wyrki, 1965). La influencia tanto de la Corriente de California como de la Corriente Costera de Costa Rica ocasionan cambios estacionales importantes en esta región (Kessler, 2006).

El estudio se realizó en once localidades arrecifales del Pacífico mexicano, siete de las cuales presentan algún estatus de protección (Bahía de los Ángeles, San Pedro Mártir, Bahía de Loreto, Cabo Pulmo, Bahía de La Paz, Archipiélago de Revillagigedo y Bahías de Huatulco) y cuatro que no lo tienen (San Pedro Nolasco, Cabo San Lucas, Ixtapa-Zihuatanejo y Acapulco; Figura 1).

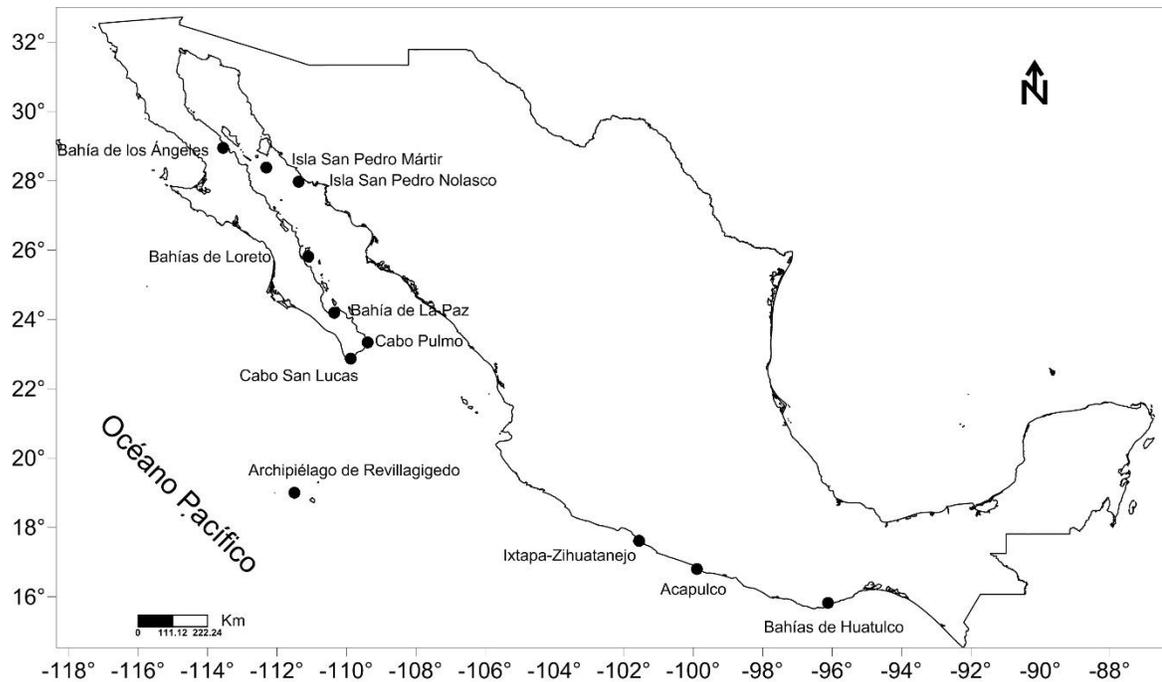


Figura 1. Mapa de las once localidades de estudio.

Los lugares de trabajo se distribuyeron a lo largo de tres ecorregiones del Pacífico tropical mexicano: Pacífico centroamericano, Pacífico transicional mexicano y el Golfo de California (Wilkinson et al., 2009). La región del Golfo de California se extiende desde la desembocadura del Río Colorado hasta Cabo Corrientes, en el extremo noroeste del estado de Jalisco, y Cabo San Lucas en la punta de la península de Baja California (Brusca et al., 2005), e incluye los estados de Sonora, Sinaloa y Nayarit al este, y Baja California y Baja California Sur al oeste (Wilkinson et al., 2009). El golfo es reconocido como uno de los cinco mares más productivos y biológicamente diversos del mundo (Lara-Lara et al., 2008). Esto se debe a que recibe la influencia de varias corrientes del Pacífico Oriental (Álvarez-Borrego, 2010), presenta condiciones oceanográficas particulares como la fuerte mezcla por mareas y las surgencias costeras que ocurren durante el invierno a lo largo de la costa este (Lluch Cota et al., 2007) y, además, la flora y fauna que ahí habitan tienen diversos orígenes evolutivos: la región tropical de Centro y Sudamérica, el Mar Caribe (antes del surgimiento del Istmo de Panamá), las costas templadas de California, e incluso del Indo-Pacífico occidental tropical (Brusca et al., 2005). El Golfo de California es el único mar interior que existe en el Pacífico oriental y es la región pesquera más importante de México (Arvizu-Martinez, 1987), además de ser

uno de los sistemas marinos más vigilados en el sector de la conservación a nivel mundial (Roberts et al., 2002).

El golfo presenta un gradiente latitudinal que va desde condiciones templadas y áridas en el norte, hasta tropicales y lluviosas en el sur (Lara-Lara et al., 2008). La región norte tiene una profundidad media de alrededor de 200 m, y presenta gran cantidad de sedimento en suspensión debido a las fuertes corrientes que resultan de su extremo rango de marea, que puede llegar a ser hasta cuatro veces mayor que en la boca del golfo (Marinone, 2003). Más al sur se encuentra un archipiélago que presenta canales, cuencas y dos grandes islas: Ángel de la Guarda y Tiburón (Lluch-Cota et al., 2007). Esta región sur es profunda, tiene comunicación con el océano Pacífico y está influenciada por sus condiciones oceanográficas (Lara-Lara et al., 2008). La temperatura superficial en la región norte varía de 10°C en invierno hasta 32°C en verano; en la región sur las temperaturas promedio en verano son mayores de 25°C y en invierno promedian 20°C (Valdez-Holguín, Álvarez-Borrego, y Trees, 1999).

El sistema de vientos locales en el golfo es fuertemente estacional: vientos débiles del sureste soplan durante el verano, mientras que vientos más fuertes provenientes del noroeste soplan durante el invierno (Lluch-Cota et al., 2007; Roden, 1964). Las precipitaciones ocurren mayormente durante el verano, junto con el transporte hacia el noroeste de grandes cantidades de vapor de agua (Lluch-Cota et al., 2007). Las tormentas tropicales y los huracanes ocurren durante la temporada de verano-otoño y pueden ocasionar precipitaciones fuertes y un aporte intenso de sedimentos y agua a la cuenca (Salinas-Zavala, Lluch-Cota, Hernández-Vázquez, y Lluch-Belda, 1992).

El Pacífico transicional mexicano es una región muy compleja con una plataforma submarina estrecha que cae abruptamente a grandes profundidades cerca de la costa. Posee una amplia diversidad de sistemas costeros y, por consiguiente gran diversidad de especies. Las aguas costeras de los estados mexicanos de Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero forman parte de esta región (Wilkinson et al., 2009). El límite más septentrional de la región coincide con el sitio donde la Corriente de California vira hacia el oeste en verano, dejando a la región bajo la influencia de la cálida Corriente Costera de Costa Rica (Wilkinson et al., 2009). No obstante, Kessler (2006) menciona que el flujo costero hacia los polos que ocurre al norte de los 17° y que se extiende hacia la superficie

para fluir más allá de Cabo Corrientes (20°N) no parece ser una simple continuación de la Corriente Costera de Costa Rica y propone que se considere como una corriente diferente, la Corriente Mexicana Oeste.

El Pacífico centroamericano comprende al Golfo de Tehuantepec (GT) y aguas adyacentes (Wilkinson et al., 2009). El Golfo de Tehuantepec comprende las costas de Oaxaca y Chiapas al sur de México, y parte de Guatemala (Trasviña y Barton, 1997; Wilkinson et al., 2009). El flujo de gran escala más importante en esta región es la Contracorriente Ecuatorial, con aguas de alta salinidad y pobres en nutrientes, la cual está presente sólo en forma estacional (Trasviña y Barton, 1997). Igualmente, se registra a la Corriente Costera de Costa Rica como un flujo estacional que acarrea aguas de baja salinidad a lo largo de la costa (Trasviña, Lluch-Cota, Filonov, y Gallegos, 1999). La región se caracteriza también por la incidencia de vientos hacia el sur de corta duración (3-7 días) conocidos como “nortes”, los cuales ocasionan un enfriamiento intenso de la superficie y cambios importantes en la circulación de la costa cercana a la superficie cada invierno (Trasviña, Barton, Vélez, y Brown, 2003).

2.2 Trabajo de campo

Los datos correspondientes a las especies de asteroideos y equinoideos presentes en los sitios de estudio y a su abundancia relativa, corresponden a censos realizados de septiembre de 2014 a marzo de 2015. Los censos visuales se efectuaron dentro de transectos de banda en los cuales se cuantificaron los erizos y estrellas presentes y detectados por buzos que examinaron el sustrato tanto por encima como en las oquedades de cada arrecife. El tamaño y número de transectos variaron en cada localidad debido a que los datos fueron proporcionados por distintos grupos de trabajo: En Ixtapa-Zihuatanejo (n=18 transectos), Acapulco (n=9) y Bahías de Huatulco (n=36) se cubrieron áreas de censo de 10 x 1 m; por otra parte, en el Archipiélago de Revillagigedo (n=33) la superficie fue de 30 x 1 m. Dentro del Golfo de California, los sitios de San Pedro Nolasco (n=59), San Pedro Mártir (n=68), Bahía de Loreto (n=140) y Bahía de La Paz (n=101) se revisaron en transectos de 30 x 2 m, mientras que Cabo Pulmo (n=72) y Cabo San Lucas (n=23) utilizaron zonas de muestreo de 25 x 2 m. Finalmente, en; Bahía

de los Ángeles (n=66) se trabajaron bandas de 50 x 2 m. El total considerado en esta tesis fue de 625 transectos.

En todos los casos, la identificación de los organismos se realizó *in situ* hasta nivel de especie con la ayuda de las guías fotográficas de Gotshall (1998) y de Kerstitch y Bertsch (2007).

2.3 Características funcionales

Una vez identificadas las especies presentes en los sitios de estudio, se realizaron visitas a dos colecciones para la obtención de los datos de las características morfológicas de cada una: la Colección Nacional de Equinodermos “Dra. Ma. Elena Caso Muñoz”, (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología-DF, UNAM) y la Colección del Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). Las mediciones se realizaron en cinco especímenes de cada especie para el caso de la Colección Nacional de Equinodermos, y de tres especímenes de cada especie para el caso del Museo de Historia Natural de la UABCS, esto con la finalidad de representar la variación intraespecífica que pueda existir en dichas características (Pla, Casanoves, y Di Rienzo, 2011).

Se tomaron medidas de diferentes características morfológicas para cada clase utilizando un vernier con una precisión de 0.1 mm. Para los organismos de la Clase Echinoidea se observaron y midieron: el diámetro de la linterna de Aristóteles, el largo de las espinas, el diámetro de la testa a la altura del ambitus, la altura de la testa, el diámetro de la placa genital, diámetro de la madreporita, diámetro de la espina en su base (Figura 2). Además se observaron la estructura y el tipo de espina, el número de espinas por centímetro cuadrado, el tipo de pedicelario (Anexo 1), y se calculó la relación diámetro de la testa/largo de las espinas, la relación diámetro total/altura de la testa, y la relación entre el diámetro total/placa genital. La clasificación de los diferentes tipos de pedicelario y espinas se realizó con base en Caso (1977, 1978).

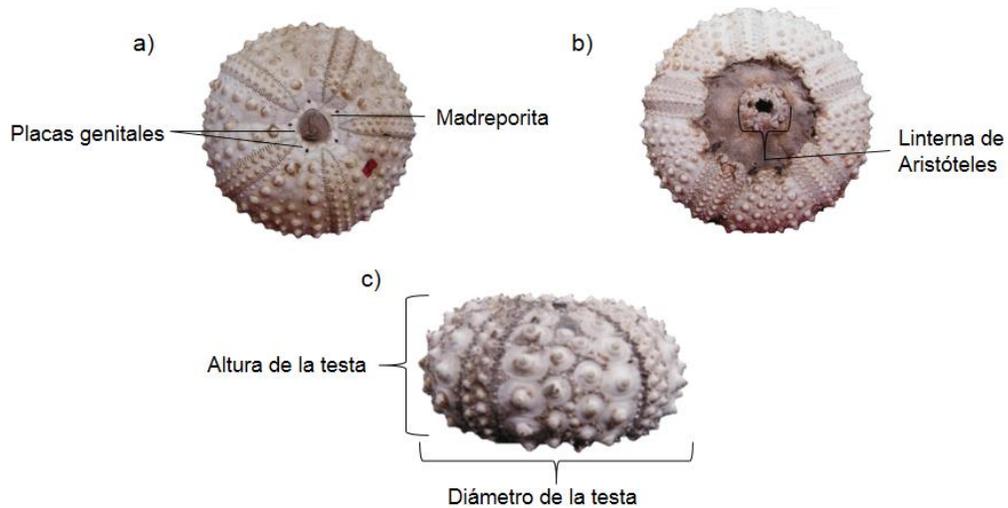


Figura 2. Morfología de la testa de un equinoideo: a) vista aboral, b) vista oral y c) perfil.

Para los organismos de la Clase Asteroidea se observaron y midieron el número de brazos, la longitud del brazo más largo (R), la distancia del centro a los interradios (r), la relación R/r , el ancho de sus brazos en su base, el área del disco central, la altura del disco central, el ancho del canal ambulacral, el tipo de ornamento, tipo de pedicelario, la forma del brazo, el arreglo de las placas abactinales, presencia del septo interbranquial, y el número y diámetro de las madreporitas (Figura 3). Al igual que en el caso de los equinoideos todas las mediciones se realizaron con un vernier con precisión 0.1 mm. La clasificación de ornamento, pedicelarios, placas abactinales y forma del brazo se realizó con base en Clark y Downey (1992).

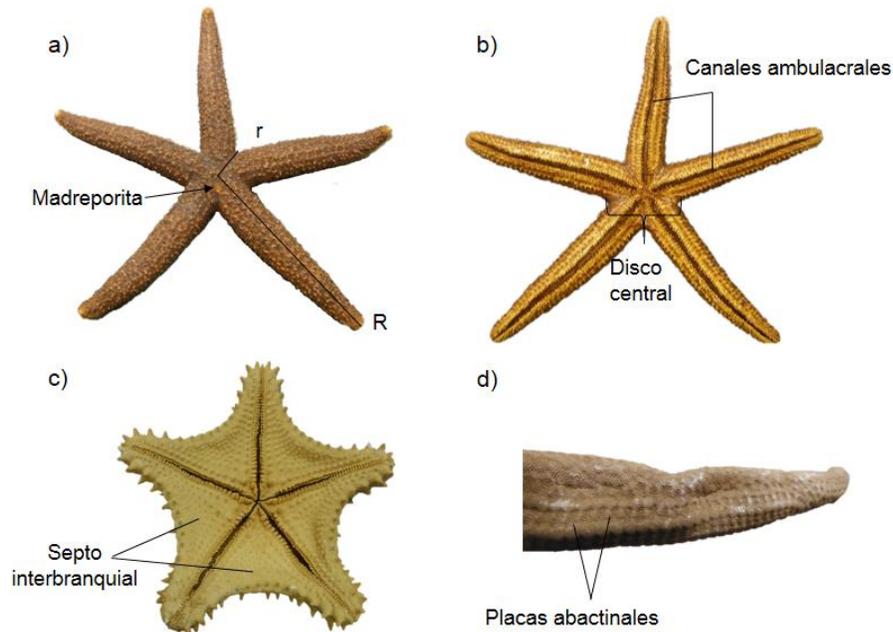


Figura 3. Ejemplos de morfología de asteroideos: vista aboral (a) y oral (b) de un ejemplo de una estrella de mar sin septo interbranquial, c) vista aboral de un ejemplo de asteroideo con septo interbranquial, d) acercamiento al perfil de un brazo en el que se aprecia la disposición de las placas abactinales.

Posteriormente, se realizó una revisión bibliográfica (Anexo 2) para obtener la información correspondiente a las siguientes características biológicas y ecológicas de las especies: época y frecuencia de reproducción, tipo de larva, nivel trófico, hábitat, sustrato y profundidad a la que viven. En el caso de que no encontrar información disponible a nivel especie para alguna característica, se buscó a nivel género o en último caso a nivel familia.

2.4 Cálculo de diversidad funcional

Una vez recopilada la información de cada una de las características morfológicas y funcionales para cada especie, se construyó una matriz $S \times t$ (especies por características), en donde cada fila representa a una especie y cada columna a un rasgo funcional. Debido a que se obtuvieron características tanto continuas como discretas, primero todas fueron categorizadas, obteniendo un total de 20 características divididas

en 55 categorías para equinoideos (Tabla 1), y 23 características divididas en 70 categorías para asteroideos (Tabla 2).

Tabla 1. Características funcionales de equinoideos y sus diferentes categorías.

Características	Categorías
Estructura espina	Compacta Hueca
Diámetro linterna	<5mm >5mm
Largo espina	10-20mm 20-30mm 30-40mm >40mm
Diámetro testa ambitus	<50mm 50-100mm >100mm
Diámetro placa genital	1-3mm >3mm
Diámetro madreporita	<5mm >5mm
Diámetro espina base	<1mm 1-2mm >2mm
Tipo espina	Rugosa Estriada Verticilada Aserrada
Nº espinas/cm²	<5 5-10 espinas >10
Altura	10-20mm 20-30mm >30mm
Tipo pedicelario	Globosos Tridentes Oficéfalos Trifoliados Valvas dilatadas distalmente
Diámetro/largo espinas Diámetro total/altura	

Diámetro total/placa genital	Herbívoro
Nivel trófico	Omnívoro
	Carnívoro
Desove	Primavera
	Verano
	Otoño
Ritmo reproductivo	Lunar
	No lunar
Número de hábitat	2
	3
	4
Sustrato	Rocas
	Lodo
	Coral
	Arena
Profundidad	Vegetación marina
	<50m
	50-100m
	>100m

Tabla 2. Características funcionales de asteroideos y sus diferentes categorías.

Caracteres	Categorías
Número de brazos	5
	>5
Longitud brazo más largo (R)	50-70mm
	70-90mm
	>90mm
Distancia centro-interradios (r)	10-15mm
	15-20mm
	>20mm
Relación R/r	NA
Tipo de pedicelario	Sésiles
	Valvados
	Rectos
	Cruzados
Ancho brazo base	Con 6 pinzas
	<10mm
	10-15mm
	15-20mm

Área disco central	>20mm <1000mm 1000-3000mm 3000-5000mm >5000mm
Altura disco central	10-20mm 20-30mm 30-40mm
Ancho canal ambulacral	1-2mm 2-3mm >3mm
Ornamento	Gránulos Espinass Espínulas Tubérculos
Largo espinas	NA <1mm 1-5mm >5mm
Forma brazo	Trigonal Acolchonado Cilíndrico
Placas abactinales	Imbricadas Reticuladas Hileras paralelas
Septo interbranquial	
Número de madreporita	1 >1
Diámetro madreporita	<5mm >5mm
Nivel trófico	Detritívoro Herbívoro Omnívoro Carnívoro
Tipo reproducción	Continua Anual
Tipo de larva	Planctotrófica Lecitotrófica
Época desove	Primavera Verano Otoño
Hábitat	Submareal Costas rocosas Intermareal

	Arrecifes coralinos
	Fondos arenosos
Sustrato	Rocas
	Arena
	Coral
Profundidad	<50m
	50-100m
	>100m

Posteriormente cada categoría se codificó de forma binaria, asignando un 1 si la especie presenta dicha categoría y 0 si no la presenta, siguiendo lo propuesto por Somerfield et al. (2008). Este arreglo se efectuó considerando que los individuos de cada especie presentan diferentes tallas y formas de un rasgo a lo largo de su ciclo de vida, y con este método se trató de tomar en consideración la parte funcional de los diversos estadios ontogenéticos de cada taxón. Para ejemplificar, un erizo que mide 25 mm de altura como adulto (categoría de 20-30 mm) tuvo necesariamente que haber presentado tallas inferiores como juvenil, y en algún momento perteneció a las categorías anteriores de tamaño (por ejemplo, de 10-20 mm). De este modo, a dicha especie se le asignó un valor de 1 para todos los respectivos intervalos de tallas. Asimismo, las características morfológicas basadas en la relación entre otras dos medidas (por ejemplo, la relación diámetro de la testa/largo de las espinas) se estandarizaron restando la media y dividiendo entre la desviación estándar (Botta-Dukát, 2005). Con base en esta matriz se procedió a realizar los análisis de diversidad funcional que se detallarán a continuación.

Para el cálculo de la diversidad funcional existen diversos índices. En este caso particular su estimación se hizo con base en el índice de entropía cuadrática de Rao (FD_Q), el cual considera los perfiles de abundancia de cada especie en los sitios de muestreo, y adicionalmente toma en cuenta las diferencias funcionales entre cada par de especies, dadas por sus características morfológicas y funcionales. De esa manera se puede cuantificar la contribución relativa de cada especie a partir de la abundancia o densidad local, y combinarla con la información biológica acerca de la diferencia funcional entre las especies (Botta-Dukat, 2005; Ricotta et al., 2005; Pla et al., 2012). Estas disimilitudes entre especies pueden ser de diversos tipos y en su caso pueden calcularse

a partir de criterios genéticos, morfológicos, taxonómicos y filogenéticos (Pavoine, Ollier, y Pontier, 2005).

Matemáticamente, el índice FD_Q , expresa la distancia promedio entre dos individuos seleccionados aleatoriamente, calculada a partir de la matriz de características morfológicas y funcionales (Botta-Dukát, 2005; Ricotta, 2005), y utiliza la siguiente fórmula:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j>1}^S d_{ij} W_i W_j \quad (1)$$

Donde S es el número de especies, d_{ij} es la distancia entre la i -ésima y la j -ésima especie y W_i es la frecuencia relativa de la i -ésima especie. La distancia entre especies d_{ij} se obtendrá a partir de la matriz construida previamente.

Para el cálculo de este índice se utilizó el programa R ver. 3.1.3 (R Development Team, 2010).

Una ventaja del índice de Rao es que su valor no incrementa automáticamente conforme aumenta la riqueza de especies (Izsák y Szeidl, 2002), e incluso un incremento en la riqueza de especies puede resultar en una disminución de la diversidad funcional (Botta-Dukát, 2005), si las nuevas especies consideradas son morfológica o ecológicamente similares a las previamente revisadas, o aumentar en caso contrario. Esto se debe a que la diversidad funcional está influenciada tanto por la diversidad basada en la abundancia de especies como en las diferencias que existen entre éstas (Botta-Dukát, 2005). En los últimos años, este índice ha tenido mucho éxito en el campo de la genética, en donde se ha usado por ejemplo, para medir la diversidad de nucleótidos (Nei y Li, 1979; Nei y Tajima, 1981), en donde las entidades son los organismos y las categorías representan secuencias de ADN. También ha sido ampliamente utilizado en ecología para la comparación de diferentes comunidades utilizando criterios taxonómicos (Izsák y Papp, 1995), genéticos (Shimatani, 2001) y de uso de recursos (Champely y Chessel, 2002) para el cálculo de la diversidad biológica en una comunidad, así como para el cálculo de la diversidad beta (Ricotta y Szeidl, 2009). Este índice incluso ha tenido aplicaciones en cuestiones económicas, en donde se ha usado, por ejemplo, para estudiar los efectos de diversos factores en el ingreso económico personal (Nayak y Gastwirth, 2012).

2.5 Relación del nivel de protección de la localidad de estudio y la diversidad funcional

Partiendo de los 11 sitios de trabajo, se revisaron los planes de manejo de aquellos localidades que son ANP y posteriormente se les asignó un nivel de protección de acuerdo a los criterios utilizados por Edgar, et al. (2014), modificados. El trabajo de estos autores fue el primero en considerar simultáneamente y a nivel global el efecto de cinco características clave de la planeación y manejo de áreas marinas protegidas (presencia de zonas de no pesca, capacidad en la aplicación de leyes, antigüedad, tamaño del ANP, y nivel de aislamiento con las actividades humanas). En dicho estudio se encontró que la efectividad de las áreas protegidas está fuertemente influenciada por todas esas características, y que aquellas áreas que presentan tres o más de ellas con nivel alto mostraron un aumento significativo de la riqueza y biomasa de peces

Sobre las cinco características de las ANP, cada una de las cuales se clasificaron en nivel de protección alto, medio y bajo, excepto en el caso del aislamiento, en el cual sólo se aplican dos niveles:

- 1) Área- Superficie marina total protegida dentro del ANP (en kilómetros cuadrados), tal y como está descrita en el plan de manejo. Se consideraron con nivel bajo de protección aquellas ANP con un área $< 1 \text{ km}^2$, con nivel medio aquellas con un área entre 1 y 100 km^2 , y con nivel alto aquellas con un área $> 100 \text{ km}^2$.
- 2) Zona de no pesca- Porcentaje del área total que representa la zona núcleo (donde no se permiten actividades extractivas). La superficie fue tomada de la descripción del plan de manejo de cada ANP, y de ahí se hizo una división del tamaño de la zona núcleo, entre la del ANP en total.

Posteriormente, para acomodar en rangos los diferentes valores de esta categoría se estandarizaron con la siguiente fórmula:

$$\text{Rango} = \frac{x - \text{valor mínimo}}{\text{valor máximo} - \text{valor mínimo}} \quad (2)$$

Donde x representa el área de la zona núcleo.

Con esta fórmula se obtuvieron valores del 0 al 1, donde 0 representa la zona núcleo más pequeña encontrada y 1 la más grande. De esta forma, se clasificaron los valores de la zona de no pesca de cada ANP acuerdo con los

siguientes niveles de protección: nivel bajo, valores de 0 a 0.33; nivel medio, valores de 0.34 a 0.66; nivel alto, valores de 0.67 a 1.

- 3) Aplicación de leyes- Es un indicador de qué tan eficiente es el cumplimiento de las reglas que regulan las actividades antropogénicas dentro del ANP, tanto por medio de políticas públicas federales, estatales o municipales, como a través del apoyo de la comunidad organizada, y de acciones de asociaciones civiles. Se consideraron con nivel bajo de protección a aquellas ANPs con poca capacidad de control; con nivel medio a aquellas con nivel moderado de aplicación de leyes, aunque las infracciones son evidentes; y con nivel alto aquellas en donde las leyes aparentemente están bien aplicadas, aunque la pesca ilegal clandestina es posible que ocurra (Edgar et al., 2014). Debido a que no existe ningún documento en México que detalle esta información, los niveles se estimaron por medio de comunicaciones personales de personas que conocen y han trabajado en cada una de las ANP de estudio.
- 4) Antigüedad- Periodo transcurrido entre la publicación del plan de manejo en el Diario Oficial de la Federación (D.O.F) y la fecha del presente análisis. Se consideró con nivel bajo de protección aquellas ANP cuyo plan de manejo tuviera menos de cinco años de publicación, con nivel medio aquellas cuyos plan de manejo tuviera de cinco a diez años de publicación, y con nivel alto aquellas con planes de manejo publicados hace más de diez años (Edgar et al., 2014).
- 5) Aislamiento- Para esta característica sólo se tomaron en cuenta dos niveles: aislada, cuando el ANP se encuentra separada físicamente por barras de arena o aguas profundas (por ejemplo, en una isla oceánica o continental); y no aislada, cuando el ANP está sobre la costa continental o peninsular, y adyacente a porciones no protegidas del territorio.

Una vez clasificadas cada una de estas categorías para cada ANP, se procedió a asignarles un nivel de protección general del 1 al 5, de acuerdo al número de características con nivel alto que presentaron (Ejemplo: Tabla 3). A aquellas localidades que no pertenecen a ningún área natural protegida se les asignó un nivel de protección de cero en todos los indicadores.

Tabla 3. Ejemplo del método para la asignación del nivel de protección de cada ANP. En cada característica se muestran los diferentes niveles que puede presentar. El total se refiere a cuántas de estas características mostraron tener un nivel alto.

Sitio	%Zona núcleo	Antigüedad (publicación en el D.O.F)	Tamaño	Aislamiento	Aplicación leyes	TOTAL
ÁNP 1	Medio	Alto	Alto	Sí	Medio	3

2.5 Cálculo de índices de estructura comunitaria

Con la finalidad de comparar el índice de diversidad funcional con los índices que se han usado tradicionalmente para el estudio de la diversidad ecológica, se calculó la riqueza (S) promedio por transecto (especies obtenidas por censo) y la densidad de individuos (número de individuos por m², N). Posteriormente, por medio del programa PRIMER 6 se obtuvieron los siguientes indicadores de la estructura comunitaria:

Diversidad de Shannon-Wiener (H')

Este índice se basa en la teoría de la información y en la premisa de que la diversidad en un sistema natural puede ser medida de manera similar a la información contenida en un código o mensaje (Magurran, 1988). Mide el grado de incertidumbre en predecir a qué especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Krebs, 2001; Magurran, 1988; Moreno, 2001), y asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra (Magurran, 1988; Moreno, 2001). En este índice se combinan dos componentes de la diversidad: 1) el número de especies y 2) la equidad o uniformidad de la distribución de los individuos en las especies (Krebs, 1999, 2001). Esto quiere decir que la diversidad de especies se verá incrementada conforme incrementa el número de especies y cuando exista una distribución más uniforme o equitativa entre las especies.

En este caso el índice se calculó con log base 10 con la siguiente fórmula:

$$H' = -\sum(n_i/N) \log(n_i/N) \quad (3)$$

Donde N es el número total de individuos de todas las especies en cada censo y n_i es el número de individuos de la especie i por censo.

Equidad o uniformidad de Pielou (J')

Establece qué tan homogéneamente están distribuidos los individuos de las diferentes especies en cada censo, y mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada (Moreno, 2001).

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}} \quad (4)$$

Donde $H'_{m\acute{a}x} = \log(S)$ y S es el número de especies en el censo.

Índice de diferenciación taxonómica promedio (Δ^+)

Este índice evalúa la riqueza de las especies por transecto junto con la distancia taxonómica entre cada par de especies definida como la distancia que existe entre ellas a través de un árbol de clasificación Linneana. Cada nivel jerárquico taxonómico recibe un valor discreto y proporcional en escala de 100 unidades, es decir, entre mayor sea el número de especies que pertenezcan a diferentes jerarquías taxonómicas (clase, orden, familia, género, especie) mayor será el valor del índice (Clarke y Warwick, 2001). Se calcula de la siguiente manera:

$$\Delta^+ = [\sum \sum_{i<j} W_{ij}] / [S(S-1)/2] \quad (5)$$

Donde W_{ij} es la distancia taxonómica entre los individuos y S es la riqueza.

Índice de diferenciación taxonómica (Δ^*)

Este índice, al igual que el anterior, toma en cuenta las distancias taxonómicas entre cada par de especies muestreadas, pero además incorpora la abundancia de las mismas (Clarke y Warwick, 2001). Se calcula de la siguiente manera:

$$\Delta^* = [\sum \sum_{i<j} W_{ij} X_i X_j] / [\sum \sum_{i<j} X_i X_j] \quad (6)$$

Donde W_{ij} es la distancia taxonómica entre cada par de individuos en el árbol de clasificación, X_i es el número de individuos de la especie i y X_j es el número de individuos de la especie j.

Estos dos últimos índices son considerados como extensiones de los indicadores clásicos de diversidad como Shannon-Wiener y Simpson (Clarke y Warwick, 1998), con la ventaja que reconocen las especies presentes en la muestra a partir de su posición en una clasificación taxonómica, y de ese modo son mejores indicadores de la biodiversidad (en sentido amplio).

2.6 Análisis de datos

Una vez calculados todos los valores de cada índice por transecto, se procedió a evaluar si existen diferencias en la diversidad funcional (índice de entropía cuadrática de Rao) entre localidades y entre áreas con distinto nivel de protección. Para esto, primero se realizaron pruebas de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (prueba de Bartlett) al índice de diversidad funcional tanto por localidad como por nivel de protección. Debido a que para ambos grupos (asteroideos y equinoideos) el índice de Rao por localidad no presentó normalidad ni homogeneidad de varianzas, se procedió a realizar pruebas múltiples por rangos de Kruskal-Wallis para determinar si existían diferencias entre localidades. Por otro lado, se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para determinar si había diferencias entre el índice de diversidad funcional en áreas con distinto nivel de protección (0-5) debido a que en este caso los supuestos sí se cumplieron y sí existió homogeneidad de varianzas para ambos grupos. Ambos análisis se realizaron con el programa STATISTICA.

Para la comparación de la relación entre los índices de estructura comunitaria con el índice de diversidad funcional, primero se observó si existe alguna tendencia clara entre ellos, graficando el índice Rao contra cada uno de los índices de estructura comunitaria. Posteriormente, se efectuó un análisis de correlación de Spearman (ρ) para identificar cuál de los índices de estructura comunitaria podría ser el mejor estimador de la diversidad funcional, a partir del valor del coeficiente y de la significancia de la prueba. Se utilizó este análisis de correlación debido a que los índices de estructura comunitaria y el índice de diversidad funcional no presentaron una relación lineal entre ellos. Las gráficas de los índices de estructura comunitaria y la matriz de correlación se obtuvieron con el programa R ver. 3.1.3. (R Development Team, 2010) para cada uno de los grupos de estudio.

3. Resultados

3.1 Especies con mayor presencia en el Pacífico mexicano

A partir de los organismos registrados en los censos realizados en el Pacífico mexicano, se seleccionaron las 15 especies que aparecieron con mayor frecuencia. De éstas, siete especies fueron equinoideos: *Eucidaris thouarsii* (L. Agassiz & Desor, 1846), *Tripneustes depressus* A. Agassiz, 1863, *Diadema mexicanum* A. Agassiz, 1863, *Echinometra vanbrunti* A. Agassiz, 1863, *Toxopneustes roseus* (A. Agassiz, 1863), *Centrostephanus coronatus* (Verrill, 1867) y *Arbacia stellata* (Blainville, 1825; ?Gmelin, 1791), correspondientes a cuatro órdenes, cinco familias y siete géneros. La información taxonómica completa se encuentra en el Anexo 3. Las ocho especies restantes fueron los asteroideos siguientes: *Phataria unifascialis* (Gray, 1840), *Nidorellia armata* (Gray, 1840), *Pharia pyramidata* (Gray, 1840), *Acanthaster planci* (Linnaeus, 1758), *Heliaster kubiniji* Xantus, 1860, *Echinaster tenuispinus* Verrill, 1871, *Mithrodia bradleyi* Verrill, 1870 y *Pentaceraster cumingi* (Gray, 1840), correspondientes a tres órdenes, seis familias y ocho géneros. La información taxonómica completa de las especies se encuentra en el Anexo 4.

3.2 Características funcionales

Las tablas con las características funcionales codificadas obtenidas para cada grupo se pueden consultar en los Anexos 5 y 6. A manera de representación de cuáles son las características que mostraron tener mayor influencia en las especies de estudio se realizaron dos análisis de componentes principales, los cuales representan gráficamente el espacio funcional general del grupo bajo análisis (Roy, Balch, y Hellberg, 2001). Para esta representación únicamente se tomaron en cuenta los dos componentes que explicaron la mayor proporción de varianza (Tabla 4 y 5) y, debido a que se buscaba conocer cuáles de las características son las que aportan más a dichos componentes, se consideraron aquellas que presentaron una mayor correlación (± 0.40 en el caso de los equinoideos, ± 0.25 en el caso de los asteroideos).

Tabla 4. Porcentaje de la varianza explicada y eigenvalor de cada uno de los componentes principales para los equinoideos.

Componentes	Eigenvalor	% varianza
1	5.13092	38.192
2	2.72835	20.308
3	2.33908	17.411
4	1.69611	12.625
5	1.12728	8.3909
6	0.412852	3.0731

Tabla 5. Porcentaje de la varianza explicada y eigenvalor de cada uno de los componentes principales para los asteroideos.

Componentes	Eigenvalor	% varianza
1	4.3428	31.461
2	3.38449	24.519
3	1.79971	13.038
4	1.46607	10.621
5	1.16379	8.4311
6	0.971306	7.0366
7	0.675408	4.893

En el caso de los equinoideos, las características que mostraron tener mayor influencia en el Componente 1 del espacio funcional de las especies de estudio, fueron la relación entre el diámetro de la testa/largo de la espina, y la relación entre el diámetro total de la testa/diámetro de la placa genital, mientras que para el Componente 2 fue muy importante la relación entre el diámetro total/altura de la testa (Tabla 6). En el gráfico se puede apreciar que aquellas especies que poseen espinas cortas (*T. roseus* y *T. depressus*) y por tanto una alta relación diámetro de la testa/largo de la espina se encuentran en el extremo derecho, mientras que aquellas especies que poseen espinas largas (*C. coronatus* y *D. mexicanum*) y por tanto una menor relación diámetro de la testa/largo de la espina se encuentran en el extremo opuesto (Figura 4).

Tabla 6. Principales características de la forma que definen el espacio morfológico de los erizos de mar de zonas arrecifales en el Pacífico mexicano. Únicamente se presentan los dos primeros componentes, y aquellos caracteres que presentaron una correlación superior a ± 0.40 con el eje respectivo.

Característica	Componente 1	Componente 2
Diámetro total/largo espina	0.4582	
Diámetro total/altura testa		0.4559
Diámetro total/placa genital	0.4253	

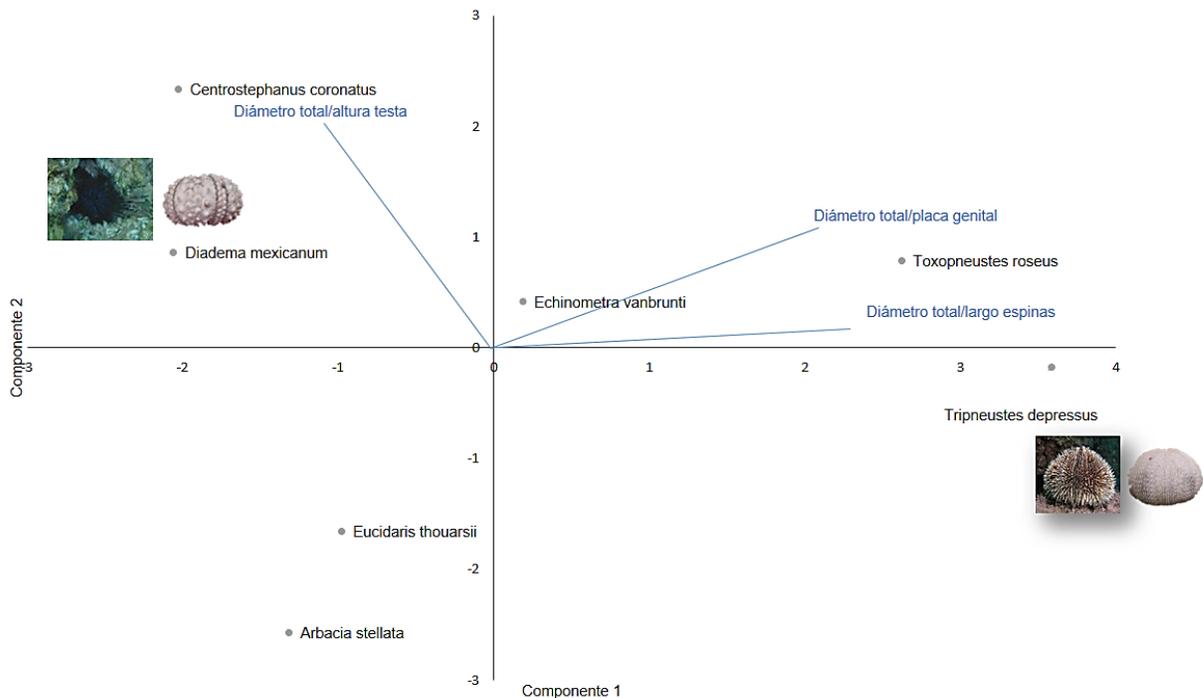


Figura 4. Gráfica de componentes principales para las especies de equinoideos estudiadas. Únicamente se muestran las tres características más importantes para definir los componentes.

En el caso de los asteroideos, las características que resultaron tener mayor influencia en el espacio funcional de las especies de estudio fueron la relación entre R/r (Componente 1) y la forma del brazo cilíndrico (Componente 2) (Tabla 7). Así, al observar la gráfica se puede apreciar cómo las especies que presentan septo interbranquial y por tanto una menor relación R/r se encuentran en la parte derecha de la gráfica, mientras que aquellas especies que no presentan este septo y tienen una mayor relación R/r se encuentran en la parte izquierda del mismo (Figura 5).

Tabla 7. Principales características de la forma que definen el espacio morfológico de las estrellas de mar de zonas arrecifales en el Pacífico mexicano. Únicamente se presentan los dos primeros componentes, y aquellos caracteres que presentaron una correlación superior a ± 0.25 con el eje respectivo.

Característica	Componente 1	Componente 2
Relación R/r	-0.4492	
Brazo cilíndrico		-0.2744

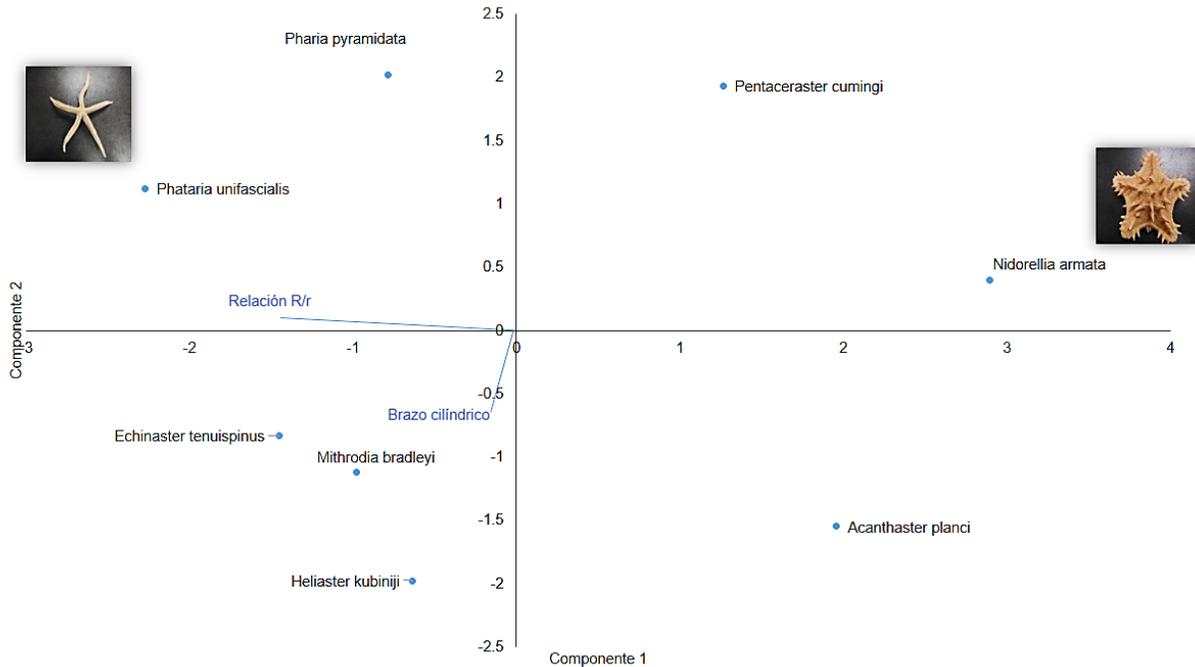


Figura 5. Gráfica de componentes principales para las especies de asteroideos estudiadas. Únicamente se muestran las dos características más importantes para definir los componentes.

3.3 Diversidad funcional

3.3.1 Índice de entropía cuadrática de Rao

Se calculó el índice de diversidad funcional de Rao utilizando la densidad y la matriz de características funcionales construida. En el caso de los equinoideos (Figura 6), el lugar que presentó mayor diversidad funcional fue Bahía de los Ángeles (15.119 ± 1.288 unidades), seguido de Huatulco (12.644 ± 1.735), mientras que Cabo Pulmo (1.873 ± 1.227) presentó la más baja diversidad. Los resultados del análisis por rangos de Kruskal-Wallis muestran diferencias significativas entre las distintas localidades, y al

realizar una prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* se encontró que Bahía de los Ángeles presentó diferencia significativa en la diversidad funcional, siendo más alta ahí que en todas las demás localidades. No obstante, en la Figura 6 se observa una aparente baja en la diversidad funcional conforme disminuye la latitud dentro el Golfo de California, y un aumento progresivo a partir de Cabo San Lucas. Los resultados completos de esta prueba de comparaciones múltiples se pueden encontrar en el Anexo 7.

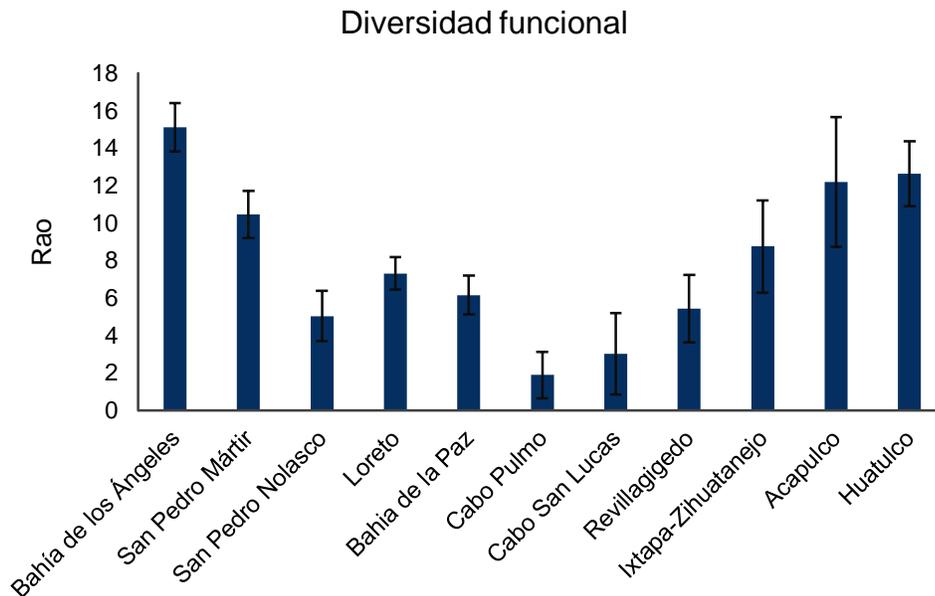


Figura 6. Valores promedio del índice de diversidad funcional de Rao (\pm EE) de los erizos en cada localidad de estudio.

En el caso de los asteroideos, la mayor diversidad funcional se encontró en Loreto (22.33 ± 1.089), seguida de San Pedro Nolasco (18.993 ± 1.677); y en contraste, Cabo San Lucas y Acapulco no mostraron tener diversidad funcional, debido a que en el campo no se encontró más de una especie en dichas localidades (Figura 7). Al realizar el análisis por rangos, la diversidad funcional fue significativamente diferente entre localidades de estudio, y la prueba *a posteriori* mostró que San Pedro Mártir, San Pedro Nolasco y Loreto fueron significativamente diferentes al resto (Anexo 8).

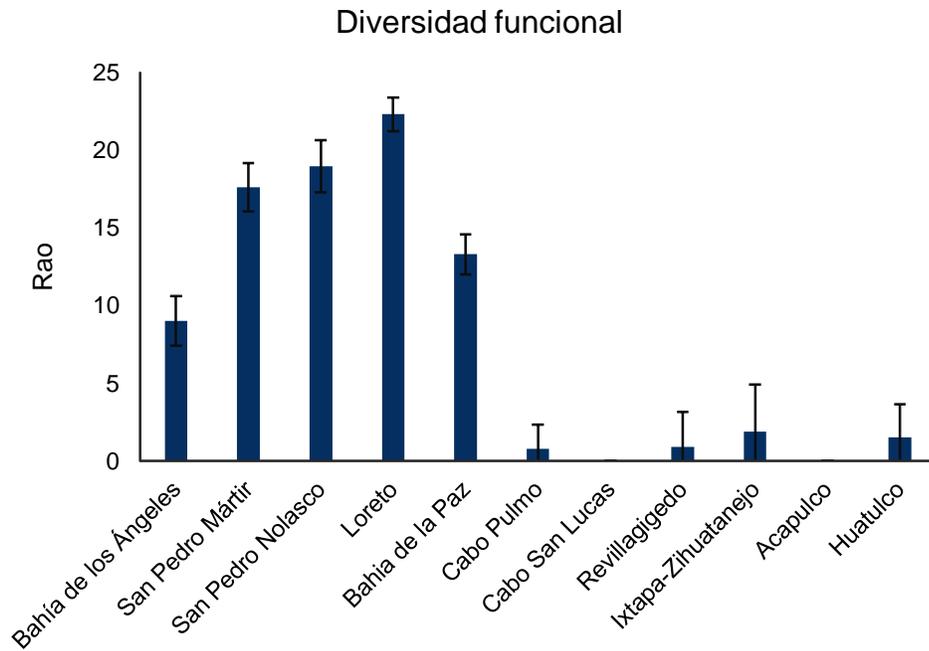


Figura 7. Valores promedio del índice de diversidad funcional de Rao (\pm EE) de los asteroideos en cada localidad de estudio.

3.3.2 Asignación de nivel de protección a las Áreas Naturales Protegidas (ANP)

Al realizar la revisión de los distintos planes de manejo de las ANPs representadas por las localidades de estudio, se obtuvo la información referente a las cinco características mencionadas en la Tabla 8.

Tabla 8. Características de las áreas naturales protegidas (ANP) incluidas en el estudio.

<i>Sitio</i>	<i>% Zona núcleo</i>	<i>Año de publicación del programa de manejo</i>	<i>Área (km²)</i>	<i>Aislamiento</i>	<i>Aplicación de leyes</i>
<i>Parque Nacional Cabo Pulmo</i>	35.1	2006	71.11	Sí	Alto
<i>Parque Nacional Bahía De Huatulco</i>	18.45	2002	118.91	No	Bajo
<i>Parque Nacional Zona Marina Del Archipiélago De Espiritu Santo</i>	1.4	2015	486.54	Sí	Medio
<i>Parque Nacional Bahía De Loreto</i>	0.3	2002	2065.81	Sí	Bajo
<i>Reserva De La Biosfera San Pedro Mártir</i>	3.68	2011	301.65	Sí	Alto
<i>Reserva De La Biosfera Archipiélago De Revillagigedo</i>	32.28	2007	6366.85	Sí	Bajo
<i>Reserva De La Biosfera Bahía De Los Ángeles</i>	0.05	2013	3879.56	Sí	Medio

Con base en esta información, se encontró que la Reserva de la Biosfera Bahía de los Ángeles, el Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo y el Parque Nacional Bahías de Huatulco presentaron un nivel de protección general de 2, mientras que la Reserva de la Biosfera San Pedro Mártir, el Parque Nacional Bahías de Loreto, el Parque Nacional Cabo Pulmo y la Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo presentaron un nivel de protección general de 3 (Tabla 9). No se encontró ninguna ANP con niveles 1, 4 y 5, lo que indica que las ANPs incluidas en el presente estudio tienen niveles moderados de protección.

Tabla 9. Niveles de protección de cada una de las características y en general de las Áreas Naturales Protegidas representadas por las localidades de estudio, de acuerdo a los criterios modificados de Edgar et al. (2014).

<i>Sitio</i>	<i>%Zona núcleo</i>	<i>Año de publicación del programa de manejo</i>	<i>Área (km²)</i>	<i>Aislamiento</i>	<i>Aplicación leyes</i>	<i>TOTAL</i>
<i>Reserva de la Biosfera Bahía de los Ángeles</i>	Bajo	Bajo	Alto	Sí	Medio	2
<i>Reserva de la Biosfera San Pedro Mártir</i>	Bajo	Bajo	Alto	Sí	Alto	3
<i>Parque Nacional Bahía de Loreto</i>	Bajo	Alto	Alto	Sí	Bajo	3
<i>Parque Nacional Cabo Pulmo</i>	Alto	Medio	Medio	Sí	Alto	3
<i>Parque Nacional Zona Marina del Archipiélago de Espiritu Santo</i>	Bajo	Bajo	Alto	Sí	Medio	2
<i>Reserva de la Biosfera Archipiélago de Revillagigedo</i>	Alto	Medio	Alto	Sí	Bajo	3
<i>Parque Nacional Bahía de Huatulco</i>	Medio	Alto	Alto	No	Bajo	2

3.3.3 Diferencias entre áreas protegidas y no protegidas

Para el caso de los erizos, se encontró una mayor diversidad funcional en las localidades con un nivel de protección dos (10.22 ± 0.771), mientras que las localidades con niveles de protección cero y tres presentaron valores de Rao promedio similares (5.813 ± 1.052 y 6.546 ± 0.621 respectivamente), y por tanto una diversidad funcional parecida a nivel comunidad (Figura 8).

Al realizar el análisis de varianza de una vía para evaluar diferencias en la diversidad funcional entre las localidades con distinto estatus de protección, se rechazó

la hipótesis nula ($F_{(2, 622)}=10.612$, $p=0.00003$) y al realizar una prueba Tukey de comparaciones múltiples se encontró que las localidades con nivel de protección dos fueron aquellas que difirieron significativamente de las demás (Anexo 9).

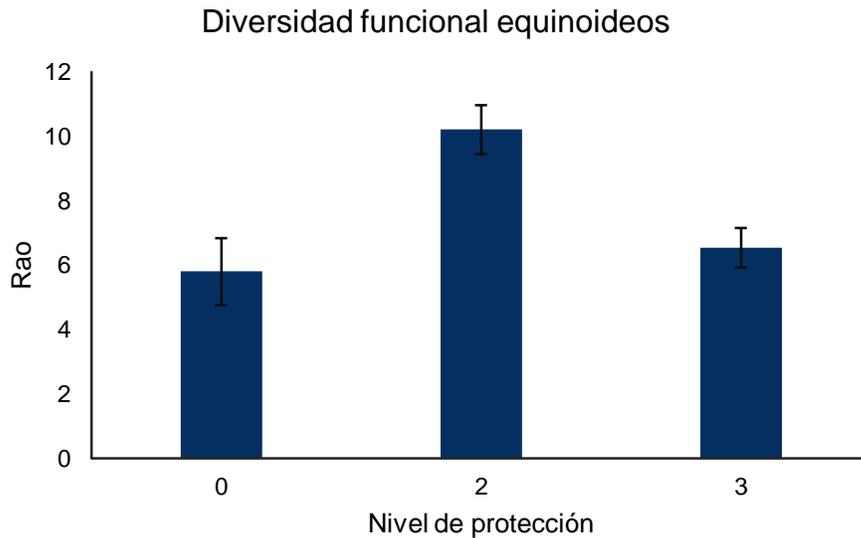


Figura 8. Valores del índice de Rao promedio (\pm EE) de los equinoideos de acuerdo al nivel de protección de las localidades de estudio.

Para el caso de las estrellas de mar, se encontró una mayor diversidad funcional en las localidades con un nivel de protección tres (14.104 ± 0.859), mientras que las localidades con niveles de protección cero y dos presentaron valores de Rao promedio de 10.591 ± 1.455 y 9.826 ± 1.066 respectivamente (Figura 9). Al realizar el ANOVA se encontró que estas diferencias en la diversidad funcional sí fueron significativas ($F_{(2,622)}=5.5358$, $p=0.00414$) y la prueba *a posteriori* señaló que las diferencias se encontraron únicamente entre los niveles de protección 2 y 3 (Anexo 10).

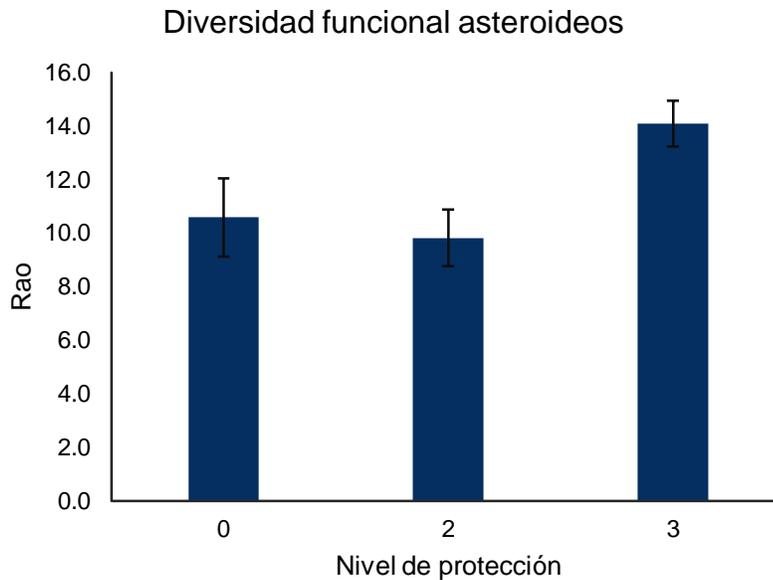


Figura 9. Valores del índice de Rao promedio (\pm EE) de los asteroideos de acuerdo al nivel de protección de las localidades de estudio.

3.4 Diversidad funcional e índices de estructura comunitaria

3.4.1 Índices de estructura comunitaria por localidad

Se calcularon los índices de estructura comunitaria siguientes por transecto para cada grupo de estudio: riqueza (S), densidad, diversidad de Shannon-Wiener (H'), equidad o uniformidad de Pielou (J'), diferenciación taxonómica ($\Delta+$), diferenciación taxonómica promedio (Δ^*). Al obtener el promedio de cada índice por localidad, para ambos grupos se encontró que la mayoría de estos índices siguen una tendencia latitudinal similar a la encontrada para el índice de diversidad funcional.

En el caso de los equinoideos, se encontró que todos los índices de estructura comunitaria, a excepción de la densidad, mostraron promedios mayores tanto en las localidades situadas a latitudes mayores como en las latitudes menores (Figura 10). La única excepción fue la densidad que mostró ser mayor en Ixtapa-Zihuatanejo que en el resto de localidades (Figura 10b).

De la misma forma, en asteroideos se encontró que la mayoría de los índices de estructura comunitaria mostraron mayores valores en las localidades del Golfo de

California (Figura 11). Nuevamente la excepción fue la densidad, que mostró ser menor en Bahía de los Ángeles que en dos de las localidades del Pacífico tropical mexicano (Ixtapa-Zihuatanejo y Huatulco) (Figura 11b). Por otra parte, Acapulco fue la única localidad que tuvo valor de cero para todos los índices debido a que no se encontraron estrellas de mar en esta localidad durante el trabajo de campo.

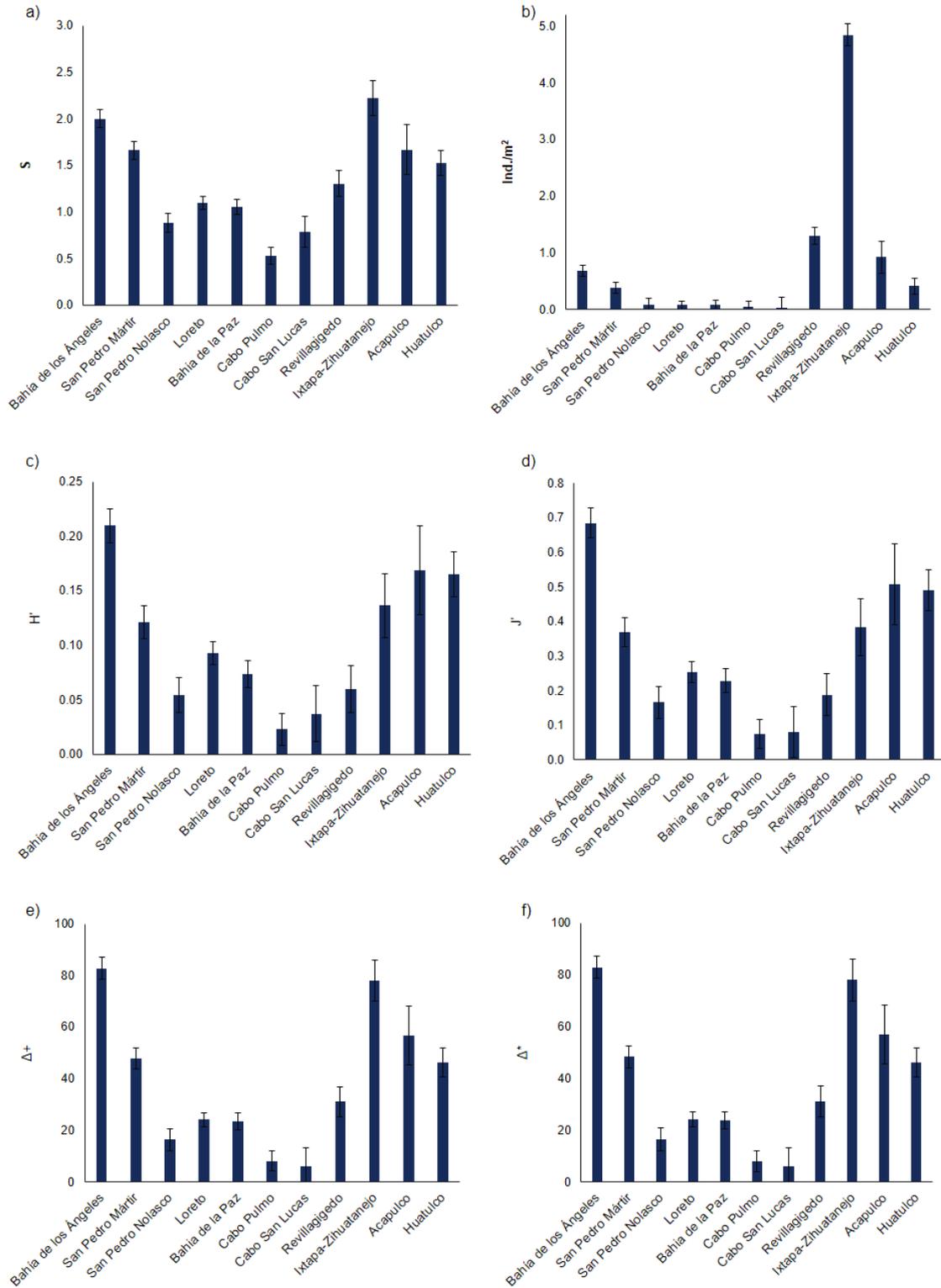


Figura 10. Valores promedio (\pm EE) de cada uno de los índices de estructura comunitaria (a) riqueza, b) densidad, c) diversidad de Shannon-Wiener, d) equidad o uniformidad de Pielou, e) diferenciación taxonómica, f) diferenciación taxonómica promedio) de los equinoideos para cada localidad de estudio.

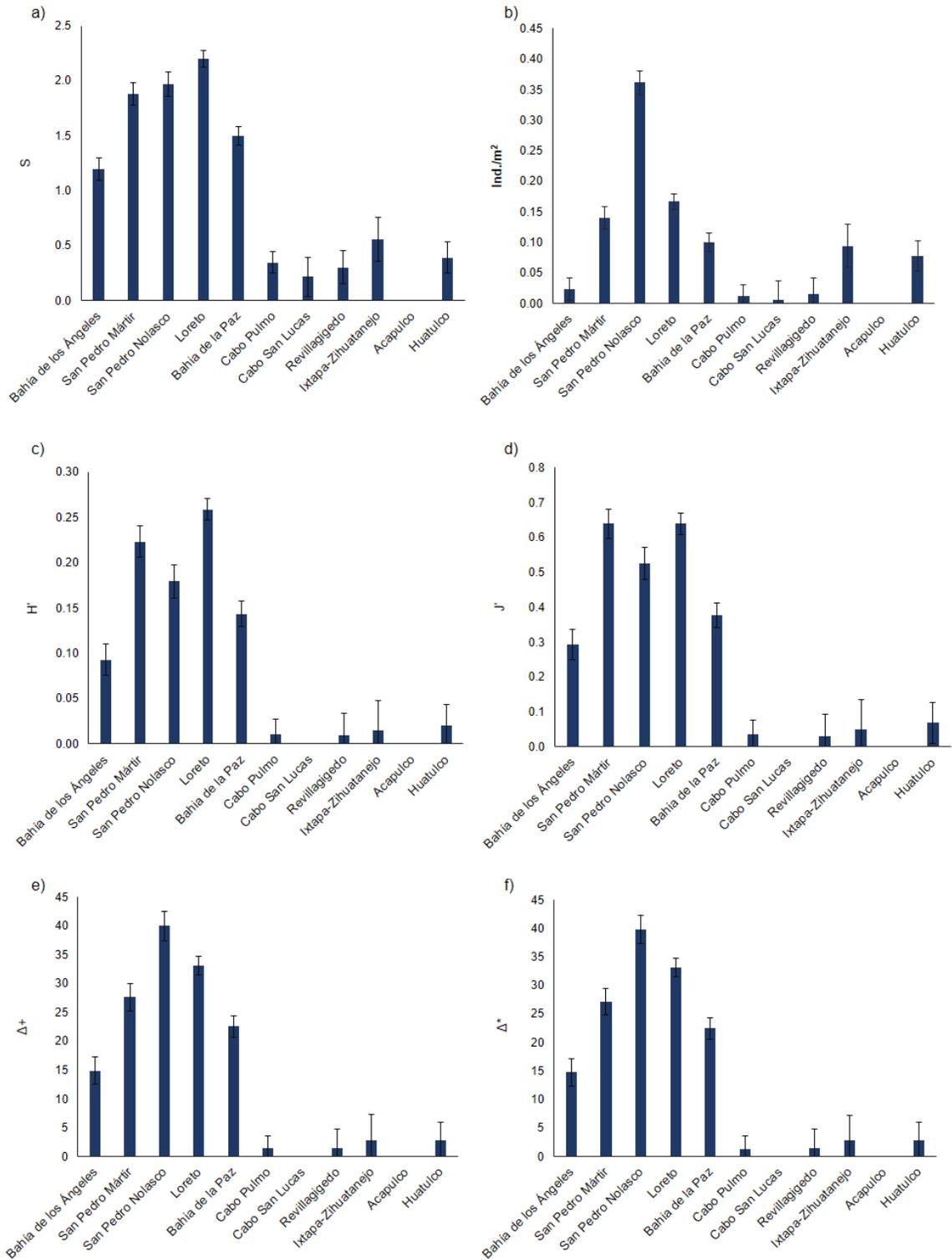


Figura 11. Valores promedio (\pm EE) de cada uno de los índices de estructura comunitaria (a) riqueza, b) densidad, c) diversidad de Shannon-Wiener, d) equidad o uniformidad de Pielou, e) diferenciación taxonómica promedio, f) diferenciación taxonómica) de los asteroideos para cada localidad de estudio.

3.4.2 Comparación del índice de entropía cuadrática de Rao con índices de estructura comunitaria

Al graficar cada uno de los índices de estructura comunitaria con respecto al índice de diversidad funcional Rao, se observó que tanto para equinoideos como para asteroideos las gráficas mostraron tendencias similares. En ambos casos los índices que mostraron una tendencia lineal más marcada con Rao en la gráfica fueron J' (Figura 12c y Figura 13c) y H' (Figura 12d y Figura 13d).

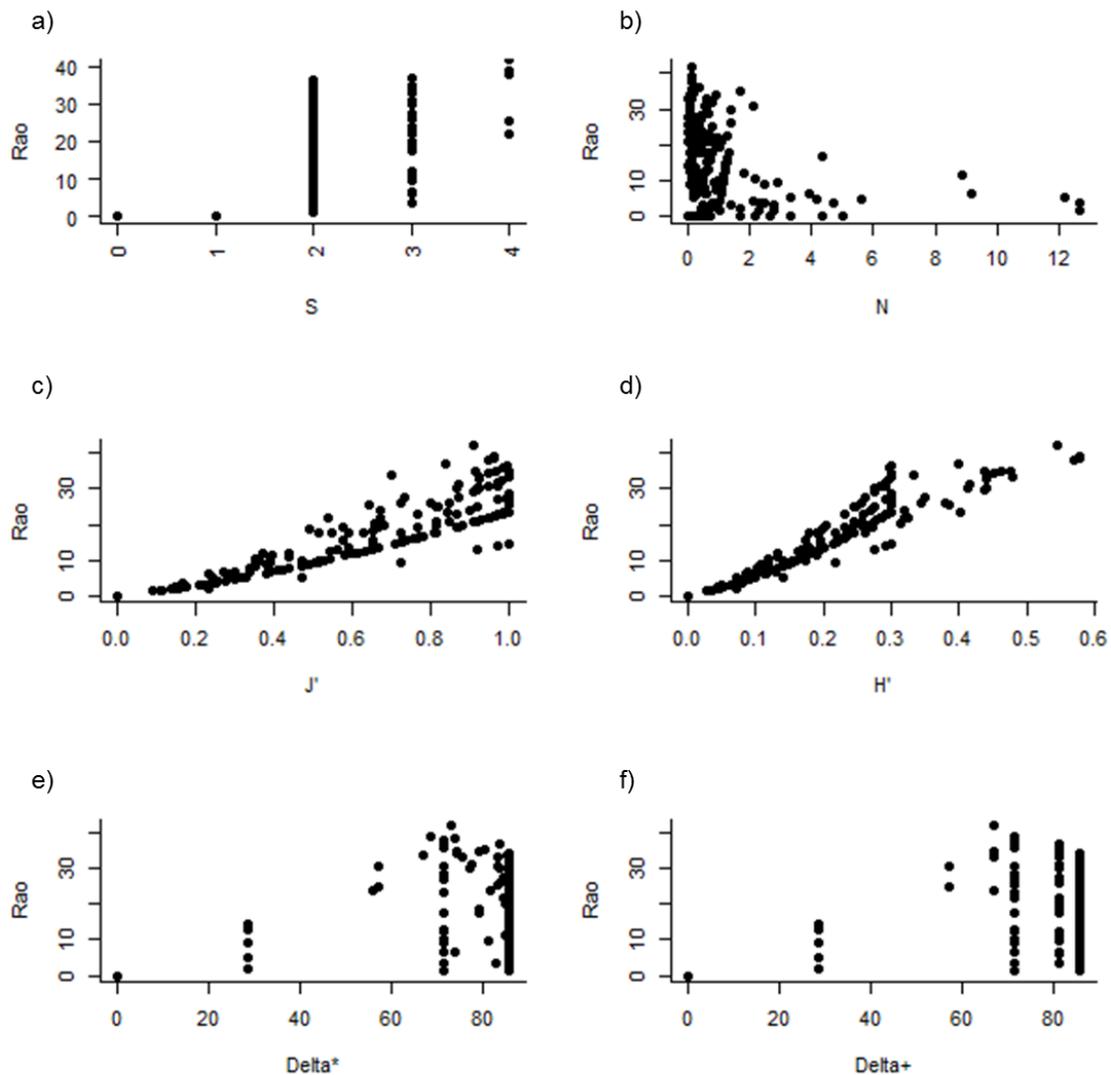


Figura 12. Gráficas de los índices de estructura comunitaria (H' , J' , N , S , Δ^* , Δ^+) con el índice de diversidad funcional Rao para el caso de los equinoideos.

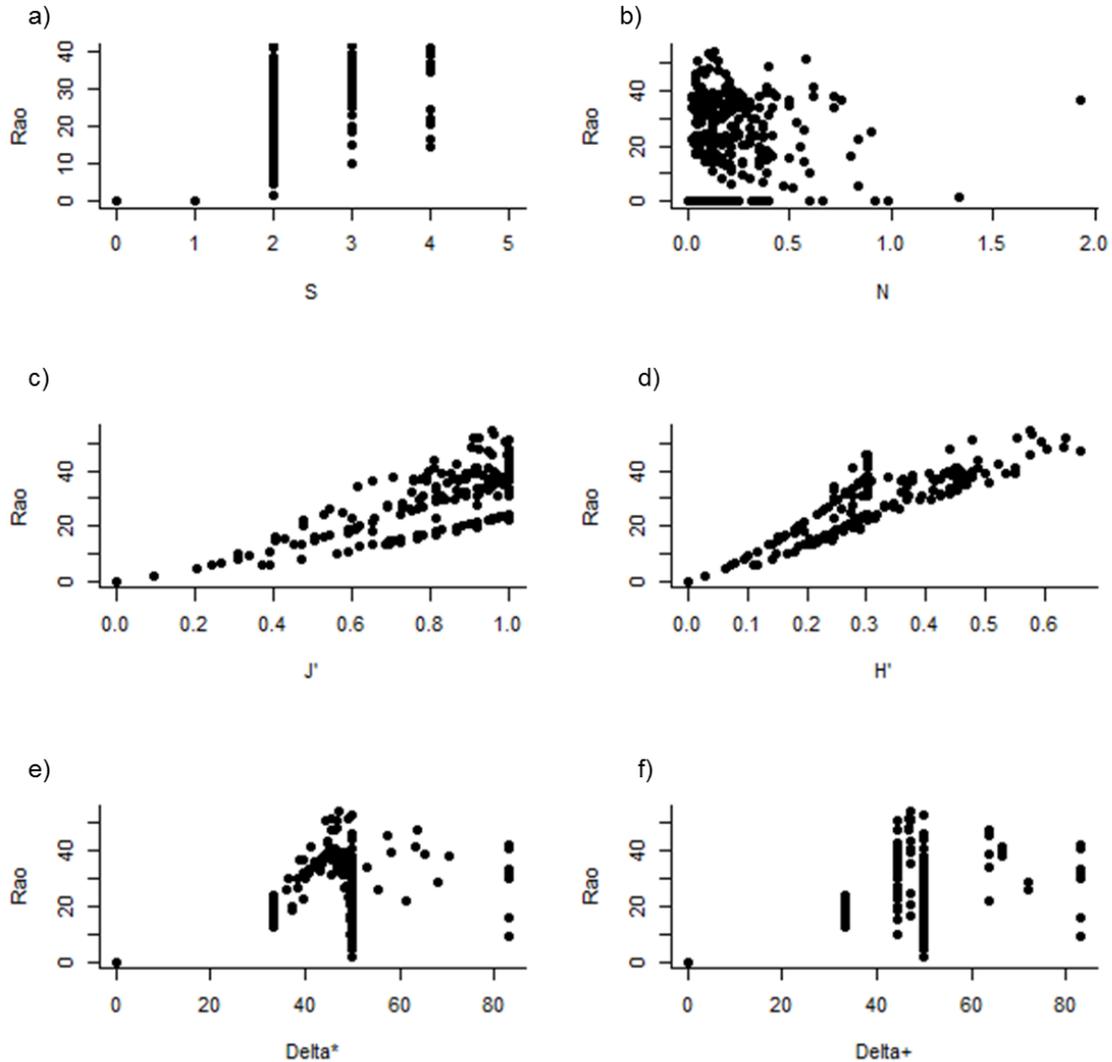


Figura 13. Gráficas de los índices de estructura comunitaria (H' , J' , N , S , Δ^* , Δ^+) con el índice de diversidad funcional Rao para el caso de los asteroideos.

Sin embargo, al realizar un análisis para comprobar si los datos de ambos índices se ajustan a una regresión lineal, se encontró que los residuales no presentan normalidad (Prueba Kolmogorov-Smirnov, H' : $p < 0.01$ para erizos y estrellas; J' : $p < 0.01$ para erizos y estrellas) ni independencia (prueba Durbin-Watson, H' : $p = 0.027$ para erizos y $p < 0.01$ para estrellas; J' : $p = 0.00017$ para erizos y $p = 0.0001$ para estrellas). Esto indica que para estos datos no existe un modelo lineal y por esta razón, se procedió a realizar una matriz de correlación no paramétrica con el coeficiente de Spearman.

En dicha matriz se encontró que tanto para equinoideos como para asteroideos todos los índices mostraron tener una correlación significativa y alta ($p > 0.30$, $p < 0.05$) con el índice de entropía cuadrática de Rao. Sin embargo, el índice que mostró un mayor coeficiente de correlación de Spearman con el índice Rao en ambos grupos fue el de diversidad de Shannon-Wiener (H'), con un valor de 0.99 en el caso de los equinoideos (Tabla 10), y de 0.98 en asteroideos (Tabla 11). Por otro lado, el índice de uniformidad o equidad de Pielou (J') calculado para la fauna de erizos mostró también un coeficiente de correlación de 0.99 con el índice de Rao. Finalmente, en ambos grupos taxonómicos el índice que mostró un menor coeficiente de correlación con la diversidad funcional fue la densidad (0.56 en caso de los equinoideos, y 0.62 en asteroideos; Tabla 11).

Tabla 10. Matriz de correlación de cada índice de estructura comunitaria (H' , J' , N , S , Δ^* , Δ^+) con el índice de diversidad funcional Rao para el caso de los equinoideos.

	S	N	J'	H' (log10)	Δ^*	Δ^+	Rao
S							
N	$r = 0.8$, $p < 0.01$						
J'	$r = 0.85$, $p < 0.01$	$r = 0.55$, $p < 0.01$					
H' (log10)	$r = 0.88$, $p < 0.01$	$r = 0.56$, $p < 0.01$	$r = 0.99$, $p < 0.01$				
Δ^*	$r = 0.85$, $p < 0.01$	$r = 0.63$, $p < 0.01$	$r = 0.93$, $p < 0.01$	$r = 0.92$, $p < 0.01$			
Δ^+	$r = 0.85$, $p < 0.01$	$r = 0.63$, $p < 0.01$	$r = 0.93$, $p < 0.01$	$r = 0.92$, $p < 0.01$	$r = 1$, $p < 0.01$		
Rao	$r = 0.87$, $p < 0.01$	$r = 0.56$, $p < 0.01$	$r = 0.99$, $p < 0.01$	$r = 0.99$, $p < 0.01$	$r = 0.92$, $p < 0.01$	$r = 0.92$, $p < 0.01$	

Tabla 11. Matriz de correlación de cada índice de estructura comunitaria (H' , J' , N , S , Δ^* , Δ^+) con el índice de diversidad funcional Rao para el caso de los asteroideos.

	S	N	J'	H' (log10)	Δ^*	Δ^+	Rao
S							
N	$r = 0.82$, $p < 0.01$						
J'	$r = 0.83$, $p < 0.01$	$r = 0.57$, $p < 0.01$					
H' (log10)	$r = 0.9$, $p < 0.01$	$r = 0.62$, $p < 0.01$	$r = 0.95$, $p < 0.01$				
Δ^*	$r = 0.85$, $p < 0.01$	$r = 0.64$, $p < 0.01$	$r = 0.89$, $p < 0.01$	$r = 0.89$, $p < 0.01$			
Δ^+	$r = 0.85$, $p < 0.01$	$r = 0.64$, $p < 0.01$	$r = 0.89$, $p < 0.01$	$r = 0.89$, $p < 0.01$	$r = 1$, $p < 0.01$		
Rao	$r = 0.89$, $p < 0.01$	$r = 0.62$, $p < 0.01$	$r = 0.95$, $p < 0.01$	$r = 0.98$, $p < 0.01$	$r = 0.93$, $p < 0.01$	$r = 0.93$, $p < 0.01$	

4. Discusión

4.1 Consideraciones iniciales

En décadas recientes se ha discutido el hecho de que las faunas de invertebrados marinos presentan redundancia ecológica, es decir que varias especies pueden cumplir una misma función en el ecosistema (Bellwood et al., 2004). Sin embargo, en el presente trabajo se partió de la premisa contraria: debido a su distinta morfología, las especies de erizos y de estrellas de mar deben jugar papeles diferentes en el ecosistema, es decir, no son redundantes. La consecuencia de esta condición sería que la pérdida de una o más especies puede significar la pérdida potencial de funciones en los arrecifes de estudio.

Bajo este marco teórico se cuantificó la diversidad funcional de asteroideos y equinoideos en arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico mexicano, tanto por localidad como de acuerdo a su estatus de protección. Es importante mencionar de inicio que hasta el momento, no se han publicado artículos acerca de la diversidad funcional del grupo de los equinodermos a escala comunitaria, y por otra parte que si bien existen trabajos de diversidad funcional que incluyen a las estrellas y erizos de mar como parte del ensamblaje de los invertebrados, los estudios se enfocan principalmente en su dieta y nivel trófico (Cochrane et al., 2012; De Juan, Thrush, y Demestre, 2007; Hewitt et al., 2008; Villamor y Becerro, 2012). Esta visión es adecuada, pero no refleja la verdadera complejidad del papel ecológico que puede jugar una especie cualquiera en un ecosistema (Bremner et al., 2003). Lo anterior implica que los resultados obtenidos en el presente trabajo son los primeros datos acerca de la diversidad funcional de asteroideos y equinoideos a nivel comunitario, y que por lo tanto no existen estudios específicos con los cuales contrastar los hallazgos encontrados.

Otro detalle que es pertinente aclarar es que para el presente estudio se tomaron en cuenta los datos correspondientes a los meses posteriores al paso del huracán "Odile" (categoría 3 en la escala de Saffir-Simpson) en la región del Golfo de California, ocurrido entre el 10 y el 18 de septiembre de 2014; este meteoro ha sido el más dañino en impactar la zona en los últimos 25 años, afectando a las comunidades bénticas de la costa occidental del Golfo de California. Un estudio reciente (Rojas-Montiel et al., 2015) mostró que el huracán causó un cambio evidente en las comunidades de asteroideos y

equinoideos , y por ello para la tesis se decidió utilizar sólo los datos posteriores a septiembre 2014 para las localidades pertenecientes al Golfo de California. De este modo se tiene una mejor visión del estado actual de la diversidad funcional y la estructura comunitaria del occidente de México.

Durante el trabajo de campo se identificaron 15 especies en total (8 de asteroideos y 7 de equinoideos) que se consideraron como las más representativas de los arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico tropical mexicano. Estos taxa representan únicamente el 19.5% y el 25.9% del total de asteroideos y equinoideos, respectivamente, que habitan la región de análisis (Solís-Marín, Laguarda-Figueras, y Honey-Escandón, 2014); sin embargo la literatura demuestra que ellas han sido históricamente las especies que aparecen con mayor frecuencia en los censos realizados en estos arrecifes (Benítez-Villalobos, Castillo-Lorenzano, y Gonzáles-Espinosa, 2008; González-Medina, Holguín-Quiñones, y Cruz-Agüero, 2006; Herrero-Pérezrul, Reyes-Bonilla, González-Azcárraga, Cintra-Buenrostro, y Rojas-Sierra, 2007; Reyes-Bonilla et al., 2005; Zamorano y Leyte-Morales, 2009). Por último, muchas de las especies que forman parte de los listados de especies de Solís-Marín et al. (2014) residen en fondos blandos o aguas profundas (> 30 m), hábitats que no se tomaron en cuenta para el presente estudio. En resumen, este trabajo es una buena representación de los erizos y estrellas de mar que habitan los arrecifes del Pacífico tropical mexicano.

Las características funcionales consideradas en las Tablas 1 y 2 son principalmente morfológicas, aunque como se puede apreciar en estas mismas tablas, también se incluyeron datos sobre la biología y ecología de las especies de estudio. Esta combinación de rasgos se efectuó porque se desconoce la mayoría de funciones que realizan los equinodermos en los arrecifes del Pacífico mexicano, y porque aunque muchas veces la relación entre morfología y función es compleja (Koehl, 1996), es indudable que por cuestiones adaptativas es confiable emplear este enfoque, tal y como lo hacen los paleontólogos y es de uso común al estudiar otros grupos como los peces arrecifales (Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006; Halpern y Floeter, 2008; Wainwright y Bellwood, 2002). No obstante, es relevante notar que fueron las características morfológicas las que influyeron más en la diferenciación de las especies. Esta conclusión es preliminar ya que por lo poco que se sabe de los taxa puede haber generalizaciones

excesivas, y llama a realizar mayores estudios sobre la historia natural de los organismos de interés para mejorar los resultados de los análisis funcionales.

En otros estudios han utilizado diversas características biológicas para la evaluación de la diversidad funcional de equinodermos (Cochrane et al., 2012; Dimitriadis et al., 2012; Hewitt et al., 2008; Törnroos et al., 2015). Algunas coinciden con las incluidas en el presente trabajo (nivel trófico, alimentación, posición en el hábitat, frecuencia de reproducción), sin embargo muchas otras no se tomaron en cuenta aquí debido a la falta de información que existe acerca de la historia natural de las especies del Pacífico oriental (movilidad, longevidad, tipo de desarrollo) o por no ser consideradas relevantes para la diferenciación de funciones en los grupos de estudio en este caso (habilidad bioturbadora).

4.2 Diversidad funcional por localidad

En el caso de los erizos de mar, algunas investigaciones comunitarias realizadas a escala regional (Guidetti y Dulčić, 2007) y global (Iken et al., 2010) han observado picos en la abundancia y diversidad a bajas latitudes, por lo que por analogía se esperaba encontrar este mismo patrón en relación con la diversidad de funciones en arrecifes del Pacífico mexicano. No obstante, en el presente estudio no se halló tal tendencia, e incluso el análisis estadístico evidenció que el valor más alto del índice de Rao apareció en la localidad situada a mayor latitud (Bahía de los Ángeles), y además que la diversidad funcional fue disminuyendo dentro del Golfo de California hasta alcanzar los menores valores cerca de la entrada, y posteriormente aumentó progresivamente hasta llegar a la localidad ubicada a menor latitud y la segunda más alta en diversidad funcional (Huatulco; Figura 6).

Bahía de los Ángeles, Acapulco, Ixtapa y Huatulco tuvieron la mayor diversidad funcional, y presentaron los mayores valores de riqueza, diversidad, equidad y los índices de diferenciación taxonómica. Esto sugiere que la diversidad funcional de los equinoideos sigue un patrón similar al de la diversidad de especies, lo que confirmaría la hipótesis general de trabajo.

La localidad que mostró la máxima diversidad funcional promedio fue Bahía de los Ángeles, para la cual existen estudios previos sobre su fauna de equinoideos. González-

Azcárraga (2006) señaló que el sitio presentó menor riqueza de especies al compararla con otras localidades más al sur dentro del Golfo de California, y que paralelamente tuvo la mayor densidad poblacional de erizos debido a la presencia y dominancia de *A. stellata*, la cual suele formar grandes agregaciones de organismos en esta localidad, que pueden representar casi el 90% de los organismos censados en un muestreo (Herrero-Pérezrul et al., 2007). Sin embargo, posterior al paso del huracán “Odile”, la cantidad de individuos de *A. stellata* bajó considerablemente (casi a nivel de cero) lo que automáticamente ayudó a homogenizar la abundancia relativa del resto de las especies y por lo tanto generó cifras muy altas no solo en la diversidad funcional, sino también en los indicadores ecológicos (Rojas-Montiel et al., 2015).

Otra diferencia con respecto al mencionado trabajo de González-Azcárraga (2006) fue que aunque en la Figura 6 se observa que la diversidad taxonómica y funcional fueron muy bajas en Cabo San Lucas, la autora citada ubicó a esa localidad como la más alta en riqueza, diversidad (H') y uniformidad (J') dentro del Golfo de California. La causa de esta discrepancia es que Cabo San Lucas fue la localidad que sufrió mayor impacto debido al huracán, disminuyendo la densidad de los equinoideos en general en un 90% (Rojas-Montiel et al., 2015), y paralelamente afectando tanto a la estructura como a la función de los erizos en el sitio.

Por otra parte, el arrecife de Cabo Pulmo presentó una diversidad funcional significativamente inferior al resto de localidades. En el sitio se presentaron seis de las siete especies de estudio, sin embargo todas en densidades muy bajas. La especie dominante fue *E. thoursii* con una densidad de 0.03 ind/m^2 , un orden de magnitud mayor que el resto ($<0.01 \text{ ind/m}^2$). Debido a que el índice de entropía cuadrática de Rao toma en cuenta no sólo las especies que están presentes sino también su abundancia o densidad, es sensible a este tipo de situaciones, lo que dio como resultado bajos valores. Las densidades tan reducidas en esta localidad se deben a la gran cantidad de peces depredadores de las familias Labridae, Balistidae, Haemulidae y Diodontidae que ha resultado que en el parque nacional no se permite la pesca comercial (Alvarez-Filip, Reyes-Bonilla, y Calderon-Aguilera, 2006; Fernández-Rivera Melo, 2007). La correlación negativa entre la abundancia de peces de dichas familias y la abundancia de erizos ya había sido demostrada previamente (González-Azcárraga, 2006).

Cambiando de taxón, en el caso de los asteroideos, claramente se observó como las localidades del Golfo de California presentan una diversidad funcional muy superior al resto, con excepción de Cabo Pulmo y Cabo San Lucas (Figura 7).

Loreto y San Pedro Nolasco presentaron la máxima diversidad funcional según el análisis estadístico. A pesar de que las densidades de estrellas fueron bajas para estas localidades (<0.1 ind/m² en la mayoría de los casos), ahí se presentaron un alto número de especies (8 de 8 en el caso de Loreto y 6 de 8 en San Pedro Nolasco). La gran riqueza debe ser la causa por la que el índice de Rao dio valores tan altos, pues de ese modo aparecen todas o la mayoría de las características funcionales incluidas en el estudio. Holguín-Quiñones, Wright-López, y Solís-Marín (2000) y Reyes-Bonilla et al. (2005) mencionan que la alta riqueza de asteroideos en arrecifes de Loreto se debe probablemente a la gran variedad de tipos de fondo que existen en la bahía (granito, roca volcánica, parches coralinos), así como a la alta productividad local como resultado de aportes fluviales en verano, surgencias en invierno, y al aporte continuo de nutrientes de manglares y marismas de la zona costera adyacente (Millán-Núñez y Lara-Lara, 1995; Morgan y Cowles, 1997).

Regresando al patrón general de diversidad ecológica encontrado para los asteroideos (Figura 7), puede decirse que de entrada, la abundancia y riqueza de este grupo en áreas rocosas del Golfo de California es mayor en comparación a la de sitios análogos del Pacífico tropical mexicano, y esto ha sido demostrado previamente en la literatura (Luna-Salguero, 2010; Reyes-Bonilla et al., 2005); como resultado, también hay mayor diversidad funcional en el golfo. Esto puede tener que ver con el hecho que al ser una zona de alto endemismo (Roberts et al., 2002) y que además recibe especies inmigrantes del Pacífico central (Brusca et al., 2005), el Mar de Cortés alberga especies que no se encuentran en ningún otro lugar del Pacífico mexicano, como el caso de *Acanthaster planci* y *Heliaster kubiniji*, las cuales pueden ser las portadoras de rasgos funcionales característicos y distintivos que no se encuentran en las demás regiones y por ello aumentan la diversidad funcional de esta zona. El papel de estas especies “raras”, es decir, aquellas que tienen un rango de distribución restringido y/o baja abundancia, ha mostrado ser mucho más importante de lo que se pensaba, incluso en ecosistemas altamente diversos, debido a su función en el mantenimiento y estabilidad del ecosistema

(Ellingsen, Hewitt, y Thrush, 2007; Mouillot et al., 2013), lo cual es una razón para priorizar su conservación en zonas arrecifales.

Las únicas excepciones de la alta diversidad funcional de asteroideos en el Golfo de California fueron Cabo Pulmo y Cabo San Lucas. En el caso de Cabo Pulmo ocurre lo mismo que en el caso de los equinoideos: la alta abundancia de depredadores tope disminuyen considerablemente las poblaciones de estos organismos (Alvarez-Filip et al., 2006; Fernández-Rivera Melo, 2007). Por otro lado, Luna-Salguero (2010) encontró que Los Cabos fue la localidad con segundo lugar en abundancia en el Golfo de California y con una riqueza promedio cercana a dos especies por transecto, lo que difiere drásticamente con lo encontrado en el presente estudio, ya que esa es la localidad que se vio mayormente afectada por el paso del huracán “Odile”, lo que dio lugar a una disminución importante no sólo en todos los índices de estructura comunitaria sino también en su diversidad funcional (Rojas-Montiel et al., 2015). El impacto negativo de este ciclón es posiblemente la causa de las diferencias que se encontraron entre este trabajo y los previamente realizados.

Finalmente, Acapulco fue la única localidad que no presentó ningún asteroideo durante el muestreo. Esta localidad ha sido fuertemente impactada por el turismo durante años, ya que es el centro turístico más grande e importante del Pacífico mexicano. El uso humano excesivo ha tenido un impacto negativo en el ambiente debido al crecimiento desmedido de la infraestructura turística, y ello debe afectar directamente la condición de las estrellas de mar; además ellas son extraídas para venderlas como recuerdo, cosa que baja aún más su densidad poblacional (López-Pérez et al., 2012; Zamorano y Leyte-Morales, 2009).

Para terminar la sección es interesante anotar que aún no está claro hasta qué punto los componentes no taxonómicos de la biodiversidad (como por ejemplo la diversidad funcional) presentan gradientes latitudinales similares a aquellos que presenta la riqueza de especies (Stevens, Cox, Strauss, y Willig, 2003). Sin embargo, podemos concluir que al menos en el caso de erizos y estrellas de mar en el Pacífico mexicano estudiados en el presente trabajo, la diversidad funcional sigue un patrón latitudinal similar al de la riqueza y diversidad de especies. Resultados similares se han encontrado para peces, en donde la riqueza y diversidad de especies muestran una relación positiva

con la diversidad funcional (Micheli y Halpern, 2005), lo que sugiere que pequeños cambios en la diversidad de especies pueden tener impactos significativos en la diversidad funcional y posiblemente en el funcionamiento del ecosistema dentro de la comunidad.

4.3 Diversidad funcional y nivel de protección

Se han realizado diversos trabajos en los cuales se evalúa el desempeño de diferentes áreas naturales protegidas marinas comparando su diversidad, densidad y/o biomasa de especies en relación con la de áreas de uso libre (Guidetti y Sala, 2007), e incluso en algunos casos, se hace una aproximación a una evaluación de los efectos de la protección en la diversidad funcional (Guilhaumon et al., 2015; Micheli y Halpern, 2005; Villamor y Becerro, 2012). Sin embargo, estudios como el presente que evalúan paralelamente el nivel de efectividad de las áreas protegidas y la diversidad funcional, siguen siendo escasos. Adicionalmente este trabajo tomó en cuenta diferentes niveles de dicha protección, lo que permitió una interpretación más completa de los efectos del establecimiento de las diferentes ANPs, y de su habilidad para conservar las funciones del ecosistema local.

Respecto a los equinoideos, en la tesis se encontró mayor diversidad funcional en los sitios con protección nivel 2, que aquí se consideran como de protección intermedia porque las zonas de estudio solo presentaron tres niveles del estimador (0, 2, 3). Estos resultados pueden ser explicados con base en la hipótesis del disturbio intermedio planteada por Connell (1978) la cual sugiere que el mayor número de especies (riqueza) se alcanzará a niveles intermedios de frecuencia e intensidad de disturbios naturales, y que la riqueza será menor si el disturbio es demasiado frecuente o intenso, o por el contrario, tiende a ser inexistente. Así, las zonas arrecifales no protegidas del Pacífico mexicano, que presentan un mayor grado de disturbio (por ejemplo, alteración del hábitat, mayor impacto de actividades antropogénicas), sufren afectaciones en su composición y estructura que impactan la diversidad funcional (Villéger et al., 2010). Por otro lado, las zonas con nivel de alta protección (nivel 3) son aquellas que al presentar un hábitat mejor conservado y con limitado impacto de actividades antropogénicas como la pesca, presentan también un mayor número de depredadores, lo que como se indicó, disminuye el número de erizos (Friedlander y DeMartini, 2002; Pace, Cole, Carpenter, y Kitchell,

1999; Pinnegar et al., 2000). Finalmente, las zonas con nivel 2, que presentan protección adecuada pero donde existe pesca y otras acciones que perturban relativamente el medio, presentarán condiciones tales que favorecerán la diversidad taxonómica y de funciones de los erizos. Éstas tendrán un hábitat mejor conservado que aquellas no protegidas, pero al continuar permitiendo la pesca o tener poco tiempo decretadas como ANPs, las densidades de peces aún no se han recuperado, lo que reduce el control de los erizos de mar por parte de los depredadores (top-down o de arriba hacia abajo; Guidetti y Sala, 2007).

Es relevante indicar que en el caso de los equinoideos, el efecto de la protección ya ha sido abordado por varios estudios y en la mayoría se ha encontrado una disminución en la abundancia, densidad y biomasa de los erizos de mar en arrecifes protegidos (Carreiro-Silva y McClanahan, 2001; McClanahan y Muthiga, 1988). Existen excepciones a esa regla, como sitios donde pueden encontrarse altas densidades de erizos dentro de las reservas (Sala et al., 1998), pero los trabajos se condujeron en zonas templadas como el Mar Mediterráneo, donde además el daño previo al establecimiento de las ANPs fue importante. Esta situación lleva a considerar otros factores importantes que podrían afectar la diversidad ecológica y funcional de los erizos como la localización geográfica, la disponibilidad de refugio, pulsos de reclutamiento, o la depredación de equinoideos juveniles por parte de depredadores como invertebrados o peces pequeños, que regulan las poblaciones de erizos (Guidetti y Sala, 2007; Hereu, Zabala, Linares, y Sala, 2004; Sala et al., 1998).

Un primer acercamiento al efecto que tiene el nivel de protección en los equinoideos en el Pacífico tropical mexicano fue el trabajo de Ramírez-Ortiz (2010), en el cual clasificó a sus localidades de estudio como áreas de protección estricta, de protección intermedia y áreas no protegidas. En dicho trabajo se logró observar sólo un ligero efecto de la protección manifestado en la abundancia, la riqueza y la presencia de especies típicas para cada nivel de protección; también se denotó que las áreas con protección estricta presentan menores abundancias de erizos de mar, lo que coincide con los resultados de esta tesis. La conclusión general es que el cierre a la pesca ha traído un aumento notable en las poblaciones de peces depredadores, y al mismo tiempo intensa mortalidad de los erizos. En estas condiciones, el enfoque de las ANPs de

proteger solo el segmento de depredadores superiores, ha sido también responsable de disminuir la diversidad funcional, reduciendo el conjunto de rasgos funcionales a excepción de aquellos que resulten ventajosos para evitar la depredación. Aquí se sugiere que futuros esfuerzos de conservación se hagan bajo una perspectiva más amplia y busquen preservar también la diversidad de rasgos funcionales (además de la riqueza o abundancia de especies), para de ese modo mantener de manera adecuada todos los componentes de la biodiversidad, y por tanto el funcionamiento y los procesos del ecosistema en su conjunto (Guilhaumon et al., 2015).

En el caso de los asteroideos, por otra parte, los sitios con nivel de protección 3 fueron aquellos que presentaron una diversidad funcional mayor (Figura 9). No obstante, únicamente los niveles de protección 2 y 3 mostraron ser significativamente diferentes entre sí. Esto parece indicar que un mayor nivel de protección dentro de las ANPs sí parece tener un efecto en la diversidad funcional; sin embargo los valores de ésta son semejantes en los extremos de la escala de conservación, lo cual parece ser contradictorio.

Una explicación posible es la siguiente: un estudio de Rife, Erisman, Sanchez, y Aburto-Oropeza (2013), muestra la falta de eficiencia de varias de las ANPs del Golfo de California, en especial aquellas donde hay limitada aplicación de leyes, probablemente derivada de un bajo presupuesto recibido, a la falta de coordinación entre dichas dependencias ligadas al manejo del área, y al poco involucramiento por parte de las comunidades pesqueras; esas zonas son los llamados “parques de papel”. Adicionalmente, en algunas de ellas el tamaño de la zona núcleo no es lo suficientemente grande como para permitir la recuperación de los organismos (Rife, Erisman, et al., 2013; Rife, Aburto-Oropeza, et al., 2013). Se ha denotado que en áreas con esas características, los usuarios concentran sus actividades en las zonas núcleo, de manera que magnifican los daños al compararlos con zonas abiertas, donde el esfuerzo se dispersa más (Reyes-Bonilla et al., en prep.). Como consecuencia, el estado del sistema es menos adecuado en esas áreas (como Huatulco o Bahía de los Ángeles, que en este trabajo aparecen con valores de 2), que en las muy bien manejadas (nivel 3), o en el resto de la costa (nivel 0).

Para concluir la sección, puede decirse que la mejora de la calidad de administración de un ANP muestra tener un efecto positivo en la diversidad funcional, lo cual remarca su valía como instrumento de conservación. Sería necesario implementar más de estas características en las ANPs en un futuro para que realmente exista una protección idónea de sus rasgos funcionales. Finalmente, un diseño experimental adecuado para evaluar la efectividad de la protección de las ANPs debe incluir también comparaciones entre la abundancia y diversidad de especies antes y después del establecimiento de la misma. Es difícil saber el efecto real de la protección en las comunidades de organismos cuando no se tienen datos de las condiciones iniciales para comparar (líneas base; Edgar et al., 2004), como ocurre en este caso. Esta observación hace ver la importancia de los estudios descriptivos y básicos, sobre todo en áreas de valor para la biodiversidad que han sido reconocidas, pero no están siendo manejadas.

4.4 Relación entre diversidad funcional e índices de estructura comunitaria

Es frecuente la utilización de índices de estructura comunitaria, como por ejemplo la riqueza, como sustitutos de las propiedades funcionales, ya que comúnmente se asume que cambios en la diversidad de especies conllevan cambios en la diversidad funcional (Naeem, 2002; Sandin y Solimini, 2009). Sin embargo el grado en el que estas dos diversidades están relacionadas es desconocido para la mayoría de los ecosistemas (Naeem, 2002) e incluso en ocasiones cambios en la estructura de las comunidades pueden ocurrir sin que se detecten cambios en la función y viceversa (Sandin y Solimini, 2009).

En el presente estudio, al comparar el coeficiente de correlación de los diferentes índices de estructura comunitaria con el índice de entropía cuadrática de Rao, se encontró que el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') es aquel que presentó mayor correlación en ambos grupos de estudio (Tabla 10 y Tabla 11). Además de esto, H' sigue la misma tendencia latitudinal que el índice de Rao (Figura 10c y Figura 11c) por lo que se puede concluir que la diversidad ecológica es un buen indicador de la funcional para ambos grupos analizados.

Esta alta correlación entre el índice de Rao y H' ya había sido encontrada en estudios anteriores para macroinvertebrados bentónicos en la costa oeste de Irlanda

(Culhane, Briers, Tett, y Fernandes, 2014). Los autores muestran que a pesar de que el índice de Rao se calculó para cada rasgo biológico (19 rasgos con distintas modalidades cada uno) y después se obtuvo un promedio, se encontró un coeficiente de correlación no paramétrica de Spearman de 0.86 de dicho valor promedio con H' , superando a la calculada para con la riqueza (S) y el índice de distintividad taxonómica (Δ^*). Esto corrobora lo planteado por Margalef (1977) quien menciona que H' expresa la diversidad como una función del número de relaciones que pueden construirse entre determinadas clases de elementos. Así, la teoría indica que una mayor diversidad se traduce inmediatamente en más tipos de relaciones de alimentación, parasitismo, simbiosis y otras posibles interacciones y por ende también en un mayor número de funciones.

El fuerte acoplamiento que muestran la diversidad funcional y la riqueza de especies (Figura 12 y Figura 13), que se ha visto en otros estudios también (Culhane et al., 2014; Micheli y Halpern, 2005), indica que conforme aumenta el número de taxa a escala local, así sube la cantidad de funciones que realizan. Esta situación indica que en el caso de este estudio no parece haber redundancia ecológica (funcional) notable, y de ahí se deduce que las comunidades arrecifales analizadas pueden estar moldeadas por partición de recursos entre las especies componentes, que tienen relativamente poco traslape en sus características funcionales (Micheli y Halpern, 2005). Esta baja competencia resultante de la partición de recursos ha sido mencionada en estudios previos, tanto para asteroideos como para equinoideos (Reyes-Bonilla et al., 2005; Rojero León, 2011).

Una relación positiva entre la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema sugeriría que la medición de las propiedades funcionales podría ser innecesaria para el monitoreo de la salud del ambiente (Culhane et al., 2014). Sin embargo, estudios han encontrado que ni la estructura ni la función por sí solas pueden detectar cambios en general debido a la gran variedad de fuentes de disturbio antropogénico; no obstante, en general, la función respondía mejor al estrés (Sandin y Solimini, 2009).

En el caso de los erizos y estrellas de mar de arrecifes del Pacífico mexicano, a pesar de que la gráfica del índice Rao y H' parece seguir una tendencia lineal (Figura 12d y Figura 13d), los datos no cumplen los supuestos de normalidad y por tanto no se puede usar ese modelo con fines predictivos. Además, aunque muestren la misma tendencia, la

forma de la relación no está clara y por tanto debe tomarse H' con cautela si se busca un indicador proximal de la diversidad funcional.

A pesar de lo anterior, y considerando que la conservación es una disciplina basada en el uso de las herramientas disponibles (aunque no sean las ideales; Devictor et al., 2010; Guareschi, Bilton, Velasco, Millán, y Abellán, 2015; Martín-López, Montes, Ramírez, y Benayas, 2009), el establecer la fuerza y la forma de la relación entre la diversidad taxonómica y funcional tiene importantes aplicaciones para predecir las consecuencias de los disturbios y las intervenciones de manejo en el funcionamiento de los ecosistemas marinos. Una redundancia ecológica baja implica que las características funcionales se pierden rápidamente de un sistema conforme disminuye la diversidad (Micheli y Halpern, 2005). Así el conocer que H' tanto en equinoideos como en asteroideos se comporta de manera similar y está altamente correlacionada con la diversidad funcional de los arrecifes del Pacífico mexicano, provee una herramienta útil para el manejo de las áreas naturales protegidas, y la evaluación de impactos en sitios fuera de ellas. En caso de no tener los datos morfométricos ni las características biológicas de las especies para examinar la diversidad funcional, se podrá calcular H' con los datos de abundancia con el fin de tener una idea del indicador de Rao de dichas zonas. Esto refuerza el papel de H' como un buen indicador ecológico para la evaluación de la salud del ecosistema.

4.5 Consideraciones generales para ambos grupos taxonómicos y recomendaciones

Al realizar este tipo de investigaciones en las cuales se utilizan distintas características biológicas y ecológicas de los organismos, es evidente la falta de información que existe acerca de la historia natural de las especies del Pacífico mexicano. Para lograr una mayor precisión de los resultados en trabajos similares que se realicen en el futuro, sería indispensable contar con una mayor cantidad de trabajos acerca de la ecología poblacional, comportamiento, reproducción y desarrollo de las especies que habitan en esta zona, cuya escasez para este estudio representó una limitante. Asimismo, en este trabajo resulta evidente el efecto que tuvo el huracán "Odile" en su paso por el Golfo de California el cual ocasionó una condición atípica y particular para esta región.

Al cuantificar la diversidad funcional en las diferentes localidades de estudio, se encontró un patrón latitudinal diferente para equinoideos y asteroideos, tal como se esperaba. Sin embargo, este patrón no coincide exactamente con el planteado en la hipótesis del trabajo. Lo anterior podría explicarse, siguiendo a Iken, et al. (2010), por la probabilidad de que los diferentes grupos de equinodermos respondan de manera diferente a los controladores ambientales, lo que contribuye a sus diferentes patrones a lo largo del gradiente longitudinal. Los autores señalan también que la identidad de los controladores a gran escala de la biodiversidad marina no está bien explorada por lo cual, aunque la latitud está muchas veces fuertemente correlacionada, ésta no siempre es consistente y predecible, por lo que probablemente se trate de un sustituto de otros mecanismos subyacentes (Iken et al., 2010).

Por otra parte es necesario tomar en cuenta que muchas de las especies del presente estudio habitan en grietas o escondites en los arrecifes para evitar la depredación, lo cual dificulta su detección al momento de realizar los censos lo cual posiblemente esté ocasionando una subestimación de su densidad.

5. Conclusiones

- Se identificaron 15 especies (7 de equinoideos y 8 de asteroideos) como aquellas con mayor presencia en el sistema arrecifal del Pacífico mexicano.
- Dentro de las características funcionales empleadas en el presente estudio, las características morfológicas fueron aquellas que influyeron más en la diferenciación de las especies, lo que resalta la relación entre la forma y la función de los organismos.
- Los asteroideos y equinoideos presentaron un patrón latitudinal diferente en su diversidad funcional: para los equinoideos se encontraron picos de diversidad funcional tanto en la localidad situada a mayor latitud (Bahía de los Ángeles) como en la situada a menor latitud (Huatulco), mientras que para los asteroideos se observó que las localidades del Golfo de California presentan una diversidad funcional muy superior al resto, con excepción de Cabo Pulmo y Cabo San Lucas.
- Se encontraron tres niveles de protección diferentes en las localidades de estudio: nivel 0 (sin protección), nivel 2 y nivel 3. Dichos niveles de protección, a pesar de ser intermedios, mostraron tener un efecto significativo en la diversidad funcional tanto de equinoideos como de asteroideos.
- Los equinoideos presentaron una mayor diversidad funcional en las ANPs con nivel de protección 2. Esto se relaciona con la hipótesis del disturbio intermedio: las zonas arrecifales no protegidas (nivel 0) del Pacífico mexicano presentan un mayor grado de disturbio que afecta a la diversidad funcional, mientras que las zonas con nivel de alta protección (nivel 3) son aquellas que al presentar un hábitat mejor conservado y con limitado impacto de actividades antropogénicas presentan un mayor número de depredadores, que disminuyen el número de erizos.
- Los asteroideos presentaron una mayor diversidad funcional en los sitios con nivel de protección 3, sin embargo únicamente los niveles de protección 2 y 3 mostraron ser significativamente diferentes entre sí. Esto posiblemente se deba a la falta de eficiencia de varias de las ANPs del Golfo de California (“parques de papel”).
- Los índices de estructura comunitaria (riqueza, diversidad de Shannon-Wiener, equidad de Pielou, distintividad taxonómica) y el índice de diversidad funcional (índice de entropía cuadrática de Rao) tuvieron un comportamiento latitudinal

similar y además todos los índices de estructura comunitaria presentaron una correlación significativa y alta ($p > 0.30$, $p < 0.05$) con el índice de entropía cuadrática de Rao.

- El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') fue aquel que presentó un mayor valor de correlación con el índice de diversidad funcional tanto en equinoideos como en asteroideos, y además ambos índices muestran la misma tendencia latitudinal. Esto indica que en el caso de este estudio no parece haber redundancia funcional notable y refuerza el papel de H' como un buen indicador ecológico para la evaluación del estado del ecosistema.

6. Listas de referencias bibliográficas

- Aguilar-Medrano, R., and Calderon-Aguilera, L. E. (2015). Redundancy and diversity of functional reef fish groups of the Mexican Eastern Pacific. *Marine Ecology*, doi:10.1111/maec.12253
- Airoldi, L., and Cinelli, F. (1997). Effects of sedimentation on subtidal macroalgal assemblages: an experimental study from a mediterranean rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 215(2), 269–288. doi:10.1016/S0022-0981(96)02770-0
- Alva-Basurto, J. C., and Arias-González, J. E. (2014). Modelling the effects of climate change on a Caribbean coral reef food web. *Ecological Modelling*, 289, 1–14. doi:10.1016/j.ecolmodel.2014.06.014
- Álvarez-Borrego, S. (2010). Physical, chemical, and biological oceanography of the Gulf of California. In R. C. Brusca (Ed.), *The Gulf of California: biodiversity and conservation* (pp. 24–48). Arizona: University Arizona Press.
- Alvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., and Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports*, 3, 3486. doi:10.1038/srep03486
- Alvarez-Filip, L., Dulvy, N. K., Côté, I. M., Watkinson, A. R., and Gill, J. A. (2011). Coral identity underpins architectural complexity on Caribbean reefs. *Ecological Applications*, 21(6), 2223–2231. doi:10.1890/10-1563.1
- Alvarez-Filip, L., and Reyes-Bonilla, H. (2006). Comparison of community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, western Mexico between 1987 and 2003. In *Proceeding of the 10th International Coral Reef Symposium* (pp. 216–225). Okinawa, Japan.
- Alvarez-Filip, L., Reyes-Bonilla, H., and Calderon-Aguilera, L. E. (2006). Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Marine Ecology*, 27(3), 253–262. doi:10.1111/j.1439-0485.2006.00108.x
- Alvarez-Hernández, J. H. (2003). *Trophic Model of a Fringing Coral Reef in the Southern Mexican Caribbean*. *Fisheries Centre Research Reports* (Vol. 11). Fisheries Centre, University of British Columbia.
- Arias-González, J. E., Nuñez-Lara, E., González-Salas, C., and Galzin, R. (2004). Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. *Ecological Modelling*, 172(2-4), 197–212. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.09.007
- Arreguín-Sánchez, F., Arcos, E., and Chávez, E. A. (2002). Flows of biomass and structure in an exploited benthic ecosystem in the gulf of California, Mexico. *Ecological Modelling*, 156(2-3), 167–183. doi:10.1016/S0304-3800(02)00159-X

- Arvizu-Martinez, J. (1987). Fisheries activities in the Gulf of California, Mexico. *CalCOFI Report*, 28, 32–36.
- Bak, R. M. . (1994). Sea urchin bioerosion on coral reefs: place in the carbonate budget and relevant variables. *Coral Reefs*, 13, 99–103. doi:10.1007/978-1-4020-8460-7_2
- Barjau-González, E., Rodríguez-Romero, J., Galván-Magaña, F., and López-Martínez, J. (2012). Changes in the taxonomic diversity of the reef fish community of San José Island, Gulf of California, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 21(14), 3543–3554. doi:10.1007/s10531-012-0378-z
- Bellwood, D. R., Hoey, A. S., and 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., and Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994), 827–33. doi:10.1038/nature02691
- Benítez-Villalobos, F., Castillo-Lorenzano, E., y Gonzáles-Espinosa, G. S. (2008). Listado taxonómico de los equinodermos (Echinodermata: Asteroidea y Echinoidea) de la costa de Oaxaca en el Pacífico sur mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 56(3), 75–81.
- Bevilacqua, S., Frascchetti, S., Musco, L., Guarnieri, G., and Terlizzi, A. (2011). Low sensitiveness of taxonomic distinctness indices to human impacts: Evidences across marine benthic organisms and habitat types. *Ecological Indicators*, 11(2), 448–455. doi:10.1016/j.ecolind.2010.06.016
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 533–540.
- Bremner, J. (2008). Species' traits and ecological functioning in marine conservation and management. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1-2), 37–47. doi:10.1016/j.jembe.2008.07.007
- Bremner, J., Rogers, S., and Frid, C. (2003). Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series*, 254, 11–25.
- Brusca, R. C., Findley, L. T., Hastings, P. A., Hendrickx, M. E., Torre Cosio, J., and van der Heiden, A. M. (2005). Macrofaunal diversity in the Gulf of California. In J. L. E. Cartron, G. Ceballos, and R. S. Felger (Eds.), *Biodiversity, ecosystems, and conservation in Northern Mexico* (pp. 179–202). Oxford University Press: New York.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., and Mirotnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x

- Carpenter, R. C. (1985). Sea Urchin Mass-Mortality: Effects on Reef Algal Abundance, Species Composition, and Metabolism and Other Coral Reef Herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85, 53–60.
- Carpenter, R. C. (1988). Mass mortality of a Caribbean sea urchin: Immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 85(2), 511–514.
- Carpenter, R. C. (1990). Mass mortality of *Diadema antillarum* I. Long term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Marine Biology*, 104, 64–77.
- Carpenter, R. C. (1997). Invertebrate predators and grazers. In C. Birkeland (Ed.), *Life and death of coral reefs* (pp. 198–229). New York, NY: Chapman and Hall.
- Carreiro-Silva, M., and McClanahan, T. R. (2001). Echinoid bioerosion and herbivory on Kenyan coral reefs: The role of protection from fishing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 262(2), 133–153.
- Caso, M. E. (1974). Contribución al estudio de los equinodios de México. El género *Tripneustes agassiz* Morfología y ecología de *Tripneustes ventricosus* (Lamarck). *Anales Del Centro de Ciencias Del Mar Y Limnología*.
- Caso, M. E. (1977). Órdenes Cidarioidea y Aulodonta. *Publicaciones Especiales Instituto De Ciencias Del Mar Y Limnología*, 83.
- Caso, M. E. (1978). Los equinoideos del Pacífico Mexicano; Parte segunda. Ordenes Stiriadonta y Camarodonta. *Anales Del Centro de Ciencias Del Mar Y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México Publicaciones Especiales. R
- Champely, S., and Chessel, D. (2002). Measuring biological diversity using Euclidean metrics. *Environmental and Ecological Statistics*, 9(2), 167–177. doi:10.1023/A:1015170104476
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., and Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405(6783), 234–242.
- Charvet, S., Kosmala, A., and Statzner, B. (1998). Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: perspectives for a general tool in stream management. *Archiv Für Hydrobiologie*, 142(4), 415–432.
- Clark, A. M., and Downey, M. E. (1992). *Starfishes of the Atlantic* (Vol. 3). Chapman and Hall.

- Clarke, K. R., and Warwick, R. M. (1998). A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35(4), 523–531. doi:10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x
- Clarke, K. R., and Warwick, R. M. (2001). A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series*, 216, 265–278.
- Cochrane, S. K. J., Pearson, T. H., Greenacre, M., Costelloe, J., Ellingsen, I. H., Dahle, S., and Gulliksen, B. (2012). Benthic fauna and functional traits along a Polar Front transect in the Barents Sea – Advancing tools for ecosystem-scale assessments. *Journal of Marine Systems*, 94, 204–217. doi:10.1016/j.jmarsys.2011.12.001
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310.
- Cooper, K. M., Barrio Froján, C. R. S., Defew, E., Curtis, M., Fleddum, A., Brooks, L., and Paterson, D. M. (2008). Assessment of ecosystem function following marine aggregated dredging. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 366(1-2), 82–91. doi:10.1016/j.jembe.2008.07.011
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., and Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335. doi:10.1071/BT02124
- Crain, C. M., Kroeker, K., and Halpern, B. S. (2008). Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*, 11(12), 1304–15. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01253.x
- Culhane, F. E., Briers, R. A., Tett, P., and Fernandes, T. F. (2014). Structural and functional indices show similar performance in marine ecosystem quality assessment. *Ecological Indicators*, 43, 271–280. doi:10.1016/j.ecolind.2014.03.009
- Darling, E. S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T. A., McClanahan, T. R., and Côté, I. M. (2012). Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecology Letters*, 15(12), 1378–1386. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x
- De Juan, S., Thrush, S. F., and Demestre, M. (2007). Functional changes as indicators of trawling disturbance on a benthic community located in a fishing ground (NW Mediterranean Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 334, 117–129.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., and Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13(8), 1030–40. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x

- Díaz, S., and Cabido, M. (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), 646–655.
- Dimitriadis, C., Evagelopoulos, A., and Koutsoubas, D. (2012). Functional diversity and redundancy of soft bottom communities in brackish waters areas: Local vs regional effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 426-427, 53–59. doi:10.1016/j.jembe.2012.05.016
- 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., Bustamante, R. H., Fariña, J. M., Calvopiña, M., Martínez, C., and Toral-Granda, M. V. (2004). Bias in evaluating the effects of marine protected areas: the importance of baseline data for the Galapagos Marine Reserve. *Environmental Conservation*, 31(3), 212–218. doi:10.1017/S0376892904001584
- Edgar, G. J., Stuart-Smith, R. D., Willis, T. J., Kininmonth, S., Baker, S. C., Banks, S., Barrett, N. S., Becerro, M. A., Bernard, A. T. F., Berkhout, J., Buxton, C. D., Campbell, S. J., Cooper, A. T., Davey, M., Edgar, S. C., Försterra, G., Galván, D. E., Irigoyen, A. J., Kushner, D. J., Moura, R., Parnell, P. E., Shears, N.T., Soler, G., Strain, E. M. A, and Thomson, R. J. (2014). Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506(7487), 216–20. doi:10.1038/nature13022
- Ellingsen, K. E., Hewitt, J. E., and Thrush, S. F. (2007). Rare species, habitat diversity and functional redundancy in marine benthos. *Journal of Sea Research*, 58(4), 291–301. doi:10.1016/j.seares.2007.10.001
- 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. 84 p.
- Fonseca, C. R., and Ganade, G. (2001). Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*, 89(1), 118–125. doi:10.1046/j.1365-2745.2001.00528.x
- Friedlander, A. M., and DeMartini, E. E. (2002). Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine Ecology Progress Series*, 230(253), e264.
- Geers, T. M., Pikitch, E. K., and Frisk, M. G. (2014). An original model of the northern Gulf of Mexico using Ecopath with Ecosim and its implications for the effects of fishing on ecosystem structure and maturity. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. doi:10.1016/j.dsr2.2014.01.009

- Glynn, P. W., and Enochs, I. C. (2011). Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. In Z. Dubinsky and N. Stambler (Eds.), *Coral reefs: an ecosystem in transition* (pp. 273–325). Springer.
- González-Azcárraga, A. (2006). *Estructura De Las Asociaciones De Erizos De Mar (Echinoidea : Regularia) En Arrecifes Rocosos Del Oeste Del Golfo De California , México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 58 p.
- González-Medina, F. J., Holguín-Quiñones, O. E., y De la Cruz-Agüero, G. (2006). Variación espaciotemporal de algunos macroinvertebrados (Gastropoda, Bivalvia y Echinodermata) de fondos someros del Archipiélago Espíritu Santo, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas*, 32(1A), 33–44.
- Guareschi, S., Bilton, D. T., Velasco, J., Millán, A., and Abellán, P. (2015). How well do protected area networks support taxonomic and functional diversity in non-target taxa? The case of Iberian freshwaters. *Biological Conservation*, 187, 134–144. doi:10.1016/j.biocon.2015.04.018
- Guidetti, P., and Dulčić, J. (2007). Relationships among predatory fish, sea urchins and barrens in Mediterranean rocky reefs across a latitudinal gradient. *Marine Environmental Research*, 63(2), 168–84. doi:10.1016/j.marenvres.2006.08.002
- Guidetti, P., and Sala, E. (2007). Community-wide effects of marine reserves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 335, 43–56.
- Guilhaumon, F., Albouy, C., Claudet, J., Velez, L., Ben Rais Lasram, F., Tomasini, J.-A., Douzery, J. P., Meynard, C. N., Mouquet, N., Troussellier, M., Araújo, M. B., and Mouillot, D. (2015). Representing taxonomic, phylogenetic and functional diversity: new challenges for Mediterranean marine-protected areas. *Diversity and Distributions*, 21(2), 175–187. doi:10.1111/ddi.12280
- Halpern, B. S., and Floeter, S. (2008). Functional diversity responses to changing species richness in reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 364, 147–156. doi:10.3354/meps07553
- Halpern, B. S., Selkoe, K. A., Micheli, F., and Kappel, C. V. (2007). Evaluating and ranking the vulnerability of global marine ecosystems to anthropogenic threats. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 21(5), 1301–15. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00752.x
- Heino, J. (2008). Patterns of functional biodiversity and function-environment relationships in lake littoral macroinvertebrates. *Limnology and Oceanography*, 53(4), 1446.
- Hendrickx, M. E. (2012). Operaciones oceanográficas en aguas profundas: los retos del pasado, del presente y del proyecto TALUD en el Pacífico mexicano (1989-2009). In P. Zamorano, M. E. Hendrickx, and M. Caso Chávez (Eds.), *Biodiversidad y comunidades del talud continental del Pacífico mexicano* (pp. 23–104). México: Instituto Nacional de Ecología.

- Hereu, B., Zabala, M., Linares, C., and Sala, E. (2004). Temporal and spatial variability in settlement of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in the NW Mediterranean. *Marine Biology*, 144(5), 1011–1018. doi:10.1007/s00227-003-1266-6
- Herrera-Escalante, T., López-Pérez, R. A., and Leyte-Morales, G. E. (2005). Bioerosion caused by the sea urchin *Diadema mexicanum* (Echinodermata: Echinoidea) at Bahías de Huatulco, Western Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 53(3), 263–273.
- Herrero-Pérezrul, M. D., Reyes-Bonilla, H., González-Azcárraga, A., Cintra-Buenrostro, C. E., y Rojas-Sierra, A. (2007). Equinodermos. In G. D. Danemann and E. Ezcurra (Eds.), *Bahía de los Angeles: Recursos Naturales y Comunidad, línea Base* (pp. 339–357). México, D.F.: Instituto Nacional de Ecología.
- Hewitt, J. E., Thrush, S. F., and Dayton, P. D. (2008). Habitat variation, species diversity and ecological functioning in a marine system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1-2), 116–122. doi:10.1016/j.jembe.2008.07.016
- Hillebrand, H. (2003). Opposing effects of grazing and nutrients on diversity. *Oikos*, 100(3), 592–600. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12045.x
- Holguín-Quiñones, O., Wright-López, H., y Solís-Marín, F. A. (2000). Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea en fondos someros de la Bahía de Loreto, Baja California Sur, México. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 48(4), 749–757.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. and Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(July 2004), 3–35.
- Hughes, T. P., Baird, A., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., Lough, J. M., Marshall, P., Nyström, M., Palumbi, S. R., Pandolfi, P. M., Rose, B., and Roughgarden, J. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301(5635), 929–933. doi:10.1126/science.1085046
- Hughes, T. P., Reed, D. C., and Boyle, M.-J. (1987). Herbivory on coral reefs: community structure following mass mortalities of sea urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 113(1), 39–59. doi:10.1016/0022-0981(87)90081-5
- Iken, K., Konar, B., Benedetti-Cecchi, L., Cruz-Motta, J. J., Knowlton, A., Pohle, G., Mead, A., Miloslavich, P., Wong, M., Trott, T., Mieszkowska, N., Riosmena-Rodríguez, R., Airoidi, L., Kimani, E., Shirayama, Y., Frascchetti, S., Ortiz-Touzet, M., and Silva, A. (2010). Large-scale spatial distribution patterns of echinoderms in nearshore rocky habitats. *PloS One*, 5(11), e13845. doi:10.1371/journal.pone.0013845

- Izsák, J., and Papp, L. (1995). Application of the quadratic entropy indices for diversity studies of drosophilid assemblages. *Environmental and Ecological Statistics*, 2(3), 213–224. doi:10.1007/BF00456668
- Izsák, J., and Szeidl, L. (2002). Quadratic diversity: Its maximization can reduce the richness of species. *Environmental and Ecological Statistics*, 9(4), 423–430. doi:10.1023/A:1020970824646
- 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
- Koehl, M. A. R. (1996). When Does Morphology Matter? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 501–542. doi:10.2307/2097244
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology* (Vol. 620). Benjamin/Cummings Menlo Park, California.
- Krebs, C. J. (2001). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance* (5a. ed.). San Francisco, California: Benjamin Cummings.
- Lara-Lara, J. R., Arenas-Fuentes, V., Bazán-Guzmán, C., Díaz-Castañeda, V., Escobar-Briones, E., García-Abad, M. de la C., Gaxiola-Castro, G., Robles-Jarero, G., Sosa-Ávalos, R., Soto-González, L. A., Tapia-García, M. y Valdez-Holguín, J. E. (2008). Los ecosistemas marinos. En J. Sarukhán and J. Soberón (Eds.), *Capital natural de México* (Vol. 1, pp. 135–159). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad México, DF.
- Lavorel, S., and Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16(5), 545–556. doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x
- Lawrence, J. M. (1975). On the relationships between marine plants and sea urchins.
- Lluch-Cota, S. E., Aragón-Noriega, E. A., Arreguín-Sánchez, F., Aurióles-Gamboa, D., Jesús Bautista-Romero, J., Brusca, R. C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M.E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., López-Martínez, J., Marinone, S. G., Nevárez-Martínez, M. O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C. A., Schwartzlose, R. A., and Sierra-Beltrán, A. P. (2007). The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progress in Oceanography*, 73(1), 1–26. doi:10.1016/j.pocean.2007.01.013

- López-Pérez, R. A., Calderón-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Carriquiry, J. D., Medina-Rosas, P., Cupul-Magaña, A. L., Herrero-Pérezrul, M. D., Hernández-Ramírez, H. A., Ahumada-Sempoal, M. A., and Luna-Salguero, B. M. (2012). Coral communities and reefs from Guerrero, Southern Mexican Pacific. *Marine Ecology*, 33(4), 407–416. doi:10.1111/j.1439-0485.2011.00505.x
- Luna-Salguero, B. M. (2010). *Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (echinodermata: Asteroidea) en arrecifes coralinos y rocosos del Golfo de California y Pacífico tropical mexicano*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California. 84 p.
- Luna-Salguero, B. M., y Reyes-Bonilla, H. (2010). Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) en arrecifes rocosos de Loreto, Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 20(2), 127–134.
- Maciá, S., Robinson, M. P., and Nalevanko, A. (2007). Experimental dispersal of recovering *Diadema antillarum* increases grazing intensity and reduces macroalgal abundance on a coral reef. *Marine Ecology Progress Series*, 348, 173–182. doi:10.3354/meps06962
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement* (Vol. 168). Princeton, New Jersey: Princeton university press Princeton, NJ.
- Maluf, L. Y. (1983). Physical oceanography. In T. J. Case and M. L. Cody (Eds.), *Island biogeography in the Sea of Cortéz* (pp. 26–45). University of California Press.
- Maluf, L. Y. (1988). Biogeography of the central eastern Pacific shelf echinoderms. *Echinoderm Biology*. Balkema, Rotterdam, 389–398.
- Mancinelli, G., Fazi, S., and Rossi, L. (1998). Sediment structural properties mediating dominant feeding types patterns in soft-bottom macrobenthos of the Northern Adriatic Sea. *Hydrobiologia*, 211–222.
- Margalef, R. (1977). *Ecología*. Ediciones Omega SA (2a ed.). Barcelona, España.
- Marinone, S. G. (2003). A three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108(C10), 3325. doi:10.1029/2002JC001720
- Martín-López, B., Montes, C., Ramírez, L., and Benayas, J. (2009). What drives policy decision-making related to species conservation? *Biological Conservation*, 142(7), 1370–1380. doi:10.1016/j.biocon.2009.01.030
- Mason, N. W. H., MacGillivray, K., Steel, J. B., and Wilson, J. B. (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 571–578. doi:10.1111/j.1654-1103.2003.tb02184.x

- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., and Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, *111*, 112–118.
- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S., and Vesk, P. A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00532.x
- McClanahan, T. R., Kamukuru, A. T., Muthiga, N. A., Yebio, M. G., and Obura, D. (1996). Effect of sea urchin reductions on algae, coral, and fish populations. *Conservation Biology*, *10*(1), 136–154.
- McClanahan, T. R., and Muthiga, N. A. (1988). Changes in Kenyan coral reef community structure and function due to exploitation. *Hydrobiologia*, *166*(3), 269–276. doi:10.1007/BF00008136
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., and Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*(4), 178–85. doi:10.1016/j.tree.2006.02.002
- Micheli, F., and 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
- Millán-Núñez, R., y Lara-Lara, J. R. (1995). Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico mexicano: un diagnóstico. En F. González-Farías and J. de la Rosa-Vélez (Eds.), *Temas de Oceanografía Biológica en México* (Vol. II, pp. 31–60). Ensenada, B.C.: Universidad Autónoma de Baja California.
- Moberg, F., and Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics*, *29*, 215–233.
- Morales-Zárate, M. V., Arreguín-Sánchez, F., López-Martínez, J., and Lluch-Cota, S. E. (2004). Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. *Ecological Modelling*, *174*(4), 331–345. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.09.028
- Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. *MandT - Manuales y Tesis SEA*, *1*, 84.
- Morgan, M. B., and Cowles, D. L. (1997). The effects of temperature on the behaviour and physiology of *Phataria unifascialis* (Gray) (Echinodermata, Asteroidea) implications for the species' distribution in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *208*(1-2), 13–27. doi:10.1016/S0022-0981(96)02675-5

- Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C. E. T., Renaud, J., and Thuiller, W. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, *11*(5), e1001569. doi:10.1371/journal.pbio.1001569
- Naeem, S. (2002). Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology*, *83*(10), 2925–2935.
- Naeem, S., and Wright, J. P. (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, *6*(6), 567–579. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00471.x
- Nayak, T. K., and Gastwirth, J. L. (2012). The Use of Diversity Analysis to Assess the Relative Influence of Factors Affecting the Income Distribution. *Journal of Business and Economic Statistics*.
- Nei, M., and Li, W. H. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *76*(10), 5269–5273. doi:10.1073/pnas.76.10.5269
- Nei, M., and Tajima, F. (1981). DNA polymorphism detectable by restriction endonucleases. *Genetics*, *97*(1), 145–163.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R., and Kitchell, J. F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, *14*(12), 483–488. doi:10.1016/S0169-5347(99)01723-1
- Pacheco, A. S., González, M., Bremner, J., Oliva, M., Heilmayer, O., Laudien, J., and Riascos, J. (2011). Functional diversity of marine macrobenthic communities from sublittoral soft-sediment habitats off northern Chile. *Helgoland Marine Research*, *65*(3), 413–424. doi:10.1007/s10152-010-0238-8
- Paganelli, D., Marchini, A., and Occhipinti-Ambrogi, A. (2012). Functional structure of marine benthic assemblages using Biological Traits Analysis (BTA): A study along the Emilia-Romagna coastline (Italy, North-West Adriatic Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *96*(1), 245–256. doi:10.1016/j.ecss.2011.11.014
- Pauly, D., Christensen, V., and Walters, C. (2000). Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, *57*(3), 697–706. doi:10.1006/jmsc.2000.0726
- Pavoine, S., Ollier, S., and Pontier, D. (2005). Measuring diversity from dissimilarities with Rao's quadratic entropy: are any dissimilarities suitable? *Theoretical Population Biology*, *67*(4), 231–9. doi:10.1016/j.tpb.2005.01.004
- Petchey, O. L., and Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, *5*(3), 402–411. doi:10.1046/j.1461-0248.2002.00339.x

- Petchey, O. L., and 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
- Petchey, O. L., Hector, A., and Gaston, K. (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85(3), 847–857. Retrieved from <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/03-0226>
- Petchey, O. L., O’Gorman, E. J., and Flynn, D. F. (2009). A functional guide to functional diversity measures. In *Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing An ecological and economic perspective* (pp. 49–60).
- Pinnegar, J. K., Polunin, N. V. C., Francour, P., Badalamenti, F., Chemello, R., Harmelin-Vivien, M.-L., Hereu, B., Milazzo, M., Zabala, M., D’Anna, G., and Pipitone, C. (2000). Trophic cascades in benthic marine ecosystems: lessons for fisheries and protected-area management. *Environmental Conservation*, 27(02), 179–200.
- Pla, L., Casanoves, F., and Di Rienzo, J. (2012). *Quantifying functional biodiversity*. Springer Science and Business Media.
- Ramírez-Ortiz, G. (2010). *Estructura comunitaria comparativa de los erizos de mar (Echinoidea: Regularia) en arrecifes del Pacífico mexicano*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California Sur. 89 p.
- Ramos-Miranda, J., Mouillot, D., Flores-Hernandez, D., Sosa-Lopez, A., Chi, T. Do, and Ayala-Perez, L. (2005). Changes in four complementary facets of fish diversity in a tropical coastal lagoon after 18 years: a functional interpretation. *Marine Ecology Progress Series*, 304, 1–13.
- Ramsay, K., Kaiser, M. J., and Hughes, R. N. (1998). Responses of benthic scavengers to fishing disturbance by towed gears in different habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224(1), 73–89. doi:10.1016/S0022-0981(97)00170-6
- Reaka-Kudla, M. L., Feingold, J. S., and Glynn, W. (1996). Experimental studies of rapid bioerosion of coral reefs in the Galápagos Islands. *Coral Reefs*, 15(2), 101–107. doi:10.1007/s003380050030
- Reyes-Bonilla, H., González-Azcárraga, A., y Rojas Sierra, A. (2005). Estructura de las asociaciones de las estrellas de mar (Asteroidea) en arrecifes rocosos del Golfo De California, México. *Revista de Biología Tropical*, 53(612), 233–244.
- Ricotta, C. (2005). A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, 6(5), 479–486. doi:10.1016/j.baae.2005.02.008
- Ricotta, C., and Szeidl, L. (2009). Diversity partitioning of Rao’s quadratic entropy. *Theoretical Population Biology*, 76(4), 299–302. doi:10.1016/j.tpb.2009.10.001
- Rife, A. N., Aburto-Oropeza, O., Hastings, P. A., Erisman, B., Ballantyne, F., Wielgus, J., Sala, E., and Gerber, L. (2013). Long-term effectiveness of a multi-use marine

- protected area on reef fish assemblages and fisheries landings. *Journal of Environmental Management*, 117, 276–83. doi:10.1016/j.jenvman.2012.12.029
- Rife, A. N., Erisman, B., Sanchez, A., and Aburto-Oropeza, O. (2013). When good intentions are not enough ... Insights on networks of “paper park” marine protected areas. *Conservation Letters*, 6(3), 200–212. doi:10.1111/j.1755-263X.2012.00303.x
- Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E. N., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., Mittermeier, C. G., Schueler, F. W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C. and Werner, T. B. (2002). Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, 295(5558), 1280–4. doi:10.1126/science.1067728
- Roden, G. I. (1964). Oceanographic Aspects of Gulf of California. In T. H. van Andel and G. G. Shor Jr. (Eds.), *Marine Geology of the Gulf of California* (Vol. 144, pp. 30–58). AAPG Special Volumes.
- Rojas-Montiel, B., Reyes-Bonilla, H., Calderón-Aguilera, L. E., Fernández-Rivera Melo, F. J., Ramírez-Ortiz, G., and Walther-Mendoza, M. (2015). Effect of hurricane “Odile” on the community structure and functional diversity of echinoids and asteroids of the Gulf of California. In *Proceedings of the 15th International Echinoderm Conference, May 25th-29th*. Playa del Carmen, Quintana Roo, México.
- Rojero León, S. (2011). *Efecto del ambiente y de los peces depredadores sobre la abundancia de erizos de mar en el Archipiélago Espíritu Santo, BCS*. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto Politécnico Nacional Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 118 p.
- Rosenberg, R. (1995). Benthic marine fauna structured by hydrodynamic processes and food availability. *Netherlands Journal of Sea Research*, 34(4), 303–317. doi:10.1016/0077-7579(95)90040-3
- Rotjan, R., and Lewis, S. (2008). Impact of coral predators on tropical reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 367, 73–91. doi:10.3354/meps07531
- Roy, K., Balch, D. P., and Hellberg, M. E. (2001). Spatial patterns of morphological diversity across the Indo-Pacific: analyses using strombid gastropods. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 268(1485), 2503–2508. doi:10.1098/rspb.2000.1428
- Sala, E., Ribes, M., Hereu, B., Zabala, M., Alvà, V., Coma, R., and Garrabou, J. (1998). Temporal variability in abundance of the sea urchins *Paracentrotus lividus* and *Arbacia lixula* in the northwestern Mediterranean: comparison between a marine reserve and an unprotected area. *Marine Ecology Progress Series*, 168, 135–145.
- Salinas-Zavala, C. A., Lluch-Cota, D. B., Hernández-Vázquez, S., and Lluch-Belda, D. (1992). Anomalías de precipitación en Baja California Sur durante 1990. Posibles causas. *Atmósfera*, 5, 79–93.

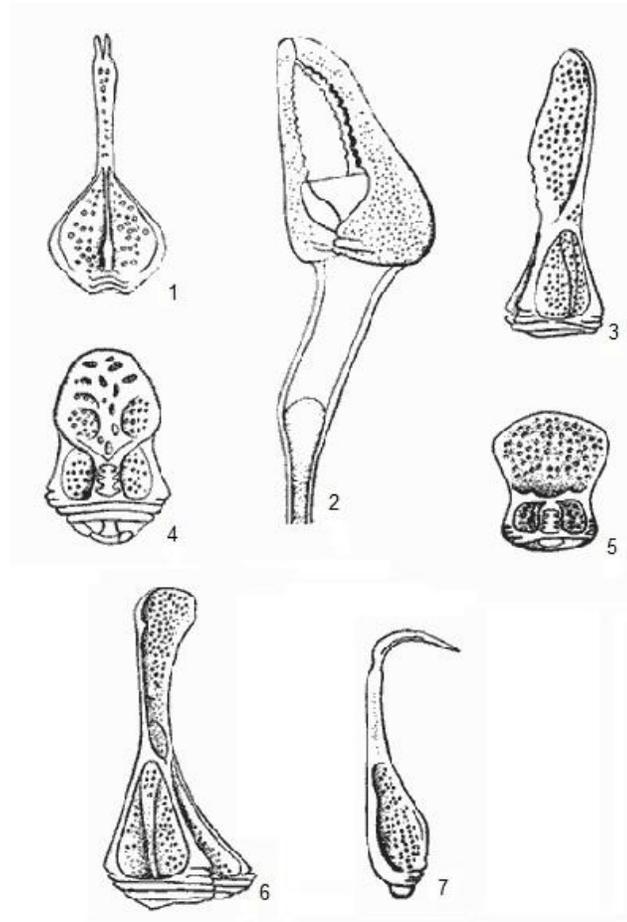
- Sammarco, P. W. (1982). Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: Whole reef manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 61(31848), 31–55.
- Sandin, L., and Solimini, A. G. (2009). Freshwater ecosystem structure-function relationships: from theory to application. *Freshwater Biology*, 54(10), 2017–2024. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02313.x
- Shimatani, K. (2001). On the measurement of species diversity incorporating species differences. *Oikos*, 93(1), 135–147. doi:10.1034/j.1600-0706.2001.930115.x
- Sigala, K., Reizopoulou, S., Basset, A., and Nicolaidou, A. (2012). Functional diversity in three Mediterranean transitional water ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 110, 202–209. doi:10.1016/j.ecss.2012.06.002
- Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., y Honey-Escandón, M. (2014). Biodiversidad de equinodermos (Echinodermata) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 441–449. doi:10.7550/rmb.31805
- Somerfield, P. J., Clarke, R. K., Warwick, R. M., and Dulvy, N. K. (2008). Average functional distinctness as a measure of the composition of assemblages. *ICES Journal of Marine Science*, 65, 1462–1468.
- Song, Y., Wang, P., Li, G., and Zhou, D. (2014). Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34(2), 85–91. doi:10.1016/j.chnaes.2014.01.001
- Stella, J. S., Pratchett, M. S., Hutchings, P. A., and Jones, G. P. (2011). Coral-associated invertebrates: diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance. In R. N. Gibson, R. J. A. Atkinson, J. D. M. Gordon, I. P. Smith, and D. J. Hughes (Eds.), *Oceanography and marine biology: An annual review* (Vol. 49, pp. 43–104). Taylor and Francis.
- Stevens, R. D., Cox, S. B., Strauss, R. E., and Willig, M. R. (2003). Patterns of functional diversity across an extensive environmental gradient: vertebrate consumers, hidden treatments and latitudinal trends. *Ecology Letters*, 6(12), 1099–1108. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00541.x
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of Diversity*, 3(1), 109–120.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., and Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300–1302.
- Törnroos, A., Bonsdorff, E., Bremner, J., Blomqvist, M., Josefson, A. B., Garcia, C., and Warzocha, J. (2015). Marine benthic ecological functioning over decreasing taxonomic richness. *Journal of Sea Research*, 98, 49–56. doi:10.1016/j.seares.2014.04.010

- Trasviña, A., y Barton, E. D. (1997). Los Nortes del Golfo de Tehuantepec: la circulación costera inducida por el viento. En M. Lavin (Ed.), *Contribuciones a la Oceanografía Física en México. Monografía No. 3* (pp. 25–74). Unión Geofísica Mexicana.
- Trasviña, A., Barton, E. D., Vélez, H. S., and Brown, J. (2003). Frontal subduction of a cool surface water mass in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofísica Internacional*, 42(1), 101–114.
- Trasviña, A., Lluch-Cota, D., Filonov, A. E., y Gallegos, A. (1999). Oceanografía y El Niño. In *El Niño y la Oceanografía de México* (pp. 69–102).
- Valdez-Holguín, J. E., Álvarez-Borrego, S., and Trees, C. C. (1999). Seasonal And Spatial Characterization Of The Gulf Of California Phytoplankton Photosynthetic Parameters. *Ciencias Marinas*, 25(4), 445–467. doi:10.7773/cm.v25i4.732
- Van Der Linden, P., Patricio, J., Marchini, A., Cid, N., Neto, J. M., and Marques, J. C. (2012). A biological trait approach to assess the functional composition of subtidal benthic communities in an estuarine ecosystem. *Ecological Indicators*, 20, 121–133. doi:10.1016/j.ecolind.2012.02.004
- Villamor, A., and Becerro, M. A. (2012). Species, trophic, and functional diversity in marine protected and non-protected areas. *Journal of Sea Research*, 73, 109–116. doi:10.1016/j.seares.2012.07.002
- Villéger, S., Mason, N. W. H., and Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301.
- Villéger, S., Ramos-Miranda, J., Flores-Hernández, D., and Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America*, 20(6), 1512–1522. doi:10.1890/09-1310.1
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
- Wainwright, P. C. (1994). Functional morphology as a tool in ecological research. In P. C. Wainwright and S. M. Reilly (Eds.), *Ecological morphology: integrative organismal biology* (pp. 42–59). Chicago: University of Chicago Press.
- Wainwright, P. C., and Bellwood, D. R. (2002). Ecomorphology of feeding in coral reef fishes. In P. F. Sale (Ed.), *Coral reef fishes. Dynamics and diversity in a complex ecosystem* (pp. 33–55). San Diego, California: Academic Press San Diego.
- Webb, C. T., Hoeting, J. A., Ames, G. M., Pyne, M. I., and Poff, N. L. (2010). A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters*, 13(3), 267–83. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01444.x

- Wilkinson, T. A. C., Wiken, E., Creel, J. B., Hourigan, T. F., Agardy, T., Herrmann, H., Janishevski, L., Madden, C., Morgan, L., y Padilla, M. (2009). *Ecorregiones marinas de América del Norte*. Montreal: Comisión para la Cooperación Ambiental.
- Wyrski, K. (1965). Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin*, 9(5), 63–97.
- Zamorano, P., y Leyte-Morales, G. (2005). Densidad poblacional de cuatro especies de erizo (Echinodermata: Echinoidea) en el arrecife de La Entrega, Oaxaca. *Oceánides*, 20(1), 65–72.
- Zamorano, P., y Leyte-Morales, G. (2009). Equinodermos asociados a formaciones arrecifales en Zihuatanejo y Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 38(2), 7–28.

7. Anexos

Anexo 1. Ejemplos de tipos de pedicelarios de los equinoideos: 1) valva de pedicelario globoso, 2) valva de pedicelario tridente pedunculado, 3) valva de pedicelario tridente con extremo distal derecho, 4) valva de pedicelario trifilo, 5) valva de pedicelario oficéfalo, 6) valva de pedicelario tridente con la extremidad distal ensanchada, 7) valva de pedicelario con el extremo distal afilado. Imagen tomada y modificada de Caso (1974).



Anexo 2. Bibliografía consultada para obtener las características funcionales de las especies de estudio.

- Babcock, R. C., and Mundy, C. N. (1992). Reproductive biology, spawning and field fertilization rates of *Acanthaster planci*. *Marine and Freshwater Research*, 43(3), 525-533.
- Barrios, J. V., Gaymer, C. F., Vásquez, J. A., and Brokordt, K. B. (2008). Effect of the degree of autotomy on feeding, growth, and reproductive capacity in the multi-armed sea star *Heliaster helianthus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 361(1), 21-27.
- Benítez-Villalobos, F., and Martínez-García, M. (2012). Reproductive biology of the starfish *Pharia pyramidatus* (Echinodermata: Asteroidea) from the Mexican tropical Pacific. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 92(06), 1409-1418.
- Blake, D. B. (1990). Adaptive zones of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science*, 46(3), 701-718.
- Bos, A. R., Gumanao, G. S., Alipoyo, J. C., and Cardona, L. T. (2008). Population dynamics, reproduction and growth of the Indo-Pacific horned sea star, *Protoreaster nodosus* (Echinodermata; Asteroidea). *Marine Biology*, 156(1), 55-63.
- Bos, A. R., Gumanao, G. S., Mueller, B., and Saceda-Cardoza, M. M. (2013). Management of crown-of-thorns sea star (*Acanthaster planci* L.) outbreaks: removal success depends on reef topography and timing within the reproduction cycle. *Ocean and Coastal Management*, 71, 116-122.
- Brogger, M. I., Martinez, M. I., and Penchaszadeh, P. E. (2010). Reproduction of the sea urchin *Arbacia dufresnii* (Echinoidea: Arbaciidae) from Golfo Nuevo, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(07), 1405-1409.
- Brusca, R. C., and Hendrickx, M. E. (2008). The Gulf of California invertebrate database: the invertebrate portion of the Macrofauna Golfo Database.
- Byrne, M., and Andrew, N. (2013). *Centrostephanus rodgersii*. In: Lawrence J (ed) Sea urchins: Biology and ecology 3rd edition. Developments in aquaculture and fisheries science Vol 38. Elsevier Amsterdam.p 243-254
- Cameron, R. A. (1986). Reproduction, larval occurrence and recruitment in Caribbean sea urchins. *Bulletin of marine science*, 39(2), 332-346.
- Caso, M. E. (1978). Los equinodermos del Pacífico de México. Parte primera- Órdenes Cidaroidea y Aulodonta. *Publicaciones Especiales Instituto De Ciencias Del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México
- Caso, M. E. (1979). Los equinodermos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa. *Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Publicación Especial*, 11.

- Castilla, J. C., Navarrete, S. A., and Barahona, M. (2013). *Heliaster helianthus*. Starfish: Biology and Ecology of the Asteroidea, 153.
- Cintra-Buenrostro, C. E., Reyes-Bonilla, H., and Herrero-Pérezrul, M. D. (2005). Oceanographic conditions and diversity of seastars (Echinodermata: Asteroidea) in the Gulf of California, Mexico. *Revista de biología tropical*, 53, 245.
- Dungan, M. L., Miller, T. E., and Thomson, D. A. (1982). Catastrophic decline of a top carnivore in the Gulf of California rocky intertidal zone. *Science*, 216 (4549), 989-991.
- Dungan, M. L., Miller, T. E., and Thomson, D. A. (1982). Catastrophic decline of a top carnivore in the Gulf of California rocky intertidal zone. *Science*, 216(4549), 989-991.
- Ebert, T. A. (1982). Longevity, life history, and relative body wall size in sea urchins. *Ecological Monographs*, 353-394.
- Emler, R. B. (1988). Larval form and metamorphosis of a "primitive" sea urchin, *Eucidaris thouarsi* (Echinodermata: Echinoidea: Cidaroida), with implications for developmental and phylogenetic studies. *The Biological Bulletin*, 174(1), 4-19.
- Engel, H., John, D. D., and Cherbonnier, G. (1948). The genus *Mithrodia* Gray, 1840. *Zoologische Verhandelingen*, 2(1), 1-40.
- Espino-Barr, E., Cibrían, R., y García, A. (1996). Estructura y densidad de la población del erizo tinta *Diadema mexicanum* en el litoral rocoso del estado de Colima. INP. SEMARNAP. *Ciencia Pesquera*, 12, 60-67.
- Gianguzza, P. and Bonaviri C. (2013) Arbacia In: Lawrence J (ed) Sea urchins: Biology and ecology 3rd edition. Developments in aquaculture and fisheries science Vol 38. Elsevier Amsterdam. p 275-281.
- Guenther, J., Heimann, K., and De Nys, R. (2007). Pedicellariae of the crown-of-thorns sea star *Acanthaster planci* are not an effective defence against fouling. *Marine Ecology Progress Series*, 340, 101-108.
- Herrera Escalante, T. (2005). *Dinámica poblacional y reproducción de la estrella de mar Phataria unifascialis (Gray 1840 Echinodermata: asteroidea) en Pichilingue, Bahía de La Paz, Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 80 p.
- Hickman, C. P. (1998). *A field guide to sea stars and other echinoderms of Galápagos*. Lexington, Virginia: Sugar Spring Press.
- James, D. W. (2000). Diet, movement, and covering behavior of the sea urchin *Toxopneustes roseus* in rhodolith beds in the Gulf of California, México. *Marine Biology*, 137(5-6), 913-923.

- Kennedy, B., and Pearse, J. S. (1975). Lunar synchronization of the monthly reproductive rhythm in the sea urchin *Centrostephanus coronatus* Verrill. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 17(3), 323-331.
- Lawrence, J.M. and Agatsuma, Y. (2013) *Tripneustes*. In: Lawrence J (ed) Sea urchins: Biology and ecology 3rd edition. Developments in aquaculture and fisheries science Vol 38. Elsevier Amsterdam. p 491-499.
- Lawrence, J.M. and Jangoux M. (2013). Cidaroids In: Lawrence J (ed) Sea urchins: Biology and ecology 3rd edition. Developments in aquaculture and fisheries science Vol 38. Elsevier Amsterdam.p. 225-240.
- Lessios, H. A. (1981). Reproductive periodicity of the echinoids *Diadema* and *Echinometra* on the two coasts of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 50(1), 47-61.
- Lessios, H. A. (1991). Presence and absence of monthly reproductive rhythms among eight Caribbean echinoids off the coast of Panama. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 153(1), 27-47.
- Lessios, H. A. (2005). Echinoids of the Pacific waters of Panama: status of knowledge and new records. *Revista de biología tropical*, 53, 147.
- Lissner, A. L. (1980). Some effects of turbulence on the activity of the sea urchin *Centrostephanus coronatus* Verrill. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 48(2), 185-193.
- Mariante, F. L., Lemos, G. B., Eutrópio, F. J., Castro, R. R., and Gomes, L. C. (2010). Reproductive biology in the starfish *Echinaster (Othilia) guyanensis* (Echinodermata: Asteroidea) in southeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 27(6), 897-901.
- McClanahan T.R. and Muthiga N.A. (2013) *Echinometra*. In: Lawrence J (ed) Sea urchins: Biology and ecology 3rd edition. Developments in aquaculture and fisheries science Vol 38. Elsevier Amsterdam. p 337 -353.
- McEdward, L. R., and Miner, B. G. (2001). Larval and life-cycle patterns in echinoderms. *Canadian Journal of Zoology*, 79(7), 1125-1170.
- McPherson, B. F. (1968). Contributions to the biology of the sea urchin *Eucidaris tribuloides* (Lamarck). *Bulletin of Marine Science*, 18(2), 400-443.
- Mercier, A., and Hamel, J. F. (2009). Endogenous and Exogenous Control of Gametogenesis and Spawning in Echinoderms. *Advances in Marine Biology*, 55, 73-168.
- Moran, P. J. (1990). *Acanthaster planci* (L.): biographical data. *Coral reefs*, 9 (3), 95-96.

- Muthiga N.A. and McClanahan T.R. (2013) *Diadema*. In: Lawrence J (ed) Sea urchins: Biology and ecology 3rd edition. Developments in aquaculture and fisheries science Vol 38. Elsevier Amsterdam. p 257:274.
- Neira, R., y Cantera, J. R. (2005). Composición taxonómica y distribución de las asociaciones de equinodermos en los ecosistemas litorales del Pacífico Colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 53(3), 195-206.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 65-75.
- Rahman, M. A., and Uehara, T. (2001). Induction of metamorphosis and substratum preference in four sympatric and closely related species of sea urchins (Genus *Echinometra*) in Okinawa. *Zoological Studies-Taipei*, 40(1), 29-43.
- Salguero, L., Montserrat, B., and Reyes Bonilla, H. (2010). Estructura comunitaria y trófica de las estrellas de mar (Echinodermata: Asteroidea) en arrecifes rocosos de Loreto, Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 20 (2), 127-134.
- Sánchez-Villalobos, E. E. (2012). *Dinámica poblacional y ciclo reproductivo de Pharia pyramidatus (Gray, 1840) (Echinodermata: asteroidea) en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. 64 p.
- Scheibling, R. E. (1981). The annual reproductive cycle of *Oreaster reticulatus* (L.)(Echinodermata: Asteroidea) and interpopulation differences in reproductive capacity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 54(1), 39-54.
- Scheibling, R. E., and Lawrence, J. M. (1982). Differences in reproductive strategies of morphs of the genus *Echinaster* (Echinodermata: Asteroidea) from the Eastern Gulf of Mexico. *Marine Biology*, 70(1), 51-62.
- Scheibling, R. E., and Metaxas, A. (2008). Abundance, spatial distribution, and size structure of the sea star *Protoreaster nodosus* in Palau, with notes on feeding and reproduction. *Bulletin of Marine Science*, 82(2), 221-235.
- Sweatman, H. (2008). No-take reserves protect coral reefs from predatory starfish. *Current Biology*, 18(14), R598-R599.
- Wangensteen, O. S., Turon, X., Casso, M., and Palacín, C. (2013). The reproductive cycle of the sea urchin *Arbacia lixula* in northwest Mediterranean: potential influence of temperature and photoperiod. *Marine biology*, 160(12), 3157-3168.
- Yamaguchi, M. (1975). Coral-reef asteroids of Guam. *Biotropica*, 12-23.

Anexo 3. Información taxonómica de las especies de equinoideos de estudio, obtenidas del World Register of Marine Species (WORMS).

Clase	Subclase	Orden	Familia	Género	Especie
Echinoidea	Cidaroidea	Cidaroida	Cidaridae	Eucidaris	<i>Eucidaris thouarsii</i>
Echinoidea	Euechinoidea	Camarodonta	Toxopneustidae	Tripneustes	<i>Tripneustes depressus</i>
Echinoidea	Euechinoidea	Camarodonta	Toxopneustidae	Toxopneustes	<i>Toxopneustes roseus</i>
Echinoidea	Euechinoidea	Camarodonta	Echinometridae	Echinometra	<i>Echinometra vanbrunti</i>
Echinoidea	Euechinoidea	Diadematoidea	Diadematidae	Diadema	<i>Diadema mexicanum</i>
Echinoidea	Euechinoidea	Diadematoidea	Diadematidae	Centrostephanus	<i>Centrostephanus coronatus</i>
Echinoidea	Euechinoidea	Arbacioida	Arbaciidae	Arbacia	<i>Arbacia stellata</i>

Anexo 4. Información taxonómica de las especies de asteroideos de estudio, obtenidas del World Register of Marine Species (WORMS).

Clase	Superorden	Orden	Familia	Género	Especie
Asteroidea	Valvatacea	Valvatida	Ophidiasteridae	Phataria	<i>Phataria unifascialis</i>
Asteroidea	Valvatacea	Valvatida	Ophidiasteridae	Pharia	<i>Pharia pyramidata</i>
Asteroidea	Valvatacea	Valvatida	Oreasteridae	Pentaceraster	<i>Pentaceraster cumingi</i>
Asteroidea	Valvatacea	Valvatida	Oreasteridae	Nidorellia	<i>Nidorellia armata</i>
Asteroidea	Valvatacea	Valvatida	Mithrodiidae	Mithrodia	<i>Mithrodia bradleyi</i>
Asteroidea	Valvatacea	Valvatida	Acanthasteridae	Acanthaster	<i>Acanthaster planci</i>
Asteroidea	Forcipulatacea	Forcipulatida	Heliasteridae	Heliaster	<i>Heliaster kubiniji</i>
Asteroidea	Spinulosacea	Spinulosida	Echinasteridae	Echinaster	<i>Echinaster tenuispinus</i>

Anexo 5. Características morfológicas y biológicas de los equinoideos utilizadas para el análisis de diversidad funcional. A cada categoría se le asignó 1 si dicha especie la presenta en algún momento durante su ciclo de vida y 0 si no la presenta. Las características morfológicas basadas en la relación entre otras dos medidas se estandarizaron restando la media y dividiendo entre la desviación estándar.

Caracteres	Categorías	Especies						
		<i>E. thouarsii</i>	<i>T. depressus</i>	<i>D. mexicanum</i>	<i>E. vanbrunti</i>	<i>T. roseus</i>	<i>C. coronatus</i>	<i>A. incisa</i>
Estructura espina	Compacta	1	1	0	1	1	0	1
	Hueca	0	0	1	0	0	1	0
Diámetro linterna	<5mm	1	1	1	1	1	1	1
	>5mm	1	1	1	0	1	1	0
Largo espina	10-20mm	1	1	1	1	1	1	1
	20-30mm	1	0	1	1	0	1	1
	30-40mm	1	0	1	0	0	1	0
	>40mm	0	0	1	0	0	1	0
Diámetro testa ambitus	<50mm	1	1	1	1	1	1	1
	50-100mm	0	1	0	1	1	1	0
	>100mm	0	1	0	0	0	0	0
Diámetro placa genital	1-3mm	1	1	1	1	1	1	1
	>3mm	1	1	0	0	0	1	0
Diámetro madreporita	<5mm	1	1	1	1	1	1	1
	>5mm	1	1	0	0	0	1	0
Diámetro espina base	<1mm	1	1	1	1	1	1	1
	1-2mm	1	0	1	1	1	1	1
	>2mm	1	0	0	1	0	0	0
Tipo espina	Rugosa	1	0	0	0	0	0	0
	Estriada	0	1	0	1	1	0	0
	Verticilada	0	0	1	0	0	1	0
	Aserrada	0	0	0	0	0	0	1
N° espinas/cm ²	<5	1	0	0	0	0	0	0
	5-10 espinas	0	0	1	1	1	1	0

	>10	0	1	0	0	0	0	1
Altura	10-20mm	1	1	1	1	1	1	1
	20-30mm	1	1	1	1	1	1	0
	>30mm	0	1	0	0	1	0	0
Tipo pedicelario	Globosos	1	0	0	1	1	1	0
	Tridentes	1	1	1	1	1	1	0
	Oficéfalos	0	0	0	1	0	0	1
	Trifoliados	0	0	0	1	0	1	1
	Valvas dilatadas distalmente	0	0	0	0	0	1	0
Diámetro/largo espinas		-0.538	1.951	-0.692	-0.347	1.188	-0.615	-0.658
Diámetro total/altura		-1.551	-1.074	0.562	0.661	-0.086	1.635	-0.075
Diámetro total/placa genital		-0.981	1.232	-0.395	0.370	1.584	-0.553	-1.186
Nivel trófico	Herbívoro	0	1	0	1	1	1	0
	Omnívoro	1	0	1	0	0	0	1
	Carnívoro	0	0	0	0	0	0	0
Desove	Primavera	0	0	1	0	0	0	1
	Verano	1	1	1	0	1	1	0
	Otoño	1	1	0	1	1	0	0
Ritmo reproductivo	Lunar	1	0	1	0	0	1	0
	No lunar	0	1	0	1	1	0	1
Número de hábitat	2	0	0	1	0	1	0	0
	3	1	0	0	1	0	1	1
	4	0	1	0	0	0	0	0
Sustrato	Rocas	1	1	1	1	1	1	1
	Lodo	1	0	1	0	1	0	1
	Coral	1	1	1	0	1	1	1
	Árena	0	1	1	1	1	1	1
	Vegetación marina	0	0	1	0	0	1	1
Profundidad	<50m	0	0	0	0	0	0	0
	50-100m	0	1	0	0	1	0	1
	>100m	1	0	1	1	0	1	0

	20-30mm	0	1	1	0	0	0	0	1
	30-40mm	0	1	0	0	0	0	0	1
Ancho canal ambulacral	1-2mm	1	1	1	1	1	1	1	1
	2-3mm	0	1	0	1	1	1	1	1
	>3mm	0	1	0	0	0	1	0	0
Ornamento	Gránulos	1	1	1	0	1	1	0	1
	Espinas	0	1	0	0	1	1	1	0
	Espínulas	0	0	0	1	0	0	0	0
	Tubérculos	0	0	0	0	0	0	1	0
Largo espinas	NA	1	0	1	0	0	0	0	1
	<1mm	0	1	0	1	1	1	1	0
	1-5mm	0	1	0	0	1	1	1	0
	>5mm	0	1	0	0	0	1	0	0
Forma brazo	Trigonal	1	0	1	0	0	0	0	1
	Acolchonado	0	1	0	0	0	0	0	0
	Cilíndrico	0	0	0	1	1	1	1	0
Placas abactinales	Imbricadas	1	0	0	0	0	0	0	0
	Reticuladas	0	1	0	0	1	1	0	1
	Hileras paralelas	0	0	1	1	0	0	1	0
Septo interbranquial		0	1	0	0	1	1	1	1
Número de madreporita	1	1	1	1	1	1	0	1	1
	>1	0	0	0	0	0	1	0	0
Diámetro madreporita	<5mm	1	1	1	1	1	1	1	1
	>5mm	0	1	1	0	0	0	0	1
Nivel trófico	Detritívoro	0	0	0	0	1	0	0	0
	Herbívoro	1	0	1	0	0	0	0	0
	Omnívoro	0	1	0	0	0	0	0	1
	Carnívoro	0	0	0	1	0	0	0	0
Tipo reproducción	Continua	1	0	0	0	0	0	0	0
	Anual	0	1	1	1	1	1	1	1
Tipo de larva	Planctotrófica	1	1	1	0	1	1	1	1

	Lecitotrófica	0	0	0	1	0	0	0	0
Época desove	Primavera	1	1	0	1	0	1	0	1
	Verano	1	0	1	1	1	1	1	0
	Otoño	1	0	1	0	0	0	0	0
Hábitat	Submareal	1	0	1	1	0	0	1	0
	Costas rocosas	0	0	1	0	1	0	1	0
	Intermareal	1	1	0	1	0	0	0	0
	Arrecifes coralinos	1	0	0	0	0	1	0	0
	Fondos arenosos	0	0	0	0	0	0	0	1
Sustrato	Rocas	1	1	1	1	1	1	1	1
	Arena	1	1	1	1	1	0	1	1
	Coral	1	1	1	0	0	1	0	0
Profundidad	<50m	0	0	0	0	0	1	1	0
	50-100m	1	1	0	1	1	0	0	0
	>100m	0	0	1	0	0	0	0	1

Anexo 7. Resultado de la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples para el índice de entropía cuadrática de Rao (FD_Q) por localidad de los equinoideos. El color rojo señala los pares de localidades que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Variable dependiente: Índice de entropía cuadrática de Rao	Bahía de los Ángeles R:473.0 1	San Pedro Mártir R:361.8 0	San Pedro Nolasco R:261.3 3	Loreto R:293.6 6	Bahía de La Paz R:281.5 7	Cabo Pulmo R:216.1 4	Cabo San Lucas R:222.8 9	Revilagigedo R: 292.68	Ixtapa-Zihuatanejo R: 414.25	Acapulco R: 390.44	Huatulco R:375.47
Bahía De Los Ángeles		0.0201	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0002	1.0000	1.0000	0.5023
San Pedro Mártir	0.0201		0.0970	0.5871	0.2541	0.0001	0.0784	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
San Pedro Nolasco	0.0000	0.0970		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0913	1.0000	0.1539
Loreto	0.0000	0.5871	1.0000		1.0000	0.1691	1.0000	1.0000	0.4207	1.0000	0.8427
Bahía De La Paz	0.0000	0.2541	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	0.2244	1.0000	0.4061
Cabo Pulmo	0.0000	0.0001	1.0000	0.1691	1.0000		1.0000	1.0000	0.0017	0.3480	0.0008
Cabo San Lucas	0.0000	0.0784	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	0.0417	1.0000	0.0851
Revilagigedo	0.0002	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000
Ixtapa-Zihuatanejo	1.0000	1.0000	0.0913	0.4207	0.2244	0.0017	0.0417	1.0000		1.0000	1.0000
Acapulco	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.3480	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000
Huatulco	0.5023	1.0000	0.1539	0.8427	0.4061	0.0008	0.0851	1.0000	1.0000	1.0000	

Anexo 8. Resultado de la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples para el índice de entropía cuadrática de Rao (FD_Q) por localidad de los asteroideos. El color rojo señala los pares de localidades que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Variable dependiente: índice de entropía cuadrática de Rao	Bahía de los Ángeles R:276.42	San Pedro Mártir R:382.29	San Pedro Nolasco R:405.09	Loreto R:422.52	Bahía de La Paz R:323.44	Cabo Pulmo R:185.94	Cabo San Lucas R:175.50	Revilagigedo R: 185.73	Ixtapa-Zihuatanejo R:195.78	Acapulco R: 175.50	Huatulco R:375.47
Bahía De Los Ángeles		0.0380	0.0038	0.0000	1.0000	0.1801	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
San Pedro Mártir	0.0380		1.0000	1.0000	1.0000	0.0000	0.0001	0.0000	0.0054	0.0684	0.0000
San Pedro Nolasco	0.0038	1.0000		1.0000	0.3182	0.0000	0.0000	0.0000	0.0009	0.0209	0.0000
Loreto	0.0000	1.0000	1.0000		0.0014	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0038	0.0000
Bahía De La Paz	1.0000	1.0000	0.3182	0.0014		0.0000	0.0215	0.0078	0.3146	1.0000	0.0131
Cabo Pulmo	0.1801	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
Cabo San Lucas	1.0000	0.0001	0.0000	0.0000	0.0215	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
Revilagigedo	1.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0078	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000	1.0000
Ixtapa-Zihuatanejo	1.0000	0.0054	0.0009	0.0000	0.3146	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000	1.0000
Acapulco	1.0000	0.0684	0.0209	0.0038	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000		1.0000
Huatulco	1.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0131	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	

Anexo 9. Resultado de la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples para el índice de entropía cuadrática de Rao (FD_Q) por nivel de protección de los equinoideos. El color rojo señala los niveles de protección que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Variable dependiente: Índice de entropía cuadrática de Rao	Nivel de protección 0	Nivel de protección 2	Nivel de protección 3
Nivel de protección 0		0.000637	0.819804
Nivel de protección 2	0.000637		0.000122
Nivel de protección 3	0.819804	0.000122	

Anexo 10. Resultado de la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples para el índice de entropía cuadrática de Rao (FD_Q) por nivel de protección de los asteroideos. El color rojo señala los niveles de protección que presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

Variable dependiente: Índice de entropía cuadrática de Rao	Nivel de protección 0	Nivel de protección 2	Nivel de protección 3
Nivel de protección 0		0.905441	0.094206
Nivel de protección 2	0.905441		0.005061
Nivel de protección 3	0.094206	0.005061	