



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS  
DEL NOROESTE, S.C.

---

---

Programa de Estudios de Posgrado

EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y  
FUNCIONAL DE LA ICTIOFAUNA EN ÁREAS MARINAS  
PROTEGIDAS DEL PACÍFICO MEXICANO.

T E S I S

Que para obtener el grado de

**Doctor en Ciencias**

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales  
(Orientación en Biología Marina )

P r e s e n t a

**Georgina Ramírez Ortiz**

La Paz, Baja California Sur, septiembre de 2021.

## ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10 horas del día 31 del Mes de agosto del 2021, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

### "EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y FUNCIONAL DE LA ICTIOFAUNA EN ÁREAS MARINAS PROTEGIDAS DEL PACÍFICO MEXICANO"

Presentada por el alumno:

**Georgina Ramírez Ortiz**

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN BIOLOGÍA MARINA

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

#### LA COMISIÓN REVISORA



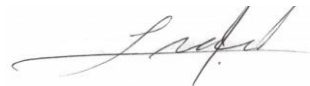
Dr. Eduardo F. Balart Páez  
Co-Director de Tesis



Dr. Héctor Reyes Bonilla  
Co-Director de Tesis



Dra. Fiorenza Micheli  
Co-Tutora



Dr. Leonardo Huato Soberanis  
Co-Tutor



Dr. Graham J. Edgar  
Co-Tutor




Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,  
Directora de Estudios de Posgrado y  
Formación de Recursos Humanos

La Paz, Baja California Sur, a 31 de agosto de 2021.

Los miembros del comité de tesis de la estudiante Georgina Ramírez Ortiz del Programa de Doctorado en uso, manejo y preservación de recursos naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio: iThenticate
- Filtros utilizados: Citas excluidas  
Bibliografía excluida
- Porcentajes de similitud: 2%  
Máximo 20% para tesis Posgrado  
Se muestra captura de pantalla



Citas excluidas	Bibliografía excluida	2%
<b>Resumen de Coincidencias</b>		
1	Internet 115 palabras Copiado el 13-Feb-2019 cibnor.repositorioinstitucional.mx	<1%
2	Internet 91 palabras Copiado el 12-Abr-2021 spendierly.com	<1%
3	Internet 64 palabras Copiado el 21-Jul-2020 cibnor.repositorioinstitucional.mx	<1%
4	Internet 62 palabras Copiado el 21-Sep-2020 journal.nsbj.nlm.nih.gov	<1%
5	Internet 33 palabras Copiado el 07-Abr-2018 www.conanp.gob.mx	<1%
6	Internet 39 palabras Copiado el 30-Ago-2017 marinesworldheritage.unesco.org	<1%
7	Internet 36 palabras Copiado el 11-Ago-2021 biopax.ocerintjku.ac	<1%
8	Internet 35 palabras Copiado el 16-Jul-2021 scopelyer.es	<1%
9	Internet 31 palabras Copiado el 03-Abr-2021 cienciahormas.com.mx	<1%
10	Crossref 21 palabras Aline P. M. Madriles, Beatrice P. Ferreira, Priscy Alvarado, Ricardo Bataineh, R. Mariano G. Soares, Bráulio A. Santos, T...	<1%
11	Internet 19 palabras conanp.gob.mx	<1%
12	Internet 18 palabras Copiado el 17-May-2015 www.researchgate.net	<1%
13	Internet 16 palabras Copiado el 03-Dic-2005 studiumonline.com	<1%
14	Internet 16 palabras Copiado el 28-Ago-2021 www.gutenberg.org	<1%
15	Internet 16 palabras Copiado el 18-Ago-2018 www.mda.cinvestav.mx	<1%
16	Crossref 15 palabras O Morales-de-Anda, AL, Copul-Magaña, FA, Rodríguez-Zanoguza, C, Aguilera-Bataineh, G, González-Samán, AP, Rodríguez	<1%
17	Internet 15 palabras Copiado el 28-Ago-2021 whidvidual.conanp.gob.mx	<1%
18	Internet 15 palabras Copiado el 16-May-2016 open.calle.ac.cr	<1%

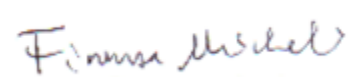
### Firmas del comité



Dr. Eduardo F. Balart Páez  
Co-Director de Tesis

Héctor Reyes Bonilla

Dr. Héctor Reyes Bonilla  
Co-Director de Tesis



Dra. Fiorenza Micheli  
Co-Tutora de Tesis



Dr. Leonardo Huato Soberanis  
Co-Tutor de Tesis



Dr. Graham J. Edgar  
Co-Tutor de Tesis

## **Conformación de Comités**

### **Comité Tutorial**

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Director de Tesis

Dr. Héctor Reyes Bonilla  
Universidad Autónoma de Baja California Sur  
Co-Director de Tesis

Dr. Leonardo Huato Soberanis  
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Co-Tutor de Tesis

Dra. Fiorenza Micheli  
Stanford University – Hopkins Marine Station  
Co-Tutora de Tesis

Dr. Graham Edgar  
University of Tasmania  
Co-Tutor de Tesis

### **Comité Revisor de Tesis**

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez  
Dr. Héctor Reyes Bonilla  
Dr. Leonardo Huato Soberanis  
Dra. Fiorenza Micheli  
Dr. Graham Edgar

### **Jurado de Examen**

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez  
Dr. Héctor Reyes Bonilla  
Dr. Leonardo Huato Soberanis  
Dra. Fiorenza Micheli  
Dr. Graham Edgar

### **Suplentes**

Dr. Fausto Valenzuela Quiñonez  
Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera

## Resumen

El establecimiento de Áreas Marinas Protegidas (AMP) ha producido cambios favorables en la mayoría de las comunidades de peces en muchos lugares alrededor del mundo, como el aumento de la densidad de peces de grandes tallas y la riqueza de especies. Sin embargo, el efecto de la protección sobre la estructura funcional de los peces sigue sin ser claro. En el presente estudio, se evaluaron los cambios en la diversidad taxonómica y funcional de los peces en las AMP del Pacífico mexicano. Para ello, se analizaron datos de monitoreo biológico (2005-2017) en una reserva marina cerrada a la pesca (Cabo Pulmo) y tres Áreas multi-uso (Loreto, Espíritu Santo y Huatulco con polígonos de pesca sustentable). La densidad por especie y seis atributos funcionales (talla máxima, movilidad, periodo de actividad, grado de agregación, posición en la columna de agua y dieta) se utilizaron para calcular tres índices funcionales: riqueza funcional (volumen ocupado por especies), dispersión (complementariedad entre especies) y originalidad (inversa a la redundancia funcional). Se evaluaron los cambios temporales en cada índice, así como las especies que aumentaron (ganadoras) o disminuyeron (perdedoras) en presencia y densidad en cada AMP. Cabo Pulmo mostró estabilidad temporal en todos los índices, mientras que las Áreas multi-uso mostraron disminuciones en la riqueza de especies que resultaron en una disminución de la riqueza funcional (pérdida de especies con atributos funcionales extremos) y una mayor dispersión funcional (pérdida de especies cercanas al centroide funcional). Las disminuciones de especies en Espíritu Santo se asociaron con disturbios antropogénicos (aumento de población humana y visitantes), mientras que en Huatulco se relacionaron con disturbios naturales (aumento de la temperatura superficial del mar y huracanes, así como disminución de la concentración de clorofila-a); mientras que para Loreto, ninguna causa aparente explicó la pérdida de especies. En conclusión, los arrecifes de Cabo Pulmo parecen exhibir resiliencia al mantener la diversidad de peces, mientras que las Áreas multi-uso muestran pérdidas de biodiversidad ante el aumento de disturbios.

**Palabras clave:** Monitoreo temporal, Reservas marinas, Áreas multi-uso, Disturbios naturales y antropogénicos, Resiliencia ecológica.

**ORCID:** 0000-0002-0685-1995

Vo.Bo.



---

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez  
Co-Director de Tesis



---

Dr. Héctor Reyes Bonilla  
Co-Director de Tesis

## Summary

Establishment of Marine Protected Areas (AMP) has produced favorable changes in most fish communities in many locations around the world, such as increases in large fish density and species richness. However, the effect of protection on fish functional structure remains unclear. In the present study, changes in taxonomic and functional diversity of fish were evaluated in four Mexican Pacific AMPs. For this, biological monitoring data (2005-2017) were analyzed in a marine reserve closed to fisheries (Cabo Pulmo) and three multi-use areas (Loreto, Espíritu Santo and Huatulco with sustainable fishing areas). Density per species and six ecological traits (maximum length, mobility, period of activity, degree of aggregation, position in the water column and diet) were used to calculate three functional indices: functional richness (volume occupied by species), dispersion (complementarity between species) and originality (inverse of functional redundancy). Temporal changes in each index were evaluated, as well as the species that increased (winners) or decreased (losers) in presence and density in each AMP. Cabo Pulmo showed temporal stability in all indices, while multi-use areas showed decreases in species richness that resulted in decreased functional richness (loss of species with extreme functional traits) and increased functional dispersion (loss of species close to the functional centroid). Species decreases in Espíritu Santo were associated with anthropogenic disturbances (increase in human population and visitors), while in Huatulco declines were related to natural disturbances (increase in sea surface temperature and hurricanes, and a decrease in chlorophyll-a concentration); for Loreto, no apparent cause explained species loss. In conclusion, Cabo Pulmo reefs appear to exhibit resilience by maintaining fish diversity, while multi-use areas exhibit biodiversity losses in the face of increased disturbances.

**Keywords:** Temporal monitoring, Marine reserves, Multi-use areas, Natural and anthropogenic disturbances, Ecological resilience.

**ORCID:** 0000-0002-0685-1995

Vo.Bo.



---

Dr. Eduardo Francisco Balart Páez  
Co-Director de Tesis



---

Dr. Héctor Reyes Bonilla  
Co-Director de Tesis

## Dedicatoria

A mi mamá, a mi papá y a mi México.

## **Agradecimientos**

### **Las instituciones**

A CONACyT por la beca que me brindó para realizar mis estudios de Doctorado (# 266599), así como al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por las facilidades otorgadas para realizar esta investigación en el Laboratorio de Necton y Ecología de Arrecifes (Dr. Eduardo Balart y Dra. Noemí Bocanegra). Al personal del Departamento de Posgrado (Dra. Gracia Gómez, Lic. Osvelia Ibarra, Lic. Leticia González, Tania Núñez Valdez y Horacio Sandoval) por su asesoría en los trámites y apoyo para la asistencia al 14th ICRS (# 1106).

A todas las personas e Instituciones que compartieron sus datos para realizar este estudio: CONANP, Sociedad de Historia Natural Niparáj, A.C, Laboratorio de Ecosistemas Costeros (UAM-Iztapalapa), dataMares A.C., Costa Salvaje A.C., Laboratorio de Necton y Ecología de Arrecifes (CIBNOR), Laboratorio de Sistemas Arrecifales (UABCS), CONABIO (proyectos JF030 y CT001), Ecomar A.C., Departamento Académico de Ciencias Marinas y Costeras (UABCS, Dra. Romero) y Departamento Académico de Ingeniería en Pesquerías (UABCS; Dr. Cavieses).

Al Departamento de Acompañamiento Psicológico Estudiantil (DAPE, CIBNOR), en especial al M.C. Víctor Savín que me ha inspirado con su verdadera vocación, me ha escuchado y me ha dado herramientas para enfrentar los retos que conlleva un Doctorado.

Al Programa de Acercamiento de la Ciencia a la Educación (PACE-CIBNOR) por darme la oportunidad de comenzar con mis esfuerzos de divulgación de la ciencia y apoyar mis siguientes proyectos, en especial a la Dra. Sara Díaz, Aline Ambriz, Eleonora Puente y Refugio Castro.

### **Los académicos**

Al Dr. Eduardo Balart por ayudarme a plantear este proyecto, por las recomendaciones bibliográficas, las pláticas de la tesis con novedades del mundo académico, así como por ayudarme y ponerme en cintura cuando andaba dispersa en mis múltiples proyectos.



Al Dr. Héctor Reyes por recibirme de nuevo como su hija académica y alentarme a entrar al Doctorado cuando estaba por darme por vencida, por esos minutos/horas/días de charlas con café en donde nos acordamos de cuánto nos gusta sólo hablar de ecología, pero sobre todo por apoyarme y animarme en mis proyectos alternos por más locos e imposibles que parecieran.

A la Dra. Fiorenza Micheli por su disponibilidad y amabilidad en aquellos primeros correos, visita a Monterey y encuentros en Ensenada desde 2015. Gracias por alentarme en mis aplicaciones y por aceptar ser parte de mi comité cuando mis planes cambiaron, pero especialmente por convertirse en mi modelo a seguir como investigadora durante este proceso.

Al Dr. Leonardo Huato por su consejo de acercarme al DAPE, así como por sus observaciones y revisiones acertadas que enriquecieron este estudio, fue un gusto trabajar con mi paisano.

Al Dr. Graham Edgar por inspirarme con sus estudios de diversidad funcional desde mis primeros acercamientos a este tema, por su disponibilidad para compartir sus datos, consejos y tiempo desde la maestría, por la dicha de conocernos y bucear juntos en el Golfo de California y porque algún día volvamos a hacer monitoreo en algún lugar del mundo.

Al Dr. Olivier por su apoyo desde las primeras etapas de este proyecto, por ser un gran profesor y por compartir su conocimiento conmigo. Siempre estaré agradecida por lo que me enseñaste.

A la Dra. Hollarsmith por ser mi colega en proyectos que nos llevaron a lugares increíbles, nos hicieron conscientes de nuestro potencial y nos inspiraron a hacer sólo un poco más #MediLab.

Al Dr. Luis Hernández por compartirme ese primer artículo que me llenó de dudas sobre la diversidad funcional y por asesorarme y acompañarme en cada una de las etapas del Doctorado.

Al Dr. Calderón por recibirme en su laboratorio cuando lo necesitaba, por siempre estar al pendiente de mi progreso académico y por darme la oportunidad de continuar en este camino.

A mis maestros de CIBNOR que me ayudaron a expandir mi visión sobre las ciencias marinas.

A la Dra. Crisalejandra Rivera y el Dr. Fausto Valenzuela por el apoyo y difusión de este proyecto.

### **Las familias**

A mis Ramírez-Ortiz por esta maravillosa vida, pero especialmente por hacer del reencuentro en el hogar lo mejor en medio del caos. A mi mamá por nunca soltarme, a mi papá por enseñarme a equilibrar la vida y a mi hermano por las risas a pesar de que el mundo colapsaba. Los amo.

A mi tío David por inspirarme para estudiar biología marina y por su ayuda durante mi carrera.

A Nuri, Pablo, Leo, Sara por su ayuda, compañía y por mil y un aventuras más junto a la Mar.

A los Castañeda-Fernández y Castañeda-Vega por ser un gran refugio y mi familia extendida.

### **Los amigos**

A mis amigos del CIBNOR, en especial a Paulina y Jorge con quien ha sido un gusto compartir alegrías y desventuras (Cubo III), y a Christian que ha sido mi complemento profesional en esta etapa en donde también me ayudó a cuestionarme todo y a encontrar mi voz.

A Dinorah por todos los ánimos y por brindarme un espacio para terminar esta tesis.

A los Clubes de Ciencia México (Ali, Rogelio, Carla, Claudia, Diego, Jenny, Mayra, Victoria, Gladys, Ney, Paul, Karina, Salwa, Quentin, Manuel, Jorge y Linda), que me han inspirado con su pasión por la ciencia y su divulgación. Especial agradecimiento a Ricardo, Renan, Ana y Dr. Miguel Ángel Ojeda con quienes compartí el sueño CdeCMx La Paz y logramos llevarlo a cabo. Somos un gran equipo.

A mis primos y amigos que están en La Paz, Morelia, Ensenada y muchos otros lugares del mundo, por darme ese sentido de pertenencia aún en los tiempos más difíciles. Gracias.

## Contenido

<b>Resumen</b> .....	i
<b>Summary</b> .....	ii
<b>Dedicatoria</b> .....	iii
<b>Agradecimientos</b> .....	iv
<b>Contenido</b> .....	vii
<b>Lista de figuras</b> .....	ix
<b>Lista de tablas</b> .....	xiv
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2. ANTECEDENTES</b> .....	8
<b>3. JUSTIFICACIÓN</b> .....	16
<b>4. HIPÓTESIS</b> .....	17
<b>5. OBJETIVO</b> .....	18
5.1 Objetivo general.....	18
5.2 Objetivos particulares .....	18
<b>6. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	19
6.1 Área de estudio .....	19
6.1.1 Parque Nacional Bahía de Loreto .....	20
6.1.2 Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espiritu Santo ....	22
6.1.3 Parque Nacional Cabo Pulmo .....	24
6.1.4 Parque Nacional Huatulco .....	27
6.2 Caracterización de la diversidad taxonómica y funcional.....	29
6.2.1 Trabajo de campo .....	29
6.2.2 Información funcional.....	30
6.3 Análisis regional .....	32
6.4 Análisis temporal.....	33
6.5 Análisis de las especies que presentaron cambios temporales.....	36
6.6 Análisis del efecto de disturbios .....	37
<b>7. RESULTADOS</b> .....	43
7.1 Caracterización de la diversidad taxonómica y funcional.....	43
7.2 Análisis regional .....	45
7.3 Análisis temporal.....	47
7.3.1 Parque Nacional Bahía de Loreto .....	47
7.3.2 Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espiritu Santo ....	50
7.3.3 Parque Nacional Cabo Pulmo .....	53
7.3.4 Parque Nacional Huatulco .....	55
7.4 Análisis de las especies que presentaron cambios temporales.....	58
7.4.1 Especies con cambios temporales en Loreto .....	61
7.4.2 Especies con cambios temporales en Espiritu Santo.....	62
7.4.3 Especies con cambios temporales en Cabo Pulmo .....	64
7.4.4 Especies con cambios temporales en Huatulco .....	65
7.5 Análisis del efecto de disturbios .....	67
7.5.1 Disturbios en Loreto .....	68
7.5.2 Disturbios en Espiritu Santo .....	72

7.5.3 Disturbios en Cabo Pulmo .....	76
7.5.4 Disturbios en Huatulco .....	77
<b>8. DISCUSIÓN</b> .....	<b>81</b>
8.1 Caracterización de la diversidad taxonómica y funcional.....	81
8.1.1 Trabajo de campo .....	81
8.1.2 Información funcional.....	82
8.2 Análisis regional .....	83
8.3 Análisis temporal.....	86
8.4 Análisis de las especies que presentaron cambios temporales.....	98
8.5 Análisis del efecto de disturbios .....	102
8.6 Efectividad de las AMP para la conservación de la ictiofauna.....	105
<b>9. CONCLUSIONES</b> .....	<b>108</b>
<b>10. LITERATURA CITADA</b> .....	<b>109</b>
<b>11. ANEXO</b> .....	<b>125</b>
Anexo A. Listado de especies. ....	125
Anexo B. Artículo publicado. ....	130
Anexo C. Artículo sometido .....	151

## Lista de figuras

- Figura 1.** Área de estudio que muestra las cuatro AMP del Pacífico mexicano en donde se realizaron censos de peces entre 2005 y 2017. ....19
- Figura 2.** Mapa del Parque Nacional Bahía de Loreto, en donde se muestran los 47 sitios de monitoreo de 2005 a 2017. Diferentes colores indican las categorías de uso declaradas en el programa de manejo: verde= zona de protección, amarillo= uso restringido 2, rojo= aprovechamiento sustentable (DOF, 2003). ....21
- Figura 3.** Mapa del Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo en donde se muestran los 11 sitios de monitoreo de 2005 a 2017. Diferentes colores indican las categorías de uso declaradas en el programa de manejo: verde= uso restringido, amarillo= tradicional, rojo= sustentable (CONANP-SEMARNAT, 2014). ....23
- Figura 4.** Mapa del Parque Nacional Cabo Pulmo, en donde se muestran los 20 sitios del monitoreo de 2005 a 2017. Diferentes colores indican las categorías de uso declaradas en el programa de manejo: verde= zona de preservación (ZP) y amarillo= aprovechamiento (SASRN y SUP; CONANP, 2006). ....25
- Figura 5.** Mapa del Parque Nacional Huatulco, en donde se muestran los 10 sitios de monitoreo de 2006 a 2017. Diferentes colores indican las categorías de uso declaradas en el programa de manejo: verde= zona de protección, amarillo= uso restringido 2, anaranjado= uso tradicional, rojo= aprovechamiento sustentable de los recursos naturales 2 (CONANP, 2003). ....28
- Figura 6.** Espacio funcional correspondiente a dos coordenadas (PC1 y PC2) para representar gráficamente los índices funcionales calculados para los ensamblajes de peces en el Pacífico mexicano en el periodo 2005 a 2017. Cada círculo corresponde a una especie y los números indican que son especies distintas: a) riqueza funcional (FRic), mide el volumen cubierto por las especies observadas en cada censo (triángulo). b) dispersión funcional (FDis), mide la distancia promedio (líneas grises) entre las especies presentes en un censo con respecto al centroide (cruz). c) originalidad funcional (FOri), mide la distancia promedio entre cada especie y su vecino más cercano (líneas grises). Para FDis y FOri, el tamaño de los círculos representa la ponderación por la densidad. Modificado de Mouillot y colaboradores, 2013. ....34
- Figura 7.** Frecuencia relativa de especies de peces (n=130) por categoría de atributo funcional en las AMP del Pacífico mexicano. ....43
- Figura 8.** Espacio funcional de la ictiofauna en AMP del Pacífico mexicano. a) gráfico de PC1 y PC2 en donde cada punto representa una especie y el color corresponde a los siguientes atributos funcionales: baja movilidad y grado de agregación (azul), alta movilidad y grado de agregación (rojo), bento-pelágicas/pelágicas y diurnas (negro), especies bénticas y nocturnas (verde). b) gráfico de PC3 y PC4 en donde el área de cada color representa un grupo trófico. ...44
- Figura 9.** Síntesis de la diversidad de la ictiofauna en cuatro AMP del Pacífico mexicano de 2005 a 2017. En los histogramas se muestra la riqueza de especies total (S), el número de entidades funcionales totales (FE) y el volumen funcional ocupado total (Fvol), expresados como el porcentaje relativo al total regional (valor absoluto de S y FE se muestra en la parte superior de la barra correspondiente). Las gráficas del espacio funcional muestran la distribución de las

especies registradas (puntos) en el espacio funcional, construido a partir de los ejes seleccionados (PC1 a PC4). El área en color muestra el volumen funcional que abarca el ensamblaje de peces en cada AMP, con respecto al volumen funcional regional (línea negra)...45

**Figura 10.** Tendencia temporal de la diversidad de peces a lo largo de 13 años en Loreto: a) riqueza de especies (S), b) densidad (N), c) riqueza funcional (FRic), d) dispersión funcional (FDis), e) originalidad funcional (FOri). Cada punto representa el valor de cada uno de los censos realizados en el año, y se muestra la línea de tendencia para un GLM. f) Resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los LMM considerando los 47 sitios de muestreo para los cinco índices calculados. Círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. Círculos grises indican que no hubo cambios significativos. ....48

**Figura 11.** Gráfica de los valores predichos para la variable aleatoria (sitio) y la variable fija (año) de los LMM temporales en Loreto para los índices: a) S: riqueza de especies, y b) FRic: riqueza funcional.....49

**Figura 12.** Comparación de la densidad (N) de peces entre las categorías de uso en Espíritu Santo mediante ANOVA. Los gráficos de caja representan la media, el primer y tercer cuartil, el intervalo de confianza (95%) y los puntos atípicos. Colores distintos indican diferencias significativas ( $p= 0.02$ ). .....51

**Figura 13.** Tendencia temporal de la diversidad de peces a lo largo de 13 años en Espíritu Santo: a) riqueza de especies (S), b) densidad (N), c) riqueza funcional (FRic), d) dispersión funcional (FDis), e) originalidad funcional (FOri). Cada punto representa el valor de cada uno de los censos realizados en el año, y se muestra la línea de tendencia para un GLM. f) Resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los LMM considerando los 11 sitios de muestreo para los cinco índices calculados. Círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. Círculos grises indican estabilidad. ....52

**Figura 14.** Tendencia temporal de la diversidad de peces a lo largo de 13 años en Cabo Pulmo: a) riqueza de especies (S), b) densidad (N), c) riqueza funcional (FRic), d) dispersión funcional (FDis), e) originalidad funcional (FOri). Cada punto representa el valor de cada uno de los censos realizados en el año, y se muestra la línea de tendencia para un GLM. f) Resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los LMM considerando los 20 sitios de muestreo para los cinco índices calculados. Círculos grises indican que no hay cambios significativos y la línea negra indica el error estándar.....54

**Figura 15.** Comparación de la riqueza de peces (S) entre las categorías de uso en Huatulco por ANOVA. Los gráficos de caja representan la media, el primer y tercer cuartil, el intervalo de confianza (95%) y los puntos atípicos. Colores distintos indican diferencias significativas ( $p< 0.01$ ). .....56

**Figura 16.** Tendencia temporal de la diversidad de peces en 11 años en Huatulco: a) riqueza de especies (S), b) densidad (S), c) riqueza funcional (FRic), d) dispersión funcional (FDis), e) originalidad funcional (FOri). Cada punto representa el valor de los censos en el año, y se muestra la línea de tendencia para un GLM. f) Resultado de los coeficientes estandarizados

(media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los LMM considerando diez sitios de muestreo para los cinco índices calculados. Círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. Círculos grises indican que no hay cambios significativos. ....57

**Figura 17.** Análisis de cambio en la presencia de especies en Loreto durante 13 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial) que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. ....61

**Figura 18.** Análisis de cambio en la densidad de especies en Loreto durante 13 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial negativa), que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. Los puntos azules representan los centroides de cada transecto, mientras que la elipse representa el intervalo de confianza del 95% de los valores de los centroides. ....62

**Figura 19.** Análisis de cambio en la presencia de especies en Espíritu Santo durante 13 años o. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial) que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. ....63

**Figura 20.** Análisis de cambio en la densidad de especies en Espíritu Santo durante 13 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial negativa), que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. Los puntos azules representan los centroides de cada transecto, mientras que la elipse representa el intervalo de confianza del 95% de los valores de los centroides. ....63

**Figura 21.** Análisis de cambio en la presencia de especies en Cabo Pulmo durante 13 años de monitoreo. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial) que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se validaron los

modelos: círculos grises muestran cambios no significativos (especies neutrales). b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. ....	64
<b>Figura 22.</b> Análisis de cambio en la densidad de especies en Cabo Pulmo durante 13 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media $\pm$ 95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial negativa), que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. Los puntos azules representan los centroides de cada transecto, mientras la elipse representa el intervalo de confianza del 95% de los valores de los centroides. ....	65
<b>Figura 23.</b> Análisis de cambio en la presencia de especies en Huatulco durante 11 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media $\pm$ 95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial) que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos rojos muestran cambios significativos negativos. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. ....	66
<b>Figura 24.</b> Análisis de cambio en la densidad de especies en Huatulco durante 11 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media $\pm$ 95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial negativa), que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes muestran cambios significativos positivos. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. Los puntos azules representan los centroides de cada transecto, mientras que la elipse representa el intervalo de confianza del 95% de los valores de los centroides. ....	66
<b>Figura 25.</b> Variabilidad y tendencias de disturbios naturales en cada AMP del 2003 a 2019, expresadas como anomalías estandarizadas de: radiación fotosintéticamente disponible (PAR), concentración de clorofila-a (CHL_a), concentración de carbono orgánico e inorgánico particulado (POC y PIC) y de la temperatura superficial del mar (SST). Así mismo, se presenta la cobertura coralina promedio por AMP de 2005 a 2017. ....	67
<b>Figura 26.</b> Variabilidad y tendencias del índice de peligro de huracanes y nivel de uso (Visitantes) en cada AMP, así como la presión pesquera (Pesquerías) y la población humana alrededor de los sitios de muestreo entre 2005 y 2017. ....	68
<b>Figura 27.</b> Gráfico de CCA de las especies ganadoras en su presencia en Loreto en donde se muestran los vectores de los disturbios con efectos significativos. ....	70
<b>Figura 28.</b> Gráfico de CCA de las especies ganadoras en su densidad en Loreto y se muestran los vectores de las variables significativas. ....	72
<b>Figura 29.</b> Gráficos de CCA de las especies perdedoras en presencia en Espíritu Santo y se muestran los vectores de las variables significativas. ....	73



- Figura 30.** Gráficos de CCA de las especies con cambios temporales en su densidad en Espíritu Santo. Cada marcador representa una especie y los colores corresponden a las categorías de cambio: a) especies ganadoras (verde), b) especies perdedoras (rojo). Se muestran los vectores de las variables significativas.....75
- Figura 31.** Gráfico de CCA de las especies perdedoras en su densidad en Cabo Pulmo y se muestran los vectores de las variables significativas.....77
- Figura 32.** Gráfico de CCA de las especies ganadoras en densidad en Huatulco y se muestran los vectores de las variables significativas.....79

## Lista de tablas

<b>Tabla I.</b> Metadatos del origen, tamaño de muestra, así como promedio $\pm$ desviación estándar de área muestreada, riqueza de especies (S: especies/censo) y densidad (N: $\log(\text{individuos}/100\text{m}^2)$ ) para las cuatro AMP del Pacífico mexicano. ....	29
<b>Tabla II.</b> Caracteres considerados para el análisis funcional de la ictiofauna de las cuatro AMP y las categorías asignadas de acuerdo al rango de valor por especie. Talla, movilidad, grado de agregación y posición en la columna de agua, se representan con caracteres numéricos (jerarquía entre categorías), y periodo de actividad y dieta como caracteres alfabéticos (categorías independientes).....	32
<b>Tabla III.</b> Valores de índices funcionales calculados para los ensamblajes de peces de AMP del Pacífico mexicano en el periodo de estudio 2005 a 2017.....	46
<b>Tabla IV.</b> Resultados de los LMM para la selección de los factores aleatorios en cada índice en Loreto. Los modelos para conocer el efecto del sitio, fueron construidos con la fórmula: Índice $\sim$ Sitio + (1 Año). Para temporada y categoría de uso, los modelos fueron construidos con la fórmula: Índice $\sim$ Temporada + (1 Año) + (1 Sitio), así como, Índice $\sim$ Uso + (1 Año) + (1 Sitio), respectivamente. Negritas indican los factores que tuvieron efecto en cada índice, de acuerdo a su valor de F.....	47
<b>Tabla V.</b> Análisis temporales de la diversidad de peces en 13 años de monitoreo en Loreto. Los LMM fueron construidos: Índice $\sim$ año + (1 sitio) + (1 temporada). El efecto de las variables aleatorias (sitio y temporada), se indican mediante la desviación estándar aleatoria (RSD). Negritas indican los índices que tuvieron cambios temporales significativos, de acuerdo a su valor de P.....	50
<b>Tabla VI.</b> Resultados de los LMM para la selección de los factores aleatorios en cada índice en Espíritu Santo. Los modelos para conocer el efecto del sitio, fueron construidos con la fórmula: Índice $\sim$ Sitio + (1 Año). Para temporada y categoría de uso, los modelos fueron construidos con la fórmula: Índice $\sim$ Temporada + (1 Año) + (1 Sitio), así como, Índice $\sim$ Uso + (1 Año) + (1 Sitio), respectivamente. Negritas indican los factores que tuvieron efecto en cada índice, de acuerdo a su valor de F. ....	50
<b>Tabla VII.</b> Análisis temporales de la diversidad de peces en 13 años de monitoreo en Espíritu Santo. Los LMM fueron construidos: Índice $\sim$ año + (1 sitio) + (1 temporada). El efecto de las variables aleatorias (sitio y temporada), se indican mediante la desviación estándar aleatoria (RSD). Negritas indican los índices que tuvieron cambios temporales significativos, de acuerdo a su valor de P. ....	53
<b>Tabla VIII.</b> Resultados de los LMM para la selección de los factores aleatorios en cada índice en Cabo Pulmo. Los modelos para conocer el efecto del sitio, fueron construidos con la fórmula: Índice $\sim$ Sitio + (1 Año). Para temporada los modelos fueron construidos con la fórmula: Índice $\sim$ Temporada + (1 Año) + (1 Sitio). Negritas indican los factores que tuvieron efecto en cada índice, de acuerdo a su valor de F. ....	53

<b>Tabla IX.</b> Análisis temporales de la diversidad de peces en 13 años de monitoreo en Cabo Pulmo. Los LMM fueron construidos: Índice $\sim$ año + (1 sitio) + (1 temporada). El efecto de las variables aleatorias (sitio y temporada), se indican mediante la desviación estándar aleatoria (RSD). ....	55
<b>Tabla X.</b> Resultados de los LMM para la selección de los factores aleatorios en cada índice en Huatulco. Los modelos para conocer el efecto del sitio, fueron construidos con la fórmula: Índice $\sim$ Sitio + (1 Año). Para temporada y categoría de uso, los modelos fueron construidos con la fórmula: Índice $\sim$ Temporada + (1 Año) + (1 Sitio), así como, Índice $\sim$ Uso + (1 Año) + (1 Sitio), respectivamente. Negritas indican los factores que tuvieron efecto en cada índice, de acuerdo a su valor de F.....	55
<b>Tabla XI.</b> Análisis temporales de la diversidad de peces en 11 años de monitoreo en Huatulco. Los LMM fueron construidos: Índice $\sim$ año + (1 sitio) + (1 temporada). El efecto de las variables aleatorias (sitio y temporada), se indican mediante la desviación estándar aleatoria (RSD). ....	58
<b>Tabla XII.</b> Especies que presentaron incrementos (ganadoras: verde), descensos (perdedoras: rojo), no cambios (neutrales: gris) y no analizadas (blanco) en presencia para la comparación entre años en cada AMP mediante GLMM binomiales. Negritas señalan especies comerciales y asterisco (*) indica especies de ornato (Gijón-Díaz <i>et al.</i> , 2017; NIPARAJÁ, 2011).....	59
<b>Tabla XIII.</b> Especies que presentaron incrementos (ganadoras: verde), descensos (perdedoras: rojo), no cambios (neutrales: gris) y no analizadas (blanco) en densidad para la comparación entre años (n= 13) en cada AMP mediante GLMM binomiales. Negritas señalan especies comerciales y asterisco (*) indica especies de ornato (Gijón-Díaz <i>et al.</i> , 2017; NIPARAJÁ, 2011). ....	60
<b>Tabla XIV.</b> Resultados de la permutación para CCA en los modelos de presencia en Loreto que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos. ....	69
<b>Tabla XV.</b> Resultados de la permutación para CCA en los modelos de densidad en Loreto que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos. ....	71
<b>Tabla XVI.</b> Resultados de la permutación para CCA en los modelos de presencia en Espíritu Santo que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.....	73
<b>Tabla XVII.</b> Resultados de la permutación para CCA en los modelos de densidad en Espíritu Santo que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos. ....	74
<b>Tabla XVIII.</b> Resultados de la permutación para CCA en los modelos de densidad en Cabo Pulmo que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.....	76
<b>Tabla XIX.</b> Resultados de la permutación para CCA en el modelo de presencia en Huatulco que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos. ....	77

**Tabla XX.** Resultados de la permutación para CCA en los modelos de densidad en Huatulco que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos. .... 78

## 1. INTRODUCCIÓN

El concepto de biodiversidad se refiere a la suma de la complejidad biológica en todos los niveles de organización, incluyendo toda la variación intraespecífica (genotípica y fenotípica) e interespecífica de la comunidad, en escala espacial y temporal (Tilman, 2001). Uno de sus componentes es la diversidad de especies, que en este documento se referirá como diversidad taxonómica, y que involucra tanto la riqueza de especies como la uniformidad en la distribución de sus abundancias en un ensamblaje biológico (Magurran, 2013).

Aunque los estudios de diversidad taxonómica son muy populares para describir diferencias espaciales y temporales, se ha observado que son poco sensibles a señales de disturbios (Mouillot *et al.*, 2013; D'agata *et al.*, 2014). Frente a ello, surgieron índices complementarios que incorporan mayor información sobre las especies como los índices de distintividad taxonómica (miden la distancia entre especies dentro de un árbol de clasificación Linneana; Warwick y Clarke, 1998) o los índices funcionales (miden la similitud entre especies con base en caracteres ecológicos; Francisco y de la Cueva, 2017), que permiten hacer una caracterización más robusta de los ecosistemas y sus cambios ante perturbaciones.

El incorporar información sobre atributos funcionales, facilita la identificación del papel de las especies en los procesos que se llevan a cabo en los ecosistemas, así como permite entender los cambios en los patrones de biodiversidad y los fenómenos que impulsan estos cambios (Petchev *et al.*, 2007; Francisco y de la Cueva, 2017). Los atributos funcionales constituyen caracteres cuantificables de cada especie que denotan de manera directa o indirecta su desempeño en procesos ecosistémicos (Cadotte *et al.*, 2011). Estos pueden ser atributos morfológicos, etológicos (e.g. especies con actividades diurnas vs. nocturnas) y/o ontogénicos (e.g. periodo larvario), y su elección se hace con base en los procesos que se desean explicar (Clarke y Warwick, 1998; Cadotte *et al.*, 2011). Por ejemplo, el análisis de atributos funcionales como la talla corporal y tamaño de la mandíbula en los peces loro es utilizado para determinar su impacto en los procesos de ramoneo y bioerosión en arrecifes coralinos (Bellwood y Choat, 1990). Así mismo, la evaluación del periodo de actividad de las especies ha permitido conocer el

efecto del día y la noche en procesos de colonización de lagunas arrecifales (Dufour y Galzin, 1993).

El uso de caracteres morfológicos ha sido popular en paleobiología (Goatley *et al.*, 2010), fenética y recientemente en análisis funcionales de distintos taxa (aves, plantas y peces), debido a que se considera que la forma refleja la función, así como representa la estimación más accesible en gran número de especies debido a que se carece de información fina sobre su historia natural (Roy y Foote, 1997; Petchey y Gaston, 2006; Toussaint *et al.*, 2016). Sin embargo, no todos los rasgos morfológicos están directamente relacionados con la función de las especies (Toussaint *et al.*, 2016), por lo tanto, muchos autores afirman que si se cuenta con la información adecuada, es preferible el uso de caracteres ecológicos como aproximaciones de las funciones, debido a que especies con distintas características ecológicas, interactúan de manera diferente con su entorno y por lo tanto presentan funciones variadas en el ecosistema (Mouillot *et al.*, 2014; Olivier *et al.*, 2018).

Así, la diversidad funcional se define como el valor y rango de los atributos funcionales de las especies en un ecosistema dado (Tilman, 2001), y según Mason y colaboradores (2005) se integra por tres factores: en primer lugar, la riqueza funcional que se refiere al volumen del espacio funcional ocupado por las especies dentro de un ensamblaje (Mason *et al.*, 2005; Mouillot *et al.*, 2005), el cual se define de forma matemática. Descensos en los valores de riqueza funcional a través del tiempo indican que disturbios naturales o antropogénicos han eliminado algunas especies de la localidad de estudio, y el impacto es más claro si dichas especies presentan atributos funcionales que delimitan los extremos del espacio funcional (Tilman, 2001; Mason *et al.*, 2005).

En segundo lugar, la uniformidad funcional representa la distribución de la abundancia de cada especie dentro del espacio funcional ocupado (Mouillot *et al.*, 2005). El descenso en sus valores indica reducción en la efectividad de algunas funciones debido a la pérdida de individuos que las realicen (Mason *et al.*, 2005). Finalmente, la dispersión funcional mide el grado al cual la distribución de las abundancias en el espacio funcional, maximiza la divergencia de los atributos

funcionales dentro del ensamblaje (Mason *et al.*, 2005). Una menor dispersión de las especies en el espacio funcional, podría implicar menor complementariedad y mayor competencia por los recursos (Mason *et al.*, 2005). Estos tres componentes son ortogonales, es decir, explican por separado distintos aspectos de la diversidad funcional, y en conjunto permiten analizar de manera integral la relación diversidad – función – proceso ecosistémico (Mason *et al.*, 2005).

La relación entre la diversidad taxonómica y el funcionamiento del ecosistema, ha fomentado el análisis de la variación de atributos funcionales, de la regulación de las redes tróficas y ciclos de nutrientes, así como la evaluación de la resiliencia ecológica y sus implicaciones para la conservación de ecosistemas ante disturbios (Cáceres *et al.*, 2020; Olán-González *et al.*, 2020).

En estos trabajos, uno de los grupos que más ha sido utilizado como modelo de estudio es el de los peces, debido a su relevancia económica para la pesca comercial y actividades recreativas (pesca deportiva y buceo; Leenhardt *et al.*, 2015), así como a su importancia ecológica dada por su alta diversidad de especies que comprenden una amplia variedad de funciones (Stuart-Smith *et al.*, 2013; Olivier *et al.*, 2018).

Particularmente en ecosistemas arrecifales, la ictiofauna abarca papeles ecológicos que van desde los herbívoros que potencialmente controlan la productividad primaria (Mumby, 2009), hasta los depredadores que controlan diversos taxa de nivel trófico intermedio (Holmlund y Hammer, 1999; Glynn y Enochs, 2011). A través de análisis de ensamblajes de peces se han detectado patrones biogeográficos como similitudes funcionales entre regiones (Mouillot *et al.*, 2014; McLean *et al.*, 2021) o aumento de la diversidad hacia zonas tropicales (lo que coincide con lo estipulado por la Regla de Rapoport; Stuart-Smith *et al.*, 2013). Adicionalmente, se han determinado zonas de alta diversidad (Olivier *et al.*, 2018) y vulnerabilidad de funciones específicas (D'agata *et al.*, 2014), así como se ha evaluado la resiliencia de distintos ecosistemas ante cambios en las especies (Bates *et al.*, 2014a; Micheli *et al.*, 2014; Bierwagen *et al.*, 2018).

En teoría, la remoción de especies o disminución de sus abundancias por efectos de disturbio, puede resultar en el detrimento de funciones esenciales para que se lleven a cabo los procesos

ecológicos, lo que puede traer como consecuencia una disminución de los servicios ecosistémicos (Miller *et al.*, 2011; Mouillot *et al.*, 2013). Los eventos de disturbio pueden ser de tipo natural, como cambios ambientales y bióticos (eventos El Niño o pérdida de cobertura coralina, respectivamente), o de tipo antropogénico (como el desarrollo turístico y la sobrepesca), y su efecto depende de su frecuencia e intensidad, aunque no siempre presenta los mismos resultados debido a que es un fenómeno multifacético y multidimensional (Miller *et al.*, 2011; Mouillot *et al.*, 2013).

Como respuesta ante los disturbios, las poblaciones y comunidades pueden ajustarse a las nuevas condiciones, a través de diversos procesos como el cambio en los rangos de distribución, los cambios en la demografía, la aclimatación fisiológica de los individuos, la selección natural (a nivel de poblaciones) y la reorganización ecológica (a nivel de comunidades; Webster *et al.*, 2017). Con respecto a la reorganización ecológica, la teoría del “efecto portafolio” explica que una alta diversidad de especies puede conducir a una mayor estabilidad de los ecosistemas, debido a una gran variedad de respuestas funcionales para preservar los procesos ecológicos y mantener el ecosistema en un estado estable ante el disturbio (Figge, 2004; Hooper *et al.*, 2005; Ng y Micheli, 2020). Esto puede darse si las especies se comportan de manera independiente o si presentan una relación negativa, es decir que en caso de pérdida de alguna la otra se ve favorecida (Figge, 2004; Oesterheld, 2008).

De manera adicional, si las especies favorecidas presentan funciones similares a las que han sido afectadas por el disturbio, éstas pueden sustituirlas (Hooper *et al.*, 2005). A esta capacidad de ciertas especies para compensar funcionalmente la pérdida de otras, se le conoce como redundancia funcional (Hooper *et al.*, 2005; Mason *et al.*, 2005), y en teoría representa una ventaja (aseguramiento ecológico), dado que si la especie se pierde, hay especies “sustituto” capaces de mantener la función y el proceso ecológico (Yachi y Loreau, 1999; Loreau *et al.*, 2001). En esta sustitución de especies, se asume que los cambios derivados en los procesos son mínimos y que los ecosistemas pueden mantenerse en el estado actual (Rosenfeld, 2002). Por lo tanto, en teoría los ecosistemas más redundantes tendrán mayor grado de resiliencia (capacidad para amortiguar el disturbio, reorganizarse y adaptarse al cambio; Holling, 1973).



Se debe tomar en cuenta que fenómenos observados en todos los océanos como la sobre-redundancia (tendencia de especies a agruparse en algunas funciones) y la vulnerabilidad funcional (gran número de funciones representadas por una sola especie), indican que la relación diversidad – redundancia – resiliencia no siempre se cumple, por lo que es necesario analizar los efectos de la pérdida de especies y funciones particulares, ya que puede ser la principal amenaza para la conservación de los procesos y servicios ecosistémicos (Mouillot *et al.*, 2014).

Aunado a la capacidad intrínseca de los ecosistemas para enfrentar los disturbios, instrumentos de conservación como las Áreas Marinas Protegidas (AMP), buscan directamente proteger la biodiversidad e indirectamente fomentar la robustez (capacidad de los ecosistemas para mantener un estado ideal a pesar de las fluctuaciones internas o externas; Mumby *et al.*, 2014), y resiliencia de los ecosistemas (Agardy, 1994). A nivel mundial, existen diferentes esquemas de protección por AMP que van desde la prohibición de cualquier tipo de extracción o actividad mediante reservas marinas, hasta la regulación de actividades pesqueras en Áreas multi-uso (Agardy *et al.*, 2003; Sala y Giakoumi, 2017).

A nivel global, la implementación de reservas marinas en algunos sitios de zonas tropicales, ha mostrado efectos positivos en la ictiofauna de hasta 30% más riqueza de especies y hasta 117% mayor densidad, tanto en estudios espaciales (análisis dentro y fuera del área protegida) como temporales (análisis antes y después de la implementación de la protección; Lester *et al.*, 2009).

Así mismo, se ha sugerido que sus beneficios pueden incrementar exponencialmente con la acumulación de cinco características clave: área protegida mayor a 100 km<sup>2</sup>, aislamiento del AMP por aguas profundas o arenales, aplicación efectiva de la normativa ambiental, más de diez años de protección y cierre a la pesca (Edgar *et al.*, 2014).

Por su parte, las Áreas multi-uso presentan resultados controversiales debido a que aunque en algunos sitios se ha observado mayor riqueza de especies y densidad de peces en comparación con zonas de pesca, estos resultados no son siempre significativos (Lester y Halpern, 2008). Así

mismo, dentro de algunas Áreas multi-uso se ha observado mayor densidad y biomasa de peces no comerciales en las zonas de restricción (Lester y Halpern, 2008; Rife *et al.*, 2013a), mientras que las especies comerciales altamente móviles en etapas adultas no presentan diferencias debido a la persistencia de la pesca de sustento y recreativa en zonas de aprovechamiento (Lester y Halpern, 2008; Munguia-Vega *et al.*, 2018). Con base en ello, resulta complicado hacer generalizaciones sobre los resultados de este variado esquema de protección, el cual usualmente se enfrenta a problemáticas como mínima participación de la comunidad local, recursos escasos para su diseño, así como falta de vigilancia y regulación efectiva, cayendo en la categoría de “parques de papel” que no restringen de manera efectiva la explotación o el acceso a visitantes (Lester y Halpern, 2008; Rife *et al.*, 2013b).

Si bien se ha demostrado que ecosistemas en reservas marinas presentan resiliencia debido a una alta diversidad de especies y funciones que les permiten amortiguar los impactos climáticos y antropogénicos (Bernhardt y Leslie, 2013; Stuart-Smith *et al.*, 2013; Ulate *et al.*, 2018), es necesario analizar esta capacidad ecosistémica en diferentes Áreas multi-uso para resaltar los beneficios de la protección parcial, especialmente en países en vías de desarrollo en donde no es económica ni políticamente factible el cierre a la pesca o a actividades eco-turísticas en grandes extensiones (Lester y Halpern, 2008). Particularmente en México, el objetivo de la protección es conservar los ecosistemas y los procesos ecológicos que ocurren en determinadas áreas pero también hacer uso de sus recursos naturales, por lo que las reservas marinas no son un esquema de protección usual y en lugar de ello se han establecido 37 Áreas Naturales Protegidas con componente marino (22.3% de la superficie marina; CONANP, 2018), que pueden clasificarse como Áreas multi-uso debido a que incluyen zonas restringidas a cualquier tipo de explotación y zonas de aprovechamiento en donde se permite la extracción únicamente con técnicas sustentables.

En el Pacífico mexicano, el Parque Nacional Cabo Pulmo establecido en 1995 y que cuenta con el mayor porcentaje de zona de veda (35.1%) que se expandió casi a su totalidad por acción de los residentes locales, mostró incrementos en la riqueza de especies de peces (40%), biomasa total (463%), y biomasa de depredadores tope (1070%) entre 1999 y 2009 (Aburto-Oropeza *et al.*,

2011). Por su parte, en el análisis del Parque Nacional Loreto (Área multi-uso) se registró incremento en la biomasa de peces herbívoros y zooplanctívoros en una pequeña zona restringida (0.07% del total de área protegida), mientras que el resto del AMP no presentó diferencias significativas en 13 años de estudio (1998-2010; Rife *et al.*, 2013a).

Para el resto del Pacífico mexicano, a pesar de tener AMP con más de diez años de protección, no se han realizado estudios de los cambios en la ictiofauna a largo plazo. Esto se debe a la falta de información de monitoreo en algunas áreas, así como a la falta de estandarización en las metodologías de muestreo, la cual no permite analizar series históricas con datos consistentes. Por tal motivo, hasta el momento no se tiene una idea clara del efecto de la protección parcial en la estructura comunitaria y funcional de la ictiofauna regional.

Con base en lo anterior, en esta investigación se buscó determinar si las AMP como estrategia de manejo, han derivado en aumentos en la diversidad taxonómica de la ictiofauna en una reserva marina (Cabo Pulmo) y tres Áreas multi-uso (Loreto, Espíritu Santo y Huatulco), y si éstos se traducen en cambios positivos en la diversidad funcional a través del tiempo. Así mismo, se analizaron las especies responsables de los cambios en el ensamblaje biológico y el efecto de distintos tipos de disturbio sobre estas especies, con el fin de determinar si las pérdidas o ganancias se asocian a variables naturales y/o antropogénicas.

## 2. ANTECEDENTES

Los primeros registros de estudios que contienen el término “diversidad funcional” se remontan a finales de los años sesenta, sin embargo a partir de los años noventa, el número de publicaciones que incluyen el concepto ha ido en aumento (Schleuter *et al.*, 2010). Por ejemplo en el año 1992, se publicaron alrededor de 40 artículos relacionados con el tema, mientras que en el 2008, el número de publicaciones fue cercana a 300 (Schleuter *et al.*, 2010).

Particularmente en ambientes marinos, de 2004 a 2016 se publicaron 127 artículos que realizaron análisis funcionales, y la tendencia de publicación de estudios es positiva, ya que va desde tres artículos en los primeros años hasta 18 en 2016 (Francisco y de la Cueva, 2017).

Relacionados con el análisis funcional de la ictiofauna en escala global, existen tres trabajos destacables que hacen comparaciones regionales: Stuart-Smith y colaboradores (2013), compararon la diversidad de 2,473 especies de peces arrecifales en 1,844 sitios. Para su análisis funcional emplearon ocho caracteres: talla máxima, amplitud trófica, grupo trófico, posición en la columna de agua, comportamiento de agrupación, patrón de actividad diario, preferencia de sustrato, y complejidad de hábitat. Calcularon densidad de especies, diversidad taxonómica y funcional (empleando el índice de Rao), riqueza de grupos funcionales (a través de un dendrograma), riqueza funcional (volumen funcional que abarcaron las especies), y uniformidad (diversidad/densidad de especies). Encontraron que en las regiones con mayor riqueza de especies (zona tropical), hay una mayor redundancia funcional, es decir, cada especie contribuye en menor medida a los procesos ecológicos, en comparación con regiones templadas. Los autores resaltan la importancia de realizar estudios que tomen en cuenta la diversidad de especies y de funciones, para el diseño de redes de AMP, así como para cuantificar la relación función ecológica – impacto humano.

Por su parte, Mouillot y colaboradores (2014) analizaron 6,316 especies de peces a nivel funcional, caracterizadas mediante seis caracteres: talla, movilidad, periodo de actividad, grado de agregación, posición en la columna de agua y dieta. Sus resultados demuestran que a pesar

de la diferencia en la riqueza de especies (3,689 especies en el Indo-Pacífico Central vs. 570 Pacífico Oriental Tropical), en las regiones menos diversas se encuentra representado por lo menos el 59% del volumen funcional global. Esto podría indicar que la ictiofauna de zonas de baja diversidad, mantiene los procesos ecológicos necesarios para la persistencia de dichos ecosistemas, ya que comparte la mayoría de las funciones clave con faunas más ricas. Sin embargo, destacan que la “sobre-redundancia”, es decir, la tendencia de las especies a agruparse desproporcionalmente en algunas funciones particulares, es un fenómeno observado en todas las regiones y puede considerarse un punto vulnerable que requiere futuros análisis.

Así mismo, McLean y colaboradores (2021) analizaron 2,786 especies en 89 ecorregiones para determinar patrones biogeográficos en la distribución de cinco atributos funcionales (talla, movilidad, grado de agregación, posición en la columna de agua y dieta) a nivel global. Mediante este análisis, determinaron que hay similitud en la composición de atributos funcionales incluso entre regiones geográficamente distantes, lo cual está relacionado a condiciones ambientales similares, a pesar de las diferencias taxonómicas y evolutivas entre ensamblajes de peces. Así mismo, determinaron la presencia de 21 combinaciones de atributos funcionales comunes en todas las ecorregiones estudiadas (zonas templadas y tropicales), por lo que proponen que las estrategias de manejo estén basadas en la conservación de atributos funcionales (más que en especies particulares), con el fin de aplicarlas en regiones distintas.

Con relación al análisis temporal de la diversidad de peces en AMP y su comparación con zonas de pesca, se destacan dos trabajos:

Bates y colaboradores (2014a), analizaron la riqueza y diversidad taxonómica y funcional de peces en arrecifes templados de Tasmania, con base en diez caracteres que representan aspectos de la fisiología térmica, ciclo de vida, ecología trófica, comportamiento, uso de hábitat y distribución geográfica. Sus resultados revelaron una oscilación decadal en la riqueza y diversidad de especies, mientras que la riqueza y diversidad funcional presentó incrementos en el periodo de estudio (20 años), asociados al aumento de peces herbívoros por efectos de tropicalización (aumento en la temperatura y cambios en la concentración de nutrientes). Las comparaciones entre una reserva marina y sitios aledaños abiertos a la pesca no mostraron

diferencias significativas en la diversidad de peces, sin embargo se observó que la protección a la pesca amortigua las fluctuaciones de la diversidad (estabilidad en la comunidad de peces) y proporciona resistencia a la tropicalización (recuperación de especies templadas de grandes tallas y baja colonización de especies subtropicales).

Por su parte, Bierwagen y colaboradores (2018), evaluaron los cambios en la estructura comunitaria y funcional de peces y bentos en distintos arrecifes de la Gran Barrera Australiana, antes y después del ciclón Yasi (2011). Para ello, de 2006 a 2016 se realizaron muestreos cada dos años en cuatro arrecifes con similar tamaño y posición geográfica pero diferente estrategia de manejo (reservas y zonas de pesca), en donde se registró la riqueza y abundancia de peces con censos visuales y de bentos con imágenes digitales. A nivel espacial, se observó que las variables sitio y distancia de la costa fueron las que presentaron mayor efecto en la composición de los ensamblajes. El análisis temporal, mostró un descenso en la cobertura de coral, densidad y riqueza de peces de 2006 a 2012, seguido de una recuperación (especialmente en peces excavadores/raspadores, detritívoros y planctívoros). Sin embargo, no se observó una relación clara entre la diversidad de peces y bentos, lo que indica que las variaciones observadas en la estructura comunitaria y funcional se debieron en mayor medida a condiciones ambientales diferenciales entre arrecifes y no a relaciones biológicas. Así mismo, el tipo de manejo en el área no mostró un efecto significativo, lo que contradice otros estudios que afirman que las áreas cerradas a la pesca son más resilientes ante disturbios (Bierwagen *et al.*, 2018).

En el caso de los arrecifes del Pacífico Oriental Tropical, las primeras aproximaciones a los análisis de diversidad funcional se dieron desde el punto de vista trófico (Glynn, 2004; Sonnenholzner *et al.*, 2009). Sin embargo, en el presente estudio no son considerados como antecedentes, debido a que se ha demostrado que la clasificación sólo basada en grupos tróficos tiende a subestimar la variación en los roles funcionales de las especies (Micheli y Halpern, 2005). Uno de los trabajos que incorpora otros atributos funcionales, además del gremio trófico, es el de Edgar y colaboradores (2011) para los peces e invertebrados arrecifales de Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador. En este estudio se realizó una clasificación funcional con base en el movimiento y tipo de alimentación, así como se realizaron

comparaciones entre localidades (islas vs. sitios continentales), y entre niveles de protección a la pesca (alto, medio y bajo). Se encontró que las AMP con alta protección a la pesca presentaron una mayor biomasa de carnívoros y menor biomasa de grupos inferiores, lo que indica un efecto de cascada trófica. Por su parte, las zonas con protección media y baja a la pesca presentaron tendencias similares, con bajas biomásas de peces carnívoros, lo que evidencia el efecto de la presión pesquera sobre el ecosistema (Edgar *et al.*, 2011).

En el Pacífico mexicano además de los estudios basados en gremios tróficos (López-Rasgado *et al.*, 2016; Fernández-Rivera Melo *et al.*, 2018a), existen al menos cinco trabajos que analizan a nivel espacial la diversidad funcional de la ictiofauna incorporando varios atributos funcionales:

Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera (2016), realizaron un estudio de la fauna de peces de cuatro sitios del Pacífico mexicano (23°N a 15°N). A través del análisis de grupos funcionales, formados a partir de dendrogramas basados en el nivel trófico y morfometría, concluyeron que los arrecifes de la región presentan alta similitud funcional (18 de los 19 grupos funcionales estuvieron representados en todos los sitios). Así mismo, afirman que la región presenta un alto grado de redundancia ecológica, especialmente en AMP (Cabo Pulmo y Huatulco), en las cuales hay un mayor número de especies representando a cada grupo funcional, en comparación con las áreas no protegidas (Isla Isabel e Ixtapa).

Ramírez-Ortiz y colaboradores (2017), realizaron un estudio de 257 especies de peces e invertebrados arrecifales en cuatro provincias biogeográficas (Cortés, Mexicana, Panámica e Islas Oceánicas) del Pacífico Oriental Tropical (26.5 a 0.5°N). El análisis basado en la construcción de grupos funcionales mediante dendrogramas de grupos tróficos, rasgos morfológicos y taxonomía, destacó una tendencia a la disminución en la riqueza de grupos funcionales hacia el ecuador, asociado a la presencia de hábitats más homogéneos, así mismo, los autores recalcan que en la región hay alta redundancia funcional.

Olivier y colaboradores (2018), evaluaron las diferencias en la riqueza de especies de peces en islas del Golfo de California, con base en información de museos, literatura y monitoreo. A partir de los datos de censos visuales ( $n= 724$ ) calcularon la riqueza de especies, densidad, biomasa, así como la diversidad funcional (número de entidades funcionales, redundancia, sensibilidad, sobre-redundancia y volumen funcional) con base en seis caracteres: talla máxima, movilidad, periodo de actividad, grado de agregación, posición en la columna de agua y dieta. Adicionalmente, exploraron las relaciones entre la riqueza de especies, densidad, biomasa y volumen funcional con 14 variables (materia orgánica disuelta, clorofila-a, radiación fotosintéticamente activa, carbono orgánico e inorgánico particulado, temperatura superficie del mar mínima y media anual, concentración de fosfatos y silicatos, salinidad, oxígeno disuelto, latitud, tamaño de la isla y población humana en 50 km alrededor). En este trabajo, reportaron baja redundancia funcional a nivel regional y diferencias (a nivel de especies y funciones) entre la parte norte (mayores fluctuaciones climáticas) y el sur del golfo (con características tropicales estables), asociadas a la alta heterogeneidad oceanográfica en la región. Estas diferencias también se vieron reflejadas en las especies y funciones dominantes en cada zona (Norte: invertívoros bénticos de gran talla; Sur: herbívoros de gran talla y zooplantívoros con alto grado de agregación). A pesar de que variables como la temperatura, radiación fotosintéticamente activa y población humana presentaron relación con la riqueza de especies y volumen funcional, variables biológicas como la abundancia y la biomasa de peces fueron mejores predictores de la riqueza de especies y riqueza funcional, lo que apoya la idea de que factores biológicos tienen efecto en la productividad de los ecosistemas marinos y sus servicios ecosistémicos. Finalmente, los autores destacan altos valores de diversidad en la zona sureste (Corredor Loreto-Cerralvo), por lo que proponen que esta zona cuente con estrategias de manejo y conservación más efectivas.

Morales-de-Anda y colaboradores (2020), evaluaron diferencias espaciales en la diversidad de peces y su relación con la estructura de hábitat en 2015 en tres zonas: Parque Nacional Isla Isabel (sólo protegido en su porción terrestre), Reserva de la Biosfera Islas Marías y Parque Nacional Islas Marietas (ambas áreas protegidas con componente marino). A partir de la abundancia por especie y seis atributos funcionales categóricos (empleados en el trabajo de



Olivier *et al.*, 2018), calcularon los índices de redundancia y vulnerabilidad funcional para analizar su relación con la estructura del hábitat (porcentaje de cobertura del bentos y rugosidad). Sus resultados muestran baja redundancia y alta vulnerabilidad a nivel regional, con alta variabilidad entre sitios e islas que se explicó parcialmente por algunas variables de la estructura del hábitat como la rugosidad. Estos autores destacan que debido a la alta variabilidad espacial es necesario identificar los disturbios que presentan efectos en la diversidad de peces, así como los procesos y servicios ecosistémicos de los arrecifes de coral de cada isla, con el fin de implementar estrategias de manejo particulares.

Olán-González y colaboradores (2020), realizaron una comparación de la diversidad de peces en 45 sitios pertenecientes a dos localidades del Atlántico y dos del Pacífico en 2016. Con base en la información de censos visuales y los seis atributos funcionales empleados en el trabajo de Olivier y colaboradores (2018), calcularon seis índices (riqueza de especies, densidad, uniformidad  $J'$ , riqueza funcional, dispersión funcional y originalidad funcional). Sus resultados muestran que aunque en el Pacífico se registró menor riqueza total (La Paz= 61 especies y Parque Nacional Huatulco= 60 especies) en comparación con el Atlántico (Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano= 79 especies y Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos= 69 especies), ambas regiones presentaron valores similares en los índices de diversidad funcional, así como un volumen funcional superior al 50% del total registrado en el área de estudio (a excepción de Puerto Morelos que presentó 30% debido a la ausencia de piscívoros). Los sitios del Pacífico no presentaron diferencias significativas para ninguno de los índices y exhibieron una relación negativa entre la cobertura coralina y la diversidad de peces, debido a la baja riqueza de especies asociadas a coral, así como al hábitat homogéneo y baja complejidad estructural que provee una alta cobertura coralina en esta región.

A nivel temporal, López-Pérez y colaboradores (2013) analizaron los cambios en los ensamblajes de peces (2006 a 2009) así como identificaron las características ambientales que pueden predecir estos cambios en 31 arrecifes de Oaxaca (incluido el Parque Nacional Huatulco). Con base en los datos de 614 censos visuales estacionarios (tipo cilindro) calcularon la riqueza de especies, abundancia y diversidad taxonómica (diversidad  $H'$ , uniformidad  $J'$  y dominancia de

Simpson), y analizaron las diferencias espaciales y temporales. Adicionalmente tomaron datos de hábitat y variables ambientales mensuales (temperatura superficial del mar, carbono inorgánico particulado, clorofila-a y materia orgánica disuelta) para determinar si hay una relación entre estos factores y la abundancia de peces. Sus resultados muestran que la costa de Oaxaca presenta diferencias significativas en la diversidad de peces tanto entre sitios como entre temporadas y años, asociadas principalmente a cambios abruptos en el ambiente por efecto de surgencias (noviembre a febrero en donde la riqueza y abundancia es mayor), así como al tipo de hábitat (ecosistemas rocosos presentan mayor abundancia de peces que los arrecifes coralinos). Así mismo, sugieren que la degradación de los arrecifes de coral en esta región es evidente, lo que en conjunto con la sobrepesca selectiva (enfocada en las familias Lutjanidae, Serranidae y Carangidae), ha conducido a la dominancia de peces no comerciales (Pomacentridae y Labridae).

Aburto-Oropeza y colaboradores (2011) analizaron el cambio en la diversidad taxonómica (riqueza, biomasa, diversidad y grupos tróficos) de peces en la reserva marina Cabo Pulmo entre 1999 y 2009. Ellos encontraron un aumento de 40% en la riqueza de especies por censo, 463% de aumento de la biomasa total, así como incrementos significativos en la diversidad (inverso de Simpson) de depredadores tope (1070%). Así concluyen que los cambios positivos en esta área, se deben en mayor medida a factores sociales (apoyo de la comunidad local, vigilancia y aplicación de las normas ambientales) y factores ecológicos (71.11 km<sup>2</sup> de área protegida, buen estado de la comunidad coralina, presencia de áreas de desove de peces y alta productividad).

Para el Área multi-uso de Loreto, Rife y colaboradores (2013a) hicieron una evaluación de la efectividad de su protección en trece años posteriores a su instauración (1998 a 2010). Para ello, analizaron los cambios en la biomasa de peces, así como los cambios en los volúmenes de captura en zonas dentro y fuera del AMP. Ellos reportaron un incremento de la biomasa de peces en una zona de no pesca que abarca el 0.07% polígono de protección, mientras que el resto del área protegida no presentó cambios significativos. Así mismo, los volúmenes de captura disminuyeron dentro del AMP, y aumentaron fuera del parque. Concluyen que las estrategias de manejo, han contribuido a mantener las condiciones originales de la comunidad,

pero que es necesario establecer medidas más estrictas como la aplicación de la normativa ambiental y áreas de no pesca más extensas, para observar los beneficios de la protección.

Finalmente, el trabajo de Álvarez-Filip y Reyes-Bonilla (2006) en la reserva marina Cabo Pulmo, es el único que realiza una evaluación de la diversidad funcional de peces. Para ello, los autores construyeron una clasificación funcional mediante dendrogramas, basados en nueve caracteres funcionales y morfométricos. Sus resultados muestran que la diversidad funcional entre 1987 y 2003 no cambió significativamente, lo cual asocian al alto grado de redundancia funcional y potencial de compensación de especies, que podría conferir estabilidad y persistencia al arrecife a través del tiempo. Por su parte, el análisis mediante índices tradicionales (riqueza, abundancia, diversidad  $H'$  y uniformidad  $J'$  de especies), presentó diferencias significativas en el tiempo. Los descensos en la diversidad taxonómica de peces los atribuyen al efecto de disturbios (El Niño 1997-1998 y huracanes), que modificaron el sustrato en el área (pérdida > 50% de cobertura coralina), y trajeron como consecuencia el decremento de algunas especies asociadas.

En resumen, la mayoría de los estudios de diversidad funcional de la ictiofauna consisten en comparaciones globales o regionales de datos de línea base que abarcan pocos sitios de muestreo en el Pacífico Oriental Tropical y, además, los estudios temporales se basan en años concretos para una sola localidad. Por estas razones, en el presente estudio se analizaron los cambios en la diversidad taxonómica y funcional de peces en una reserva marina y en tres Áreas multi-uso a lo largo de 13 años de monitoreo (2005 a 2017). Así mismo, se determinó si la variación en la presencia y densidad de las especies más comunes en cada AMP (presencia en > 50 % de los censos) contribuyó a las tendencias observadas en los índices ecológicos y se evaluó si estos cambios encontrados estuvieron asociados a diez variables naturales y antropogénicas.

De esta manera, el análisis integral de los cambios temporales a nivel de comunidad, así como de los cambios particulares en las especies y su asociación a diferentes disturbios, representa un avance sobre el estudio de la resiliencia de los ecosistemas arrecifales, así como una herramienta potencialmente útil para la evaluación de los efectos de la implementación de AMP en el Pacífico mexicano.

### 3. JUSTIFICACIÓN

La falta de estandarización en los datos de monitoreo del Pacífico mexicano ha limitado los análisis de cambios temporales en la diversidad de peces y los disturbios asociados, así como ha impedido analizar la efectividad de AMP en la conservación de la ictiofauna. Este tipo de estudios resultan necesarios debido a que México se ha incorporado a la reducida lista de países que realizan acciones para cumplir la Meta 11 de Aichi, la cual establece la conservación del 10% al 22% de zonas marinas y costeras para 2020 (CONANP, 2018). Por ello, análisis que contemplen los cambios en especies y funciones, permitirán aclarar los beneficios del establecimiento y mantenimiento de AMP en los litorales mexicanos. Esta información será relevante para determinar el estado pasado y presente de los ensamblajes de peces en AMP del Pacífico mexicano, así como para evaluar el nivel de resiliencia y proponer estrategias que fomenten la conservación de especies, funciones, procesos y servicios de los ecosistemas arrecifales.

#### 4. HIPÓTESIS

**Espacial:** Se presentará un gradiente latitudinal en el número total de especies de peces (Huatulco> Cabo Pulmo> Espíritu Santo> Loreto) independiente de la categoría de protección, debido a que la regla de Rapoport indica que los sitios de latitudes más bajas albergan especies subtropicales (con amplia tolerancia ambiental y capacidad de residir en más hábitats) y tropicales, lo que les confiere una mayor riqueza en comparación con latitudes más altas. Esto se traducirá en un mayor número de entidades funcionales debido a la baja redundancia en la región del Pacífico mexicano, así como a un mayor volumen funcional por un elenco de especies más amplio.

**Temporal:** La reserva marina Cabo Pulmo presentará incrementos en la diversidad taxonómica de peces a través del tiempo, los cuales se traducirán en cambios positivos en la diversidad funcional. En contraste, las Áreas multi-uso (Loreto, Espíritu Santo y Huatulco), presentarán estabilidad temporal en la diversidad taxonómica y funcional de peces, debido a un balance entre el aumento en la densidad de peces en zonas restringidas, así como la extracción en las zonas de aprovechamiento.

**Disturbios:** Cambios en la presencia y densidad de especies no comerciales estarán relacionados principalmente con disturbios naturales (descensos en la cobertura coralina y anomalías de temperatura y clorofila-a), mientras que la disminución de especies comerciales (carnívoros de gran tamaño) presentará una relación inversa con disturbios antropogénicos (aumento de pesca, número de visitantes y población humana contigua al AMP).

## **5. OBJETIVO**

### **5.1 Objetivo general**

Evaluar las diferencias regionales y los cambios temporales en la diversidad taxonómica y funcional de la ictiofauna de cuatro AMP (Loreto, Espíritu Santo, Cabo Pulmo y Huatulco), en el Pacífico mexicano.

### **5.2 Objetivos particulares**

1) Caracterizar la diversidad taxonómica y funcional de la ictiofauna de las cuatro AMP, mediante la estimación de la riqueza de especies y densidad, y siete índices funcionales (número de entidades funcionales, volumen, redundancia, vulnerabilidad, riqueza funcional, dispersión y originalidad).

2) Comparar regionalmente la diversidad de peces en las AMP del Pacífico mexicano con base en la riqueza de especies, número de entidades funcionales, volumen, redundancia y vulnerabilidad funcional en el periodo 2005 a 2017.

3) Analizar los cambios temporales en la diversidad de la ictiofauna, mediante la comparación de los índices taxonómicos (riqueza de especies y densidad) y funcionales (riqueza funcional, dispersión y originalidad) en cada AMP en el periodo 2005 a 2017.

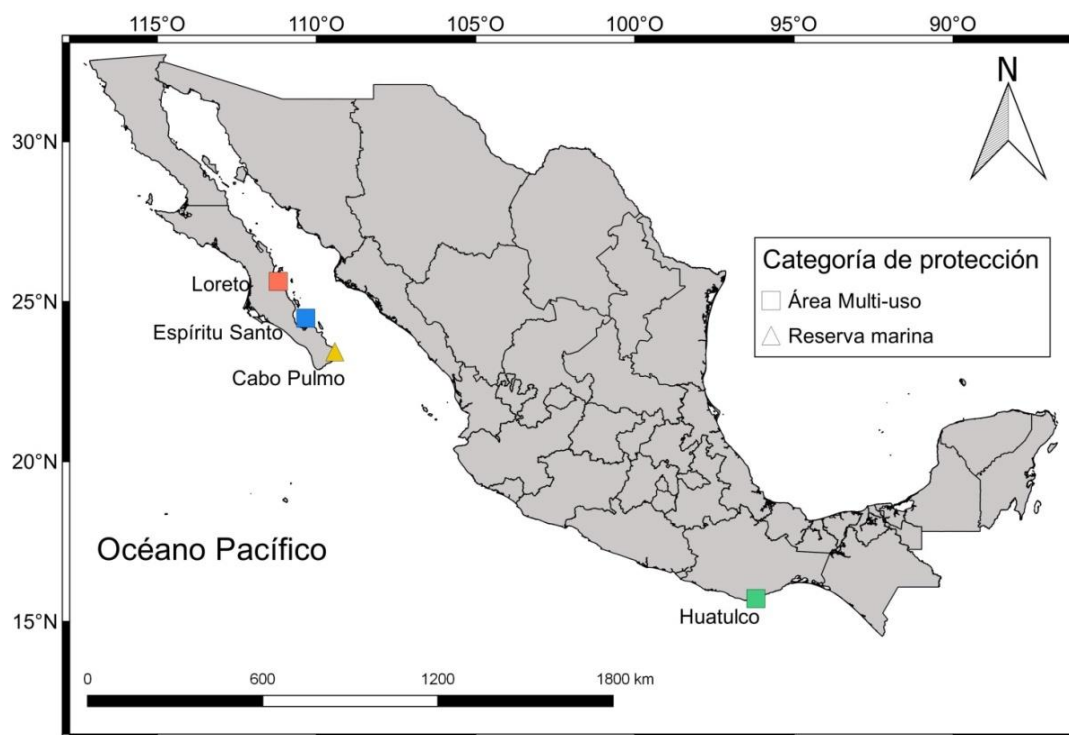
4) Determinar las especies responsables de posibles cambios en la diversidad de peces en cada AMP, con base en sus tendencias en presencia y densidad a través del tiempo.

5) Determinar qué disturbios (naturales o antropogénicos) tuvieron efectos significativos sobre las especies que presentaron cambios temporales en cada AMP.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en cuatro AMP: Loreto, Espíritu Santo, Cabo Pulmo y Huatulco (Figura 1). Estos sitios fueron elegidos con base en tres criterios principales: primero, que la categoría de protección fuera Parque Nacional (categoría de protección más alta en México en donde sólo están permitidas actividades relacionadas con la preservación de los ecosistemas y sus elementos; CONANP, 2018); segundo, que existieran datos de monitoreo continuo de al menos 10 años; y tercero, que presentaran ecosistemas arrecifales con un 3% de cobertura coralina mínima. Cabe mencionar que aunque las cuatro AMP son consideradas Áreas multi-uso, es decir, presentan una zonificación (categorías de uso) para regular las actividades pesqueras en diferentes grados, desde la extracción restringida hasta las áreas de prohibición completa (Agardy *et al.*, 2003; Sala y Giakoumi, 2017), en el presente trabajo se consideró a Cabo Pulmo como una reserva marina debido a que presenta la mayor restricción a la pesca en la región de estudio (35.1% de su polígono de protección), la cual se expandió casi a su totalidad por acción de los residentes locales (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011).



**Figura 1.** Área de estudio que muestra las cuatro AMP del Pacífico mexicano en donde se realizaron censos de peces entre 2005 y 2017.

### 6.1.1 Parque Nacional Bahía de Loreto

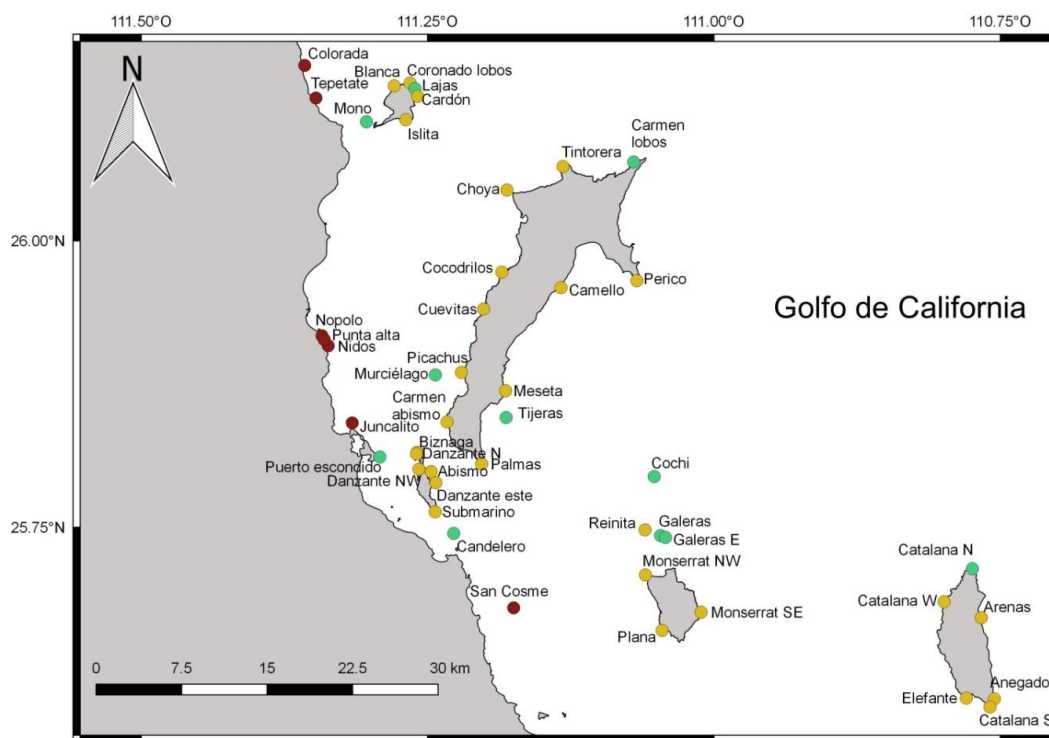
Bahía de Loreto presenta una gran variedad de ambientes costeros y hábitats con una elevada diversidad biológica, debido a que en esta porción central del Golfo de California confluyen especies marinas de la provincia de California (templada) y Panámica (tropical; DOF, 2003). Así mismo, en esta bahía se localizan cinco islas (Coronados, Carmen, Danzante, Montserrat y Santa Catalina) y algunos islotes, que presentan un alto grado de endemismo de especies de plantas, insectos, reptiles y mamíferos (DOF, 2003). Esta área protegida comprende un polígono de 2,065.8 km<sup>2</sup>, que además del reconocimiento nacional como una zona de alta diversidad, cuenta con la designación de patrimonio mundial en la modalidad de Sitio Ramsar-Convención de Humedales (CONANP, 2018).

En noviembre de 2002 fue publicado su programa de manejo, el cual fue modificado en enero de 2003 y nuevamente en abril del 2019. Para efectos de este trabajo que abarca el periodo 2005 a 2017, se considera el objetivo (conservar la diversidad de flora y fauna silvestre) y la zonificación del AMP publicados en 2003, la cual, como se muestra en la Figura 2 presenta tres categorías de uso principales (dentro de las cuales se distribuyen los 47 sitios de muestreo): la zona de protección (verde) se asigna a áreas con mínima alteración del hábitat, con altos valores ecológicos (gran biodiversidad y/o presencia de especies endémicas o carismáticas), así como áreas relevantes por su alta productividad. Las actividades en esta zona sólo permiten usos no consuntivos como investigación, monitoreo, educación ambiental así como turismo con fines educativos, mientras que queda prohibido cualquier tipo de extracción, tránsito de vehículos o embarcaciones y anclaje.

La zona de uso restringido (amarillo; Figura 2) fue designada a sitios con buen estado de conservación y/o presencia de especies bajo alguna categoría de protección. En esta categoría se encuentran 29 de los arrecifes rocosos muestreados, principalmente aquellos que se encuentran alrededor de las islas, y en estos sitios se permiten actividades extractivas con técnicas de rotación de uso y artes de pesca de bajo impacto (e.g. anzuelos, trampas, poteras y buceo libre), así como están prohibidas las actividades que modifiquen el hábitat como la



construcción de infraestructura. Finalmente, la zona de aprovechamiento sustentable (rojo; Figura 2) está dedicada principalmente a la prestación de servicios ambientales. Aunque es la de mayor extensión dentro del AMP, sólo siete sitios de muestreo se ubicaron en esta zona debido a que la mayoría corresponde a ecosistemas pelágicos (DOF, 2003).



**Figura 2.** Mapa del Parque Nacional Bahía de Loreto, en donde se muestran los 47 sitios de monitoreo de 2005 a 2017. Diferentes colores indican las categorías de uso declaradas en el programa de manejo: verde= zona de protección, amarillo= uso restringido 2, rojo= aprovechamiento sustentable (DOF, 2003).

Para el análisis de Loreto, se compilaron los datos del programa de monitoreo de 2005 a 2017, realizados por el Laboratorio de Necton y Ecología de Arrecifes del CIBNOR (2005 a 2009, 2013 a 2015, proyecto CONABIO CT001), dataMares A.C. (2005 a 2017; Mascareñas-Osorio *et al.*, 2018) y Comunidad y Biodiversidad A.C. (2008 a 2011). Debido a que este programa de monitoreo se ha realizado por distintos grupos de trabajo, los sitios visitados variaron de una campaña de muestreo a otra. Sin embargo, la mayoría se han enfocado en el monitoreo de ecosistemas de arrecifes rocosos y la comparación entre zonas de protección y uso restringido, con el objetivo de medir los efectos de recuperación a nivel de ensamblaje biológico y de especies comerciales aprovechadas en la región. Dada la importancia de la pesca de ornato en esta AMP, el

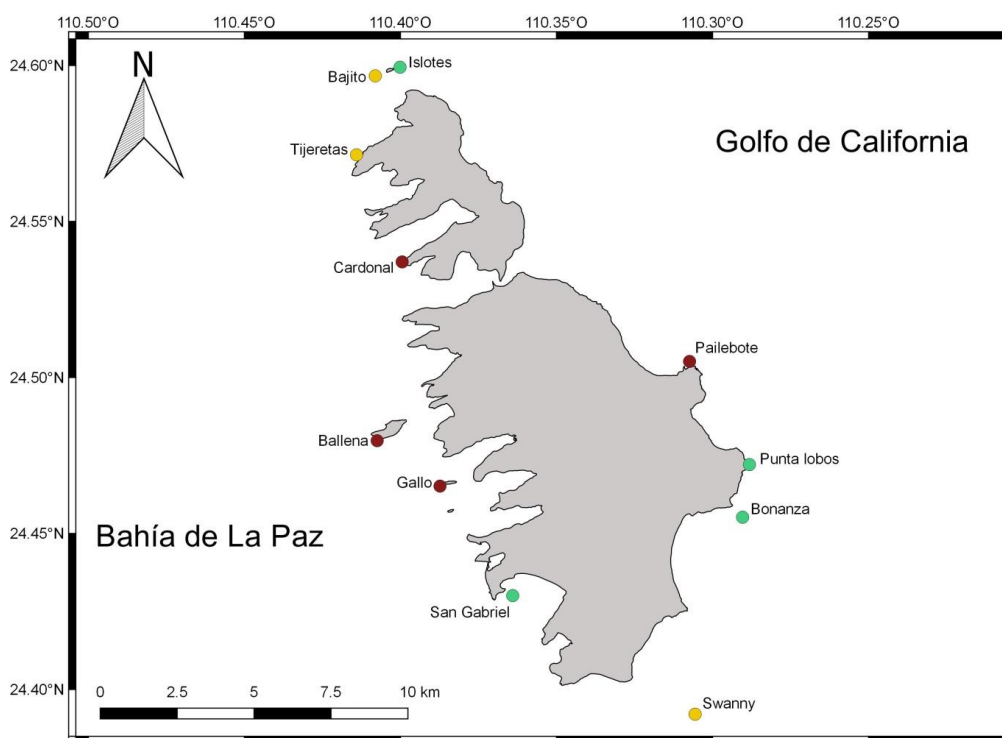
monitoreo también se enfoca en evaluar los efectos de este tipo de pesca sobre los ecosistemas y el estatus de las poblaciones de interés (Fernández-Rivera Melo *et al.*, 2012).

El monitoreo biológico por parte del Laboratorio de Necton y Ecología de Arrecifes del CIBNOR se llevó a cabo entre cuatro y siete veces por año de 2005 a 2009, los cuales fueron agrupados por temporadas: de enero a junio fueron considerados como temporada fría y de julio a diciembre como temporada cálida. Los muestreos de 2013 a 2015 sólo fueron realizados en la temporada fría (enero a junio). Por su parte los muestreos de dataMares A.C. (Mascareñas-Osorio *et al.*, 2018) y Comunidad y Biodiversidad A.C. fueron realizados en la temporada cálida (julio a diciembre). En total se visitaron 47 arrecifes alrededor del Loreto (Figura 2), y en cada uno se realizaron entre dos y 24 censos por visita, de 60 m<sup>2</sup>, 150 m<sup>2</sup> y 250 m<sup>2</sup>. Los datos fueron agregados, por lo que de 3,439 unidades de muestreo originales obtuvimos un total de 372 transectos (mediana= 2,000 m<sup>2</sup>).

#### **6.1.2 Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo**

El archipiélago de Espíritu Santo, presenta una alta heterogeneidad de hábitat debido a la presencia de diferentes ecosistemas que incluyen manglares, fondos arenosos, camas de rodolitos, así como comunidades coralinas en arrecifes rocosos (CONANP-SEMARNAT, 2014). Se localiza en la porción sur del Golfo de California, y la porción terrestre de este archipiélago, junto con el resto de las islas del Golfo de California, ha pasado por diferentes categorías de protección desde 1978 (CONANP-SEMARNAT, 2014). Sin embargo, no fue hasta el 10 de mayo del 2007, que el espacio marino circundante fue declarado como Parque Nacional (polígono de protección de 486.54 km<sup>2</sup>). Posteriormente, en diciembre del 2014 fue publicado su programa de manejo, en el cual se establece que el objetivo del área es conservar los ecosistemas y los procesos ecológicos que ocurren en ellos, pero también aprovechar los recursos naturales, a través de un esquema de manejo que integre los sectores gubernamentales y sociales involucrados en la región (CONANP-SEMARNAT, 2014).

Con base en este objetivo, se establece a Espíritu Santo como un Área multi-uso con zonificación de la porción marina en tres categorías de uso (Figura 3): restringido (verde), tradicional (amarillo) y sustentable (rojo). La principal diferencia entre las categorías de uso es el manejo pesquero ya que en las áreas restringidas no se permite ningún tipo de pesca; en las áreas tradicionales sólo se permite pesca con línea y anzuelo, mientras que en las zonas sustentables es permitida la pesca comercial y deportiva. Es necesario resaltar que la pesca industrial, está totalmente prohibida en toda el AMP (CONANP-SEMARNAT, 2014; NIPARAJÁ, 2015).



**Figura 3.** Mapa del Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo en donde se muestran los 11 sitios de monitoreo de 2005 a 2017. Diferentes colores indican las categorías de uso declaradas en el programa de manejo: verde= uso restringido, amarillo= tradicional, rojo= sustentable (CONANP-SEMARNAT, 2014).

Gracias a la colaboración de pescadores locales, académicos, organizaciones civiles y autoridades federales, Espíritu Santo ha sido considerado como un AMP exitosa, y en 2018 se convirtió en el primer Parque Nacional de México incluido en la Lista Verde de Áreas Protegidas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). Este es un reconocimiento mundial relevante, ya que la lista incluye solo 46 áreas reconocidas mundialmente por su gestión, gobernanza, diseño y planificación efectivos en periodos de cinco años (UICN, 2018).

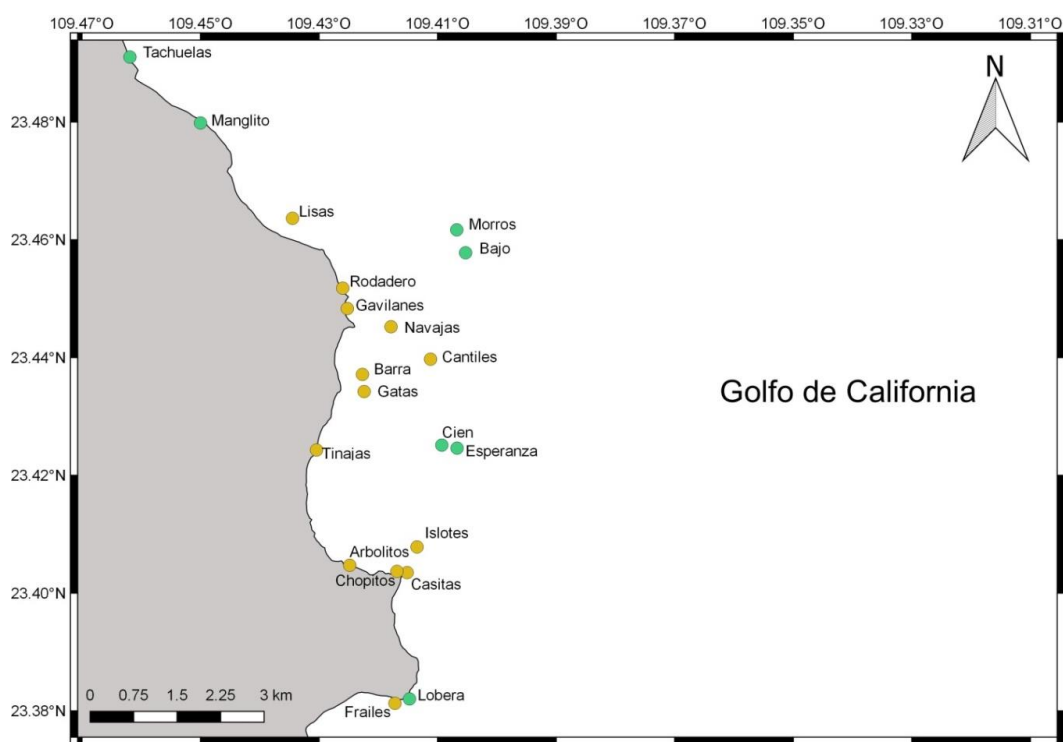
Para caracterizar la diversidad taxonómica y funcional de peces en Espíritu Santo, se compilaron los datos de monitoreo, realizados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (PROMOBI/IGCBCS/003/2015; CONANP/PROMANP/MB/DRPBCPN/02/2016) y la Sociedad de Historia Natural Niparajá, A.C (Programa de Monitoreo Biológico 2005 a 2014, 2017). Este programa comenzó en noviembre del 2005, y se ha enfocado en ecosistemas rocosos con un amplio rango de topografías. Por ejemplo, algunos sitios como Punta Lobos y Bajito, presentan hábitats profundos con pendientes pronunciadas y fuertes corrientes, en donde dominan los sustratos rocosos. Otros sitios como San Gabriel y Swanny, consisten en comunidades coralinas de poca profundidad, las cuales están rodeadas por sustratos arenosos (Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Rodríguez-Romero *et al.*, 2005). El monitoreo biológico se llevó a cabo cada año en la temporada cálida (agosto a noviembre) y la temporada fría (enero a junio). En total se visitaron 11 arrecifes alrededor de Espíritu Santo (Figura 3), y en cada uno se realizaron entre dos y diez censos por visita de 60 m<sup>2</sup> y 100 m<sup>2</sup>. Los datos fueron agregados, por lo que de 1,546 unidades de muestreo originales obtuvimos un total de 320 transectos (mediana= 300 m<sup>2</sup>).

### **6.1.3 Parque Nacional Cabo Pulmo**

Cabo Pulmo comprende un área de 71.11 km<sup>2</sup>, y está ubicado en el municipio de Los Cabos, Baja California Sur (entre las ciudades de La Paz y San José del Cabo; CONANP, 2006). Alberga al arrecife coralino más septentrional del Pacífico Oriental Tropical, un ecosistema único en su tipo dentro del Golfo de California (CONANP, 2006). Así mismo, representa un ecotono con confluencia de especies provenientes de distintas provincias biogeográficas (principalmente de la Panámica, California e Indo-Pacífica), así como especies endémicas del Golfo de California, por lo que es considerada una zona de alta biodiversidad (Kerstitch, 1989; CONANP, 2006). Con base en su relevancia ecológica, su importancia en las actividades económicas para los residentes y para la región, así como su factibilidad de manejo, el 6 de junio de 1995 el área fue decretada como Parque Marino Nacional, categoría que fue modificada a Parque Nacional el 7 de junio de 2000 (CONANP, 2006). Posteriormente, en diciembre del 2006 fue publicado su programa de manejo, en el cual se establece que el objetivo del área es preservar el único arrecife coralino presente en el Golfo de California (componentes y hábitats asociados), al igual que sus

comunidades bióticas mediante el mantenimiento de los procesos ecológicos y los sistemas de soporte de los que depende la integridad de este ecosistema (CONANP, 2006).

El programa de manejo contempla tres categorías de uso (Figura 3): la subzona de preservación (ZP; verde) comprende la protección del arrecife coralino y colonias coralinas distribuidas en tres polígonos (arrecife Las Tachuelas, arrecife Los Mangles y los sitios Los Morros, El Bajo y La Esperanza), que abarcan el 35.1% del total del área protegida. En esta subzona sólo se permiten actividades recreativas de bajo impacto (turismo, investigación y navegación de embarcaciones menores) y está prohibido cualquier tipo de extracción.



**Figura 4.** Mapa del Parque Nacional Cabo Pulmo, en donde se muestran los 20 sitios del monitoreo de 2005 a 2017. Diferentes colores indican las categorías de uso declaradas en el programa de manejo: verde= zona de preservación (ZP) y amarillo= aprovechamiento (SASRN y SUP; CONANP, 2006).

La subzona de aprovechamiento sustentable de los recursos naturales (SASRN; amarillo) comprende el 64.5% del área protegida, en donde se permiten actividades productivas de mínimo impacto tales como buceo recreativo, pesca (consumo doméstico, deportivo-recreativa y captura de carnada), así como instalación de arrecifes artificiales. Por último, la subzona de

uso público (SUP; rojo) representa el 0.4% del parque y comprende principalmente la zona de playa, en la cual se permite la construcción de infraestructura, instalación de campamentos turísticos y actividades de recreación (sin incluir a la pesca desde playa). Así mismo, en el programa de manejo se establece que en toda el AMP, están prohibidas las actividades de acuacultura, pesca con arpón y pesca industrial (CONANP, 2006).

Cabe resaltar que como complemento a los esfuerzos de protección oficiales y por iniciativa propia, los residentes sustituyeron las actividades de pesca (consumo doméstico y deportivo/recreativa) por actividades ecoturísticas dentro del Parque Nacional, incluso en zonas permitidas como la SASRN. Por tal motivo, Cabo Pulmo además de contar oficialmente con el mayor porcentaje de zona de protección a la pesca (35.1%), constituye la única reserva marina en México debido a las acciones de manejo locales (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011). Así mismo, esta AMP es reconocida como patrimonio mundial en la categoría Sitio Ramsar-Convención de Humedales (CONANP, 2018).

Para caracterizar la diversidad taxonómica y funcional de peces en Cabo Pulmo, se compilaron los datos del programa de monitoreo realizados por el Laboratorio de Sistemas Arrecifales de la UABCS (2005 a 2010), el Programa de Monitoreo Biológico de la CONANP (2011 a 2016) y la organización Costa Salvaje A.C (2017). Este programa comenzó en 2005 enfocándose principalmente en los sitios de arrecifes coralinos someros (Barra, Navajas, Chopitos, Cantil y Arbolitos), y posteriormente en 2009 se incluyeron ecosistemas rocosos con colonias coralinas, entre los que destacan el Bajo, el Cien, los Morros y el Islote. El monitoreo biológico se llevó a cabo cada año en la temporada fría (enero a junio) y cálida (agosto a noviembre), en 20 arrecifes alrededor del Parque Nacional (Figura 4). En cada sitio, se realizaron entre dos y catorce censos por visita. Los datos se agregaron, por lo que de 758 unidades de muestreo originales obtuvimos 144 transectos (mediana= 400 m<sup>2</sup>).

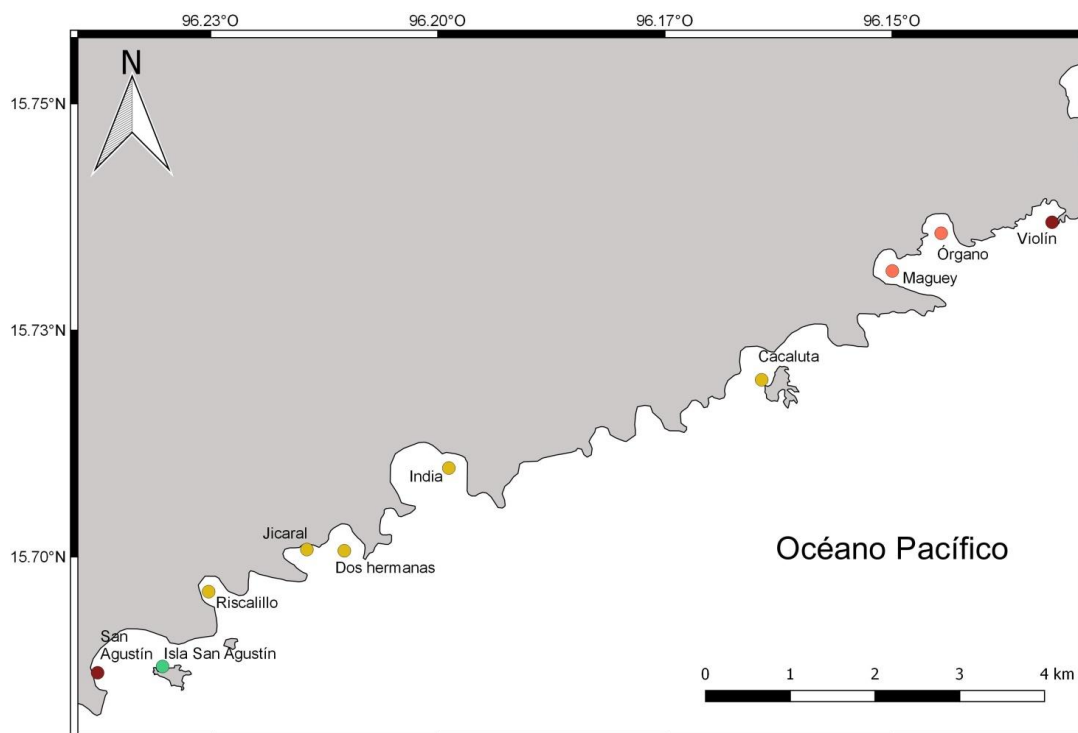
#### 6.1.4 Parque Nacional Huatulco

Parque Nacional Huatulco fue decretado el 24 de julio de 1998 y además del reconocimiento nacional, esta AMP cuenta con la designación de patrimonio mundial en la modalidad de Sitio Ramsar-Convención de Humedales y sitio MaB-Hombre y Biosfera (CONANP, 2003; CONANP, 2018). Cinco años después de su decreto fue publicado su programa de manejo, en el que se establece como objetivo el preservar la biodiversidad y los hábitats naturales que integran el polígono (con superficie total de 118.9 km<sup>2</sup>), así como promover su conservación, a través del aprovechamiento sustentable de los recursos naturales y culturales que integran sus ecosistemas (CONANP, 2003). Con base en este objetivo, se considera a Huatulco como un Área multi-uso, con una zonificación de su porción marina en cuatro principales categorías (los diez sitios de muestreo se distribuyen en estas categorías; Figura 5): zona de protección (verde) se asigna a áreas con poca alteración o ecosistemas frágiles que requieren cuidado especial para su conservación, y por ello sólo están permitidas actividades de conservación e investigación científica.

Las zonas de uso restringido (amarillo), se refieren a superficies con buen estado de conservación en donde sólo están permitidas actividades que no modifiquen los ecosistemas, tales como investigación y turismo de bajo impacto. En esta categoría se encuentran los arrecifes coralinos con mayor relevancia para la conservación (Riscalillo, Jicaral y Cacaluta). Las zonas de uso tradicional (anaranjado), se refieren a sitios en donde los recursos naturales han sido aprovechados de manera continua por los habitantes del área, por lo que aunado a las actividades de investigación y turismo, está permitida la extracción del caracol púrpura y la acuicultura. Por último, en las zonas de aprovechamiento sustentable (rojo), están permitidas las actividades que se llevan a cabo en las tres zonas anteriores, además de la pesca (comercial y deportiva) y la navegación de embarcaciones menores. Cabe mencionar que en toda el área protegida está prohibida la pesca de arrastre (CONANP, 2003).

Para caracterizar la diversidad taxonómica y funcional de peces en Huatulco, se compilaron los datos del programa de monitoreo de 2006 a 2017, realizados por el Laboratorio de Ecosistemas

Costeros UAM-Iztapalapa (2006 a 2013, 2016 a 2017), mientras que los datos de 2015 fueron otorgados por el proyecto CONABIO JF030 “Inventario de la fauna arrecifal asociada al ecosistema de *Pocillopora* en el Pacífico Tropical mexicano” a cargo de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS). El monitoreo biológico se ha enfocado en ecosistemas coralinos someros (cobertura > 40%), entre los que destacan arrecifes como Cacaluta, Maguey, Riscalillo, San Agustín y Violín (López-Pérez *et al.*, 2013), y se llevó a cabo en diferentes meses: de 2006 a 2007 se realizó en los meses febrero, mayo-junio y septiembre-enero. En 2008 se realizó en noviembre y diciembre, 2009 en septiembre, 2010 en octubre, 2011 en agosto, 2012 en noviembre, 2013 en enero y marzo, 2015 en febrero, 2016 en enero y febrero, y 2017 en enero. Para su análisis, el año se dividió en dos temporadas: temporada fría (enero a junio) y cálida (julio a diciembre), en diez arrecifes alrededor del Parque Nacional (Figura 5). En cada sitio, se realizaron entre dos y diez censos por visita de 80 m<sup>2</sup> o 100 m<sup>2</sup>. Los datos fueron agregados, por lo que de 555 unidades de muestreo originales obtuvimos un total de 95 transectos (mediana= 320 m<sup>2</sup>).



**Figura 5.** Mapa del Parque Nacional Huatulco, en donde se muestran los 10 sitios de monitoreo de 2006 a 2017. Diferentes colores indican las categorías de uso declaradas en el programa de manejo: verde= zona de protección, amarillo= uso restringido 2, anaranjado= uso tradicional, rojo= aprovechamiento sustentable de los recursos naturales 2 (CONANP, 2003).



## 6.2 Caracterización de la diversidad taxonómica y funcional

### 6.2.1 Trabajo de campo

Se compiló la información sobre censos visuales de peces conspicuos realizados entre 2005 y 2017, tomados con el método de transecto de banda. Este método consiste en colocar un flexómetro paralelo a la línea de costa, el cual es recorrido mediante buceo autónomo a una velocidad constante. Durante el censo, el buzo cuenta e identifica todos aquellos peces conspicuos, tanto en la columna de agua como los asociados al fondo marino, que observa dentro de un túnel imaginario de 2 m de altura (Edgar y Stuart-Smith, 2014).

El monitoreo en cada AMP consistió en una a cuatro visitas por año, las cuales fueron divididas para su análisis en dos temporadas: temporada cálida (julio a diciembre) y temporada fría (enero a junio). Se realizaron muestreos en diez o más sitios por AMP (Loreto= 47, Espíritu Santo= 11, Cabo Pulmo= 16 y Huatulco= 10), que corresponden a zonas arrecifales separadas por al menos 200 m de distancia. En cada sitio, se realizaron de dos a 30 transectos con un área entre 60 m<sup>2</sup> y 250 m<sup>2</sup>. Debido a las diferencias en las áreas de los transectos y el número de censos por sitio, estos datos fueron agrupados si los censos visuales presentaron una distancia menor a 200 m, fueron realizados el mismo día y al mismo rango de profundidad (Edgar y Stuart-Smith, 2014). Así, de un total de 6,298 unidades de muestreo originales se obtuvieron 931 transectos, que cubrieron un área > 300 m<sup>2</sup> (Tabla I).

**Tabla I.** Metadatos del origen, tamaño de muestra, así como promedio  $\pm$  desviación estándar de área muestreada, riqueza de especies (S: especies/censo) y densidad (N: log(individuos/100m<sup>2</sup>)) para las cuatro AMP del Pacífico mexicano.

AMP	Latitud	Longitud	Sitios	Unidades de muestreo originales	Censos	Área	S	N
Loreto	25.68	-111.17	47	3439	372	1952.95 $\pm$ 1422.53	29.04 $\pm$ 7.05	155.4 $\pm$ 180.41
Espíritu Santo	24.6	-110.4	11	1546	320	333.56 $\pm$ 73.54	27.65 $\pm$ 5.35	331.4 $\pm$ 331.15
Cabo Pulmo	23.4	-109.42	16	758	144	487.32 $\pm$ 273.73	23.36 $\pm$ 11.49	199.27 $\pm$ 178.05
Huatulco	15.72	-96.16	10	555	95	462.68 $\pm$ 238.46	21.36 $\pm$ 5.13	177.77 $\pm$ 203.24

El AMP que presentó un mayor esfuerzo de muestreo fue Loreto, seguida de Espíritu Santo, Cabo Pulmo y Huatulco. Para todas las áreas a excepción de Huatulco, en donde sólo se muestrearon 11 años (2006 a 2017, exceptuando 2014), se contó con información de 13 años de monitoreo (2005 a 2017). Para cada transecto se calculó la riqueza de especies (número de especies por censo) y se estandarizó la información de abundancia para obtener la densidad por especie (individuos/100m<sup>2</sup>).

### 6.2.2 Información funcional

En paralelo, se compiló la información de seis atributos funcionales que describen los papeles ecológicos de cada especie observada en el campo. Estos atributos funcionales fueron registrados con número (aquellos en los que una categoría tiene relación con otra) o letra (para aquellos que presentan categorías independientes; Tabla II). La información de los seis atributos funcionales en conjunto (representada como un código alfanumérico; ANEXO A) fue utilizada para clasificar a cada especie registrada en los censos dentro de un grupo o entidad funcional (FE; Mouillot *et al.*, 2014).

Talla máxima: este atributo es uno de los más utilizados para determinar el papel ecológico de peces debido a que se encuentra relacionado con varias funciones. Entre ellas destacan la cantidad de energía requerida, la tasa de crecimiento (más rápido crecimiento en peces de tallas bajas) y mortalidad (valores más altos en peces pequeños), así como el rango de tolerancia a la temperatura (Mouillot *et al.*, 2014).

Movilidad: se relaciona con la manera en la que los organismos utilizan los hábitats disponibles a escala horizontal, tanto para controlar sus recursos como para transferir nutrientes (Villéger *et al.*, 2017). También brinda una idea de la cantidad de energía requerida por cada especie (las especies sedentarias requieren menor energía que las altamente vágiles), así como de su capacidad de respuesta ante disturbios locales y su habilidad para colonizar áreas lejanas (Micheli y Halpern, 2005; Mouillot *et al.*, 2014).

Grado de agregación: determina la estrategia de la especie para tratar de evitar la depredación, al igual que su grado de influencia en los ciclos de nutrientes y la explotación de recursos (organismos gregarios tienen menor probabilidad de depredación, así como un mayor nivel de impacto en la trama trófica; Mouillot *et al.*, 2014).

Posición en la columna de agua: constituye un indicador de la manera en la que la especie utiliza el hábitat en escala vertical, del tipo de recursos que explota, así como de su participación en la transferencia de nutrientes entre estratos (Mouillot *et al.*, 2014; Villéger *et al.*, 2017).

Periodo de actividad: brinda información acerca del papel que presentan las especies en la trama trófica (susceptibilidad como presa), así como el nivel de interacción entre las diferentes especies (especies con periodos de actividad similares tendrán mayor interacción; Mouillot *et al.*, 2014).

Dieta: representa otro rasgo esencial en estudios de diversidad funcional de peces, ya que es un indicador de la relación entre diferentes especies dentro de la trama trófica y su papel en los ciclos de nutrientes (Villéger *et al.*, 2017). Así mismo, brinda información del hábitat de las especies, debido a la restricción de algunos recursos a zonas particulares (Mouillot *et al.*, 2014).

Para cada rasgo funcional se calculó el porcentaje de especies (con respecto al total regional) que se presentó en cada categoría, con el fin de determinar los atributos funcionales dominantes en la ictiofauna del Pacífico mexicano. Así mismo, para observar la distribución de las FE y la agrupación de los atributos en el espacio funcional, se construyó una matriz de disimilitud entre FE mediante el índice distancia de Gower (distancia de Manhattan normalizada por rango), el cual puede aplicarse en la comparación de variables mixtas (numéricas, categóricas e incluso valores faltantes en algunas especies) ya que les da igual peso (Gower, 1971). A partir de esta matriz, se realizó un análisis de coordenadas principales (PCoA por sus siglas en inglés) para reducir la información funcional mediante la generación de nuevas variables (ejes o coordenadas), y las primeras cuatro coordenadas fueron graficadas para representar el espacio funcional regional.

**Tabla II.** Caracteres considerados para el análisis funcional de la ictiofauna de las cuatro AMP y las categorías asignadas de acuerdo al rango de valor por especie. Talla, movilidad, grado de agregación y posición en la columna de agua, se representan con caracteres numéricos (jerarquía entre categorías), y periodo de actividad y dieta como caracteres alfabéticos (categorías independientes).

<b>Ordinal</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
Talla	0-7 cm	7.1-15 cm	15.1-30 cm	30.1-50 cm	50.1-80 cm	> 80 cm
Movilidad	Baja (territorial)	Media (movilidad en el arrecife)	Alta (errante entre arrecifes)	Muy alta		
Grado de agregación	Solitario	Pareja	Pequeños cardúmenes (3-50 ind)	Grandes cardúmenes (> 50 ind)		
Posición en la columna de agua	Béntico	Bento-pelágico	Pelágico			
<b>Nominal</b>						
Periodo de actividad	Diurno (D)	Nocturno (N)				
Dieta	Herbívoro/ Detritívoro (HD)	Invertívoro (IS: spp. Sésiles)	Invertívoro (IM: spp. Móviles)	Planctívoro (Pk)	Piscívoro (FC)	Omnívoro (OM)

### 6.3 Análisis regional

Para realizar una comparación de la diversidad de peces en el Pacífico mexicano, se tomaron los datos de presencia de especies por transecto. Debido a que hubo diferencias en el número ajustado de censos realizados (Loreto  $n= 372$ , Espíritu Santo  $n= 320$ , Cabo Pulmo  $n= 144$  y Huatulco  $n= 95$ ), se estandarizó el esfuerzo de muestreo al seleccionar al azar 95 censos (menor número de censos realizados en una AMP) en cada AMP, mediante un análisis de remuestreo (bootstrap) con 999 iteraciones. Estas nuevas muestras se generaron en el paquete “boot” de R y se utilizó la función “set.seed” para permitir la reproducibilidad del análisis (Ripley, 2010; R Core Team, 2021).

A partir de todos los datos de remuestreo en cada AMP, se calcularon los índices de riqueza de especies total ( $S$ ; número de especies), número de entidades funcionales totales ( $FE$ ; número de combinaciones únicas de caracteres) y volumen funcional total ( $Fvol$ ; riqueza funcional abarcado por el ensamblaje) para cada AMP y se expresaron en porcentaje relativo al total regional

(Villéger *et al.*, 2008; Mouillot *et al.*, 2014). El volumen funcional abarcado por las especies en cada AMP fue graficado en el espacio funcional regional (primeras cuatro coordenadas), para visualizar sus diferencias. Los índices de riqueza de especies y número de entidades funcionales fueron calculados en el paquete “FD”, mientras que el volumen funcional se calculó con el paquete “geometry” y se graficó en el paquete “tripack” de R (Barber *et al.*, 2012; Renka *et al.*, 2013; Laliberté *et al.*, 2014).

Adicionalmente, se calculó para cada AMP la redundancia funcional que se refiere al promedio del número de especies por entidad funcional, y la vulnerabilidad funcional que es el porcentaje de entidades funcionales que presentan una sola especie (Mouillot *et al.*, 2014).

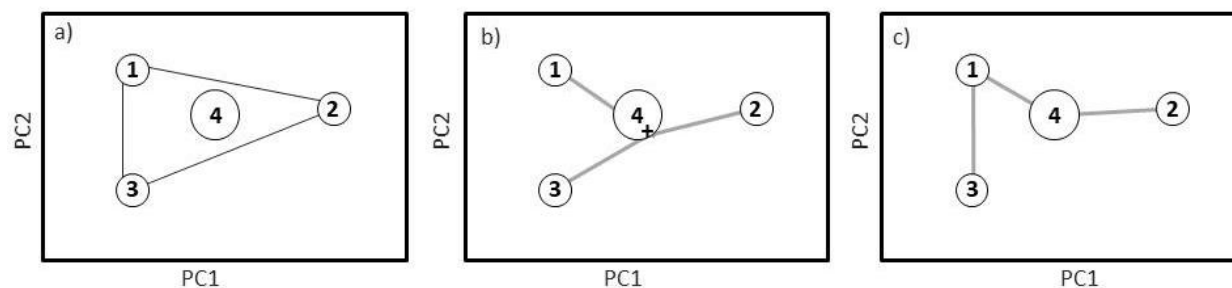
#### **6.4 Análisis temporal**

A partir del conjunto de datos completo en cada AMP, se realizó una evaluación de la calidad del espacio funcional con base en los criterios de Maire y colaboradores (2015). Esta evaluación indicó que el uso de las primeras cuatro coordenadas del PCoA fue suficiente para tener una representación fiel de los valores iniciales de los atributos funcionales, por lo que sus valores, aunados a la matriz de densidad estandarizada por especie, fueron utilizados para calcular tres índices funcionales en el paquete “FD” de R (Laliberté *et al.*, 2014): Riqueza funcional (FRic): volumen abarcado por un conjunto de especies (e.g. aquellas observadas en un transecto), en proporción al espacio funcional definido por los vértices más exteriores del ensamblaje completo. Este índice representa la distribución de funciones en un ensamblaje particular (Figura 6a; Mouillot *et al.*, 2013, 2014).

Dispersión funcional (FDis): distancia media ponderada entre las especies presentes en un transecto y el promedio ponderado de todo el ensamblaje en el espacio funcional (centroide).

Este índice expresa la complementariedad entre especies, y sus cambios reflejan tanto diferencias en las especies presentes (con distinta ubicación en el espacio funcional), como en sus densidades a través del tiempo (Figura 6b; Mouillot *et al.*, 2013).

Originalidad funcional (FOri): distancia media ponderada entre cada especie y su vecino más cercano en el espacio funcional, dividida entre la distancia máxima registrada. Expresa el aislamiento de las especies en el espacio funcional ocupado por un ensamblaje, y por lo tanto representa lo contrario de la redundancia funcional (altos valores indican baja redundancia; Figura 6c; Moullot *et al.*, 2013).



**Figura 6.** Espacio funcional correspondiente a dos coordenadas (PC1 y PC2) para representar gráficamente los índices funcionales calculados para los ensamblajes de peces en el Pacífico mexicano en el periodo 2005 a 2017. Cada círculo corresponde a una especie y los números indican que son especies distintas: a) riqueza funcional (FRic), mide el volumen cubierto por las especies observadas en cada censo (triángulo). b) dispersión funcional (FDis), mide la distancia promedio (líneas grises) entre las especies presentes en un censo con respecto al centroide (cruz). c) originalidad funcional (FOri), mide la distancia promedio entre cada especie y su vecino más cercano (líneas grises). Para FDis y FOri, el tamaño de los círculos representa la ponderación por la densidad. Modificado de Moullot y colaboradores, 2013.

Una vez calculados los índices por censo, se evaluó el efecto de fuentes de variación conocidas en el conjunto de datos mediante modelos lineales mixtos (LMM por sus siglas en inglés). Estos modelos son utilizados para analizar datos con estructuras anidadas y correlación (temporal y/o espacial; Hector, 2015), y permiten la inclusión de interceptos aleatorios para incorporar variables con efectos significativos en el análisis, sin perder grados de libertad (Zuur *et al.*, 2009). La construcción de estos modelos se hizo con base en la siguiente fórmula:

$$Y_i = \alpha + \beta_1 * X_i + a_i \quad (1)$$

En donde:

$Y_i$  = valor esperado de la variable respuesta

$\alpha$  = intercepto

$\beta$  = pendiente

$X_i$  = variable predictiva, también denominada variable fija

$a_i$  = variable aleatoria

El uso de estos modelos representa ventajas de análisis, ya que permiten hacer inferencias generales sobre las variables aleatorias, al reemplazar sus parámetros individuales por un solo intercepto (Zuur *et al.*, 2009). Así, mediante LMM se evaluó el efecto de tres factores (sitio, temporada de muestreo y categoría de uso del sitio), sobre la riqueza de especies, densidad y los tres índices funcionales (FRic, FDis y FOr). Los modelos fueron construidos en el paquete “lme4” de R (Bates *et al.*, 2014b), y con base en sus valores de F ( $> \text{abs}(1.96)$ ), se determinaron aquellos factores que se incorporaron a los modelos temporales por presentar un efecto significativo en dos o más índices calculados. Para los factores que sólo presentaron efecto en un índice para cada AMP, se realizaron comparaciones estadísticas mediante análisis de varianza entre las diferentes categorías del factor.

Los modelos temporales se construyeron con la ecuación de LMM anteriormente descrita ( $Y_i = \alpha + \beta_1 * X_i + a_i$  (1)), en donde se utilizaron los índices calculados para cada censo como variable de respuesta, como variable predictiva al año, y como variables aleatorias a los factores seleccionados de sitio (arrecifes separados por una distancia  $> 200\text{m}$ ) y temporada (cálida y fría) para todas las AMP. Para el intercepto, el factor fijo (año) y los factores aleatorios (sitio y temporada), se obtuvieron los valores de los estimados, error estándar, valor t y p de cada modelo, mediante la función “summ” del paquete “jtools” de R (Long y Long, 2017).

Con base en la inspección visual de los gráficos de residuales de cada modelo, así como sus valores de asimetría y curtosis, se corroboró la normalidad y homocedasticidad de cada modelo (valores  $< \text{abs}(1)$  de asimetría indican distribuciones normales de los residuales; Mangiafico, 2016). Así mismo, los resultados de los cambios temporales se presentaron mediante dos métodos: en primer lugar, con gráficos de regresión por cada índice, en donde se mostró la variación de los valores de todos los censos y la línea de tendencia basada en un modelo lineal; y en segundo lugar, mediante gráficos de coeficientes que mostraron en conjunto los valores estandarizados de los estimados y error estándar para los cinco índices calculados en cada AMP.

## 6.5 Análisis de las especies que presentaron cambios temporales

Para cubrir este objetivo, se seleccionaron las especies comunes en cada AMP, es decir, aquellas que estuvieron presentes en más del 50% de los censos del periodo de muestreo, debido a que mediante esta restricción es posible controlar el efecto de los valores de cero en series de tiempo (Alvarez-Filip *et al.*, 2015). Posteriormente, se realizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM por sus siglas en inglés), que son una extensión de los modelos lineales generalizados (GLM) y los modelos lineales mixtos (LMM), los cuales se pueden emplear para diferentes tipos de distribuciones (heterogeneidad), además de múltiples niveles y estructura jerárquica (Zuur *et al.*, 2009). Para los análisis de presencia de especies se realizaron GLMM con distribución binomial y para los de densidad se empleó una distribución binomial-negativa (previo redondeo de los datos a números enteros), con el fin de considerar una posible sobredispersión de los residuales (Zuur *et al.*, 2009).

Este tipo de modelos se realizaron para cada especie común registrada en cada AMP en el periodo de estudio y los valores de los estimados, error estándar,  $p$  y  $z$ , se obtuvieron mediante la función “summ” del paquete “jtools” de R (Long y Long, 2017). Se determinó como especies “neutrales” a aquellas que no presentaron cambios significativos en su presencia o densidad ( $p > 0.05$ ) a través del tiempo, especies perdedoras a las que presentaron disminuciones significativas ( $p < 0.05$ ), y especies ganadoras a las que presentaron aumentos significativos a través de los años.

Los resultados de las categorías de cambio (ganadoras, perdedoras y neutrales) para el análisis de presencia y densidad, se mostraron en tablas así como mediante gráficos de coeficientes en donde se presentaron los valores estandarizados de los estimados y error estándar de las especies con cambios temporales significativos en cada AMP. Así mismo, las categorías de cambio fueron incorporadas a las gráficas del espacio funcional, construidas a partir de los resultados del PCoA (valores de las primeras cuatro coordenadas). Estas gráficas permitieron visualizar la ubicación de las especies con cambios significativos en el espacio funcional, y hacer inferencias sobre los valores observados en los índices funcionales calculados para el análisis



temporal de cada AMP. Por último, se tomó la lista de especies que presentaron cambios significativos en presencia y densidad (ganadoras y perdedoras), para analizar posibles causas (disturbios) asociadas a estos cambios en cada AMP.

## 6.6 Análisis del efecto de disturbios

Para cada una de las especies que presentaron cambios temporales significativos en la presencia (positivos o negativos), se calculó el número de censos en los que se registró la especie con respecto al total de censos realizados cada año en el AMP. Así mismo para las especies que presentaron cambios temporales significativos en la densidad, se calculó la densidad promedio por año en cada AMP. Estos datos fueron utilizados como variable de respuesta en Análisis de Correspondencia Canónica (CCA por sus siglas en inglés), mientras que las variables explicativas fueron datos de siete disturbios naturales y tres antropogénicos. En este análisis sólo se incluyeron a las especies con cambios temporales significativos, debido a que los CCA requieren conocer un gradiente *a priori* del ambiente (tiempo) y una respuesta de las especies a dicho gradiente (cambios en la presencia y densidad; Oksanen, 2011).

Para obtener los datos de las variables explicativas (factores ambientales), se calculó la magnitud de disturbios naturales en cada AMP, a partir de imágenes de satélite de los promedios mensuales de cinco variables ambientales a una resolución espacial de  $\sim 4$ km, colectados con el espectroradiómetro de resolución moderada (MODIS, por sus siglas en inglés) a bordo del satélite Aqua (EOS-PM1; NASA, 2021). Para cada variable se obtuvieron 204 imágenes que corresponden a los datos mensuales de enero 2003 a diciembre 2019, y se extrajeron los valores correspondientes al centroide en el que se localiza cada AMP analizada (Tabla I). Esta serie de tiempo (2003 a 2019) fue seleccionada para mantener la base de datos ambientales lo más homogénea posible y no mezclar información de otros satélites.

A partir de estos datos se calculó el promedio y la desviación estándar por mes de cada variable para la serie de tiempo (2003 a 2019; Lluch-Cota, Wooster y Hare, 2001), y con base en esta información, se calcularon las anomalías mensuales estandarizadas de cada variable ambiental mediante la siguiente fórmula:

$$aVA_{ij} = \frac{VA_{ij} - \overline{VA}_i}{sd VA_i} \quad (2)$$

En donde:

$aVA_{ij}$  = anomalías de la variable ambiental del *i*ésimo mes y *j*ésimo año

$VA_{ij}$  = valor observado de la variable ambiental del *i*ésimo mes y *j*ésimo año

$\overline{VA}_i$  = promedio mensual de la variable ambiental

$sd VA_i$  = desviación estándar mensual de la variable ambiental para la serie de tiempo (Lluch-Cota *et al.*, 2003).

Posteriormente se calculó el promedio de las anomalías estandarizadas para cada año y con estos datos se construyeron matrices de disturbio considerando un desfase al año anterior, debido a que el efecto de estas variables en las capturas de peces comerciales presenta entre uno y diez meses de retraso (Marín-Enríquez, 2013). Los disturbios naturales calculados a partir de este método fueron:

- a) Anomalías estandarizadas de la radiación fotosintéticamente disponible (PAR). Se define como el flujo de energía cuántica del Sol entre 400 y 700 nm. Usualmente, se utiliza para estimar la productividad primaria en el océano ya que este factor es limitante para taxa fotosintéticos (e.g. macroalgas, corales, fitoplancton; Kahng *et al.*, 2019), los cuales representan recursos alimenticios y/o hábitats importantes para la ictiofauna.
- b) Anomalías estandarizadas de la concentración de clorofila-a (CHL\_a). Esta variable indica la cantidad de alimento disponible (fitoplancton) para el zooplancton, el cual es el principal recurso alimenticio de peces zooplanctívoros e invertebrados (e.g. calamares y medusas), de los cuales también dependen muchos peces invertívoros y carnívoros. Anomalías negativas de esta variable, podrían estar relacionadas con descensos en la abundancia de la ictiofauna (Legendre y Michaud, 1999).

- c) Anomalías estandarizadas de la concentración de carbono orgánico particulado (POC). Refleja la concentración de agregados orgánicos formados por bacterias heterotróficas (0.4 a 1  $\mu\text{m}$ ), fitoplancton, zooplancton pequeño y detritus. Representa el carbono biogénico que puede ser consumido por el meso (0.2 - 20 mm) y macro zooplancton (2 - 20 cm), el cual a su vez es consumido por grandes heterótrofos. Por ello, anomalías negativas de esta variable podrían implicar disminuciones en la abundancia y biomasa de invertebrados marinos (e.g. calamares y medusas) y peces (Bainbridge *et al.*, 2018).
- d) Anomalías estandarizadas de la concentración de carbono inorgánico particulado (PIC). Esta variable indica la concentración de iones de carbono (e.g. carbonato de calcio o calcita) en la región de estudio. Anomalías positivas de esta variable, se encuentran relacionadas con anomalías positivas de la temperatura superficial del mar (asociadas a eventos El Niño), lo que resulta en una alta productividad de taxa formadores de esqueletos y conchas calcáreas (e.g. corales y algas coralinas; Hovland *et al.*, 2013), principales fundadores de hábitats arrecifales en donde se desarrolla la ictiofauna.
- e) Anomalías estandarizadas de la temperatura superficial del mar (SST). Se refiere a la temperatura registrada en los primeros milímetros de la capa superficial del océano. Se ha reportado que anomalías positivas de SST tienen un efecto en la función de especies fundadoras (e.g. corales, algas coralinas y macroalgas), por lo que interviene en cambios en la composición de las comunidades biológicas en zonas templadas y subtropicales, ya que esta variable influye en el crecimiento, reproducción y distribución geográfica de taxa ectotermos como los peces (Ayala-Bocos *et al.*, 2016).

Así mismo, se consideraron otros dos disturbios naturales:

- f) Cambios en la cobertura coralina (Coral). Porcentaje de cobertura de corales escleractinios (promedio anual de todos los sitios muestreados), obtenido de los datos de monitoreo biológico en cada AMP, proporcionados por dataMares (Loreto; Mascareñas-Osorio *et al.*, 2018), NIPARAJÁ A.C. (Espíritu Santo), CONANP (Cabo Pulmo) y Laboratorio de Ecosistemas

Costeros UAM-Iztapalapa (Huatulco). De manera particular en el Pacífico Oriental Tropical, esta variable presenta una relación negativa con la diversidad de peces, lo que se atribuye a la poca complejidad estructural de los arrecifes coralinos (que ofrece un menor número de microhábitas y refugios contra depredadores en comparación con arrecifes rocosos), así como a la baja riqueza de especies asociadas a corales en comparación con otras regiones como el Mar Caribe (Olán-González *et al.*, 2020).

- g) Índice de peligro de huracanes (Huracanes). La información se obtuvo de los resúmenes de la temporada de ciclones (CONAGUA, 2021) durante el periodo de estudio, que fue compilada por el Departamento Académico de Ciencias Marinas y Costeras de la UABCS. El índice corresponde a la suma ponderada de los valores normalizados de cuatro indicadores por año: número de tormentas que afectaron el AMP (registradas a una distancia menor a 100 km), categoría en la escala Saffir-Simpson, intensidad del viento (expresada en km/h) y presión central (expresada en hPa) de cada tormenta (Hernández *et al.*, 2018). Esta variable es un indicador indirecto de la pérdida de hábitat arrecifal, así como de la disminución de la abundancia de peces crípticos e invertebrados bentónicos en el área (Rojas-Montiel *et al.*, 2020), los cuales constituyen recursos alimenticios importantes para peces invertívoros y piscívoros.

Por su parte, los disturbios antropogénicos considerados en este análisis fueron:

- a) Presión pesquera alrededor del AMP (Pesquerías). Expresada en kg, corresponde al reporte de los arribos de pesca de escama registrados en la oficina más cercana al AMP, proporcionados por la CONAPESCA y compilados por dataMares (Oficina de Loreto, Los Cabos y Puerto Escondido; Mascareñas-Osorio *et al.*, 2018) y el Departamento Académico de Ingeniería en Pesquerías de la UABCS (Oficina de La Paz). Esta variable indica los efectos directos de la pesca en la presencia y densidad de especies de importancia comercial, así como los efectos indirectos de esta actividad en la trama trófica de los ensamblajes de peces (Pauly *et al.*, 1998).

- b) Nivel de uso del AMP (Visitantes). Expresado como el número de brazaletes vendidos cada año en el AMP, esta variable fue obtenida de los datos proporcionados por la dirección de cada área (CONANP) o calculada mediante un modelo de regresión lineal simple para Espiritu Santo y Loreto construido a partir de los años que presentaron información en el periodo de estudio. Un gran número de visitantes en el AMP (que trae consigo el aumento de embarcaciones), tiene el potencial de disminuir la densidad de la ictiofauna, no sólo por una mayor interacción de los peces con los turistas (que incrementa los niveles de estrés en los organismos), sino por el aumento de ruido en el medio marino, que llega a afectar la comunicación, orientación, reproducción, comportamiento territorial y respuesta a depredadores, elevando así la tasa de mortalidad de especies con reducida movilidad (Simpson *et al.*, 2016).
- c) Población humana alrededor del AMP (Pob\_hum). Indica los valores del número de habitantes en el municipio contiguo al AMP durante el periodo 2005 a 2017, calculados mediante un modelo de regresión lineal construido a partir de los datos disponibles (2005, 2010 y 2015) de Censos y Conteos de población y vivienda del INEGI (2021). En otros estudios esta variable presenta una relación negativa con la biomasa de peces pelágicos de importancia comercial, por lo que podría considerarse una medida indirecta de la presión pesquera y el número de visitantes que no se registran ante la dirección de cada AMP (Edgar *et al.*, 2014).

Con los valores anuales de disturbio (variable explicativa) y presencia o densidad de especies con cambios temporales (variable de respuesta) en cada AMP, se realizó la elección de las variables explicativas incluidas en cada CCA, mediante una selección del mejor modelo por medio de la función “step” del paquete “stats” de R (R Core Team, 2021). Con este método, se comenzó con un modelo sin restricciones (con ninguna variable) y paso a paso se fueron adicionando variables, hasta tener un modelo complejo con los diez disturbios considerados. La selección del mejor modelo se hizo con base en el Criterio de Información de Akaike (AIC por sus siglas en inglés), cuyos valores indican la inercia residual que no ha sido explicada por las variables incluidas en el modelo (menor valor de AIC indica mejor modelo).

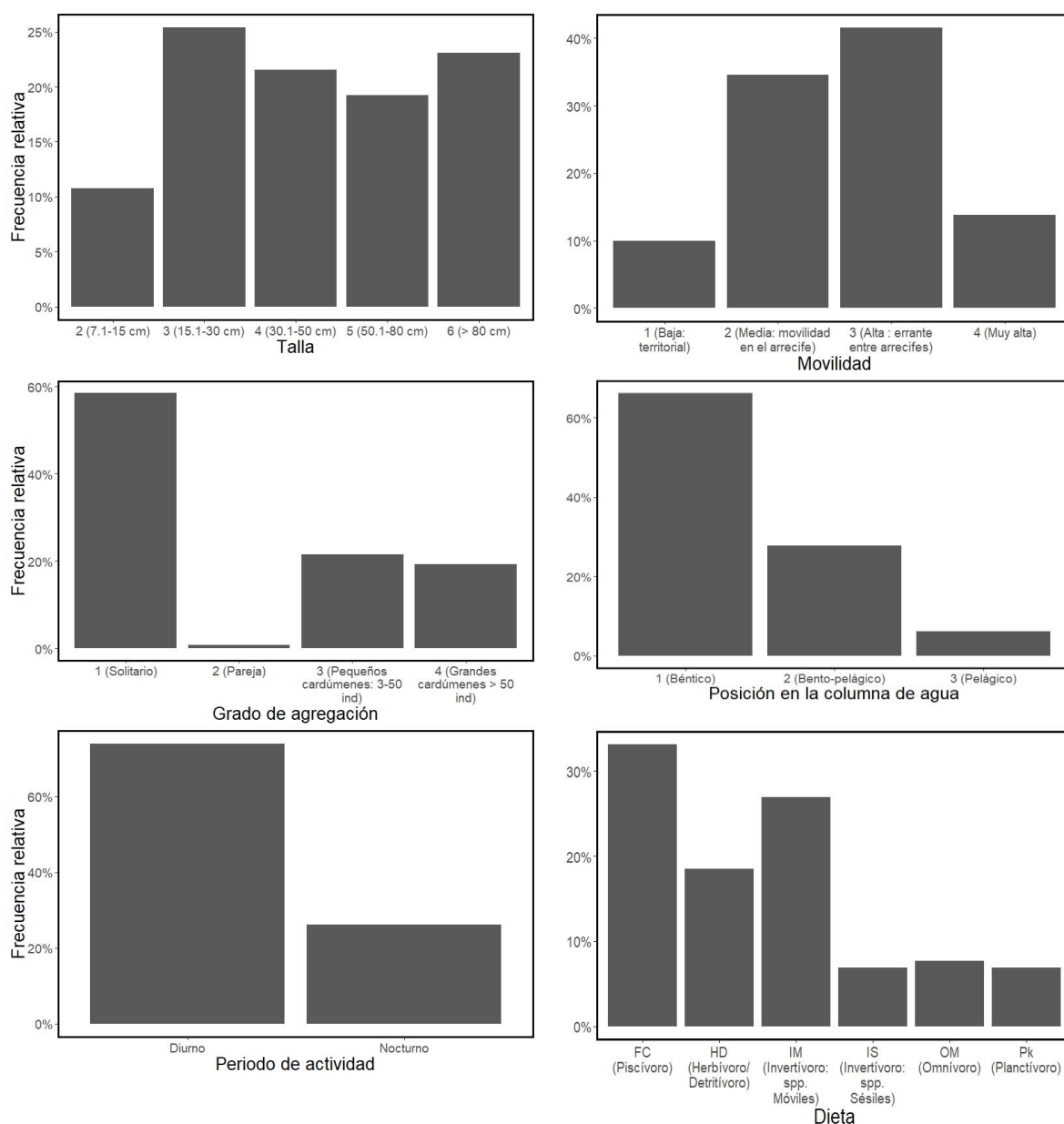
Una vez seleccionados los mejores modelos de presencia y densidad para especies con cambios temporales en cada AMP, se realizaron análisis de permutación en el paquete “vegan” (Oksanen *et al.*, 2007), para probar su significancia, la importancia de cada eje (proporción de variación de los datos biológicos atribuible a factores ambientales) y los efectos marginales de cada variable incluida. Mediante estos análisis se determinó si los cambios en especies particulares en cada AMP (ganadores y perdedores por separado), podía ser explicada con base en los disturbios analizados (Hollarsmith *et al.*, 2020).

Finalmente, se realizaron gráficos de los CCA en el paquete “ggplot2” (Wickham *et al.*, 2016), con una escala tipo 2, la cual enfatiza la relación de las variables ambientales con las especies. Estos gráficos permiten observar la distancia (Chi-cuadrada) entre centroides de especies (cuya distribución óptima está dada por su presencia o densidad anual), y vectores de datos ambientales con dirección hacia el cambio máximo de la variable asociada y longitud dada por el nivel de correlación con los ejes de ordenación mostrados (Lara y González, 1998). Con estos resultados fue posible hacer inferencias sobre los efectos de disturbios en especies con cambios temporales significativos, así como la relación de las variables ambientales con grupos tróficos particulares.

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Caracterización de la diversidad taxonómica y funcional

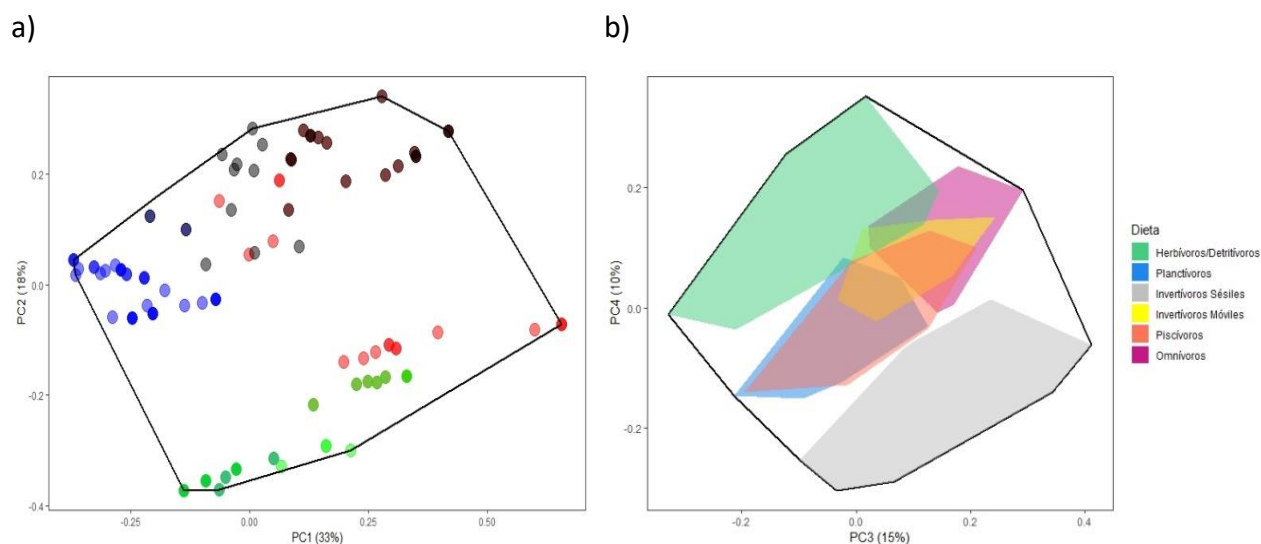
En los arrecifes censados del Pacífico mexicano se registraron 130 especies de peces óseos pertenecientes a 35 familias y ocho órdenes (ANEXO A). Las especies de peces registradas en el Pacífico mexicano presentaron todas las categorías de los atributos funcionales considerados, excepto por la categoría de talla máxima de 0 a 7 cm, lo que se debe al enfoque de este trabajo en peces conspicuos.



**Figura 7.** Frecuencia relativa de especies de peces (n=130) por categoría de atributo funcional en las AMP del Pacífico mexicano.

El mayor porcentaje de las especies registradas correspondió a categorías de talla máxima entre 15.1 a 30 cm, movilidad alta (errante entre arrecifes), solitaria, béntica, diurna y piscívora (Figura 7). Mediante el uso de estos atributos funcionales se clasificó a las especies en 86 entidades funcionales (ANEXO A).

En el espacio funcional de la región Pacífico mexicano (Figura 8), se puede observar una clara separación de las especies bento-pelágicas/pelágicas y diurnas (marcadores negros) con respecto a las especies bénticas y nocturnas (verde). Así mismo, el grupo de especies con baja movilidad y grado de agregación (azul) estuvo bien definido, en comparación con las especies con alta movilidad y grado de agregación (rojo) que se distribuyeron en una gran parte del espacio funcional (Figura 8a). Con respecto a la dieta, el grupo de los herbívoros/detrítivos se ubicó en el lado opuesto del espacio funcional con respecto al de los invertívoros de especies sésiles, mientras que el resto de los grupos tróficos (planctívoros, invertívoros de especies móviles, piscívoros y omnívoros), no presentaron una clara diferenciación en el espacio funcional (Figura 8b).

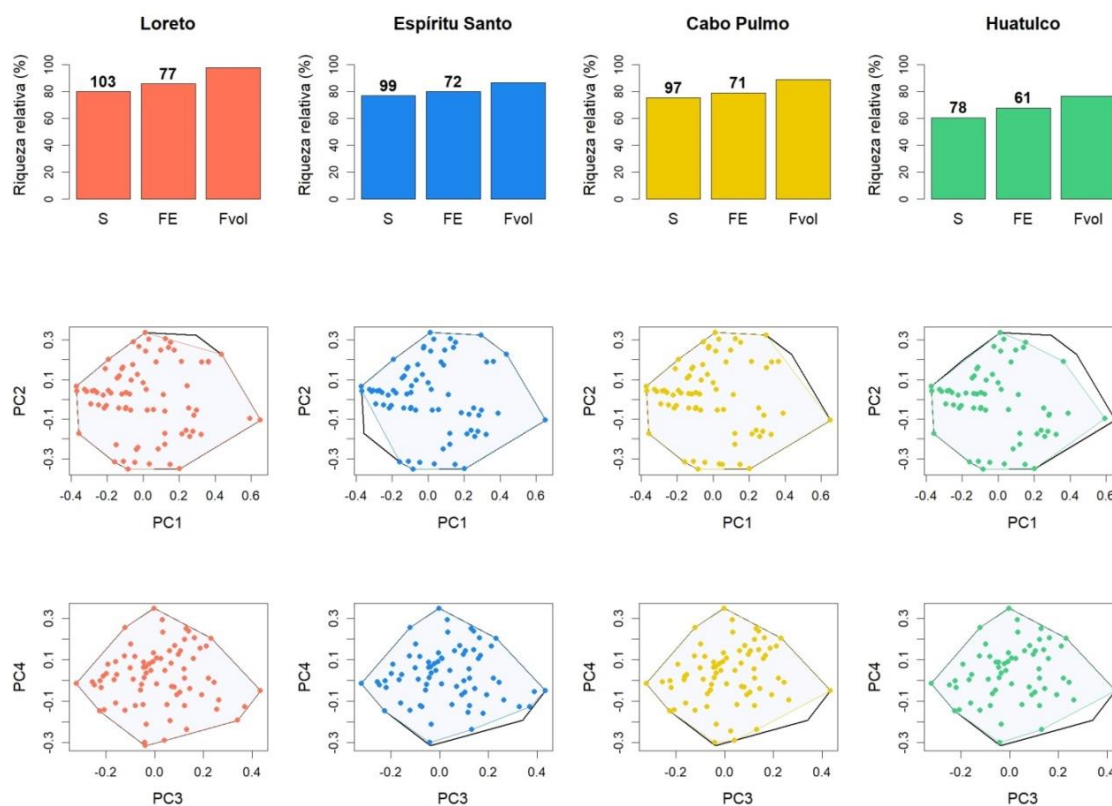


**Figura 8.** Espacio funcional de la ictiofauna en AMP del Pacífico mexicano. a) gráfico de PC1 y PC2 en donde cada punto representa una especie y el color corresponde a los siguientes atributos funcionales: baja movilidad y grado de agregación (azul), alta movilidad y grado de agregación (rojo), bento-pelágicas/pelágicas y diurnas (negro), especies bénticas y nocturnas (verde). b) gráfico de PC3 y PC4 en donde el área de cada color representa un grupo trófico.



## 7.2 Análisis regional

Para realizar una síntesis del estado pasado y presente de la diversidad de peces en las AMP del Pacífico mexicano, se calculó la riqueza de especies (S), número de entidades funcionales (FE) y volumen funcional total (Fvol) en cada AMP estudiada (a partir de 95 muestras tomadas al azar). Mediante este análisis, se observó un patrón de disminución del número de especies y número de entidades funcionales en dirección al sur (Loreto > Espiritu Santo > Cabo Pulmo > Huatulco). Los mayores valores de estos índices se presentaron en las AMP del Golfo de California (Loreto, Espiritu Santo y Cabo Pulmo;  $S \geq 97$ ,  $FE \geq 71$ ) mientras que Huatulco ubicada en la región sur del Pacífico mexicano, presentó los menores valores ( $S = 78$ ,  $FE = 61$ ; Figura 9). Este patrón también fue observado en la riqueza promedio de especies por censo (Tabla I).



**Figura 9.** Síntesis de la diversidad de la ictiofauna en cuatro AMP del Pacífico mexicano de 2005 a 2017. En los histogramas se muestra la riqueza de especies total (S), el número de entidades funcionales totales (FE) y el volumen funcional ocupado total (Fvol), expresados como el porcentaje relativo al total regional (valor absoluto de S y FE se muestra en la parte superior de la barra correspondiente). Las gráficas del espacio funcional muestran la distribución de las especies registradas (puntos) en el espacio funcional, construido a partir de los ejes seleccionados (PC1 a PC4). El área en color muestra el volumen funcional que abarca el ensamblaje de peces en cada AMP, con respecto al volumen funcional regional (línea negra).

En contraste, para el volumen funcional se observó que Cabo Pulmo ubicado al sur (23.4°N), presentó un mayor valor (Fvol= 89%) que Espíritu Santo (Fvol= 86%), localizado hacia el centro del Golfo de California (24.6°N). La diferencia en el volumen funcional entre ambas AMP se asocia principalmente a la ausencia de especies con caracteres extremos de baja movilidad y grado de agregación en Espíritu Santo, lo cual disminuyó el volumen funcional en PC1 y PC2 (Figura 8a). Por su parte, Loreto presentó el mayor volumen funcional con 98% (Figura 9), asociado a la presencia de especies que se alimentan de invertebrados sésiles, las cuales no se reportaron en ninguna otra AMP. Este hecho, aunado a la ausencia de especies bentopelágicas/pelágicas, con alto grado de agregación y diurnas ubicadas en los extremos del espacio funcional (Figura 8a), resultó en un bajo valor de volumen funcional para Huatulco (Fvol = 77%). Cabe mencionar que algunas especies extremas de este grupo (bentopelágicas/pelágicas, con alto grado de agregación y diurnas), tampoco se presentaron en Cabo Pulmo y Loreto, lo que disminuyó el volumen funcional en PC1 y PC2 (Figura 8a). A pesar de que ninguna de las AMP muestreadas cubrió el 100% del volumen funcional regional, los valores de este indicador fueron mayores al 75% en todos los casos, aún con grandes diferencias en la riqueza de especies ( $S \geq 19$  especies) y en el número de entidades funcionales ( $FE \geq 9$ ) entre las AMP analizadas.

**Tabla III.** Valores de índices funcionales calculados para los ensamblajes de peces de AMP del Pacífico mexicano en el periodo de estudio 2005 a 2017.

AMP	Especies totales	FE totales	Redundancia funcional	FE con una especie	Vulnerabilidad funcional
Loreto	103	77	1.392	52	67.532
Espíritu Santo	99	72	1.394	51	70.833
Cabo Pulmo	97	71	1.366	55	77.465
Huatulco	78	61	1.3	47	77.049

Con respecto a la redundancia funcional, se observó un valor similar en todas las AMP (entre 1.3 y 1.4 spp/ FE), mientras que los valores más altos de vulnerabilidad se presentaron en Cabo Pulmo y Huatulco (77%), seguido de Espíritu Santo con 70% y Loreto con 67% de las FE representadas por una sola especie (Tabla III).

### 7.3 Análisis temporal

Para analizar los cambios temporales en la diversidad de la ictiofauna, se calcularon y compararon cinco índices taxonómicos y funcionales para el periodo 2005 a 2017. A continuación se presentan los resultados de este análisis:

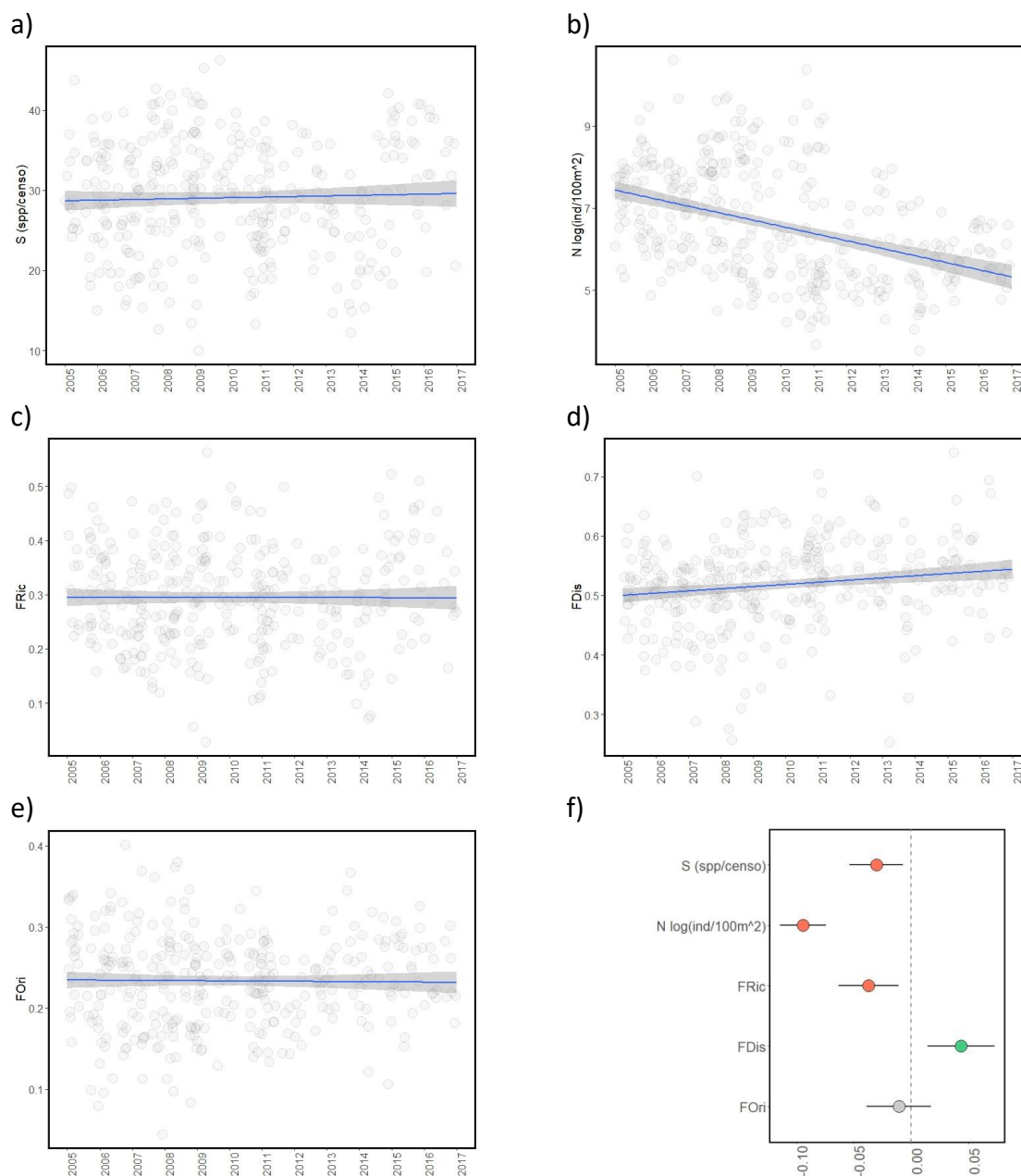
#### 7.3.1 Parque Nacional Bahía de Loreto

En total se registraron 103 especies de peces conspicuos, correspondientes a 30 familias y para estas especies se compiló la información de los atributos funcionales elegidos (ANEXO A). El análisis para definir el efecto de los factores sobre cada índice, arrojó que el factor “sitio” (arrecifes a más de 200 m de distancia) tuvo efecto para cuatro índices (S, N, FRic y FOrí;  $F > 3.2$ ). Por su parte, el factor “temporada” presentó efecto en dos de los cinco índices analizados (N y FOrí;  $F > 7.1$ ; Tabla VI) con mayores valores en la temporada fría.

**Tabla IV.** Resultados de los LMM para la selección de los factores aleatorios en cada índice en Loreto. Los modelos para conocer el efecto del sitio, fueron construidos con la fórmula: Índice ~ Sitio + (1|Año). Para temporada y categoría de uso, los modelos fueron construidos con la fórmula: Índice ~ Temporada + (1|Año) + (1|Sitio), así como, Índice ~ Uso + (1|Año) + (1|Sitio), respectivamente. Negritas indican los factores que tuvieron efecto en cada índice, de acuerdo a su valor de F.

Índice	Factor	G.L.	Cuadrado medio	Valor F
S	Sitio	46	195.26	<b>8.97</b>
	Temporada	1	20.06	0.93
	Uso	2	9.57	0.44
N (log2)	Sitio	46	6.88	<b>9.61</b>
	Temporada	1	30.42	<b>49.42</b>
	Uso	2	1.12	1.82
FRic	Sitio	46	0.02	<b>5.09</b>
	Temporada	1	0.01	1.12
	Uso	2	< 0.01	0.17
FDis	Sitio	46	< 0.01	1.79
	Temporada	1	< 0.01	1.65
	Uso	2	< 0.01	1.36
FOrí	Sitio	46	< 0.01	<b>3.25</b>
	Temporada	1	0.01	<b>7.12</b>
	Uso	2	< 0.01	1.58

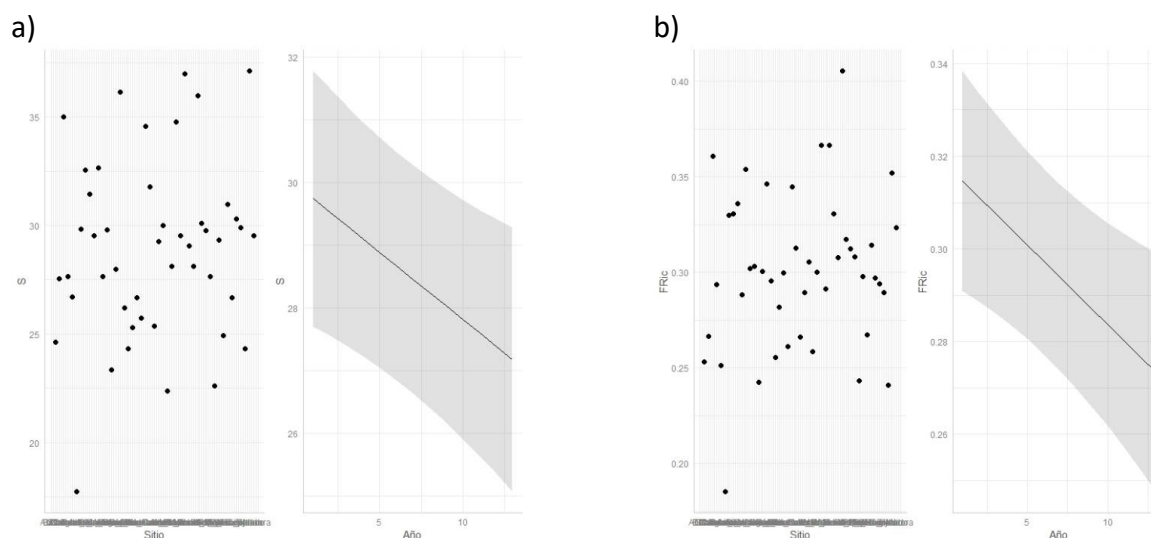
El factor “uso”, no presentó efecto para ningún índice, lo que señala que no hay diferencias en la diversidad de la ictiofauna entre las distintas categorías de uso del AMP (Tabla VI).



**Figura 10.** Tendencia temporal de la diversidad de peces a lo largo de 13 años en Loreto: a) riqueza de especies (S), b) densidad (N), c) riqueza funcional (FRic), d) dispersión funcional (FDis), e) originalidad funcional (FOri). Cada punto representa el valor de cada uno de los censos realizados en el año, y se muestra la línea de tendencia para un GLM. f) Resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los LMM considerando los 47 sitios de muestreo para los cinco índices calculados. Círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. Círculos grises indican que no hubo cambios significativos.

Los LMM (Figura 10f) mostraron que en 13 años de monitoreo en Loreto hubo un descenso significativo en la riqueza de especies ( $p= 0.02$ ), densidad ( $p< 0.001$ ) y FRic ( $p= 0.01$ ), mientras que FDis presentó aumentos significativos ( $p< 0.001$ ) y FOri ( $p= 0.46$ ) se mantuvo estable en el periodo de estudio (Tabla VII).

Aunque la representación mediante modelos lineales generalizados en la Figura 10a y Figura 10c muestra una tendencia al aumento en riqueza de especies o a la estabilidad en FRic, el análisis mediante LMM permitió eliminar la variabilidad natural de los datos dada por el monitoreo en diferentes sitios, y mostró que a nivel general en Loreto hay un descenso significativo de la riqueza de especies que se traduce en un descenso en FRic (Figura 11). De acuerdo con la construcción de este índice, este hecho puede atribuirse a la pérdida de especies con atributos funcionales extremos.



**Figura 11.** Gráfica de los valores predichos para la variable aleatoria (sitio) y la variable fija (año) de los LMM temporales en Loreto para los índices: a) S: riqueza de especies, y b) FRic: riqueza funcional.

Aunado al descenso en la riqueza de especies y FRic, se presentó un descenso significativo en la densidad de peces ( $p< 0.001$ ; Figura 10b). Al contrastar este resultado con el aumento significativo de FDis ( $p< 0.001$ ; Figura 10d), se puede afirmar que esta disminución en la densidad se dio principalmente en especies cercanas al centroide funcional. Por su parte, el índice FOri ( $p= 0.46$ ; Figura 10e) mostró estabilidad a lo largo del periodo de estudio (Tabla V).

**Tabla V.** Análisis temporales de la diversidad de peces en 13 años de monitoreo en Loreto. Los LMM fueron construidos: Índice  $\sim$  año + (1|sitio) + (1|temporada). El efecto de las variables aleatorias (sitio y temporada), se indican mediante la desviación estándar aleatoria (RSD). Negritas indican los índices que tuvieron cambios temporales significativos, de acuerdo a su valor de P.

Índice	Intercepto	Estimado	Error estándar	T	P	RSD sitio	RSD temporada
S	29.95	-0.21	0.09	-2.45	<b>0.02</b>	4.94	0.4
N (log2)	7.31	-0.13	0.01	-9.2	<b>&lt;0.001</b>	1.12	0.4
FRic	0.32	-0.01	0	-2.66	<b>0.01</b>	0.05	0
FDis	0.5	0.01	0	2.87	<b>&lt;0.001</b>	0.02	0
FOri	0.24	0	0	-0.74	0.46	0.02	0.01

### 7.3.2 Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo

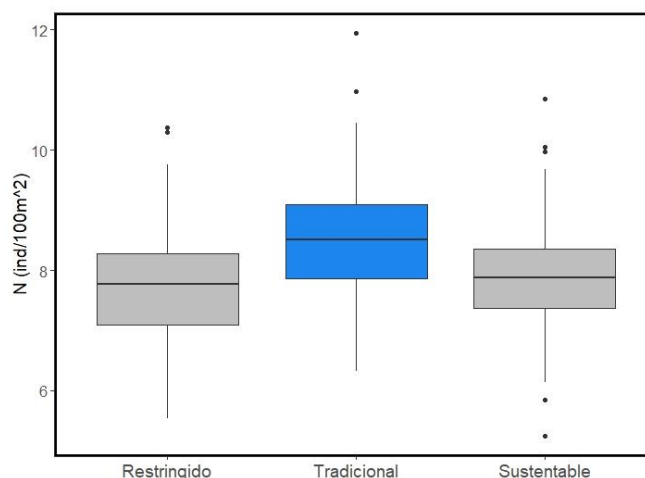
Se registraron 99 especies de peces conspicuos de 33 familias (ANEXO A).

**Tabla VI.** Resultados de los LMM para la selección de los factores aleatorios en cada índice en Espíritu Santo. Los modelos para conocer el efecto del sitio, fueron construidos con la fórmula: Índice  $\sim$  Sitio + (1|Año). Para temporada y categoría de uso, los modelos fueron construidos con la fórmula: Índice  $\sim$  Temporada + (1|Año) + (1|Sitio), así como, Índice  $\sim$  Uso + (1|Año) + (1|Sitio), respectivamente. Negritas indican los factores que tuvieron efecto en cada índice, de acuerdo a su valor de F.

Índice	Factor	G.L.	Cuadrado medio	Valor F
S	Sitio	10	152.91	<b>7.15</b>
	Temporada	1	335.45	<b>16.51</b>
	Uso	2	4.03	0.19
N (log2)	Sitio	10	5.36	<b>9.63</b>
	Temporada	1	0.61	1.09
	Uso	2	2.61	<b>4.69</b>
FRic	Sitio	10	0.02	<b>4.32</b>
	Temporada	1	0.005	0.79
	Uso	2	0.001	0.18
FDis	Sitio	10	0.06	<b>12.24</b>
	Temporada	1	0.01	<b>2.71</b>
	Uso	2	0.005	1.17
FOri	Sitio	10	0.04	<b>19.13</b>
	Temporada	1	0.001	0.43
	Uso	2	0.003	1.48

El análisis para definir el efecto de los factores sobre cada índice, arrojó que el factor “sitio” (arrecifes separados por una distancia > 200m) tuvo efecto para todos los índices ( $F > 4.3$ ). Por su parte, se decidió incluir al factor “temporada”, debido a que presentó efecto en dos de los cinco índices analizados (S y FDis;  $F > 2.7$ ; Figura 3), con mayores valores en la temporada fría.

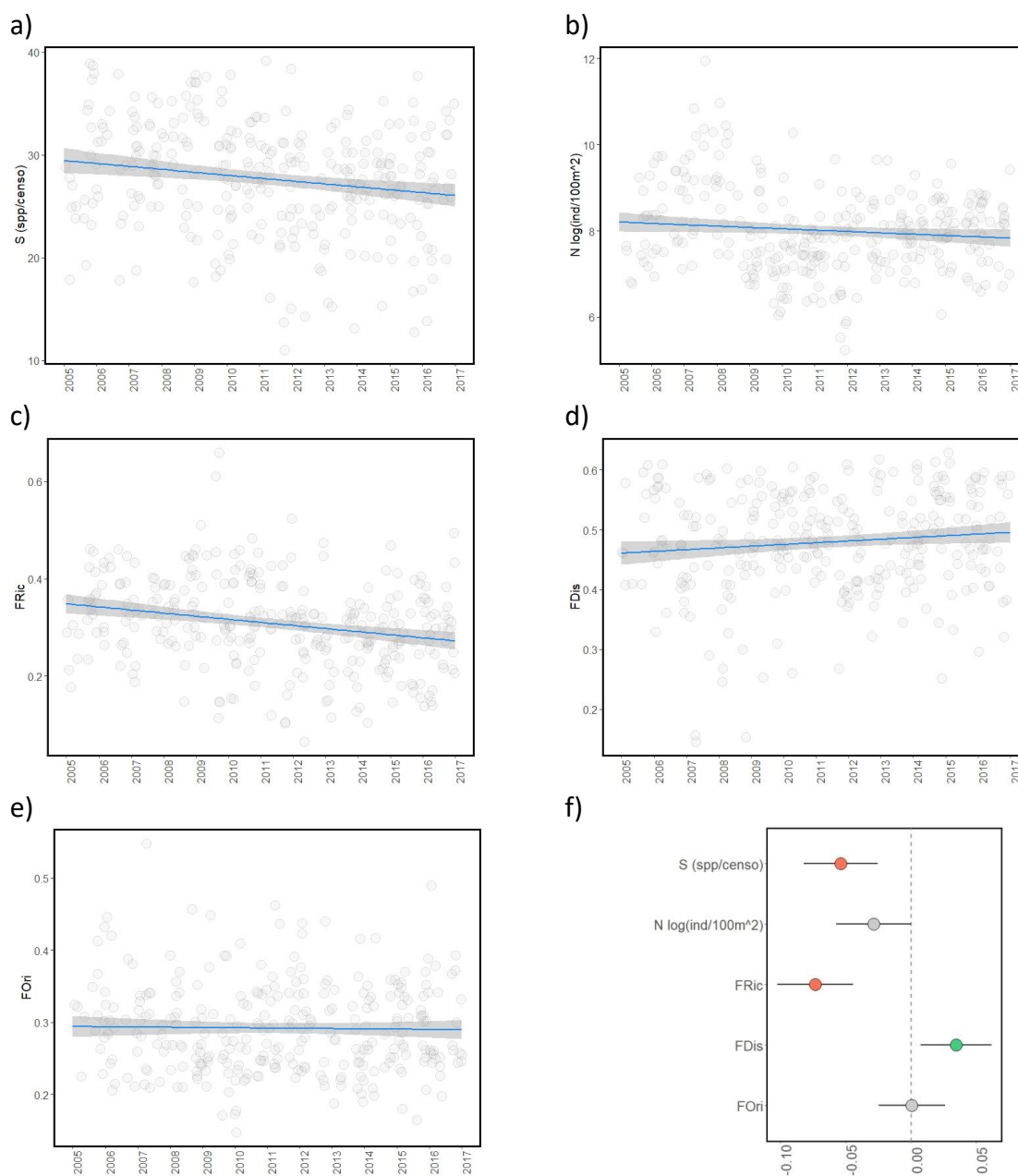
El factor “uso”, presentó efecto sólo para la densidad (Tabla VI), y al comparar sus valores, se observaron diferencias significativas entre las categorías ( $F_{(2, 317)} = 17.97$ ,  $p = 0.02$ ). Mediante la prueba *a posteriori* se determinó que las densidades más altas se presentaron en los sitios con uso tradicional, en comparación con los sitios de uso restringido y sustentable (Figura 12). Esto indica que en Espíritu Santo, las áreas con presión pesquera intermedia (tradicional= pesca con línea y anzuelo) presentan mayor densidad de peces, en comparación con los sitios con mayor (restringido) o menor (sustentable) protección.



**Figura 12.** Comparación de la densidad (N) de peces entre las categorías de uso en Espíritu Santo mediante ANOVA. Los gráficos de caja representan la media, el primer y tercer cuartil, el intervalo de confianza (95%) y los puntos atípicos. Colores distintos indican diferencias significativas ( $p = 0.02$ ).

A nivel general, se observó que en 13 años de monitoreo en Espíritu Santo hubo un descenso significativo en la riqueza de especies (Figura 13a), la cual se tradujo en disminución de los valores de FRic (Figura 13c), que indica que algunas de las especies que se han perdido en esta AMP, presentan atributos funcionales extremos. En contraparte, el aumento de FDis (Figura

13d) indicó que, aunque el descenso en la densidad no fue significativo ( $p=0.05$ ; Tabla VII), tuvo efecto en las entidades funcionales cercanas al centroide funcional del ensamblaje.



**Figura 13.** Tendencia temporal de la diversidad de peces a lo largo de 13 años en Espiritu Santo: a) riqueza de especies (S), b) densidad (N), c) riqueza funcional (FRic), d) dispersión funcional (FDis), e) originalidad funcional (FOri). Cada punto representa el valor de cada uno de los censos realizados en el año, y se muestra la línea de tendencia para un GLM. f) Resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los LMM considerando los 11 sitios de muestreo para los cinco índices calculados. Círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. Círculos grises indican estabilidad.



Por su parte la estabilidad en el índice FOrí (Figura 13e), indicó que la redundancia funcional se mantuvo a través del tiempo (Tabla VII).

**Tabla VII.** Análisis temporales de la diversidad de peces en 13 años de monitoreo en Espíritu Santo. Los LMM fueron construidos: Índice  $\sim$  año + (1|sitio) + (1|temporada). El efecto de las variables aleatorias (sitio y temporada), se indican mediante la desviación estándar aleatoria (RSD). Negritas indican los índices que tuvieron cambios temporales significativos, de acuerdo a su valor de P.

Índice	Intercepto	Estimado	Error estándar	T	P	RSD sitio	RSD temporada
S	29.52	-0.29	0.08	-3.7	< <b>0.01</b>	0.39	0.25
N (log2)	8.24	-0.03	0.01	-1.9	0.05	0.42	0
FRic	0.35	-1.6	0.01*10 <sup>-1</sup>	-4.9	< <b>0.01</b>	0.93	0
FDis	0.46	0.03*10 <sup>-1</sup>	0.01*10 <sup>-1</sup>	2.49	<b>0.01</b>	0.05	0.01
FOrí	0.3	0.04*10 <sup>-3</sup>	0.08*10 <sup>-2</sup>	0.05	0.96	0.04	0

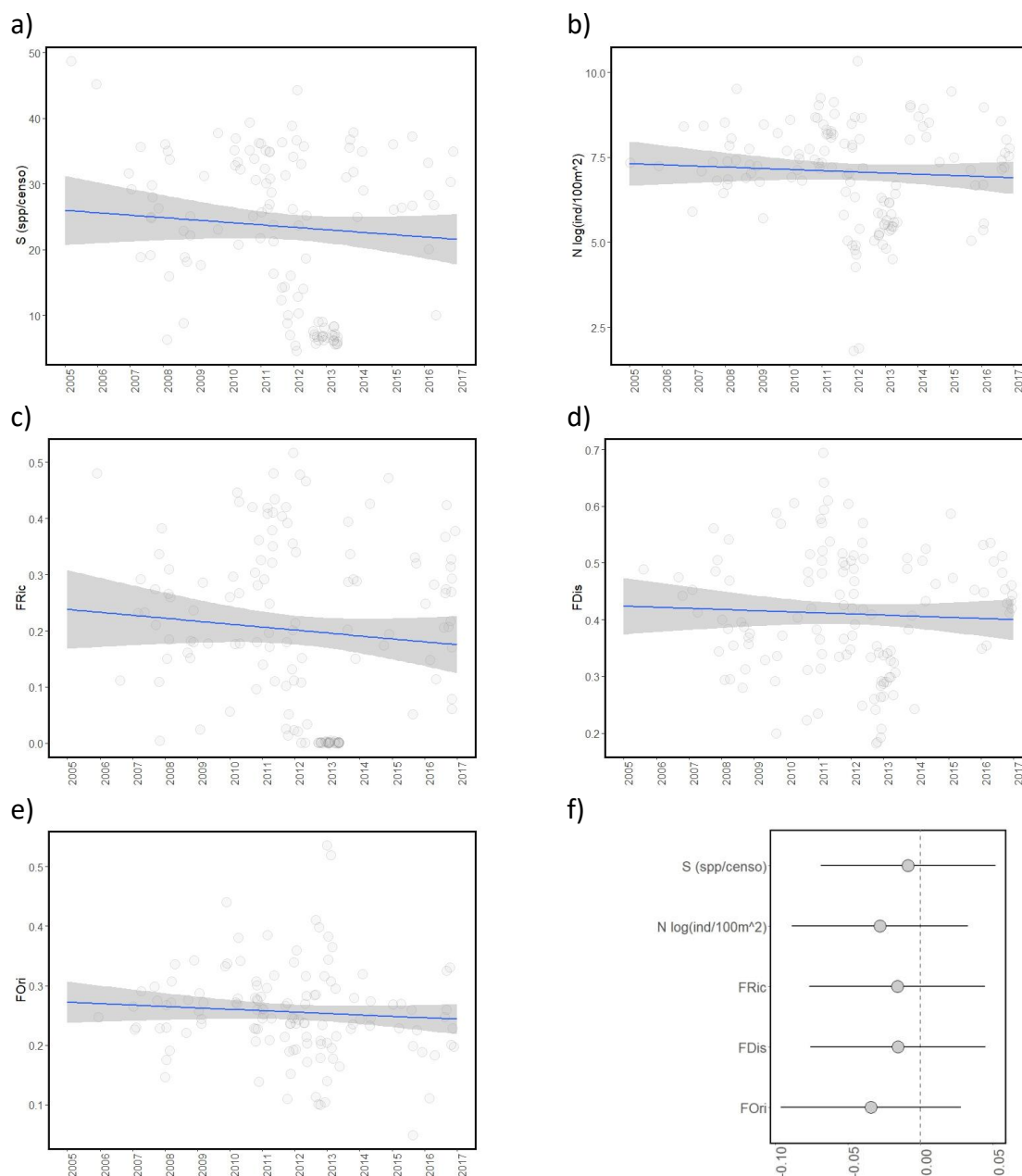
### 7.3.3 Parque Nacional Cabo Pulmo

En el periodo 2005 a 2017 se registraron 97 especies de peces conspicuos, correspondientes a 27 familias (ANEXO A).

**Tabla VIII.** Resultados de los LMM para la selección de los factores aleatorios en cada índice en Cabo Pulmo. Los modelos para conocer el efecto del sitio, fueron construidos con la fórmula: Índice  $\sim$  Sitio + (1|Año). Para temporada los modelos fueron construidos con la fórmula: Índice  $\sim$  Temporada + (1|Año) + (1|Sitio). Negritas indican los factores que tuvieron efecto en cada índice, de acuerdo a su valor de F.

Índice	Factor	G.L.	Cuadrado medio	Valor F
S	Sitio	20	2008.8	<b>2.13</b>
	Temporada	1	1930.4	<b>59.17</b>
N (log2)	Sitio	20	56.002	<b>2.98</b>
	Temporada	1	21.86	<b>26.83</b>
FRic	Sitio	20	0.46	<b>2.11</b>
	Temporada	1	0.33	<b>40.24</b>
FDis	Sitio	20	0.38	<b>3.13</b>
	Temporada	1	0.01	1.87
FOrí	Sitio	20	0.13	1.35
	Temporada	1	0.005	0.96

El análisis para definir las variables aleatorias a incluir los LMM temporales, mostró que el factor “sitio” (arrecifes con distancia > 200 m) tuvo efecto para todos los índices ( $F > 2.11$ ), excepto para FOrí ( $F = 1.35$ ), mientras que el factor “temporada”, presentó efecto en tres índices analizados (S, N y FRic;  $F > 26.83$ ; Tabla VIII), con mayores valores en la temporada fría.



**Figura 14.** Tendencia temporal de la diversidad de peces a lo largo de 13 años en Cabo Pulmo: a) riqueza de especies (S), b) densidad (N), c) riqueza funcional (FRic), d) dispersión funcional (FDis), e) originalidad funcional (FOri). Cada punto representa el valor de cada uno de los censos realizados en el año, y se muestra la línea de tendencia para un GLM. f) Resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los LMM considerando los 20 sitios de muestreo para los cinco índices calculados. Círculos grises indican que no hay cambios significativos y la línea negra indica el error estándar.

Debido a que por decisión local está prohibida la pesca en todos los sitios dentro de Cabo Pulmo, no fue analizado el efecto del factor “uso”, y se consideró toda el área como reserva marina (no pesca). A través de LMM temporales, se observó que no hubo cambio significativo de ninguno de los índices calculados con respecto al año ( $p > 0.28$ ; Tabla IX). A pesar de dicha estabilidad en la diversidad de peces en 13 años de monitoreo en Cabo Pulmo (Figura 14), es necesario mencionar que aunque no fue significativo, hubo una tendencia al descenso en la riqueza de especies y la densidad que no fue reflejado en los índices funcionales (Tabla IX).

**Tabla IX.** Análisis temporales de la diversidad de peces en 13 años de monitoreo en Cabo Pulmo. Los LMM fueron construidos: Índice  $\sim$  año + (1|sitio) + (1|temporada). El efecto de las variables aleatorias (sitio y temporada), se indican mediante la desviación estándar aleatoria (RSD).

Modelo	Intercepto	Estimado	Error estándar	T	P	RSD sitio	RSD temporada
S	23.41	-0.1	0.36	-0.27	0.79	0	1.68
N (log2)	7.2	-0.04	0.04	-0.89	0.38	0.39	0.42
FRic	0.21	0	0	-0.51	0.61	0	0.03
FDis	0.43	0	0	-0.5	0.62	0.04	0.01
FOri	0.28	0	0	-1.06	0.29	0.01	0

### 7.3.4 Parque Nacional Huatulco

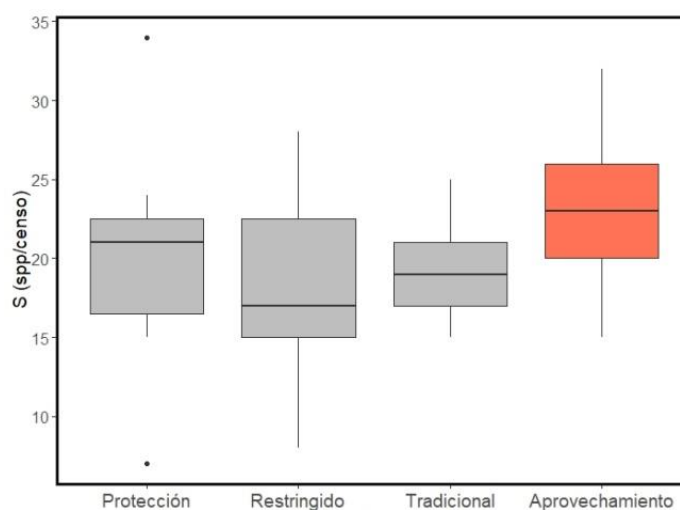
En Huatulco se reportaron 78 especies de peces conspicuos de 25 familias (ANEXO A). El análisis para definir el efecto de los factores sobre cada índice, arrojó que el factor “sitio” y “temporada” tuvieron efecto para los índices S, N y FRic ( $F > 2$ ; Tabla X), con mayores valores en la temporada cálida.

**Tabla X.** Resultados de los LMM para la selección de los factores aleatorios en cada índice en Huatulco. Los modelos para conocer el efecto del sitio, fueron construidos con la fórmula: Índice  $\sim$  Sitio + (1|Año). Para temporada y categoría de uso, los modelos fueron construidos con la fórmula: Índice  $\sim$  Temporada + (1|Año) + (1|Sitio), así como, Índice  $\sim$  Uso + (1|Año) + (1|Sitio), respectivamente. Negritas indican los factores que tuvieron efecto en cada índice, de acuerdo a su valor de F.

Índice	Factor	G.L.	Cuadrado medio	Valor F
S	Sitio	9	52.69	<b>2.57</b>
	Temporada	1	48.51	<b>2.56</b>
	Uso	3	77.34	<b>3.97</b>

N (log2)	Sitio	9	1.15	<b>2.04</b>
	Temporada	1	1.36	<b>2.44</b>
	Uso	3	0.66	1.18
FRic	Sitio	9	0.01	<b>2.05</b>
	Temporada	1	0.01	<b>2.01</b>
	Uso	3	0.01	1.77
FDis	Sitio	9	0.01	0.5
	Temporada	1	0.01	0.87
	Uso	3	0.003	0.26
FOri	Sitio	9	0.01	1.28
	Temporada	1	0.004	0.66
	Uso	3	0.002	0.34

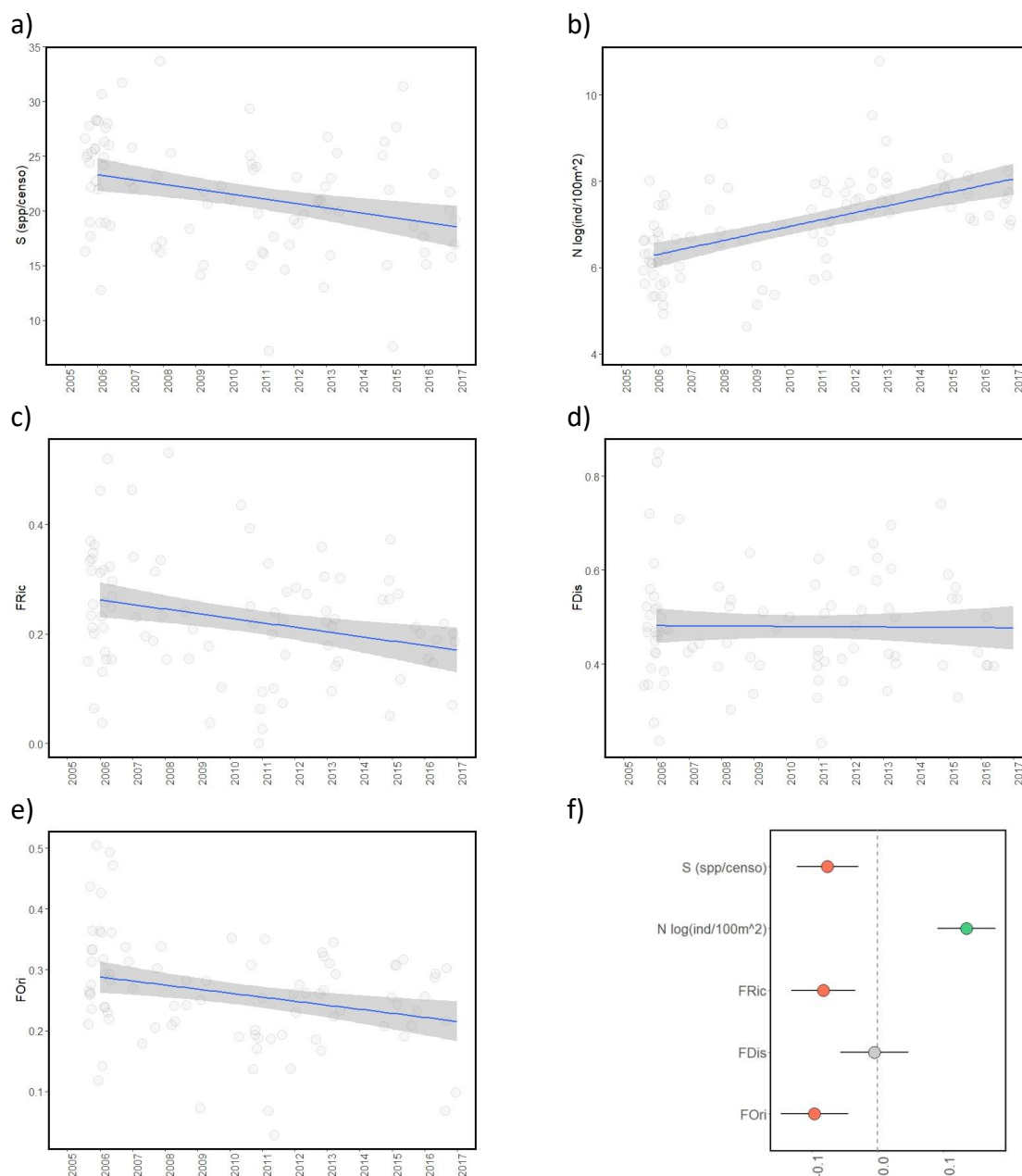
El factor “uso”, sólo presentó efecto para la riqueza de especies (Tabla X), y el análisis estadístico señaló diferencias significativas entre las categorías de uso ( $F_{(3, 92)} = 3.97$ ,  $p < 0.01$ ). La prueba *a posteriori* para el factor “uso” indicó que los mayores valores de riqueza de especies se presentaron en la zona de aprovechamiento, es decir en donde está permitida la pesca comercial y deportiva (Figura 15).



**Figura 15.** Comparación de la riqueza de peces (S) entre las categorías de uso en Huatulco por ANOVA. Los gráficos de caja representan la media, el primer y tercer cuartil, el intervalo de confianza (95%) y los puntos atípicos. Colores distintos indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ).

Los análisis temporales mostraron que en 11 años de monitoreo en Huatulco hubo un incremento significativo de la densidad (Figura 16b). Sin embargo este no fue equitativo, puesto

que sólo entidades funcionales similares fueron favorecidas, lo que se refleja en el descenso de FOri (opuesto de la redundancia; Figura 16e). En este caso, el descenso significativo de la riqueza de especies (Figura 16a), se dio principalmente en las especies con atributos funcionales extremos, lo que se refleja en el descenso de FRic a través del tiempo (Figura 16c).



**Figura 16.** Tendencia temporal de la diversidad de peces en 11 años en Huatulco: a) riqueza de especies (S), b) densidad (S), c) riqueza funcional (FRic), d) dispersión funcional (FDis), e) originalidad funcional (FOri). Cada punto representa el valor de los censos en el año, y se muestra la línea de tendencia para un GLM. f) Resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los LMM considerando diez sitios de muestreo para los cinco índices calculados. Círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. Círculos grises indican que no hay cambios significativos.

En conjunto, estos resultados indican que ha habido cambios temporales en la ictiofauna de Huatulco (Tabla XI), hacia un ensamblaje cada vez más homogéneo que se reflejó en la estabilidad de FDis ( $p= 0.76$ ; Figura 16f).

**Tabla XI.** Análisis temporales de la diversidad de peces en 11 años de monitoreo en Huatulco. Los LMM fueron construidos: Índice  $\sim$  año + (1|sitio) + (1|temporada). El efecto de las variables aleatorias (sitio y temporada), se indican mediante la desviación estándar aleatoria (RSD).

Modelo	Intercepto	Estimado	Error estándar	T	P	RSD sitio	RSD temporada
S	23.76	-0.39	0.17	-2.3	<b>0.03</b>	1.75	0
N (log2)	6.03	0.15	0.03	4.91	<b>&lt; 0.01</b>	0.29	0.12
FRic	0.28	-0.01	0	-2.43	<b>0.02</b>	0.03	0
FDis	0.48	0	0	-0.14	0.89	0	0.01
FOri	0.31	-0.01	0	-3.39	<b>&lt; 0.001</b>	0.02	0.03

#### 7.4 Análisis de las especies que presentaron cambios temporales

Para determinar las especies responsables de los cambios en la diversidad de la ictiofauna, se realizaron análisis de las tendencias temporales en la presencia y densidad de especies comunes (presencia en más del 50% de los censos). De manera general, las especies comunes representaron entre el 22 y 26% del total registrado en cada AMP (entre 19 y 27 especies en cada AMP), y de las 35 especies que presentaron cambios significativos en la región de estudio, el 46% presentó importancia comercial (incluyendo dos especies de ornato; ANEXO A).

Las familias de herbívoros (Acanthuridae) e invertívoros (Balistidae), fueron las únicas que presentaron aumentos tanto en presencia (Tabla XII) como en densidad, y en particular la especie comercial *Balistes polylepis* presentó estos incrementos en Loreto y Espíritu Santo. Otros herbívoros (Kyphosidae) y piscívoros (Haemulidae, Lutjanidae y Blenniidae) sólo presentaron aumentos en densidad en algunas AMP (Tabla XIII). Por su parte, familias de planctívoros/herbívoros (Pomacentridae) e invertívoros (Labridae) presentaron descensos en densidad en las AMP del Golfo de California, mientras que en Huatulco presentaron incrementos. Con respecto a las especies perdedoras, se observó que invertívoros de la familia Diodontidae y carnívoros pequeños de la familia Chirritidae presentaron descensos tanto en presencia como en densidad.

**Tabla XII.** Especies que presentaron incrementos (ganadoras: verde), descensos (perdedoras: rojo), no cambios (neutrales: gris) y no analizadas (blanco) en presencia para la comparación entre años en cada AMP mediante GLMM binomiales. Negritas señalan especies comerciales y asterisco (\*) indica especies de ornato (Gijón-Díaz *et al.*, 2017; NIPARAJÁ, 2011).

Familia	Especie	Loreto	Espíritu Santo	Cabo Pulmo	Huatulco
Acanthuridae	<i>P.punctatus</i>	G	N	N	
Balistidae	<b><i>B.polylepis</i></b>	G	N		
	<b><i>S.verres</i></b>		P	N	
Blenniidae	<i>O.steindachneri</i>			N	N
	<i>P.azaleus</i>			N	
Chaetodontidae	<i>C.humeralis</i>	N			N
	<i>J.nigrirostris</i>		N	N	N
Cirrhitidae	<i>C.oxycephalus</i>	P	N	N	N
	<i>C.rivulatus</i>				N
Diodontidae	<i>D.holocanthus</i>	N	P		P
Haemulidae	<i>H.maculicauda</i>				N
	<b><i>H.sexfasciatum</i></b>	N			
Kyphosidae	<b><i>Kyphosus sp.</i></b>	N			
Labridae	<b><i>B.diplotaenia</i></b>	N	N	N	N
	<i>H.chierchiaie</i>		G	N	P
	<i>H.dispilus</i>	N	G	N	
	<i>H.nicholsi</i>				N
	<i>T.grammaticum</i>			N	
	<i>T.lucasanum</i>	N	N	N	
Lutjanidae	<b><i>L.argentiventris</i></b>		N		P
Mullidae	<b><i>M.dentatus</i></b>	P	N		
Pomacanthidae	<i>A.troschellii</i>	N	N		
	<b><i>H.passer*</i></b>	N	N	N	
Pomacentridae	<i>C.atrilobata</i>	N	N	N	N
	<b><i>C.limbaughi*</i></b>		P		
	<i>M.dorsalis</i>	N	P		N
	<i>S.flavilatus</i>			N	N
	<i>S.rectifraenum</i>	N	N	N	
Scaridae	<b><i>S.compressus</i></b>	N	N		
	<b><i>S.gobban</i></b>	N	P		
	<b><i>S.perrico</i></b>	P			
	<b><i>S.rubroviolaceus</i></b>	N	P	N	
Serranidae	<i>A.immaculatus</i>	N			
	<b><i>C.panamensis</i></b>	N	N		N
	<b><i>E.labriformis</i></b>	N	N	N	P
	<b><i>M.rosacea</i></b>	N	P	N	
	<b><i>P.colonus</i></b>	N	N		
	<i>S.psittacinus</i>	N		N	
Tetraodontidae	<i>A.meleagris</i>			N	P
	<i>C.punctatissima</i>	N	N	N	

Se destaca el descenso en ambos factores (presencia y densidad) para especies comerciales como *Mycteroperca rosacea* (Familia Serranidae, carnívoro) y tres especies de la familia Scaridae (herbívoros /detritívoros: *S. ghobban*, *S. perrico* y *S. rubroviolaceus*). Cabe mencionar que el último miembro de esta familia (*S. compressus*), presentó descensos en la densidad en Loreto y aumentos en Espíritu Santo. Así mismo, invertívoros de la familia Mullidae presentaron descensos en presencia, mientras que planctívoros/herbívoros de la familia Pomacanthidae disminuyeron en densidad a través del tiempo (Tabla XIII). El hecho de que especies con funciones distintas presenten cambios temporales negativos, implica pérdidas alrededor de todo el espacio funcional en AMP.

**Tabla XIII.** Especies que presentaron incrementos (ganadoras: verde), descensos (perdedoras: rojo), no cambios (neutrales: gris) y no analizadas (blanco) en densidad para la comparación entre años (n= 13) en cada AMP mediante GLMM binomiales. Negritas señalan especies comerciales y asterisco (\*) indica especies de ornato (Gijón-Díaz *et al.*, 2017; NIPARAJÁ, 2011).

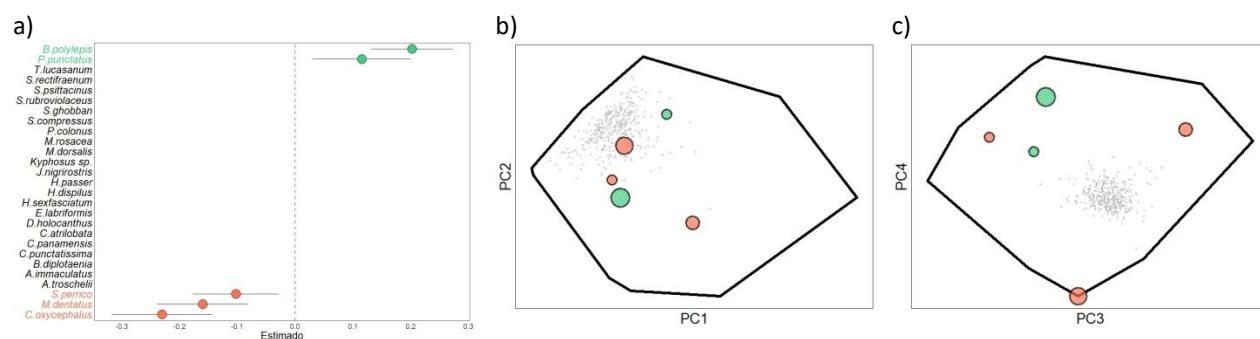
Familia	Especie	Loreto	Espíritu Santo	Cabo Pulmo	Huatulco
Acanthuridae	<i>P.punctatus</i>	N	G		
Balistidae	<b><i>B.polylepis</i></b>	G	G		
	<b><i>S.verres</i></b>		N	G	
Blenniidae	<i>O.steindachneri</i>			N	N
	<i>P.azaleus</i>			G	
Chaetodontidae	<i>C.humeralis</i>				N
	<i>J.nigrirostris</i>	N	P	N	G
Cirrhitidae	<i>C.oxycephalus</i>	P	P	N	
	<i>C.rivulatus</i>				N
Diodontidae	<i>D.holocanthus</i>	P	P		N
Haemulidae	<i>H.maculicauda</i>				G
	<b><i>H.sexfasciatum</i></b>	N			
Kyphosidae	<b><i>Kyphosus sp.</i></b>	G			
Labridae	<b><i>B.diplotaenia</i></b>	P	N	N	G
	<i>H.chierchiaie</i>		N	P	G
	<i>H.dispilus</i>	P	N	N	G
	<i>H.nicholsi</i>				N
	<i>T.grammaticum</i>			G	
Lutjanidae	<i>T.lucasanum</i>	P	P	N	G
	<b><i>L.argentiventris</i></b>		G		N
Mullidae	<b><i>M.dentatus</i></b>	N	N		
Pomacanthidae	<i>A.troschellii</i>	P	P		
	<b><i>H.passeri*</i></b>	P	N	P	
Pomacentridae	<i>C.atrilobata</i>	P	P	G	N
	<b><i>C.limbaughi*</i></b>		P		



Pomacentridae	<i>M.dorsalis</i>	P	P		G
	<i>S.acapulcoensis</i>				G
	<i>S.flavilatus</i>			N	G
	<i>S.rectifraenum</i>	P	P	N	
Scaridae	<i>S.compressus</i>	P	G		
	<i>S.ghobban</i>	P	P		
	<i>S.perrico</i>	P			
	<i>S.rubroviolaceus</i>	P	P	N	
Serranidae	<i>A.immaculatus</i>	N			
	<i>C.panamensis</i>	N	G		G
	<i>E.labriformis</i>	N	G	N	N
	<i>M.rosacea</i>	P	N	N	
	<i>P.colonus</i>	G	N	N	
	<i>S.psittacinus</i>	P		N	
Tetraodontidae	<i>A.meleagris</i>			N	N
	<i>C.punctatissima</i>	P	P	N	

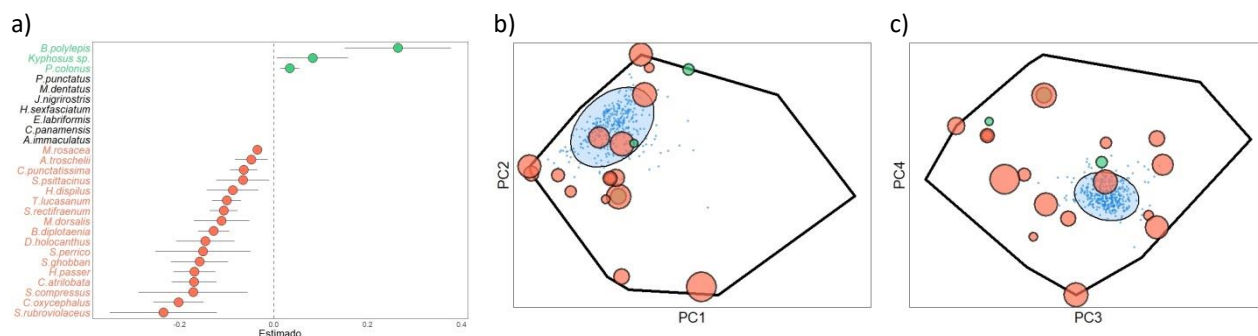
#### 7.4.1 Especies con cambios temporales en Loreto

Para Loreto, este análisis arrojó la presencia de 27 especies comunes (presencia en más del 50% de los censos) de las 103 especies registradas. Con respecto al cambio en la presencia de especies, se observó el incremento significativo en dos especies de peces, mientras que tres especies presentaron descensos significativos en este indicador (Figura 17a). Al graficar los resultados en el espacio funcional, se observó la mayoría de las especies con cambios temporales se ubicaron en el centro del espacio funcional (Figura 17b y c).



**Figura 17.** Análisis de cambio en la presencia de especies en Loreto durante 13 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial) que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos.

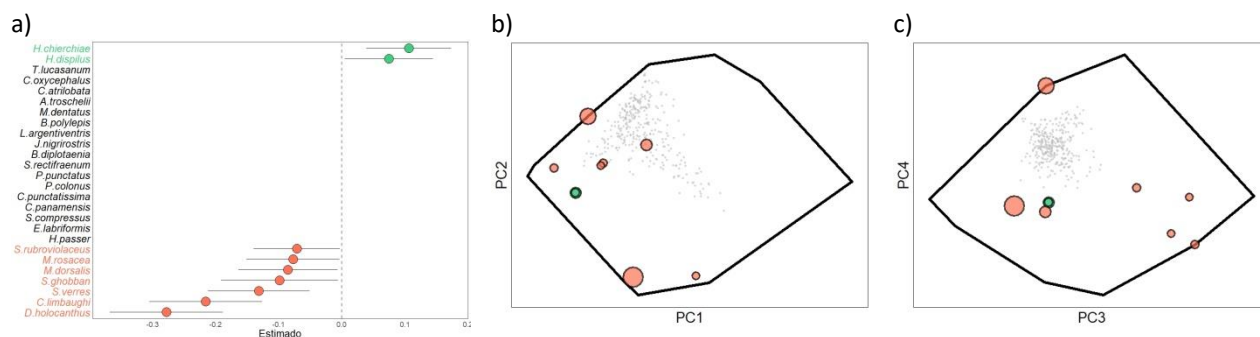
El análisis del cambio en la densidad arrojó que de las 27 especies comunes registradas en Loreto, tres presentaron incrementos significativos a través del tiempo, las cuales se ubicaron principalmente en el centro del espacio funcional. En contraste, 17 especies presentaron descensos significativos en su densidad ( $p < 0.05$ ; Figura 18a), y se observa que se distribuyeron por todo el espacio funcional (Figura 18b y c). Ambos hechos indican que el descenso en la densidad de peces en Loreto a través del tiempo, no sólo se está dando en un gran número de especies, sino que se presenta a través de toda la estructura funcional, lo que se vio reflejado en el descenso significativo en FRic (pérdida de especies en las orillas del espacio funcional) y el incremento significativo en FDis (descenso en la densidad de especies cercanas al centroide funcional; Figura 10f).



**Figura 18.** Análisis de cambio en la densidad de especies en Loreto durante 13 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial negativa), que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. Los puntos azules representan los centroides de cada transecto, mientras que la elipse representa el intervalo de confianza del 95% de los valores de los centroides.

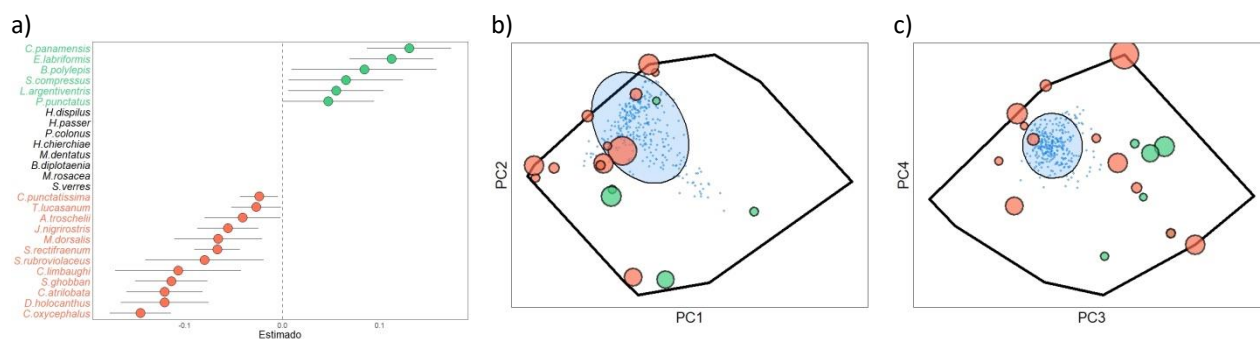
#### 7.4.2 Especies con cambios temporales en Espíritu Santo

Para Espíritu Santo, este análisis arrojó la presencia de 26 especies comunes de las 99 especies registradas. El análisis de cambio en la presencia, dio como resultado el incremento significativo de este indicador en dos especies de peces y el descenso en siete, de las cuales cuatro se localizaron en las orillas del espacio funcional (Figura 19b y c), lo que explica el descenso significativo en riqueza de especies que se tradujo en descenso significativo de FRic (Figura 13f). Así mismo, 17 especies permanecieron estables (Figura 19a).



**Figura 19.** Análisis de cambio en la presencia de especies en Espiritu Santo durante 13 años o. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial) que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos.

Por su parte el análisis del cambio en la densidad arrojó que de las 26 especies comunes, seis especies presentaron incrementos significativos y ocho presentaron densidades estables en el periodo de estudio (Figura 20a), mientras que 12 especies presentaron descensos significativos y ocuparon gran parte del espacio funcional (Figura 20b y c), lo que se vio reflejado en el aumento significativo de FDis (Figura 13f).

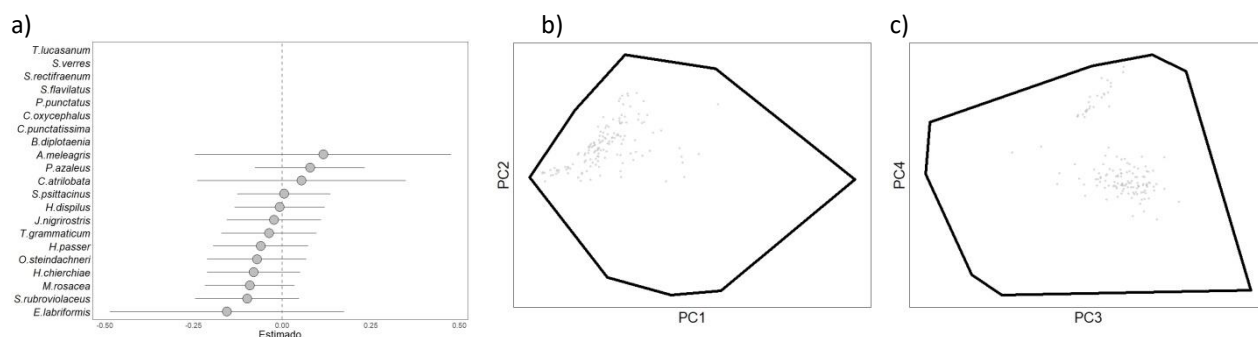


**Figura 20.** Análisis de cambio en la densidad de especies en Espiritu Santo durante 13 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial negativa), que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. Los puntos azules representan los centroides de cada transecto, mientras que la elipse representa el intervalo de confianza del 95% de los valores de los centroides.

Casos particulares como la disminución de *S. rubroviolaceus* ( $b = -0.08$ ) y el aumento en la densidad de *S. compressus* ( $b = 0.065$ ), que son especies que presentan los mismos atributos funcionales (ANEXO A), podrían dar indicio de sustitución ecológica de estas especies en Espíritu Santo a través del tiempo.

### 7.4.3 Especies con cambios temporales en Cabo Pulmo

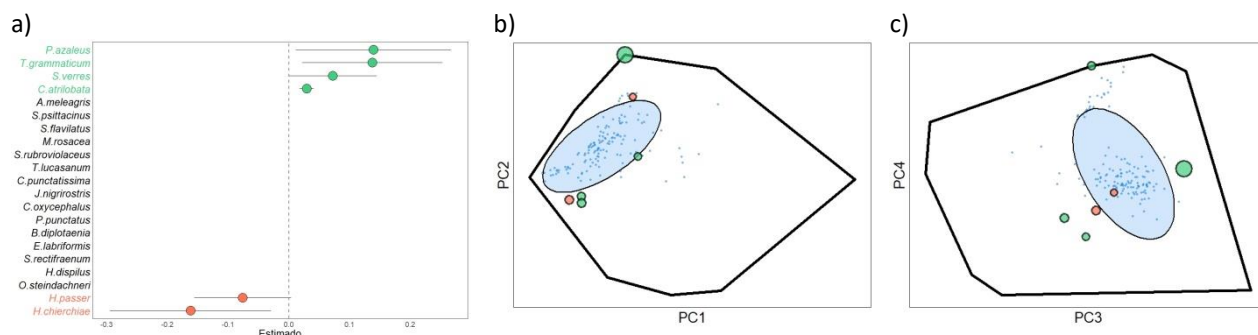
Este análisis arrojó la presencia de 21 especies comunes de las 97 especies registradas. No se observaron cambios significativos en ninguna de las especies analizadas en términos de presencia (Figura 21).



**Figura 21.** Análisis de cambio en la presencia de especies en Cabo Pulmo durante 13 años de monitoreo. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial) que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se validaron los modelos: círculos grises muestran cambios no significativos (especies neutrales). b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4.

El análisis del cambio en la densidad arrojó que de las 21 especies comunes registradas en Cabo Pulmo, cuatro especies presentaron incrementos significativos en su densidad a través del tiempo ( $p < 0.05$ ), mientras que dos especies presentaron descensos y 15 especies permanecieron neutrales (Figura 22a). En la Figura 22b y c, se observa que sólo una de las especies ganadoras, se ubicó en los extremos del espacio funcional, mientras que el resto se ubicaron cercanas a la elipse. Este resultado, aunado al bajo número de especies con cambios significativos, pudo contribuir a que dichos cambios particulares en la densidad, no se vieran reflejados en los índices funcionales. Cabe mencionar que la especie perdedora *H. chierchiaie*, pertenece a la misma entidad funcional que *H. dispilus* (ANEXO A), la cual fue clasificada en este análisis como especie neutral (Figura 22a). Esto representa un potencial de compensación en

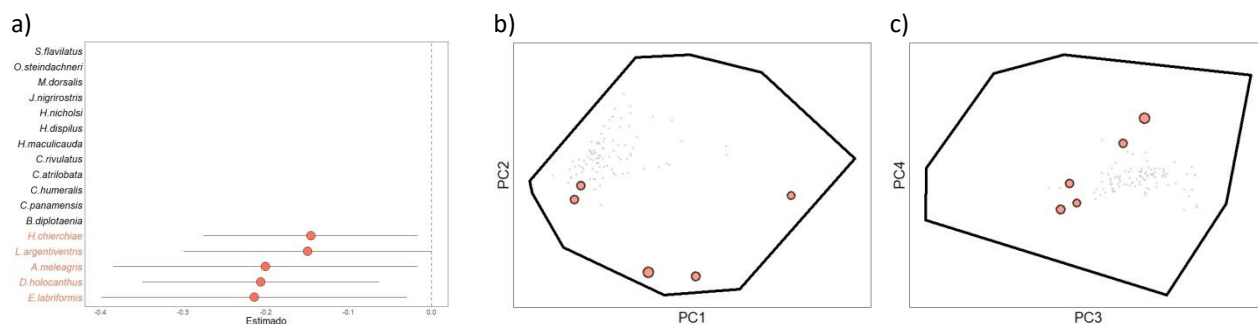
caso de que la primera se extinga localmente. Por su parte, especies ganadoras como *P. azaleus*, *T. grammaticum*, *S. verres* y *C. atrilobata*, presentan combinaciones únicas de caracteres, por lo que el aumento en su densidad podría garantizar la persistencia de algunas funciones únicas en Cabo Pulmo a largo plazo.



**Figura 22.** Análisis de cambio en la densidad de especies en Cabo Pulmo durante 13 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial negativa), que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes y rojos muestran cambios significativos positivos y negativos, respectivamente. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. Los puntos azules representan los centroides de cada transecto, mientras la elipse representa el intervalo de confianza del 95% de los valores de los centroides.

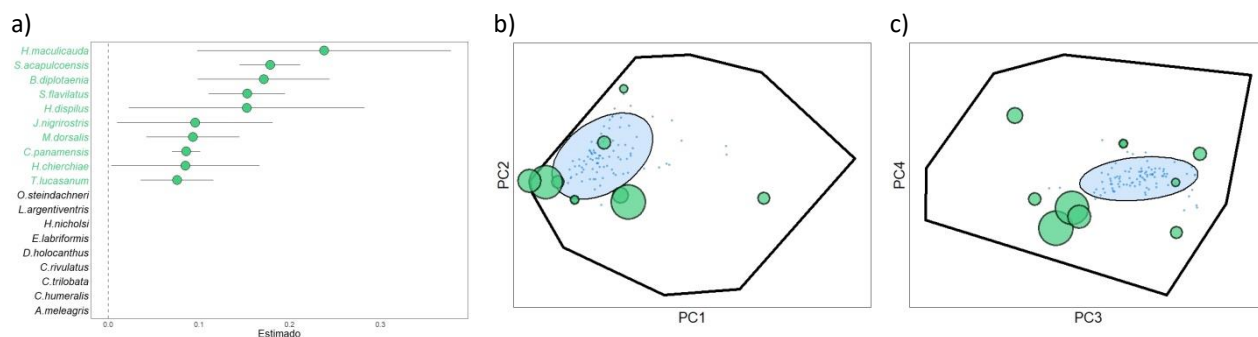
#### 7.4.4 Especies con cambios temporales en Huatulco

Este análisis arrojó la presencia de 19 especies comunes de las 78 especies registradas en el AMP. Las especies *S. acapulcoensis* y *T. lucasanum* fueron registradas en todos los censos, por lo que no fueron incorporadas en este análisis. Con respecto al cambio en la presencia de especies, se observó el descenso significativo de este indicador en cinco especies de peces (Figura 23a), mientras que ninguna especie presentó incrementos significativos. Al graficar los resultados en el espacio funcional, se observó que para el eje 1 y 2 (Figura 23b), la mayoría de las especies perdedoras, se ubicaron en el centro del espacio funcional. Al contrastar este resultado con el descenso significativo de la riqueza de especies y de FRic (Figura 16f), se puede determinar que muchas de las especies con disminuciones significativas en presencia en Huatulco poseen funciones extremas y no son especies comunes, lo que podría poner en peligro la persistencia de algunos procesos ecológicos a través del tiempo.



**Figura 23.** Análisis de cambio en la presencia de especies en Huatulco durante 11 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial) que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos rojos muestran cambios significativos negativos. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos.

El análisis del cambio en la densidad arrojó que diez especies presentaron incrementos significativos a través del tiempo ( $p < 0.05$ ; Figura 24a). Ninguna especie presentó descensos significativos, mientras que siete especies permanecieron neutrales.



**Figura 24.** Análisis de cambio en la densidad de especies en Huatulco durante 11 años. a) resultado de los coeficientes estandarizados (media  $\pm$  95% del intervalo de confianza) de los GLMM (distribución binomial negativa), que muestran el efecto del año en las especies comunes. Sólo se muestran los parámetros de las especies para las cuales se encontró un efecto significativo y se validaron los modelos: círculos verdes muestran cambios significativos positivos. b) Posición en el espacio funcional de las especies para los ejes 1 y 2, y c) para los ejes 3 y 4. El tamaño de los puntos es proporcional a los valores z de sus modelos. Los puntos azules representan los centroides de cada transecto, mientras que la elipse representa el intervalo de confianza del 95% de los valores de los centroides.

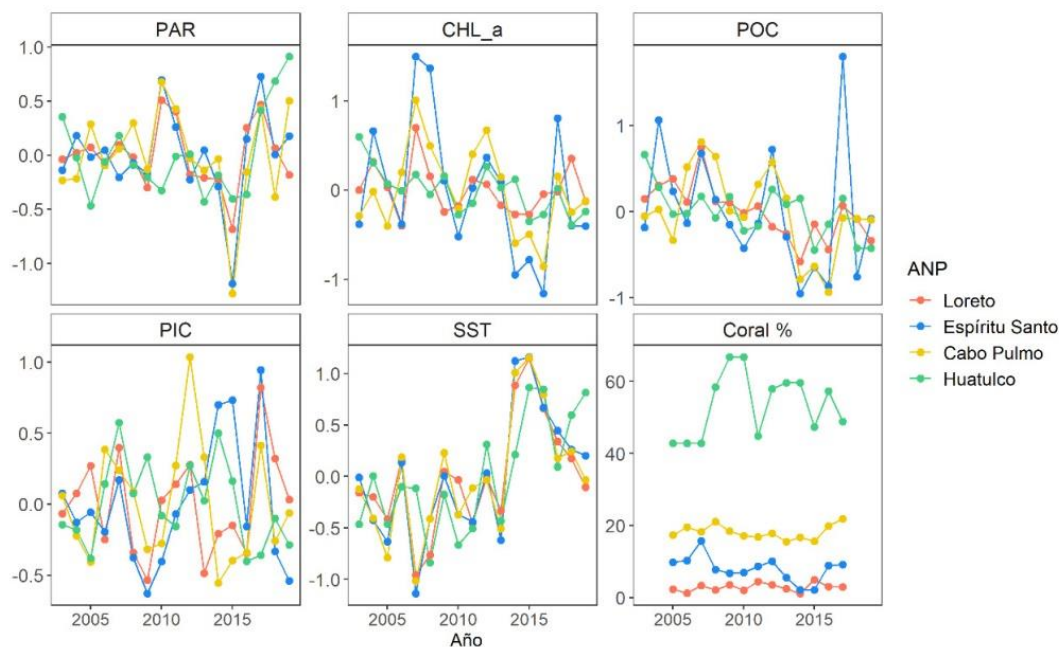
En la Figura 24b y c, se observa que la mayoría de las especies ganadoras se ubicaron cercanas a la elipse. Esto indica, que la mayoría de las especies que presentaron aumentos en su densidad a través del tiempo, son similares al resto de las especies del ensamblaje en Huatulco, lo que se vio reflejado en el descenso significativo de F<sub>Ori</sub> (opuesto a la redundancia funcional; Figura



16f). Adicionalmente, el descenso en la presencia e incremento en la densidad de *H. chierchiae*, indica que esta especie invertívora ha aumentado su grado de agregación a través del tiempo en Huatulco.

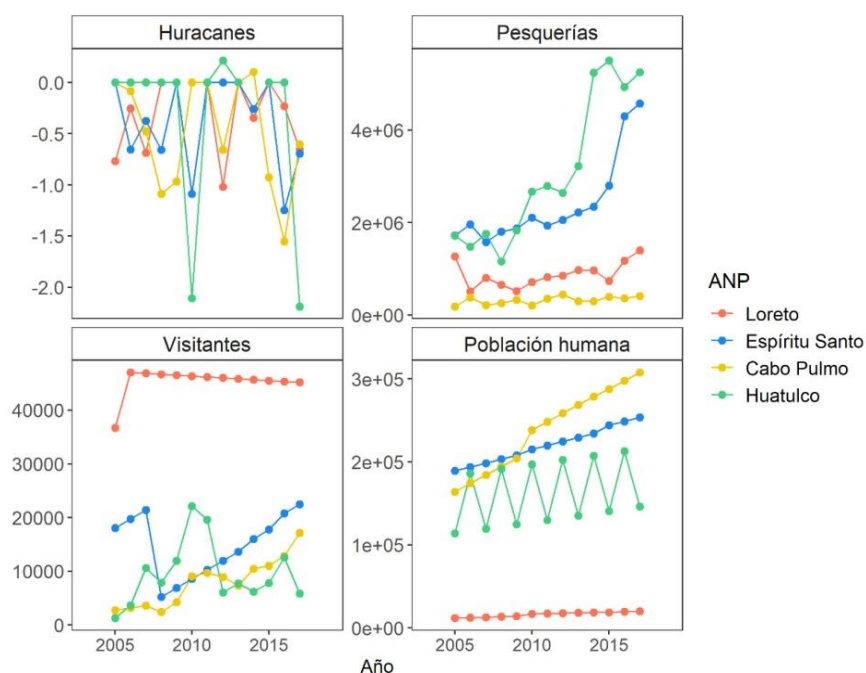
### 7.5 Análisis del efecto de disturbios

De manera general, los disturbios naturales presentaron tendencias similares para la región de estudio, en donde se observó un patrón de anomalías positivas de SST y PAR, anomalías negativas de CHL\_a y POC (2003 a 2019), y estabilidad en la cobertura coralina (2007 a 2017). Cabe mencionar que los valores más extremos en estas variables se observaron en Espíritu Santo, principalmente en anomalías positivas de CHL\_a y POC (Figura 25). En el caso de PIC, se observó estabilidad para Loreto y Cabo Pulmo, a excepción de anomalías elevadas en 2012, mientras que Espíritu Santo y Huatulco tuvieron un periodo de anomalías positivas (2012 a 2017), seguido de un periodo de anomalías negativas de 2017 a 2019. Con relación a los huracanes, se observó un patrón de mayor impacto en la zona sur (Huatulco) del área de estudio (Figura 26).



**Figura 25.** Variabilidad y tendencias de disturbios naturales en cada AMP del 2003 a 2019, expresadas como anomalías estandarizadas de: radiación fotosintéticamente disponible (PAR), concentración de clorofila-a (CHL\_a), concentración de carbono orgánico e inorgánico particulado (POC y PIC) y de la temperatura superficial del mar (SST). Así mismo, se presenta la cobertura coralina promedio por AMP de 2005 a 2017.

Por su parte, los disturbios antropogénicos mostraron tendencias distintas de acuerdo al AMP, ya que se observó un patrón de aumento en el número de visitantes y la población en el municipio contiguo a Espíritu Santo, Cabo Pulmo y Huatulco, que no se vio reflejado en el aumento de pesquerías alrededor de estas AMP. Para Loreto, se observó una estabilidad en las pesquerías, el número de visitantes y la población humana contigua al AMP durante el periodo de estudio. Sin embargo, se destaca que es la única AMP que presenta mayor número de visitantes que población humana residente (Figura 26).



**Figura 26.** Variabilidad y tendencias del índice de peligro de huracanes y nivel de uso (Visitantes) en cada AMP, así como la presión pesquera (Pesquerías) y la población humana alrededor de los sitios de muestreo entre 2005 y 2017.

### 7.5.1 Disturbios en Loreto

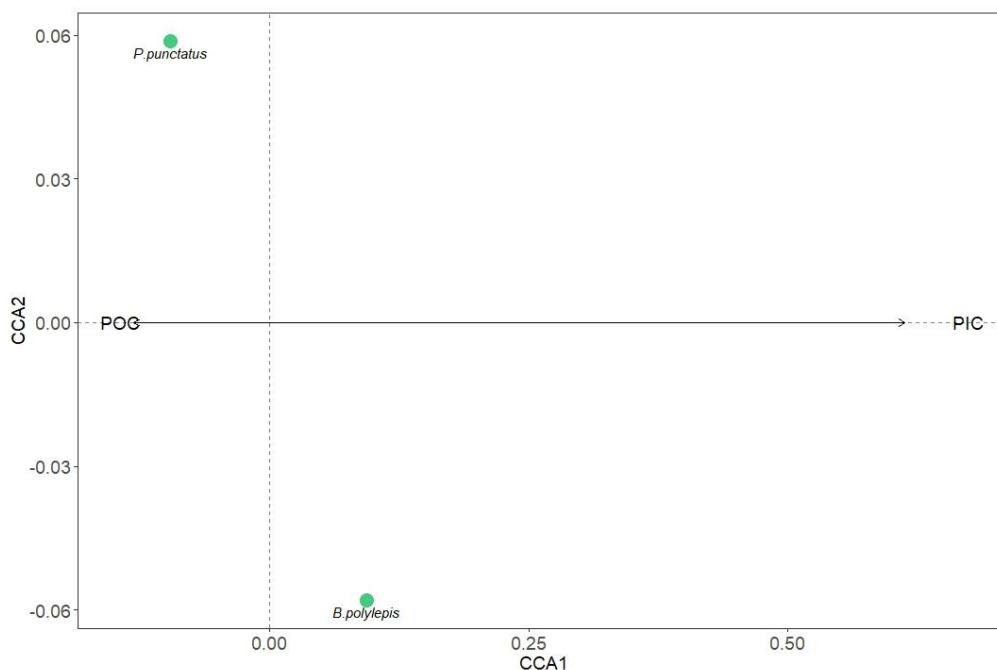
Los CCA para las especies que presentaron cambios temporales significativos en presencia tuvieron como variable de respuesta el número de censos en los que se registró la especie con respecto al total de censos realizados cada año en el AMP, mientras que las variables explicativas fueron los disturbios naturales o antropogénicos. En el caso de las especies perdedoras en Loreto (tres especies; Figura 17a), ninguno de los diez disturbios analizados pudo explicar de manera significativa su disminución a través del tiempo (Tabla XIV).



**Tabla XIV.** Resultados de la permutación para CCA en los modelos de presencia en Loreto que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.

<b>Especies ganadoras</b>	<b>G.L.</b>	<b>X<sup>2</sup></b>	<b>F<sub>perm</sub></b>	<b>Pr(&gt;F<sub>perm</sub>)</b>
<b>Y ~ PIC + POC</b>				
Total	2	0.008	13.124	<b>0.001</b>
Eje 1	1	0.008	28.872	<b>0.001</b>
<b>Efectos marginales</b>				
PIC	1	0.008	25.523	<b>0.001</b>
POC	1	0.003	10.3	<b>0.008</b>
<b>Especies perdedoras</b>				
<b>Y ~ Pob_hum + Visitantes + Huracanes + Pesquerías + Coral + CHL_a + SST + POC + PIC + PAR</b>				
Total	10	0.023	0.259	0.991
Eje 1	1	0.017	9.556	0.976
Eje 2	1	0.006	3.402	1
<b>Efectos marginales</b>				
Pob_hum	1	0.008	0.966	0.468
PIC	1	0.006	0.715	0.553
Visitantes	1	0.004	0.47	0.678
Pesquerías	1	0.003	0.384	0.709
CHL_a	1	0.002	0.23	0.782
POC	1	0.002	0.251	0.792
Coral	1	0.001	0.2	0.818
PAR	1	<0.001	0.101	0.915
SST	1	<0.001	0.105	0.916
Huracanes	1	<0.001	0.064	0.941

El análisis de disturbio para las dos especies ganadoras en presencia en Loreto, mostró que las variables PIC y POC presentaron efectos significativos ( $p < 0.01$ ; Tabla XVI). En este caso, se observan relaciones directas entre las anomalías positivas de PIC y la presencia del pez invertívoro *B. polylepis*, así como entre las anomalías negativas de POC y el pez herbívoro/detrívoro *P. punctatus* (en menor magnitud que la anterior; Figura 27).



**Figura 27.** Gráfico de CCA de las especies ganadoras en su presencia en Loreto en donde se muestran los vectores de los disturbios con efectos significativos.

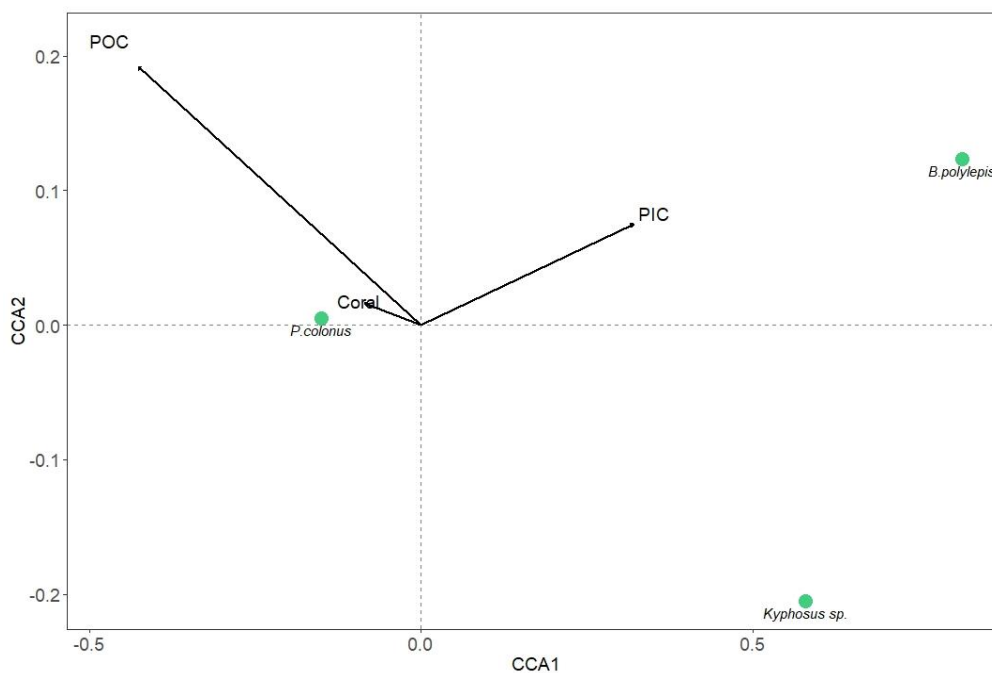
En los CCA de las especies que presentaron cambios significativos en densidad, la variable de respuesta fue su densidad promedio por año mientras que las variables explicativas fueron los datos de disturbio anuales en cada AMP. En el caso de Loreto, se observó para las 17 especies perdedoras no se presentó efecto significativo de los diez disturbios analizados ( $p > 0.05$ ; Tabla XV).

Para las especies ganadoras en densidad, el CCA reveló un efecto significativo de las anomalías de PIC y POC, así como un efecto adicional de los cambios en cobertura coralina ( $p < 0.05$ ) para explicar el aumento en densidad de estas tres especies (Figura 18a). En este caso, el invertívoro *B. polylepis* (que también fue una especie ganadora en presencia) de nuevo presentó una relación directa con las anomalías positivas de PIC, mientras que el planctívoro *P. colonus* la presentó con los descensos en la cobertura coralina. Por su parte el herbívoro/detrítívoro *Kyphosus sp.*, presentó una relación inversa con las anomalías de POC (vector con mayor magnitud), lo cual indica que bajas concentraciones de POC favorecen una mayor densidad de esta especie (Figura 28).

**Tabla XV.** Resultados de la permutación para CCA en los modelos de densidad en Loreto que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.

<b>Especies ganadoras</b>	<b>G.L.</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b>F<sub>perm</sub></b>	<b>Pr(&gt;F<sub>perm</sub>)</b>
Y ~ PIC + POC + Coral + Pesquerías				
Total	4	0.114	5.321	<b>0.001</b>
Eje 1	1	0.109	25.499	<b>0.001</b>
Eje 2	1	0.004	1.109	3
Efectos marginales				
PIC	1	0.063	11.74	<b>0.002</b>
POC	1	0.075	14.052	<b>0.001</b>
Coral	1	0.028	5.3	<b>0.011</b>
Pesquerías	1	0.008	1.625	0.219
<b>Especies perdedoras</b>				
Y ~ Pob_hum + Visitantes + Huracanes + Pesquerías + Coral + CHL_a + SST + POC + PIC + PAR				
Total	10	0.104	1.02	0.463
Eje 1	1	0.055	5.486	0.562
Eje 2	1	0.024	2.425	0.816
Eje 3	1	0.011	1.149	0.991
Eje 4	1	0.004	0.486	1
Eje 5	1	0.002	0.254	1
Eje 6	1	0.001	0.197	1
Eje 7	1	<0.001	0.124	1
Eje 8	1	<0.001	0.051	1
Eje 9	1	<0.001	0.0219	1
Eje 10	1	<0.001	0.009	0.992
Efectos marginales				
POC	1	0.019	1.912	0.16
Pob_hum	1	0.02	1.983	0.184
Visitantes	1	0.015	1.483	0.242
Pesquerías	1	0.009	0.94	0.43
PIC	1	0.009	0.926	0.445
Coral	1	0.006	0.603	0.602
PAR	1	0.004	0.397	0.797
SST	1	0.003	0.314	0.868
CHL_a	1	0.003	0.303	0.874
Huracanes	1	0.002	0.283	0.876

Considerando los resultados de los CCA, se puede afirmar que disturbios naturales como las anomalías de PIC y POC presentaron relación significativa con el aumento en la presencia y densidad de especies ganadoras en Loreto, mientras que para las especies perdedoras no fue posible identificar algún disturbio asociado a los descensos en su presencia y densidad a través del tiempo.



**Figura 28.** Gráfico de CCA de las especies ganadoras en su densidad en Loreto y se muestran los vectores de las variables significativas.

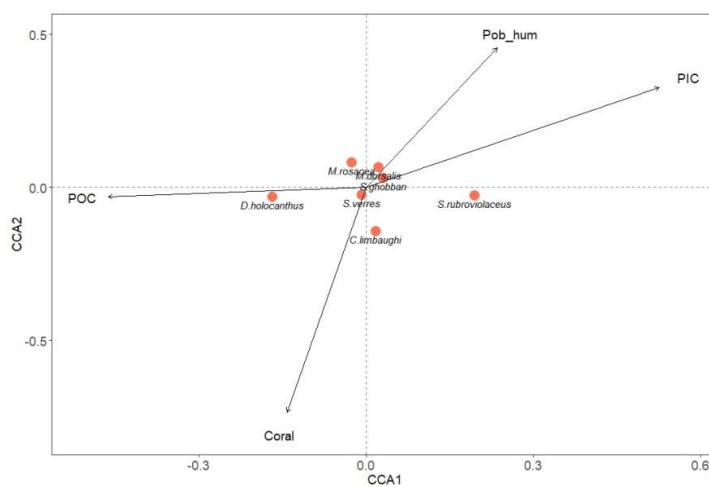
### 7.5.2 Disturbios en Espíritu Santo

El CCA en Espíritu Santo no mostró un efecto significativo de los diez disturbios analizados ( $p > 0.05$ ) para explicar el aumento en presencia de las dos especies ganadoras (Figura 20). En contraparte, para las siete especies perdedoras se observó el efecto significativo de las anomalías de POC y PIC, así como de las variables cobertura coralina y población humana contigua al AMP ( $p < 0.05$ ; Tabla XVI). A pesar de que la mayoría de las especies perdedoras en presencia se ubicaron en el centro del espacio construido en el CCA (Figura 29), se observan relaciones directas de peces piscívoros (*M. rosacea*) e invertívoros (*S. verres* y *D. holocanthus*) con las anomalías negativas de POC y descensos en cobertura coralina.

**Tabla XVI.** Resultados de la permutación para CCA en los modelos de presencia en Espíritu Santo que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.

<b>Especies ganadoras</b>	<b>G.L.</b>	<b>X<sup>2</sup></b>	<b>F<sub>perm</sub></b>	<b>Pr(&gt;F<sub>perm</sub>)</b>
<b>Y ~ CHL_a</b>				
Total	1	0.008	3.643	0.085
Eje 1	1	0.008	3.643	0.093
<b>Efectos marginales</b>				
CHL_a	1	0.008	3.646	0.076
<b>Especies perdedoras</b>				
<b>Y ~ PIC + Coral + POC + Pob_hum + Pesquerías</b>				
Total	5	0.016	2.885	<b>0.001</b>
Eje 1	1	0.008	7.81	<b>0.002</b>
Eje 2	1	0.004	3.964	0.202
Eje 3	1	0.001	1.223	0.792
Eje 4	1	0.001	1.071	0.697
Eje 5	1	<0.001	0.357	0.836
<b>Efectos marginales</b>				
POC	1	0.005	4.878	<b>0.001</b>
PIC	1	0.004	3.838	<b>0.006</b>
Pob_hum	1	0.003	3.268	<b>0.016</b>
Coral	1	0.002	2.502	0.047
Pesquerías	1	0.001	1.37	0.261

En contraparte, se observan relaciones directas de peces herbívoros/detrívoros (*S. rubroviolaceus*, *S. ghobban* y *M. dorsalis*) y planctívoros (*C. limbaughi*), con anomalías positivas de PIC y el aumento de la población humana alrededor de Espíritu Santo (Figura 29).



**Figura 29.** Gráficos de CCA de las especies perdedoras en presencia en Espíritu Santo y se muestran los vectores de las variables significativas.

Con respecto a las especies que presentaron cambios positivos significativos en la densidad en Espíritu Santo (Figura 20a), se observó que una especie herbívora (*S. compressus*) y tres especies piscívoras (*C. panamensis*, *E. labriiformis* y *L. argentiventris*) presentaron relaciones directas con las anomalías positivas de PAR (Figura 30a). En contraste, la especie herbívora/detrívora (*P. punctatus*) y el pez invertívoro (*B. polylepis*), presentaron una relación negativa con esta variable que resultó ser el único disturbio significativo ( $p < 0.05$ ) para explicar el incremento de estas especies en Espíritu Santo (Tabla XVII).

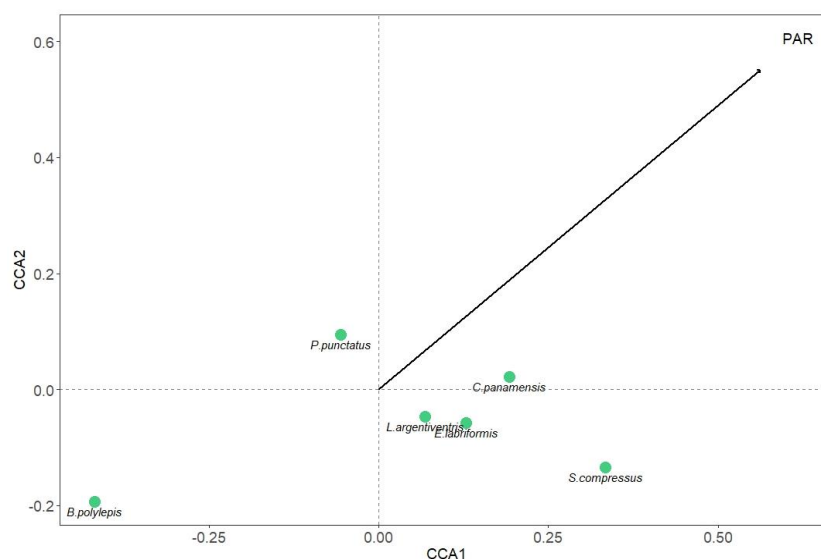
**Tabla XVII.** Resultados de la permutación para CCA en los modelos de densidad en Espíritu Santo que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.

<b>Especies ganadoras</b>	<b>G.L.</b>	<b><math>\chi^2</math></b>	<b><math>F_{perm}</math></b>	<b><math>Pr(&gt;F_{perm})</math></b>
<b>Y ~ PAR + POC</b>				
Total	2	0.039	2.359	<b>0.048</b>
Eje 1	1	0.03	3.576	0.079
Eje 2	1	0.009	1.141	0.341
<b>Efectos marginales</b>				
PAR	1	0.023	2.758	<b>&lt; 0.05</b>
POC	1	0.019	2.335	0.062
<b>Especies perdedoras</b>				
<b>Y ~ Pob_hum + Visitantes + PIC + POC</b>				
Total	4	0.085	3.162	<b>0.004</b>
Eje 1	1	0.069	10.307	<b>0.012</b>
Eje 2	1	0.011	1.63	0.609
Eje 3	1	0.003	0.493	0.895
Eje 4	1	0.001	0.217	0.867
<b>Efectos marginales</b>				
Pob_hum	1	0.041	6.145	<b>0.002</b>
Visitantes	1	0.023	3.405	<b>0.025</b>
PIC	1	0.021	3.119	<b>&lt; 0.05</b>
POC	1	0.01	1.532	0.187

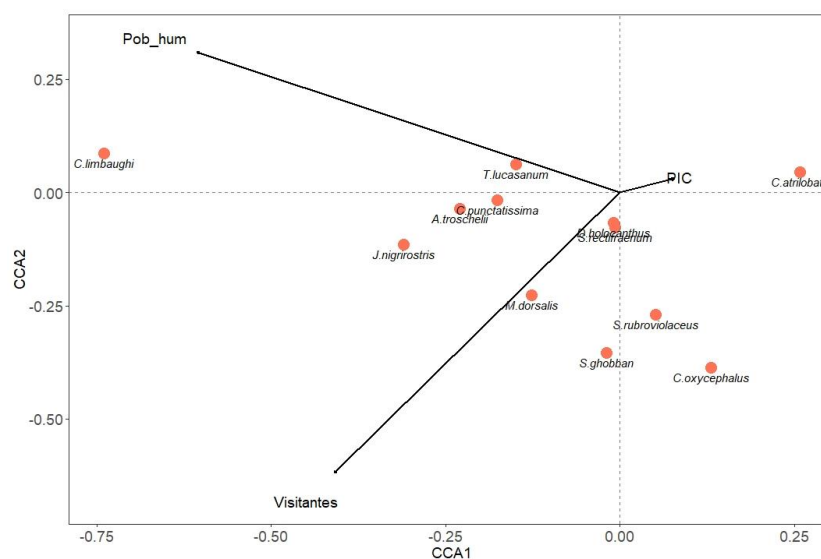
Adicionalmente, la disminución en densidad de especies en Espíritu Santo (12 especies perdedoras; Figura 20a), fue explicada por las anomalías de PIC ( $p < 0.05$ ), así como por las variables antropogénicas de población humana y número de visitantes ( $p < 0.03$ ; Tabla XVII). Como se observa en la Figura 30b, la población humana en el municipio contiguo al AMP tuvo

un efecto directo sobre la densidad de peces planctívoros (*C. limbaughi* y *A. troschelii*), omnívoros (*J. nigrirostris*) e invertívoros (*C. punctatissima*, *T. lucasanum* y *D. holocanthus*). Por su parte, el número de visitantes en Espíritu Santo presentó un efecto significativo en la densidad de herbívoros/detrítvoros (*S. rectifraenum*, *S. ghobban* y *S. rubroviolaceus*) y de piscívoros pequeños (*C. oxycephalus*). Así mismo el CCA mostró que anomalías positivas de PIC están relacionadas directamente con una alta densidad de *C. atrilobata*, una de las especies más abundantes en esta AMP.

a)



b)



**Figura 30.** Gráficos de CCA de las especies con cambios temporales en su densidad en Espíritu Santo. Cada marcador representa una especie y los colores corresponden a las categorías de cambio: a) especies ganadoras (verde), b) especies perdedoras (rojo). Se muestran los vectores de las variables significativas.

En Espíritu Santo disturbios naturales (anomalías de PAR) pueden explicar el aumento en la densidad de especies ganadoras. En contraste, las disminuciones de especies perdedoras estuvieron determinados en mayor medida por disturbios antropogénicos como la población humana en el municipio contiguo al AMP y el número de visitantes, adicionales a los efectos de disturbios naturales como cambios en la cobertura coralina y anomalías de PIC y POC.

### 7.5.3 Disturbios en Cabo Pulmo

Para esta AMP, sólo se presentaron cambios significativos en la densidad de seis especies (cuatro ganadoras y dos perdedoras; Figura 22a). Con base en los CCA, no se encontraron disturbios con efectos significativos para explicar el incremento de especies ( $p > 0.4$ ; Tabla VIII).

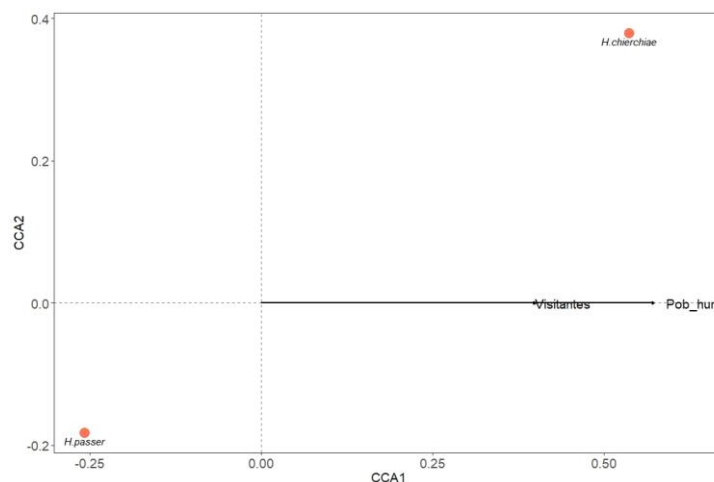
**Tabla XVIII.** Resultados de la permutación para CCA en los modelos de densidad en Cabo Pulmo que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.

<b>Especies ganadoras</b>	<b>G.L.</b>	<b>X<sup>2</sup></b>	<b>F<sub>perm</sub></b>	<b>Pr(&gt;F<sub>perm</sub>)</b>
<b>Y ~ Pob_hum + Visitantes + Huracanes + Pesquerías + Coral + CHL_a + SST + POC + PIC + PAR</b>				
Total	10	0.144	0.205	0.913
Eje 1	1	0.103	6.672	0.916
Eje 2	1	0.3	1.957	1
Eje 3	1	0.009	0.634	1
<b>Efectos marginales</b>				
Huracanes	1	0.06	0.86	0.4
Visitantes	1	0.052	0.753	0.426
SST	1	0.058	0.829	0.44
Pob_hum	1	0.048	0.694	0.445
Coral	1	0.047	0.685	0.47
PIC	1	0.013	0.191	0.809
POC	1	0.011	0.17	0.833
CHL_a	1	0.01	0.144	0.872
Pesquerías	1	0.007	0.1	0.897
PAR	1	0.005	0.078	0.919
<b>Especies perdedoras</b>				
<b>Y ~ Pob_hum + Visitantes</b>				
Total	2	0.138	9.52	<b>0.008</b>
Eje 1	1	0.138	21.895	<b>0.008</b>
<b>Efectos marginales</b>				
Pob_hum	1	0.102	14.811	<b>0.003</b>
Visitantes	1	0.065	9.46	<b>0.016</b>

Por su parte las especies perdedoras (ambas invertívoras) presentaron resultados contrastantes, ya que mientras el aumento de la población humana contigua al AMP y el número de visitantes favoreció el incremento de la densidad de *H. chierchiae*, estos factores tuvieron un efecto



negativo en la densidad de *H. passer* (Figura 31), una especie comercial de ornato y sujeta a protección especial por la NOM-059-SEMARNAT-2010 (ANEXO A).



**Figura 31.** Gráfico de CCA de las especies perdedoras en su densidad en Cabo Pulmo y se muestran los vectores de las variables significativas.

#### 7.5.4 Disturbios en Huatulco

En cuanto a presencia, se reportaron seis especies perdedoras (Figura 23a) y el análisis de CCA no mostró un efecto significativo de ninguna variable (Tabla XIX).

**Tabla XIX.** Resultados de la permutación para CCA en el modelo de presencia en Huatulco que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.

<b>Especies perdedoras</b>	<b>G.L.</b>	<b>X<sup>2</sup></b>	<b>F<sub>perm</sub></b>	<b>Pr(&gt;F<sub>perm</sub>)</b>
Y ~ Visitantes + CHL_a + Huracanes + SST + Pob_hum + Coral + Pesca + PIC + PAR				
Total	9	0.076	2.627	0.199
Eje 1	1	0.047	88.939	0.172
Eje 2	1	0.016	31.33	0.58
<b>Efectos marginales</b>				
Huracanes	1	0.012	3.983	0.117
CHL_a	1	0.01	3.298	0.15
Pob_hum	1	0.01	3.217	0.151
Coral	1	0.007	2.265	0.216
SST	1	0.007	2.189	0.257
Visitantes	1	0.005	1.633	0.343
Pesca	1	0.005	1.606	0.348
PIC	1	0.005	1.553	0.358
PAR	1	0.004	1.242	0.42

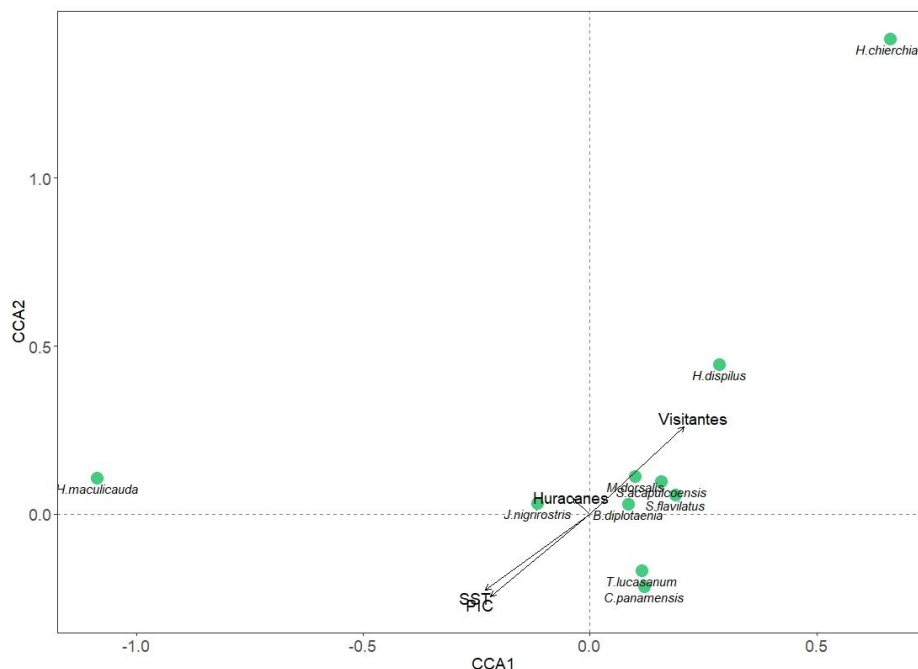
En el caso de la densidad, se reportaron incrementos significativos en diez especies a través del tiempo ( $p < 0.05$ ; Figura 24a). Con base en el CCA, se determinó que disturbios naturales (índice de peligro de huracanes y anomalías de SST y PIC), así como el disturbio antropogénico de número de visitantes en el AMP, presentaron efectos significativos en el aumento de la densidad de especies ganadoras (Tabla XX).

**Tabla XX.** Resultados de la permutación para CCA en los modelos de densidad en Huatulco que indican la significancia total, la importancia de cada eje y los efectos marginales de cada variable incluida. Negritas representan efectos significativos.

Especies ganadoras	G.L.	$\chi^2$	$F_{perm}$	$Pr(>F_{perm})$
Y ~ CHL_a + SST + Pob_hum + Coral + PIC + Visitantes + Huracanes + POC + PAR				
Total	9	0.263	3.285	<b>0.042</b>
Eje 1	1	0.162	18.204	0.057
Eje 2	1	0.054	6.067	0.284
Eje 3	1	0.025	2.888	0.712
Eje 4	1	0.012	1.394	0.908
Eje 5	1	0.004	0.488	0.989
Eje 6	1	0.002	0.326	0.99
Eje 7	1	0.001	0.145	0.988
Eje 8	1	<0.001	0.052	0.983
Eje 9	1	<0.001	0.001	0.977
Efectos marginales				
PIC	1	0.048	5.504	<b>0.026</b>
Huracanes	1	0.032	3.642	<b>0.044</b>
SST	1	0.048	5.444	<b>0.046</b>
Visitantes	1	0.029	3.327	<b>&lt; 0.05</b>
CHL_a	1	0.018	2.131	0.107
POC	1	0.02	2.297	0.108
Coral	1	0.012	1.423	0.253
PAR	1	0.005	0.615	0.487
Pob_hum	1	0.005	0.617	0.494

Aunque la mayoría de las especies se localizan en el centro del espacio construido en el gráfico de CCA, se puede observar que el piscívoro *H. maculicauda* presenta aumentos extremos en la densidad cuando se presentan disturbios naturales como anomalías negativas de SST y PIC (Figura 32). En contraste se muestra que aumentos en las densidades de invertívoros (*H. chierchiae* y *H. dispilus*) y herbívoros territoriales (*M. dorsalis*, *S. acapulcoensis* y *S. flavilatus*),

pueden ser explicadas por disturbios antropogénicos como el aumento del número de visitantes en el AMP. Así mismo, los cambios positivos significativos que se presentaron en especies comunes de piscívoros (*C. panamensis*), omnívoros (*J. nigrirostris*) e invertívoros (*T. lucasanum* y *B. diplotaenia*), puede ser el resultado de un efecto conjunto de disturbios antropogénicos (aumento del número de visitantes) y disturbios naturales (anomalías negativas de SST y PIC), aunado a la disminución del peligro de huracanes en el AMP a través del tiempo.



**Figura 32.** Gráfico de CCA de las especies ganadoras en densidad en Huatulco y se muestran los vectores de las variables significativas.

Con respecto a los efectos de los disturbios analizados sobre los grupos tróficos se lograron observar patrones generales para las AMP del Pacífico mexicano: en primer lugar, se detectó una relación directa de disturbios naturales como las anomalías positivas de PIC y los descensos en la cobertura coralina, con cambios en la presencia y densidad de peces invertívoros. En segundo lugar se detectó el aumento de piscívoros ante anomalías negativas de SST, anomalías positivas de CHL\_a y PAR, así como una disminución en el índice de peligro de huracanes. En tercer lugar, se observó que disturbios antropogénicos como el aumento en la población humana contigua al AMP y el número de visitantes, se relacionaron con aumentos en peces planctívoros y herbívoros (principalmente especies territoriales).

Cabe mencionar que los disturbios mencionados presentan efectos diferenciales (significancia y magnitud) en cada AMP, debido a cambios en sus valores de acuerdo a la región (Figura 25, Figura 26), así como a las diferencias en especies ganadoras y perdedoras de acuerdo al sitio de estudio (Tabla XII, Tabla XIII). Este hecho también implicó que en algunos caso no fuera posible explicar la relación entre especies y disturbios analizados (e.g. especies perdedoras en Loreto). Finalmente, es necesario resaltar que de los diez disturbios analizados, la presión pesquera alrededor del AMP (Pesquerías) fue la única variable que no presentó efecto significativo para explicar los cambios temporales en las especies comunes en ninguna AMP.

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1 Caracterización de la diversidad taxonómica y funcional

#### 8.1.1 Trabajo de campo

Se analizaron los datos de monitoreo de peces de 84 sitios de muestreo en cuatro AMP, dando un total de 931 transectos realizados entre 2005 y 2017 (Tabla I). Al considerar la agregación de los datos (6,298 unidades de muestreo originales) y compararla con estudios similares en el Pacífico Oriental Tropical ( $n= 854$ , Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017) y el Golfo de California ( $n= 724$ , Olivier *et al.*, 2018;  $n= 1,122$ ; Ulate *et al.*, 2018), se observa que este es el mayor esfuerzo realizado en la región para analizar la diversidad de la ictiofauna. Con base en los datos de número de transectos ( $> 90$  censos) y el área promedio muestreada ( $> 300 \text{ m}^2$ ), se puede afirmar que en cada AMP se tuvo un adecuado tamaño de muestra para caracterizar las especies de la región de estudio (Ramírez-Ortiz *et al.*, 2020). Así mismo, se observó consistencia en la riqueza promedio con respecto a estudios similares que realizaron transectos de banda ( $> 20$  especies/censo; Aburto-Oropeza y Balart, 2001; Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017; Olivier *et al.*, 2018; Olán-González *et al.*, 2020), lo que puede deberse a que en todos los casos se realizaron censos mayores a  $100 \text{ m}^2$ , la cual es considerada el área ideal para el monitoreo de peces (Fernández-Rivera Melo, 2018b).

Se registraron 130 especies de peces asociados a arrecifes en las AMP del Pacífico mexicano ( $26^\circ\text{N}$  a  $15^\circ\text{N}$ ), lo cual está dentro del intervalo registrado en estudios similares para áreas mayores como el Pacífico Oriental Tropical ( $26^\circ\text{N}$  a  $0^\circ$ : 189 especies; Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017) y menores como el Golfo de California ( $31^\circ\text{N}$  a  $24^\circ\text{N}$ : 114 especies; Olivier *et al.*, 2018). Con respecto a la riqueza promedio, en el presente estudio se registraron valores similares a los reportados para el Pacífico Oriental Tropical ( $20.08 \pm 0.21$  spp/censo; Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017), con los mismos patrones de mayor riqueza en la Provincia de Cortés en donde se ubican Loreto, Espíritu Santo y Cabo Pulmo ( $> 23$  spp/censo), en comparación con los bajos valores reportados para la Provincia mexicana en donde se localiza Huatulco ( $21.36 \pm 5.13$  spp/censo; Tabla I), de acuerdo a la configuración de provincias biogeográficas determinada para peces arrecifales de Robertson y Cramer (2009).

En el caso de la densidad, el mayor valor promedio se reportó en Espíritu Santo ( $331.4 \pm 331.15$  ind/100 m<sup>2</sup>; Tabla I), el cual es similar al del estudio de Olán-González y colaboradores en 2020 ( $312.1 \pm 107.9$  ind/100 m<sup>2</sup>). Así mismo Cabo Pulmo presentó valores similares ( $199.27 \pm 178.05$  ind/100 m<sup>2</sup>; Tabla I) a lo reportado en 2003 (200 ind/100 m<sup>2</sup>; Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006) y estabilidad temporal en la densidad de peces (Figura 14). Sin embargo, se debe tomar en cuenta que estos valores son significativamente menores a los del periodo anterior al establecimiento del AMP (1987: 900 ind/100 m<sup>2</sup>), por lo que la densidad podría ser más susceptible a cambios abruptos en comparación con la riqueza de especies. Este hecho se ve apoyado con los menores valores reportados en el presente estudio para Loreto y Huatulco, con respecto a estudios anteriores (diferencia > 100 ind/100 m<sup>2</sup>; Olivier *et al.*, 2018; Olán-González *et al.*, 2020).

### 8.1.2 Información funcional

El mayor porcentaje de especies registradas perteneció a categorías de peces invertívoros de talla baja a media, solitarios, diurnos y bénticos (Figura 7), lo que coincide con la combinación de atributos funcionales comúnmente encontrados en estudios globales (McLean *et al.*, 2021) y locales en el Pacífico mexicano (Ulate *et al.*, 2018; Morales-de-Anda *et al.*, 2020). Adicionalmente, se destaca una alta representación de piscívoros en el Golfo de California (19%) y las islas enfrente de la costa de Nayarit y Jalisco (28%; Morales-de-Anda *et al.*, 2020), principalmente en AMP con alto nivel de protección e islas alejadas de la costa que presentan menor presión antropogénica. Este resultado fue similar al porcentaje de piscívoros registrado en el presente estudio (33%; Figura 7), y es relevante debido a que la pesca tiende a remover en primer lugar a especies piscívoras ya que la mayoría son de importancia comercial (Pauly *et al.*, 1998; Edgar *et al.*, 2011), por lo que una alta representación de este grupo podría indicar un buen estado de conservación de los ensamblajes de peces en AMP del Pacífico mexicano.

Así mismo, el hecho de que prácticamente todas las categorías funcionales hayan estado representadas (Figura 7), sugiere que a pesar de la baja riqueza de especies en comparación con

otras regiones, la ictiofauna presente en las AMP del Pacífico mexicano cubre las funciones esenciales para que se lleven a cabo los procesos básicos en un ecosistema arrecifal (Mouillot *et al.*, 2014; McLean *et al.*, 2021). Estudios complementarios con listas de especies o censos de peces críticos, podrían contribuir a una descripción más amplia de los ensamblajes debido a que son el grupo de vertebrados dominante en arrecifes, no sólo en riqueza de especies sino en abundancia (Goatley y Brandl, 2017). Así mismo, su incorporación en este tipo de análisis, permitirá describir diversas funciones esenciales para procesos como la descomposición y reciclado de nutrientes, así como para la transferencia de energía entre especies bénticas y peces depredadores dentro del mismo arrecife (Depczynski y Bellwood, 2003; Morales-de-Anda *et al.*, 2020). Aunado a ello, su reducida movilidad y alta sensibilidad a cambios ambientales, los convierte en excelentes indicadores para identificar amenazas y plantear estrategias preventivas de conservación del resto del ensamblaje de peces ante el impacto de disturbios (Goatley y Brandl, 2017).

## 8.2 Análisis regional

En el análisis regional, se observó un patrón de disminución de la riqueza total y del número de entidades funcionales (Figura 9) hacia el sur, que es congruente con lo reportado para la riqueza de especies promedio por censo (Tabla I). En conjunto estos resultados contribuyen a rechazar la hipótesis espacial, que plantea un aumento de la riqueza de especies y atributos funcionales hacia los trópicos de acuerdo con lo reportado en análisis globales (Stuart-Smith *et al.*, 2013; Mouillot *et al.*, 2014; McLean *et al.*, 2021). Esto puede deberse a que la mayoría de estos estudios se basan en datos de pocos sitios, lo cual impide registrar las particularidades de la región de estudio. Sin embargo, en el trabajo de McLean y colaboradores (2021), se destaca al Golfo de California como una zona con diversidad de atributos funcionales por encima de lo esperado, mientras que la parte central del Pacífico mexicano (conocida como la “warm pool” y que no es analizada en los estudios globales), es considerada como una de las zonas de menor riqueza de especies debido a su baja productividad primaria, a sus condiciones oceanográficas estables durante todo el año, y a la homogeneidad de sus hábitats arrecifales dominados por coral *Pocillopora* (Kessler, 2006; López-Pérez *et al.*, 2013). En conjunto, estas características

regionales pueden estar contribuyendo a que se presente un patrón opuesto al global con datos de monitoreo continuo en el presente estudio, el cual también ha sido reportado con datos de línea base para peces (Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017) e invertebrados (Ulate *et al.*, 2016).

Este patrón latitudinal observado para la riqueza de especies y número de entidades funcionales, no se presentó en el volumen funcional debido a que Cabo Pulmo tuvo un mayor valor (Fvol= 89%) en comparación con Espíritu Santo (Fvol = 86%; Figura 9), por la presencia de especies con caracteres extremos de baja movilidad y grado de agregación como *Chilomycterus reticulatus*, *Oxycirrhites typus* y *Chromis alta* (ANEXO A). Cabe mencionar que estas especies tienen distribución circumglobal, provienen del Indo-Pacífico o habitan por debajo de los 30 m, por lo que comúnmente no se registran en los censos someros (Froese y Pauly, 2009; Hollarsmith *et al.*, 2020). Debido que ninguna de estas especies es de importancia comercial, se puede atribuir el mayor volumen funcional observado en Cabo Pulmo a que es una zona de transición entre el Golfo de California y el Océano Pacífico, con alta probabilidad de colonización por parte de especies tropicales o mesofólicas, y no a la presencia de peces depredadores ausentes en Áreas multi-uso contiguas (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011; Ulate *et al.*, 2018).

De manera complementaria, se observó que ninguna de las AMP muestreadas cubrió el 100% del volumen funcional regional, lo cual ya ha sido reportado en estudios globales, en donde se destaca que a pesar de la diferencia en la riqueza de especies, sitios poco diversos cubren más del 50% del volumen funcional total (Mouillot *et al.*, 2014). Así mismo, este fenómeno ha sido observado en la región Pacífico mexicano, en donde las localidades de La Paz y Huatulco cubrieron más del 50% del volumen calculado para la ictiofauna de todo el litoral mexicano (Olán-González *et al.*, 2020). En este caso, los resultados del presente estudio arrojan un volumen funcional mayor al 75% en los ensamblajes de peces de las AMP estudiadas, a pesar de diferencias considerables en la riqueza de especies ( $\geq 19$  especies; Figura 9), la latitud (Figura 1) y el hábitat (e.g. diferencias en cobertura coralina; Figura 25). Estos resultados confirman la similitud funcional entre la ictiofauna de las AMP estudiadas y muestran que las funciones ecológicas clave se conservan, lo que sugiere que a nivel regional se están llevando a cabo



procesos ecológicos similares en los ecosistemas arrecifales (Mouillot *et al.*, 2014; McLean *et al.*, 2021).

En el Pacífico mexicano se registraron 77 entidades funcionales, así como un valor de redundancia funcional de  $\sim 1.3$  especies por entidad funcional, y de vulnerabilidad funcional entre 65% y 77% en todas las AMP (Tabla III). Mediante datos de censos visuales y el uso de los mismos atributos funcionales, Morales-de-Anda y colaboradores (2020) reportaron la presencia de 52 entidades funcionales, así como baja redundancia y alta vulnerabilidad en la región insular enfrente de Nayarit y Jalisco, con diferencias entre sitios e islas asociadas a la rugosidad del arrecife. Así mismo, Olivier y colaboradores (2018) reportaron valores de 132 entidades funcionales, un promedio de 2.2 especies por entidad funcional y un 62% de entidades funcionales representadas por una sola especie. Los menores valores encontrados en estudios basados en censos visuales, son esperados si se considera que el análisis para las islas del Golfo de California contempló datos de literatura, museos y censos, lo cual abarca un elenco sistemático más amplio (Olivier *et al.*, 2018).

A pesar de las diferencias metodológicas, estos tres estudios coinciden en que la redundancia funcional en el Pacífico mexicano es baja, lo que podría representar un limitado aseguramiento ecológico frente a disturbios debido a que pocas especies comparten atributos funcionales (ANEXO A) y la probabilidad de compensación ante extinciones locales se reduce (Hooper *et al.*, 2005; Mason *et al.*, 2005). Sin embargo, debe considerarse que el índice FOr<sub>i</sub> (opuesto a la redundancia) calculado para cada unidad de muestreo (Villéger *et al.*, 2008), no mostró cambios significativos en Loreto (Figura 10f), Espíritu Santo (Figura 13f) y Cabo Pulmo (Figura 14f), e incluso disminuyó en Huatulco (aumento de la redundancia; Figura 16f). En conjunto estos resultados indican que a pesar de la baja redundancia funcional a nivel regional y las condiciones particulares de cada AMP, la capacidad de mantener algunas funciones y procesos ecológicos es estable o aumenta a través del tiempo (Loreau *et al.*, 2001).

Cabe mencionar que los valores de redundancia funcional en el presente análisis (Tabla III) y en otros estudios basados en caracteres ecológicos (Olivier *et al.*, 2018; Morales-de-Anda *et al.*,

2020), presentaron resultados opuestos a los de análisis realizados mediante caracteres morfométricos y dendrogramas (Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006; Aguilar-Medrano y Calderon-Aguilera, 2016; Ramírez-Ortiz *et al.*, 2017), en donde se reporta no sólo que la redundancia funcional es alta (> 5 especies/entidad funcional), sino que en la región se presenta el fenómeno de sobre-redundancia, es decir, la tendencia de las especies a agruparse desproporcionalmente en algunas funciones (Mouillot *et al.*, 2014). La diferencia radica en la falta de consenso sobre el método adecuado para analizar la diversidad funcional (e.g. atributos funcionales a considerar, categorías empleadas y agrupamiento de especies objetivo), derivado del poco conocimiento sobre diferentes aspectos como cuántos grupos funcionales existen dentro de un ecosistema o qué caracteres son necesarios para encontrar grupos funcionales relacionados con procesos ecológicos específicos (Petchey y Gaston, 2006; Ladds *et al.*, 2018). Por ello, es necesario tomar los resultados de redundancia con cautela, debido a que dependen de la metodología empleada y podrían afectar la percepción y decisiones de manejo que se tomen sobre el ensamblaje biológico (Rosenfeld, 2002; Ladds *et al.*, 2018).

### **8.3 Análisis temporal**

Previo al análisis del cambio temporal, se realizó la selección de los factores aleatorios en donde se observó que el factor “sitio” (zonas arrecifales separadas por al menos 200 m de distancia) tuvo efecto prácticamente en todos los índices excepto en FDis para Loreto (Tabla IV) y Huatulco (Tabla X) y en FOrí para Cabo Pulmo (Tabla VIII) y Huatulco, es decir, hay heterogeneidad en la diversidad de peces entre los sitios de muestreo. Esto concuerda con estudios realizados en arrecifes de otras regiones (noreste de Australia; Bierwagen *et al.*, 2018), en el Pacífico mexicano (islas enfrente de la costa de Nayarit y Jalisco; Morales-de-Anda *et al.*, 2020), y en algunos de los sitios de estudio (Espíritu Santo y Huatulco; Rodríguez-Romero *et al.*, 2005; López-Pérez *et al.*, 2013), que han reportado diferencias en la diversidad de peces asociadas en mayor medida a factores espaciales (e.g. sitios, distancia de la costa y profundidad), más que a estrategias de manejo (e.g. zonas de pesca y no pesca; Bates *et al.*, 2014a; Bierwagen *et al.*, 2018; Morales-de-Anda *et al.*, 2020). Por ello, este resultado resalta la importancia de analizar la variabilidad natural de los datos (e.g. sitio, temporada y/o nivel de uso) en estudios multianuales.

Con respecto a este punto, en el presente estudio no se observó un efecto del factor “uso” para la mayoría de los índices, a excepción de la densidad de peces en Espíritu Santo (Figura 12) y la riqueza de especies en Huatulco (Figura 15), que presentaron mayores valores en zonas de aprovechamiento en comparación con zonas restringidas. El efecto reducido del factor “uso” confirma una parte de la hipótesis temporal, en donde se afirma que habrá valores similares en la diversidad de peces entre las diferentes categorías de uso como se ha observado en otras regiones en donde las AMP se comportan como unidades (Bates *et al.*, 2014a; Bierwagen *et al.*, 2018). En teoría, este resultado podría implicar un buen manejo de las Áreas multi-uso en donde los beneficios de las zonas restringidas llegan a las áreas de aprovechamiento e incluso a zonas de pesca fuera del AMP a través de la dispersión de larvas y la propagación de adultos y juveniles (Munguia-Vega *et al.*, 2018). Sin embargo, se debe tomar en cuenta que a nivel general las Áreas multi-uso presentaron una disminución de la diversidad de peces en el periodo de estudio (Figura 10; Figura 13; Figura 16), lo que sugiere que este balance entre amplias zonas de aprovechamiento (> 96% del polígono de protección) y pequeñas zonas restringidas (< 3% del polígono de protección), presenta una tendencia negativa. En este caso, la expansión de áreas restringidas y su vigilancia podrían ayudar a aclarar sus beneficios, ya que se indica que un cierre a la pesca entre el 10% y 40% de los hábitats utilizados por las especies objetivo, es necesaria para garantizar el mantenimiento de sus poblaciones, desde áreas con poca presión pesquera y buen manejo de sus pesquerías hasta zonas con alto grado de explotación (Munguia-Vega *et al.*, 2018).

Por su parte, el factor “temporada” presentó efecto en el 50% de los índices analizados para todas las AMP principalmente en índices taxonómicos, mientras que esta variable no pareció influir en la mayoría de los resultados de los índices funcionales (Tabla IV; Tabla VI, Tabla VIII; Tabla X). A pesar de que en la región de estudio no se han realizado otras comparaciones estacionales de la diversidad funcional de peces en ecosistemas arrecifales, un trabajo de la ictiofauna en manglares del noroeste de México reportó que cambios en la presencia de especies no derivaron en cambios en la diversidad funcional debido a sustitución de especies entre la temporada cálida en donde ingresan depredadores oportunistas para alimentarse de los

juveniles (e.g. Carangidae, Scombridae, Mugilidae y Gerreidae), y la temporada fría en donde dominan especies de estratos más profundos (e.g. Achiridae y Paralichthyidae; Payan-Alcacio *et al.*, 2020). Este fenómeno en el que cambios estacionales en la riqueza de especies no se traducen en cambios en la diversidad funcional, podría ser la causa de que el factor “temporada” no presentó efecto en la mayoría de los índices funcionales calculados para ensamblajes de peces arrecifales.

De manera particular en AMP del Golfo de California, la mayoría de los índices que presentaron efecto de la temporada exhibieron mayores valores en la época fría (enero a junio), mientras que la literatura en Espíritu Santo reportó bajos valores en la riqueza y diversidad taxonómica de peces en invierno (enero a marzo; Pérez-España *et al.*, 1996; Aburto-Oropeza y Balart, 2001).

Estos resultados contrastantes pueden deberse a que la temporada fría del presente estudio también abarca primavera (abril y mayo), en donde se reportan aumentos debido al periodo reproductivo de especies regionales que al presentar comportamientos territoriales resultan más fáciles de detectar mediante el método de censos visuales (Pérez-España *et al.*, 1996; Aburto-Oropeza y Balart, 2001). Dado que los valores extremos de diversidad de peces se presentan en otoño (valores altos de septiembre a noviembre) e invierno (valores bajos de enero a marzo), se recomienda realizar el monitoreo en dichas épocas para esclarecer las diferencias estacionales en los ensamblajes de peces en AMP del Golfo de California.

Por su parte Huatulco presentó resultados similares a la literatura, en donde se reportaron los mínimos valores en temporada fría-seca (enero a junio) y máximos valores en temporada cálida-húmeda (julio a diciembre), asociados a cambios abruptos en el ambiente por efecto de surgencias y sus consecuencias no sólo en la productividad primaria sino en el resto de la trama trófica (López-Pérez *et al.*, 2013). En este caso, el presente estudio al combinar escalas espaciales, estacionales y temporales, brinda una comprensión más completa de los cambios en la ictiofauna arrecifal de AMP del Pacífico mexicano, así como de los factores asociados.

La evaluación de los cambios temporales en la diversidad de peces a lo largo de 13 años, mostró que Cabo Pulmo no presentó cambios significativos en ninguno de los índices calculados (Figura 14), mientras que Loreto (Figura 10), Espíritu Santo (Figura 13) y Huatulco (Figura 16) mostraron una disminución significativa en la riqueza de especies y riqueza funcional. En conjunto, estos resultados permiten rechazar la hipótesis temporal en donde se propone el incremento en la riqueza de especies y abundancia de peces en el área cerrada a la pesca (Cabo Pulmo), así como la estabilidad en estos indicadores en las Áreas multi-uso (Loreto, Espíritu Santo y Huatulco) como se ha observado en estudios globales (Lester y Halpern, 2008; Lester *et al.*, 2009).

De acuerdo con la teoría, los resultados obtenidos en Cabo Pulmo representan una señal de la resiliencia de sus ecosistemas arrecifales (Nyström, 2006), ya que a pesar de estar sometidos a disturbios naturales similares a los arrecifes de Áreas multi-uso contiguas, desde 2005 han mostrado estabilidad en la diversidad funcional de peces (Figura 14f). Aunado a ello, la resiliencia de los arrecifes de Cabo Pulmo puede observarse en una menor disminución de la cobertura de corales entre 2005 y 2017 (entre 16 y 22%; Figura 25), en comparación con los descensos de más de 50% de cobertura coralina entre 1987 y 2003 asociados a disturbios como El Niño (1997-1998) y huracanes (Alvarez-Filip *et al.*, 2006), lo cual indica que este sitio ha persistido en un estado de arrecife coralino en la última década (Bellwood *et al.*, 2004; Nyström, 2006).

En consecuencia, se puede afirmar que en el periodo de estudio el Parque Nacional Cabo Pulmo ha cumplido con su objetivo de preservar el arrecife coralino, sus comunidades bióticas y sus procesos ecológicos (CONANP, 2006). La estabilidad reportada en este trabajo es contrastante con el aumento del 40% de riqueza de especies documentado entre 1999 y 2009 en esta misma AMP (Aburto-Oropeza *et al.*, 2011). Por ello, el presente estudio destaca la importancia de analizar datos continuos para observar las tendencias en la diversidad a lo largo del tiempo y no años particulares que pueden resultar atípicos, así como para evaluar adecuadamente la respuesta (nivel de resiliencia) de los ensamblajes de peces a la variabilidad ambiental.

Cabe destacar que la similitud entre los valores de redundancia y vulnerabilidad funcional para la ictiofauna de las AMP del Pacífico mexicano (Tabla III), sugiere que la resiliencia observada en Cabo Pulmo no es resultado de su nivel de aseguramiento ecológico, sino que puede ser efecto de su estabilidad en la densidad por especie (Figura 14b), como se observó en el estudio de una reserva marina de arrecifes templados en Tasmania (Bates *et al.*, 2014a). Esto se refuerza con el análisis de cambios particulares en donde Cabo Pulmo fue el AMP del Pacífico mexicano que presentó menos especies con cambios significativos (Tabla XIII), y dado que algunas son redundantes funcionalmente con otras especies (e.g. *H. chierchiae* con *H. dispilus*; ANEXO A), cambios en sus poblaciones parecen no afectar directamente la estructura funcional.

De manera complementaria, mediante el análisis del disturbio se logró detectar que el aumento en el número de visitantes y en la población humana contigua a Cabo Pulmo, presentó relación con la disminución de *H. passer*, una especie de ornato protegida por la NOM-059- SEMARNAT-2010 (Figura 31; Gijón-Díaz *et al.*, 2017). Debido a que esta área cerrada a la pesca se encuentra en constante amenaza ante desarrollos urbanos a su alrededor, el continuar con medidas internas como la vigilancia, la aplicación de normas ambientales y la regulación del número de visitantes (Alvarez-Filip *et al.*, 2006; Aburto-Oropeza *et al.*, 2011), podría contribuir a la conservación de especies particulares y a la resiliencia de sus ecosistemas arrecifales en el futuro.

Con respecto a las Áreas multi-uso, se observó un patrón general de descenso en la riqueza de especies que se tradujo en disminución en la riqueza funcional, debido a que estos cambios se presentaron en las especies con caracteres extremos (especialistas) ubicadas en los límites del espacio funcional, ya que la pérdida de especies con caracteres no extremos (generalistas), no se refleja en los valores de este índice (Villéger *et al.*, 2008; Mouillot *et al.*, 2013). Esto fue comprobado mediante el análisis del cambio en la presencia de las especies comunes en Espíritu Santo, el cual mostró que un 58% de las especies perdedoras se ubicaron en las orillas del espacio funcional (Figura 19). En contraste para Loreto y Huatulco, la mayoría de las especies que presentaron descensos en su presencia se localizaron en el centro del espacio funcional (Figura 17; Figura 23), y por lo tanto este análisis no reflejó las especies responsables de los

descensos en FRic. Sin embargo, estos resultados indican que podría haber un mayor riesgo de extinción local de especies con caracteres extremos (especialistas) en Loreto (e.g. *C. oxycephalus*) o Huatulco (e.g. *L. argentiventris*) en comparación con Espíritu Santo, ya que dichas especies son poco comunes y algunas presentan un papel funcional único, lo que a su vez dificulta el mantenimiento de ciertos procesos ecosistémicos (Mouillot *et al.*, 2013).

Los cambios temporales en la ictiofauna de las Áreas multi-uso también se observaron en el índice FDis, cuyos incrementos indican que la ubicación del ensamblaje con respecto al centroide funcional está cambiando, lo que conduce a ensamblajes más heterogéneos (Mouillot *et al.*, 2013). Con respecto a este punto, el aumento significativo de FDis en Loreto es derivado de una disminución general de la densidad de peces (Figura 10), y de 17 especies comunes distribuidas por todo el espacio funcional (Figura 18). Frente a ello, se ha observado que descensos en la densidad de especies son observados antes de sus extinciones locales (Mouillot *et al.*, 2013), por lo que cambios significativos en estos índices (densidad y FDis) podrían estar reflejando anticipadamente los impactos de disturbio en Loreto, en comparación con el resto de los índices calculados en el presente estudio.

Al analizar los cambios particulares, se puede observar que especies consideradas dominantes en el Golfo de California (e.g. *C. atrilobata*, *T. lucasanum*, *A. troschellii* y *S. rectifraenum*; Fernández-Rivera Melo *et al.*, 2018a), especies de importancia comercial (e.g. *B. diplotaenia*, *H. passer* y *M. rosacea*; NIPARAJÁ, 2011), así como entidades funcionales completas de herbívoros/detrítivoros de gran talla (Familia Scaridae; Ogden y Lobel, 1978), presentan disminuciones significativas en densidad en el periodo 2005 a 2017 (Tabla XIII; ANEXO A). En conjunto, estos resultados aunados a la baja redundancia (1.3 spp/FE) indican que bajo las condiciones de Loreto en el periodo 2005 a 2017, algunas funciones y sus procesos ecológicos derivados se encuentran en riesgo (Mouillot *et al.*, 2008, 2013). Adicionalmente, el análisis de disturbio no detectó una causa particular para estos descensos en especies particulares (Tabla XV), lo que podría indicar un efecto sinérgico de disturbios sobre sus poblaciones (Mouillot *et al.*, 2013).

A pesar de que no se observó un efecto de la pesca en el descenso de especies en la región de estudio, se ha reportado un aumento de las capturas en zonas de pesca adyacentes al AMP (Figura 26), así como la presencia de pesca ilegal en el Parque Nacional Bahía de Loreto desde 1998 (Rife *et al.*, 2013a), por lo que resulta posible que los valores de captura estén subestimados. Este hecho podría estar relacionado con los descensos en la diversidad taxonómica y funcional de peces en Loreto, por lo que reforzar estrategias de manejo como la vigilancia y la aplicación de la normativa ambiental, podrían prevenir futuros eventos de extinción local y cambios drásticos en los procesos ecosistémicos (Mouillot *et al.*, 2013). Es necesario destacar que medidas de manejo sugeridas anteriormente como la expansión de zonas restringidas (Rife *et al.*, 2013a), fueron tomadas en cuenta en la actualización del programa de manejo (aumento de 0.07% a 3% de subzona de preservación), por lo que se están llevando a cabo estrategias para enfrentar problemáticas identificadas en el AMP, como la disminución de los recursos pesqueros asociado a la sobrepesca y al uso de artes de pesca poco selectivas (e.g. redes de arrastre; CONANP, 2019).

Con respecto a las zonas restringidas de Loreto, el trabajo de Rife y colaboradores (2013a) reportó aumento en la biomasa de planctívoros y herbívoros asociados al cierre a la pesca. En contraste, en el presente trabajo no se observaron diferencias entre las categorías de uso de Loreto (Tabla IV), y aunque no se analizó la biomasa, si se observaron aumentos en la densidad de una especie de herbívoro (*Kyphosus sp.*) y un invertívoro de importancia comercial (*B. polylepis*) asociado a anomalías positivas de PIC, así como de un planctívoro (*P. colonus*) asociado a anomalías positivas de POC (Figura 28). Con base en este resultado, se puede afirmar que aumentos en la concentración de iones carbono y agregados orgánicos en la zona central del Golfo de California (Hovland *et al.*, 2013; Bainbridge *et al.*, 2018), podrían tener una relación positiva con incrementos poblacionales de algunas especies que dependen de recursos alimenticios del fondo (e.g. peces herbívoros e invertívoros) o de la columna de agua (e.g. peces planctívoros). Este resultado es contrario a lo reportado por Olivier y colaboradores (2018) que encontraron una relación negativa entre estas variables ambientales y la diversidad de peces, lo que destaca la importancia de realizar análisis de disturbio (basados en anomalías de estas



variables ambientales) para explicar cambios particulares en especies, debido a la variedad de estrategias y funciones que presenta la ictiofauna.

Al igual que en Loreto, en Espíritu Santo se observó un incremento temporal significativo de FDis (Figura 13). Sin embargo, aunque se presentó una tendencia negativa en la densidad, esta no fue significativa, lo que demuestra que a pesar de su estabilidad general, algunas funciones están perdiendo representación (especies distribuidas alrededor del centroide) mientras que otras están ganando (especies en las orillas del espacio funcional; Figura 20), por lo que la estructura funcional del ensamblaje es dinámica (Bates *et al.*, 2014a).

Este fenómeno también se reportó en el análisis de la biomasa de peces de Espíritu Santo, el cual exhibió un aumento significativo que se reflejó en un descenso en FDis (calculado con base en la biomasa), debido a la distribución de especies perdedoras en extremos del espacio funcional y de especies ganadoras alrededor del centroide (Ramírez-Ortiz *et al.*, 2020).

En este caso el incremento de la biomasa se dio en especies con funciones similares, las cuales presentan un mayor impacto en procesos ecológicos ya que sus tasas metabólicas (i.e. consumo y producción) son más altas en comparación con individuos más pequeños (Cyr *et al.*, 1997), por lo que cambios en FDis (biomasa), podrían indicar cambios en los procesos ecológicos de Espíritu Santo en el periodo de estudio. Debido a la información ecológica adicional que aporta el uso de la biomasa en estudios de diversidad funcional, se recomienda que otras AMP incorporen los datos de talla en sus programas de monitoreo biológico.

Aunque el aumento significativo en la biomasa de peces en Espíritu Santo no se debió a efectos directos de la protección a la pesca (e.g. incremento de tallas o presencia de especies comerciales), el incremento en la talla individual de peces no comerciales a través del tiempo también puede representar un beneficio de la protección (Ramírez-Ortiz *et al.*, 2020). Aunado a ello, se destaca que el 86% de las especies ganadoras en densidad son de importancia comercial para las pesquerías ribereñas (NIPARAJÁ, 2011), y en conjunto estos resultados podrían representar de los primeros beneficios observados después de la instauración de un AMP, los

cuales se han reportado después de promedio similar al periodo de estudio ( $13.1 \pm 2$  años a partir del establecimiento de una AMP; Micheli y Halpern, 2005; Babcock *et al.*, 2010). De manera adicional a los posibles efectos de protección, el análisis del disturbio mostró una relación entre las anomalías positivas de PAR y el aumento en la densidad de la mayoría de estas especies (Figura 30a), lo que indica que herbívoros y otras especies comerciales que no dependen directamente de los productores primarios, se ven favorecidas por el aumento de la radiación fotosintéticamente disponible en Espíritu Santo (Kahng *et al.*, 2019).

Así como se observaron aumentos en la densidad de algunas especies (e.g. *S. compressus*) otras presentaron disminuciones (e.g. *S. rubroviolaceus* y *S. ghobban*; Figura 20), lo cual podría atribuirse a competencia interespecífica, debido a que comparten prácticamente los mismos atributos funcionales (*S. ghobban* sólo difiere del resto en la talla máxima; ANEXO A). El hecho de que estas especies sean redundantes indica que podrían presentar tasas de herbivoría y bioerosión similares, por lo que esta sustitución ecológica no representa una amenaza para las funciones y servicios ecosistémicos que llevan a cabo en los arrecifes, tales como el control de la biomasa de algas y el reciclamiento de nutrientes (Ogden y Lobel, 1978; Bellwood *et al.*, 2011).

Por su parte, las especies perdedoras mostraron relación con el número de visitantes y la población humana contigua al AMP Espíritu Santo (Figura 30b). Este hecho resulta relevante, ya que algunas de estas especies han sido reportadas como las más abundantes y frecuentes (*A. troschellii*, *C. atrilobata*, *S. rectifraenum*, *T. lucasanum* y *C. oxycephalus*) o como constantes (*C. punctatissima*, *D. holocanthus* y *J. nigrirostris*) en diferentes estudios del Golfo de California, que afirman que la composición dominante de especies se mantiene desde 1990 (Sánchez-Caballero *et al.*, 2017; Fernández-Rivera Melo *et al.*, 2018a). Tomando en cuenta que modificaciones en la composición y estructura de la comunidad inducen cambios en la diversidad funcional de peces, estas pérdidas o reemplazos de especies dominantes podrían modificar profundamente los procesos y servicios ecosistémicos de los arrecifes de Espíritu Santo (Villéger *et al.*, 2010). Frente a ello, la reciente incorporación de esta AMP a la Lista Verde de Áreas Protegidas de la UICN (2018), brinda la oportunidad de obtener recursos humanos y logísticos para mejorar el manejo

local (e.g. regulación del número de visitantes y la vigilancia de áreas restringidas) y revertir la disminución observada en la diversidad de peces durante la última década.

Finalmente, Huatulco fue la única AMP analizada que presentó un aumento significativo en la densidad de peces a través del tiempo (Figura 16). Al analizar las especies responsables de estos cambios en densidad, se observó que la mayoría de las especies ganadoras pertenecen a familias como Pomacentridae (*M. dorsalis*, *S. acapulcoensis* y *S. flavilatus*), Labridae (*B. diplotaenia*, *H. chierchiae*, *H. dispilus* y *T. lucasanum*) y Serranidae (*C. panamensis*; Tabla XIII), las cuales presentan atributos funcionales similares al resto del ensamblaje (e.g. peces asociados al bentos de talla baja a media y movilidad/grado de agregación bajo a medio), por lo que se ubican próximas al centroide funcional (Figura 24; Olán-González *et al.*, 2020). La cercanía funcional de estas especies ganadoras explica por qué un índice como F<sub>Ori</sub>, que mide la distancia entre entidades funcionales y que está ponderado por la densidad, presentó una disminución significativa (Villéger *et al.*, 2008; Mouillot *et al.*, 2013). Dado que F<sub>Ori</sub> representa el opuesto a la redundancia funcional, se afirma que los cambios temporales en la ictiofauna de Huatulco están conduciendo hacia un ensamblaje más homogéneo y redundante.

Aunque el aumento en la redundancia funcional podría ser señal de un mayor aseguramiento ecológico debido a un incremento en la probabilidad de sustitución de especies (Loreau *et al.*, 2001), el hecho es que en Huatulco también hay pérdida de entidades funcionales poco comunes con caracteres extremos, lo cual se vio reflejado en el descenso de la riqueza de especies y F<sub>Ric</sub> (Mouillot *et al.*, 2013). Esta pérdida de especies poco comunes con caracteres extremos y el aumento de especies dominantes con atributos similares, permiten explicar por qué F<sub>Dis</sub> no presentó cambios significativos (Figura 16; Mouillot *et al.*, 2013), e indican que más que estabilidad, los cambios temporales en la diversidad de peces de Huatulco conducen hacia ensamblajes cada vez más homogéneos, y a la posible sustitución de especies especialistas por generalistas (Stuart-Smith *et al.*, 2021).

La tendencia a la homogeneidad en los arrecifes de Oaxaca fue reportada en el análisis de la diversidad de peces de 2006 a 2009 (López-Pérez *et al.*, 2013), en donde se observó la

dominancia de especies de talla baja (Familia Pomacentridae, Labridae y Serranidae), atribuido a la sobrepesca de sus depredadores de talla mediana a grande (Familia Lutjanidae, Serranidae y Carangidae). A pesar de que en el presente estudio también se registró un descenso en la presencia de algunos de estos piscívoros (e.g. *L. argentiventris* y *E. labriformis*; Figura 23), el análisis del disturbio no permitió identificar si la pesca está relacionada con este declive (Tabla XIX), lo que puede deberse a que no hay informes de arribos de pesca en la zona de Huatulco (las oficinas más cercanas se ubican en Puerto Ángel y Puerto Escondido). Por ello, información más precisa de pesquerías en la zona contigua y dentro del AMP, podrían ayudar a explicar si esta actividad está relacionada con los descensos en algunas especies de importancia comercial.

Con respecto a las especies ganadoras, el estudio previo en el AMP reportó la relación positiva entre algunas de estas especies y sustratos como arena, coral muerto y macroalgas (López-Pérez *et al.*, 2013). Aunque en el presente trabajo no se registraron estas categorías de hábitat, el análisis del disturbio reveló una relación significativa entre el aumento en la densidad de dichas especies y anomalías negativas en la temperatura y la concentración de PIC, así como con el aumento en el número de visitantes y el peligro de huracanes (Figura 32). Con relación a este punto, se ha reportado que la combinación de este tipo de disturbios naturales y antropogénicos, puede modificar los hábitats de arrecifes coralinos y con ello conducir hacia ensamblajes de peces generalistas a escala regional (Erez *et al.*, 2011; Stuart-Smith *et al.*, 2021).

Por ejemplo, anomalías en la temperatura superficial del mar (positivas o negativas) se asocian a eventos de blanqueamiento o mortalidad masiva de corales, así como a modificaciones en el proceso de calcificación, el cual también depende de la concentración de carbono inorgánico (Hernández *et al.*, 2010; Erez *et al.*, 2011; Hovland *et al.*, 2013). En el caso particular de Oaxaca, los vientos fuertes que se presentan en el Istmo de Tehuantepec entre noviembre a marzo, producen cambios en la estructura de la columna de agua que resultan en gradientes térmicos de hasta 8°C y surgencias del agua subsuperficial subtropical (la cual contiene la máxima concentración de carbono inorgánico disuelto en el Pacífico Oriental Tropical), que podrían estar afectando negativamente la tasa de calcificación de los corales (Chapa-Balcorta *et al.*, 2015; Medellín-Maldonado *et al.*, 2016). Aunque ya se ha reportado que esta dinámica también tiene

influencia en los cambios estacionales de los ensamblajes de peces (López-Pérez *et al.*, 2013), el presente estudio amplía estos resultados al determinar que este fenómeno puede tener un efecto en los cambios interanuales de la diversidad de la ictiofauna.

Así mismo, disturbios físicos causados por actividades como el tránsito de embarcaciones, buceo (libre o SCUBA) o huracanes, pueden romper o dañar colonias coralinas dando paso a una rápida colonización por algas (Bellwood *et al.*, 2004; Erez *et al.*, 2011). Con respecto a ello, en Huatulco se analizó el daño causado por tres huracanes en 1997 y se llegó a la conclusión de que no hubo un descenso general de la cobertura de coral vivo, debido a que la mayoría de los fragmentos se mantuvieron en su sitio original (Lirman *et al.*, 2001). Sin embargo, se debe considerar que la supervivencia de los fragmentos es baja y que las colonias coralinas de *Pocillopora* deben alcanzar un volumen de 100,000 cm<sup>3</sup> (aproximadamente 21 años de crecimiento) para mantener asociaciones estables de peces (Lirman *et al.*, 2001). Por ello, la estabilidad en la cobertura coralina (Figura 25) y el aumento en la densidad de peces generalistas observados en el periodo de estudio en Huatulco (Figura 32), no representan una garantía del mantenimiento de todas las funciones y servicios ecosistémicos presentes en los arrecifes coralinos para las siguientes décadas (Stuart-Smith *et al.*, 2021).

Aunado al efecto de los disturbios analizados, la combinación de otros fenómenos como la sedimentación por encima de niveles letales para los corales hermatípicos (> 300 mg/cm<sup>2</sup>/día en Isla Montosa e Isla Cacaluta), la modificación de afluentes naturales y el desarrollo turístico, representan una amenaza a largo plazo para los arrecifes coralinos de Bahías de Huatulco, muchos de los cuales aún no están considerados dentro del polígono de protección del Parque Nacional (e.g. La Entrega que es considerado el más diverso y extenso de la región; Granja-Fernández y López-Pérez, 2008; Erez *et al.*, 2011). Con base en lo anterior, el presente estudio añade la propuesta de regular el número de visitantes a sugerencias de manejo previas (López-Pérez *et al.*, 2013), así como el rediseño del polígono de protección en la porción marina, con el fin de conservar la diversidad de los ecosistemas arrecifales y garantizar la conectividad de las especies que se distribuyen en el AMP, “ante el intenso uso turístico y las ominosas señales de deterioro del área” (López-Pérez *et al.*, 2013).

#### 8.4 Análisis de las especies que presentaron cambios temporales

Este análisis mostró que alrededor del 20% de las especies registradas en cada AMP se presentaron en más del 50% de los censos, lo que indica una consistencia en la región para la relación de especies comunes con respecto al total registrado. En Huatulco se destaca que *S. acapulcoensis* y *T. lucasanum* se presentaron en todos los censos, y considerando que otros miembros de sus familias Pomacentridae (*M. dorsalis* y *S. flavilatus*) y Labridae (*B. diplotaenia*, *H. chierchiae* y *H. dispilus*) también presentaron aumentos en la densidad (Tabla XIII), se puede indicar que bajo las condiciones ambientales presentes en los últimos 10 años en Huatulco, estas familias están siendo favorecidas (Mason *et al.*, 2005). Tomando en cuenta que estas familias son de las primeras que presentan descensos y recuperaciones tras disturbios de gran magnitud (Bierwagen *et al.*, 2018), resulta posible considerar que su alta sensibilidad a condiciones ambientales, provoca respuestas diferenciales en la región de estudio.

En contraste, en el Golfo de California se presentaron incrementos en la presencia (Tabla XII) y densidad de las especies de la Familia Acanthuridae, otro grupo de herbívoros con respuesta rápida a disturbios (Bierwagen *et al.*, 2018). El aumento de herbívoros en Loreto ya había sido registrado y se atribuyó al cierre a la pesca en zonas restringidas (Rife *et al.*, 2013a), mientras que en zonas templadas se asocia a efectos de tropicalización (Bates *et al.*, 2014a). Sin embargo, en el presente estudio el incremento de la especie representante de esta familia (*P. punctatus*) se relacionó con anomalías positivas de PAR (Espíritu Santo; Figura 30a) y POC (Loreto; Figura 27), los cuales son factores ambientales que determinan la productividad primaria y la cantidad de detritus en una región (Bainbridge *et al.*, 2018; Kahng *et al.*, 2019). Así, considerando que esta especie se alimenta de algas filamentosas y detritus (Froese y Pauly, 2009), resulta congruente que anomalías positivas de esta variable se relacionen con el aumento de sus poblaciones.

En contraste, anomalías negativas de PAR y POC presentaron relación con el aumento en la densidad de los peces *B. polylepis* y *S. verres* (Familia Balistidae), los cuales presentan importancia comercial para las pesquerías ribereñas (NIPARAJÁ, 2011). Dado que estas especies

son invertívoras y no dependen directamente de la productividad primaria (Froese y Pauly, 2009), los incrementos en sus poblaciones se han asociado con la abundancia de invertebrados, a pesar de que no se reporta una relación espacial entre presas-depredadores en el Golfo de California (Ulate *et al.*, 2016; Olivier *et al.*, 2018). Sin embargo, se debe tomar en cuenta que el muestreo mediante métodos no invasivos (e.g. censos visuales) conduce a una subestimación de la abundancia de invertebrados (Ulate *et al.*, 2018), por lo que análisis regionales podrían no estar reflejando adecuadamente los tamaños poblacionales y los patrones biogeográficos de estos taxa. Frente a ello, censos complementarios de peces, hábitat (e.g. rugosidad, sustrato y cobertura) e invertebrados, llevados a cabo en el mismo espacio, tiempo y rango batimétrico, podrían brindar mayor información para explicar el aumento o disminución de especies con base en sus relaciones tróficas y preferencias de hábitat (Sánchez-Caballero *et al.*, 2017; Cáceres *et al.*, 2020; Morales-de-Anda *et al.*, 2020).

Para las especies perdedoras, se observó la disminución en la densidad y presencia de la especie de mero comercial *M. rosacea* en Loreto y Espíritu Santo, respectivamente (Tabla XII; Tabla XIII). En este caso, los análisis de disturbio mostraron una relación negativa entre su presencia y la población humana contigua al AMP Espíritu Santo (Figura 29), mientras que para Loreto no se detectó una causa aparente (Tabla XV). Con respecto a ello, el aumento de la población humana alrededor del AMP lleva consigo una mayor explotación de los recursos naturales, por lo que los incrementos observados en esta variable (Figura 26), podrían indicar el aumento de la presión pesquera sobre esta especie.

Estudios previos en el Golfo de California han reportado la disminución en la abundancia de *M. rosacea* desde hace más de una década (Sala *et al.*, 2004), asociado a la intensa explotación pesquera (Sala *et al.*, 2003; TinHan *et al.*, 2014). Este hecho, aunado a su clasificación como “Especie bajo preocupación menor” ante la IUCN y su distribución restringida por ser una especie endémica del Golfo de California, aumentan su grado de vulnerabilidad ante futuros disturbios (Olivier *et al.*, 2018; Erisman y Craig, 2018). Aunado a ello, esta especie representa una alta proporción de los ingresos pesqueros anuales (78% en combinación con pargos; TinHan

*et al.*, 2014), por lo que resulta necesario implementar estrategias de protección para la recuperación de esta especie en la región.

Otro grupo de importancia comercial para el que es imperante plantear estrategias de manejo es la Familia Scaridae, debido a que al menos tres especies presentaron descensos en la presencia y/o densidad en Loreto y Espíritu Santo (en esta AMP *S. compressus* aumentó en densidad; Figura 20). En el caso de Espíritu Santo, la disminución de esta familia de peces herbívoros/detrítivoros que se alimentan principalmente de algas filamentosas y coralinas (Froese y Pauly, 2009), presentó relación con el descenso en la cobertura coralina, así como el aumento en el número de visitantes y la población humana contigua al AMP (Figura 30b). Frente a ello, se ha observado que la disminución en la abundancia de herbívoros puede conducir al descenso en la cobertura coralina y al incremento desmedido de la cobertura vegetal, debido al poco control sobre la biomasa de algas que compiten por luz y por espacio con los corales (Ogden y Lobel, 1978).

Por ejemplo, en islas del Pacífico esta disminución de herbívoros se ha dado principalmente por la pesca de buceo (tanto comercial como de subsistencia), en donde peces loro (Scaridae) y cirujanos (Acanthuridae) representan 20 a 30% del total de las capturas, las cuales no se reportan en los arribos de pesca comercial y cuya veda es económica o culturalmente inviable (Gillett y Moy, 2006; Mumby y Steneck, 2011). Con respecto a lo anterior, se ha propuesto el establecimiento de zonas restringidas y regulaciones pesqueras (e.g. prohibición de pesca de buceo o pesca con trampa), que ya han sido implementadas en las AMP del Pacífico mexicano (CONANP, 2003; CONANP-SEMARNAT, 2014). Sin embargo, la disminución en casi todas las especies de la Familia Scaridae indica que es necesario establecer medidas de manejo más estrictas como recomendaciones específicas sobre artes de pesca y límites de captura, con el fin de establecer niveles ecológicamente sostenibles de explotación de sus especies (Mumby y Steneck, 2011), y tratar de conservar las funciones de herbívoros/detrítivoros que están llevando a cabo en los arrecifes del Golfo de California.



Cabe mencionar que de acuerdo con Bellwood y colaboradores (2004), la explotación de peces como meros y peces loro, muestra que la demanda de recursos pesqueros se antepone a la protección de funciones esenciales para la resiliencia de los ecosistemas arrecifales, lo que puede tener efectos económicos a largo plazo. Por tal motivo, el establecimiento de acciones de protección de peces arrecifales, principalmente en países en vías de desarrollo que dependen de estos recursos marinos, podrían promover el desarrollo social y económico a futuro (Bellwood *et al.*, 2004).

En México, la NOM-059-SEMARNAT protege especies que pueden llegar a estar amenazadas y propicia su recuperación y conservación (SEMARNAT, 2012). Sin embargo, especies de ornato que se encuentran protegidas bajo esta norma en la categoría de “Protección especial” como *H. passer* y *C. limbaughii*, presentaron descensos en su densidad en Loreto y Espíritu Santo (Tabla XIII). Esto puede deberse a la presión pesquera, debido a que en el Golfo de California se ha registrado pesca ilegal, además de que es la única región en donde se cuenta con permisos oficiales de captura (Gijón-Díaz *et al.*, 2017). Frente a ello, estrategias que incrementen el beneficio socio-económico de la actividad (e.g. fortalecimiento del precio de venta del producto o certificación de la pesquería) y faciliten su desarrollo ordenado (e.g. establecimiento del nivel aceptable de captura por área y especie o adición de Unidades de Manejo) en diversas zonas arrecifales del país, podrían contribuir al aprovechamiento sustentable y la conservación de las poblaciones de éstas y otras especies protegidas de ornato en el Golfo de California (Gijón-Díaz *et al.*, 2017).

Por su parte, el descenso en la presencia y la densidad de especies asociadas a colonias coralinas como pequeños piscívoros (*C. oxycephalus*) e invertívoros (*D. holocanthus*) prácticamente en todas las AMP, puede estar relacionado con el hábitat (Alvarez-Filip y Reyes-Bonilla, 2006; Froese y Pauly, 2009). De acuerdo con los resultados del análisis de disturbio, a pesar de la estabilidad en la cobertura coralina, se observó una tendencia de anomalías positivas en la temperatura superficial del mar y periodos cortos de anomalías negativas en la concentración de PIC (principalmente en Espíritu Santo y Huatulco; Figura 25). En conjunto estos factores influyen en la calidad del hábitat en arrecifes coralinos, debido a que menores tasas de

calcificación podrían disminuir el volumen arrecifal y con ello reducir sus funciones de refugio para las presas de estas especies (Erez *et al.*, 2011). Por ello, el mantenimiento de la calidad del hábitat (e.g. restauración de colonias coralinas y limpieza de zonas arrecifales), representa un tema importante en el que se podrían enfocar los esfuerzos de conservación a futuro en estas AMP, con la finalidad de prevenir la extinción local de especies asociadas a corales. Finalmente, el hecho de que las especies perdedoras no presenten características comunes, puede estar indicando que la pérdida se está dando en diferentes funciones, lo que podría implicar mayor riesgo ante múltiples disturbios (Mouillot *et al.*, 2013).

### **8.5 Análisis del efecto de disturbios**

De manera general, en la región del Pacífico mexicano se observaron anomalías positivas de SST y PAR, así como anomalías negativas de CHL<sub>a</sub> y POC, lo que coincide con lo reportado para la Corriente de California durante el periodo 2013 a 2016, en donde la SST mostró aumentos de hasta 2°C (~ +1.2°C en el presente estudio) y las anomalías de CHL<sub>a</sub> hasta ~ -1.5 mg/m<sup>3</sup> (similar a lo reportado en este trabajo; Figura 25; Gomez-Ocampo *et al.*, 2018). Esto se asoció con un cambio de fase fría a cálida en el noreste del Océano Pacífico, que provocó una mayor estratificación en la columna de agua y con ello un declive en la productividad primaria y la biomasa de fitoplancton (Gomez-Ocampo *et al.*, 2018). Dado que el POC indica la concentración de agregados orgánicos (formados por fitoplancton y otros organismos; Bainbridge *et al.*, 2018), este evento de baja productividad también se reflejó en esta variable. El hecho de que anomalías negativas de CHL<sub>a</sub> y POC estén asociadas con disminuciones en la abundancia de la ictiofauna (Legendre y Michaud, 1999; Bainbridge *et al.*, 2018), podría explicar la tendencia negativa en la densidad de peces en Loreto (Figura 10).

Adicionalmente, las anomalías positivas de SST y PIC en el periodo 2013 a 2016 para Espíritu Santo y Huatulco, pudieron contribuir a que la cobertura coralina se mantuviera estable (Hovland *et al.*, 2013), a pesar del impacto de huracanes en estas zonas. Debido a que variables como cambios en la cobertura coralina y el impacto de huracanes no fueron significativas para la mayoría de los análisis de disturbio, es necesario realizar estudios sobre el tiempo en el que se

pueden observar sus efectos en la diversidad de peces debido a que se ha reportado que esto puede tomar varios años (Sánchez-Caballero *et al.*, 2017).

Así mismo, disturbios como la sobrepesca contribuyen a la disminución de la diversidad funcional de peces al remover entidades funcionales completas (Edgar *et al.*, 2011; Micheli *et al.*, 2014), y el hecho de que en el presente estudio no se observó un efecto de las pesquerías en los cambios en las especies comunes y que no todas las especies perdedoras son de importancia comercial (46%), podría indicar que esta actividad no está afectando la diversidad de la ictiofauna en la región de estudio. Esto puede deberse a que probablemente no se ha llegado a niveles de sobreexplotación en las áreas de pesca contiguas a las AMP, a pesar de que alrededor de Espíritu Santo y Huatulco las capturas han aumentado considerablemente en el periodo de estudio (Figura 26). Con base en lo anterior, resulta necesario obtener información de pesca artesanal y deportiva dentro de las AMP para analizar su relación con disminuciones en especies de importancia comercial, debido a que se han reportado efectos negativos en la diversidad taxonómica y funcional de familias como Lutjanidae y Serranidae (con bajo reclutamiento y crecimiento) por estas actividades, en donde se reporta la captura de organismos de tallas menores a su mínimo de madurez ante la escasez de reproductores (Cáceres *et al.*, 2020).

Con respecto a otros disturbios antropogénicos, se observaron diferentes tendencias en cada AMP ya que sus efectos suelen ser locales (Olivier *et al.*, 2018). Sin embargo, se destaca el aumento en el número de visitantes y en la población humana contigua en Espíritu Santo, Cabo Pulmo y Huatulco (Figura 25). A nivel global se ha reportado que la densidad de población humana presenta relación con la disminución en la biomasa de peces de las familias Serranidae y Carangidae (Edgar *et al.*, 2014), mientras que en el Pacífico oeste se ha reportado que las actividades humanas tienen efectos negativos en la riqueza de especies (12%), diversidad funcional (36%) y diversidad filogenética (47%) de peces de la Familia Scaridae, principalmente por la ausencia de especies funcionalmente extremas y filogenéticamente distintas en arrecifes cercanos a centros urbanos (D'agata *et al.*, 2014).

Si se toma en cuenta que la disminución en la presencia de especies extremas fue reportada en Espíritu Santo y Huatulco, y que en estas AMP ha aumentado la influencia humana debido a residentes locales y visitantes entre 2005 y 2017, es necesario establecer una gobernanza eficaz para conservar la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de la ictiofauna (D'agata *et al.*, 2014; Olivier *et al.*, 2018). En el caso de Cabo Pulmo, la estabilidad en la diversidad de peces indica resistencia a la variabilidad climática, tal como se ha reportado para reservas marinas (Bates *et al.*, 2014a). Sin embargo, se debe tomar en cuenta que los disturbios antropogénicos anteriormente mencionados, también presentaron efecto en la disminución de la densidad de *H. passer* y *H. chierchiae*. Por ello, es necesario prestar atención a las implicaciones de estos cambios sutiles en especies comunes, así como realizar análisis de cambios en especies poco comunes y otros aspectos (e.g. talla y comportamiento) que puedan indicar los efectos de la intervención humana en los ensamblajes de peces.

Es necesario destacar que a pesar de que la densidad de población humana en México (64 habitantes/km<sup>2</sup>) es menor al valor estimado para que afecte la diversidad funcional de peces (381 habitantes/km<sup>2</sup>; INEGI, 2021; D'agata *et al.*, 2014), actualmente está aumentando rápidamente, por lo que el Pacífico mexicano no está exento de las tendencias globales de degradación costera y marina por intervención humana. Con base en ello, la región representa un caso ideal para evaluar los efectos de la protección total y parcial frente a las crecientes presiones antropogénicas, así como para proponer estrategias de manejo que se puedan replicar en otras zonas, especialmente en países en vías de desarrollo.

El hecho de que Loreto presentara valores no extremos en los disturbios naturales, podría explicar por qué los análisis de disturbio no revelaron ningún efecto de las variables naturales consideradas, a pesar de ser el AMP que presentó el mayor número de especies perdedoras en presencia (Tabla XII) y densidad (Tabla XIII). Sin embargo, se debe considerar que esta AMP presentó el mayor nivel de uso en la región de estudio, con un número de visitantes que excede hasta cuatro veces a su población residente (Figura 26), por lo que es posible que este factor presente alguna relación con el descenso en algunas especies de peces. Frente a ello, se ha argumentado que la actividad turística podría tener efectos negativos en la conservación de

peces arrecifales, debido a que el ruido de embarcaciones puede provocar respuestas de huida, así como interrupción de actividades de alimentación, reproducción o vocalización (Duarte et al., 2021). Sin embargo, hasta el momento no se han realizado estudios similares en el área de estudio, lo que enfatiza la necesidad de identificar otros posibles controladores ecológicos de la diversidad de peces en arrecifes, especialmente en una región tan heterogénea como el Pacífico mexicano (Morales-de-Anda et al., 2020).

Finalmente, se acepta parcialmente la hipótesis del disturbio debido a que los cambios en especies comunes se asociaron con un efecto combinado de disturbios naturales y antropogénicos. Sin embargo, no se observó una relación entre la importancia comercial de las especies y el tipo de disturbio que explicó sus cambios. Así mismo se destaca que si bien es difícil controlar los disturbios naturales, es posible implementar estrategias de manejo locales para reducir el impacto de actividades antropogénicas en cada AMP y con ello propiciar la conservación de la diversidad de peces (Cáceres *et al.*, 2020).

## **8.6 Efectividad de las AMP para la conservación de la ictiofauna**

Actualmente, el establecimiento de AMP es una de las herramientas de manejo más populares para promover la conservación de la biodiversidad (Costello y Ballantine, 2015), con esquemas de protección que van desde reservas marinas sin actividades extractivas hasta Áreas multi-uso, con restricción de zonas o actividades particulares (e.g. artes de pesca, visitantes, especies objetivo o periodos de extracción; Lester y Halpern, 2008). En total el 2.8% del océano se encuentra protegido bajo el esquema de AMP, y de este, el 94% corresponde a Áreas multi-uso (Costello y Ballantine, 2015). Existe evidencia global de los beneficios ecológicos de la instauración de reservas marinas, tal como el mantenimiento de stocks pesqueros y funciones del hábitat, así como mayores densidades de peces con respecto a Áreas multi-uso, mientras que para este esquema, los resultados de mayor riqueza de especies, densidad y talla de individuos no son significativamente diferentes con respecto a áreas de no pesca (Lester y Halpern, 2008; Ulate *et al.*, 2018).

En México, se ha reportado que reservas marinas en donde los usuarios participan en la toma de decisiones tienen un buen manejo de los recursos pesqueros y por ello exhiben conservación de sus ecosistemas, mientras que las Áreas multi-uso son poco efectivas en la protección de las funciones ecológicas, incluso en sus pequeñas zonas restringidas en donde no se observan beneficios discernibles para los ensamblajes de peces (Ulate *et al.*, 2018). Sin embargo, dichas conclusiones sobre funciones y procesos ecológicos se basan en análisis de indicadores taxonómicos de años particulares (e.g. riqueza de especies y biomasa), sin explorar los cambios temporales en la diversidad funcional.

Frente a ello, el presente estudio cubre esta brecha de información y revela que Cabo Pulmo presenta estabilidad en la diversidad funcional de peces, mientras que las Áreas multi-uso (Loreto, Espíritu Santo y Huatulco) exhiben cambios temporales en sus zonas restringidas y de aprovechamiento, asociados a distintos disturbios. Estos resultados permiten conocer los factores que intervienen en la diversidad de peces (e.g. factores espaciales, estacionales y ambientales) y en el desempeño de cada AMP para promover su conservación, y pueden ser utilizados por los encargados de manejo para proponer estrategias particulares basadas en sus características geográficas, biológicas y de nivel de uso (Lester y Halpern, 2008).

Con relación a esto, se recomienda que los esfuerzos de manejo, conservación y restauración en AMP del Pacífico mexicano, estén basados en información tanto taxonómica como funcional a mediano y largo plazo, con el fin de abarcar la relación diversidad – función – proceso ecosistémico – servicio ambiental, así como la respuesta a disturbios en cada área (Cadotte *et al.*, 2011; Cáceres *et al.*, 2020). Adicionalmente, resulta necesario realizar monitoreo en áreas abiertas a la pesca para tener datos de referencia que permitan determinar si los cambios en la diversidad taxonómica y funcional observados en el presente estudio, se dan en menor grado dentro de las AMP en comparación con zonas aledañas con alta presión pesquera (Costello y Ballantine, 2015). Esto indicaría que si bien, las Áreas multi-uso parecen no presentar resultados positivos contundentes en comparación con las reservas marinas, sí presentan beneficios para la conservación de la ictiofauna como se ha observado en otras regiones (Lester y Halpern, 2008).

Problemáticas en el diseño y la administración, en la implementación de regulaciones de extracción y estrategias de manejo, así como oposición a su establecimiento por parte de los usuarios de estas zonas, dificultan la protección de los recursos en las AMP y pueden llevar a que sean considerados “parques de papel” (Rife *et al.*, 2013a; Cáceres *et al.*, 2020). Frente a ello, estudios a escala global resaltan que los beneficios de conservación aumentan exponencialmente con la acumulación de cinco características clave: no pesca, regulación estricta, más de 10 años de su instauración, extensión > 100km<sup>2</sup>, así como aislamiento por aguas profundas o bancos de arena (Edgar *et al.*, 2014). Sin embargo, se debe tomar en cuenta que en países en vías de desarrollo no es económica ni políticamente factible el cierre a la pesca de grandes extensiones, por lo que el establecimiento de Áreas multi-uso representa una estrategia de manejo preferible a las reservas marinas, ya que aunque ofrece sólo una protección parcial de la diversidad biológica y los procesos ecosistémicos, permite excluir actividades muy destructivas como la pesca de arrastre (Lester y Halpern, 2008; Rife *et al.*, 2013a).

Dado que cualquier tipo de protección implica un alto costo de operación y mantenimiento, es necesario definir o revisar las metas (ecológicas, políticas, económicas y sociales) de cada AMP en su programa de manejo, invertir en recursos humanos y tecnológicos para garantizar el cumplimiento de sus reglas, así como evaluar su efectividad de manera justa, con base en sus objetivos de conservación y características particulares (Lester y Halpern, 2008; Ulate *et al.*, 2018). Así mismo, medidas como la coordinación para la toma de decisiones y vigilancia entre el gobierno y los usuarios locales (Cudney-Bueno *et al.*, 2009; Aburto-Oropeza *et al.*, 2011), expansión de zonas restringidas y manejo pesquero estricto (e.g. temporadas de veda para permitir la reproducción de sus especies, control de cuotas y longitudes mínimas de captura, etc; Costello y Ballantine, 2015), así como apoyo para actividades alternativas de pescadores locales (e.g. turismo; Cáceres *et al.*, 2020), podrían contribuir al éxito de la protección bajo el esquema de Áreas multi-uso en México (Ulate *et al.*, 2018).

Finalmente, el establecimiento de redes de AMP con diferentes objetivos de conservación y medidas de manejo creativas e inclusivas (e.g. refugios pesqueros), podría representar una estrategia efectiva para la conservación de la diversidad taxonómica y funcional de la ictiofauna en ecosistemas arrecifales del Pacífico mexicano (Edgar *et al.*, 2014; Ulate *et al.*, 2018).

## 9. CONCLUSIONES

Factores biogeográficos determinan los patrones de riqueza de especies y número de entidades funcionales de peces en el Pacífico mexicano, cuyos valores disminuyen hacia el sur desde una zona de alta biodiversidad (Golfo de California) hasta Huatulco, un AMP que presenta condiciones oceanográficas estables y homogeneidad en sus hábitats arrecifales. Sin embargo, el volumen funcional no mostró este patrón debido a la confluencia de especies tropicales y mesofóticas con caracteres extremos en Cabo Pulmo.

Cabo Pulmo presentó estabilidad en la diversidad taxonómica y funcional de peces (resiliencia ecológica), mientras que las Áreas multi-uso presentaron descensos en la riqueza de especies que se tradujeron en cambios negativos en la riqueza funcional a través del tiempo. Debido a que estos cambios fueron similares entre zonas restringidas y de aprovechamiento, se afirma que las Áreas multi-uso se comportan como unidades y que el declive se da a nivel general.

Con respecto a la redundancia funcional, se destaca que a pesar de presentar valores bajos, estos se han mantenido estables o han aumentado en las AMP a través del tiempo, lo que podría conferir limitado aseguramiento ecológico a pesar de las condiciones cambiantes en la región de estudio.

Finalmente, se presentó un efecto combinado de disturbios naturales y antropogénicos en los cambios en la presencia y densidad de especies de peces en cada AMP. Sin embargo, la pesca no presentó efecto significativo en ninguno de estos análisis, no se detectó un patrón entre la importancia económica de cada especie y el tipo de disturbio analizado, así como no fue posible identificar algún disturbio asociado a cambios negativos en la ictiofauna de Loreto, por lo que es necesario analizar otras variables (e.g. ruido por embarcaciones) para explicar descensos en la diversidad de peces o en la densidad de especies particulares en algunas AMP del Pacífico mexicano.



## 10. LITERATURA CITADA

Aburto-Oropeza, O. y Balart, E. F. (2001). Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Marine Ecology*. Wiley Online Library, 22(4): 283–305. doi: 10.1046/j.1439-0485.2001.01747.x.

Aburto-Oropeza, O., Erisman B., Galland, G. R., Mascareñas-Osorio, I., Sala, E. y Ezcurra E. (2011). Large recovery of fish biomass in a no-take marine reserve. *PLoS One*. Public Library of Science, 6(8): e23601. doi: 10.1371/journal.pone.0023601.

Agardy, M. T. (1994). Advances in marine conservation: the role of marine protected areas. *Trends in Ecology & Evolution*. Elsevier, 9(7): 267–270. doi: 10.1016/0169-5347(94)90297-6.

Agardy, T., Bridgewater, P., Crosby, M. P., Day, J., Dayton, P. K., Kenchington, R., Laffoley, D., McConney, P., Murray, P. A., Parks, J. E. y Peau L. (2003). Dangerous targets? Unresolved issues and ideological clashes around marine protected areas. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*. Wiley Online Library, 13(4): 353–367. doi: 10.1002/aqc.583.

Aguilar-Medrano, R. y Calderon-Aguilera, L. E. (2016). Redundancy and diversity of functional reef fish groups of the Mexican Eastern Pacific. *Marine ecology*. Wiley Online Library, 37(1): 119–133. doi: 10.1111/maec.12253.

Alvarez-Filip, L., Paddock, M. J., Collen, B., Robertson, D. R. y Côté, I. M. (2015). Simplification of Caribbean reef-fish assemblages over decades of coral reef degradation. *PLoS One*. Public Library of Science, 10(4): e0126004. doi: 10.1371/journal.pone.0126004.

Alvarez-Filip, L. y Reyes-Bonilla, H. (2006). Comparison of community structure and functional diversity of fishes at Cabo Pulmo coral reef, western Mexico between 1987 and 2003. En: *Proceedings of 10th International Coral Reef Symposium*, pp. 16–225.

Alvarez-Filip, L., Reyes-Bonilla, H. y Calderon-Aguilera, L. E. (2006). Community structure of fishes in Cabo Pulmo reef, Gulf of California. *Marine Ecology*. Wiley Online Library, 27(3): 253–262. doi: 10.1111/j.1439-0485.2006.00108.x.

Ayala-Bocos, A., Reyes-Bonilla, H., Calderon-Aguilera, L. E., Herrero-Perezrul, M. D. y González-Espinosa, P. C. (2016). Proyección de cambios en la temperatura superficial del mar del Golfo de California y efectos sobre la abundancia y distribución de especies arrecifales. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 8(1): 29–40. doi: 10.15359/revmar.8-1.2.

Babcock, R. C., Shears, N. T., Alcala, A. C., Barrett, N. S., Edgar, G. J., Lafferty, K. D., McClanahan,

- T. R. y Russ, G. R. (2010). Decadal trends in marine reserves reveal differential rates of change in direct and indirect effects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. National Acad Sciences, 107(43): 18256–18261. doi: 10.1073/pnas.0908012107.
- Bainbridge, Z., Lewis, S., Bartley, R., Fabricius, K., Collier, C., Waterhouse, J., Garzon-Garcia, A., Robson, B., Burton, J. y Wenger, A. (2018). Fine sediment and particulate organic matter: a review and case study on ridge-to-reef transport, transformations, fates, and impacts on marine ecosystems. *Marine pollution bulletin*, 135: 1205–1220. doi: 10.1016/j.marpolbul.2018.08.002.
- Barber, C. B., Habel, K., Grasman, R., Gramacy, R. B., Stahel, A., y Sterratt, M. D. C. (2012). Geometry: Mesh generation and surface tessellation. *R Package Version 0.3-1*. Disponible en: <http://cran.r-project.org/web/packages/geometry/index.html> [consulta: 24 noviembre 2020].
- Bates, A. E., Barrett, N. S., Stuart-Smith, R. D., Holbrook, N. J., Thompson, P. A. y Edgar, G. J. (2014a). Resilience and signatures of tropicalization in protected reef fish communities. *Nature Climate Change*, 4: 62. doi: 10.1038/nclimate2062.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. y Walker, S. (2014b). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4, *R Package Version 1*, 1–23. Disponible en: <http://cran.r-project.org> [consulta: 02 marzo 2018].
- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. y Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429(6994): 827. doi: 10.1038/nature02691.
- Bellwood, D. R. y Choat, J. H. (1990). A functional analysis of grazing in parrotfishes (family Scaridae): the ecological implications. En: *Alternative life-history styles of fishes*. Springer, Dordrecht, pp. 189–214. doi: 10.1007/978-94-009-2065-1\_11.
- Bellwood, D. R., Hoey, A. S. y Hughes, T. P. (2011). Human activity selectively impacts the ecosystem roles of parrotfishes on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1733), pp. 1621–1629. doi: 10.1098/rspb.2011.1906.
- Bernhardt, J. R. y Leslie, H. M. (2013). Resilience to climate change in coastal marine ecosystems. *Annual review of marine science*, 5: 371-392. doi: 10.1146/annurev-marine-121211-172411.
- Bierwagen, S. L., Heupel, M.R., Chin, A. y Simpfendorfer, C.A. (2018). Reef-scale variability in fish and coral assemblages on the central Great Barrier Reef. *Marine Biology*, 165(9): 144. doi: 10.1007/s00227-018-3400-5

Cáceres, I., Ibarra-García, E. C., Ortiz, M., Ayón-Parente, M. y Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2020). Effect of fisheries and benthic habitat on the ecological and functional diversity of fish at the Cayos Cochinos coral reefs (Honduras). *Marine Biodiversity*, 50(1): 1–14. doi: 10.1007/s12526-019-01024-z.

Cadotte, M. W., Carscadden, K. y 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.

Chapa-Balcorta, C., Hernández-Ayón, M., Durazo-Arvizu, R. y Siqueiros-Valencia A. (2015). Flujos de carbono en el Golfo de Tehuantepec posterior a eventos Tehuanos. En: *Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México: Síntesis a 2015*. Programa Mexicano del Carbono-Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste, AC-Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, pp. 426-432.

Clarke, K. R. y Warwick, R. M. (1998). Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia*, 113(2), pp. 278–289. doi: 10.1007/s004420050379

CONAGUA. (2021). Servicio Meteorológico Nacional. Disponible en: <https://smn.conagua.gob.mx/es/> [consulta: 1 octubre 2020].

CONANP. (2003). Programa de manejo Parque Nacional Huatulco. México DF. Disponible en: [https://simec.conanp.gob.mx/pdf\\_libro\\_pm/134\\_libro\\_pm.pdf](https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/134_libro_pm.pdf) [consulta: 2 diciembre 2020].

CONANP. (2006). Programa de Conservación y Manejo Parque Nacional Cabo Pulmo. México DF: Disponible en: [https://simec.conanp.gob.mx/pdf\\_libro\\_pm/111\\_libro\\_pm.pdf](https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/111_libro_pm.pdf) [consulta: 30 noviembre 2020].

CONANP. (2018). 100 Años de Conservación en México. Disponible en: <https://www.gob.mx/conanp/documentos/libro-100-anos-de-conservacion>. [consulta: 15 septiembre 2019].

CONANP. (2019). Programa de Manejo del Parque Nacional Bahía de Loreto. México DF: Disponible en: [https://simec.conanp.gob.mx/pdf\\_libro\\_pm/31\\_libro\\_pm.pdf](https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/31_libro_pm.pdf) [consulta: 30 enero 2021].

CONANP-SEMARNAT. (2014). Programa de manejo del Parque Nacional exclusivamente la zona marina del Archipiélago de Espíritu Santo. México DF. Disponible en: [https://simec.conanp.gob.mx/pdf\\_libro\\_pm/141\\_libro\\_pm.pdf](https://simec.conanp.gob.mx/pdf_libro_pm/141_libro_pm.pdf) [consulta: 18 noviembre 2020].

- Costello, M. J. y Ballantine, B. (2015). Biodiversity conservation should focus on no-take Marine Reserves: 94% of Marine Protected Areas allow fishing. *Trends in ecology & evolution*, 30(9): 507–509. doi: 10.1016/j.tree.2015.06.011
- Cudney-Bueno, R., Bourillón, L., Sáenz-Arroyo, A., Torre-Cosío, J., Turk-Boyer, P. y Shaw, W. W. (2009). Governance and effects of marine reserves in the Gulf of California, Mexico. *Ocean & Coastal Management*, 52(3–4): 207–218. Doi: 10.1016/j.ocecoaman.2008.12.005
- Cyr, H., Downing, J. A. y Peters, R. H. (1997). Density-body size relationships in local aquatic communities. *Oikos*, 79(2): 333–346. doi: 10.2307/3546017.
- D’agata, S., Mouillot, D., Kulbicki, M., Andréfouët, S., Bellwood, D. R., Cinner, J. E., Cowman, P. F., Kronen, M., Pinca, S. y Vigliola, L (2014). Human-mediated loss of phylogenetic and functional diversity in coral reef fishes. *Current Biology*, 24(5): 555–560. doi: 10.1016/j.cub.2014.01.049
- Depczynski, M. y Bellwood, D. R. (2003). The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 256: 183–191. doi:10.3354/meps256183.
- DOF. (2003). Programa de Manejo del Area Natural Protegida con el carácter de Parque Nacional Bahía de Loreto. Disponible en: [https://www.conanp.gob.mx/que\\_hacemos/pdf/programas\\_manejo/modif%20resumen%20PM%20PN%20Bahia%20de%20Loreto%206%20ene%2003.pdf](https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/modif%20resumen%20PM%20PN%20Bahia%20de%20Loreto%206%20ene%2003.pdf). [consulta: 09 febrero 2020].
- Duarte, C. M. Chapuis, L., Collin, S. P., Costa, D. P., Devassy, R. P., Eguiluz, V. M., Erbe, C., Gordon, T. A. C., Halpern, B. S., Harding, H. R., Havlik, M. N., Meekan, M., Merchant, N. D., Miksis-Olds, J. L., Parsons, M., Predragovic, M., Radford, A. N., Radford, C. A., Simpson, S. D., Slabbekoorn, H., Staaterman, E., Van Opzeeland, I. C., Winderen, J., Zhang, X. y Juanes, F. (2021). The soundscape of the Anthropocene ocean. *Science*, 371(6529). doi: 10.1126/science.aba4658.
- Duarte, C. M., (2021). The soundscape of the Anthropocene ocean. *Science*, 371(6529).
- Dufour, V. y Galzin, R. (1993). Colonization patterns of reef fish larvae to the lagoon at Moorea Island, French Polynesia. *Marine Ecology-Progress Series*, 102: 143. doi: 10.3354/meps102143.
- Edgar, G. J., Banks, S. A., Bessudo, S., Cortés, J., Guzmán, H. M., Henderson, S., Martinez C., Rivera F., Soler G., Ruiz D. y Zapata, F. A. (2011). Variation in reef fish and invertebrate communities with level of protection from fishing across the Eastern Tropical Pacific seascape. *Global Ecology and Biogeography*, 20(5): 730–743. doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00642.x
- 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. y Thomson R. J. (2014). Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506(7487): 216-220. doi: 10.1038/nature13022.

Edgar, G. J. y Stuart-Smith, R. D. (2014). Systematic global assessment of reef fish communities by the Reef Life Survey program. *Scientific Data*, 1: 140007. doi: 10.1038/sdata.2014.7.

Erez, J., Reynaud S., Silverman J., Schneider K. y Allemand D. (2011). Coral calcification under ocean acidification and global change. En: *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Dordrecht, pp. 151–176. doi: 10.1007/978-94-007-0114-4\_10.

Erismán, B. y Craig, M. T. (2018). *Mycteroperca rosacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T14053A100466656. Disponible en: [https:// dx.doi.org/ 10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T14053A100466656](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T14053A100466656).en [consulta: 20 enero 2019].

Fernández-Rivera Melo, F. J., Hernández-Velasco, A., Luna, M., Lejbowicz, A., y Sáenz-Arroyo, A. (2012). *Protocolo de Monitoreo para reservas marinas del Golfo de California*. Comunidad y Biodiversidad A.C. Programa Península de Baja California. La Paz, B. C. S., México, pp.55. Disponible en: <https://cobi.org.mx/protocolo-de-monitoreo-del-parque-nacional-bahia-de-loreto-y-parque-nacional-cabo-pulmo-baja-california-sur/> [consulta: 15 julio 2019].

Fernández-Rivera Melo, F. J., Reyes-Bonilla, H., Ramírez-Ortiz, G. y Alvarez-Filip, L. (2018a). Latitudinal variation in structure and function of conspicuous reef fish assemblages along the western Gulf of California. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(4), 1154-1166. doi: 10.22201/ib.20078706e.2018.4.2231.

Fernández-Rivera Melo, F. J. (2018b). Análisis de los métodos de monitoreo empleados para evaluar el estado de las áreas naturales protegidas marinas en el Golfo de California. Tesis de Maestría inédita. Universidad Autónoma de Baja California Sur, Departamento Académico de Biología Marina, La Paz, B. C. S.

Figge, F. (2004). Bio-folio: applying portfolio theory to biodiversity. *Biodiversity & Conservation*, 13(4): 827–849. doi: 10.1023/B:BIOC.0000011729.93889.34.

Francisco, V. y de la Cueva, H. (2017). Nuevas perspectivas en la diversidad funcional de ambientes marinos. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 45(2): 261–275. doi:

10.3856/vol45-issue2-fulltext-3.

Froese, R. y Pauly, D. (2009). FishBase. Disponible en: [https:// www.fishbase.se/ search.php](https://www.fishbase.se/search.php) [consulta: 23 noviembre 2018].

Gijón-Díaz, D., Reyes-Bonilla, H., Guerrero-Izquierdo, T. P. y Fernández-Rivera Melo, F. J. (2017). Potencial económico de la captura de peces de ornato bajo protección federal en México. *Revista de Biología Tropical*, 65(1): 195–210. doi: 10.15517/rbt.v65i1.22949.

Gillett, R. y Moy, W. (2006). Spearfishing in the Pacific Islands. *Current status and management issues Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations*. Disponible en: <http://coastfish.spc.int/Reports/HOF5/HOF5-spear-summary.pdf> [consulta: 15 marzo 2021].

Glynn, P. W. (2004). High complexity food webs in low-diversity Eastern Pacific reef–coral communities. *Ecosystems*, 7(4): 358–367. doi: 10.1007/s10021-004-0184-x.

Glynn, P. W. y Enochs, I. C. (2011). Invertebrates and their roles in coral reef ecosystems. En: *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Dordrecht, pp. 273–325. doi: 10.1007/978-94-007-0114-4\_10.

Goatley, C. H. R., Bellwood, D. R. y Bellwood, O. (2010). Fishes on coral reefs: changing roles over the past 240 million years. *Paleobiology*, 36(3): 415–427. doi:10.1666/09035.1.

Goatley, C. H. R. y Brandl, S. J. (2017). Cryptobenthic reef fishes. *Current Biology*, 27(11): R452–R454.

Gomez-Ocampo, E., Gaxiola-Castro, G., Durazo, R. y Beier, E. (2018). Effects of the 2013-2016 warm anomalies on the California Current phytoplankton. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 151: 64–76. Doi: 10.1016/j.dsr2.2017.01.005.

Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27: 857–871. doi: 10.2307/2528823.

Granja-Fernández, M. R. y López-Pérez, R. A. (2008). Sedimentación en comunidades arrecifales de Bahías de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 56(3): 1179–1187. doi: /10.15517/RBT.V56I3.5702.

Hector, A. (2015). *The new statistics with R: an introduction for biologists*. Oxford University Press, Nueva York. doi: 10.1093/oso/9780198798170.001.0001

Hernández, L., Reyes-Bonilla, H. y Balart, E. F. (2010). Efecto del blanqueamiento del coral por baja temperatura en los crustáceos decápodos asociados a arrecifes del suroeste del golfo de

California. *Revista mexicana de biodiversidad*, 81: 113–119. doi: /10.22201/ib.20078706e.2010.0.214

Hernández, M. L., Carreño, M. L. y Castillo, L. (2018). Methodologies and tools of risk management: Hurricane risk index (HRI). *International journal of disaster risk reduction*, 31: 926–937. doi: 10.1016/j.ijdrr.2018.08.006.

Hollarsmith, J. A., Ramírez-Ortiz, G., Winqvist, T., Velasco-Lozano, M., DuBois, K., Reyes-Bonilla, H., Neumann, K.C. y Grosholz, E.D. (2020). Habitats and fish communities at mesophotic depths in the Mexican Pacific. *Journal of Biogeography*, 47(7): 1552-1563. doi: 10.1111/jbi.13842

Holling, C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 4: 1–23. doi: 10.1007/978-3-642-45455-4\_11

Holmlund, C. M. y Hammer, M. (1999). Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological economics*, 29(2): 253–268. doi: 10.1016/S0921-8009(99)00015-4

Hooper, D. U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M. y Naeem, S. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75(1): 3–35. doi: 10.1890/04-0922.

Hovland, E. K., Dierssen, H.M., Ferreira, A.S. y Johnsen, G. (2013). Dynamics regulating major trends in Barents Sea temperatures and subsequent effect on remotely sensed particulate inorganic carbon. *Marine Ecology Progress Series*, 484: 17–32. doi: 10.3354/meps10277.

INEGI. (2021). Censo de población y vivienda. Disponible en: <https://www.inegi.org.mx/programas/ccpv/2020/default.html> [consulta: 3 enero 2020]

Kahng, S. E., Akkaynak, D., Shlesinger, T., Hochberg, E. J., Wiedenmann, J., Tamir, R., & Tchernov, D. (2019). Light, temperature, photosynthesis, heterotrophy, and the lower depth limits of mesophotic coral ecosystems. En: *Mesophotic coral ecosystems*. Springer, Cham., pp. 801–828. doi: 10.1007/978-3-319-92735-0\_42.

Kerstitch, A. (1989). *Sea of Cortez marine invertebrates: A guide for the Pacific coast, Mexico to Ecuador*. Monterey, California, Sea Challengers.

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

Ladds, M. A., Sibanda, N., Arnold, R. y Dunn, M. R. (2018). Creating functional groups of marine fish from categorical traits. *PeerJ*, 6: e5795. doi:10.7717/peerj.5795

- Laliberté, E., Legendre, P. y Shipley, B. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. *R Package Version 1.0-12*. Disponible en: <http://cran.r-project.org/web/packages/geometry/index.html> [consulta: 10 octubre 2018].
- Lara, E. N. y González, E. A. (1998). The relationship between reef fish community structure and environmental variables in the southern Mexican Caribbean. *Journal of Fish Biology*, 53: 209–221. doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb01028.x.
- Leenhardt, P., Low, N., Pascal, N., Micheli, F. y Claudet, J. (2015). The role of marine protected areas in providing ecosystem services. En: *Aquatic functional biodiversity: an ecological and evolutionary perspective*, London Academic Press, pp. 211–239. doi: 10.1016/B978-0-12-417015-5.00009-8.
- Legendre, L. y Michaud, J. (1999). Chlorophyll a to estimate the particulate organic carbon available as food to large zooplankton in the euphotic zone of oceans. *Journal of Plankton Research*, 21(11): 2067–2083. doi: 10.1093/plankt/21.11.2067
- Lester, S. E., Halpern, B.S., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B.I., Gaines, S.D., Airamé, S. y Warner, R.R. (2009). Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, 384: 33–46. doi: 10.3354/meps08029.
- Lester, S. E. y Halpern, B. S. (2008). Biological responses in marine no-take reserves versus partially protected areas. *Marine Ecology Progress Series*, 367: 49–56. doi: 10.3354/meps07599.
- Lirman, D., Glynn, P. W., Baker, A. C. y Leyte Morales, G. E. (2001). Combined effects of three sequential storms on the Huatulco coral reef tract, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 69(1): 267–278. doi: 10.1007/BF00270353
- Lluch-Cota, D. B., Wooster, W. S., Hare, S. R., Lluch-Belda, D. y Parés-Sierra, A. (2003). Principal modes and related frequencies of sea surface temperature variability in the Pacific coast of North America. *Journal of Oceanography*, 59(4): 477–488. doi: 10.1023/A:1025592616562.
- Lluch-Cota, D. B., Wooster, W. S. y Hare, S. R. (2001). Sea surface temperature variability in coastal areas of the northeastern Pacific related to the El Niño-Southern Oscillation and the Pacific Decadal Oscillation. *Geophysical Research Letters*, 28(10): 2029–2032. doi: 10.1029/2000GL012429.
- Long, J. A. y Long, M. J. A. (2017). jtools. *R Package version 1*, 1–43. Disponible en: <http://cran.r-project.org> [consulta en: 08 marzo 2020].



López-Pérez, A., Granja-Fernández, R., Aparicio-Cid, C., Zepeta-Vilchis, R. C., Torres-Huerta, A. M., Benítez-Villalobos, F., López-López, D. A., Cruz-Antonio, C. y Valencia-Méndez, O. (2014). Corales pétreos, equinodermos y peces asociados a comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Huatulco, Pacífico sur mexicano. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(4): 1145–1159. doi: 10.7550/rmb.43848.

López-Rasgado, F. J., Lluch-Cota, S. E., Balart, E. F. y Herzka, S. Z. (2016). Variation in isotopic trophic structure and fish diversity in mangrove systems subject to different levels of habitat modification in the Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 92(4): 399–422. doi: 10.5343/bms.2015.1100.

López-Pérez, R. A., Calderon-Aguilera, L. E., Zepeta-Vilchis, R. C., López Pérez Maldonado, I. y López-Ortiz, A. M. (2013). Species composition, habitat configuration and seasonal changes of coral reef fish assemblages in western Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 29(2): 437–448. doi: 10.1111/jai.12029

Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. y Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543): 804–808. doi: 10.1126/science.1064088

Magurran, A. E. (2013). *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons, Oxford.

Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S. y Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, 24(6): 728–740. doi: 10.1111/geb.12299.

Mangiafico, S. S. (2016). Summary and analysis of extension program evaluation in R. Rutgers Cooperative Extension, New Brunswick, pp. 16-22.

Marín-Enríquez, E. (2013). *Variabilidad de las tasas de captura de marlín azul Makaira nigricans (Lacepède, 1802) en la entrada del Golfo de California y su relación con algunas variables oceanográficas. Tesis de maestría inédita*. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B. C. S.

Mascareñas-Osorio, I., Aburto-Oropeza, O. y Sanchez-Ortiz, C. (2018). Ecological monitoring in reefs of the Gulf of California and Pacific Ocean. En: dataMares: Ecological Monitoring. UC San Diego Library Digital Collections. doi: 10.6075/J0KH0KJ3

Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G. y Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1): 112–118. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x.

McLean, M., Stuart-Smith, R. D., Villéger, S., Auber, A., Edgar, G. J., MacNeil, M. A., Loiseau, N., Leprieur, F., y Mouillot, D. (2021). Trait similarity in reef fish faunas across the world's oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(12): e2012318118. doi: 10.1073/pnas.2012318118.

Medellín-Maldonado, F., Cabral-Tena, R. A., López-Pérez, A., Calderón-Aguilera, L. E., Norzagaray-López, C., Chapa-Balcorta, C., y Zepeta-Vilchis, R. C. (2016). Calcification of the main reef-building coral species on the Pacific coast of southern Mexico. *Ciencias Marinas*, 42(3): 209–225. doi: 10.7773/cm.v42i3.2650.

Micheli, F., Mumby, P. J., Brumbaugh, D. R., Broad, K., Dahlgren, C. P., Harborne, A. R., Holmes, K. E., Kappel, C. V., Litvin, S. Y. y Sanchirico, J. N. (2014). High vulnerability of ecosystem function and services to diversity loss in Caribbean coral reefs. *Biological Conservation*, 171: 186–194. doi: 10.1016/j.biocon.2013.12.029.

Micheli, F. y 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.

Miller, A. D., Roxburgh, S. H. y Shea, K. (2011). How frequency and intensity shape diversity–disturbance relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14): 5643–5648. doi: 10.1073/pnas.1018594108

Morales-de-Anda, D., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Aguilar-Betancourt, C., González-Sansón, G. y Rodríguez-Troncoso, A. P. (2020). Reef fish functional composition and metrics reveal spatial differences in three protected islands in the Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 635: 139–150. doi: 10.3354/meps13186.

Mouillot, D., Mason, W. N., Dumay, O. y Wilson, J. B. (2005). Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142(3), pp. 353–359. doi: 10.1007/s00442-004-1744-7.

Mouillot, D., Culioli, J. M., Pelletier, D. y Tomasini, J. A. (2008). Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation*, 141(6): 1569–1580. doi: 10.1016/j.biocon.2008.04.002.

Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W. y Bellwood, D. R. (2013). A functional

approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), pp. 167–177. doi: 10.1016/j.tree.2012.10.004.

Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H. y Bellwood, D. R. (2014). Functional over-redundancy and high functional vulnerability in global fish faunas on tropical reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38): 13757–13762. doi: 10.1073/pnas.1317625111.

Mumby, P. J. (2009). Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs?. *Coral Reefs*, 28(3): 683–690. doi: 10.1007/s00338-009-0501-0.

Mumby, P. J., Chollett, I., Bozec, Y. M. y Wolff, N. H. (2014). Ecological resilience, robustness and vulnerability: how do these concepts benefit ecosystem management?. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7: 22–27. doi: 10.1016/j.cosust.2013.11.021.

Mumby, P. J. y Steneck, R. S. (2011). The resilience of coral reefs and its implications for reef management. En: *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Dordrecht, pp. 509–519. doi: 10.1007/978-94-007-0114-4\_10.

Munguia-Vega, A., Green, A. L., Suarez-Castillo, A. N., Espinosa-Romero, M. J., Aburto-Oropeza, O., Cisneros-Montemayor, A. M., Cruz-Piñón, G., Danemann, G., Giron-Nava, A., Gonzalez-Cuellar, O., Lasch, C., Mancha-Cisneros, M. M., Marinone, S. G., Moreno-Báez, M., Morzaria-Luna, H. N., Reyes-Bonilla, H., Torre, J., Turk-Boyer, P., Walther, M. y Hudson-Weaver A. (2018). Ecological guidelines for designing networks of marine reserves in the unique biophysical environment of the Gulf of California. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28(4): 749–776. doi: 10.1007/s11160-018-9529-y.

NASA. (2021). Ocean Color Data. Disponible en: <https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/directaccess/MODIS-Aqua/Binned/Annual/> [consulta: 7 septiembre 2020].

Ng, C. A. y Micheli, F. (2020). Short-term effects of hypoxia are more important than effects of ocean acidification on grazing interactions with juvenile giant kelp (*Macrocystis pyrifera*). *Scientific reports*, 10(1): 1–11. doi: 10.1038/s41598-020-62294-3.

NIPARAJÁ, A.C.(2011). Guía de identificación de pesquerías comerciales ribereñas. Baja California Sur, México. La Paz, BCS: Niparajá A.C. Disponible en: [http:// niparaja.org/file/ 2015/ 06/GUIA-DE-IDENTIFICACION-DE-PESQUERIAS-COMERCIALES-RIBERENAS.pdf](http://niparaja.org/file/2015/06/GUIA-DE-IDENTIFICACION-DE-PESQUERIAS-COMERCIALES-RIBERENAS.pdf) [consulta: 18

octubre 2018].

Nyström, M. (2006). Redundancy and response diversity of functional groups: implications for the resilience of coral reefs. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 35(1): 30–35.

Oesterheld, M. (2008). Impacto de la agricultura sobre los ecosistemas: fundamentos ecológicos y problemas más relevantes. *Ecología austral*, 18(3): 337–346.

Ogden, J. C. y Lobel, P. S. (1978). The role of herbivorous fishes and urchins in coral reef communities. *Environmental biology of fishes*, 3(1): 49–63. doi: 10.1007/BF00006308.

Oksanen, J., 2011. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. *R Package version 1*, 1–43. Disponible en: <http://cran.r-project.org> [consulta en: 02 noviembre 2018].

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Stevens, M.H.H., Oksanen, M.J., Suggests, M., 2007. The vegan package. Community Ecology Package. *R Package version 1*, 1–43. Disponible en: <http://cran.r-project.org> [consulta en: 12 noviembre 2018].

Olán-González, M., Reyes-Bonilla, H., Álvarez-Filip, L., Pérez-España, H. y Olivier, D. (2020). Fish diversity divergence between tropical eastern pacific and tropical western Atlantic coral reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 103(11): 1323–1341. doi: 10.1007/s10641-020-01026-y.

Olivier, D., Loiseau, N., Petatán-Ramírez, D., Trujillo-Millán, O., Suárez-Castillo, A.N., Torre, J., Munguia-vega, A. y Reyes-Bonilla, H. (2018). Functional-biogeography of the reef fishes of the islands of the Gulf of California : Integrating functional divergence into marine conservation. *Global Ecology and Conservation*, 16: e00506. doi: 10.1016/j.gecco.2018.e00506.

Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R. y Torres, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science*, 279(5352): 860–863. doi: 10.1126/science.279.5352.860.

Payan-Alcacio, J. Á., Aguero, G. D. L. C. y Estrada, R. M. (2020). Factores ambientales determinantes de la diversidad funcional de la comunidad de peces en manglares áridos en comparación con un estuario tropical. *Ciencias Marinas*, 46(4): 193–210.

Pérez-España, H., Abitia-Cárdenas, L. A. y Galván-Magaña, F. (1996). Variaciones temporales y espaciales en la estructura de la comunidad de peces de arrecifes rocosos del suroeste del Golfo de California, México. *Ciencias Marinas*, 22(3).

Petchey, O. L., Evans, K. L., Fishburn, I. S. y Gaston, K. J. (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76(5): 977–985. doi:

10.1111/j.1365-2656.2007.01271.x.

Petchey, O. L. y 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.

R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.r-project.org/> [consulta: 1 octubre 2017].

Ramírez-Ortiz, G., Calderon-Aguilera, L. E., Reyes-Bonilla, H., Ayala-Bocos, A., Hernández, L., Fernández Rivera-Melo, F., López-Pérez, A. y Dominici-Arosamena, A. (2017). Functional diversity of fish and invertebrates in coral and rocky reefs of the Eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology*, 38(4). doi: 10.1111/maec.12447.

Ramírez-Ortiz, G., Reyes-Bonilla, H., Balart, E. F., Olivier, D., Huato-Soberanis, L., Micheli, F. y Edgar, G. J. (2020). Reduced fish diversity despite increased fish biomass in a Gulf of California Marine Protected Area. *PeerJ*. PeerJ 8: e8885. doi: 10.7717/peerj.8885.

Renka, R. J., Eglen, S., Zuyev, S. y White, D. (2013). Tripack: Triangulation of Irregularly Spaced Data. *R Package Version 1.3–4*. Disponible en: <http://cran.r-project.org/web/packages/tripack/index.html> [consulta: 14 noviembre 2020].

Rife, A. N., Aburto-Oropeza, O., Hastings, P.A., Erisman, B., Ballantyne, F., Wielgus, J., Sala, E. y Gerber, L. (2013a). Long-term effectiveness of a multi-use marine protected area on reef fish assemblages and fisheries landings. *Journal of environmental management*, 117: 276–283. doi: 10.1016/j.jenvman.2012.12.029.

Rife, A. N., Erisman, B., Sanchez, A. y Aburto-Oropeza, O. (2013b). 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.

Ripley, M. B. (2010). Boot. *R Package Version 1.3-9*. Disponible en: <http://cran.r-project.org> [consulta: 24 enero 2021].

Robertson, D. R. y Cramer, K. L. (2009). Shore fishes and biogeographic subdivisions of the Tropical Eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series*: 1–17. doi: 10.3354/meps07925.

Rodríguez-Romero, J., Muhlia-Melo, A. F., Galván-Magaña, F., Gutiérrez-Sánchez, F. J. y Gracia-Lopez, V. (2005). Fish assemblages around Espiritu Santo island and Espiritu Santo seamount in the lower Gulf of California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 77(1): 33–50.

Rojas-Montiel, B., Reyes-Bonilla, H., Calderon-Aguilera, L. E., Ramírez-Ortiz, G., López-Pérez, A.,

Hernández, L. y Rivera-Melo, F. F. (2020). Echinoderm functional diversity does not correlate with the protection level of marine protected areas in the Mexican Pacific. *Biodiversity and Conservation*, 29, 1871–1896. doi: 10.1007/s10531-020-01952-4.

Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1): 156–162. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x.

Roy, K. y Foote, M. (1997). Morphological approaches to measuring biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), pp. 277–281. doi: 10.1016/S0169-5347(97)81026-9.

Sala, E., Aburto-Oropeza, O., Paredes, G. y Thompson, G. (2003). Spawning aggregations and reproductive behavior of reef fishes in the Gulf of California. *Bulletin of Marine Science*, 72(1): 103–121.

Sala, E., Aburto-Oropeza, O., Reza, M., Paredes, G. y López-Lemus, L. G. (2004). Fishing down coastal food webs in the Gulf of California. *Fisheries*, 29(3): 19–25. doi: 10.1577/1548-8446(2004)29[19:FDCFWI]2.0.CO;2.

Sala, E. y Giakoumi, S. (2017). No-take marine reserves are the most effective protected areas in the ocean. *ICES Journal of Marine Science*, 75(3): 1166–1168. doi: 10.1093/icesjms/fsx059.

Sánchez-Caballero, C. A., Borges-Souza, J.M., De La Cruz-Agüero, G. y Ferse, S.C.A. (2017). Links between fish community structure and habitat complexity of a rocky reef in the Gulf of California threatened by development: Implications for mitigation measures. *Ocean & Coastal Management*, 137: 96–106. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2016.12.013.

Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F. y Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80(3): 469–484. doi: 10.1890/08-2225.1.

SEMARNAT. (2012). Disponible en: <https://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/libros2009/CD001354.pdf> [consulta: 2 marzo 2021]

Simpson, S. D., Radford, A. N., Nedelec, S. L., Ferrari, M. C., Chivers, D. P., McCormick, M. I. y Meekan, M. G. (2016). Anthropogenic noise increases fish mortality by predation. *Nature communications*, 7(1), 1-7. doi: 10.1038/ncomms10544.

Sonnenholzner, J. I., Ladah, L. B. y Lafferty, K. D. (2009). Cascading effects of fishing on Galapagos rocky reef communities: reanalysis using corrected data. *Marine Ecology Progress Series*, 375: 209–218. doi: 10.3354/meps07890.

Stuart-Smith, R. D., Bates, A. E., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E., Baker, S. C., Thomson, R. J., Stuart-Smith, J. F., Hill, N. A., Kininmonth, S. J., Airoidi, L., Becerro, M. A., Campbell, S. J., Dawson, T. P., Navarrete, S. A., Soler, G. A., Strain, E. M. A., Willis, T. J. y Edgar, G. J. (2013). Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501(7468): 539–542. doi: 10.1038/nature12529.

Stuart-Smith, R. D., Mellin, C., Bates, A. E. y Edgar, G. J. (2021). Habitat loss and range shifts contribute to ecological generalization among reef fishes. *Nature Ecology & Evolution*, 5: 656–662. doi: 10.1038/s41559-020-01342-7.

Tilman, D. (2001). Functional diversity. En: *Encyclopedia of biodiversity*. Academic Press, San Diego, pp. 109–120.

TinHan, T., Erisman B., Aburto-Oropeza O., Weaver A., Vázquez-Arce D. y Lowe C. G. (2014). Residency and seasonal movements in *Lutjanus argentiventris* and *Mycteroperca rosacea* at Los Islotes Reserve, Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 501: 191–206. doi: 10.3354/meps10711.

Toussaint, A., Charpin, N., Brosse, S. y Villéger, S. (2016). Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Scientific reports*, 6(1), 1-9. doi: 10.1038/srep22125

IUCN, 2018. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Disponible en: <https://www.iucn.org/theme/protected-areas/our-work/iucn-green-list-protected-and-conserved-areas/iucn-green-list-areas> [consulta: 21 mayo 2021].

Ulate, K., Sánchez, C., Sánchez-Rodríguez, A., Alonso, D., Aburto-Oropeza, O., y Huato-Soberanis, L. (2016). Latitudinal regionalization of epibenthic macroinvertebrate communities on rocky reefs in the Gulf of California. *Marine Biology Research*, 12(4): 389–401. doi: 10.1080/17451000.2016.1143105

Ulate, K., Alcoverro, T., Arthur, R., Aburto-Oropeza, O., Sánchez, C. y Huato-Soberanis, L. (2018). Conventional MPAs are not as effective as community co-managed areas in conserving top-down control in the Gulf of California. *Biological Conservation*, 228: 100–109. doi: 10.1016/j.biocon.2018.09.033.

Villéger, S., Miranda, J.R., Mouillot, D. y Hernandez, D.F. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs . functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation.

- Ecological Society of America*, 20(6): 1512–1522. doi: 10.1890/09-1310.1.
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D. y Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79(4), 783-801. doi: 10.1007/s00027-017-0546-z.
- Villéger, S., Mason, N. W. H. y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8): 2290–2301. doi: 10.1890/07-1206.1.
- Warwick, R. M. y Clarke, K. R. (1998). Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied ecology*, 35(4): 532–543. doi: 10.1046/j.1365-2664.1998.3540532.x.
- Webster, M. S., Colton, M. A., Darling, E. S., Armstrong, J., Pinsky, M. L., Knowlton, N. y Schindler, D. E. (2017). Who should pick the winners of climate change? *Trends in Ecology & Evolution*, 32(3): 167-173. doi: 10.1016/j.tree.2016.12.007.
- Wickham, H., Chang, W. y Wickham, M. H. (2016). ggplot2: Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics. *R Package Version 0.3-1*. Disponible en: <http://cran.r-project.org> [consulta: 15 septiembre 2019].
- Yachi, S. y Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. National Acad Sciences. 96(4): 1463–1468. doi: 10.1073/pnas.96.4.1463.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A. y Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media, Nueva York.
- .



## 11. ANEXO

### Anexo A. Listado de especies.

Listado de órdenes, familias y especies de peces registradas en el Pacífico mexicano, incluyendo su entidad funcional (FE; (Olivier *et al.*, 2018) y densidad (promedio + desviación estándar) en cada AMP. En negritas se señalan las especies de importancia comercial para las pesquerías ribereñas (NIPARAJÁ, 2011) y con asterisco las especies de ornamento protegidas por la NOM-059-SEMARNAT (Gijón-Díaz *et al.*, 2017). Celdas en gris indican las especies comunes (presencia > 50% de los censos) en cada AMP.

Orden	Familia	Especies	FE	Loreto		Espíritu Santo		Cabo Pulmo		Huatulco	
Aulopiformes	Synodontidae	<i>Synodus lacertinus</i>	31N11FC	0.009	± 0.111	0.033	± 0.239	0.037	± 0.267	0.068	± 0.287
Beloniformes	Belonidae	<i>Tylosurus crocodilus fodiator</i>	64D43FC	0.003	± 0.042	0	± 0	0	± 0	0	± 0
Elopiformes	Elopidae	<i>Elops affinis</i>	64N43FC	0.117	± 1.068	0.052	± 0.932	0.579	± 4.992	0	± 0
Gonorhynchiformes	Chanidae	<i>Chanos chanos</i>	64D42OM	0	± 0	0.004	± 0.042	0.012	± 0.139	0	± 0
Mugiliformes	Mugilidae	<i>Mugil cephalus</i>	63D32OM	0.002	± 0.026	0	± 0	0	± 0	0	± 0
		<i>Mugil curema</i>	63D32HD	0.012	± 0.170	0.236	± 2.623	0	± 0	0.025	± 0.199
Perciformes	Acanthuridae	<i>Acanthurus achilles</i>	32D11HD	0	± 0	0	± 0	0.026	± 0.219	0	± 0
		<i>Acanthurus nigricans</i>	32D11HD	0.061	± 0.877	0.083	± 0.502	0.298	± 0.891	0.014	± 0.102
		<i>Acanthurus triostegus</i>	33D31HD	0.029	± 0.343	0.030	± 0.286	0.033	± 0.231	0	± 0
		<i>Acanthurus xanthopterus</i>	53D11HD	0.028	± 0.187	0.104	± 0.486	0.788	± 2.379	0.135	± 0.725
		<i>Naso annulatus</i>	63D32HD	0	± 0	0.006	± 0.101	0	± 0	0	± 0
		<i>Prionurus laticlavus</i>	53D41HD	0.004	± 0.068	0.005	± 0.072	0.020	± 0.115	0.095	± 0.779
		<i>Prionurus punctatus</i>	53D41HD	3.152	± 7.152	6.306	± 15.213	8.262	± 13.131	3.939	± 15.078
	Blenniidae	<i>Plagiotremus azaleus</i>	21D11FC	0.146	± 0.619	0.363	± 1.127	3.972	± 6.670	0.391	± 1.191
		<i>Ophioblennius steindachneri</i>	31D11OM	0.431	± 1.272	1.875	± 5.303	1.306	± 2.092	0.692	± 1.061
	Carangidae	<b><i>Caranx sp.</i></b>	64D42FC	0.497	± 3.001	1.120	± 8.441	6.472	± 37.775	2.130	± 6.795
		<i>Elagatis bipinnulata</i>	64D33FC	0.001	± 0.017	0	± 0	0	± 0	0	± 0
		<b><i>Gnathanodon speciosus</i></b>	64D32IM	0.023	± 0.383	0	± 0	0.007	± 0.083	0	± 0
		<i>Selar crumenophthalmus</i>	54N43FC	0	± 0.007	0	± 0	0	± 0	2.667	± 16.496
		<b><i>Seriola lalandi</i></b>	64D42FC	0.141	± 2.601	0	± 0	0.035	± 0.248	0	± 0
		<b><i>Seriola rivoliana</i></b>	64D32FC	0	± 0	0	± 0	0.001	± 0.012	0	± 0
		<b><i>Trachinotus rhodopus</i></b>	54D42FC	0.019	± 0.171	0.019	± 0.335	0.159	± 1.223	0	± 0

Orden	Familia	Especie	FE	Loreto		Espíritu Santo		Cabo Pulmo		Huatulco					
Perciformes	Chaetodontidae	<i>Chaetodon humeralis</i>	32D31OM	0.170	±	0.859	0.680	±	2.073	0.282	±	2.448	0.934	±	3.027
		<i>Forcipiger flavissimus</i>	32D32IS	0	±	0	0.037	±	0.306	0.002	±	0.021	0	±	0
		<i>Johnrandallia nigrirostris</i>	32D32OM	0.759	±	1.673	2.254	±	3.600	1.060	±	2.812	0.575	±	1.342
	Cirrhitidae	<i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	21D31FC	2.409	±	4.143	7.324	±	14.843	8.990	±	11.863	0.609	±	2.019
		<i>Cirrhitus rivulatus</i>	52D11FC	0.124	±	0.196	0.060	±	0.354	0.072	±	0.187	0.235	±	0.329
		<i>Oxycirrhites typus</i>	21D11Pk	0.016	±	0.306	0	±	0	0.008	±	0.054	0.030	±	0.270
	Ephippidae	<i>Parapsettus panamensis</i>	33D12IM	0	±	0	0.158	±	1.403	0	±	0	0	±	0
	Gerreidae	<i>Gerres cinereus</i>	43D41IM	0.004	±	0.058	0	±	0	0	±	0	0	±	0
	Haemulidae	<b><i>Anisotremus interruptus</i></b>	53N12IM	0.418	±	2.005	0.341	±	1.031	0.185	±	0.869	0	±	0
		<i>Anisotremus taeniatus</i>	33N32FC	0.070	±	0.987	0.001	±	0.015	2.073	±	20.875	0	±	0
		<i>Haemulon flaviguttatum</i>	43N31FC	0.428	±	3.220	0.575	±	5.531	0.035	±	0.425	0.059	±	0.443
		<i>Haemulon maculicauda</i>	33N41FC	1.238	±	11.219	38.137	±	107.162	0.199	±	0.989	15.836	±	70.418
		<i>Haemulon scudderii</i>	43N41FC	0.028	±	0.519	0.580	±	7.420	0.068	±	0.566	0.060	±	0.239
		<b><i>Haemulon sexfasciatum</i></b>	53N31FC	2.653	±	5.068	1.815	±	6.377	2.414	±	16.048	0.532	±	3.874
		<i>Haemulon steindachneri</i>	33N42IM	1.057	±	15.977	2.466	±	30.946	1.545	±	12.705	0.326	±	1.243
		<i>Microlepidotus brevipinnis</i>	43N42IM	0.012	±	0.165	0	±	0	0	±	0	0	±	0
		<i>Microlepidotus inornatus</i>	43N42IM	2.063	±	9.597	0.089	±	0.734	0	±	0	0	±	0
		<i>Orthopristis cantharinus</i>	43N32IM	0	±	0	0.001	±	0.022	0	±	0	0	±	0
	Kuhliidae	<i>Kuhlia mugil</i>	43D32IM	0	±	0	0.020	±	0.198	0	±	0	0	±	0
	Kyphosidae	<i>Girella simplicidens</i>	43D42HD	0.227	±	0.687	0.005	±	0.084	0.009	±	0.051	0	±	0
		<b><i>Kyphosus sp.</i></b>	53D12HD	0.799	±	2.107	0.537	±	1.910	1.162	±	3.465	0.714	±	4.291
	Labridae	<b><i>Bodianus diplotaenia</i></b>	53D11IM	5.198	±	5.634	4.007	±	3.225	3.410	±	4.918	2.683	±	3.930
		<i>Halichoeres chierchiae</i>	32D11IM	0.294	±	0.980	1.651	±	10.810	0.851	±	1.911	1.903	±	9.605
<i>Halichoeres dispilus</i>		32D11IM	3.815	±	7.162	2.721	±	4.643	6.122	±	21.897	4.893	±	9.660	
<i>Halichoeres melanotis</i>		22D11IM	0.040	±	0.189	0.020	±	0.195	0.150	±	0.852	4.136	±	35.721	
<i>Halichoeres nicholsi</i>		42D11IM	0.447	±	1.311	0.209	±	0.601	0.394	±	1.431	1.221	±	2.450	
<i>Halichoeres notospilus</i>		32D11IM	0.042	±	0.255	0.041	±	0.358	0.103	±	0.456	0.901	±	2.805	
<i>Halichoeres semicinctus</i>		42D11IM	0.019	±	0.155	0.016	±	0.159	0.101	±	0.583	0	±	0	
<i>Iniistius pavo</i>		42D11IM	0	±	0	0	±	0	0.009	±	0.086	0	±	0	
<i>Novaculichthys taeniourus</i>		32D21IM	0.002	±	0.025	0.018	±	0.125	0.019	±	0.097	0.014	±	0.091	
<i>Sagittalarva inornatus</i>		32D11IM	0	±	0	0	±	0	0.048	±	0.353	0	±	0	

Orden	Familia	Especie	FE	Loreto		Espíritu Santo		Cabo Pulmo		Huatulco					
Perciformes	Labridae	<i>Semicossyphus pulcher</i>	63D11IM	0	±	0.005	0	±	0	0	±	0			
		<i>Stethojulis bandanensis</i>	22D11Pk	0	±	0	0.166	±	1.040	0	±	0			
		<i>Thalassoma grammaticum</i>	42D11IM	0.346	±	3.270	1.738	±	7.931	1.373	±	3.045	0.937	±	4.252
		<i>Thalassoma lucasanum</i>	22D31IM	22.376	±	27.572	43.224	±	57.589	58.876	±	68.504	56.203	±	41.937
	Lutjanidae	<i>Hoplopagrus guentherii</i>	63N11FC	0.057	±	0.256	0.367	±	1.507	0.048	±	0.186	0.005	±	0.037
		<i>Lutjanus argentiventris</i>	53N41FC	1.276	±	5.541	3.893	±	6.913	2.577	±	13.624	1.807	±	2.997
		<i>Lutjanus colorado</i>	63N11IM	0	±	0	0	±	0	0.100	±	0.603	0	±	0
		<i>Lutjanus guttatus</i>	53N12IM	0.003	±	0.052	0.006	±	0.059	0.177	±	2.083	0.393	±	2.295
		<i>Lutjanus inermis</i>	43N42FC	0	±	0	0.050	±	0.894	0.308	±	3.667	0.007	±	0.045
		<i>Lutjanus jordani</i>	53N41FC	0	±	0	0	±	0	0	±	0	0.003	±	0.032
		<i>Lutjanus novemfasciatus</i>	64N11FC	0.107	±	0.553	0.255	±	1.763	0.059	±	0.267	0.056	±	0.482
		<i>Lutjanus viridis</i>	33N32FC	1.062	±	3.991	2.880	±	11.076	4.995	±	16.280	0.016	±	0.160
	Mullidae	<i>Mulloidichthys dentatus</i>	43N31IM	3.519	±	11.746	12.855	±	33.955	3.631	±	14.094	2.155	±	10.132
		<i>Pseudupeneus grandisquamis</i>	33N32IM	0	±	0	0.001	±	0.014	0	±	0	0	±	0
	Pomacanthidae	<i>Abudefduf declivifrons</i>	32D11HD	0.056	±	0.687	0.074	±	0.690	0.069	±	0.507	0.074	±	0.391
		<i>Abudefduf concolor</i>	32D11HD	0	±	0	0	±	0	0	±	0	0.003	±	0.032
		<i>Abudefduf troschelii</i>	32D42Pk	35.230	±	41.144	32.027	±	42.474	1.553	±	5.843	0.456	±	1.090
		<i>Holacanthus clarionensis*</i>	22D32IS	0.001	±	0.021	0	±	0	0.001	±	0.007	0	±	0
		<i>Holacanthus passer*</i>	42D32IS	3.085	±	4.118	2.913	±	2.781	1.392	±	1.910	0.259	±	0.468
		<i>Pomacanthus zonipectus*</i>	42D12IS	0.226	±	0.526	0.267	±	1.094	0.073	±	0.348	0.003	±	0.032
	Pomacentridae	<i>Chromis alta</i>	22D12Pk	0.065	±	1.049	0	±	0	2.152	±	11.041	0	±	0
		<i>Chromis atrilobata</i>	22D42Pk	38.705	±	93.066	86.660	±	207.279	33.221	±	74.181	25.992	±	97.134
		<i>Chromis limbaughii*</i>	21D31Pk	9.138	±	22.600	9.976	±	34.896	0.242	±	1.859	0	±	0
		<i>Microspathodon bairdii</i>	31D11HD	0.052	±	0.415	0.070	±	0.378	0	±	0	0.345	±	0.991
		<i>Microspathodon dorsalis</i>	41D11HD	1.280	±	2.893	0.999	±	1.772	0.313	±	1.019	3.057	±	3.633
		<i>Stegastes acapulcoensis</i>	31D11HD	0.015	±	0.175	0.029	±	0.168	0.016	±	0.092	30.734	±	25.861
		<i>Stegastes flavilatus</i>	21D11HD	0.511	±	2.758	0.553	±	1.493	3.211	±	4.365	4.370	±	4.418
<i>Stegastes leucorus</i>		21D11HD	0.011	±	0.197	0.108	±	1.054	0.032	±	0.212	0	±	0	
<i>Stegastes rectifraenum</i>		21D11HD	38.896	±	37.206	14.707	±	12.780	8.690	±	11.628	0.418	±	1.542	
Scaridae	<i>Calotomus carolinus</i>	53D11HD	0	±	0	0	±	0	0.069	±	0.833	0	±	0	
	<i>Nicholsina denticulata</i>	33D11HD	0.161	±	0.669	0.266	±	1.512	0.003	±	0.023	0	±	0	

Orden	Familia	Especie	FE	Loreto		Espíritu Santo		Cabo Pulmo		Huatulco					
Perciformes	Scaridae	<i>Scarus compressus</i>	53D11HD	0.383	±	0.782	1.210	±	2.676	0.140	±	0.330	0.011	±	0.053
		<i>Scarus ghobban</i>	63D11HD	1.592	±	3.057	3.992	±	6.132	0.546	±	1.058	0.269	±	1.126
		<i>Scarus perrico</i>	53D11HD	0.542	±	1.052	0.580	±	1.158	0.324	±	0.855	0.013	±	0.128
		<i>Scarus rubroviolaceus</i>	53D11HD	0.410	±	0.674	0.740	±	1.427	0.815	±	3.648	0.104	±	0.311
	Sciaenidae	<i>Pareques sp.</i>	32N11IM	0.885	±	3.739	0.032	±	0.295	0.021	±	0.186	0.041	±	0.123
	Scombridae	<i>Scomberomorus sierra</i>	64D43FC	0	±	0	0.006	±	0.043	0	±	0	0	±	0
	Serranidae	<i>Alphesthes immaculatus</i>	32N11IM	0.268	±	0.471	0.321	±	0.625	0.020	±	0.082	0.007	±	0.064
		<i>Cephalopholis panamensis</i>	42D11FC	0.763	±	1.212	0.699	±	0.876	0.316	±	0.620	0.703	±	0.736
		<i>Dermatolepis dermatolepis</i>	63D11FC	0.001	±	0.010	0.006	±	0.074	0	±	0	0.004	±	0.038
		<i>Epinephelus analogus</i>	63D11FC	0	±	0	0.001	±	0.011	0	±	0	0	±	0
		<i>Epinephelus itajara</i>	64D11FC	0	±	0	0	±	0	0	±	0	0.049	±	0.190
		<i>Epinephelus labriformis</i>	52N11FC	0.374	±	0.584	0.680	±	1.206	0.552	±	1.119	0.552	±	0.748
		<i>Mycteroperca jordani</i>	64D11FC	0.001	±	0.013	0.001	±	0.011	0.123	±	0.812	0	±	0
		<i>Mycteroperca olfax</i>	63D11FC	0	±	0	0	±	0	0.019	±	0.229	0	±	0
		<i>Mycteroperca prionura</i>	63D11FC	0.027	±	0.331	0.038	±	0.181	0.001	±	0.017	0	±	0
		<i>Mycteroperca rosacea</i>	63N11FC	1.376	±	2.326	1.138	±	2.061	1.413	±	3.434	0	±	0
		<i>Mycteroperca xenarcha</i>	64D11FC	0.001	±	0.007	0.001	±	0.019	0.023	±	0.153	0	±	0
		<i>Paralabrax auroguttatus</i>	52D11FC	0	±	0.005	0	±	0	0	±	0	0	±	0
		<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	52D11FC	0	±	0.005	0.011	±	0.126	0	±	0	0	±	0
		<i>Paranthias colonus</i>	43D42Pk	10.081	±	18.587	23.434	±	52.893	9.916	±	23.549	0.041	±	0.355
<i>Rypticus bicolor</i>		32N11FC	0.156	±	0.807	0.036	±	0.210	0.003	±	0.025	0.036	±	0.109	
<i>Rypticus nigripinnis</i>		32N11FC	0.001	±	0.013	0	±	0	0	±	0	0	±	0	
<i>Serranus psittacinus</i>	32D11FC	1.826	±	3.110	0.513	±	1.190	0.605	±	1.063	0.483	±	1.212		
Sparidae	<i>Calamus brachysomus</i>	53D11IM	0.056	±	0.202	0.021	±	0.144	0.036	±	0.305	0	±	0	
Sphyraenidae	<i>Sphyraena ensis</i>	64N43FC	0	±	0	0.035	±	0.621	0	±	0	0	±	0	
Sphyraenidae	<i>Sphyraena lucasana</i>	64N43FC	0.179	±	2.373	0	±	0	0	±	0	0	±	0	
Zanclidae	<i>Zanclus cornutus</i>	32D31IS	0.004	±	0.034	0.134	±	0.431	0.274	±	0.820	0.027	±	0.119	
Syngnathiformes	Aulostomidae	<i>Aulostomus chinensis</i>	52D11FC	0	±	0	0.021	±	0.133	0	±	0	0	±	0
	Fistulariidae	<i>Fistularia commersonii</i>	63D12FC	0.109	±	0.205	0.223	±	1.539	0.185	±	0.943	0.280	±	1.281
Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Balistes polylepis</i>	53D11IM	1.024	±	3.155	1.275	±	4.582	0.584	±	1.689	0.091	±	0.271
		<i>Canthidermis maculate</i>	43D32Pk	0	±	0	0.002	±	0.034	0	±	0	0	±	0

Orden	Familia	Especie	FE	Loreto		Espíritu Santo		Cabo Pulmo		Huatulco					
Tetraodontiformes	Balistidae	<i>Melichthys niger</i>	43D32OM	0	±	0.009	0	±	0	0.001	±	0.017	0.031	±	0.172
		<b><i>Pseudobalistes naufragium</i></b>	63D12IM	0.023	±	0.306	0.080	±	0.456	0.089	±	0.215	0.003	±	0.018
		<b><i>Sufflamen verres</i></b>	43D31IM	0.225	±	0.924	0.687	±	1.453	1.352	±	2.673	0.312	±	0.603
	Diodontidae	<i>Chilomycterus reticulatus</i>	52N11IM	0.001	±	0.012	0	±	0	0	±	0	0	±	0
		<i>Diodon holocanthus</i>	42N11IM	0.979	±	1.499	0.760	±	1.022	0.664	±	2.120	0.396	±	0.758
		<i>Diodon hystrix</i>	42N11IM	0.027	±	0.078	0.013	±	0.066	0.121	±	0.424	0.083	±	0.192
	Monacanthidae	<i>Aluterus scriptus</i>	63D11OM	0	±	0.005	0	±	0	0.004	±	0.035	0.010	±	0.071
		<i>Cantherhines dumerilii</i>	43D11OM	0	±	0	0	±	0	0.001	±	0.014	0.038	±	0.209
	Ostraciidae	<i>Ostracion meleagris</i>	32D11OM	0	±	0.005	0.031	±	0.518	0.020	±	0.080	0.010	±	0.071
	Tetraodontidae	<i>Arothron hispidus</i>	42D11IS	0	±	0	0	±	0	0	±	0	0.016	±	0.079
		<i>Arothron meleagris</i>	42D11IS	0.008	±	0.036	0.147	±	0.355	0.706	±	1.384	0.901	±	1.471
		<i>Canthigaster punctatissima</i>	21D11IS	6.406	±	5.308	5.825	±	4.154	3.074	±	3.260	0.142	±	0.513
		<b><i>Sphoeroides annulatus</i></b>	42D11IS	0.007	±	0.059	0.024	±	0.303	0.003	±	0.042	0.007	±	0.043
		<i>Sphoeroides lobatus</i>	32D11OM	0.020	±	0.134	0.002	±	0.023	0	±	0	0.001	±	0.013